- LOS MIGADOPINI (COLEOPTERA: CARABIDAE) DE AMÉRICA DEL SUR: DESCRIPCIÓN DE LAS ESTRUCTURAS GENITALES MASCULINAS Y FEMENINAS Y CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS Y BIOGEOGRÁFICAS
- SOUTH AMERICAN MIGADOPINI (COLEOPTERA: CARABIDAE): DESCRIPTION OF MALE AND FEMALE GENITALIA AND PHYLOGENETIC AND BIOGEOGRAPHIC CONSIDERATIONS

SERGIO ROIG-JUÑENT¹

RESUMEN

La Tribu Migadopini constituye un grupo reducido de Carabidae que se caracteriza por estar distribuido en las regiones circunantárticas y que ha sido relacionado filogenéticamente con los Elaphrini y Loricerini, de distribución holártica. Dentro de los Migadopini se ha propuesto la existencia de diversas "líneas evolutivas" (grupos monofiléticos), considerándose a los representantes americanos como pertenecientes a dos de ellas. La presente contribución tiene por objetivo actualizar la escasa información sobre la distribución de sus especies, describir y redescribir las estructuras genitales de cada género y realizar un análisis filogenético de las especies americanas. El análisis filogenético muestra que la subtribu Migadopini no constituye un grupo monofilético y que la subtribu Monolobina está incluida en ella, por lo que se las considera como sinónimos. Esto es debido a que si bien los caracteres que justifican Monolobus son apomorfías, sus estados alternos son plesiomorfías y sobre la base de estas Jeannel justificaba a Migadopini. Asimismo, muchos otros grupos considerados como primitivos por Jeannel se encuentran apicalmente en el cladograma obtenido. Un análisis Dispersión Vicarianza de Migadopini muestra que su stock ancestral no se dispersó desde la región holártica y que éste estaba en la región del Gondwana conocida como Paleantártida, como lo propuso Jeannel. El primer evento vicariante habría aislado a la región altoandina de Ecuador de las restantes áreas australes. Un segundo evento vicariante aisló la región pampeana + magallánica de Nueva Zelanda + región valdiviana. Las reconstrucciones obtenidas proponen que al menos ha habido ocho eventos de dispersión, tres de ellos entre las regiones magallánicas y valdivianas.

PALABRAS CLAVE: Migadopini, Filogenia, Distribución. Genitalia masculina y femenina.

ABSTRACT

Migadopini is a small group of Carabidae that occurs in South America, Australia, and New Zealand, mostly in the subantarctic areas. Based on phylogenetic considerations some natural groups were proposed within the tribe, postulating that the South American taxa conform two monophyletic units. The objective of the present contribution is update the scarce distributional data of South American Migadopini, redescribe and describe its female and male genitalia, as well develop a phylogenetic analysis of the South American species. The phylogenetic analysis, based on 57 characters of the external morphology and genitalia, shows that the subtribe Migadopini do not constitute a monophyletic group and the subtribe Monolobina is included in it. For this reason the subtribe Monolobina is considered as

Fecha Recepción: 26 de agosto de 2004. Fecha Aceptación: 14 de octubre de 2004.

¹ Laboratorio de Entomología. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA, CRICYT), CC 507. 5500 Mendoza; Argentina. E-mail: saroig@lab.cricyt.edu.ar

posterior synonymous of Migadopini. Also, others groups considered previously as basal Migadopini appear in the new analysis as apical in the topology of the cladogram. The analysis of Dispersion Vicariance (DIVA) of the tribe Migadopini shows that there was no dispersion from the Holartic region, and that the ancestor was widely distributed in the paleantartirc region of Gondwana as was proposed by Jeannel. The first vicariant event within Migadopini split the northern area of South America from the remaining austral areas. A second vicariant event split the grassland areas of Pampean + Magellan from the forest of New Zealand + Valdivian regions. The historical reconstructions of DIVA analysis postulate eight dispersion, three of them involving the Magellan and Valdivian areas.

KEY WORDS: Migadopini. Phylogeny. Distribution. Male and female genitalia.

Introducción

Migadopini es una pequeña tribu de Carabidae, con 15 géneros y 27 especies que se ha relacionado filogenéticamente con las tribus holárticas Elaphrini y Loricerini (Jeannel, 1938), o Loricerini (Maddison et al., 1999), aunque Ball & Erwin (1969) consideraron que los caracteres en común con Loricerini son debidos a convergencia evolutiva. Las especies de Migadopini se encuentran repartidas en los fragmentos de un sector del Gondwana conocida como Paleantártica (sur de América del Sur, Australia, Nueva Zelanda e islas circunantárticas (Jeannel, 1938) y también en la región andina del norte de América del Sur (Moret, 1989). La única revisión completa de la tribu fue realizada por Jeannel (1938) sumándose posteriormente para América del Sur nuevas especies (Straneo, 1969; Négre, 1972), subespecies (Baher, 1997) y un nuevo género (Moret, 1989).

Los Migadopini constituyen un elemento característico de la biota subantártica y, salvo algunas especies frecuentes, como *Migadops latus* (Guérin-Ménéville) los ejemplares suelen ser muy escasos en las distintas colecciones, conociéndose tan sólo unos pocos especímenes de muchas especies.

Jeannel (1938) propuso que los Migadopini constituyen una línea extremadamente antigua localizada sobre los restos del continente de Gondwana y que, dentro de ellos, existen distintas líneas evolutivas. Estas líneas evolutivas estaban distribuidas en tres áreas principales: el sur de Nueva Zelanda, Tasmania y Australia y el sur de América del Sur y Malvinas.

El objetivo de la presente contribución es actualizar la información acerca de la distribución de los Migadopini de América del Sur sobre la base del estudio de colecciones de diversas institucio-

nes, describir las estructuras genitales de los géneros, principalmente de la genitalia femenina que no ha sido estudiada en muchos casos y realizar un análisis filogenético basado en caracteres de la morfología externa y las estructuras genitales, comparando los resultados con las propuestas de Jeannel (1938).

Materiales y métodos

Material examinado: Procede de las colecciones depositadas en las siguientes instituciones: AMNH: American Museum of Natural History (New York, USA, Lee Herman); FIML: Fundación e Instituto Miguel Lillo (Tucumán, Argentina, Mercedes Lizarralde de Grosso); IADIZA: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (Mendoza, Argentina, Sergio Roig-Juñent); IPA: Instituto de la Patagonia (Punta Arenas, Chile, Vicente Pérez); MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernandino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina, Arturo Roig-Alsina); MLP: Museo de La Plata (La Plata, Argentina, Norma Díaz); MZP: Museo de Zoología de la Universidade de São Paulo (São Paulo, Brasil, Sergio Vanín); MHNS: Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile, Mario Elgueta); IEUMCE: Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación (Santiago, Chile, Jaime Solervicens); NHM: The Natural History Museum (Londres, Inglaterra, Quentin Wheeler).

Los métodos de disección, las medidas tomadas, la forma en que se han realizado las ilustraciones y la terminología empleada siguen los mismos criterios utilizados en revisiones y trabajos previos de Carabidae (Jeannel, 1938; Moret, 1989; Roig-Juñent, 2000).

Análisis cladístico

Caracteres: Se han utilizado 57 caracteres que se detallan en el Apéndice 1 con sus respectivos estados. La distribución de los estados entre los taxones terminales se puede observar en la matriz de datos (Tabla 1) y asociados con su respectivo número de carácter en la Figura 2. Cuando un carácter posee más de dos estados éstos han sido ordenados de forma que los estados más similares sean adyacentes entre sí, estando los más divergentes en los extremos opuestos (v.g., caracteres 14, 31). Todos los caracteres han sido tratados como no aditivos.

Taxones. Se han considerado todas las especies de Migadopini de América del Sur y la mayoría de las especies de Australia y Nueva Zelanda. Para estas últimas, se han utilizado los datos de las descripciones

originales y las revisiones sistemáticas previas (Jeannel, 1938; Gourlay, 1950; Johns, 1974). Los cladogramas obtenidos han sido enraizados siguiendo el método propuesto por Farris (1982) de "Parsimonius outgroup analysis" y sugerido como el correcto por Nixon & Carpenter (1993), que consiste en agregar un grupo externo en la matriz y analizarla sin forzar ningún tipo de relación, enraizando el árbol obtenido entre el grupo externo e interno. Para establecer la monofilia de la tribu Migadopini se han utilizado dos grupos externos (Nixon & Carpenter, 1993). Los grupos externos escogidos para enraizar los cladogramas son los géneros Elaphrus Fabricius y Loricera Latreille que pertenecen a las tribus Elaphrini y Loricerini, respectivamente. Como representantes de estos géneros se ha estudiado las especies Elaphrus clairvillei Kirby y Loricera foveata LeConte.

TABLA 1
CARACTERES Y ESTADOS DE CARACTERES UTILIZADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO
DE MIGADOPINI. NO COMPARABLES CODIFICADOS COMO "-"

Loricera foveata 00010 00010 00000 00000 00100 01001 00110 11100 00011 00010 Aquilex diabolica 10020 11011 11000 00000 00300 00100 00112 00000 00011 00010 Loxomerus nebrioides 00022 10010 11021 11111 01300 00000 00100 20010 00000 10100 Loxomerus capito 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus brevis 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100	00000	00 01 01 01 01 01
Loricera foveata 00010 00010 00000 00000 00100 01001 00110 11100 00011 00010 Aquilex diabolica 10020 11011 11000 00000 00300 00100 00112 00000 00011 00010 Loxomerus nebrioides 00022 10010 11021 11111 01300 00000 00100 20010 00000 10100 Loxomerus capito 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus brevis 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100	00000 C 01001 C 01101 C 01 01101 C 01101 C	01 01 01 01 01
Aquilex diabolica 10020 11011 11000 00000 00300 00100 00112 00000 00011 00010 Loxomerus nebrioides 00022 10010 11021 11111 01300 00000 00100 20010 00000 10100 Loxomerus capito 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus brevis 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100	01001 C 01101 C 01 01101 C 01101 C	01 01 — 01 01
Loxomerus nebrioides 00022 10010 11021 11111 01300 00000 00100 20010 00000 10100 Loxomerus capito 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus brevis 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma 2000 2000 2000 2000 2000 00000 00100	01101 C 01101 C 01101 C 01101 C 01101 C	01 — 01 01
Loxomerus capito 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus brevis 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma 20110 00000	01 - 01101 0 01101 0	01
Loxomerus brevis 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma 00000 00000 00000 00000 00000 00100	01101 C 01101 C	01 01
Loxomerus huttoni 10022 10010 11021 11111 01300 00000 00000 20110 00000 00100 Calathosoma	01101 C	01
Calathosoma	01101	
)1
rubromarginatum 10012 10010 11121 11111 01300 10100 11100 21000 0000? -0000		01
	01 -	
Stichonotus limbatus 10012 10011 11021 11111 01300 10200 11002 21001 00000 00010		_
Stichonotus leai 10012 10011 11021 11111 01300 10200 11001 21001 00000 00010	01 -	_
Stichonotus piceus 10012 10011 11021 11111 01300 10200 11001 21001 00000 00010	01 -	_
Calyptogonia atra 00022 10011 11021 10000 01301 00100 00000 20100 00001 10110	01 -	_
Nebriosoma fallax 10002 10011 11021 10000 01301 00100 0?010 10000 0000? 100-0	01 -	_
Decognus chalybaenus 00002 10011 11021 10000 01301 00100 00000 20000 0000? 100-0	01 -	_
Amarotypus edwarsi 10022 00011 11021 11111 01300 10200 01002 20000 00001 10010	01101 1	11
Migadops latus 10022 10011 11000 00000 01301 00100 21000 11000 00001 10111	01011	01
Migadops jeanneli 10022 10011 11000 00000 01301 00100 21001 11000 00001 10111	01— -	_
Pseudomigadops ovalis 10021 21111 11100 00000 01300 00100 00112 20000 00001 00101	01— -	_
Pseudomigadops		
flaklandicus 10021 21111 11100 00000 01110 00100 00112 20000 00001 00101	01— -	_
Pseudomigadops darwini 10021 21111 11100 00000 01110 00100 00112 20000 00001 00101	01110	01
Pseudomigadops		
nigrocoerulus 10021 21111 11100 00000 01110 00100 00112 20000 00001 00101	01— -	_
Pseudomigadops ater 10021 21111 11100 00000 01110 00100 00112 20000 00001 00101	01— -	_
Rhytidognathus ovalis 10022 20011 11000 00000 01110 01100 00012 20000 00000 10110	01101	01
Antarctonomus		
complanatus 10012 20010 11011 10000 01011 01100 00011 10000 00001 00100	01011	01
Migadopidius		
bimaculatus 10012 21011 11000 00101 01310 00100 00000 20000 01101 11111	11101 0	01
Lissopterus quadrinotatus 10021 21011 11000 00000 11310 00100 00001 10000 01001 11111	11101	01
Lissopterus hyadesii 10021 21011 11000 00000 11310 00100 00001 10000 01001 11211	11	_
Monolobus testaceus 11112 20021 10021 10000 01311 10200 00100 20010 10010 10000	01011 0	01
Monolobus ovalipennis 11112 20021 10021 10000 01311 10200 00100 20010 10010 10000	01— -	_

Análisis de los datos: Para obtener los cladogramas más cortos se analizó la matriz de datos (Tabla 1), utilizando el programa Nona 2.0 (Goloboff, 1993). El análisis se realizó por medio de una búsqueda heurística, generando 100 árboles de Wagner con secuencia de adición al azar, más un reordenamiento de su topología por corte y unión de sus partes (tree-bisection reconection) (mult* 100), guardando 100 cladogramas en memoria de cada una de ellas (Hold/100). Sobre los cladogramas más cortos obtenidos se aplicó una nueva búsqueda heurística, utilizando nuevamente "tree-bisection reconection" (Max*) y determinando 10.000 como el máximo de árboles que pueden estar en la memoria (Hold 10.000). Para medir la sustentabilidad de los grupos formados, se aplicó la técnica de "jacknifing", utilizando Nona 2.0. Se realizaron 500 réplicas a partir de dos árboles, generando 50 árboles en cada una de ellas (mult 50). Para la búsqueda de cladogramas, asumiendo pesos diferenciales para los caracteres, asignando menor peso a aquellos que poseen mayor grado de homoplasia, se utilizó el programa PIWE (Goloboff, 1993), aplicando las mismas opciones que para NONA.

Análisis biogeográfico

El análisis biogeográfico se realizó utilizando el programa DIVA 1.1 (Ronquist, 1996). Los fundamentos teóricos de dicho estudio han sido expuestos por Ronquist (1996; 1997a y b). Los datos fueron transformados en una matriz para dicho programa (Tabla 2). La obtención de reconstrucciones óptimas se realizó por medio de una búsqueda heurística, aplicando el máximo permitido (bound 250) para tratar de obtener una solución exacta (Ronquist, 1996). Para ello también se ha tenido en cuenta la cantidad de áreas analizadas (maxáreas= 7), reteniendo el máximo de reconstrucciones que permite el programa (hold= 32767). Para el cálculo de los estadísticos se incluyeron sólo las reconstrucciones no ambiguas para los nodos (unambigous).

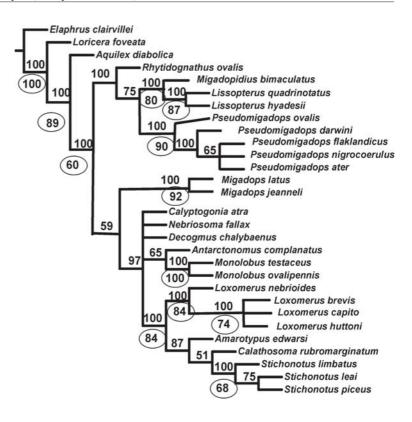
RESULTADOS

Análisis filogenético

Del análisis de la matriz (Tabla 1) se obtuvieron 50 cladogramas de 146 pasos, un índice de consistencia de 0,46 y un índice de retención de 0,75. El consenso de mayoría obtenido de los 51 cladogramas se mues-

tra en la Figura 1, en donde los números superiores en cada nodo indican el porcentaje de árboles que posee este nodo (ie., 100 significa que lo poseen todos los árboles) y los números encerrados en circunferencias indican los valores obtenidos para cada nodo, aplicando "jacknifing". Este cladograma de consenso (Fig. 1) muestra que Migadopini constituye un grupo monofilético, soportado por seis sinapomorfías: cuarto segmento antenal glabro (101); sólo la seta supraorbital posterior (111); cuello ausente (12¹); pronoto con los lados subparalelos (28¹); escleritos X e Y ausente (521) y Estilomero IX cubierto de setas (551). La especie basal de la tribu es Aquilex diabolica Moret y es el taxón hermano de las restantes especies, las cuales comparten cuatro sinapomorfías: paraglosas indiferenciadas (52), protarsitos 1-4 de los machos con setas adhesivas (221), lóbulo medio ancho (46¹) y parámero izquierdo con pocas setas (48¹). El primero y último de estos caracteres no lo poseen todas las especies y revierten dentro de la tribu. Los valores de "jacknifing" muestran que sólo algunos nodos estarían bien justificados, como el nodo que agrupa a los géneros Loxomerus Chaudoir, Amarotypus Bates, Calathosoma Jeannel y Stichonotus Sloane (Fig. 1) y los nodos que agrupan las especies de los géneros Pseudomigadops Jeannel, Lissopterus Waterhouse, Monolobus Solier y Loxomerus (Fig. 1). Los demás nodos, a pesar de estar presentes en todos o la mayoría de los cladogramas, poseen un apoyo débil (v.g., nodo que reúne Migadopidius Jeannel, Rhytidognathus Chaudoir, Lissopterus y Pseudomigadops, presente en todos los cladogramas, pero con un apoyo inferior a 50, por lo que no se coloca). Un segundo análisis asumiendo pesos diferenciales para los caracteres, asignando menor peso a aquellos que poseen mayor grado de homoplasia, dio como resultado un solo cladograma con un grado de ajuste de 385,0. Este cladograma es uno de los 50 cladogramas obtenidos con pesos iguales (Fig. 2). En él se observa que luego de la separación de la especie basal de Migadopini, Aquilex diabolica, se constituyen dos clados. El primero de ellos está conformado por especies de América del Sur, en cuya base se halla el género Rhytidognathus y apicalmente los géneros Lissopterus, Migadopidius y Pseudomigadops (Fig. 2). El otro clado está constituido por tres géneros de América del Sur y todos los géneros de Australia y Nueva Zelanda. En la base de este clado se separan sucesivamente los géneros americanos Migadops Waterhouse y Antarctonomus Chaudoir y luego el género australiano Nebriosoma Castelnau. En el siguiente nodo se

Fig. 1. Cladograma de consenso de mayoría obtenido bajo pesos iguales de los caracteres. El número superior a cada nodo indica el porcentaje de cladogramas que poseen el nodo. El número inferior encerrado en una circunferencia es el valor de soporte de Jacknifing para ese nodo.



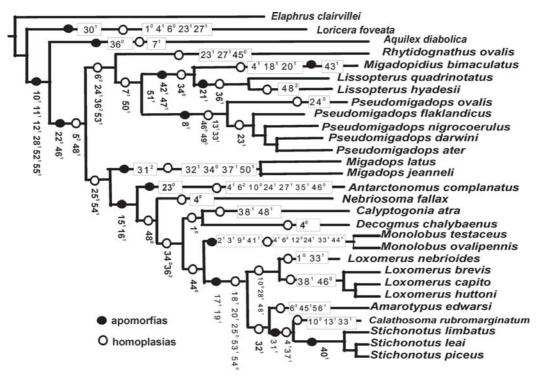


Fig. 2. Cladograma obtenido con pesos diferenciales. Las apomorfías están representadas por un círculo negro, las homoplasias por una circunferencia.

TABLA 2 MATRIZ DE DATOS DE MIGADOPINI PARA DIVA

```
/** Cladograma de Migadopini
/** 7 áreas 1 cladograma
/**
/**
/** Hola Ecua Pamp Vald Maga Nzel Aust
/** a b c d e f g
output miga.out;
reset unambiguous;
reset classes=5;
reset sumareas=7;
tree Migadopini= (1,(2,(3,((4,(7,(5,6))),((8,9),(10,(11,(12,(13,(14,(15,(16,17))))))))));
distribution a a b c d e e de d de g g d f f f g;
optimize hold=32767;
optimize printrecs;
sum areas=7:
sum;
return;
```

escinden como un grupo monofilético los géneros *Calyptogonia* Sloane y *Decogmus* Sloane. El clado hermano de estos dos géneros está constituido por un grupo de cinco géneros, en cuya base se encuentra el género *Monolobus*.

La reconstrucción filogenética obtenida discrepa con la propuesta por Jeannel (1938). En primera medida, Jeannel reconocía como grupo natural una línea sudamericana a la que pertenecían todos los géneros menos Monolobus. El análisis aquí desarrollado muestra que este grupo no es monofilético. Si bien cuatro géneros de América del Sur constituyen un grupo monofilético (Rhytidognathus, Migadopidius, Lissopterus y Pseudomigadops), los otros dos considerados por Jeannel (1938) como pertenecientes a este grupo, Migadops y Antarctonomus, se encuentran más estrechamente relacionados con las especies australianas y neozelandesas. Otra gran diferencia es que Jeannel consideraba que la línea austro-neozelandesa, conformada por los géneros Loxomerus, Calathosoma y Stichonotus, constituía el grupo más primitivo y que a partir de esta línea se habrían originado las otras. En el análisis aquí realizado, estos géneros aparecen como un grupo topológicamente muy apical en el cladograma (Fig. 2). En cuanto a la línea australiana, constituida por los géneros Calyptogonia, Nebriosoma y Decogmus, la filogenia obtenida tampoco coincide con lo sugerido por Jeannel (1938) en que estos tres taxones constituyen un clado. Si bien en la filogenia obtenida (Fig. 2) estos géneros no conforman un grupo monofilético, se encuentran topológicamente cercanos y en el análisis bajo pesos iguales sus relaciones no están completamente definidas,

ya que los nodos a los que pertenecen tienen poco apoyo (Fig. 1). Futuros análisis, con el agregado de nuevos caracteres, podrían definir esta situación. En cuanto a la última línea, la neozelandesa constituida sólo por el género Amarotypus, la filogenia obtenida no contradice lo sugerido por Jeannel (1938), ya que este autor proponía que era una rama evolucionada, pero no la relacionaba con las otras, a excepción de haberse originado independientemente de la austroneozelandesa. Finalmente, Jeannel (1938) postulaba que el género Monolobus debía constituir una subtribu independiente de los restantes géneros. Los estados de caracteres que justificaban a Monolobus constituyen efectivamente sinapomorfías del género (2¹ 3¹ 9² 41¹), pero sus estados plesiomorfos no soportan a los restantes géneros en un grupo natural, tal como lo proponía dicho autor.

La propuesta de Moret (1989) de que el género *Aquilex* Moret constituye una rama muy evolucionada de los Migadopini americanos, relacionado con *Pseudomigadops* y *Rhytidognathus*, no está sustentada por el cladograma (Figs. 1 y 2).

Sistemática

Migadopini Chaudoir, 1861 = Monolobina Jeannel, 1938. Nueva Sinonimia.

Jeannel (1938) dividió en dos subtribus a Migadopini, basado en las numerosas características exclusivas del género *Monolobus*. A partir de los resultados obtenidos en el análisis filogenético (Figs. 1 y 2) el género *Monolobus* se incluye en un grupo jun-

to con otros representantes que Jeannel consideraba integrantes de la subtribu Migadopina, entre ellos el género *Migadops*. Por ello, se considera que la subtribu Monolobina es un sinónimo posterior de Migadopina.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LOS GÉNEROS DE MIGADOPINI DE AMÉRICA DEL SUR

- 2'. Galea de las maxilas uniarticulada; mentón soldado al submentón, esclerito glosal con paraglosas membranosas; cabeza con cuello definido; antenas muy largas, llegando hasta el tercio apical del élitro; élitros con una seta sobre el cuarto basal de la tercera estría y vestigio de un poro setigero discal

- 4. Mandíbulas carenadas por debajo; palpos maxilares y labiales con el último artículo alargado y fuertemente truncado en el ápice; pronoto con la superficie basal fuertemente punteada; élitros cortos y anchos, con estrías profundas......

4'. Mandíbulas lisas abajo; palpos maxilares y labiales muy cortos y cada artejo subredondeado; pronoto con la superficie basal con puntos apenas marcados o no punteada; élitros cortos, con las estrías marcadas por gruesos puntos......

Aquilex Moret, 1989

Especie tipo: Aquilex diabolica Moret, 1989, por designación original.

Notas comparativas: El trabajo de Moret (1989) provee una excelente descripción, tanto de los caracteres de la morfología externa como de las estructuras genitales.

Distribución: Aquilex diabolica, actualmente la única especie conocida del género, posee la distribución más septentrional entre los Migadopini, en Ecuador, en la región de los páramos (Moret, 1989).

ECUADOR: *Chimborazo*: Macizo de Ayupungu, Cerro Diablo Sirina, 4.300 m (Moret, 1989).

Monolobus Solier, 1849

Especie tipo: *Monolobus testaceus* Solier, 1849, por monotipia.

Notas comparativas: Este género se diferencia de los

restantes Migadopini por poseer la galea uniarticulada, el mentón soldado al submentón; las antenas muy largas, llegando hasta el tercio apical del élitro y la presencia de una seta sobre el cuarto basal de la tercera estría. En la Figura 3 se representa un adulto macho de *Monolobus testaceus*.

Genitalia masculina (*Monolobus testaceus*, Figs. 4-7): Lóbulo medio ancho con el ápice aguzado (Figs. 4-5), orificio apical que se abre dorsolateralmente, hacia la derecha. Orificio basal cerrado (Fig. 5), sin quilla basal. Parámero izquierdo ancho en su base, angostándose hacia el ápice (Fig. 6). Ápice del parámero izquierdo esclerosado, sin setas (Fig. 6). Parámero derecho ancho, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice (Fig. 7).

Genitalia femenina (Monolobus testaceus, Fig. 8): Sin gonópodos VIII. Gonópodos IX monómeros, con gran cantidad de setas y con un órgano setoso subapical. Bursa copulatriz grande sin espermateca y glándulas accesorias visibles.

Especies del género: Se conocen dos especies del sur de Chile y Argentina. Estas especies han sido colectadas sobre la vegetación (Jeannel, 1938; Moret, 1989), lo que supone una diferencia con los restantes Migadopini americanos que poseen hábitos epígeos.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO *MONOLOBUS*

Monolobus testaceus Solier, 1849

Localidad tipo: Calbuco.

Largo 5-6 mm. Coloración marrón amarillento pálido (depigmentado en algunos casos) (Fig. 3).

Distribución: Chile: Chiloé: Isla Lemuy (IADIZA). Llanquihue: Llanquihue (MHNS); Calbuco (Solier, 1849). Osorno: Anticura (IEUMCE); 18 Km N Antillanca (MZSP). Valdivia: Corral (Reed, 1874); Chauquén, sur de Panguipulli (MHNS); San Carlos; Santo Domingo (MHNS). Argentina: Río Negro: Nahuel Huapi (Bruch, 1911).

Monolobus ovalipennis Straneo, 1969

Localidad tipo: Volcán Calbuco, Río Pescado, 200 m. Largo 5 mm. Coloración testácea, con el ápice del élitro más oscuro.

Distribución. Chile. *Llanquihue:* Volcán Calbuco, Río Pescado (Straneo, 1969).

Migadops Waterhouse, 1842

Especie tipo: *Migadops virescens* Waterhouse, 1842, por designación original.

Sinonimia: =*Brachycoelus* Chaudoir, 1861. Especie tipo *Brachycoelus duponti* Chaudoir, 1861.

Notas comparativas: Es el único género de Migadopini americano que posee dos setas en el esclerito glosal y también el único que posee el prosterno prolongado más allá de la línea posterior de las procoxas y que se apoya en el mesosterno. En la Figura 9 puede observarse un macho adulto de *Migadops latus*.

Genitalia masculina (*Migadops latus*, Figs. 10-13): Lóbulo medio ancho con el ápice poco aguzado (Figs. 10-11), orificio apical que se abre lateralmente hacia la derecha. Orificio basal cerrado dorsalmente, pero abierto hacia adelante (Figs. 10-11), con quilla basal larga. Parámero izquierdo ancho en su base, angostado abruptamente en el tercio apical (Fig. 12). Ápice del parámero izquierdo membranoso, con setas sólo en la región más apical (Fig. 12). Parámero derecho ancho, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice (Fig. 13).

Genitalia femenina (*Migadops latus*, Fig. 14): Sin gonópodos VIII. Gonópodos IX monómeros, con gran cantidad de setas y con un órgano setoso subapical. Bursa copulatriz grande sin glándulas accesorias visibles. Espermateca en la base del oviducto con forma de una expansión digitiforme. Posee una placa esclerosada en la desembocadura de la bursa copulatriz. Especies del género: *Migadops* es el género de más amplia distribución de la tribu, se encuentra distribuido en América del Sur desde la región de Chile Central hasta la región Magallánica. Se conocen dos especies.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO MIGADOPS

1. Estrías elitrales bien impresas y punteadas
1'. Estrías elitrales nulas o poco impresas, pero no
punteadas

Migadops jeanneli Nègre, 1972

Localidad tipo: Río Blanco, Curacautín. Largo12 mm. Coloración negra con reflejos violáceos. Distribución: Chile: *Curacautín*: Río Blanco (Nègre, 1972).

> Migadops latus (Guérin-Ménéville, 1841) (como Antarctia)

Localidad tipo: Port Famine. =*Migadops virescens* Waterhouse, 1842. Localidad tipo: Tierra del Fuego. =*Brachycoelus duponti* Chaudoir, 1861, Localidad tipo: Détroit de Magellan. Largo 8-12 mm. Coloración negra.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS SUBESPECIES DE MIGADOPS LATUS

1. Coloración negra apenas azulada, las patas rojizas; ángulos posteriores del pronoto un poco agudos y salidos hacia afuera debido a la sinuosidad del ápice; élitros cortos. Largo 8-9 mm.....

- 1' Coloración negra con reflejos verdosos o azulados, las patas rojizas; ángulos posteriores del pronoto derechos, la sinuosidad de los costados más débil
- 2. Costados del pronoto bien redondeados en la mitad anterior, los ángulos anteriores redondeados; pronoto transverso, más ancho en los machos que en las hembras; largo 9-12 mm.....

2'. Costados del pronoto no redondeados en la región anterior, estrechados casi en línea recta hasta los ángulos anteriores, los cuales son bien salientes, sinuosidad posterior débil; pronoto poco transverso en los machos; largo 8 a 9 mm.....

Migadops latus latus (Guérin-Ménéville, 1841).

Distribución: Chile: *Magallanes:* Aserradero Lago Blanco (Tierra del Fuego) (MHNS; IPA). Río San Juan (IPA); Estrecho de Magallanes (Chaudoir, 1861); Cabo de Hornos (NHM); Isla Navarino (NHM); Isla Navarino, Puerto Williams (MHNS); Isla

Desolación (Schweiger, 1957); Isla Navarino, Puerto Eugenia (IPA); Isla Hermita, St. Martins Cove (NHM); Laguna Lynch (MHNS); Monte Alto (ILM); Parrillar (MLP); Punta Arenas (NHM); Puerto del Hambre (IPA); Río Bueno (Tierra del Fuego) (MHNS); Vicuña (Tierra del Fuego) (IEUMCE); Pico Nose (NHM). Argentina: Tierra del Fuego: Bahía Buen Suceso (IADIZA); Ushuaia (IADIZA); Río Grande, Ea. Ushuaia [54° 27'32" S 67° 30'16" W] (IADIZA); Bahía Ensenada [54° 50'38" S 68° 29'00" W] (IADIZA); Aserradero Bronsovich [54° 37'07" S 67° 46'17" W] (IADIZA); Lago Escondido [54° 41'23" S 67° 51'15" W] (IADIZA); Haberton (NHM); Ea. Viamonte (NHM); Ushuaia (NHM); Valle Andorra (MLP). Santa Cruz: Lago Argentino (NHM). Isla de Los Estados (MACN).

Migadops latus concolor (Waterhouse, 1881) (como Brachycolia concolor).

Localidad tipo: Puerto Bueno.

Distribución: Chile: *Magallanes*: Morrillo de la Piedra (ILM); Puerto Bueno, cerca del Archipiélago Madre de Dios (Jeannel, 1938). *Tierra del Fuego*: Ea. Vicuña. **ARGENTINA.** *Chubut*: Puerto Bueno (NHM). *Santa Cruz*: Brazo Spegazzini, Lago Argentino (ILM). *Tierra del Fuego* (Bruch, 1911).

Esta subespecie ha sido citada por Jeannel (1938) para la localidad de Talcahuano (Concepción, Chile). Es el único dato que se tiene de esta subespecie (e incluso de la especie) para esta latitud sur (36,43 S) y llama la atención, puesto que para la subespecie *M. latus concolor* los datos que se poseen están entre los 50 a 54 grados de latitud sur, y para toda la especie *M. latus* entre los 50 a 55 grados de latitud sur. Por ello es muy probable que esta localidad sea un error de etiquetación.

Migadops latus lebruni Jeannel, 1938

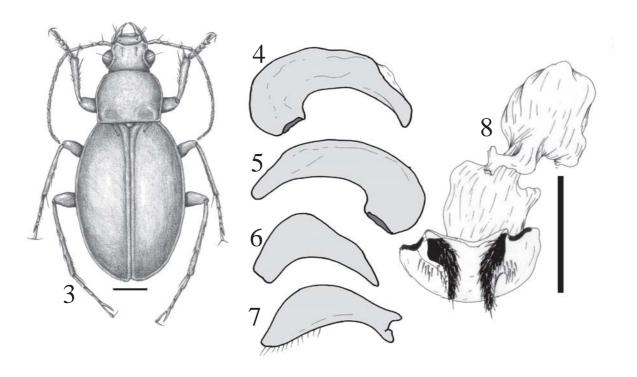
Localidad tipo: Islas Malvinas.

Distribución. Argentina: Islas Malvinas (Jeannel, 1938).

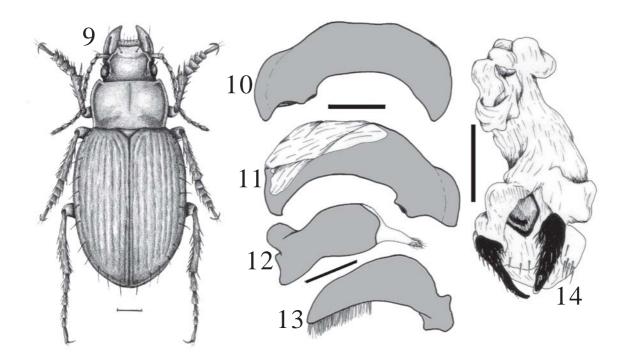
Pseudomigadops Jeannel, 1938

Especie tipo: *Migadops ovalis* Waterhouse, 1842, por designación original.

Notas comparativas: Es el único género de Migadopini que posee los artículos de los palpos maxila-



Figs. 3-8. *Monolobus testaceus*. Fig. 3, adulto. Fig. 4, lóbulo medio, vista lateral izquierda. Fig. 5, lóbulo medio, vista lateral derecha. Fig. 6, parámero izquierdo. Fig. 7, parámero derecho. Fig. 8, genital femenino, vista ventral. Escala 1 mm.



Figs. 9-14. *Migadops latus*. Fig. 9, adulto. Fig. 10, lóbulo medio, vista lateral izquierda. Fig. 11, lóbulo medio, vista lateral derecha. Fig. 12, parámero izquierdo. Fig. 13, parámero derecho. Fig. 14, genital femenino, vista ventral. Escala 1 mm.

res y labiales subredondeados. Junto con *Rhytidog-nathus* son los únicos géneros americanos que poseen las estrías elitrales punteadas. En la Figura 15 se puede observar un macho adulto de *Pseudomigadops darwini*.

Genitalia masculina (*Pseudomigadops darwini*, Figs. 16-18): Lóbulo medio muy delgado, del mismo ancho en toda su longitud, con el ápice con forma de espátula (Figs. 16-17), orificio apical pequeño que se abre dorsolateralmente hacia la derecha. Orificio basal pequeño, cerrado dorsalmente (Fig. 16), con quilla basal corta, redondeada. Parámero izquierdo ancho en su base, angostado abruptamente en el tercio apical (Fig. 16) y con el ápice membranoso, con setas en casi toda la región membranosa (Fig. 16). Parámero derecho angosto, del mismo ancho en toda su longitud, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice (Fig. 18).

Genitalia femenina (*Pseudomigadops darwini*, Figs. 19-20): Con gonópodos VIII pequeños. Gonópodos IX monómeros, sin setas y con un órgano setoso subapical (Fig. 20). Bursa copulatriz grande sin glándulas accesorias visibles. Con una espermateca en la base del oviducto con forma de una expansión digitiforme.

Especies del género. *Pseudomigadops* posee cinco especies, las cuales se distribuyen en la región Magallánica, Tierra del Fuego y las Islas Malvinas.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO PSEUDOMIGADOPS

- 1. Tarsos intermedios del macho simples, como los de las hembras; pronoto con los ángulos anteriores borrados y poco salientes; élitros ovales; patas de coloración negruzca. Longitud 7-10 mm
-Pseudomigadops ovalis (Waterhouse)
- 2. Talla mayor a 10 mm; élitros con el ápice obtusamente redondeado; coloración negra con reflejos verdes.......

- 3. Pronoto con la puntuación basal fuerte y los costados subparalelos y poco convergentes hacia ade-

lante. Élitros muy cortos, más anchos que el pronoto, las estrías finas, las interestrías casi planas. Negro, con las patas rojas.....

- 4. Interestrías convexas; coloración negra azulada Pseudomigadops nigrocoeruleus (Waterhouse)

Pseudomigadops ater Straneo, 1969.

Localidad tipo: Península Muñoz Gamero.

Largo 7 mm. Coloración negra.

Distribución: Chile: *Magallanes:* Península Muñoz

Gamero (NHM).

Pseudomigadops darwini (Waterhouse, 1842) (como *Migadops*)

Localidad tipo: Península Hardy.

Largo 7-9 mm. Coloración negra.

Distribución: Chile: *Magallanes:* Cabo de Hornos y Estrecho de Magallanes (Reed, 1874); Isla Navarino; Península Hardy (Waterhouse, 1842); Bahía Orange (Jeannel, 1938). **Argentina:** *Tierra del Fuego*: al sur de Caleta San Mauricio (IADIZA); Isla de los Estados (MZUC).

Pseudomigadops falklandicus (Waterhouse, 1842) (como Migadops)

Localidad tipo: east Falkland Island.

Largo 7,4-10 mm. Coloración negra o marrón, con lustre verdoso.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS SUBESPECIES DE PSEUDOMIGADOPS FALKLANDICUS

1. Coloración marrón, sin lustre verdoso; tercio basal del pronoto abruptamente angostado, bordes latera-

2. Tamaño mayor (8,5 mm), pronoto densamente punteado en la base y el margen lateral; margen lateral ancho en la región anterior; fémur y los cuatro antenitos basales rojo oscuro......

Pseudomigadops falklandicus falklandicus (Waterhouse)

2'. Tamaño menor (menor a 7,5 mm); pronoto casi sin puntuaciones; margen lateral angosto en la región anterior; fémur y los cuatro antenitos basales de color rojo claro.....

......Pseudomigadops falklandicus handkei Baehr

Pseudomigadops falklandicus falklandicus (Waterhouse, 1842)

Largo 8,5-10 mm.

Distribución: Argentina: *Islas Malvinas:* Westfalkland (Schweiger, 1957); East Falkland (Baher, 1997).

Pseudomigadops falklandicus handkei Baehr, 1997

Localidad tipo: Falkland-Inseln, Sea Lion Island. Largo 7,4-7,5 mm.

Distribución: Argentina: *Islas Malvinas:* Sea Lion Island, sur de East Falkland Is. (Baher, 1997).

Pseudomigadops falklandicus fuscus Baehr, 1997. Localidad tipo: **Falkland-Inseln, Pebble Island.**

Largo 8,4-8,7 mm.

Distribución: Argentina: *Islas Malvinas:* Pebble Is., norte de West Falkland Is. (Baher, 1997).

Pseudomigadops nigrocoeruleus (Waterhouse, 1842) (como Migadops)

Localidad tipo: Tierra del Fuego. Largo 7-9 mm. Coloración negra.

Distribución: Chile: Estrecho de Magallanes (Reed, 1874). **Argentina:** *Tierra del Fuego* (Bruch, 1911).

Pseudomigadops ovalis (Waterhouse, 1842) (como *Migadops*)

Localidad tipo: Kater's Peak. Largo 7-10 mm. Coloración negra.

Distribución: Chile: *Magallanes:* Isla Navarino; Península Hardy (NHM); Cabo de Hornos (NHM); Estrecho de Magallanes (Reed, 1874). **Argentina:** *Tierra del Fuego* (Bruch, 1911).

En el Museo de Historia Natural de Santiago hay un ejemplar de esta especie con rótulo de Pemehue (MHNS). Es poco probable que esta especie se encuentre en una localidad tan al norte de las restantes localidades conocidas.

Rhytidognathus Chaudoir, 1861

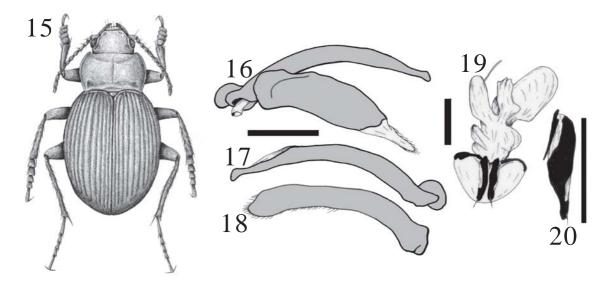
Especie tipo: *Rhytidognathus ovalis* Chaudoir, 1861, por monotipia.

Notas comparativas: Conjuntamente con *Pseudomigadops*, posee la característica de tener las estrías elitrales punteadas y se diferencia de este género por poseer los artículos de los palpos maxilares y labiales alargados y delgados. Es el único género que posee las mandíbulas carenadas ventralmente. En la Figura 21 se puede observar un macho adulto de *Rhytidognathus ovalis*.

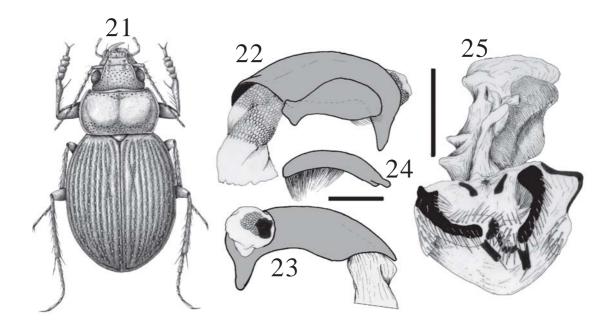
Genitalia masculina (Figs. 22-24): Lóbulo medio muy ancho, con el ápice aguzado (Figs. 22-23), orificio apical pequeño, que se abre lateralmente hacia la derecha y con una placa esclerosada. Orificio basal amplio, cerrado dorsalmente (Fig. 22), sin quilla basal. Parámero izquierdo ancho con el ápice redondeado (Fig. 22), con el ápice esclerosado, redondeado, con setas en el tercio apical (Fig. 22). Parámero derecho angosto, del mismo ancho en toda su longitud, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice (Fig. 18).

Genitalia femenina (Fig. 25): Con gonópodos VIII, pequeños. Gonópodos IX dímero, el basal con dos placas esclerosadas, el apical pequeño y sin setas, con un órgano setoso subapical (Fig. 25). Bursa copulatriz grande sin glándulas accesorias visibles. Con una espermateca en la base del oviducto con forma de una expansión digitiforme. Bursa copulatriz con un gran esclerito.

Especies del género: Rhytidognathus es un género monoespecífico que se distribuye en ambas márgenes del Río de La Plata.



Figs. 15-20. *Pseudomigadops darwini*. Fig. 15, adulto. Fig. 16, lóbulo medio y parámero izquierdo. Fig. 17, lóbulo medio, vista lateral derecha. Fig. 18, parámero derecho. Fig. 19, genital femenino, vista ventral. Fig. 20, gonocoxito IX. Escala 1 mm.



Figs. 21-25. *Rhytidognathus ovalis*. Fig. 21, adulto. Fig. 22 lóbulo medio y parámero izquierdo. Fig. 23, lóbulo medio, vista lateral derecha. Fig. 24 parámero derecho. Fig. 25, genital femenino, vista ventral. Escala 1 mm.

Rhytidognathus ovalis (Dejean, 1931) (como Nebria)

Localidad tipo: Montevideo. Largo 12-13 mm. Coloración negra.

Distribución: Uruguay: *Montevideo*: Montevideo (Chaudoir, 1861). *Florida:* Cerro Colorado (MLP). **Argentina:** *Buenos Aires:* San Isidro (Tremoleras, 1931). *Entre Ríos* (MACN).

Antarctonomus Chaudoir, 1861

Especie tipo: *Antarctonomus peronii* Chaudoir, 1861, por monotipia.

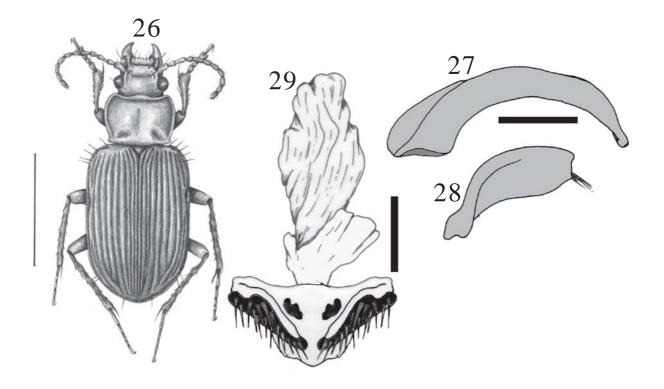
Notas comparativas: Es el único género americano que posee el cuarto antenito con pubescencia apical. En la Figura 26 se puede observar una hembra adulta de *Antarctonomus complanatus*.

Genitalia masculina (Figs. 27-28): Lóbulo medio delgado, con el ápice aguzado (Fig. 27), orificio apical

pequeño, que se abre lateralmente hacia la derecha. Orificio basal alargado, cerrado dorsalmente (Fig. 27), con quilla basal larga. Parámero izquierdo ancho con el ápice truncado (Fig. 28). Ápice del parámero izquierdo esclerosado, con un mechón de setas apicales (Fig. 28). Parámero derecho angosto, del mismo ancho en toda su longitud, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice.

Genitalia femenina (Fig. 29): Con gonópodos VIII pequeños. Gonópodos IX monómero con numerosas setas, con un órgano setoso subapical (Fig. 29). Bursa copulatriz grande sin glándulas accesorias visibles. Con una espermateca en la base del oviducto con forma de una expansión digitiforme. Bursa copulatriz con un gran esclerito.

Especies del género: *Antarctonomus* es un género monoespecífico que se distribuye desde el paralelo 41 sur hasta Tierra del Fuego, en las regiones de bosques subantárticos.



Figs. 26-29. Antarctonomus complanatus. Fig. 26, adulto. Fig. 27, lóbulo medio vista lateral izquierda. Fig. 28, parámero izquierdo. Fig. 29, genital femenino, vista ventral. Escala 1 mm.

Antarctonomus complanatus (Blanchard, 1853) (como Antarctia)

Localidad tipo: Port Famine. (=Antarctonomus peroni Chaudoir, 1861. Localidad tipo: Detroit de Magellan). Largo 10 mm. Coloración negra.

Distribución: Chile: Magallanes: Puerto Hambre (Blanchard, 1853). Puerto Edén (Straneo, 1969); Isla Wellington (Straneo, 1969); Estrecho de Magallanes (Reed, 1874); Isla Navarino (NHM); Tierra del Fuego: Bahía Valentín (MHNS); Estancia Policarpo (NHM); Hardy Península (Cabo de Hornos) (NHM); Orange Bay (Champion, 1918); Is. Hermite (Champion, 1918); Punta Arenas (Champion, 1918). Chiloé: Chiloé; Yuche I (Chonos Arc) (NHM). Argentina: Tierra del Fuego (Bruch, 1911). Río Negro: Bariloche (IADIZA).

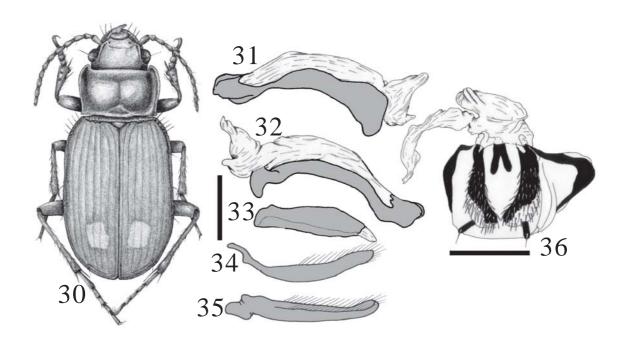
Migadopidius Jeannel, 1938

Especie tipo: *Migadops bimaculatus* Reed, 1874, por designación original.

Notas comparativas: Migadopidius se distingue de to-

dos los géneros de Migadopini por presentar los gonópodos VIII fusionados en su región basal y comparte con las especies del género Lissopterus el poseer una mancha subapical en el élitro de color rojizo (Fig. 30) y una doble hilera de setas en el parámero derecho. Genitalia masculina (Figs. 31-35): Lóbulo medio ancho, engrosado progresivamente hacia el ápice (Fig. 31), con el ápice curvado (Fig. 32). Lóbulo medio con la región dorsal membranosa. Orificio apical grande que se abre dorsolateralmente hacia la derecha. Orificio basal pequeño, cerrado dorsalmente (Fig. 32), con quilla basal muy pequeña. Parámero izquierdo ancho con el ápice angostado y membranoso (Fig. 33) sin setas. Parámero derecho angosto, del mismo ancho en toda su longitud, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice (Fig. 34), que forman dos hileras paralelas (Fig. 35).

Genitalia femenina (Fig. 36): Con gonópodos VIII, pequeños, fusionados en su región basal. Gonópodos IX dímero con numerosas setas, con la región basal esclerosada en parte y con la región apical pequeña y con un órgano setoso subapical (Fig. 36). Bursa copulatriz pequeña, sin glándulas accesorias visibles ni espermateca. Bursa copulatriz sin escleritos.



Figs. 30-36. *Migadopidius bimaculatus*. Fig. 30, adulto. Fig. 31, lóbulo medio, vista lateral izquierda. Fig. 32, lóbulo medio, vista lateral derecha. Fig. 33, parámero izquierdo. Figs. 34-35, parámero derecho. Fig. 36, genital femenino, vista ventral. Escala 1 mm.

Especies del género: Se conoce una sola especie de *Migadopidius*, que se distribuye desde Aisén hasta Malleco, en Chile.

Migadopidius bimaculatus (Reed, 1874) (como Migadops)

Localidad tipo: Río Aysén.

Largo 13-14 mm. Coloración verde o cobriza oscura, con una mancha circular rojiza en el élitro.

Distribución: Chile: *Aisén:* Bancos del río Aysén (Reed, 1874). *Arauco* (Jeannel, 1938). *Biobío:* Pemehue (MHNS). *Malleco:* Lonquimay (MHNS). *Sin provincias:* Araucanía.

Esta especie ha sido citada para la Argentina (Santa Cruz, cordilleras) por Bruch (1911). Si bien es proba-

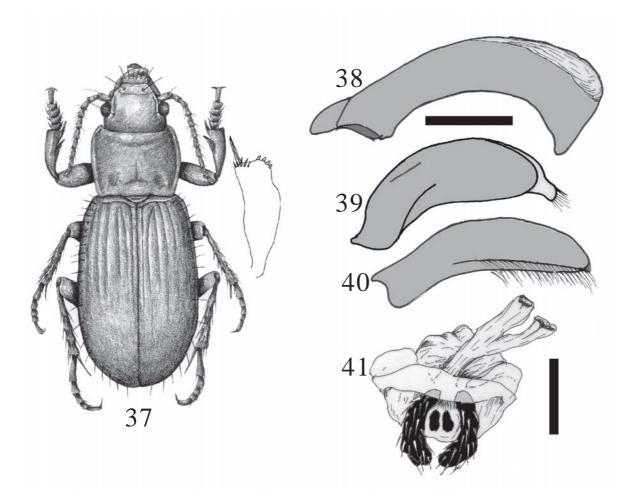
ble que la especie se encuentre en Argentina, es poco probable que se halle tan al sur, por lo que su cita puede ser un error de etiquetación.

Lissopterus Waterhouse, 1842

Especie tipo: *Lissopterus quadrinotatus* Waterhouse, 1842 por monotipia.

Notas comparativas: *Lissopterus* se distingue de todos los géneros de Migadopini porque los machos poseen las tibias anteriores muy ensanchadas (Fig. 37) y comparte con el género *Migadopidius* el poseer una doble hilera de setas en el parámero derecho.

Genitalia masculina (*Lissopterus quadrinotatus* Figs. 38-40): Lóbulo medio ancho, engrosado progresivamente hacia el ápice (Fig. 38), con el ápice



Figs. 37-41. *Lissopterus quadrinotatus*. Fig. 37, adulto. Fig. 38, lóbulo medio, vista lateral izquierda. Fig. 39, parámero izquierdo. Fig. 40, parámero derecho. Fig. 41, genital femenino, vista ventral. Escala 1 mm.

curvado (Fig. 38). Lóbulo medio con la región dorsal membranosa. Orificio apical grande que se abre dorsolateralmente hacia la derecha. Orificio basal pequeño, cerrado dorsalmente (Fig. 38), con quilla basal pequeña. Parámero izquierdo ancho con el ápice angostado y membranoso (Fig. 39), con pocas setas. Parámero derecho ancho, con numerosas setas desde su región media hasta el ápice (Fig. 40), que forman dos hileras paralelas.

Genitalia femenina (Lissopterus quadrinotatus Fig. 41): Con gonópodos VIII anchos, subredondeados. Gonópodos IX dímero con numerosas setas y con la región apical poco diferenciada, pero con órgano setoso subapical. Bursa copulatriz pequeña, sin glándulas accesorias visibles ni espermateca. Bursa copulatriz sin escleritos.

Especies del género: Dos especies que se distribuyen en Tierra del Fuego, Malvinas y Cabo de Hornos.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO LISSOPTERUS

- 1. Hombros del élitro redondeados, con una o dos manchas claras en la región subapical o ninguna. Dilatación de las tibias anteriores del macho regular, borde externo arqueado; ápice del lóbulo medio en gancho, parámero izquierdo con algunas setas y el ápice angostado y prolongado como un pequeño lóbulo (Fig. 39).........Lissopterus quadrinotatus Waterhouse

Lissopterus hyadessi Fairmaire, 1885

Localidad tipo: Bahie Orange.

Largo 10-12 mm. Coloración negra, disco con una mancha subapical externa.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS SUBESPECIES DE LISSOPTERUS HYADESSI

1. Costados del pronoto no sinuados atrás, ángulos posteriores obtusos.....

......Lissopterus hyadessi hyadessi Fairmaire

1'. Costados del pronoto levemente sinuados atrás, ángulos posteriores rectos.....

......Lissopterus hyadessi falklandicus Jeannel Lissopterus hyadessi hyadessi.

Distribución: Chile: *Magallanes:* Cabo de Hornos, Bahía Orange (Fairmaire, 1885). **Argentina:** *Tierra del Fuego* (Bruch, 1911).

Lissopterus hyadessi falklandicus Jeannel, 1938

Localidad tipo: Falklands Islands.

Distribución: Argentina: Islas Malvinas (Jeannel, 1938).

Lissopterus quadrinotatus Waterhouse, 1842

Localidad tipo: Falklands Islands. (=Lissopterus quadrinotatus var. binotatus Enderlein, 1912. Localidad tipo: Port Stanley; =Lissopterus quadrinotatus var. piceus Enderlein, 1912. Localidad tipo: Port Stanley).

Largo 16-18 mm. Coloración oscura, con algunas manchas en el élitro.

Distribución: Chile: Estrecho de Magallanes. Argentina: *Islas Malvinas:* Puerto Stanley (Enderlein, 1912); East Falkland (Schweiger, 1957); west Falkland (Schweiger, 1957); Beauchêne Island (Smith & Prince, 1985). *Tierra del Fuego* (Bruch, 1911).

Aspectos biogeográficos

Debido a su patrón particular de distribución, los Migadopini han sido utilizados para explicar algunas posturas biogeográficas. Jeannel (1938) postuló que los Migadopini constituyen un grupo primitivo, cuyo centro de origen fue en el Gondwana oriental durante la era Mesozoica y su actual distribución está confinada a áreas relictuales. Consideraba que el grupo ancestral se podría haber encontrado en las regiones australes de Australia y Nueva Zelanda. De este grupo se habrían originado los restantes Migadopini y su dispersión se habría producido a fines del Cretácico o en el Cenozoico, basándose en su ausencia en África del Sur y en las Islas Kerguelen y Crozet (Jeannel, 1967), ya que estas islas habrían estado unidas a la Antártida, pero se habrían separado durante el Cretácico y el Cenozoico, por lo que no pudo haber una colonización posterior desde las otras áreas australes (Jeannel, 1967).

Darlington (1965), por el contrario, expuso una teoría por la cual los centros de origen de los diversos taxones australes, entre ellos los Migadopini, estaban en las grandes masas de tierra holárticas. Por sucesivas oleadas de dispersión, habrían conquistado en forma independiente los continentes australes, desplazados hacia el sur por grupos más evolucionados. Los Migadopini representaban para Darlington un ejemplo claro de la última etapa que mostraba un grupo que había colonizado el sur, sin representantes en la región holártica debido a su extinción en esa área, y que habían quedado restringidos a las regiones más australes por con unos pocos géneros y especies.

Moret (1989) consideró que el descubrimiento de un taxón muy evolucionado en Ecuador estaba más de acuerdo con la postura de Jeannel que con la de Darlington, ya que este nuevo taxón se habría originado de sus ancestros australes en pulsos de expansión de la biota subantártica hacia el norte durante el Cenozoico.

Para analizar el patrón de distribución de Migadopini por medio de un enfoque biogeográfico que permita identificar eventos de vicarianza y dispersión se utilizó el de Dispersión y Vicarianza (DIVA). Para este efecto se consideraron siete áreas: Holártica (Hola), Ecuador (Ecua), Pampeana (Pamp), región de bosques de la Selva Valdiviana y Araucanía (Vald), región Magallánica, Cabo de Hornos y Malvinas (Maga), Australia y Tasmania (Aust) y Nueva Zelanda (Nzel). Reemplazando el nombre del taxón por su distribución se transformó el cladograma taxonómico obtenido (Fig. 2) en un cladograma de áreas (Fig. 41). En este cladograma de áreas, los clados cuyos taxones ocupaban una misma área fueron reunidos en un solo terminal, como el caso de los géneros Pseudomigadops cuyas especies habitan la región de Magallanes y Malvinas y Loxomerus cuyas especies son todas de Nueva Zelanda. Estos datos fueron codificados en una matriz (Tabla 2) para ser analizada con el programa DIVA 1.1.

El análisis dio como resultado 39 reconstrucciones históricas igualmente óptimas, que involucran ocho dispersiones. En la Figura 42, se muestran aquellas designaciones de nodos que son comunes a todas las reconstrucciones. Se observa que todas las reconstrucciones muestran tres eventos de dispersión, uno desde Magallanes a la región Valdiviana, otro desde la región Valdiviana a Magallanes y el tercero desde Nueva Zelanda a Australia (Fig. 42). Asimis-

mo, todas las reconstrucciones muestran en común varios eventos vicariantes entre más de dos áreas. El primero (Fig. 42, estrella con número 1) es la separación de la región Holártica de las áreas australes. No siempre se produce este evento vicariante entre las mismas áreas, esto es, debido a que en este nodo pueden asignarse distintas áreas australes (Fig. 42, nodo 30 y Tabla 4), pero todas las combinaciones que involucran la separación de la región Holártica (A en la Tabla 5) suman un valor de 2 que es la frecuencia observada para eventos que están en todas las reconstrucciones. Lo mismo podemos decir de la separación del género Aquilex, que se distribuye en la región andina de Ecuador (Fig. 42, estrella con número 2 y B en la Tabla 5). Este evento vicariante muestra que el área ancestral de Migadopini incluía a la región norte de América del Sur, la que se habría separado tempranamente del resto de las áreas. Esto contradice la propuesta de Moret (1989) de que Aquilex pudo haberse originado por la dispersión de los Migadopini americanos hacia el norte. El tercer evento vicariante que se observa entre más de dos áreas es la separación de la región Pampeana (Fig. 42, estrella con número 3). Si bien esta área se separa en el nodo siguiente de la región de Magallanes, algunas reconstrucciones aceptan con baja frecuencia que haya una vicarianza anterior y una dispersión posterior a la región Magallánica (Tabla 5, eventos C-DEG y C-DEFG). Esto es debido a que el análisis de DIVA considera que los costos de eventos dispersivos son iguales, ya que la región Magallánica debe ser o bien retenida en uno de los clados y adquirida (dispersión) en el otro o viceversa. La mayor frecuencia estaría indicando que el ancestro de los géneros Migadops, Antarctonomus, Monolobus y los restantes géneros australianos y neozelandeses podrían haberse dispersado a la región de Magallanes desde la región Valdiviana (presente en todas las posibilidades de su ancestro, D en el nodo 29 de la tabla 3) o desde ésta más Australia y Nueva Zelanda. Considero que esta dispersión es, además de la que posee mayor frecuencia, la más probable. En primera medida, los grupos que son endémicos de la región magallánica son los géneros Lissopterus y Pseudomigadops, que constituyen el grupo hermano de Rhytidognathus, distribuido en la región Pampeana. Por ello, el ancestro de este grupo es probable que estuviera distribuido en ambas áreas. En segunda medida, es más probable una dispersión desde la región Valdiviana a la Magallánica, ya que esta dispersión también se puede observar en el clado con los taxones 5 y 6 (Fig. 42) y las

especies descendientes que se encuentran en la región de Magallanes en los nodos 28 y 29 son especies ampliamente distribuidas (*Migadops latus y Antarctonomus complanatus*). El considerar que el evento vicariante aisló a organismos que habitaban por un lado, áreas orientales de la Patagonia y, por otro, la región Valdiviana y Nueva Zelanda estaría de acuerdo con lo propuesto por Brundin (1966). Este autor postulaba que existían dos patrones principales de distribución circunantárticos, uno que relacionaba Nueva Zelanda con los bosques de América del

Sur y el otro que relacionaba las estepas con la región austral de Australia. Para los nodos 26 a 27 (Fig. 42, Tabla 4) no hay datos disponibles que permitan elegir alguna de las asignaciones específicas que el programa DIVA da como posible de área ancestral.

Finalmente, si bien la asignación del área ancestral de los Migadopini australes puede variar de acuerdo a la reconstrucción, en todas ellas siempre están presentes tres áreas: la región Valdiviana, la Magallánica y la Pampeana. Las distintas reconstrucciones históricas difieren en incluir o no a Australia y Nue-

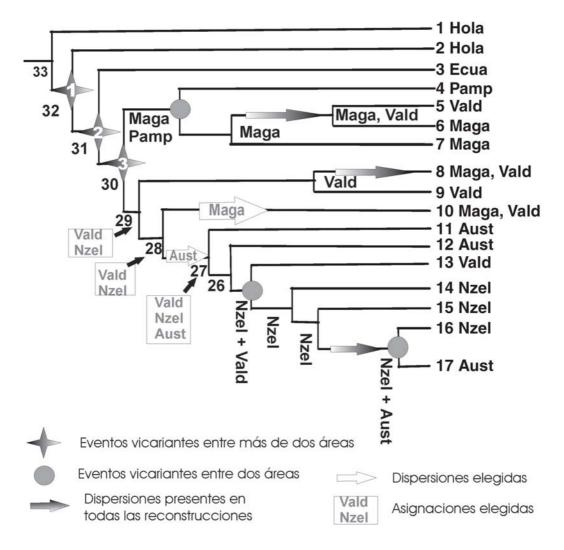


Fig. 42. Cladograma de áreas de la tribu Migadopini mostrando los eventos de dispersión y vicarianza. Hola: Holártica; Ecua; Ecuador; Pamp: Pampeana; Vald: región de bosques de la Selva Valdiviana y Araucanía; Maga: región Magallánica, Cabo de Hornos y Malvinas; Aust: Australia y Tasmania; Nzel: Nueva Zelanda. La asignación de áreas a los nodos que son iguales en las 45 reconstrucciones han sido colocados con los nombres de sus áreas. Los que pueden variar de una reconstrucción a otra están referidos a la Tabla 3.

TABLA 3
RECONSTRUCCIONES ÓPTIMAS QUE VARÍAN ENTRE LAS 45 POSIBLES OBTENIDAS.
A= HOLA; B= ECUA; C= PAMP; D= VALD; E= MAGA; F= NZEL; G= AUST

Nodo 26 (ancestro de los terminales 12-17): DG FG DFG
nodo 27 (ancestro de los terminales 11-17): G DG FG DFG
nodo 28 (ancestro de los terminales 10-17): D DG EG DEG DFG EFG DEFG
nodo 29 (ancestro de los terminales 8-17): D DG DEG DFG DEFG
nodo 30 (ancestro de los terminales 4-17): CDE CDEG CDEFG
nodo 31 (ancestro de los terminales 3-17): BCDE BCDEG BCDEFG
nodo 32 (ancestro de los terminales 2-17): ABCDE ABCDEG ABCDEFG
nodo 33 (ancestro de los terminales 1-17): ABCDE ABCDEG ABCDEFG

TABLA 4
DISPERSIONES DE UN ÁREA A OTRA.
(NO INCLUYE CUÁNDO HAY MÁS DE DOS ÁREAS)

Desde	Hasta	Frecuencia
Pamp	Maga	0,308
Vald	Maga	2,615
Vald	Nzel	0,410
Vald	Aust	0,308
Maga	Vald	2,667
Nzel	Vald	0,615
Nzel	Aust	2,256
Aust	Vald	0,513
Aust	Maga	0,154
Aust	Nzel	0,359
TOTAL		10,205

TABLA 5 FRECUENCIA DE LOS EVENTOS VICARIANTES QUE INVOLUCRAN MÁS DE DOS ÁREAS. A= HOLA; B= ECUA; C= PAMP; D= VALD; E= MAGA; F= NZEL; G= AUST.

Evento	Frecuencia
A-BCDE	0,923
A-BCDEG	1,538
A-BCDEFG	1,538
B-CDE	0,462
B-CDEG	0,769
B-CDEFG	0,769
C-DEG	0,154
C-DEFG	0,154
CE-DG	0,615
CE-DFG	0,615
D-CE	0,462
D-EG	0,308
D-EFG	0,308
D-FG	0,590
DE-G	0,462
DE-FG	0,256
DF-G	1,282
E-FG	0,308
E-DFG	0,051
TOTAL	11,564

va Zelanda. Considerando que estas áreas han constituido una unidad en el pasado es posible que el ancestro de los Migadopini poseyera una distribución amplia en la región occidental del Gondwana, como lo propuso Jeannel (1942, 1967) y que su origen no haya sido en forma independiente desde la región Holártica como lo propuso Darlington (1965).

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Esperanza Cerdeño, por la lectura de una versión previa del manuscrito; al Dr. Christian Rodríguez, por su invitación a realizar el trabajo, y al CONICET, por su apoyo. Este trabajo forma parte del proyecto "Diseño de una red de reservas para la protección de la biodiversidad en América del Sur Austral, utilizando modelos predictivos de distribución con taxones hiperdiversos" de la Fundación BBVA.

APÉNDICE 1

Listado de caracteres y estados de caracteres utilizados en el análisis filogenético.

- 1-Seta del escrobo mandibular: (0) ausente; (1) presente.
- 2-Galea de los palpos maxilares: (0) biarticulado; (1) uniarticulado.
- 3-Submentón: (0) separado del mentón; (1) fusionado al mentón, al menos en la región central.
- 4-Diente labial: (0) ausente; (1) simple; (2) bilobado.
- 5-Paraglosas: (0) largas; (1) diferenciadas; (2) indiferenciadas.
- 6-Setas del esclerito glosal: (0) cuatro; (1) dos; (2) una.
- 7-Setas de las paraglosas: (0) ausentes; (1) presentes.
- 8-palpos labiales y maxilares: (0) alargados; (1) cortos y anchos, subredondeados.
- 9-Antenas: (0) cortas, llegando hasta la base del élitro; (1) largas alcanzando el segundo tercio del élitro; (2) largas alcanzando el tercer tercio del élitro.
- 10-Cuarto segmento antenal: (0) pubescente en el tercio apical; (1) glabro.
- 11-Setas supraorbitales: (0) dos; (1) una, la posterior.
- 12-Cuello: (0) presente; (1) ausente.
- 13-Fosetas pares detrás de la línea posterior del ojo: (0) ausente; (1) presente.

- 14-Cuarto protarsito: (0) truncado; (1) bilobado, con ambos lóbulos iguales; (2) bilobado, con el lóbulo externo más desarrollado que el externo.
- 15-Cuarto mesotarsito: (0) truncado; (1) bilobado, con el lóbulo externo más desarrollado que el externo.
- 16-Cuarto metatarsito: (0) truncado; (1) bilobado, con el lóbulo externo más desarrollado que el externo.
- 17-Protarsitos de la hembra: (0) no dilatados; (1) dilatados.
- 18-Protarsitos de la hembra: (0) sin setas adhesivas; (1) con setas adhesivas.
- 19-Mesotarsitos 1-4 de la hembra: (0) no dilatados; (1) dilatados.
- 20-Mesotarsitos 1-4 de la hembra: (0) sin setas adhesivas; (1) con setas adhesivas.
- 21-Tibias anteriores del macho: (0) normales; (1) dilatadas.
- 22-Protarsitos de los machos: (0) 1-3 con setas adhesivas; (1) 1-4 con setas adhesivas.
- 23-Mesotarsitos de los machos: (0) 1-4 dilatados; (1) 1-3 dilatados; (2) 1-2 dilatados; (3) no dilatados.
- 24-Mesotarsitos de los machos: (0) sin setas adhesivas; (1) con setas adhesivas.
- 25-Borde del pronoto: (0) ancho; (1) delgado.
- 26-Borde anterior/posterior del pronoto: (0) de igual ancho; (1) posterior mayor que el anterior.
- 27-Reborde anterior del pronoto: (0) no marcada; (1) marcado.
- 28-Forma del pronoto: (0) ensanchándose desde la región anterior hasta la región media y con la base constreñida; (1) lados subparalelos; (2) lados divergentes hacia la región posterior, estando el ancho máximo en el margen posterior.
- 29-Seta media del pronoto: (0) presente; (1) ausente.
- 30-Seta apical del pronoto: (0) ausente; (1) presente.
- 31-Apófisis prosternal: (0) no sobrepasa las procoxas; (1) sobrepasa la línea posterior de las procoxas, pero no se apoya sobre el mesosterno; (2) sobrepasa la línea posterior de las procoxas y se apoya sobre el mesosterno.
- 32-Hombros: (0) redondeados; (1) rectos.
- 33-Reborde basal del élitro: (0) ausente; (1) presente.
- 34-Élitros: (0) sin estrías; (1) estriados enteros; (2) estrías finas

- 35-Puntuación elitral: (0) ausente; (1) fina; (2) fuerte.
- 36-Estría escutelar: (0) incompleta; (1) completa; (2) llegando hasta el tercio apical.
- 37-Estrías 1 y 2: (0) fusionadas en un tronco común en la base; (1) sin tronco basal.
- 38-Estrías 1 y escutelar; (0) fusionadas en el ápice; (1) no fusionadas.
- 39-Estrías 5 y 6: (0) separadas en la base; (1) unidas en la base.
- 40-Novena estría: (0) no doblada hacia adentro en la base; (1) doblada hacia adentro en la base y unida a la octava.
- 41-Seta en el cuarto basal de la estría 3: (0) ausente; (1) presente.
- 42-Coloración del élitro: (0) uniforme, concolor; (1) con una mancha subapical de color rojiza.
- 43-Último esternito abdominal del macho: (0) con borde apical redondeado; (1) fuertemente escotado.
- 44-Base lóbulo medio: (0) abierta ventralmente; (1) cerrada ventralmente.
- 45-Quilla basal (0) ausente; (1) presente.
- 46-Forma del lóbulo medio: (0) muy delgado; (1) ancho.
- 47- Región ventral del ápice: (0) recta; (1) con una curvatura hacia afuera (Figs. 31-32).
- 48-Parámero izquierdo: (0) asetoso; (1) con pocas setas; (2) con numerosas setas.
- 49-Parámero izquierdo: (0) alargado; (1) con forma más conchoide.
- 50-Ápice del parámero izquierdo: (0) esclerosado; (1) membranoso.
- 51-Parámero derecho: (0) con una hilera de setas; (1) con dos hileras de setas.
- 52-Escleritos x e y: (0) presente; (1) ausente.
- 53-Gonópodo VIII: (0) ausente (1) presente.
- 54-Gonópodo IX: (0) dímero; (1) monómero.
- 55-Estilómero IX: (0) sin setas en toda su superficie; (1) superficie cubierta de setas.
- 56-Órgano setoso subapical: (0) presente; (1) ausente.
- 57-Esclerito helmintoide: (0) presente; (1) ausente.

REFERENCIAS

- BAHER, M. 1997. Two new *Pseudomigadops* Jeannel, 1938 from the Falkland Island. Mitt. Munch. Ent. Ges. 87: 39-45.
- BALL G.E. & T.L. ERWIN. 1969. A taxonomic synopsis of the tribe Loricerini (Coleoptera: Carabidae). Can. Journ Zool. 47(5): 877-907.
- Blanchard, C. 1853. Descriptions des inséctes. Voyage au pôle Sud. Zoologie, vol. IV, 422 pp. París.
- BRUCH, C. 1911. Catálogo sistemático de los Coleópteros de la República Argentina. Pars I. Familia Carabidae (Cicindelinae, Carabinae). Rev. Mus. La Plata (Segunda Serie) 4(17): 143-180.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationshps and their significance, as evidence by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. Kung. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar 11(1): 1-471.
- CHAMPION, G.C. 1918. Notes on various South American Coleoptera collected by Charles Darwin during the voyage of the "Beagle", with descriptions of new genera and species. Entomologist's Mounthly Magazine 54: 43-55.
- CHAUDOIR, N. DE. 1861. Materiaux pour servir a l'étude des Cicindeletes et des carabiques. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou *34*: 491-576.
- Darlington, P.J. 1965. Biogeography of the southern end of the world. Distribution and history of the far southern life and land with assessment of continental drift. Cambridge, Massachusetts, Harvard University press. 236 pp.
- DEJEAN, P.F.M.A. 1831. Spècies général des coléoptères de la collection de M. le Compte Dejean, vol. 5. Paris: Mequignon-Marvis, Paris, 883 pp.
- ENDERLEIN, G. 1912. Die Inseckten des Antarko-Archiplata-Gebietes. Kungl. Svenska Veteskapsakademies Handlingar, Band. 48(3): 1-170, 4 lám.
- FAIRMAIRE, L. 1885. Liste de Coléoptères recueillis a la Terre du Feu par la "Mission de la Romanche". Ann. Soc. Entomol. France 5: 3-62.
- FARRIS, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. Syst. Zool. *31*(3): 3288-323.
- GOLOBOFF, P. 1993. NONA: a tree-searching program. Ms-Dos program and documentation, distributed by the author.
- GOURLAY, E.G. 1950. Auckland Island Coleoptera. Trans. R. Soc. N. Zeal. 78(2-3): 171-202.
- GUÉRIN-MÉNÉVILLE, M.F.E. 1841. Descriptions de quelques coléoptères provenent de la Tasmanie, de îles Vavao et Ternate, de Triton Bay, á la Nouvelle-Guinée, et du Port Famine, dans le Detroit de Magellan. Rev. Zool. 1841: 186-193.
- JEANNEL, R. 1938. Les Migadopides (Coleoptera, Adephaga), une lignee subantarctique. Rev. Fr. Entomol. 5(1): 1-55.
- JEANNEL, R. 1942. La Genèse des Faunes terrestres: Eléments de biogeográphie. Press Univ. France, 513 pp.
- JEANNEL, R. 1967. Biogeográphie de l'Amérique Australe. En: C. D. Delamare Deboutteville and E. Rapoport (eds.), Biologie de l'Amérique Australe, 3: 401-460. Paris: CHRS et CNIT
- JOHNS, P.M. 1974. Artrhopoda of the subantarctic Islands of New Zealand (1). Coleoptera: Carabidae. Southern New Zealand, Patagonian, and Falkland Islands Insular Carabidae. Journal Roy. Soc. New Zealand 4(3): 283-302.

- MADDISON, D.R., BAKER, M.D. & K.A. OBER. 1999. Phylogeny of Carabid beetles as infered from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae). Systematic Entomology 24: 103-138.
- MORET, P. 1989. Un Migadopidae sans strie surnuméraire des Andes de l'Équateur: *Aquilex diabolica* gen. nov., sp. nov. (Coleoptera, Caraboidea). Nouvelle Revue d'Entomologie (*N.S.*) 6(3): 245-257.
- Nègre, J. 1972. Un *Migadops* nouveau du Chili (Col. Carabidae). Miscelanea Zoologica 3(2): 47-49.
- NIXON, K.C. & J.M. CARPENTER. 1993. On outgroups. Cladistics 9: 413-426.
- REED, E.C. 1874. On the coleoptera Geodephaga of Chile. Proc. Zool. Soc. London *1874*: 48-70.
- ROIG-JUÑENT, S. 2000. The subtribes and genera of the tribe Brosc ini (Coleoptera: Carabidae): cladistic analysis, taxonomic treatment, and biogeographical considerations. Bulletin of the American Museum 255: 1-90.
- RONQUIST, F. 1996. *DIVA 1.1 User's manual*. Distribuido con el programa. Upsala, Suecia.
- RONQUIST, F. 1997a. Dispersal-Vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. Systematics Biology *46*(1): 195-203.

- RONQUIST, F. 1997b. Phylogenetic approaches in coevolution and biogeography. Zoologica Scripta 26: 313-322.
- Schweiger, H. 1957. Über einige der Skottsbergexpedition in Antarkto-Archiplata-Gebiet auf gesammelte Koleoptere. Ark. Zool. Band 12(1): 1-43.
- SMITH, R.I. L. & P.A. Prince, 1985. The natural history of Beauchêne Island. Biological Journal of the Linnean Society 24: 233-283.
- SOLIER, J. J. 1849. Coleópteros Pentámeros: En: C. Gay, Historia Físico y Política de Chile 4 (Zoología): 105-507. Paris: Fain & Thunot.
- STRANEO, S.L. 1969. Sui carabidi del Chile, raccolti dal Dr. Holgate della Royal Society Expedition (1958-1959) e dal Prof. Kuschel. Ann. Soc. ent. Fr. 5(4, ns): 951-971.
- Tremoleras, J. 1931. Notas sobre Carabidos Platenses. Rev. Soc. Entomol. Arg. 3(15): 239-242.
- WATERHOUSE, C. O. 1881. Account of the Coleoptera collected during the survey of H.M.S. "Alert" in the Straits of Magellan and on the coast of Patagonia. Proc. Zool. Soc. London 1881: 80-87.
- WATERHOUSE, G. R. 1842. Carabideous insects collected by Mr. Darwin, Esq., during the Voyage of Her Majesty's Ship Beagle. Ann. Mag. Nat. Hist. 9: 134-139.