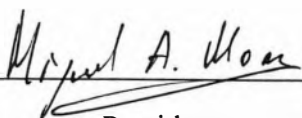


NELSON FERREIRA JUNIOR

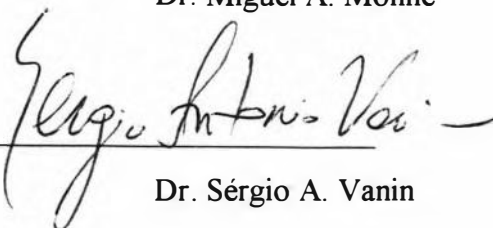
MORFOLOGIA EXTERNA DA LARVA DE *MEGADYTES GIGANTEUS* (LAPORTE,
1834) (INSECTE: COLEOPTERA: DYTISCIDAE), COM EVIDÊNCIAS SOBRE A
CONDIÇÃO MONOFILÉTICA DA TRIBO CYBISTERINI

Banca examinadora:




Presidente

Dr. Miguel A. Monné



Dr. Sérgio A. Vanin



Dr. Jorge L. Nessimian

Rio de Janeiro, 20 de setembro de 1994

Trabalho realizado no Departamento de Entomologia, Museu Nacional /
Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia - Universidade Federal do Rio de
Janeiro.

Orientador:

Prof. Dr Miguel Angel Monné Barrios

FICHA CATALOGRÁFICA

FERREIRA-Jr, Nelson

Morfologia externa da larva de *Megadytes giganteus* (Laporte, 1834) (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae), com evidências sobre a condição monofilética da tribo Cybisterini. Rio de Janeiro, UFRJ, Museu Nacional, 1994.

x, 68 p.

Dissertação de Mestrado. Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Morfologia larval; 2. *Megadytes giganteus*; 3. Coleoptera; 4. Dytiscidae; 5. Dissertação.

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional

II. Título.

Aos meus pais e ao meu filho

AGRADECIMENTOS

Aos meus amigos e colegas do laboratório de Entomologia, Departamento de Zoologia, UFRJ, pelo interesse demonstrado nas diversas fases do trabalho: Prof. Dr Jorge Luiz Nessimian, Prof. Alcimar L. Carvalho, Prof. Elidiomar R. da Silva, Luis Fernando M. Dorvillé, Gabriel Luis F. Mejdalani, José Ricardo Pereira, Eduardo R. Calil, Angela M. Sanseverino, Márcio Eduardo Felix, Beatriz A. Gallo, Márcia R. Guinelle, Luci Boa Nova Coelho, Maria Antonieta P. Azevedo.

Ao meu orientador, Dr Miguel Angel Monné Barrios (MNRJ), pela orientação, apoio constante e amizade.

Aos amigos Prof Johann Becker (MNRJ), Renner Luis C. Baptista (UFRJ) e Richard Sachsse (UFRJ), pelo auxílio na tradução de artigos em alemão.

Ao amigo Dr Mário C. C. Pinna (MZUSP), pelo interesse demonstrado no envio de material bibliográfico.

À CAPES e à FAPERJ, pela concessão da bolsa de estudos.

A todos aqueles que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

RESUMO

Os estádios larvais do ditiscídeo *Megadytes giganteus* (Laporte, 1834) foram estudados principalmente a partir de material coletado em um brejo entre dunas e em poças temporárias situados em Maricá, Rio de Janeiro, Brasil (22°56'S, 42°50'W). A morfologia externa das larvas de último estágio foi descrita, assim como a das larvas de primeiro e segundo estádios. A larva de último estágio foi figurada. Muitos dos caracteres encontrados nas larvas dessa espécie apresentam diferentes estados correspondentes em grupos distintos de Cybisterini ou correlatos, contribuindo ao estabelecimento de grupos monofiléticos. Assim sendo, considera-se as características exclusivas das larvas de último estágio de Cybisterini como sinapomorfias (margem anterior do fronto-clípeo trilobada; processo tegumentar subcônico; antenas com nove artículos; pubescência dorsal da mandíbula; posição basal da abertura posterior do canal mandibular; palpos maxilares com nove artículos; palpos labiais com quatro artículos; densa fileira de curtas setas espiniformes no terço basal da margem ventral do tarso 1; fileira de setas espiniformes bifurcadas nos dois terços apicais da margem ventral do tarso 1; urotergitos reduzidos à pequenas placas retangulares nos seis primeiros segmentos; localização subapical do ânus).

ABSTRACT

External morphology of the larva of *Megadytes giganteus* (Laporte, 1834) (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae), with evidences about the monophyletic condition of the Cybisterini.

The larval instar of the predaceous diving beetles *Megadytes giganteus* were studied based mainly on material collected in a sand dune swamp and temporary ponds located in Maricá, Rio de Janeiro States, Brazil (22°56'S, 42°50'W). The external morphology of the three instars larva is described. The larvae of third instar is illustrated. Many of the characters found in larva this species have different states represented in separate groups of Cybisterini or correlatives, contributing to the establishment of monophyletic groups. So, the unique terminal larval characters of species of Cybisterini (fore margin of fronto-clypeous trilobed; subconic tegumentary process; antenna 9-segmented; dorsal pubescence of mandible; basal position of the posterior orifice of mandible; maxillary palpi 9-segmented; labial palpi 4-segmented; dense row of small spiniform setae in basal third on ventral margin on tarsi 1; row of branched spiniform setae in apical two-thirds on ventral margin on tarsi 1; urotergites reduced to a small rectangular plate on segments 1 to 6; anus subapical) were taken as synapomorphies of the tribe.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO	1
1.1 - Larva	4
Morfologia	4
Registro de larvas de <i>Megadytes</i>	6
1.2 - Filogenia	8
1.3 - Objetivos	9
CAPÍTULO 2 - MATERIAL E TÉCNICAS	10
2.1 - Coleta e criação	10
2.2 - Preparação do material	11
2.3 - Terminologia	12
2.4 - Material examinado	13
CAPÍTULO 3 - RESULTADOS	15
3.1 - Morfologia externa da larva de último estágio	15
3.1.1 - Cabeça	15
Áreas epicraniais	16
Cavidade bucal	18
Tentório	19
Apêndices cefálicos	20
Cerviz	21
3.1.2 - Tórax	21
Segmentos do tórax	22
Pernas	24
3.1.3 - Abdome	25

Segmentos abdominais I a VI	26
Segmento abdominal VII	26
Segmento abdominal VIII	27
Segmento abdominal IX	28
Apêndices abdominais	28
3.2 - Descrição das larvas de primeiro e segundo estádios	28
3.2.1 - Cabeça	28
3.2.2 - Tórax	29
Segmentos do tórax	29
Pernas	29
3.2.3 - Abdome	30
CAPÍTULO 4 - DISCUSSÃO	31
4.1 - Variações morfológicas em <i>Cybisterini</i>	31
4.2 - Considerações sobre os caracteres de <i>Cybisterini</i>	34
<i>Cybisterini</i> como grupo monofilético	34
Caracteres não exclusivos de <i>Cybisterini</i>	38
Dytiscinae como grupo monofilético	39
CAPÍTULO 5 - CONCLUSÕES	42
FIGURAS	44
Índice das figuras	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
ANEXO 1 - Listagem de estruturas e seus códigos	65
ANEXO 2 - Listagem do material examinado de outras espécies	66

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO

A família Dytiscidae Leach, 1815, de distribuição cosmopolita, apresenta cerca de 154 gêneros recentes e 6 gêneros fósseis (NILSSON **et al.** 1989) e 3.000 espécies válidas, constituindo a segunda maior família da subordem Adephaga (SPANGLER, 1981). No Brasil foram registradas, aproximadamente, 161 espécies distribuídas em vinte e um gêneros (COSTA **et al.**, 1988).

Os adultos de Dytiscidae são convexos dorso-ventralmente e ovalados ou arredondados em forma, variando em tamanho de 1,1 (*Desmopachria minuta* Young) a 47,0 mm (*Megadytes ducalis* Sharp). Morfologicamente bem adaptados à vida aquática, movimentam conjuntamente, no nado, as pernas posteriores, as quais possuem franjas de longas setas natatórias. Tanto adultos quanto larvas são carnívoros e podem ser encontrados nos mais variados ambientes aquáticos, porém a maioria das espécies ocorre em ambientes lânticos (SPANGLER, 1981). Os adultos captam o ar atmosférico na superfície dos corpos d'água, armazenando-o sob os élitros. As larvas da maioria das espécies também captam o ar na superfície, através dos estigmas terminais do oitavo segmento abdominal (COSTA **et al.**, 1988). ALT (1912) descreve detalhadamente a estrutura dos estigmas da larva de *Dytiscus marginalis* Linnaeus, verificando que apenas o último par é funcional enquanto a larva se encontra no ambiente aquático. Ao final do

terceiro estágio a larva abandona a água e, geralmente, constrói uma câmara pupal na terra, abaixo da superfície. As larvas de algumas espécies empupam nos rizóides de musgos e raízes de outras plantas, sob rocha e folhas (SPANGLER, 1981) ou no mesófilo das folhas de macrófitas aquáticas (observação pessoal). Adultos recém-emergidos, permanecem em suas câmaras pupais por alguns dias, antes de retornarem ao ambiente aquático.

BLUNCK (1914) descreve o desenvolvimento embrionário de *Dytiscus marginalis*, com alguns comentários sobre a oviposição dessa espécie. O mesmo autor em outros dois artigos (1916a, 1916b) descreve o ciclo de vida, de ovo a adulto, desta espécie, tecendo comentários sobre a oviposição, a eclosão da larva, seu comportamento e hábitos alimentares, a morfologia da larva e da pupa, seus parasitas e a distribuição geográfica dessa espécie.

JACKSON (1958) descreve a oviposição e seu tempo de duração, a genitália da fêmea, o ovo e a eclosão da larva em *Agabus bipustulatus* Linnaeus, tecendo alguns comentários acerca da fertilidade desta espécie. Nesse artigo a autora comenta a oviposição em outras espécies de *Agabus* Leach. JACKSON (1960) descreve a oviposição em *Ilybius fuliginosus* Fabricius e *I. ater* De Geer. Nesse artigo, também é descrita a genitália da fêmea dessas espécies.

Diversos artigos e manuais têm sido publicados sobre a biologia de Dytiscidae. Para a Europa, podem ser citados, os de BALFOUR-BROWNE (1940, 1950 e 1958), GALEWSKY (1971 e 1973) e GUIGNOT (1931, 1947); para a América do Norte os de ARNETT (1973), DOYEN & ULRICH (1978), LEECH & CHANDLER (1956), LEECH & SANDERSON (1959), PENNAK (1978), WHITE *et al.* (1984) e YOUNG (1954); e para a Austrália o de WATTS (1978). Para a Região Neotropical, as informações de cunho biológico são raras e fragmentadas, constando apenas de sumárias descrições das larvas de último estágio de poucas espécies com alguns comentários sobre o tipo de ambiente em que foram encontradas. Pelo pouco conhecimento acerca das espécies neotropicais estes artigos e manuais tornam-se fontes úteis para consulta.

A família Dytiscidae é definida pelos seguintes caracteres: Adultos - (1) antenas filiformes e com onze artículos; (2) metasterno sem sutura transversal; (3) coxas 3 largas e inteiramente fusionadas ao metasterno (não expandidas em placas como em Haliplidae); (4) pernas posteriores robustas e com fileiras de longas setas natatórias e (5) primeiro urosternito visível dividido pelas coxas 3. Larvas - (1) mandíbulas falciformes e sulcadas ou com canal interno, do tipo sugadora; (2) pernas com seis artículos, duas garras e setas natatórias; (3) oitavo segmento abdominal longo e cônico e (4) nono segmento abdominal rudimentar.

A mais ampla revisão de Dytiscidae, a nível mundial, é a de SHARP (1882), incluindo as famílias Amphizoidae, Hygrobiidae e Noteridae. Nessa rara obra, é realizado estudo comparado da morfologia externa dos adultos, sendo este utilizado para o agrupamento dos táxons. Com base nesse agrupamento é proposta uma classificação bastante consistente para as categorias taxonômicas mais elevadas. Sua classificação foi o ponto de partida para muitos estudos da taxonomia, filogenia e classificação dos Hydradephaga, como por exemplo, BEUTEL (1986, 1988, 1991), BEUTEL & ROUGHLEY (1988), DETTNER (1985), EVANS (1985), KAVANAUGH (1986), NICHOLS (1985), ROUGHLEY (1981) e RUHNAU (1985, 1986). NILSSON *et al.* (1989) realizam uma revisão dos nomes do grupo do gênero e do grupo da família de Dytiscidae.

Apesar da existência de numerosas publicações sobre a taxonomia de Dytiscidae, para a América do Sul, a grande maioria data do século passado ou do início deste, sendo que pouquíssimas revisões foram feitas. O trabalho de SHARP (1882) ainda é uma importante contribuição. Não obstante existam chaves para as categorias mais elevadas e gêneros nesse trabalho, não há chaves para as espécies. MORONI & BACHMANN (1977) e SPANGLER (1981) relacionam as principais publicações acerca dessa família e das espécies ocorrentes na América do Sul austral e tropical respectivamente. BLACKWELDER (1944) lista a maioria das espécies assinaladas para as Américas Central e do Sul e Antilhas, bem como suas respectivas distribuições.

1.1 - Larva

Morfologia

BURGESS (1883) descreve detalhadamente a cavidade bucal de *Dytiscus marginalis*. O autor discute o mecanismo de fechamento da cavidade bucal, comentando alguns trabalhos anteriores. Nesse trabalho são fornecidas descrições da musculatura da cápsula cefálica e do intestino anterior, acompanhadas de algumas ilustrações.

BLUNCK (1918) descreve detalhadamente a morfologia dos três estádios da larva de *Dytiscus marginalis*. Nesse trabalho, várias estruturas sensoriais e os estigmas respiratórios são também descritos. O autor discute o significado funcional de algumas estruturas e compara a morfologia externa da larva dessa espécie com a das larvas de Carabidae, fornecendo boas ilustrações.

BLUNCK (1923) compara morfometricamente as larvas de primeiro estágio de *Dytiscus latissimus* Linnaeus, *D. marginalis*, *D. circumcinctus* Ahrens, *D. circumflexus* Fabricius e *D. dimidiatus* Bergsträsser. Neste trabalho são abordados alguns aspectos de biologia de cada espécie e é fornecida uma chave para a identificação das larvas jovens (primeiro estágio) dessas espécies.

KORSCHOLT (1924) publica uma monografia acerca de *Dytiscus marginalis*. Nessa obra o autor compila todas as informações disponíveis e publicadas acerca dessa espécie. Não obstante existam informações obtidas pelo próprio autor muitas das informações não são inéditas. O capítulo que trata da morfologia da larva é cópia fiel do artigo de BLUNCK (1918), incluindo as ilustrações.

BERTRAND (1972) publica um livro que trata dos estágios imaturos das famílias de coleópteros aquáticos do Mundo. Bertrand descreve sucintamente a morfologia e a biologia das larvas e pupas dessas famílias. Nessa publicação, são listados os trabalhos que descrevem imaturos de cada gênero e são fornecidos os caracteres

diagnósticos para categorias supra-específicas e chaves de identificação para famílias, subfamílias e gêneros. As descrições são acompanhadas de inúmeras ilustrações.

Alguns artigos descrevem as mandíbulas e suas formações sensoriais, codificando essas formações, nas larvas de Dytiscidae. DE MARZO (1976c) compara as mandíbulas de alguns gêneros de Colymbetinae (*Agabus*, *Colymbetes* Clairville, *Copelatus* Erichson, *Ilybius* Erichson, *Meladema* Laporte, *Melanodytes* Seidlitz e *Rhantus* Dejean). Com base no padrão das mandíbulas é hipotetizada uma sucessão evolutiva das larvas maduras (terceiro estágio) de Colymbetinae. DE MARZO (1977a) descreve as mandíbulas de algumas larvas de Dytiscinae (*Acilius* Leach, *Cybister* Curtis, *Dytiscus* L., *Eretes* Laporte e *Hydaticus* Leach). Nesse trabalho, são propostos alguns padrões de mandíbulas para Dytiscinae. DE MARZO (1978) descreve as mandíbulas de Laccophilinae (*Laccophilus* Leach) e de alguns gêneros de Hydroporinae (*Coelambus* Thomson, *Deronectes* Sharp, *Guignotus* Houlbert, *Hydroporus* Clairville, *Hydrovatus* Motschulsky, *Hygrotus* Stephens, *Hyphydrus* Illiger, *Oreodytes* Seidlitz, *Potamonectes* Zimmermann, *Scarodytes* Des Gozis, *Yola* Des Gozis). Com base na análise do padrão das mandíbulas o autor situa o gênero *Laccophilus*, e em consequência os Laccophilinae, próximo aos Colymbetinae.

DE MARZO (1979) descreve a anatomia e o funcionamento da cavidade bucal e da câmara sugadora cibário-faríngea das larvas de Hydroporinae (*Hydroporus*, *Hyphydrus* e *Potamonectes*), Laccophilinae (*Laccophilus*), Colymbetinae (*Agabus*, *Colymbetes* e *Rhantus*) e Dytiscinae (*Cybister*, *Dytiscus* e *Hydaticus*). Nesse artigo é proposta a terminologia para algumas estruturas, comparando as espécies estudadas.

WOLFE & ROUGHLEY (1985) apresentam um sistema, baseado naquele proposto para larvas de Carabidae por BOUSQUET & GOULET (1984), nomeando e codificando setas e grupos de setas das peças bucais, pernas e urogonfos da larva de terceiro estágio e pupa de *Matus ovatus ovatus* Leach. Nesse trabalho são feitos alguns comentários sobre a quetotaxia em outras espécies de Dytiscidae.

Alguns artigos descrevem e codificam o padrão da quetotaxia das larvas de alguns Dytiscidae. Nos Colymbetinae esse padrão é descrito para *Agabus* (DE MARZO, 1973 e 1974b), *Copelatus* (DE MARZO, 1976a) e *Melanodytes* (DE MARZO, 1974a), nos Laccophilinae para *Laccophilus* (DE MARZO, 1976b) e nos Hydroporinae para *Hyphydrus*, *Oreodytes* (DE MARZO, 1977b), *Hydroporus* (ALARIE, 1991a e 1992) e *Hygrotus* (ALARIE et al., 1990).

NILSSON (1988) descreve o número e a posição das sensilas das pernas da larva de primeiro estágio de muitas espécies de Dytiscidae em diferentes gêneros. Nesse artigo, a quetotaxia de algumas outras famílias próximas também é examinada e é apresentado um padrão ancestral para esses grupos. Nilsson considera Hydroporinae como o grupo mais precoce (AMORIM, 1982) de Dytiscidae.

ALARIE & HARPER (1990) examinam a quetotaxia no último segmento abdominal e nos urogonfos das larvas de primeiro estágio de Hydroporinae neárticos, com especial ênfase em Hydroporini. Nesse artigo, são examinadas espécies de *Desmopachria* Babington, *Hydroporus*, *Hygrotus*, *Liodessus* Guignot, *Potamonectes* (Hydroporinae) e de outras subfamílias de Dytiscidae, além de espécies de outras famílias, e é proposto o padrão ancestral de setas e poros primários para as larvas de Hydroporinae.

ALARIE (1991b) examina a quetotaxia e a porotaxia na cápsula cefálica e seus apêndices em larvas de primeiro estágio de trinta espécies neárticas de Hydroporinae, além de espécies de outras subfamílias e de outras famílias. Esse autor propõe o padrão ancestral de setas e poros para as larvas de Hydroporinae e discute em uma perspectiva filogenética, diferenças genéricas entre Hydroporinae.

Registros de larvas de *Megadytes*

Até o presente, muito pouco se conhece acerca das larvas do gênero neotropical *Megadytes* Sharp, visto que das vinte e duas espécies válidas (BLACKWELDER, 1944; MOUCHAMPS, 1957; TREMOUILLES & BACHMANN,

1980; TREMOUILLES, 1989) apenas as larvas de último estágio de quatro delas foram nominalmente descritas. Essas descrições são acompanhadas de breves comentários acerca do ambiente onde as larvas foram coletadas.

BERTRAND (1934), assinalando a semelhança com as larvas de *Cybister*, descreve sucintamente sete morfótipos atribuindo-os ao gênero *Megadytes*, através da utilização do critério geográfico. Nesse artigo o autor, com base na forma do clipeo, reúne estes morfótipos em três grupos (grupos I, II e III). As larvas de *Megadytes* sp. 1, de Macouria (Guiana Francesa), e de *Megadytes* sp. 3, de Icaño (Argentina), já haviam sido anteriormente descritas como *Cybister* pelo próprio autor (BERTRAND, 1928).

Confirmando a semelhança entre as larvas de *Cybister* e as de *Megadytes*, BERTRAND (1968) abandona o critério geográfico para separar as larvas desses gêneros, visto que algumas espécies de *Cybister* ocorrem na América do Sul. Nesse artigo, Bertrand descreve a margem clipeal e as mandíbulas de dois morfótipos, *C.* sp. A. e *C.* sp. B, de furo do Lago Redondo (Região Amazônica, Brasil), associando-os ao gênero "*Cybister* ?".

CEKALOVIC (1974) descreve e ilustra a larva de último estágio de *Megadytes australis* (Germain). Nesse artigo é descrito o tipo de ambiente onde a espécie foi coletada e é dada uma lista dos insetos aquáticos encontrados nesse mesmo ambiente.

BERTRAND (1976) associa as larvas do grupo II (*Megadytes* sp. 2, *Megadytes* sp. 3 e *Megadytes* sp. 4), descritas pelo próprio autor (BERTRAND, 1934), a *Megadytes australis*. Nesse artigo, o autor verifica que dos caracteres utilizados por WATTS (1963, 1964) e BERTRAND (1972) para separar as larvas de *Cybister* das de *Onychohydrus* Schaum & White (descritas como *Homoeodytes* Regimbart) apenas a posição dos urogonfos é confiável, já que a denticulação da margem clipeal das larvas desse gênero ocorre também em algumas larvas de *Cybister*.

FERREIRA-JR (1993) descreve e ilustra, com base em material criado, a larva de último estágio de *Megadytes giganteus* (Laporte), dando uma breve caracterização do ambiente além de alguns dados acerca do período de pupação da

espécie. Nesse artigo, o autor discute algumas características que separam essas larvas das de *M. australis*, assinalando sua semelhança com a larva denominada como *Megadytes* sp. 6 de BERTRAND (1934).

FERREIRA-JR (no prelo) descreve e ilustra as larvas de *Megadytes fallax* (Aubé) e de *M. marginithorax* (Perty). Nesse artigo o autor separa as larvas das quatro espécies até então descritas e comenta, colocando em dúvida, a condição monofilética do gênero.

1.2 - Filogenia

As relações filogenéticas dentro de Dytiscidae ainda não são bem conhecidas. SHARP (1882), através de um estudo comparado da morfologia externa dos adultos, agrupou vários gêneros definindo categorias supragenéricas. A maioria dessas categorias forma, sem dúvida, grupo monofilético. Um número de artigos têm sido publicados na tentativa de elucidar a filogenia de Dytiscidae, propondo classificações baseadas na análise de caracteres: proventrículo (BALFOUR-BROWNE, 1934, 1935, 1944; SMRZ, 1982), metafurca (RIHA, 1955; BALFOUR-BROWNE, 1961), venação da asa (GOODLIFFE, 1939; BALFOUR-BROWNE, 1943), estrutura da genitália da fêmea (BÖVING, 1913; BALFOUR-BROWNE, 1950; BURMEISTER, 1976), secreção das glândulas pigidiais (DETTNER, 1985) e caracteres pré-imaginais (RUHNAU & BRANCUCCI, 1984). A análise de BURMEISTER (1976) é extremamente detalhada, bem ilustrada e, juntamente com as de RUHNAU & BRANCUCCI (1984) e de DETTNER (1985), apresenta uma abordagem cladística.

Recentes estudos têm demonstrado o valor taxonômico e filogenético da análise das sensilas (quetotaxia e porotaxia) nas larvas de Dytiscidae. Segundo NILSSON (1988) como o padrão da quetotaxia das larvas de primeiro estágio em muitos grupos apresenta pouca ou nenhuma variação, seu valor diagnóstico é limitado. Entretanto, a relativa estabilidade desse sistema de caracteres em táxons mais elevados (por exemplo

subfamília) sugere um grande valor no estudo da reconstrução da filogenia. O valor da quetotaxia é incrementado quando as setas primárias, encontradas nas larvas de primeiro estágio, podem ser separadas das setas secundárias, às quais são adicionadas às larvas de segundo e terceiro estádios (ALARIE, 1991b).

RUHNAU & BRANCUCCI (1984), analisando a posição filogenética do gênero *Lancetes* Sharp, consideram *Copelatus* (e conseqüentemente Copelatini) como grupo irmão de todos os outros Dytiscidae. NILSSON (1988), em sua revisão das setas primárias nas pernas de Dytiscidae, considera os Hydroporinae mais precoces que todos os outros Dytiscidae, considerando Copelatini como o ramo mais precoce de Colymbetinae. Contudo, ambos os autores consideram a subfamília Dytiscinae um dos ramos mais retardados (AMORIM, 1982) de Hydradephaga.

1.3 - Objetivos

- Descrever detalhadamente a morfologia externa da larva de terceiro estágio de *Megadytes giganteus*.
- Descrever as modificações morfológicas ocorrentes a partir do primeiro estágio.
- Comparar morfologicamente a larva de *M. giganteus* com as larvas das outras espécies do gênero e da tribo Cybisterini, verificando os atuais agrupamentos.
- Verificar a condição monofilética da tribo Cybisterini.
- Correlacionar os estados descritos para alguns caracteres de Cybisterini aos encontrados em diversos imaturos desta família.

CAPÍTULO 2

MATERIAL E TÉCNICAS

2.1 - Coleta e criação

A maior parte das larvas ora estudadas foi coletada, periodicamente, entre os anos de 1986 e 1993, em um brejo entre dunas (Brejo Canal de Itipuaçu) e em poças temporárias, durante o projeto "Estudos sobre invertebrados límnicos brasileiros. II. A Fauna invertebrada aquática de alagados em áreas de restinga em Maricá - Rio de Janeiro". Este projeto foi desenvolvido pelo Laboratório de Entomologia do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). As coletas foram efetuadas com o auxílio de diversas peneiras (com malhas de 1 e 2 mm. de diâmetro), raspando-se seções da vegetação aquática submersa. Utilizou-se também um aparelho, para a amostragem quantitativa do bentos, desenvolvido no Laboratório de Entomologia (ARCOVERDE *et al.*, 1988). As larvas obtidas foram fixadas *in loco* ou mantidas vivas para a criação em laboratório. Com esta finalidade, foram transportadas individualmente em frascos de vidro, evitando assim o canibalismo, com água do local de coleta. Estes frascos eram acondicionados em geladeira de isopor para evitar mudanças bruscas de temperatura. Coletou-se também areia e um suprimento extra de água visando dar continuidade à manutenção em laboratório.

No laboratório, procedeu-se a criação das larvas, transferindo-as separadamente para cubas de isopor com tampas teladas. As cubas são divididas em dois compartimentos, um contendo água e o outro areia, este último utilizado pela larva madura para a pupação. Estas cubas foram deixadas à sombra, sob iluminação natural e temperatura ambiente. A coluna de água nas caixas foi mantida entre 30 e 50 mm. As larvas foram alimentadas três ou quatro vezes por semana com pequenos animais servidos vivos, que foram criados para este fim, tais como pequenos oligoquetos aquáticos, larvas de quironomídeos e culicídeos (Insecta, Diptera), larvas de tenebrionídeos (Insecta, Coleoptera), pequenos peixes e girinos. Os restos de alimentos eram removidos e toda a água era renovada, na tentativa de evitar qualquer tipo de contaminação, após a alimentação. Todos os espécimes criados foram etiquetados e receberam um código numérico referente às informações obtidas na criação destes. As exúvias foram conservadas em álcool etílico a 80%, separadas em flaconetes de vidro e receberam a mesma referência numérica de seus respectivos exemplares.

2.2 - Preparação do material

Algumas larvas foram mortas e fixadas **in loco** em formaldeído a 4% ou álcool etílico a 80%. Em laboratório, as larvas foram geralmente mortas em água aquecida a 60 °C, fixadas em formaldeído a 4% ou KAAD ou BOUIN, por 24 horas, e conservadas em álcool etílico a 80%.

Para o estudo do endoesqueleto da cabeça algumas larvas foram dissecadas, separando-se a cabeça do restante do corpo, com o auxílio de estiletes. Para a dissolução da musculatura as cabeças foram mergulhadas em solução de KOH a 10% a frio, por aproximadamente 24 horas, ou aquecidas em banho maria por tempo variável. Em seguida as peças foram deixadas em água destilada, para a retirada do KOH. A cápsula cefálica foi cortada dorsalmente ou ventralmente com o auxílio de tesoura de

dissecção e estiletes. A musculatura e outros tecidos que ainda não estavam dissolvidos foram removidos com estiletes e pinças.

Algumas cápsulas cefálicas foram emblocadas em parafina para a realização de cortes sagitais. As cápsulas cefálicas destinadas ao emblocamento foram desidratadas em banhos sucessivos de uma série crescente de álcoois (80%, 90%, 95% e 100%), por aproximadamente 30 minutos em cada banho. Após a desidratação as peças foram submetidas a um banho de xilol (mesma duração dos precedentes) passando em seguida diretamente para uma placa de Petri contendo parafina derretida, em estufa a 60 °C, por 24 horas. Depois da formação dos blocos estes foram cortados, com o auxílio de lâminas de barbear e bisturis. Os cortes foram aquecidos em banho-maria e submetidos a um banho de xilol, para a retirada da parafina, e reidratados em banhos sucessivos de álcool (na seqüência inversa à de desidratação).

As observações e esquematização dos exemplares ou exúvias inteiras ou peças destacadas foram realizadas em placas de Petri, com uma camada de parafina, contendo álcool a 80% e lâminas escavadas contendo glicerina e, no fundo, um pouco de vaselina sólida. A parafina e a vaselina destinam-se a segurar as peças, não permitindo mudanças de posição.

O exame e os desenhos dos exemplares foram realizados ao microscópio estereoscópico Olympus com o aumento de até 160 vezes, equipado com ocular micrométrica quadriculada; microscópio estereoscópico Jena com o aumento de até 100 vezes, equipado com câmara clara; ou microscópio óptico Jena com o aumento de até 400 vezes, equipado com ocular micrométrica quadriculada. Os desenhos foram feitos a lápis em papel milimetrado e transferidos para papel vegetal e cobertos a nanquim.

2.3 - Terminologia

Para a descrição morfológica, tomou-se como referência geral os trabalhos de BERTRAND (1972), BLUNCK (1914, 1918), FIORI (1948) e SNODGRASS (1927,

1931, 1935, 1947). No caso da cavidade bucal utilizou-se como referência os trabalhos de DE MARZO (1979) e SNODGRASS (1935). A terminologia utilizada para a descrição da quetotaxia é baseada nos trabalhos de BOUSQUET & GOULET (1984), NILSSON (1988) e WOLFE & ROUGHLEY (1985). Sensila se refere à toda estrutura cuticular superficial conectada à receptores (setas e poros), espinho se refere à expansões cuticulares não associadas à receptores. Seta é qualquer tipo de cerda e poro é um tipo de sensila em forma de orifício. Os termos precoce e retardado foram retirados de AMORIM (1982) e se referem aos termos primitivo e derivado, respectivamente. Larvas I, II e III se referem às larvas de primeiro, segundo e terceiro estádios, respectivamente. No anexo 1 estão listadas as estruturas referidas e figuradas no trabalho com seus respectivos códigos.

Neste trabalho, visando tornar mais ampla a discussão sobre a morfologia da larva da espécie ora estudada, foram utilizadas informações retiradas de diversos artigos que descrevem as larvas de outras espécies de Dytiscidae. No anexo 2, encontra-se listado o material de outras espécies examinado pelo autor.

O material examinado encontra-se depositado na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

2.4 - Material examinado

BRASIL. Rio de Janeiro: Maricá, restinga de Barra de Maricá. N. Ferreira-Jr leg.

15/IV/1987; 1 larva III.

16/V/1987; 2 larvas II.

05/VI/1987; 1 larva II criada até a emergência do adulto.

14/VIII/1987; 1 larva II e 3 larvas III e 1 larva III criada até a emergência do adulto.

17/X/1987; 3 larva III.

01/V/1988; 2 larvas II.

03/IX/1988; 6 larvas I, 1 larva II e 1 larva III.

23/II/1989; 1 larva III, 1 pupa e 1 larva III criada até a emergência do adulto.

07/VIII/1991; 1 larva I e 1 larva III criada até a emergência do adulto.

15/XII/1991; 1 larva I.

03/I/1992; 2 larvas II.

Alagoas: Lagoinha Delmiro Gouveia. R. Sachsse leg.

20-25/III/1992; 7 larvas I, 2 larvas II e 2 larvas III.

CAPÍTULO 3

RESULTADOS

3.1 - Morfologia externa da larva de último estágio

(Figs 1 - 16)

As larvas apresentam formato geral alongado, cilíndrico, estreitando-se gradualmente para trás e são inteiramente cobertas por setas. A cabeça, o pronoto, o escudo notal do mesotórax e do metatórax, os processos presternais, as pernas, os mediotergitos e os dois últimos segmentos abdominais são fortemente esclerosados e o restante do corpo é fracamente esclerosado, dando um aspecto membranoso.

A coloração geral é castanho-escura dorsalmente, com três faixas amareladas, duas laterais e uma mediana, que se estendem do pronoto até o penúltimo urotergo, e amarela ventralmente. Nos exemplares mais claros tais faixas são quase imperceptíveis.

3.1.1 - Cabeça

A cabeça é prognata e bem desenvolvida, mais larga que o protórax. O formato geral, como na maioria das espécies de Dytiscinae, é subquadrado, deprimido

dorso-ventralmente e constricto posteriormente. A coloração geral é castanha, com várias manchas enegrecidas, correspondendo aos pontos de inserção muscular.

A região dorsal é marcada pela linha de clivagem ecdisial (lcd) (SNODGRASS, 1947). Essa linha apresenta-se em forma de Y (fig. 3). O tronco do Y é retilíneo e parte do forame occipital, ultrapassando um pouco a metade do comprimento da cápsula cefálica. Os braços do Y são sinuosos e se estendem até a base das mandíbulas. A linha de clivagem dorsal é chamada de sutura epicranial por alguns autores (COSTA, *et al.* 1988; FIORI, 1948), sendo o tronco chamado de sutura coronal e os braços, de ramos frontais (suturas pré-frontoclipeais de BLUNCK (1918). Ventralmente, a cabeça é marcada, como em *Dytiscini* e *Colymbetini*, por uma única linha mediana, denominada de linha ventral de clivagem (lcv) por HINTON (1963). Essa linha ventral (fig.4) é reta e se estende do foramen occipital até a base do mento. A linha ventral de clivagem é denominada de sutura gular por vários autores como, por exemplo, BÖVING & CRAIGHEAD (1930) e FIORI (1948).

Áreas epicraniais (Figs 3 - 4)

O labro (La), que segundo BLUNCK (1918) deslocou-se ventralmente, é esclerosado e está situado sob a margem anterior do fronto-clípeo (fig. 7). Essa área apresenta anteriormente o contorno descrito para o fronto-clípeo e se estende até o ponto de fechamento da cavidade bucal. A partir da margem interna do lobo lateral do fronto-clípeo, se projeta ventralmente, uma pequena protuberância tegumentar em forma de espinho, bastante esclerosada, chamada de processo tegumentar subcônico (ps) (DE MARZO, 1979). Este processo está disposto da tal forma que a ponta da mandíbula do lado oposto, quando em posição de repouso, fica apoiada sobre ele. Externamente, na base desse processo, há uma área espinulosa (ae) (DE MARZO, 1979), a qual apresenta um tufo de setas espiniformes. Essa área é denominada de epifaringe por alguns autores como DE MARZO (1979) e COSTA, *et al.* (1988).

O fronto-clípeo (FCI) (SNODGRASS, 1935) forma uma área triangular com a base voltada para a região anterior da cabeça (fig. 3). Esta área é limitada lateralmente pelos braços da linha de clivagem dorsal. A margem anterior é recortada por duas profundas incisões formando três lobos, um mediano e dois laterais. O lobo mediano (lm) é cônico, maior e mais agudo que os laterais e truncado apicalmente, apresentando um tufo de longas setas no ápice. Os lobos laterais (ll) são achatados dorso-ventralmente e obtusos, com uma fileira de curtas setas que percorre as margens desses lobos e um tufo de setas no ápice. Os ângulos antero-laterais dessa área, denominados por FIORI (1948) de proeminências epistomais lobiformes (pl), são arredondados e projetam-se obliquamente à frente e para os lados. Essa área é coberta por diversas setas e apresenta algumas manchas escuras que representam pontos de inserção muscular. BLUNCK (1918) denomina essa área de pré-fronte.

Os parietais (Par), maior área do epicrânio, se estendem da margem antero-lateral da cápsula cefálica até o occipúcio (figs 3, 4). Posteriormente, são contíguos, separando-se dorsalmente pelo tronco da linha de clivagem e ventralmente pela linha de clivagem ventral. Anteriormente, separam-se do fronto-clípeo pelos braços da linha de clivagem dorsal. As margens laterais são quase paralelas, algo convergentes para os ângulos latero-posteriores, que são arredondados. Nessa área estão localizadas as regiões oculares, as antenas e os apêndices bucais. Dorsalmente, próximo à porção anterior de cada braço da linha de clivagem localiza-se uma pequena mancha clara que corresponde à mácula tentorial (mtd) ("ponto de contato" do braço dorsal de tentório com o epicrânio). Ventralmente, próximo à metade do comprimento da linha de clivagem localiza-se, a cada lado, a fôvea do braço tentorial posterior (ftp). A superfície dessa área é rugosa, coberta de setas e marcada por diversas manchas escuras que correspondem aos pontos de inserção muscular. Os parietais são denominados de região pós-frontal por BLUNCK (1918).

A região ocular (Roc) apresenta seis estemas (etm) bem desenvolvidos, quatro dos quais localizados dorso-lateralmente e dois ventro-lateralmente (figs 3, 4). Os

estemas estão dispostos em duas fileiras transversais, de três estemas cada. As margens laterais e posterior desta região encontram-se delimitadas por uma fileira de setas.

O occipúcio (Ocp), que corresponde à região constricta da cabeça, é estreitado e cilíndrico, limitado anteriormente por uma carena transversal (figs 3 e 4). O bordo posterior dessa área apresenta uma leve reentrância dorsal mediana, outra nas laterais e uma profunda reentrância ventral mediana. Esta última quase toca a carena que delimita anteriormente a área occipital. Dorsalmente notam-se quatro cerdas a cada lado e algumas impressões musculares discretas. Ventralmente a cada lado da reentrância mediana há uma impressão, a mácula tentorial ventral (mtv), que corresponde ao "ponto de contato" interno do prolongamento do braço posterior do tentório com esta área.

Cavidade bucal (Figs 5 -7)

Como refere SNODGRASS (1935), na maior parte dos insetos sugadores, incluindo as larvas de Dytiscidae, o cibário está modificado em uma câmara sugadora. Esta consiste em uma câmara pré-oral, parcialmente ou inteiramente inclusa na cavidade cefálica de modo que a abertura para o exterior é a boca funcional (distinta da boca morfológica).

A cavidade bucal é fechada medianamente pela coadaptação da epifaringe e da hipofaringe, formando uma câmara pré-oral bombeadora transversal (figs 5 e 6), o cibário de SNODGRASS (1935). Segundo DE MARZO (1979) essa câmara se funde à faringe formando uma câmara bombeadora cibário-faringeal (cib). A parede ventral dessa câmara, bastante esclerosada, é formada inteiramente pela hipofaringe e a parede dorsal, algo membranosa, é formada, em parte, pela epifaringe e, em parte, pela faringe (DE MARZO, 1979). Essa câmara se projeta lateralmente, através das expansões laterais, formando canais transversais que são denominados por DE MARZO (1979) de meatos cibários, até as aberturas laterais (al) localizadas ventralmente nas proeminências epistomiais lobiformes. Essas aberturas laterais correspondem à boca funcional definida

por SNODGRASS (1935). Na porção distal, o fechamento do meato cibarial é completado ventralmente pelo lobo pré-maxilar (lpm). Esse lobo é uma estrutura alongada e esclerosada que se estende até a articulação da maxila.

O lobo pré-maxilar apresenta uma protuberância anterior (pa) (DE MARZO, 1979), cilíndrica e esclerosada, orientada lateralmente de modo que esta pode ser tocada pela ponta da mandíbula do lado oposto. Essa protuberância foi denominada de "maxillulae" por Magans (BERTRAND, 1972; BLUNCK, 1918).

Tentório (Figs 5, 6, 8)

O tentório (Tnt) é formado por dois braços anteriores, dois braços posteriores e seus prolongamentos, dois braços dorsais e por uma ponte transversal (Fig. 8). A área de inserção dos braços anteriores (ba) pode ser determinada, externamente, pela presença das fôveas tentoriais anteriores (fta), que localizam-se entre os alvéolos antenais e os braços da linha dorsal de clivagem. Estes braços são estruturas filiformes alongadas que se projetam posteriormente no interior da cápsula cefálica, ligando-se aos braços dorsais. Os braços dorsais (bd), bem mais robustos e curtos que os anteriores, estão unidos aos braços posteriores e projetam-se, dorsalmente, até os parietais. O ponto em que os braços dorsais entram em "contato" com a cápsula cefálica pode ser reconhecido pelas máculas tentoriais dorsais (mtd), que localizam-se medianamente, próximas aos braços da linha dorsal de clivagem. Os braços posteriores (bp), robustos e curtos, partem das fôveas tentoriais posteriores (ftp), que estão localizadas ventralmente, e se ligam aos braços posteriores. Cada braço posterior emite um fino prolongamento (pgt) que projeta-se até a mácula tentorial ventral (mtv), localizada ventralmente no occipúcio. Na parte anterior desses prolongamentos existe uma ponte transversal (ptt) que une um ao outro.

Apêndices cefálicos (Figs 9 - 12)

As antenas (Ant) (fig. 9) são filiformes, longas, esclerosadas e apresentam nove artigos, como em todos os *Cybisterini*. Localizam-se, na região dorsal, antero-lateralmente nos parietais entre as regiões oculares e a base das mandíbulas. Os antenômeros diminuem gradualmente em comprimento e espessura da base para o ápice. O oitavo antenômero apresenta, apicalmente, um apêndice sensorial acessório, dando a impressão de que o último antenômero é birramado. Segundo BERTRAND (1972) as larvas de *Dytiscinae* apresentam segmentação secundária das antenas, atingindo o número máximo de artigos em *Cybisterini*.

As mandíbulas (Md) (fig. 10) são rígidas, com o ápice bastante esclerosado, simétricas, longas e falciformes. Localizadas nos ângulos antero-laterais da cabeça, articulam-se com o epicrânio dorsalmente, por meio de um acetábulo, próximo ao braço da linha de clivagem, e ventralmente, por um côndilo, próximo à área ocular; movendo-se no plano horizontal. Possuem um canal mesal, denominado canal mandibular, que se abre, ventralmente, por um orifício anterior (oa), próximo ao ápice, e dorsalmente, por um orifício posterior (op), próximo à base. Entre estes orifícios, na margem interna das mandíbulas, estende-se, ventralmente nos dois primeiros terços, e dorsalmente no último terço, a fissura intermediária (fi). A margem externa do orifício anterior é em parte recoberta por um grupo setas curtas. Posteriormente a este orifício, as mandíbulas são circundadas por uma coroa de setas longas (cs). Na margem interna das mandíbulas, dorsalmente à fissura intermediária, há uma fileira de setas curtas (fd), que se estende da coroa de setas até a região em que a fissura intermediária torna-se dorsal.

As maxilas (Mx) (fig. 11) são palpiformes e tão longas quanto as antenas. Localizam-se ventralmente entre as mandíbulas e o lábio. O cardo (ca) é reduzido e esclerosado, estando firmemente integrado à parte latero-ventral externa da base do estipe. O estipe (es) é longo, cilíndrico e estreito, apresentando, apicalmente, no lado interno uma pequena protuberância que pode corresponder à gálea. Segundo BERTRAND (1972) nas

larvas de *Cybisterini* a gálea e a lacínia estão ausentes. Os palpos maxilares (pmx) apresentam nove artículos.

O lábio (Lb) (fig. 12) divide-se em pré-mento e pós-mento, este último apresenta-se subdividido em mento e submento (ANDERSON, 1936). Como nas demais espécies da família, o pré-mento (pm) e o mento (mn) são distinguíveis da cápsula cefálica. O submento (sm) encontra-se fusionado à cabeça, sendo representado por uma região concava à frente das fôveas tentoriais posteriores. O pré-mento é transverso e retangular, membranoso no centro e esclerosado lateralmente, com uma lígula (lg) cônica e membranosa. O mento é curto, largo e transverso, membranoso em toda a sua extensão. Os palpos labiais (plb) apresentam quatro artículos, como em todos os *Cybisterini*.

Cerviz

A cerviz (Cz) apresenta-se como um estreito anel membranoso pós-cefálico. Desta, apenas distinguem-se dois pares de escleritos, um deles posicionado próximo à reentrância dorsal mediana do occipúcio e o outro próximo à reentrância ventral mediana.

3.1.2 - Tórax

Os segmentos do tórax são cilíndricos, esclerosados dorsalmente e membranosos ventralmente. O protórax, o mesotórax e o metatórax possuem estrutura relativamente simples e bastante uniforme. Dorsalmente, cada segmento é revestido com um escudo bastante esclerosado (escudo notal) que se estende até os lados. As porções ventrais, deixadas livres por esses escudos, são membranosas com algumas placas esclerosadas. A região dorsal é marcada pela linha de clivagem ecdisial. Esta linha de clivagem se estende, longitudinalmente, no centro de cada escudo dorsal.

Segmentos do tórax (Fig. 13)

O protórax (Prt) é o segmento mais longo do tórax, seu comprimento equivale, aproximadamente, ao do mesotórax e metatórax reunidos. O dorso, fortemente abaulado, e as laterais dos segmentos são revestidos pelo escudo notal, que cobre a maior parte do protórax. Com exceção da linha de clivagem não existem quaisquer suturas longitudinais que delimitem noto e pleuras. Segundo BLUNCK (1918) todo o escudo esclerosado deve ser interpretado como o pronoto, enquanto as pleuras, em parte, são deslocadas ventralmente (epímeros) e, em parte, faltam (episternos). As margens anterior e posterior são retilíneas e os ângulos laterais arredondados. O pronoto está entalhado de cada lado por uma depressão transversal e apresenta algumas manchas escuras representando pontos de inserção muscular. Toda a superfície do pronoto é coberta por longas setas.

Com base em algumas pregas transversais que dividem o prosterno, podem ser distinguidas quatro regiões: presterno, basisterno, esternelo e espinasterno. O presterno (Pst), região anterior às pernas, é limitado posteriormente pelo sulco que corresponde às apófises pré-furcais. Esta região apresenta duas placas esclerosadas trapezoidais, denominadas de processos presternais (pps) por BERTRAND (1972). Essas placas são os "escudos pleurais" de BLUNCK (1918). O basisterno (Bst), região mediana, é membranoso e posteriormente limitado pelo sulco pré-costal, localizando-se entre as pernas. Estas se erguem em dois "cômoros de rolamento" (BLUNCK, 1918), as subcoxas, delimitadas ântero-lateralmente pelos trocantins (trs) (episternos de FIORI, 1948) e latero-posteriormente pelos epímeros (Epm). Nas extremidades do sulco pré-costal estão as fôveas apodemais correspondentes às duas apófises furcais. O esternelo (Est), região posterior às pernas, é inteiramente membranoso e limitado posteriormente por um profundo sulco intercostal. Nas extremidades deste sulco estão as fôveas apodemais que correspondem às apófises denominadas furquilhas. A última região, o espinasterno (Esp) é estreita e inteiramente membranosa, correspondendo à uma placa intersegmentar

(SNODGRASS, 1935). Nessa última região, encontra-se uma fôvea apodemal mediana que corresponde à apófise denominada espina.

"No noto - visivelmente pela ausência das asas - as formações endoesqueléticas regridem totalmente alcançando apenas na face ventral, como apófises, um certo desenvolvimento, parecendo sobretudo servir como pontos de apoio à musculatura das extremidades" (BLUNCK, 1918). Essas apófises intrometem-se entre os segmentos torácicos e no limite das regiões de cada segmento. Nas extremidades do sulco que separa o presterno do basisterno, adiante das pernas, encontram-se as duas apófises pré-furcais (apf). Estas apófises são estruturas longas e achatadas e estão firmemente ligadas aos trocântins. Nas extremidades do sulco pré-costal, que separa o basisterno do esternelo, estão as duas apófises furcais (afc). As apófises furcais são pequenas e localizam-se postero-internamente às cavidades coxais. Estas apófises estão ligadas entre si por uma ponte, denominada de pré-costa. Nas extremidades do sulco intercostal, por detrás das pernas, estão as apófises furquilhais (afq). Estas são maiores que as apófises furcais e estão ligadas entre si pela ponte intercostal. Posteriormente à ponte intercostal localiza-se medianamente a pequena apófise denominada espina (epn).

O mesotórax (Mst) e o metatórax (Mtt) são de tal maneira semelhantes que podem ser tratados conjuntamente. Dorsalmente, são cobertos pelos escudos notais, esclerosados, que ocupam os dois primeiros terços de cada segmento, sendo o terço restante membranoso. Cada escudo é estreitado anteriormente de maneira a poder o mesotórax ser, em parte, encoberto dorsalmente pelo protórax e o metatórax pelo mesotórax. A margem anterior das placas é retilínea e a margem posterior e os lados arredondados. Transversalmente, essas placas são marcadas por uma carena que delimita a porção estreitada. Tanto o mesotórax quanto o metatórax apresentam um estigma a cada lado, localizado anteriormente próximo à margem lateral do escudo notal. Os estigmas do metatórax são rudimentares.

Ventralmente o mesotórax e o metatórax são semelhantes ao protórax, excetuando-se os processos presternais que são ausentes nestes segmentos e o

espinasterno que é ausente no metatórax. No mesotórax e no metatórax repetem-se os sulcos, presentes no protórax, e as apófises pré-furcais, furcais e furquilhais. As apófises furcais aumentam e as apófise furquilhais diminuem em tamanho do protórax para o metatórax. O metatórax não apresenta a apófise espinal.

Pernas (Figs 15 - 16)

As pernas (Pn) são esclerosadas, longas, esguias e providas de setas natatórias. O primeiro par é algo mais curto que o segundo e este por sua vez é ultrapassado em comprimento pelo terceiro. Cada perna é formada pelos seguintes artículos: coxa, trocanter, fêmur, tibia, tarso e pré-tarso (BLUNCK, 1918).

As coxas (Cx) são longas, cilíndricas e delgadas, um pouco mais afiladas distalmente. Articulam-se basalmente com as subcoxas, podendo girar em todas as direções, movimentando-se portanto numa espécie de articulação esférica. Sua superfície é coberta por várias setas.

O pequeno trocanter (Tr) parece estar em uma ligação menos estreita com a coxa do que com o fêmur. A articulação entre o trocanter e o fêmur não permite flexão mas um movimento de rolamento em torno do eixo longitudinal de ambos os lados. O trocanter é dividido em uma porção menor proximal e uma maior distal, apresentando diversas setas na margem ventral.

O fêmur (Fm), maior artículo das pernas, é cilíndrico e um pouco achatado antero-posteriormente. Sua base é oblíqua e o ápice termina num truncamento retilíneo. Os fêmures 1, 2 e 3 apresentam uma fileira de longas setas natatórias na margem pósterodorsal (fsp) e outra na margem ventral (fsv). No fêmur 1 estão presentes três setas espiniformes distais na margem anterior e duas na margem postero-dorsal. O fêmur 2 e 3 apresentam três setas espiniformes distais na margem anterior e três margem pósterodorsal.

A tibia (Tb) apresenta aproximadamente dois terços do comprimento do fêmur mas é similarmente constituída. Na tibia 1 estão presentes uma fileira de setas natatórias na margem pósterodorsal (fsp) e outra na margem ventral (fsv), duas setas espiniformes distais na margem anterior e duas proximais na margem posterior. A tibia 2 e a tibia 3 possuem uma fileira de setas natatórias na margem pósterodorsal, uma fileira de setas espiniformes na margem ventral (sev), duas setas espiniformes distais na margem anterior e sete na margem pósterodorsal e duas setas piliformes na margem pósterodorsal.

O tarso (Ts) é uniarticulado, quase tão longo quanto a tibia e similarmente constituído. O tarso 1 apresenta uma fileira de setas natatórias na margem pósterodorsal (fsd), uma fileira de setas largas e bifurcadas na margem ventral (sbv), sendo que no terço basal estas setas são curtas e a fileira muito densa, cinco setas espiniformes na margem pósterodorsal e duas distais na margem posterior e uma seta piliforme na margem pósterodorsal. O tarso 2 e o tarso 3 apresentam uma fileira de setas natatórias na margem pósterodorsal, uma fileira de setas espiniformes na margem ventral (sev), seis e nove setas espiniformes na margem pósterodorsal, respectivamente, e duas distais na margem dorsal.

As garras (Ga), como em todas as larvas de Dytiscidae, existem em número de duas. "Elas são montadas no pequeno pretarso do qual só o prolongamento mediano (empódio) é visível" (BLUNCK, 1918). As garras são robustas e um pouco curvadas no ápice.

3.1.3 - Abdome

O abdome (A), alongado e cilíndrico, é constituído de oito segmentos desenvolvidos e um nono segmento rudimentar (BLUNCK, 1918). Estes segmentos vão afinando-se na direção do ápice e são separados entre si e do tórax por constrictões anelares profundas. Dorsalmente, é enegrecido, com três faixas amarelas longitudinais,

uma central e duas laterais, que estendem-se até o sétimo segmento. Região ventral amarelada.

Segmentos abdominais I a VI

Os seis primeiros segmentos abdominais são uniformemente constituídos. A partir do terceiro segmento aumentam em comprimento e diminuem em diâmetro. Estes segmentos são quase que inteiramente membranosos com exceção apenas dos escudos dorsais, mediotergitos (SNODGRASS, 1935), e dos pequenos escleritos laterais, pleuritos (SNODGRASS, 1935).

O mediotergito (Mdt) é reduzido à uma pequena placa retangular localizada, medianamente, na região anterior de cada segmento (fig. 1). Estes mediotergitos são divididos, longitudinalmente, pela linha de clivagem ecdisial que se rompe, durante a ecdise, no primeiro e as vezes, nos dois primeiros segmentos. Suas margens anterior e posterior são arredondadas e as margens laterais, retilíneas e paralelas. O mediotergito do segmento abdominal I apresenta uma carena transversal.

As porções laterais, que talvez devam ser atribuídas às pleuras, são destacadas das áreas tergal e esternal por dois profundos sulcos longitudinais, um superior e outro inferior. Próximo ao ângulo ântero-dorsal dessa região situa-se, de cada lado, um estigma (stg) de contorno circular cujos os bordos laterais soerguem-se algo em relação às suas adjacências. Posteriormente a cada estigma localiza-se um pequeno pleurito (Plt), o qual nos primeiros segmentos é de contorno circular e em direção aos últimos vai adquirindo forma irregular.

A face ventral desses segmentos é inteiramente membranoso, marcada por pequenos pontos esclerosados com algumas setas longas, e apresenta uma estreita área intersegmentar. Esta face é inteiramente coberta por setas.

Segmento abdominal VII

O sétimo segmento abdominal é cônico e aproximadamente tão longo quanto o sexto, mas de menor diâmetro (figs 1, 2). O segmento por inteiro é finamente rugoso e densamente coberto por longas setas. O dorso é quase que inteiramente coberto por um escudo dorsal esclerosado, com exceção dos estreitos bordos membranosos anterior e posterior. Os lados desse escudo se prolongam para baixo, estendendo-se para a superfície ventral, de modo que a porção ventral membranosa se restringe a uma estreita faixa longitudinal. As margens anterior, posterior e laterais são retilíneas, sendo estas últimas convergentes em direção ao ápice. Lateralmente, o escudo apresenta em toda sua extensão uma orla de longas setas natatórias (osn) dirigidas para trás, densamente formada por quatro ou cinco fileiras de setas. Entre a fileira de setas natatórias e a margem anterolateral do escudo, situa-se ventralmente um estigma a cada lado, o qual não se diferencia daqueles encontrados nos segmentos anteriores. A superfície do escudo dorsal é inteiramente coberta por longas setas e por pequenos tuberculos em forma de espinhos voltados para trás.

Segmento abdominal VIII (Fig. 14)

O oitavo segmento abdominal (figs 1, 2) constitui o último anel corporal visível dorsalmente. Em contraposição a todos os demais segmentos, é inteiramente córneo, cilíndrico, afinando-se em direção ao ápice, e aproximadamente duas vezes mais longo que o sétimo. Nas laterais, apresenta uma orla de longas setas natatórias, alinhada com a do sétimo segmento, que se estende até quase o ápice. Este segmento apresenta apicalmente um par de estigmas muito próximos entre si. Este último par de estigmas do corpo é o maior dos dez pares presentes e fisiologicamente o mais importante. Ele realiza todo o processo inspiratório durante a vida aquática da larva (BLUNCK, 1918). Ventralmente, próximo ao ápice está localizado o ânus de contorno circular (fig. 14b). Na

face ventral, apicalmente, por debaixo dos estígmias, está situado um par de urogonfos. Sua superfície é inteiramente coberta por pequenos tubérculos e longas setas, como descrito para o segmento anterior.

Segmento abdominal IX (Fig. 14)

O nono segmento abdominal nas larvas de *Lancetes*, Colymbetinae e Dytiscinae é representado por um distinto esclerito, (RUHNAU & BRANCUCCI, 1984), denominado de "tergito IX" por BLUNCK (1918), KORSCHOLT (1924) e FIORI (1948). Este segmento em Cybisterini é completamente atrofiado, membranoso e não mais distinguível (FIORI, 1948).

Apêndices abdominais (Fig. 14b)

O oitavo segmento porta como apêndices os dois urogonfos (Ug). Estes se apresentam como pequenas projeções esclerosadas, ligadas ventralmente ao ápice do oitavo segmento e são guarnecidos com pequenas setas. Segundo BLUNCK (1918) estes apêndices pertencem ao nono segmento.

3.2 - Descrição das larvas de primeiro e segundo estádios

As larvas de primeiro e segundo estádios, são bastante semelhantes as de último estágio. O comprimento das antenas, dos palpos maxilares e labiais e das pernas em relação ao comprimento total do corpo diminui a cada estágio. As larvas de primeiro estágio são, com exceção das regiões mais esclerosadas, uniformemente amareladas. Somente a partir do segundo estágio o dorso adquire coloração mais escura, tornando-se então perceptíveis as três faixas claras longitudinais.

3.2.1 - Cabeça

No labro das larvas de primeiro estágio, os processos tegumentares subcônicos se apresentam como pequenas projeções, quase que indistinguíveis. Nas larvas de segundo estágio, estes processos são relativamente maiores e mais pronunciados que nas de primeiro, porém ainda menos evidentes que nas de terceiro.

Nas larvas de primeiro estágio os lobos laterais da margem anterior do fronto-clípeo são subcilíndricos, agudos e quase do mesmo tamanho que o mediano. Estes lobos tornam-se um pouco achatados dorso-ventralmente e mais obtusos e menores que o mediano nas larvas de segundo estágio, apresentando um formato intermediário entre as larvas de primeiro e as de terceiro estádios. O fronto-clípeo apresenta, próximo ao ponto onde os braços da linha dorsal de clivagem se encontram, um par de pequenos tubérculos em forma de espinhos voltados para frente e algo para os lados. Estes tubérculos são denominados de "Eizähnen" por BLUNCK (1918) e de "tubercules frontaux" por BERTRAND (1972), termos que correspondem a "**ruptor ovi**".

3.2.2 - Tórax

Segmentos do tórax

Os entalhes laterais do protórax estão mais fortemente evidenciados no segundo que no terceiro estágio e mais ainda no primeiro. Nas larvas de primeiro estágio não são encontrados os estigmas do meso e do metatórax e nas de segundo estádios são encontradas apenas as impressões que correspondem a estes estigmas.

Pernas

As pernas das larvas de primeiro e segundo estádios são igualmente constituídas e semelhantes às do terceiro, excessão feita apenas às setas espiniformes encontradas em todas as pernas e às setas da fileira na margem ventral do tarso 1. As setas espiniformes aumentam em número do primeiro para o terceiro estágio e nas larvas de primeiro estágio as setas da margem ventral do tarso 1 são trifurcadas.

3.2.3 - Abdome

Nas larvas de primeiro estágio não são encontrados os estigmas dos sete primeiros segmentos e nas de segundo estágio são encontradas apenas as impressões que correspondem a estes estigmas. Segundo BLUNCK (1918), tanto no meso e metatórax quanto nos sete primeiros segmentos abdominais, somente a partir do segundo estágio é que os ramos traqueais se comunicam com a cutícula.

CAPÍTULO 4

DISCUSSÃO

4.1. Variações morfológicas em *Cybisterini*

As larvas de último estágio de *M. giganteus* (figs 1 e 2) apresentam todas as características morfológicas gerais descritas para um *Cybisterini* (BERTRAND, 1972). Estas larvas se diferenciam de todas as outras descritas para o gênero *Megadytes* por apresentarem a combinação dos seguintes caracteres: cabeça subquadrada (figs 3 e 4), lobos laterais do fronto-clípeo obtusos e tão próximos do lobo mediano quanto das proeminências epistomais lobiformes (fig. 3) e mandíbulas robustas e com coroa de setas (fig. 10). As larvas de *M. giganteus* são extremamente similares às de *Cybister lateralimarginalis* De Geer (FIORI, 1948) e, com base na descrição citada, mal podem ser separadas.

As larvas das espécies de *Cybisterini* são estruturalmente muito semelhantes, podendo ser separadas apenas por algumas medidas e pela combinação de alguns poucos caracteres, e, até o presente, não foi assinalada nenhuma característica que diferencie as larvas de *Megadytes* das de *Cybister*. Pelo pouco conhecimento acerca das larvas destes gêneros BERTRAND (1934) baseou-se no critério geográfico para determinar algumas larvas. Este critério não deve ser utilizado, como assinalado pelo

próprio BERTRAND (1968, 1976), visto que algumas espécies de *Cybister* ocorrem na América do Sul (TREMOUILLES & BACHMANN, 1980) e algumas espécies de *Megadytes* ocorrem também na Região Neártica (YOUNG, 1954).

A análise de alguns caracteres, indica a pouca estabilidade dos gêneros *Cybister* e *Megadytes*, visto que os estados de alguns desses caracteres ocorrem em ambos os gêneros e, também, em *Onychohydrus*. É provável que pelo menos aqueles gêneros não formem grupos naturais, sendo necessário um estudo mais acurado para o estabelecimento de grupos monofiléticos em Cybisterini. Os caracteres a serem considerados são:

1 - formato da cabeça. (Figs 3 - 4)

Nas larvas de *M. giganteus*, *M. fallax* (FERREIRA-JR, no prelo) e *M. australis* (CEKALOVIC, 1974), a cabeça é tão larga quanto longa, tornando o formato geral subquadrado, característica esta encontrada nas larvas de algumas espécies de *Cybister* (p. ex. *C. vicinus* Zimmermann, BERTRAND, 1934; *C. lateralimarginalis*, FIORI, 1948) e nas de *Onychohydrus scutellaris* (WATTS, 1964). Nas larvas de *M. marginithorax* (FERREIRA-JR, no prelo) a cabeça é nitidamente mais longa do que larga e este formato é também encontrado em *C. cardoni* Severin (BERTRAND, 1934) e em *O. atratus* (WATTS, 1964). A repetição dos dois estados desse caráter encontrados nas larvas de *Megadytes*, *Cybister* e *Onychohydrus* colocam em dúvida a condição monofilética desses gêneros.

2 - lobos do fronto-clípeo. (Figs 3 - 4)

BERTRAND (1928, 1934, 1968, 1972) utiliza principalmente o contorno e a disposição das setas da margem anterior do fronto-clípeo na separação e determinação dos morfótipos dessa tribo. O lobo mediano cônico, truncado apicalmente e com um tufo de longas setas das larvas de *M. giganteus* é encontrado nas larvas das outras espécies da tribo (BERTRAND, 1972), com exceção das de *M. fallax*, que apresentam este lobo largo na base e abruptamente afilado a partir da base e sem tufo de setas (FERREIRA-JR, no prelo), sendo facilmente distinguíveis das demais. Os lobos laterais nas larvas de *M.*

giganteus estão tão próximos do lobo mediano quanto das proeminências epistomais lobiformes, condição esta encontrada também em *Cybister lateralimarginalis* (FIORI, 1948). Nas larvas de *M. marginithorax* e nas de *Onychohydrus atratus* (WATTS, 1964) estes lobos estão mais próximos do lobo mediano do que das proeminências epistomais. Nas de *M. fallax*, os lobos laterais são pouco pronunciados e estão mais próximos das proeminências epistomais lobiformes, sendo esta conformação muito semelhante àquela encontrada nas larvas, provenientes da região Amazônica, que BERTRAND (1968) atribui ao gênero *Cybister* (*Cybister* sp A). As larvas de *M. australis* são as únicas que apresentam os lobos laterais bifurcados (CEKALOVIC, 1974), sendo facilmente distinguidas das demais por este caráter. Segundo WATTS (1963, 1964) um dos dois caracteres que diferenciam as larvas de *Onychohydrus* das dos outros gêneros da tribo é a disposição em tufo das setas da margem anterior do fronto-clípeo. Este caráter, contudo, é encontrado também nas larvas de *M. fallax* (FERREIRA-JR, no prelo) e nas de *Cybister* da Região Etiópica (BERTRAND, 1972), não sendo um caráter exclusivo das larvas de *Onychohydrus*.

3 - mandíbulas. (Fig. 10)

DE MARZO (1977a), através de um estudo comparativo, estabelece um modelo de mandíbulas para as larvas de Cybisterini. As mandíbulas das larvas de *M. giganteus* se encaixam neste modelo, visto que se apresentam robustas, com uma brusca constrição subapical; possuem uma coroa de setas nessa constrição e uma fileira de setas na margem dorsal da fissura intermédia (pubescência dorsal); a abertura anterior do canal mandibular é ventral e a abertura posterior é mais basal, ao contrário dos demais Dytiscidae. Ao descrever as mandíbulas afiladas e sem coroa de setas, das larvas de duas espécies de *Cybister* da África central, DE MARZO (1985) as coloca em um modelo intermediário entre o de Dytiscini (DE MARZO, 1977a) e aquele descrito para Cybisterini, considerando-o como o estado plesiomórfico. As larvas de *Megadytes fallax* (FERREIRA-Jr, no prelo), ao contrário das outras larvas conhecidas desse gênero, e as de *Onychohydrus scutellaris* (WATTS, 1964) se enquadram nesse modelo intermediário. Em

Onychohydrus atratus (WATTS, 1964) as mandíbulas são robustas, contudo não é possível saber se essa espécie possui a coroa de setas, pois o autor afirma que muitas setas das mandíbulas foram raspadas. A presença desses dois modelos em algumas espécies de *Cybister*, *Megadytes* e *Onychohydrus*, também coloca em dúvida a condição monofilética desses gêneros.

4 - fileira de setas espiniformes na margem ventral das tíbias e dos tarsos nas pernas 2 e 3. (Figs 15 -16)

Nas larvas de todos os estádios de *M. giganteus* e de *M. fallax*, a margem ventral das tíbias e dos tarsos das pernas 2 e 3 apresenta uma fileira de setas espiniformes. Em *M. marginithorax*, as larvas de primeiro e segundo estádios apresentam as setas espiniformes da margem ventral das tíbias e tarsos 2 e 3 bifurcadas. A formação encontrada nesta última espécie é descrita também para as larvas de primeiro estágio de *Cybister lateralimarginalis*, de *C. marginicollis* (Boh.) e de *C. tripunctatus africanus* (Laporte) (NILSSON, 1988).

5 - posição dos urogonfos. (Fig. 14b)

O caráter que diferencia as larvas de *Onychohydrus* das dos outros gêneros de Cybisterini é a posição dos urogonfos que se localizam próximos ao ânus e não no ápice do último segmento abdominal, como em todos os outros Dytiscidae (WATTS, 1964). Este é o único caráter conhecido que sustenta este gênero.

4.2. Considerações sobre os caracteres de Cybisterini

Cybisterini como grupo monofilético

Os Cybisterini facilmente se destacam de todos os outros representantes da família por apresentarem características exclusivas (únicas entre os Dytiscidae). Estas características discriminam esta tribo como um grupo monofilético, até hoje não

estabelecido, tanto com base em adultos quanto em imaturos. Os caracteres a serem considerados neste caso são:

1 - margem anterior do fronto-clípeo trilobada. (Figs 3 - 4)

Nas larvas de Dytiscinae (exceto Cybisterini), nas de Colymbetinae e de Laccophilinae a margem anterior do fronto-clípeo é arredondada (BERTRAND, 1972), não apresentando qualquer incisão, e nas larvas de Hydroporinae o fronto-clípeo se prolonga anteriormente formando o nasal (PERKINS, 1980).

2 - presença do processo tegumentar subcônico. (Fig. 5)

Nas larvas que apresentam a área espinulosa (Colymbetinae e Dytiscinae), assim como nas dos outros Dytiscidae, não há, no labro, qualquer indicação de uma estrutura homóloga ao processo tegumentar subcônico.

3 - antenas com nove artículos. (Fig. 9)

As larvas de Hydroporinae, Laccophilinae e Colymbetinae apresentam as antenas com quatro artículos em todos os estádios (BERTRAND, 1972), sendo esta condição considerada como o plano básico de Dytiscidae. Segundo BERTRAND (1972) nas larvas de Dytiscinae ocorre a segmentação secundária dos artículos ou "pseudo-artículos" das antenas. As larvas de último estágio de *Acilius* (FIORI, 1948; MATTA & PETERSON, 1987; WILSON, 1923; WOLFE, 1980), *Aethionectes* Sharp (BERTRAND, 1972), *Sandracottus* Sharp (BERTRAND, 1934) e *Thermonectus* Dejean (SPANGLER, 1966; WILSON, 1923) apresentam seis artículos. Segundo GALEWSKI (1973) as larvas maduras de *Hydaticus* apresentam sete artículos, porém nas larvas examinadas de último estágio de *Hydaticus* sp., foram observados apenas seis artículos antenais. Esta diferença é atribuída ao fato do apêndice sensorial ser considerado por Galewski como um artículo. Em *Dytiscus* (BLUNCK, 1918; GALEWSKI, 1973; JAMES, 1970; WILSON, 1923) e em *Hyderodes* Hope (BERTRAND, 1934; WATTS, 1964) as larvas de último estágio apresentam sete artículos.

4 - pubescência dorsal da mandíbula. (Fig. 10)

Apenas as larvas de Colymbetinae (DE MARZO, 1976c) e as de Dytiscini e Hyditicini (DE MARZO, 1977a) apresentam uma fileira de setas marginais à fissura intermédia, porém esta fileira se localiza na margem ventral.

5 - posicionamento mais basal da abertura posterior do canal mandibular. (Fig. 10a)

Segundo DE MARZO (1979), nas larvas dos outros Dytiscidae, esta abertura não se localiza tão próxima à base das mandíbulas, podendo ser considerado como o plano básico.

6 - palpos maxilares com nove artículos. (Fig. 11)

Os palpos maxilares apresentam três artículos em Hydroporinae (*Desmopachria* Babington, BARMAN, 1973; *Hydrovatus*, SPANGLER, 1962b; *Hydroporus*, ALARIE, 1991a; *Hyphydrus* e *Oreodytes*, DE MARZO, 1977a; *Laccornis* Des Gozis, ALARIE, 1989), Laccophilinae (*Agabetes*, SPANGLER & GORDON, 1973; *Laccophilus*, WILSON, 1923, DE MARZO, 1976b) e Colymbetinae (*Agabus*, DE MARZO, 1973, 1974b, MATTA, 1986; *Colymbetes*, JAMES, 1970; *Coptotomus* Say, WILSON, 1923; *Melanodytes*, DE MARZO, 1974a). Em alguns artigos se encontram descrições de palpos maxilares com quatro artículos para estas subfamílias (*Celina*, SPANGLER, 1974; *Copelatus* SPANGLER, 1962a; *Derovatellus* Sharp, SPANGLER, 1966; *Hoperius*, SPANGLER, 1973; *Hydroporus* MATTA & PETERSON, 1985; *Hygrotus*, SPANGLER & GILLESPIE, 1973; *Macrovatellus* Sharp, SPANGLER, 1963; *Pachydrus*, SPANGLER & FOLKERTS, 1973; *Uvarus*, Guignot, MATTA, 1983). Isto pode ser interpretado como um erro, pois certamente estes autores consideraram o estipe (*Celina*, *Copelatus*, *Derovatellus*, *Macrovatellus* e *Pachydrus*) ou o palpífero (*Hoperius*, *Hydroporus*, *Hygrotus* e *Uvarus*) como um artículo do palpo. Os palpos maxilares com três artículos é o plano básico da família. Em Dytiscinae, ocorre também segmentação secundária dos artículos nos palpos maxilares (BERTRAND, 1972). Nas larvas de último estágio dos gêneros *Acilius* (FIORI, 1948; MATTA & PETERSON, 1987; WILSON,

1923; WOLFE, 1980), *Aethionectes* (BERTRAND, 1972) e *Thermonectus* (WILSON, 1923) os palpos apresentam quatro artículos. Nos Dytiscinae dos gêneros *Hydaticus* (BERTRAND, 1972) e *Hyderodes* (BERTRAND, 1934, 1972; WATTS, 1964) os palpos apresentam cinco artículos, em *Dytiscus* (BLUNCK, 1918; JAMES, 1970; WILSON, 1923) seis artículos.

7 - palpos labiais com quatro artículos. (Fig. 12)

Os palpos labiais apresentam dois artículos em Hydroporinae, Laccophilinae, Colymbetinae (BERTRAND, 1972) e nos Dytiscinae das tribos Aciliini (BERTRAND, 1972; MATTA & PETERSON, 1987; WILSON, 1923; WOLFE, 1980), Eretini (BERTRAND, 1972) e Hydaticini (BERTRAND, 1972), sendo o plano básico da família. Em *Dytiscus*, os palpos apresentam três artículos.

8 - densa fileira de curtas setas espiniformes no terço basal da margem ventral do tarso 1. (Figs 15a - 16a)

Este caráter, único entre os Dytiscidae, é considerado, por NILSSON (1988), uma sinapomorfia de Cybisterini.

9 - fileira de setas espiniformes furcadas nos dois terços apicais da margem ventral do tarso 1. (Figs 15a - 16a)

Esta fileira, quando presente nas larvas de outros Dytiscidae, apresenta todas as setas espiniformes sempre uniformes em comprimento e nunca furcadas (NILSSON, 1988).

10 - urotergito (mediotergito) reduzido à pequenas placas retangulares nos seis primeiros segmentos. (Fig. 1)

Nas larvas de Dytiscidae, exceto Cybisterini, os urotergitos cobrem quase que inteiramente a região dorsal dos seis primeiros segmentos abdominais, se estendendo até a região pleural (BERTRAND, 1972; BLUNCK, 1918), sendo este o plano básico da família.

11 - localização subapical do ânus. (Fig. 14b)

Nas larvas de todos os outros Dytiscidae o ânus localiza-se no ápice do segmento abdominal VIII.

Caracteres não exclusivos de Cybisterini

Os mesmos estados de alguns caracteres encontrados nas larvas de Cybisterini também ocorrem em outros grupos de Dytiscidae. A protuberância anterior do lobo pré-maxilar (fig. 5), que nas larvas de Cybisterini apresenta-se bastante desenvolvida, está registrada, além das larvas dessa tribo, apenas para as de alguns Hydroporinae dos gêneros *Hydroporus*, *Hyphyrus* e *Oreodytes* (DE MARZO, 1979). A completa ausência da gálea (fig. 11), apresentada pelas larvas de Cybisterini, é também observada nas larvas de Hydroporinae (BERTRAND, 1972) sendo considerada, por BEUTEL (1991), como uma característica secundária. Os urogonfos nas larvas de Cybisterini (fig. 16b) e em *Agabetes* (SPANGLER & GONDON, 1973), ao contrário de todos os outros Dytiscidae, são extremamente reduzidos. Pela distância filogenética atribuída a esses grupos (RUHNAU & BRANCUCCI, 1984), estes caracteres devem ter evoluído independentemente, sendo considerados homoplasias.

Segundo RUHNAU & BRANCUCCI (1984), a presença de duas placas presternais é uma sinapomorfia de *Lancetes* + Colymbetinae + Dytiscinae, não havendo nenhum esclerosamento da região presternal nos outros Dytiscidae. As larvas de Cybisterini apresentam as duas placas presternais (fig. 13), ao contrário dos outros representantes de Dytiscinae que apresentam uma única placa retangular. Esta placa presternal única é considerada uma sinapomorfia de Dytiscinae (RUHNAU & BRANCUCCI, 1984). Embora os Cybisterini apresentem duas placas presternais, o formato trapezoidal destas pode indicar a não homologia deste caráter, visto que em *Lancetes* e em Colymbetinae aquelas placas são estreitas e estão dispostas transversalmente.

A presença do tergito IX, localizado dorso-apicalmente ao ânus entre a base dos urogonfos, é considerada por RUHNAU & BRANCUCCI (1984) como uma das sinapomorfias que sustentam *Lancetes* + Colymbetinae + Dytiscinae (exceto em Cybisterini (FIORI, 1948), nos quais o tergito IX é completamente membranoso). Na condição plesiomórfica, encontrada em todos os outros Dytiscidae (exceto *Agabetes Crotch*), esta região é inteiramente membranosa. O estado encontrado nas larvas de Cybisterini (fig. 14) pode ser considerado como uma regressão.

Dytiscinae como grupo monofilético

As larvas de Dytiscinae apresentam algumas características (exclusivas) que as distinguem das demais larvas de Dytiscidae, discriminando esta subfamília como um grupo monofilético. As características a serem consideradas são:

1 - subdivisão dos artículos das antenas.

Esta característica ocorre a partir do primeiro estágio larval em Cybisterini e a partir do segundo nos demais representantes de Dytiscinae. Esta subdivisão ocorre em ao menos um artículo (RUHNAU & BRANCUCCI, 1984).

2 - subdivisão dos artículos dos palpos maxilares.

Assim como nas antenas, a subdivisão dos artículos dos palpos maxilares ocorre a partir do segundo estágio larval em Dytiscinae (exceto nos Cybisterini, nos quais ocorre a partir do primeiro estágio).

3 - processo presternal único.

Com exceção dos Cybisterini nos demais Dytiscinae o processo presternal é representado por uma única placa esclerosada. O processo presternal único é considerado, por RUHNAU & BRANCUCCI (1984), como uma sinapomorfia de Dytiscinae. Se esta afirmativa for considerada, então a presença de duas placas presternais nos Cybisterini, como citado anteriormente, pode representar uma regressão do caráter.

4 - fileira de setas natatórias nas margens póstero-dorsal e ventral dos fêmures e das tíbias. (Figs 15, 16)

Esta característica ocorre a partir do primeiro estágio larval em todos Dytiscinae. A fileira de setas na margem póstero-dorsal, se presente nas larvas de outros Dytiscidae (p. ex. *Lancetes*) nunca ocorre nas larvas de primeiro estágio (RUHNAU & BRANCUCCI, 1984).

5 - fileira de setas natatórias na margem póstero-dorsal dos tarsos. (Figs 15, 16)

Os Dytiscinae (exceto Cybisterini) apresentam esta característica, a partir do segundo estágio, ao menos na metade basal dos tarsos. As larvas de primeiro estágio de Cybisterini já apresentam esta fileira de setas.

6 - orla de setas natatórias no segmento abdominal VII.

Nas larvas de Dytiscinae (exceto Cybisterini) esta característica ocorre a partir do segundo estágio (RUHNAU & BRACUCCI, 1984). Nos Cybisterini ocorre a partir do primeiro.

7 - orla de setas natatórias no segmento abdominal VIII.

As larvas de todos os Dytiscinae apresentam esta orla de setas a partir do primeiro estágio. *Coptotomus* é o único gênero fora dos Dytiscinae que possui uma orla comparável no segmento abdominal VIII. Entretanto, BURMEISTER (1976) demonstra convincentemente que este gênero compartilha com outros Colymbetinae alguns caracteres derivados, no ovipositor dos adultos, especialmente com Colymbetini, ocupando o seguinte posicionamento filogenético: "*Ilybius* + (*Coptotomus* + (*Colymbetes* + (*Rhantus* + *Meladema*))". RUHNAU & BRANCUCCI (1984) consideram a mencionada orla em *Coptotomus* como uma convergência.

A subdivisão dos artigos das antenas e dos palpos maxilares, a fileira de setas natatórias na margem póstero-dorsal dos tarsos e a orla de setas natatórias no segmento abdominal VII são características que ocorrem a partir do segundo estágio larval em todos os Dytiscinae, exceção feita apenas para os Cybisterini. O estado

plesiomórfico destes caracteres, encontrado no estágio terminal dos outros grupos de Dytiscidae, ocorre nas larvas de primeiro estágio dessa subfamília (exceto Cybisterini). Nas larvas de Cybisterini, os estados apomórficos ocorrem a partir do primeiro estágio, sendo uma clara autapomorfia da tribo. Segundo NILSSON (1988), Cybisterini é o ramo mais retardado dos Dytiscinae, visto que a complexa estrutura de suas pernas é primária (ocorre a partir do primeiro estágio) e muito pouco é adicionado durante o desenvolvimento larval. Neste caso, a ocorrência das sinapomorfias citadas acima a partir do primeiro estágio, poderia ser considerada uma introgressão (NELSON, 1985), contudo, com base apenas nestes caracteres não é possível fazer qualquer afirmação, visto que, a hipótese da condição encontrada nos Cybisterini ser o plano básico de Dytiscinae ocorrendo então uma regressão nos demais representantes da subfamília, também deve ser considerada.

CAPÍTULO 5

CONCLUSÕES

- As larvas de último estágio de *Megadytes giganteus* apresentam os caracteres gerais descritos para um Cybisterini, se diferenciando de todas as outras descritas para o gênero pela combinação dos seguintes caracteres: cabeça subquadrada, lobos laterais do fronto-clípeo obtusos e tão próximos do lobo mediano quanto das proeminências epistomais lobiformes e mandíbulas robustas e com coroa de setas. Contudo, com base nestes caracteres estas larvas mal podem ser diferenciadas das de *Cybister lateralimarginalis*.

- Tanto o gênero *Megadytes* quanto *Cybister* não apresentam qualquer característica exclusiva e provavelmente cada um destes gêneros não forma agrupamento natural.

- A condição monofilética do gênero *Onychohydrus* é sustentada apenas por uma sinapomorfia (urogonfos mais próximos do ânus do que do ápice do último segmento).

- Alguns caracteres exclusivos de Cybisterini discriminam o grupo como monofilético. São estes: fronto-clípeo trilobado; processo tegumentar subcônico; antenas com nove artículos; pubescência dorsal da mandíbula; posicionamento mais basal da abertura posterior do canal mandibular; palpos maxilares com nove artículos; palpos

labiais com quatro artículos; densa fileira de curtas setas espiniformes no terço basal da margem ventral do tarso 1; fileira de setas espiniformes furcadas nos dois terços apicais da margem ventral do tarso 1; médiotergitos reduzidos nos seis primeiros segmentos abdominais; ânus localizado subapicalmente.

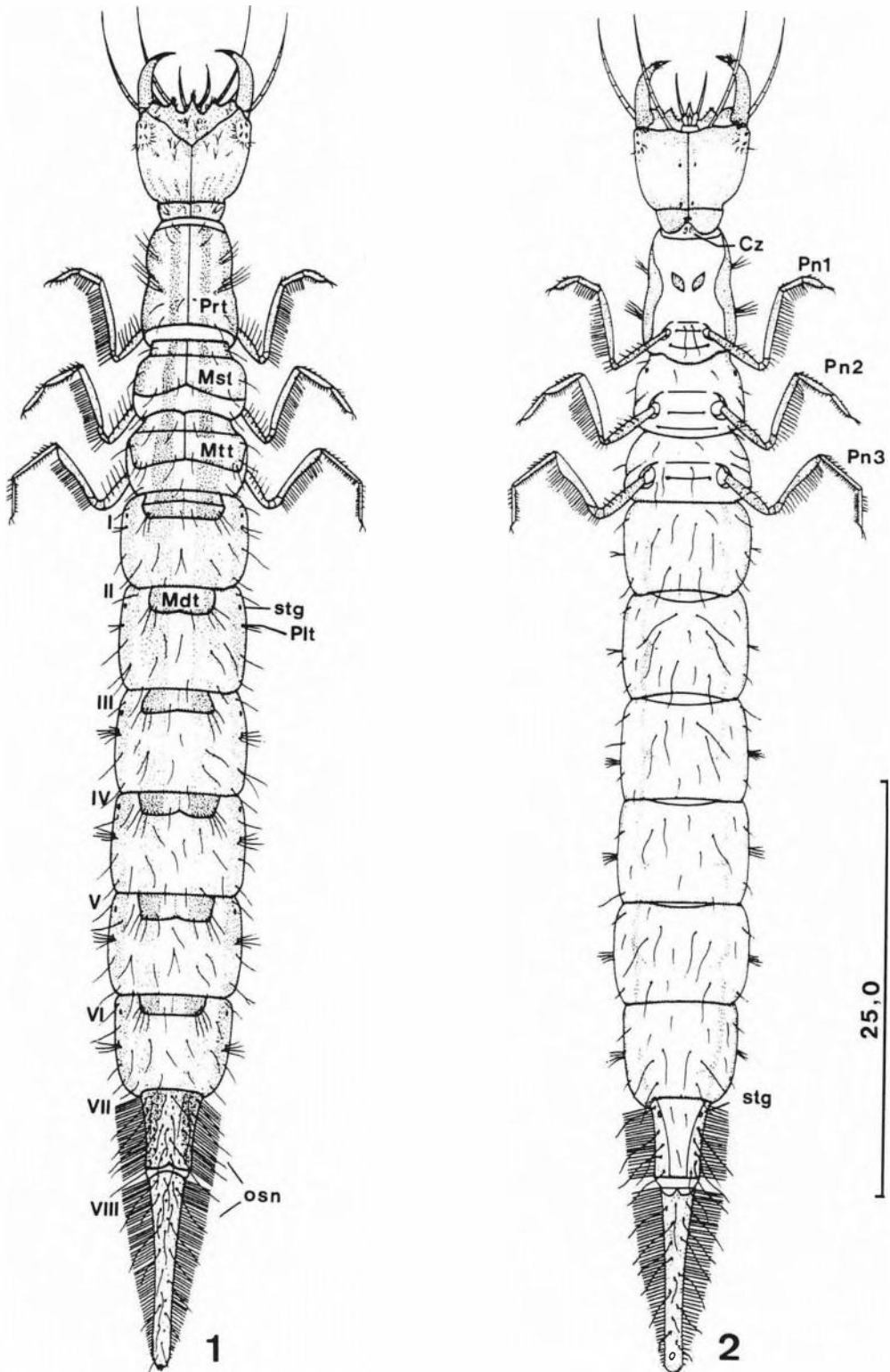
- As características que definem os Dytiscinae como agrupamento monofilético são as seguintes: subdivisão dos artículos das antenas e dos palpos maxilares a partir do segundo estágio larval (exceto Cybisterini); processo presternal único; fileira de setas natatórias nas margens póstero-dorsal e ventral dos fêmures e das tíbias; fileira de setas natatórias na margem póstero-dorsal dos tarsos a partir do segundo estágio (exceto Cybisterini); orla de setas natatórias no segmento abdominal VII a partir do segundo estágio (exceto Cybisterini); orla de setas natatórias no segmento VIII.

- As larvas de primeiro estágio já apresentam todas as características que definem os Dytiscinae como grupo monofilético.

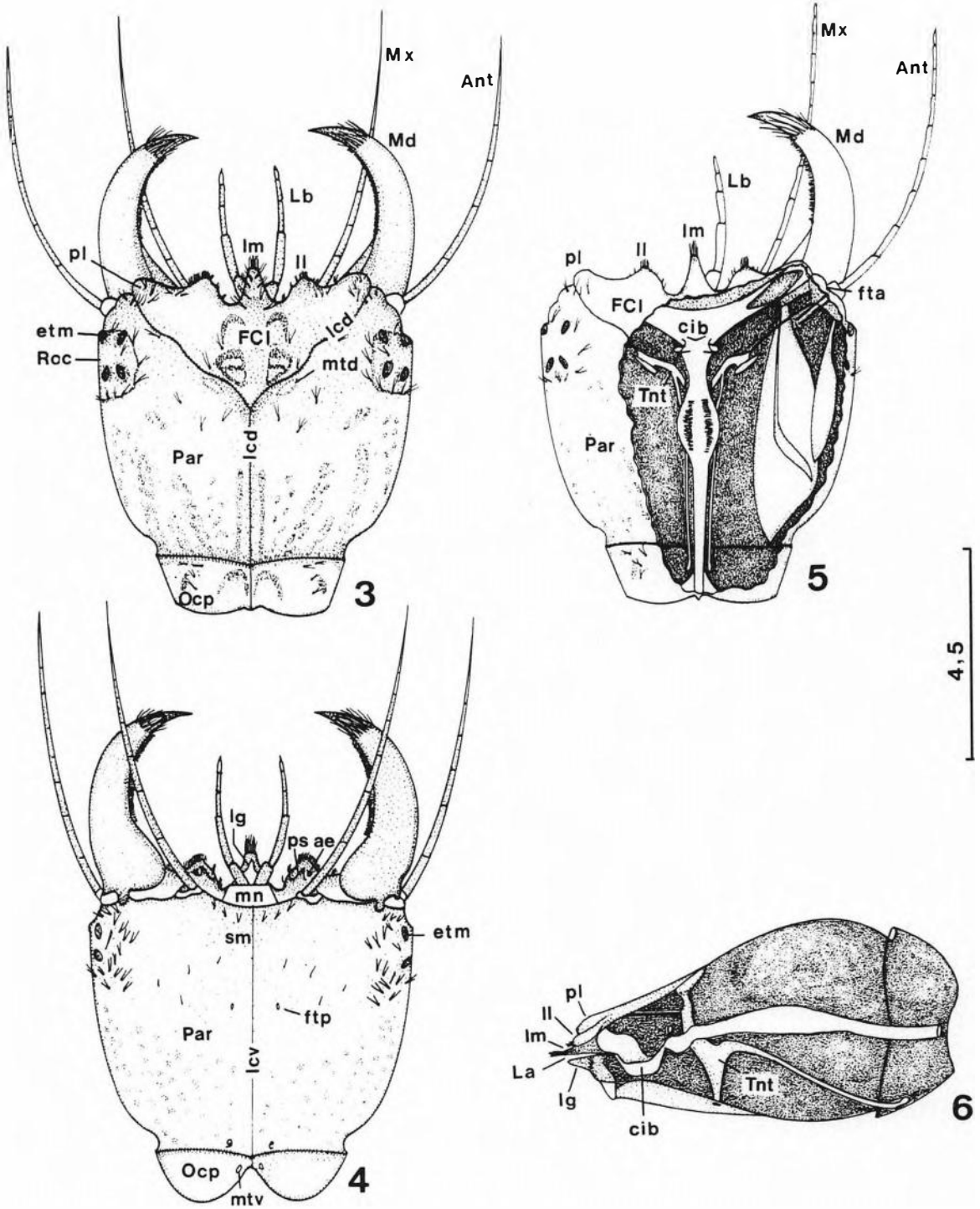
Índice das figuras

Larva de último estágio de *Megadytes giganteus* (Laporte, 1834) (Escala em mm)

Fig. 1 - vista dorsal	45
Fig. 2 - vista ventral	45
Fig. 3 - cabeça, vista dorsal	46
Fig. 4 - cabeça, vista ventral	46
Fig. 5 - cabeça, estruturas internas, vista dorsal	46
Fig. 6 - cabeça, estruturas internas, corte sagital	46
Fig. 7 - cavidade bucal, vista ventral	47
Fig. 8 - tentório, vista dorso-lateral	47
Fig. 9 - antena direita, vista dorsal	47
Fig. 10 - mandíbula direita, a - vista dorsal; b - vista lateral da margem interna; c - vista ventral	47
Fig. 11 - maxila direita, vista ventral	47
Fig. 12 - lábio, vista ventral	47
Fig. 13 - tórax, a - vista ventral; b - estruturas internas da face ventral, vista dorsal.	48
Fig. 14 - ápice do segmento abdominal VIII, a - vista dorsal; b - vista ventral	48
Fig. 15 - perna 1, 2 e 3, face anterior	49
Fig. 16 - perna 1, 2 e 3, face posterior	49



Figs. 1-2. Larva de último estágio de *Megadytes giganteus* (Laporte, 1834). Fig. 1 - vista dorsal. Fig. 2 - vista ventral. Escalas em mm.



Figs. 3 - 6. Larva de último estágio de *M. giganteus*. Cabeça. Fig. 3 - vista dorsal. Fig. 4 - vista ventral. Fig. 5 - estruturas internas, vista dorsal. Fig. 6 - estruturas internas, corte sagital. Escalas em mm.

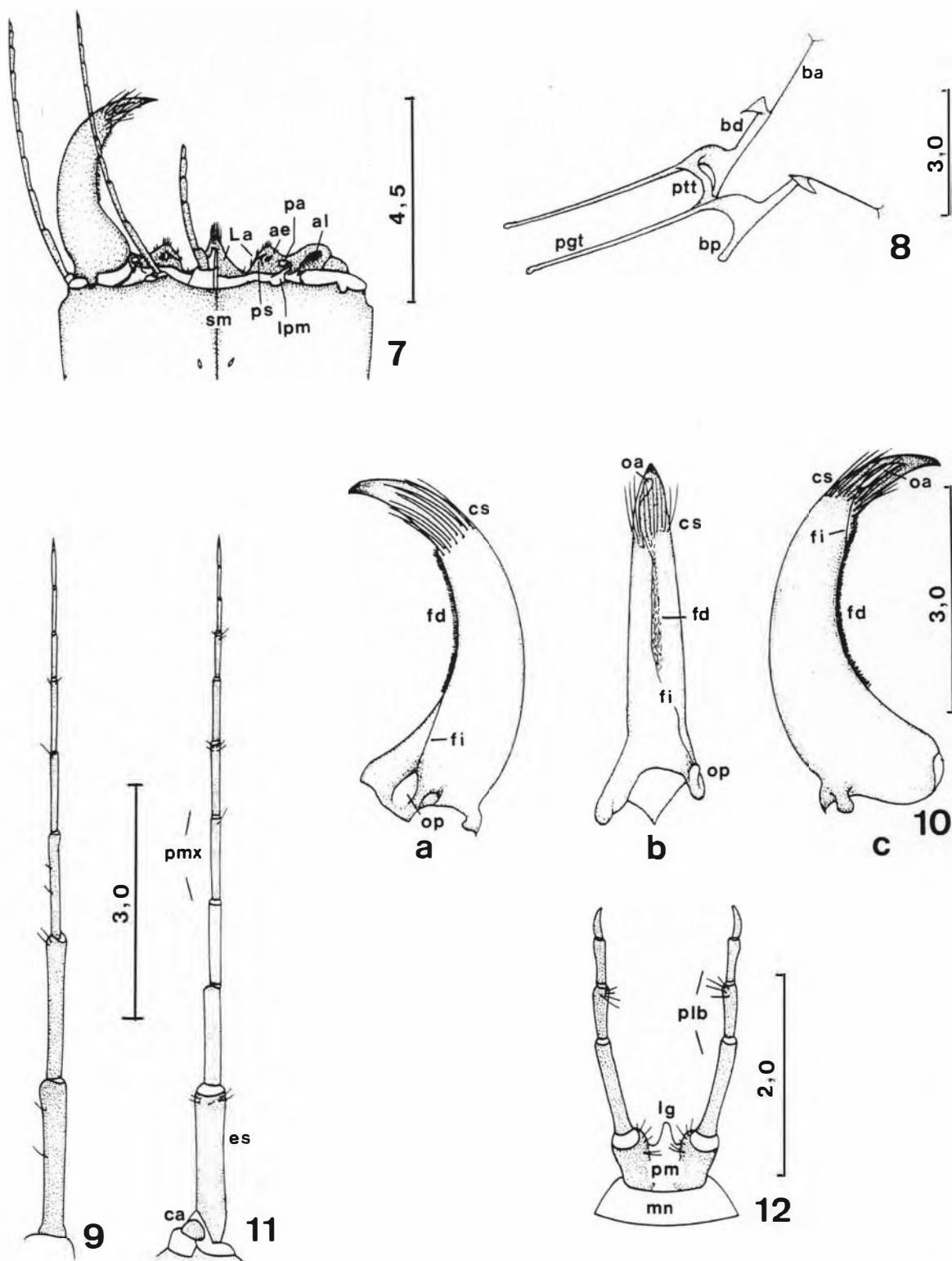
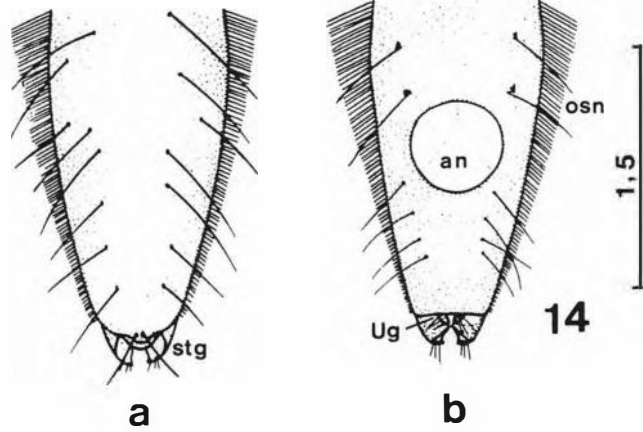
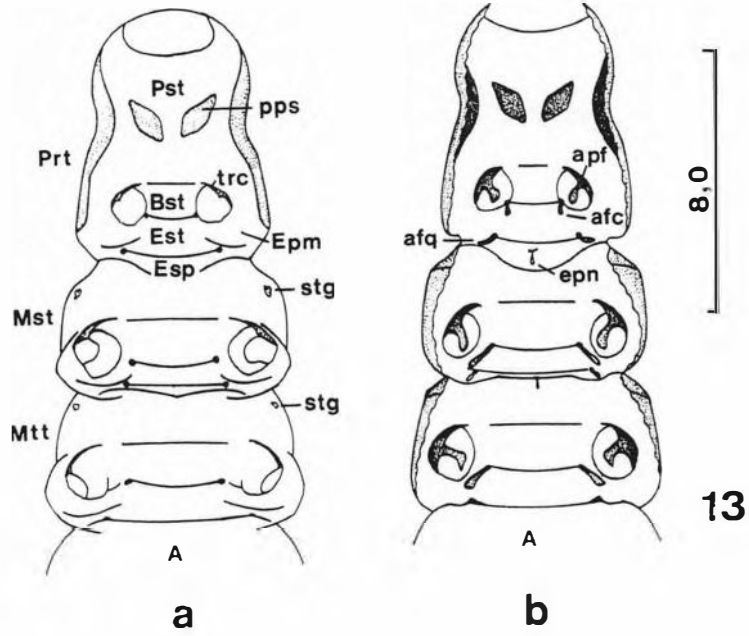


Fig. 7 -12. Larva de último estágio de *M. giganteus*. Fig. 7 - cavidade bucal, vista ventral. Fig. 8 - tentório, vista dorso-lateral. Fig. 9 - antena direita, vista dorsal. Fig. 10 - mandíbula direita, a - vista dorsal; b - vista lateral da margem interna; c - vista ventral. Fig. 11 - maxila direita, vista ventral. Fig. 12 - lábio, vista ventral. Escalas em mm.



Figs. 13 - 14. Larva de último estágio de *M. giganteus*. Fig. 13 - tórax, a - vista ventral; b - estruturas internas da face ventral, vista dorsal. Fig - 14 ápice do segmento abdominal VIII, a - vista dorsal; b - vista ventral. Escalas em mm.

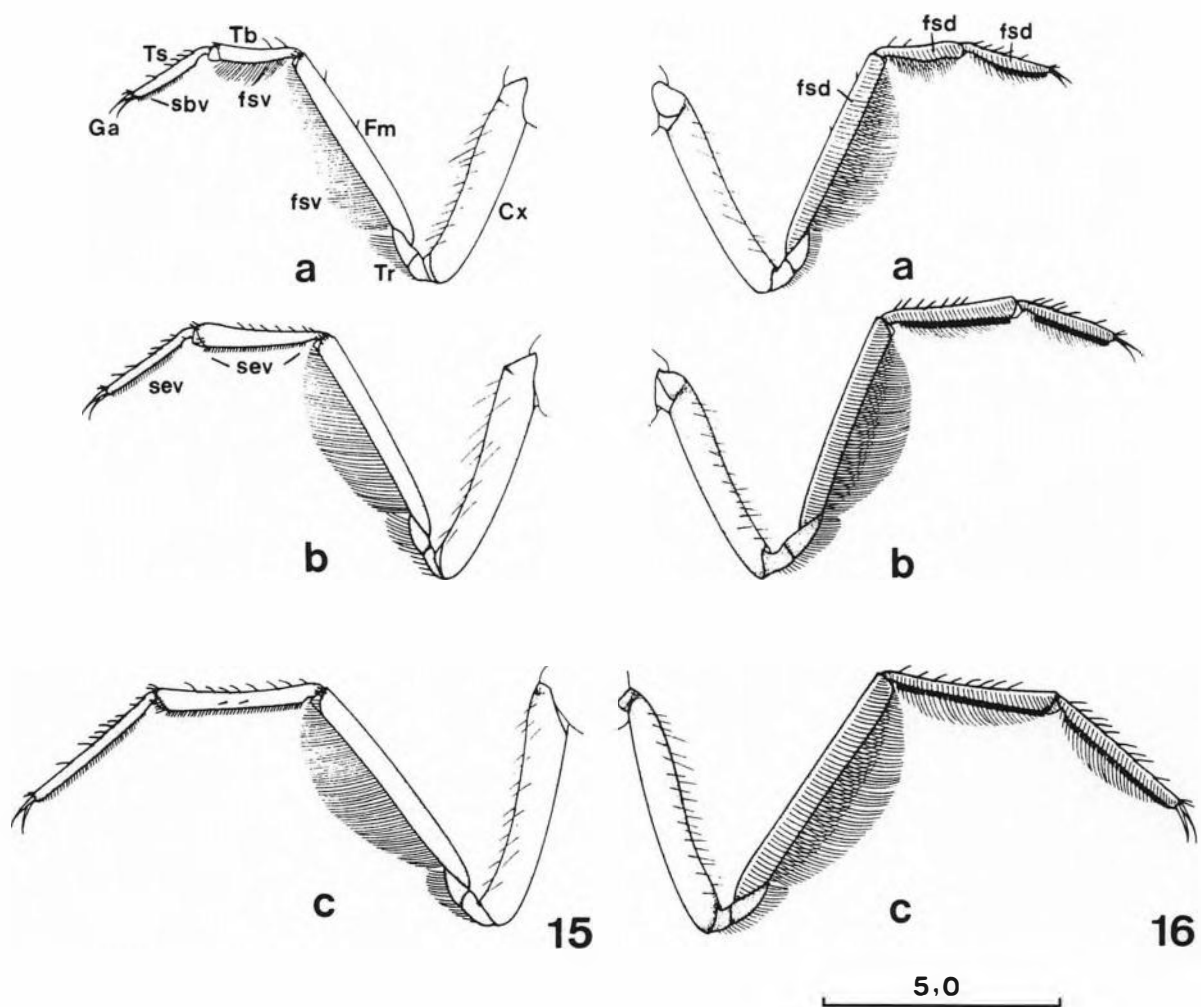


Fig. 15 - 16. Larva de último estágio de *M. giganteus*. Pernas, lado direito. Fig. 15 - perna 1, 2 e 3, face anterior. Fig. 16 - perna 1, 2 e 3, face posterior. Escalas em mm.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALARIE, Y., 1989. The larvae of *Laccornis* Des Gozis 1914 (Coleoptera: Adephaga: Dytiscidae) with description of *L. latens* (Fall 1937) and redescription of *L. conoideus* (LeConte). Coleopta Bull. 43 (4): 365-378.
- ALARIE, Y., 1991a. Description of larvae of 17 Nearctic species of *Hydroporus* Clairville (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae) with an analysis of their phylogenetic relationships. Can. Ent. 123: 627-704.
- ALARIE, Y., 1991b. Primary setae and pores on the cephalic capsule and head appendages of larval Hydroporinae (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae). Can. J. Zool. 69: 2255-2265.
- ALARIE, Y., 1992. Description of the larval stages of *Hydroporus* (*Heterosternuta*) *cocheconis* Fall 1917 (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae) with a key to the known larvae of *Heterosternuta* Strand. Can. Ent. 124: 827-840.

ALARIE, Y. & HARPER, P. P., 1990. Primary setae and pores on the last abdominal segment and the urogomphi of larval Hydroporinae (Coleoptera: Adephaga: Dytiscinae), with notes on other dytiscid larvae. Can. J. Zool. 68: 368-374.

ALARIE, Y., HARPER, P. P. & ROUGHLEY, R. E., 1990. Description of the larvae of eleven Nearctic species of *Hygrotus* Stephens (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae) with an analysis of the phyletic relationship. Can. Ent. 122: 985-1035.

ALT, W., 1912. Über das Respirationssystem der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Z. wiss. Zool. 99: 414-443.

AMORIN, D. S., 1982. Classificação por seqüenciação: uma proposta para a denominação dos ramos retardados. Revta bras. Zool. 1 (1): 1-9.

ANDERSON, W. H., 1936. A comparative study of the labium of coleopterous larvae. Smithson. misc. Collns 95 (13): 1-29.

ARCOVERDE, E., NESSIMIAN, J. L. & CARVALHO, A. L., 1988. Proposta de um novo coletor de bentos para ambientes lênticos. In: II Congresso Brasileiro de Limnologia, Resumos, Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, p. 138.

ARNETT, R. A., 1973. The beetles of United States (a manual for identification). 4th printing. The American Entom. Inst. Ann. Arbor, Michigan. xii + 1112 pp.

BALFOUR-BROWNE, F., 1934. The proventriculus in the Dytiscidae (Col.) as a Taxonomic Character. Stylops 3: 241-244.

- BALFOUR-BROWNE, F., 1935. The proventriculus in the Dytiscidae (Col.) as a taxonomic Character. Second note. Stylops 4: 191.
- BALFOUR-BROWNE, F., 1940. British water Beetles. 1. The Royal Society of London, London. xix + 375 pp.
- BALFOUR-BROWNE, F., 1943. The wing venation of the Adephaga (Coleoptera) with special reference to the Hydradephaga and some homologies with the Polyphaga. Jl R. micr. Soc. 63: 55-84.
- BALFOUR-BROWNE, F., 1944. The proventriculus of the Coleoptera (Adephaga) and other insects - A study in evolution. Jl R. micr. Soc. 44: 68-117.
- BALFOUR-BROWNE, F., 1950. British Water Beetles. 2. The Royal Society of London, London. xx + 394 pp.
- BALFOUR-BROWNE, F., 1958. British Water Beetles. 3. Bernard Quaritch, Ltd., London. x + 210 pp.
- BALFOUR-BROWNE, F., 1961. The metendosternite in the Coleoptera. J. linn. Soc. 44: 337-354.
- BARMAN, E. H., 1973. Biology and immature stages of *Desmopachria convexa* (Aubé). Proc. ent. Soc. Wash. 75 (2): 233-239.
- BERTRAND, H. P. I., 1928. Notes sur la collection de larvas de dytiscides du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Encycl. Entom. Coleoptera 3 (4): 183-193.

- BERTRAND, H. P. I., 1934. Notes sur quelques larves de coléoptères aquatiques. Annls Soc. ent. Fr. 103 (3-4): 363-382.
- BERTRAND, H. P. I., 1968. Larves de Coléoptères aquatiques recueillies au Brésil par M. G. Marlier. Bull. Soc. ent. Fr. 73 (1-2): 8-21.
- BERTRAND, H. P. I., 1972. Larves et nymphes des coléoptères aquatiques du globe. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. vi + 804 pp.
- BERTRAND, H. P. I., 1976. Notes sur les larves de Dytiscidae. Nouv. Revue Ent. 6 (1): 71-78.
- BEUTEL, R., 1986. Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Haliphus lineatocollis* Mrsh. (Coleoptera: Haliplidae). Stuttgarter Beitr. Naturk. (a) 390: 1-15.
- BEUTEL, R. G., 1988. Studies of the metathorax of the troutstream beetle *Amphizoa lecontei* Matthews (Coleoptera: Amphizoidae). Contribution towards clarification of the systematic position of Amphizoidae. Int. J. Ins. Morph. Embryol. 17(1): 63-81.
- BEUTEL, R. G., 1991. Internal and external structures of the head of 3rd instar larvae of *Amphizoa lecontei* Matthews (Coleoptera: Dytiscidae). A contribution towards the classification of the systematic position of Amphizoidae. Stuttg. Beitr. Naturk. ser A (Biol) 469 (24): 1-24.
- BEUTEL, R. G. & ROUGHLEY, R. E., 1988. On the systematic position of the family Gyridae (coleoptera: Adephaga). Z. zool. Evolut.forsch. 26: 380-400.

- BLACKWELDER, 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Bull. U. S. natn Mus. 185 (1): xii + 1-188.
- BLUNCK, 1914. Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. von Ei bis zur Imago. 1. Teil. Das Embryonsleben. Zeit. w. Zool. 111: 1-375
- BLUNCK, 1916a. Das Leben des Gelbrands (*Dytiscus* L.) (ohne die Metamorphose). Zool. Anz. 46: 271-286, 289-300.
- BLUNCK, 1916b. Die Metamorphose des Gelbrands (*Dytiscus marginalis* L.). Zool. Anz. 47: 18-31, 33-42.
- BLUNCK, 1918. Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Die Metamorphose (der Habitus der Larve). Zeit. w. Zool. 117: 1-129.
- BLUNCK, 1923. Zur Kenntnis des "Breitrands" *Dytiscus latissimus* L. und seiner Junglarve. Zool. Anz. 57: 157-168.
- BOUSQUET, Y. & GOULET, H., 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga). Can. J. Zool. 62 (4): 573-588.
- BÖVING, A. G., 1913. Studies relating to the anatomy, the biological adaptations and the mechanisms of ovopositor in the various genera of Dytiscidae. Int. Rev. gesamten Hydrobiol. Hydrog. Biological Supplement V: 1-28.
- BÖVING, A. G. & CRAIGHEAD, F. C., 1930. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. Entomologica am. (n. s.) 11 (1-4): 1-351.

- BURGESS, E., 1883. The structure of the mouth in the larva of *Dytiscus*. Proc. Boston Soc. nat. Hist. 21: 223-228.
- BURMEISTER, E., 1976. Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. Zoomorphologie 85: 165-257.
- CEKALOVIC, T. K., 1974. Descripción de la larva de *Megadytes australis* (Germain), 1854 (Coleoptera, Dytiscidae). Boln Soc. Biol. Concepción 48: 33-40.
- COSTA, C., VANIN, S. A. & CASARI-SHEN, S. A., 1988. Larvas de Coleoptera do Brasil. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. v + 282 pp.
- DE MARZO, L., 1973. Studi sulle larvae dei coleotteri ditiscidi. I. Note morfologiche sulle larve mature di sei specie del genere *Agabus* Leach. Entomologica Bari 9: 47-87.
- DE MARZO, L., 1974a. Studi sulle larvae dei coleotteri ditiscidi. II. Morfologia dei tre stadi larvali di *Melanodytes pustulatus* Rossi. Entomologica Bari 10: 57-80.
- DE MARZO, L., 1974b. Studi sulle larvae dei coleotteri ditiscidi. III. Note morfologiche sul I e II stadio larvale di sei specie del genere *Agabus* Leach. Entomologica Bari 10: 81-108.
- DE MARZO, L., 1976a. Studi sulle larvae dei coleotteri ditiscidi. IV. Morfologia dei tre stadi larvali di *Copelatus haemorroidalis* F. Entomologica Bari 12: 89-106.

- DE MARZO, L., 1976b. Studi sulle larve dei coleotteri ditiscidi. V. Note morfologiche sulle larve di tre specie del genere *Laccophilus* Leach. Entomologica Bari 12: 107-129.
- DE MARZO, L., 1976c. Studi sulle larve dei coleotteri ditiscidi. VI. Studio per fini sistematici del comportamento dei caratteri delle mandibole nelle di alcune specie della subf. Colymbetinae. Entomologica Bari 12: 179-198.
- DE MARZO, L., 1977a. Studi sulle larve dei coleotteri ditiscidi. VII. Considerazioni sul significato evolutivo del comportamento dei caratteri delle mandibole nelle larve di alcune specie della subf. Dytiscinae. Entomologica Bari 13: 71-84.
- DE MARZO, L., 1977b. Studi sulle larve dei coleotteri ditiscidi. VIII. Morfologia dei tre stadi larvali di *Oreodytes rivalis* Gyll. e *Hyphydrus aubei* Ganglb. e considerazioni sul comportamento di alcuni caratteri esoscheletrici nelle larve della subf. Hydroporinae. Entomologica Bari 13: 85-119.
- DE MARZO, L., 1978. Studi sulle larve dei coleotteri ditiscidi. IX. Morfologia delle mandibole delle larve in alcune specie delle subff. Laccophilinae e Hydroporinae. Ipotesi sulla derivazione morfogenetica dei relativi modelli di mandibole. Entomologica Bari 14: 137-157.
- DE MARZO, L., 1979. Studi sulle larve dei coleotteri ditiscidi. X. Anatomia e funzionamento dell'apparato supchiante cibario-faringeo in alcune forme larvali della subff. Dytiscinae, Colymbetinae, Laccophilinae e Hydroporinae. Entomologica Bari 15: 5-72.

- DE MARZO, L., 1985. Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. XI. Morfologia delle mandibole nelle larve di *Hydaticus exclamationes* Aubé e *Cybister* spp. dell'Africa centrale. Entomologica Bari 20: 31-37.
- DETTNER, K., 1985. Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera). Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137 (1): 156-171.
- DOYEN, J. T. & ULRICH, G., 1978. Aquatic Coleoptera, pp. 203-231. In: MERRITT, R. W. & CUMMIS, K. W. (eds). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Kendall-Hunt Pub. Co., Dubuque, Iowa. xii + 441 pp.
- EVANS, M. E. G., 1985. Hydradephagan comparative morphology and evolution: some locomotor features and their possible phylogenetic implications. Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137 (1): 172-181.
- FERREIRA-JR, N., 1993. Descrição da larva de *Megadytes giganteus* (Castelnau, 1834) com notas biológicas (Coleoptera: Dytiscidae). Revta bras. Ent. 37 (1): 57-60.
- FERREIRA-JR, N., no prelo. Description of the larvae of *Megadytes fallax* (Aubé) and *M. marginithorax* (Perty) (Coleoptera: Dytiscidae). Coleopts. Bull.
- FIORI, G., 1948. Contributi alla conoscenza morfologica ed etologica dei coleotteri. III. Le larve dell'*Acilius sulcatus* L. e del *Cybister lateralimarginalis* De Geer (Dytiscidae). Boll. Ist. Entom. Univ. Bolgna 17: 234-264.
- GALEWSKI, K., 1971. A study on morphobiotic adaptation of European species of the Dytiscidae. Pol. Pismo ent. 41 (3): 487-702.

- GALEWSKI, K., 1973. Generic charcters of the larvae of the subfamily Dytiscinae (Dytiscidae) with a key to the central European genera. Pol. Pismo ent. 43 (3): 491-498.
- GOODLIFE, F. D., 1939. The taxonomic value of wing venation in the larger Dytiscidae (Coleoptera). Trans. Soc. Brit. Entom. 6: 23-38.
- GUIGNOT, F., 1931. Les hydrocanthares de France. Les Frères Douladoure, Toulouse. xv + 1057 pp.
- GUIGNOT, F., 1947. Faune de France. 48. Coléoptères hydrocanthares. Lechevalier, Paris. 279 pp.
- HINTON, H. E., 1963. The ventral ecdysial lines of the head of endopterygote larvae. Trans. R. ent. Soc. Lond. 115 (2): 39-61.
- JACKSON, D. J., 1958. Egg-laying and egg-hatching in *Agabus bipustulatus* L., with notes on ovoposition in other species of *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae). Trans. R. ent. Soc. Lond. 110 (3): 53-80.
- JACKSON, D. J., 1960. Observation on egg-laying in *Ilubius fuliginosus* Fabricius and *I. ater* DeGeer (Coleoptera: Dytiscidae), with an account of the female genitalia. Trans. R. ent. Soc. Lond. 112 (3): 37-52.
- JAMES, H. G., 1970. Imature stages of five diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae), notes on their habits and life history, and a key aquatic beetles of vernal woodland pools in southern Ontorio. Proc. ent. Soc. Ont. 100: 52-97.

- KAVANAUGH, D., H., 1986. A systematic review of amphizoid beetles (Amphizoidae: Coleoptera) and their phylogenetic relationships to other Adephaga. Proc. Calif. Acad. Sci. 44 (6): 67-109.
- KORSCHOLT, E., 1924. Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. II v. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig. 964 pp.
- LEECH, H. B. & CHANDLER, H. G., 1956. Aquatic Coleoptera, pp. 293-371. In: USINGER, R. L. (ed.). Aquatic Insects of California. University of California. Berkley & Los Angeles, California.
- LEECH, H. B. & SANDERSON, M. W., 1959. Coleoptera, pp. 981-1023. In: EDMONDSON, W. T. (ed.). Fresh-water Biology. 2nd ed. Wiley, New York.
- MATTA, J. F., 1983. Description of the larva of *Uvarus granarius* (Aubé) (Coleoptera: Dytiscidae) with a key to the Nearctic Hydroporinae larvae. Coleopt. Bull. 37 (3): 203-207.
- MATTA, J. F., 1986. *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae) larvae of southeastern United States. Proc. ent. Soc. Wash. 88 (3): 515-520.
- MATTA, J. F. & PETERSON, D. E., 1985. The larvae of six Nearctic *Hydroporus* of the subgenus *Neoporus* (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137 (1): 53-60.

- MATTA, J. F. & PETERSON, D. E., 1987. The larvae of two North American diving beetles of the genus *Acilius* (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. ent. Soc. Wash. 89 (3): 440-443.
- MORONI, J. & BACHMANN, A. O., 1977. Dytiscidae, pp. 217-225. In: HURBERT, S. H. (ed.). Biota acuática de Sudamérica austral. San Diego State University, San Diego, California. xv + 342 pp.
- MOUCHAMPS, R., 1957. Contribution à la Connaissance des Cybisterini (Col. Dytiscidae) du Musée d'Histoire Naturelle de Vienne (9^e note). Annln naturh. Mus. Wien 61: 278-287.
- NELSON, G., 1985. Outgroups and ontogeny. Cladistics 1: 29-45.
- NICHOLS, S. W., 1985. *Omophron* and the origen of Hydradephaga (Insecta: Coleoptera: Adephaga). Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137 (1): 182-201.
- NILSSON, A. N., 1988. A review of primary setae and pores on legs of larval Dytiscidae (Coleoptera). Can. J. Zool. 66 (10): 2283-2294.
- NILSSON, A. N., ROUGHLEY, R. E. & BRANCUCCI, M., 1989. A review of the genus- and family-group names of the family Dytiscidae Leach (Coleoptera). Entom. scand. 20: 287-316.
- PENNAK, R. W., 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. 2nd ed. Wiley, New York. xv + 803 pp.

- PERKINS, P. D., 1980. Larval and pupal stages of a predaceous diving beetles, *Neoclypeodytes cinctellus* (LeConte) (Dytiscidae: Hydroporinae: Bidessini). Proc. ent. Soc. Wash. 82 (3): 474-481.
- RIHA, P., 1955. Studies on the metathoracic furca of the Palearctic Dytiscidae (Coleoptera). Sb. Fak. les. české vys. Ucenitech. Praze 341-398
- ROUGHLEY, R. E., 1981. Trachypachidae and Hydradephaga (Coleoptera): a monophyletic unit? Pan-Pacif. Ent. 57 (1): 273-285.
- RUHNAU, S., 1985. Zur Morphologie und Biologie der preimaginalen Stadien des Wasserkäfers *Noterus crassicornis* (Müller, 1776) (Coleoptera, Hydradephaga, Noteridae). Unpubl. Dipl. Arb. Fak. f. Biol., Univ. Tübingen, 99 pp.
- RUHNAU, S., 1986. Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. Entomologica basil. 11: 231-271.
- RUHNAU, S. & BRANCUCCI, M., 1984. Studies on the genus *Lancetes*. 2. Analysis of its phylogenetic position using preimaginal characters (Coleoptera, Dytiscidae). Entomologica basil. 9: 80-107.
- SHARP, D., 1882. On aquatic carnivorous Coleoptera or Dytiscidae. Scient. Trans. R. Dubl. Soc. 2 (2): 179-1003.
- SMRZ, J., 1982. Comparative anatomy of proventriculus and intraelital structure of the suborder Adephaga (Coleoptera). Acta Univ. Carol. 9: 213-296.

- SNODGRASS, R. E., 1927. Morphology and mechanism of the insect thorax. Smithson. misc. Collns 80 (1): 1-108.
- SNODGRASS, R. E., 1931. Morphology of the insect abdomen. Part I. General structure of the abdomen and its appendages. Smithson. misc. Collns 85 (6): 1-128.
- SNODGRASS, R. E., 1935. Principles of insect mophology. Tata McGraw-Hill Publishing Company Ltd, New Delhi. ix + 667 pp.
- SNODGRASS, R. E., 1947. The insect cranium and the "epicranial suture". Smithson. misc. Collns 107 (7): 1-52.
- SPANGLER, P. J., 1962a. Natural history of Plummers Island. XIV. Biological notes and description of the larva and pupa of *Copelatus glyphicus* (Say) (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. biol. Soc. Wash. 75: 19-24.
- SPANGLER, P. J., 1962b. Description of the larva of *Hydrovatus cuspidatus pustulatus* Melsheimer (Coleoptera: Dytiscidae). J. Kans. ent. Soc. 35 (2): 278-280.
- SPANGLER, P. J., 1963. A description of the larva of *Macrovatellus mexicanus* Sharp (Coleoptera: Dytiscidae). Coleopts Bull. 17 (4): 97-100.
- SPANGLER, P. J., 1966. A new species of *Derovatellus* from Guatemala and a description of its larva (Coleoptera: Dytiscidae). Coleopts Bull. 20: 11-18.

- SPANGLER, P. J., 1973. The bionomics, immature stages, and distribution of the rare predacious water beetle, *Hoperius planatus* (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. biol. Soc. Wash. 86 (36): 423-434.
- SPANGLER, P. J., 1974. A description of the larva of *Celina angustata* Aubé (Coleoptera: Dytiscidae). J. Wash. Acad. Sci. 63 (4): 165-168.
- SPANGLER, P. J., 1981. Coleoptera, p. 129-220. In: HURLBERT, S. H., RODRIGUEZ, G. & SANTOS, N. D. (eds). Aquatic Biota of Tropical South America. Part 1. Arthropoda. San Diego St. Univ., San Diego.
- SPANGLER, P. J. & FOLKERTS, G. W., 1973. The larva of *Pachydrus princeps* (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. biol. Soc. Wash. 86 (29): 351-356.
- SPANGLER, P. J. & GILLESPIE, J. M., 1973. The larva and pupa of the predaceous water beetle *Hygrotus sayi* (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. biol. Soc. Wash. 86 (12): 143-151.
- SPANGLER, P. J. & GORDON, R. D., 1973. Description of the larvae of some predaceous water beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Proc. biol. Soc. Wash. 86 (22): 261-278.
- TREMOUILLES, E. R., 1989. Notas sobre Coleoptera acuaticos Neotropicales. III. Datos ampliatorios sobre distribucion geografica de especies de *Megadytes* Sharp (Coleoptera, Dytiscidae). Revta Soc. ent. argent. 45 (1-4): 159-161.
- TREMOUILLES, E. R. & BACHMANN A. O., 1980. La tribu Cybisterini en la Argentina (Coleoptera, Dytiscidae). Revta Soc. ent. argent. 39 (1-2): 101-125.

- WATTS, C. H. S., 1963. The larvae of australian Dytiscidae (Coleoptera). Trans. R. Soc. S. Aust. 87: 23-40.
- WATTS, C. H. S., 1964. The larvae of australian *Cybister* spp. Curtis, *Homeodytes* spp. Rég. and *Hyderodes shuckardi* Hope (Coleoptera: Dytiscidae). Trans. R. Soc. S. Aust. 88: 145-156.
- WATTS, C. H. S., 1978. A revision of the Australian Dytiscidae (Coloeptera). Aust. J. Zool. Suppl. Ser. 57: 1- 166.
- WHITE, D. S. ; BRIGHAM, W. V. & DOYEN, J. T., 1984. Aquatic Coleoptera, pp. 361-437. In: MERRITT, R. W. & CUMMIS, K. W. (eds). An introduction to the aquatic insects of North America. 2nd ed. Kendall-Hunt, Dubuque, Iowa. 722 pp.
- WILSON, C. B., 1923. Water beetles in relation to pondfish culture, with life histories of those found in fishponds at Fairport, Iowa. Bull. Bur. Fish., Wash. 39: 231-345.
- WOLFE, G. W., 1980. The larva and pupa de *Acilius fraternus* (Coleoptera: Dytiscidae) from the Great Smoky Mountains. Tennessee. Coleoptis Bull. 34 (1): 121-126.
- WOLFE, G. H. & ROUGHLEY, R. E., 1985. Description of the pupa and mature larva of *Matus ovatus ovatus* Leech (coleoptera: Dytiscidae) with a chaetotaxal analysis emphasizing mouthparts, legs and urogomphus. Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 137 (1): 61-79.
- YOUNG, F., 1954. The water beetles of Florida. Univ. Fla Publ. biol. sci. Ser. 5 (1): 1 - 238.

ANEXO 1

Listagem de estruturas e seus códigos.

A	Abdome	lm	Lobo mediano do fronto-clípeo
al	Abertura lateral do meato cibarial	lpm	Lobo pré-maxilar
Ant	Antena	mtd	Mácula tentorial dorsal
an	Ânus	mtv	Mácula tentorial ventral
afc	Apófise furcal	Md	Mandíbula
afq	Apófise fuquilha	Mx	Maxila
apf	Apófise pré-furcal	Mdt	Mediatergito
ae	Área espinulosa	mn	Mento
Bst	Basisterno	Mst	Mesotórax
ba	Braço anterior do tentório	Mtt	Metatórax
bd	Braço dorsal do tentório	Ocp	Occipício
bp	Braço posterior do tentório	oa	Orifício anterior da mandíbula
cib	Câmara bombeadora cibário-faringeal	op	Orifício posterior da mandíbula
ca	Cardo	osn	Orla de setas natatórias
Cz	Cerviz	plb	Palpo labial
cs	Coroa de setas da mandíbula	pmx	Palpo maxilar
Cx	Coxa	Par	Parietal
Epm	Epimero	Pn	Perna
epn	Espina	Plt	Pleurito
Esp	Espinasterno	ptt	Ponte transversal do tentório
etm	Estema	Pst	Presterno
Est	Esternelo	pm	Pré-mento
stg	Estigma	pps	Processo presternal
es	Estipe	ps	Processo tegumentar subcônico
Fm	Fêmur	pl	Proeminência epistomal lobiforme
fd	Fileira dorsal de setas da mandíbula	pgt	Prolongamento tentorial
fsd	Fileira de setas natatórias na margem postero- dorsal	Prt	Protórax
fsv	Fileira de setas natatórias na margem ventral	pa	Protuberância anterior do lobo pré-maxilar
sbv	Fileira de setas bifurcadas	Roc	Região ocular
sev	Fileira de setas espiniformes	sm	Submento
fí	Fissura intermediária da mandíbula	Ts	Tarso
fta	Fóvea tentorial anterior	Tnt	Tentório
ftp	Fóvea tentorial posterior	Tb	Tibia
FCl	Fronto-clípeo	Tr	Trocanter
Ga	Garra	Trc	Trocantim
Lb	Labio	Ug	Urogoníof
La	Labro		
lg	Lígula		
lcd	Linha de clivagem ecdisial dorsal		
lcv	Linha de clivagem ventral		
ll	Lobo lateral do fronto-clípeo		

ANEXO 2

Listagem do material examinado de outras espécies.

BRASIL. Rio de Janeiro: Maricá, restinga de Barra de Maricá.

Megadytes fallax (Aubé).

N. Ferreira-Jr leg.

16/II/1988; 1 larva III criada até o adulto.

16/XII/1988; 2 larvas III.

24/XI/1989; 1 larva I criada até a larva II e 1 larva I criada até a larva III.

M. marginithorax (Perty).

N. Ferreira-Jr leg.

15/VI/1987; 1 larva I e 4 larvas III.

06/V/1988; 2 larvas II e 1 larva III.

03/IX/1988; 3 larvas I e 3 larvas II.

08/X/1988; 1 larva II.

16/XII/1988; 1 larva II e 1 larva III.

02/VI/1989; 3 larvas I e 1 larva II.

19/VII/1989; 3 larvas I.

05/IV/1990; 1 larva I.

04/VII/1991; 19 larvas I, 5 larvas II e 1 larva III.

08/VIII/1991; 2 larvas I, 4 larvas II e 1 larva III.

N. Ferreira-Jr e A. L. Carvalho leg.

15/VIII/1987; 8 larvas I, 12 larvas II, 7 larvas III, 1 larva I criada até a larva II, 2 larvas I criadas até a larva III, 1 larva II criada até a larva III e 1 larva II criada até a emergência do adulto.

J. L. Nessimian leg.

14/VIII/1988; 1 larva III.

Hydaticus sp.

N. Ferreira-Jr leg.

08/VIII/1991; 2 larvas III.

Thermonectus margineguttatus Aubé.

N. Ferreira-Jr leg.

15/VI/1987; 1 larva II criada até a larva III, 1 larva III criada até a pupa e 3 larvas III criadas até a emergência do adulto.

Thermonectus sp.

N. Ferreira-Jr leg.

17/X/1987; 1 larva II e 1 larva III.

01/V/1988; 1 larva III.

19/VII/1989; 1 larva I.

04/VII/1991; 1 larva II.

Rhantus calidus F.

N. Ferreira-Jr leg.

19/VII/1989; 1 larva III.

03/I/1992; 4 larvas III.

N. Ferreira-Jr e A. L. Carvalho leg.

16/XII/1986; 1 larva III criada até a emergência do adulto.

R. Sachsse leg.

25/I/1991; 1 larva III.

Laccophilus sp.

N. Ferreira-Jr leg.

13/XI/1987; 1 larva.

19/VII/1989; 3 larvas.

27/I/1990; 1 larva.

Celina sp.

N. Ferreira-Jr leg.

23/IX/1989; 1 larva III.

24/XI/1989; 2 larvas III.

Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Ilha do Fundão.

Thermonectus sp.

N. Ferreira-Jr leg.

29/V/1987; 1 larva II criada até a larva III.

02/VI/1987; 6 larvas II e 4 larvas II criadas até a larva III.

Rhantus calidus.

N. Ferreira-Jr leg.

29/V/1987; 3 larvas III.

Laccophilus sp.

N. Ferreira-Jr leg.

29/V/1987; 2 larvas.

Rio de Janeiro: Tersópolis, Fazenda Vale da Revolta.

Hydaticus sp.

N. Ferreira-Jr leg.

14/I/1991. 3 larvas III.

Minas Gerais: Manga, Mocambinho, agro-vila, mata da Agroceres.

Megadytes sp.

L. C. F. Alvarenga, D. F. Moraes e C. N. Ricci Leg.

29/IX/1990; 1 larva III.