



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Romaleini [Orthoptera, Acridoidea, Romaleidae] neotropicales : biodiversidad, filogenia y biogeografía

Pocco, Martina Eugenia

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Cigliano, María Marta

Co-dirección: Lange, Carlos Ernesto

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140422001332>

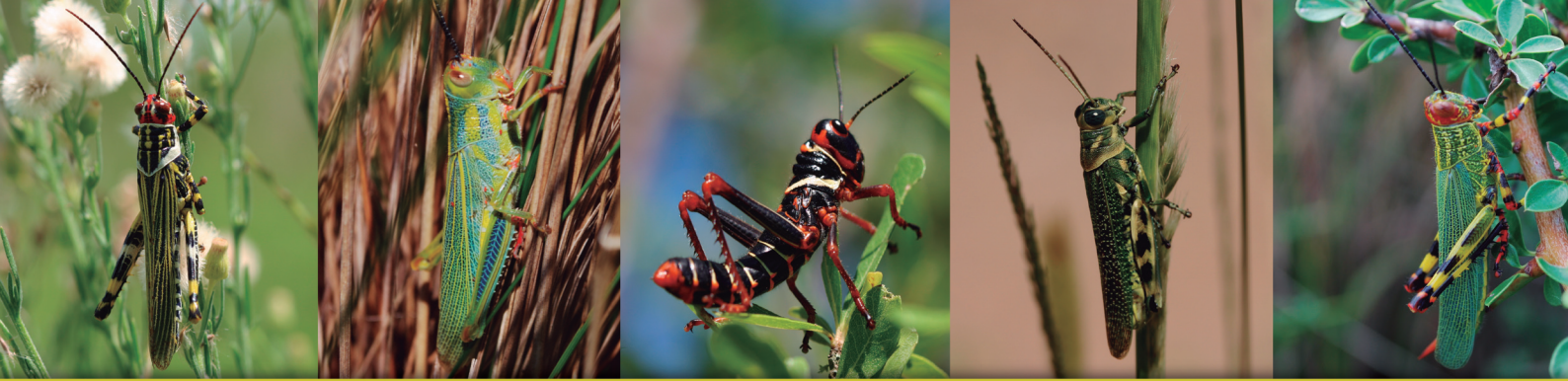


Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



TRABAJO DE TESIS DOCTORAL

**ROMALEINI (ORTHOPTERA,
ACRIDOIDEA, ROMALEIDAE)
NEOTROPICALES:
BIODIVERSIDAD, FILOGENIA
Y BIOGEOGRAFÍA**

MARTINA EUGENIA POCCO

**DIRECTORA: DRA. MARÍA MARTA CIGLIANO
CODIRECTOR: DR. CARLOS ERNESTO LANGE**

**DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**



TRABAJO DE TESIS DOCTORAL

MARTINA E. POCCO

**ROMALEINI (ORTHOPTERA, ACRIDOIDEA,
ROMALEIDAE) NEOTROPICALES:
BIODIVERSIDAD, FILOGENIA Y
BIOGEOGRAFÍA**

FCNYM - UNLP

2013

**Con todo mi amor dedico esta Tesis Doctoral
a los dos grandes pilares de mi vida, Mamá y Papá;
a mis queridas hermanas, Natalia y María Cecilia;
y a las lucecitas de mi vida, mis sobrinos
Nahuel, Selena y María Clara.**

ÍNDICE

I. Agradecimientos	4
II. Resumen	6
III. Abstract	10
1. Introducción	14
2. Antecedentes	20
3. Objetivos	26
3.1. General	26
3.2. Específicos	26
4. Metodología	27
4.1. Biodiversidad y Sistemática	28
4.1.1. Recolección de ejemplares	28
4.1.2. Repositorios	29
4.1.3. Terminología	29
4.1.4. Preparación de estructuras internas	29
4.1.5. Medidas	29
4.1.6. Análisis multivariados	30
4.1.7. Análisis estadísticos	30
4.1.8. Ilustraciones e imágenes	30
4.1.9. Mapas de distribución geográfica	31
4.1.10. Gráficos de riqueza de especies	31
4.1.11. Áreas biogeográficas consideradas	31
4.2. Filogenia	33
4.2.1. Caracteres morfológicos	33
4.2.2. Análisis filogenéticos	33
4.3. Biogeografía	34
4.3.1. Análisis biogeográficos	34
4.3.2. Unidades de áreas consideradas	34
4.4. Contribución a la informatización de datos biológicos	35
4.5. Uso de plataforma cibertaxonómica: <i>Orthoptera Species File online</i> (OSF)	36
4.5.1. Contribución a la información de biodiversidad	36
4.5.2. Contenido electrónico e hipervínculos	37
5. Resultados y Discusión	38
5.1. Biodiversidad de Romaleini	39
5.1.1. Resultados	39
5.1.1.1. En Sudamérica	39
5.1.1.2. En Argentina	47

5.1.2. Discusión	49
5.1.2.1. En Sudamérica	49
5.1.2.2. En Argentina	51
5.2. Nueva especie de <i>Zoniopoda</i> Stål (Romaleini) y sus relaciones filogenéticas dentro del género	54
5.2.1. Resultados	58
5.2.1.1. Sistemática	58
5.2.1.2. Análisis filogenético del género <i>Zoniopoda</i>	64
5.2.2. Discusión	68
5.3. Revisión taxonómica del género <i>Diponthus</i> Stål	69
5.3.1. Historia taxonómica	69
5.3.2. Materiales examinados	70
5.3.3. Resultados	70
5.3.3.1. Redescrición del género <i>Diponthus</i>	70
5.3.3.2. Clave de especies de <i>Diponthus</i>	78
5.3.3.3. Descripción y re-descripción de especies de <i>Diponthus</i>	81
5.3.4. Discusión	129
5.4. Análisis morfométrico y delimitación taxonómica de especies polimórficas en el género <i>Diponthus</i>	165
5.4.1. Metodología	166
5.4.1.1. Materiales examinados	166
5.4.1.2. Caracteres morfológicos y matrices de datos	166
5.4.1.3. Análisis multivariados	169
5.4.1.4. Distribución geográfica	169
5.4.1.5. Análisis estadísticos de la variación geográfica de la coloración	169
5.4.2. Resultados	170
5.4.2.1. Análisis morfométrico	170
5.4.2.2. Variación geográfica de la coloración	175
5.4.3. Discusión	182
5.5. Análisis filogenético del género <i>Diponthus</i>	186
5.5.1. Metodología	186
5.5.1.1. Taxones terminales	186
5.5.1.2. Caracteres informativos	187
5.5.1.3. Metodología cladística	197
5.5.2. Resultados	197
5.5.3. Discusión	203
5.6. Análisis biogeográfico del género <i>Diponthus</i>	206
5.6.1. Resultados	206
5.6.2. Discusión	210
6. Conclusiones	213
7. Referencias Bibliográficas	218
IV. Anexos	236

I. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero expresar un profundo agradecimiento a mi directora, María Marta Cigliano, por brindarme sus conocimientos y herramientas necesarias para llevar a cabo satisfactoriamente este trabajo de Tesis Doctoral; por su gran ayuda y dedicación en todo momento durante el transcurso de estos años; por valorarme, alentarme y confiar en mí; por su comprensión y acompañamiento en un momento muy difícil de mi vida, que fue la pérdida de mi padre recientemente.

También expreso un enorme agradecimiento a mi codirector, Carlos Lange, por brindarme sus conocimientos, ayuda y disposición, además del esfuerzo y tiempo dedicados, junto con María Marta, para ayudarme en el trabajo de campo. Destaco en ambos el profesionalismo y responsabilidad con que trabajan a diario, y principalmente la calidad de personas que son, por lo que me siento muy agradecida y afortunada de tenerlos como directores.

Al Prof. Carlos S. Carbonell quien ha contribuido enormemente al estudio del género *Diponthus*, que constituye uno de los aspectos centrales de esta tesis. Entre los años 1964 y 1970 visitó todas las colecciones en donde se encuentran depositados los ejemplares tipo de Acridoideos Neotropicales. En vistas a realizar un tratamiento sistemático de *Diponthus*, revisó los ejemplares tipo de todas las especies descriptas del género, elaboró notas sobre el estado y coloración de los mismos, realizó dibujos del complejo fálico de algunas especies, y fotografió todos los ejemplares. Todo este material fue amablemente cedido para realizar este trabajo de tesis doctoral.

A Nélica Caligaris, por la imprescindible ayuda técnica (preparación de todos los ejemplares recolectados, planillas, mapas, etc.) y disposición que siempre me brindó; por el cariño que me ha demostrado y por su presencia en todo momento.

A Marcela Ronderos por el cariño y palabras de aliento que me ha brindado siempre.

A Paula Posadas por la valiosa ayuda en el análisis biogeográfico.

A mis compañeros de laboratorio Holger Braun, Hernán Pereira y Celeste Scattolini por la gran ayuda técnica que me brindaron (especialmente en las tareas relacionadas a la “Orthoptera Species File”) y por su predisposición cuando los tiempos apremiaron.

A Santiago Plischuk, por acompañarme en viajes de campaña y prestarse a manejar durante interminables horas, y por ayudarme en la búsqueda de las especies.

A Sara Montemayor, Pablo Dellapé y Guadalupe del Río, por su ayuda y consejos; y por el acompañamiento y apoyo en momentos difíciles.

A Elio Castillo, por recolectar y enviarme ejemplares de *Diponthus*, y por su buena compañía durante viajes de campaña.

A Julián Lange por la ayuda que me brindó durante su pasantía y que hizo posible realizar uno de los trabajos que surgieron de esta tesis.

A Dardo Martí por los ejemplares de *Diponthus* que me ha enviado para realizar este trabajo.

A Christian Bardi y Sebastián Pelizza por invitarme a viajes de campaña y por los ejemplares de *Diponthus* que han recolectado para mí.

Y a tantas otras personas que sin nombrarlas estuvieron presentes en el transcurso de estos años.

Un Muy Especial Agradecimiento

Mi mayor e infinito agradecimiento está dirigido a mi familia:

Principalmente a mis amados padres que han vivido por y para sus hijas, por ser las personas más nobles que he conocido, por ser siempre incondicionales, por la eterna presencia, dedicación y ayuda en todos los aspectos. Les agradezco por alentarme, ayudarme y acompañarme siempre en mi carrera, y por haber sido promotores de mi entusiasmo por la biología, y en particular, la entomología. Papi seguro que estarías muy contento y orgulloso con este logro!

A mis queridas hermanas, Natalia y María Cecilia, por ser mis amigas del alma, por acompañarme en la vida y estar siempre presentes, por ayudarme y aconsejarme, y por haberme dado mucha fuerza y ánimos para continuar en este momento tan difícil de nuestras vidas. Por la ayuda que me brindaron, con el diseño de la carátula, con el abstract y traducciones de inglés.

A mi querida abuela Elsa por sus infinitos consejos y por incentivar me siempre en mi carrera, y a mi querido cuñado Martín por alentarme y estar siempre presente y ser parte de mi querida familia.

Y por último, y en especial, a mis faros de luz, Nahuel y Selena, y a la lucecita por nacer, María Clara, mis sobrinos que me alumbran el camino y me dan inmensa alegría, por quererme tanto y por siempre estar pendientes de encontrar tucuras para su tía.

Gracias !!!

II. RESUMEN

Las tucuras de la tribu Romaleini se distribuyen casi exclusivamente en la región Neotropical, con pocos representantes en el sur de la región Neártica. La tribu está constituida por 39 géneros, 168 especies y 35 subespecies, la mayoría de las cuales está concentrada en Sudamérica. Es un grupo que reviste importancia evolutiva por su notable diversificación, así como también importancia económica dado que algunas especies son perjudiciales para el agro en Sudamérica y, particularmente, en Argentina. Dentro de los Romaleini, es común la presencia de coloración aposemática y comportamiento gregario en estadios juveniles, y muchas especies exhiben variación intraespecífica en la coloración del cuerpo.

La mayoría de los géneros de Romaleini mejor representados en Sudamérica han sido revisados taxonómicamente, a excepción del género *Diponthus* Stål, que cuenta con el mayor número de especies de la tribu en Argentina. Este género, endémico del sur de Sudamérica (centro y norte de Argentina, Uruguay, sur de Brasil, sudeste de Paraguay y sudeste de Bolivia) cuenta con 22 especies nominales, de las cuales 19 son consideradas válidas hasta el presente.

En este trabajo de tesis doctoral se amplía el conocimiento de la diversidad específica de Romaleini en Sudamérica y principalmente en Argentina; se describe una nueva especie del género *Zoniopoda* (*Z. serrana*) de Argentina y se determinan sus relaciones filogenéticas con las restantes especies del género; se desarrollan estudios sistemáticos de revisión del género *Diponthus* y se determinan los límites taxonómicos de especies polimórficas, mediante análisis morfométricos; se propone una hipótesis filogenética entre las especies de *Diponthus* y se analizan los patrones biogeográficos históricos del grupo.

De acuerdo con los datos de ocurrencia obtenidos de la “Orthoptera Species File online” (OSF), la diversidad conocida de la tribu Romaleini es de 168 especies agrupadas en 39 géneros, de las cuales un 83,2 % está representado en América del Sur y Central. La región centro-sur de Sudamérica (Brasil, Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile) está representada por la mitad del total de especies de la tribu y casi dos tercios del total de géneros, siendo Argentina el segundo país con mayor diversidad. La mayor riqueza de especies y géneros se encuentra en el dominio Amazónico en las provincias del Cerrado, Paranense, Yungas y Amazónica. El análisis de similitud de Bray-Curtis realizado para estimar la similitud entre las provincias biogeográficas en base a la presencia de especies revela que las provincias del dominio Chaqueño: Espinal, Monte, Pampeana y Chaqueña presentan una mayor similitud. La provincia Paranense muestra mayor similitud con la del Cerrado. La provincia biogeográfica

menos similar es la Amazónica junto con la Pacífica, presentando un alto número de endemismos.

La riqueza de especies de Romaleini para Argentina es de 33 especies incluidas en 10 géneros. El mayor número de especies de la tribu se encuentra en las provincias Pampeana, Chaqueña y Paranense, siendo el género *Diponthus* el de mayor diversidad.

La descripción de la nueva especie *Z. serrana* incluye un análisis cladístico del género *Zoniopoda* basado en una matriz de datos de las especies válidas del género, más tres especies del grupo externo y 26 caracteres morfológicos. Sobre la base de los resultados del análisis de parsimonia se determina que el género constituye un grupo monofilético y que *Z. serrana* debe ser asignada al grupo de especies *iheringi* basado en sinapomorfías del pronoto y de la coloración del cuerpo. El análisis recupera dos clados correspondientes a los dos grupos de especies delimitados por Carbonell (2007) dentro de *Zoniopoda*, uno comprendido por el grupo de especies *iheringi*, y el otro conformado por el grupo de especies *tarsata*, exceptuando *Z. omnicolor* que resulta la especie más basal del género. Mientras que *Z. serrana* es endémica de las Sierras Chicas de Córdoba, presente a más de 1300 m. de altura, las restantes especies del grupo *iheringi* muestran una amplia distribución en el este de Bolivia, sur de Brasil, este de Paraguay y norte y este de Argentina. La única especie simpátrica con *Z. serrana* es *Z. tarsata*, especie ampliamente distribuida, que pertenece al grupo de especies *tarsata*, pero se encuentra a menor altura en las Sierras Chicas de Córdoba.

Los estudios taxonómicos del género *Diponthus* Stål, que se basan en un total de 740 ejemplares, permiten establecer los siguientes cambios nomenclaturales: los nombres *D. permistus* (Serville), *D. communis* Bruner, *D. schulzi* Bruner y *D. pictus* (Bolívar) se sinonimizan bajo *D. argentinus* Pictet & Saussure. *Diponthus puelchus* Pictet & Saussure y *D. nigroconspersus* (Stål) se consideran nombres válidos. Los nombres *D. invidus* Carl y *D. bilineatus* Rehn se sinonimizan bajo *D. virgatus* (Gerstaecker). *Diponthus clarazianus* Pictet & Saussure se sinonimiza con *D. cribratus* (Serville). El nombre *D. paulista* Rehn pasa a sinonimia bajo el nombre *D. porphyreus* (Gerstaecker). Se describen tres nuevas especies de *Diponthus*, *D. n.sp. 1*, distribuida en Bolivia (Santa Cruz), *D. n.sp. 2*, de Argentina (Misiones) y *D. n.sp. 3* distribuida en Brasil (Paraná). Por lo tanto, el género queda constituido por 15 especies válidas.

Las especies de *Diponthus* se distinguen principalmente por el diseño y patrón de coloración de las venas transversales de las tegminas, la forma de las valvas del cingulo, la forma de las valvas dorsales del aedeago, la forma de los *lophi* del epifalo y por el patrón de coloración del cuerpo. La mayoría de estos caracteres se definen y describen por primera vez en este trabajo.

Los estudios morfológicos llevados a cabo permiten establecer que los géneros *Diponthus* y *Gurneyacris* presentan características únicas de la genitalia masculina que los

diferencian de los restantes géneros de Romaleini. Asimismo, también se observa, por primera vez, que *Diponthus* y *Gurneyacris* presentan cerdas en las tegminas que posiblemente actúen en la estridulación que eran consideradas ausentes en estos géneros. Debido a estas características morfológicas se considera que *Diponthus* pertenece a la subfamilia Romaleinae, y junto con su género hermano *Gurneyacris* constituyen un grupo estrechamente relacionado a los Romaleini.

Se realiza un estudio morfométrico con seis especies nominales de *Diponthus* distribuidas en Argentina (*D. permistus*, *D. argentinus*, *D. pycnostictus*, *D. communis*, *D. pictus* y *D. schulzi*) de difícil delimitación, que permite establecer algunos de los cambios nomenclaturales antes mencionados. A fin de verificar la existencia de variación intraespecífica en la coloración y clarificar los límites y estatus de dichas especies nominales, se aplican técnicas multivariadas y se analiza la variación geográfica de la coloración del cuerpo. Un total de 303 ejemplares (197 machos y 106 hembras) son examinados. Las matrices de datos consisten en 19 caracteres morfológicos (5 cuantitativos continuos y 14 cualitativos cromáticos). Los resultados muestran que *D. pycnostictus* constituye un grupo aislado en los análisis de agrupamiento (AC) y que presenta una combinación única de caracteres considerándola como una especie válida. Se considera que las restantes especies nominales representan diferentes morfos de coloración de un único taxón, que es reconocido aquí como *D. argentinus*. Asimismo, la variación en la coloración del cuerpo observada en *D. argentinus*, a lo largo de su rango de distribución geográfica, no exhibe ningún gradiente evidente correlacionado con la latitud o longitud.

El análisis de parsimonia bajo pesos iguales y bajo pesos implicados de la matriz de datos de 67 caracteres morfológicos (45 de la morfología externa y coloración y 22 de la genitalia masculina) y 15 especies de *Diponthus* (grupo interno) y cuatro especies de Romaleini (grupo externo) recupera la monofilia del género *Diponthus*, y como grupo hermano a *Gurneyacris*. El análisis recupera dos grupos de especies: uno constituido por *D. crassus*, *D. n.sp. 3*, *D. porphyreus* y *D. virgatus*, y el otro conformado por las restantes especies del género. Prácticamente todos los grupos monofiléticos dentro de *Diponthus* están sustentados por la morfología externa y patrones de coloración. En el análisis basado sólo en caracteres de la morfología externa y coloración, se obtienen exactamente las mismas relaciones que al considerar el total de caracteres, resultando ser más homoplásicos que los caracteres de la genitalia, pero proporcionando una mayor señal o información filogenética. Este patrón observado en *Diponthus*, en donde los caracteres de la morfología externa y coloración brindan mejor resolución en cuanto a las relaciones filogenéticas se contrapone a lo observado en otras familias de Acridoidea.

Se lleva a cabo un análisis de dispersión-vicarianza (DIVA), para evaluar los posibles patrones biogeográficos históricos que expliquen la distribución actual del género *Diponthus* considerando como unidades de áreas aquellas provincias biogeográficas donde se distribuyen

el género y especies del outgroup. De acuerdo a este análisis, el ancestro común de *Diponthus* se habría diferenciado en la provincia Paranense, y posteriormente se habría dispersado hacia el oeste y el sur, extendiéndose hacia las otras regiones que comprenden su rango de distribución. El grupo de especies *crassus* permanece restringido en la provincia Paranense (con solo una dispersión terminal a la provincia Atlántica). El grupo de especies *argentinus* es el que muestra la mayor diversificación y adaptación a distintos ambientes. Uno de los eventos vicariantes divide la distribución ancestral (Paranense- Yungas o Paranense-Yungas-Pampeana) resultando en la evolución independiente de *D. n.sp. 1*, restringida a Yungas, y el resto del clado del grupo *argentinus* cuyo ancestro permanece restringido a la región Paranense-Pampeana. En la región Pampeana es donde se habría producido la mayor diversificación de las especies del género. El clado formado por las especies *D. argentinus*, *D. pycnostictus* y *D. puelchus*, que ocupa el mayor rango de distribución del género, es el que habría tenido mayor éxito en cuanto a la adaptación a ambientes más secos desde su probable centro de origen; mientras que su grupo hermano habría quedado restringido mayormente a la región Pampeana, ya que sólo dos especies (*D. dispar* y *D. festivus*) se habrían dispersado independientemente hacia la Paranense.

Las herramientas de la cibertaxonomía empleadas en el desarrollo de esta tesis permitieron una mejor organización y sistematización de las tareas del trabajo taxonómico, desplegar la información geográfica de los ejemplares en mapas de Google que facilitan la visualización de la distribución de especies en capas de relieve e imágenes satelitales, que ayudan a la interpretación de los patrones biogeográficos, y obtener LSIDs para todos los taxones tratados. Los resultados de este trabajo de tesis serán accesibles a un mayor público a través de Internet, enriqueciendo el contenido de la base de datos mundial “Orthoptera Species File Online” (OSF, <http://orthoptera.speciesfile.org>). A su vez, la versión PDF de esta tesis, y los trabajos que se publicarán a partir de sus resultados, se enriquecerán con la información accesoria depositada en OSF, visualizada a través de los hipervínculos.

III. ABSTRACT

Grasshoppers of tribe Romaleini are distributed almost exclusively in the Neotropical region, with only few members in the south of the Nearctic region. This tribe is constituted by 39 genera, 168 species, and 35 subspecies, most of them represented in South America. This group of grasshoppers exhibits evolutionary importance by its remarkable diversification, as well as economic importance since some species are considered agricultural pests in South America and, particularly in Argentina. Within Romaleini, aposematic coloration and gregarious behavior are commonly found in juveniles, and several species exhibit intraspecific variation in body coloration.

Most of the Romaleini genera best represented in South America have been taxonomically revised, except for *Diponthus* Stål, which is the most diversified Romaleini genus occurring in Argentina. This genus, endemic to southern South America (northern-central Argentina, Uruguay, southern Brazil, southeast Paraguay, and southeast Bolivia) includes 22 nominal species, 19 of which are considered as valid up to the present.

In this study, the specific diversity of Romaleini in South America and mainly in Argentina is analyzed; a new species of the genus *Zoniopoda* (*Z. serrana*) is described from Argentina, and its phylogenetic relationships relative to the remaining species of the genus are established; systematic studies of genus *Diponthus* are conducted, and the taxonomic limits of polymorphic species are clarified applying morphometric techniques; a phylogenetic hypothesis among the species of *Diponthus* is proposed, and the ancestral biogeographic patterns of the group are analyzed.

According to occurrence data obtained from the “Orthoptera Species File online” (OSF), the diversity of the Romaleini tribe is 168 species grouped in 39 genera, 83,2% of which is represented in South and Central America. The southern-central South American region (Brazil, Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay, and Chile) is represented by one half of the total species of the tribe and almost two thirds of the whole genera of Romaleini, being Argentina the second country with the highest diversity. The highest species and genera richness is found in the Amazonic domain in Cerrado, Paranense, Yungas, and Amazónica provinces. Results of Bray-Curtis similarity analysis conducted in order to estimate similarities among the biogeographic provinces based on species presence, reveals that the provinces included in the Chaqueño domain (Espinal, Monte, Pampeana, Chaqueña) are the most similar. The Paranense province shows more similitude to the Cerrado. The biogeographic province less similar is the Amazónica along with the Pacífica, with a high number of endemic taxa.

Species richness of Romaleini in Argentina is 33 species included in 10 genera. The highest number of species occurs in Pampeana, Chaqueña, and Paranense provinces, being genus *Diponthus* the most diverse.

Description of the new species *Z. serrana* includes a cladistic analysis of genus *Zoniopoda* based on a data matrix constituted by all valid species plus three outgroup species and 26 morphological characters. Results of the parsimony analysis indicates that genus *Zoniopoda* constitutes a monophyletic group and that *Z. serrana* must be assigned to *iheringi* species group based on synapomorphies of the pronotum and body color. The analysis recovered the two species groups of *Zoniopoda* delimited by previous authors, one comprised by the *iheringi* species group, and the other one comprising the *tarsata* species group, excluding *Z. omnicolor* that is the basal species of the genus. While *Z. serrana* is endemic to the Sierras Chicas in Córdoba at altitudes above 1300 meters, the remaining species of the *iheringi* group show widespread distribution in eastern Bolivia, southern Brazil, eastern Paraguay, and northern and eastern Argentina. The only species sympatric with *Z. serrana* is the widespread *Z. tarsata* that belongs to the *tarsata* species group. However, *Z. tarsata* is found at lower elevations in the Sierras Chicas mountain range of Córdoba.

Taxonomic studies of genus *Diponthus* Stål based on 740 specimens allow to establish the following nomenclatural changes: the names *D. permistus* (Serville), *D. communis* Bruner, *D. schulzi* Bruner, and *D. pictus* (Bolívar) are synonymized under *D. argentinus* Pictet & Saussure. *Diponthus puelchus* Pictet & Saussure and *D. nigroconspersus* (Stål) are considered valid names. The names *D. invidus* Carl and *D. bilineatus* Rehn are synonymized under *D. virgatus* (Gerstaecker). *Diponthus clarazianus* Pictet & Saussure is synonymized with *D. cribratus* (Serville). The name *D. paulista* Rehn is synonymized under *D. porphyreus* (Gerstaecker). Three new species of *Diponthus* are described, *D. n. sp. 1* distributed in Bolivia (Santa Cruz), *D. n. sp. 2* from Argentina (Misiones), and *D. n. sp. 3* distributed in Brazil (Parana). Therefore, the genus is constituted by 15 valid species.

Species of *Diponthus* are mainly identified by the design and color pattern of transverse veins of the tegminae, shape of valves of cingulum, shape of dorsal valves of aedeagus, shape of lophi of epiphallus, and by the body color pattern. Most of these characters are defined and described in this study for the first time.

Morphological studies carried out allowed to establish that *Diponthus* and *Gurneyacris* exhibit unique male genitalic characters that differentiate them from the remaining Romaleini genera. Likewise, presence of bristles in the tegmina of *Diponthus* and *Gurneyacris* that probably act in stridulation, are recorded here for the first time. Due to the presence of these characters *Diponthus* is considered to belong to the subfamily Romaleinae and along with its sister-group *Gurneyacris* constitute a closely related group to Romaleini.

Morphometric techniques are used to clarify the taxonomic limits and status of six nominal species of *Diponthus*: *D. permistus*, *D. argentinus*, *D. pycnostictus*, *D. communis*, *D. pictus* and *D. schulzi*, as mentioned above. A total number of 303 specimens (197 males and 106 females) are examined. Data matrices consist of 19 morphological characters (5 quantitative and 14 qualitative). Results of multivariate analyses show that *D. pycnostictus* can be defined by a unique combination of characters, while the remaining nominal species represent different color morphs of a single taxon, here recognized as *D. argentinus*. Statistical analyses are also used to examine whether the discontinuities in body coloration of the polymorphic *D. argentinus* can be explained by geographic variation. The distribution patterns of body coloration of *D. argentinus* do not appear to be restricted to any particular biogeographic region and no character correlation resulted with latitude. Furthermore, results show that color morphs display high levels of overlap across the geographic range as well as intra-population variation. It is concluded that in *D. argentinus* body coloration varies considerably across the geographic distribution range but without any noticeable color gradient correlated with the latitude.

Parsimony analysis under equal and implied weights of a data matrix consisting of 67 morphological characters (45 from external morphology and coloration, and 22 from male genitalia) and 15 species of *Diponthus* and four species of Romaleini (outgroup) recovers the monophyly of the genus *Diponthus*, and *Gurneyacris* as its sister group. The analysis recovers two groups of species, one constituted by *D. crassus*, *D. n.sp.3*, *D. porphyreus* and *D. virgatus*, and the other one comprising the remaining species of the genus. Almost all monophyletic groups within *Diponthus* are supported by external morphology and coloration patterns. When the analysis is performed only on characters from the external morphology and coloration, the same relationships are obtained compared to the analysis based on total evidence. The external morphology/coloration set of characters are more homoplasious but provides better phylogenetic signal. This pattern observed in *Diponthus*, where characters from external morphology and coloration provide better resolution in phylogenetic relationships, is at odds with the pattern observed in other families of Acridoidea.

A dispersion-vicariance analysis (DIVA) is performed to evaluate the ancestral biogeographic patterns explaining the current distribution of the genus *Diponthus*. According to this analysis, the common ancestor of *Diponthus* may have differentiated in the Paranense province, and afterwards dispersed to the west and the south. The *crassus* species group remains restricted to Paranense province (with only one terminal dispersion to the Atlantic province). The *argentinus* species group shows the highest diversification, colonizing different habitats. One of the vicariant events divides the ancestral distribution (Paranense- Yungas or Paranense-Yungas-Pampeana) resulting in the independent evolution of *D. n.sp. 1*, restricted to Yungas, and the remaining clade of the *argentinus* group, whose ancestor remains in the Paranense – Pampeano region. The highest diversification of the species of the genus may have taken place

in the Pampeana region. The clade comprised by the species *D. argentinus*, *D. pycnostictus* and *D. puelchus*, which inhabits the widest distribution range of the genus, seems to be the most successful in terms of adaptation to drier conditions, while its sister-group may have remained restricted mostly to Pampeana region.

The tools of cybertaxonomy used in the development of this work helped to organize the taxonomic work as well as to display geographic information of specimens in Google maps which facilitated the visualization of species distribution on relief layers and satellite images, and to obtain LSIDs for all taxa considered herein. Results of this thesis work will be accessible to a broader public through Internet, enriching the contents of the world taxonomic data base “Orthoptera Species File Online” (OSF, <http://orthoptera.speciesfile.org>). In turn, the PDF version of this thesis, and the articles that will be published from their results, will be enriched with the complementary information deposited in OSF, visualized through hyperlinks.

1. INTRODUCCIÓN

Las tucuras de la tribu Romaleini se distribuyen casi exclusivamente en la región Neotropical. La mayor concentración de especies se encuentra en Sudamérica, y sólo algunas especies han colonizado el sur de la región Neártica (Eades *et al.*, 2013). Está constituida por 39 géneros y 168 especies (Eades *et al.*, 2013). Dentro de los Romaleini se encuentran algunos de los representantes más coloridos y grandes de Acridoidea, pudiendo llegar a medir hasta 14 cm de longitud en el género *Tropidacris* (Carbonell, 1986).

Es un grupo de tucuras que reviste gran importancia evolutiva por su notable diversificación en ambientes muy dispares, habitando tanto zonas selváticas como semi-áridas (Carbonell, 1977). Además de su importancia desde el punto de vista de la colonización y su adaptación a diversos ambientes, algunas especies de esta tribu han sido reportadas como plagas de la agricultura, revistiendo importancia agro-económica en Sudamérica (COPR, 1982; Lange *et al.*, 2005; Carbonell *et al.*, 2006; Cigliano *et al.*, 2013). Una de ellas, *Tropidacris collaris* (Stoll), comúnmente conocida como “tucura quebrachera”, es en la actualidad una de las especies de acridios que mayores daños ocasiona en zonas del Norte de Argentina (Carbonell *et al.*, 2006; Cigliano *et al.*, 2013). Asimismo, *Chromacris speciosa* (Thunberg) y *Zoniopoda tarsata* (Serville) son consideradas tucuras de importancia agro-económica (COPR, 1982; Lange *et al.*, 2005; Carbonell *et al.*, 2006; Cigliano *et al.*, 2013), y se encuentran ampliamente distribuidas en Argentina y también en Sudamérica.

Desde una perspectiva ecológica, la tribu Romaleini está caracterizada por numerosas especies que exhiben coloración aposemática y comportamiento gregario en sus estadios juveniles. La biología, incluyendo las interacciones sociales y defensa química, de dos especies de Romaleini de Norteamérica [*Romalea microptera* (Palisot de Beauvois) y *Taeniopoda eques* (Burmeister)] ha sido ampliamente estudiada (Whitman & Orsak, 1985; Whitman *et al.*, 1985; Whitman & Vincent, 2008; Withman & Ananthkrishnan, 2009) a diferencia de otras especies de Romaleini de América Central y Sudamérica que exhiben estas características y cuya biología no ha sido objeto de estudio (Costa, 2006; Whitman & Orsak, 1985). Roberts & Carbonell (1982) y Carbonell (1986) mencionan la presencia de comportamiento gregario y coloración aposemática sólo en estadios ninfales y la coloración críptica en el estado adulto en diferentes especies de *Tropidacris* y *Chromacris*. A diferencia de estas especies, en *Zoniopoda tarsata*, *Xestrotrachelus robustus* (Bruner), *Romalea microptera*, y *Taeniopoda eques* la coloración llamativa persiste en el adulto. De acuerdo a

observaciones en la naturaleza y laboratorio, algunas especies del género *Diponthus* también exhiben comportamiento gregario y coloración probablemente aposemática (amarillo, rojo o anaranjado con fondo negro) en estadios juveniles, mientras que otras especies muestran el mismo patrón de coloración llamativa a lo largo de todo su desarrollo. Hasta el momento, no se han llevado a cabo estudios biológicos o ecológicos sobre los factores que determinan la presencia de dichas características en especies de Romaleini de Sudamérica, y tampoco han sido estudiadas desde una perspectiva evolutiva.

Otra característica que exhiben frecuentemente especies de Romaleini es la existencia de variación intraespecífica en la coloración del cuerpo. La presencia de diferentes morfos es común entre los insectos en general, y en especial dentro de las tucuras. En este grupo, el polimorfismo de coloración puede estar determinado genéticamente o por factores ambientales (Rowell, 1970; Colvin & Cooter, 1995; Pener, 1991; Lecoq & Pierozzi, 1996; Tanaka, 2008), o bien puede estar influenciado por una combinación de ambos (Rowell, 1971; Dearn, 1990; Hochkirch *et al.*, 2008). Al menos tres factores ambientales afectan la coloración en tucuras (Rowell, 1971; Dearn, 1990). La humedad puede influir en la coloración en especies con dimorfismo de color verde-marrón (Rowell, 1971; Rowell & Cannis, 1972); en algunas tucuras se ha demostrado que un alto porcentaje de humedad y pastos frescos favorece la prevalencia del morfo verde (Okay, 1956; Rowell, 1970; Rowell, 1971; Rowell & Cannis, 1972; Otte & Williams, 1972). En otras especies de tucuras, el cambio de coloración marrón a verde varía estacionalmente y con la madurez sexual, coincidiendo esta última con la estación lluviosa (Lecoq & Pierozzi, 1996). Se ha demostrado que la temperatura también puede influir en la coloración en algunas especies de tucuras (Colvin & Cooter, 1995; Key, 1954; Key & Day, 1954; Tanaka, 2008), mientras que en otras especies la coloración del sustrato parece ser el factor ambiental más importante que incide en el color del cuerpo (Rowell, 1970; Rowell, 1971; Dearn, 1990; Hochrich *et al.*, 2008). Un caso extremo de respuesta homocromática ha sido observado en algunas tucuras, en las cuales la frecuencia de individuos con coloración negra aumenta en sitios que han estado expuestos al fuego (Rowell, 1971; Karlson *et al.*, 2008; Forsman *et al.*, 2011). En langostas, el polimorfismo de fases (polifenismo) ha sido ampliamente estudiado (Uvarov, 1966; Pener, 1991; Pener & Yerushalmi, 1998; Simpson *et al.*, 1999, 2002; Sword *et al.*, 2000), y es considerado como un caso de plasticidad fenotípica denso-

dependiente (Pener, 1991, Pener & Yerushalmi, 1998, Simpson *et al.*, 1999, 2002, 2005; Simpson & Sword, 2008).

Sword (1999) descubrió el primer caso de coloración aposemática denso-dependiente en una especie de tucura, *Schistocerca lineata* Scudder. Las ninfas de esta especie también exhiben una alta asociación con plantas hospedadoras. Poblaciones geográfica y genéticamente distintas están asociadas a determinadas plantas específicas (Sword & Dopman, 1999). Las poblaciones de ninfas asociadas a *Ptelea trifoliata* son verdes cuando se encuentran en baja densidad, pero se vuelven amarillas y negras en altas densidades, como resultado del consumo de la planta hospedadora que a su vez los vuelve tóxicos ante sus predadores (Sword, 2001). En la tucura *Hesperotettix viridis* (Thomas), Sword *et al.*, (2005) también registraron la presencia de divergencia ecológica y diferenciación genética en relación a su planta hospedadora.

Dentro de los Romaleini, Carbonell (2007) menciona la existencia de gradientes geográficos de coloración en *Zoniopoda tarsata*. Ejemplares del centro de Argentina, la parte más austral del rango de distribución geográfica de la especie, presentan colores más claros que los ejemplares del Norte de su distribución, Bolivia y Brasil, que presentan colores más brillantes y oscuros. Dicho autor también menciona la existencia de un gradiente de coloración Este - Oeste. *Chromacris speciosa*, especie ampliamente distribuida en Sudamérica, exhibe una marcada variación geográfica en el color del cuerpo, además de presentar variación intrapoblacional (Roberts & Carbonell, 1982). *Tropidacris collaris* es también una especie muy variable en coloración, y esta variación está determinada tanto por condiciones ecológicas como geográficas; individuos de lugares húmedos son verdes mientras que aquellos de áreas más secas son marrones (Carbonell, 1986).

Con respecto a los estudios taxonómicos de la tribu Romaleini, varios géneros distribuidos en Sudamérica ha sido objeto de revisiones (Roberts & Carbonell, 1982, 1992; Carbonell, 1984, 1986, 1996, 2004, 2007; Descamps & Carbonell, 1985). Las mayores contribuciones sobre este grupo provienen del Prof. Carlos S. Carbonell con exhaustivas revisiones taxonómicas de los géneros más numerosos de la tribu y mejor representados en el Sur de Sudamérica (*Chromacris* Walker, *Agriacris* Walker, *Staleochlora* Roberts & Carbonell, *Xyleus* Gistel y *Zoniopoda* Stål). Otro de los grupos más numerosos y mejor representados en dicha región, y que cuenta con el mayor número de especies de la tribu registradas para Argentina, es el género *Diponthus* Stål. Sin embargo, hasta el presente no ha sido tratado sistemáticamente y en general sus

especies, a excepción de *Diponthus argentinus*, sólo se conocen por sus descripciones originales, basadas casi exclusivamente en los patrones de coloración. Por lo tanto, se desconoce el status taxonómico del género, las relaciones entre las especies y con el resto de los géneros de Romaleini, así como también la importancia relativa de sus especies en las comunidades de acridios.

Diponthus fue erigido, con categoría de subgénero, por Stål (1861) para incluir a la especie *Acridium nigroconspersum*. Posteriormente, el mismo Stål (1873), lo eleva a la categoría de género. Hasta el momento, el género *Diponthus* cuenta con 22 especies nominales, de las cuales 19 son consideradas válidas (Eades *et al.*, 2013). La especie descrita en forma más reciente es *D. paulista* en 1939. Ningún tratamiento sistemático ha sido llevado a cabo para el género. Sólo ha sido mencionado en la literatura en referencia a las características del complejo fálico y otros caracteres morfológicos, cuestionando sus relaciones con otros géneros de Romaleidae (Roberts, 1941; Dirsh, 1956; Rehn & Grant, 1959; Uvarov & Dirsh, 1961; Amédégnato, 1977; Roberts & Carbonell, 1992).

El género *Diponthus* comprende especies con coloraciones crípticas, y la mayoría de ellas exhiben patrones contrastantes de bandas y manchas, mientras que las ninfas generalmente presentan coloración aposemática. Este género es endémico del Sur de Sudamérica, distribuido a lo largo del centro y Norte de Argentina, centro y Norte de Uruguay, Sur de Brasil, sudeste de Paraguay y sudeste de Bolivia. De las 12 especies de *Diponthus* que habitan en Argentina, los límites taxonómicos de seis especies nominales (*D. permistus* (Serville), *D. argentinus* Pictet & Saussure, *D. pycnostictus* Pictet & Saussure, *D. communis* Bruner, *D. pictus* (Bolívar) y *D. schulzi* Bruner) no pueden ser fácilmente definidos debido a la ausencia de diferencias en los caracteres morfológicos que son diagnósticos en las restantes especies de *Diponthus*. La mayoría de los caracteres usados para distinguir los miembros de este grupo son cuantitativos y muestran considerable superposición, o bien están basados en diferencias en el patrón de coloración. Asimismo, se ha observado un alto grado de variación geográfica e intrapoblacional en la coloración del cuerpo.

El género *Diponthus* merece un estudio exhaustivo por su importancia desde varios aspectos. Desde la sistemática, por la carencia de información sobre el estatus taxonómico de las especies, las relaciones filogenéticas entre las mismas y con los géneros de Romaleini más cercanos. Desde el punto de vista de la biodiversidad, por ser uno de los grupos más numerosos de la tribu y estar ampliamente distribuido en el Sur

de Sudamérica, y principalmente en Argentina en donde la mayor riqueza de especies de Romaleini la aporta el género *Diponthus*. Desde el punto de vista de la biogeografía histórica, para entender los patrones de distribución ancestral de un grupo endémico del Sur de Sudamérica y realizar comparaciones con su distribución actual. Desde la biología y ecología, por tratarse de un grupo que presenta especies polimórficas en su coloración, especies con coloraciones llamativas que probablemente sean aposemáticas tanto en estado ninfal como en adultos, y ninfas que exhiben comportamiento gregario.

En este trabajo de tesis doctoral se abordará en primer lugar el conocimiento sobre la diversidad de especies y géneros de Romaleini en Sudamérica, y particularmente en Argentina. Por otro lado, este estudio priorizará el género *Diponthus*, el cual será analizado desde un punto de vista taxonómico, filogenético y biogeográfico. A partir de estos estudios será posible a futuro analizar la evolución de caracteres biológicos y ecológicos (coloración aposemática y comportamiento gregario), y determinar cuáles son los factores que promueven la presencia de polimorfismo en la coloración de algunas especies del grupo.

2. ANTECEDENTES

El orden Orthoptera incluye a los insectos comúnmente denominados tucuras, saltamontes, langostas, grillos, grillotopos y falsos bichos palos. En general, son insectos de tamaño mediano a grande y predominantemente fitófagos, aunque incluye también especies omnívoras y carnívoras. En su mayoría terrestres, se caracterizan por poseer estructuras para la producción de sonido (estridulación) y por presentar las patas posteriores modificadas para el salto (Cigliano & Lange, 1998). El orden está representado por algo más de 26000 especies válidas, incluidas en 4896 géneros, 77 familias y tres subórdenes, uno de ellos extinto (Eades *et al.*, 2013). Es cosmopolita, aunque la mayoría de las especies se distribuye en zonas cálidas.

Dentro del orden Orthoptera, la superfamilia Acridoidea comprende a las tucuras y langostas, y constituye el grupo más numeroso en especies (7722) y géneros (1696) del orden. Cuenta con 11 familias y 44 subfamilias, de distribución mundial. En la región Neotropical están representadas las familias Tristiridae, Ommexechidae, Romaleidae y Acrididae (Otte, 1995; Eades *et al.*, 2011), siendo las tres primeras endémicas de dicha región (Carbonell, 1977) (Fig. 1A). Los Acridoidea revisten gran importancia desde el punto de vista económico. Dicha importancia radica en que numerosas especies constituyen plagas agrícolas a nivel mundial. En Argentina, al menos unas 20 especies, de las familias Acrididae, Romaleidae y Tristiridae, son consideradas perjudiciales para el agro (COPR, 1982; Lange *et al.*, 2005; Carbonell *et al.*, 2006; Cigliano *et al.*, 2013). Desde el punto de vista ecológico, los Acridoidea constituyen componentes fundamentales de las cadenas tróficas de pastizales y estepas (Cigliano & Lange, 1998).

La familia Romaleidae (Acridoidea) se distribuye en el continente Americano, y está principalmente representada en la región Neotropical (Fig. 1A). La mayor concentración de especies de la familia se encuentra en la zona tropical de América del Sur, en particular en la región Guyano-Amazónica (Carbonell, 1986) (Fig.1A). Es de las familias nativas de Sudamérica la que ha tenido mayor diversificación, con representantes en diversos ambientes, desde ambientes xerófilos semi-áridos (*Alcamenes*) hasta de selva tropical (*Trybliophorus*, *Nautia*, *Ophthalmolampis*) (Carbonell, 1977). Esta familia junto con Ommexechidae, Tristiridae y Proscopiidae constituirían el primer y más antiguo estrato faunístico de Acridoidea del Neotrópico, que se habría originado en antepasados acridomorfos presentes en la parte sudamericana de Gondwana (Carbonell, 1977).

Los Romaleidae están representados por 110 géneros y 473 especies válidas (Eades *et al.*, 2013), reunidas en las subfamilias Bactrophorinae y Romaleinae. Según Roberts & Carbonell (1992) los Romaleidae probablemente se habrían diferenciado en la región Amazónica, teniendo en cuenta que los miembros más primitivos del grupo (Bactrophorinae) son abundantes en dicha región, expandiéndose posteriormente al Norte hacia América del Norte y Central y al Sur hacia las zonas subtropicales y templadas de Sudamérica. La subfamilia Romaleinae es la más numerosa y la que ocupa el mayor rango de distribución geográfica de la familia, habiendo colonizado regiones templadas de América del Sur y América del Norte, a partir de su centro de origen en los trópicos (Carbonell, 1986) (Fig.1B). La colonización en las zonas templadas de América del Sur debió haber ocurrido antes que en América del Norte, dado el menor número de barreras geográficas con respecto a las existentes entre América del Norte y del Sur (Carbonell, 1986).

La primera clasificación formal para la subfamilia Romaleinae basada en caracteres de la genitalia masculina fue elaborada por Rehn & Grant (1959) quienes dividieron la subfamilia en 16 tribus, 12 de las cuales tienen representantes en Sudamérica. La clasificación actual aceptada por la “Orthoptera Species File online” (OSF; Eades *et al.*, 2013), de la subfamilia Romaleinae incluye las tribus Eurostacrini, Romaleini, Phaeopariini, Leguini, Hisychiini, Procolpini y Trybliophorini, y el género *Quitus* Hebard sin asignación tribal. La tribu Romaleini es la más numerosa y diversificada, presentando el mayor rango de distribución de la subfamilia (Fig. 2).

Según la clasificación adoptada por OSF, la tribu Romaleini incluye 39 géneros y 168 especies. La mayoría de los géneros están distribuidos en Sudamérica, de los cuales los más numerosos son *Diponthus* Stål, *Chromacris* Walker, *Zoniopoda* Stål, *Staleochlora* Roberts & Carbonell, *Xyleus* Gistel, *Agriacris* Walker y *Colpolopha* Stål. Los cinco primeros están bien representados y ampliamente distribuidos en Argentina.

Muchos géneros de Romaleini incluyen especies que exhiben coloraciones aposemáticas y comportamiento gregario en los estados ninfales, como es el caso de *C. speciosa*, *Z. tarsata* y *T. collaris*. En algunos casos, la coloración llamativa persiste en los adultos (*Z. tarsata*), en otros casos los adultos adquieren una coloración críptica (*C. speciosa* y *T. collaris*), y en general se pierde el comportamiento gregario.

La mayoría de los estudios sobre el desarrollo y evolución de la coloración aposemática han sido llevados a cabo desde un enfoque ecológico pero muy pocos están sustentados sobre una base filogenética (Harlin & Harlin, 2003). Se han planteado

hipótesis alternativas sobre la secuencia evolutiva de aparición del comportamiento gregario y la coloración aposemática (Sillen-Tullberg, 1988; Alatalo & Mappes, 1996; Gamberale & Sillen-Tullberg, 1998; Tullberg *et al.*, 2000; Riipi *et al.*, 2001; Joron, 2009). Estudios realizados en larvas de mariposas, sobre una base filogenética, indicarían que la coloración aposemática habría evolucionado antes del comportamiento gregario (Sillen-Tullberg, 1988, 1993; Tullberg & Hunter, 1996). Por el contrario, también se ha sugerido que el gregarismo, si bien no sería un prerrequisito para la evolución de las señales de advertencia, podría haber permitido la aparición inicial de este tipo de coloración (Alatalo & Mappes, 1996; Riipi *et al.*, 2001; Joron, 2009). El rol de la plasticidad fenotípica y la relación con el aposematismo denso-dependiente en langostas ha sido extensamente estudiado (Sword, 2002; Sword *et al.*, 2000; Simpson & Sword, 2009), también la evolución del polifenismo de fases en langostas ha sido analizada sobre una base filogenética (Song & Wenzel, 2008). Sin embargo, la perspectiva histórica del origen y evolución de estas características en especies de tucuras, como los Romaleini, no ha sido motivo de estudio. La evaluación de escenarios evolutivos en referencia a una filogenia es reconocida como un enfoque pertinente en estudios comparativos (Miles & Dunham, 1993; Grandcolas *et al.*, 1994, 1997; Wenzel & Carpenter, 1994; Cigliano *et al.*, 1996; Song & Wenzel, 2008).

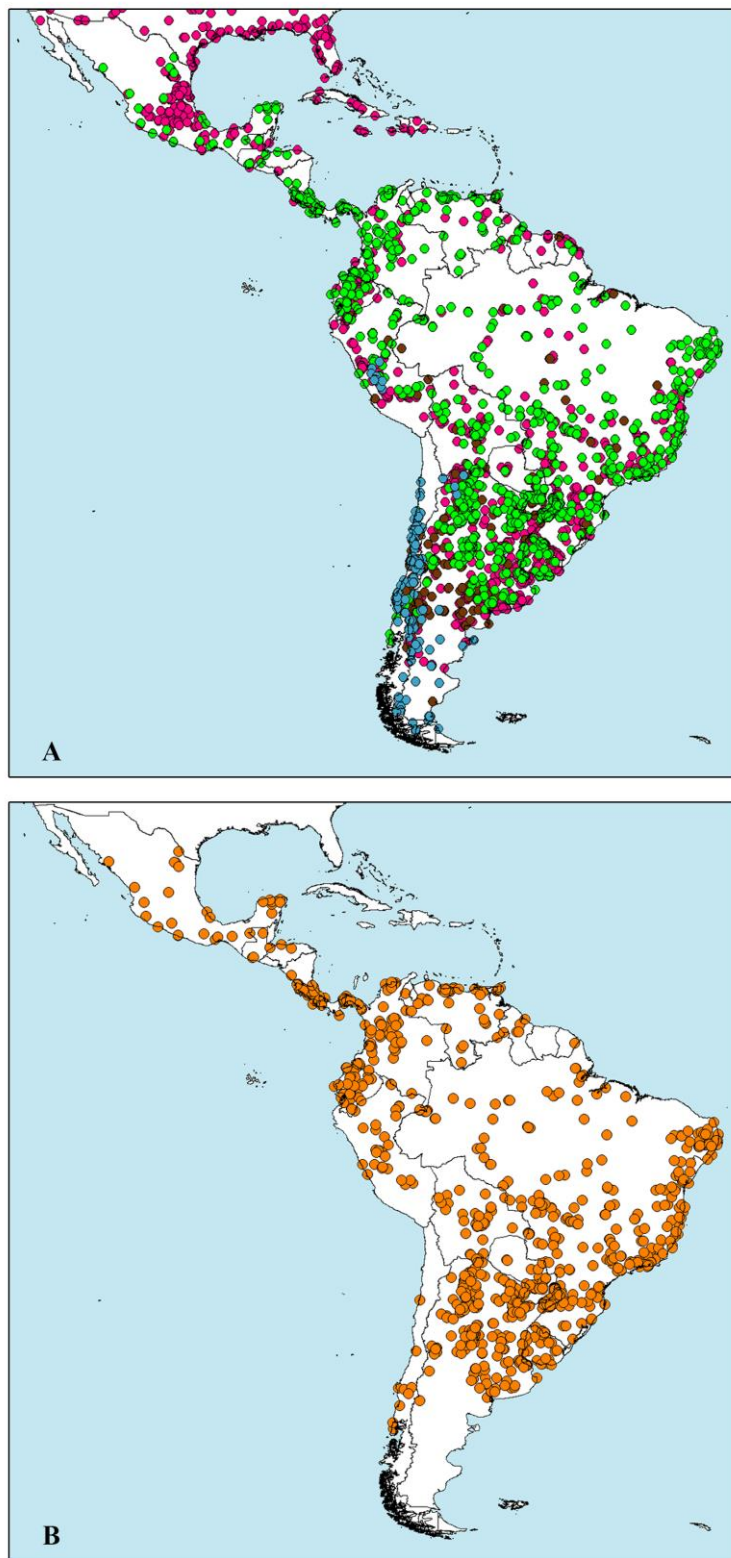


Figura 1. A, Distribución de las familias de Acridoidea representadas en la región Neotropical (Acrididae, círculos rosados; Romaleidae, círculos verdes; Ommexechidae, círculos marrones; Tristiridae, círculos celestes) (Eades *et al.*, 2013); C, Distribución de la subfamilia Romaleinae en la región Neotropical (elaborado a partir de información en Eades *et al.*, 2013).



Figura 2. Distribución de las tribus de Romaleinae (Romaleini, círculos violetas; Eurostacrini, círculos grises; Hisyichiini, círculos verde oscuros; Leguini, círculos azules; Phaeopariini, círculos amarillos; Procolpini, círculos verde claros; Trybliophorini, círculos anaranjados), (elaborado a partir de información en Eades *et al.*, 2013).

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

El principal objetivo propuesto es profundizar el conocimiento de la diversidad de Romaleini neotropicales, principalmente de aquellos grupos menos conocidos, a través de estudios sistemáticos, filogenéticos y biogeográficos.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Contribuir al conocimiento de la diversidad de la tribu Romaleini en Sudamérica, principalmente en Argentina.
2. Aplicar herramientas de la cibertaxonomía, utilizando la base de datos “Orthoptera Species File online” (<http://orthoptera.speciesfile.org/>).
3. Describir una nueva especie del género *Zoniopoda* (Romaleini) y establecer su relaciones filogenéticas dentro del género.
4. Llevar a cabo estudios sistemáticos de revisión del género *Diponthus*.
5. Establecer los límites taxonómicos de especies polimórficas de *Diponthus*, mediante análisis morfométricos.
6. Proponer una hipótesis filogenética entre las especies de *Diponthus*.
7. Analizar los patrones biogeográficos históricos de *Diponthus*.

4. METODOLOGÍA

4.1. BIODIVERSIDAD Y SISTEMÁTICA

4.1.1. Recolección de ejemplares

Se realizaron capturas de ejemplares de especies de la tribu Romaleini y, en particular, de ejemplares de *Diponthus*, en distintas provincias de Argentina (Buenos Aires, Entre Ríos, Santa Fe, Córdoba, San Luis, Misiones, Formosa, Tucumán, Salta y Jujuy), durante el período 2009-2013.

Las colectas se realizaron durante la época del año que coincide con la presencia de ninfas y adultos (de noviembre hasta abril), de acuerdo a los datos recopilados sobre la fenología conocida de las especies de Romaleini distribuidas en Argentina (Carbonell, 1986; 2004, 2007; Carbonell *et al.*, 2006).

La información bibliográfica sobre la biología y ecología de las especies de *Diponthus* es prácticamente nula. Por lo tanto, en forma exploratoria y teniendo en cuenta los datos de captura de los ejemplares depositados en las colecciones consultadas, se realizó la búsqueda de los individuos en distintas regiones del país y en distintos momentos dentro de las épocas de primavera-verano-otoño, a fin de establecer la fenología de las especies de *Diponthus* y la posible asociación/preferencia a determinados ambientes.

Las técnicas de muestreo consistieron en observación directa y golpes de red, las cuales variaron de acuerdo al tipo de vegetación presente en los ambientes explorados. Los ejemplares se capturaron con redes entomológicas de un diámetro de 50 cm, y se mantuvieron en bolsas plásticas hasta ser colocados en frascos mortíferos. Posteriormente, los ejemplares se acondicionaron para lograr una adecuada conservación: a cada ejemplar se le realizó una incisión en la membrana dorsal que une la cabeza y el tórax, extrayendo el tracto digestivo y otros órganos y tejidos blandos con una pinza entomológica. Inmediatamente, a través de la misma incisión, el cuerpo se rellenó con una mezcla de borato de sodio y talco. De cada sitio de muestreo, se seleccionaron algunos ejemplares de cada especie para ser conservados para estudios moleculares; para ello, se les extrajeron las patas posteriores y se preservaron en recipientes con alcohol absoluto (etanol 100%). Una vez acondicionados, los ejemplares

se colocaron en camas de algodón hasta ser llevados al laboratorio para su preparación y montaje en cajas entomológicas.

Los datos de coordenadas geográficas de cada ejemplar capturado se registraron en el campo mediante la utilización de un GPS.

Los ejemplares colectados se depositaron en la Colección de Entomología del Museo de La Plata (MLP).

4.1.2. Repositorios

Otros especímenes examinados fueron proporcionados en préstamo por las siguientes instituciones: Instituto Fundación Miguel Lillo (IFML), Tucumán, Argentina; Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires, Argentina; Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA), Mendoza, Argentina; Instituto de Biología Subtropical, Universidad Nacional de Misiones-CONICET (IBS); Facultad de Ciencias de la República del Uruguay (FCMU), Montevideo, Uruguay; Museum National d’Histoire Naturelle (MNHN), Paris, Francia; Museu de Zoología, Universidade de São Paulo (MZSP), São Paulo, Brasil.

4.1.3. Terminología

En este trabajo de tesis se utilizó la terminología empleada por Otte (1981) para la morfología externa y por Liebermann (1958), Amédégnato (1976) y Song & Wenzel (2008) para las estructuras de la genitalia masculina.

4.1.4. Preparación de estructuras internas

Para el estudio de la genitalia masculina, los ejemplares estudiados se ablandaron en cámara húmeda, y la terminalia abdominal se humedeció con amoníaco. La genitalia luego se extrajo del cuerpo usando una pinza de punta fina, se aclaró con hidróxido de potasio y se conservó en glicerina.

4.1.5. Medidas

Las medidas fueron tomadas con la ayuda de un calibre de precisión. Se midió la longitud del cuerpo, desde el extremo del fastigio hasta el ápice de la tegmina, y en los casos donde las tegminas no alcanzan el extremo del abdomen, se midió hasta el extremo abdominal; la longitud de las tegminas, a lo largo de la línea media desde el margen anterior al posterior; y la longitud del fémur posterior, desde el lóbulo dorso-proximal al extremo distal.

4.1.6. Análisis multivariados

Los análisis de agrupamientos (AC, “Cluster Analysis”) fueron realizados con el programa PAST v. 2.17b (Hammer *et al.*, 2001), usando el algoritmo UPGMA (“unweighted pair-group average method”) y coeficiente de similitud general de Gower.

Los análisis de Componentes Principales (ACP) fueron realizados con el programa XLSTAT v. 2008 7.03, usando el coeficiente de correlación de Pearson.

Los caracteres morfológicos utilizados fueron cuantitativos continuos (medidas de la cabeza y tórax) y caracteres cualitativos cromáticos.

4.1.7. Análisis estadísticos

Los análisis de ANOVA de dos vías (sobre variables transformadas en arcoseno) fueron realizados con el programa Statgraphics Centurion XVII. La homogeneidad de las varianzas se evaluó mediante la aplicación del test de Levene ($p > 0.05$).

Los análisis de correlación de variables se realizaron usando el coeficiente de correlación de Pearson (r) aplicando el programa Statgraphics Centurion XVII.

El índice de similitud de Bray-Curtis Single Link fue calculado con el programa Biodiversity-Pro (McAleece *et al.*, 1997).

4.1.8. Ilustraciones e imágenes

Las ilustraciones a lápiz de estructuras del complejo fálico se realizaron con cámara clara añadida a una lupa Nikon SMZ1000.

Las fotografías del hábito de las especies se tomaron con una cámara digital Canon EOS Rebel sujeta a un estativo. De cada ejemplar se tomaron varias imágenes a distinta distancia focal. De este mismo modo, se fotografiaron los caracteres

morfológicos diagnósticos con una cámara digital Micrometrics añadida a la lupa. El programa Combine Z5.3 (Hadley, 2006) fue usado para integrar las imágenes tomadas a distintas distancias focales para lograr una única imagen con mayor profundidad de campo.

4.1.9. Mapas de distribución geográfica

Los mapas de distribución geográfica fueron realizados con la información georeferenciada (latitud y longitud) de ejemplares exportados de la base de datos Orthoptera Species File (OSF) (Eades *et al.*, 2013). La distribución geográfica de los grupos con categoría taxonómica superior a especie fue mapeada con el programa DIVA-GIS 5.4 (Hijmans *et al.*, 2005). La distribución de las especies de *Diponthus* fue mapeada mediante el programa ArcGis10.1 (ESRI).

4.1.10. Gráficos de riqueza de especies

Los gráficos de estimación de riqueza de especies de Romaleini se realizaron en Microsoft Excel.

4.1.11. Áreas biogeográficas consideradas

Para los análisis en los que se contempló la distribución geográfica de los ejemplares (AC, ACP, ANOVA, análisis de correlación, índice de similitud Bray-Curtis Single Link) así como también para la estimación de diversidad de Romaleini, se utilizó el esquema de provincias biogeográficas de Sudamérica definido por Cabrera & Willink (1973), (Fig. 3).

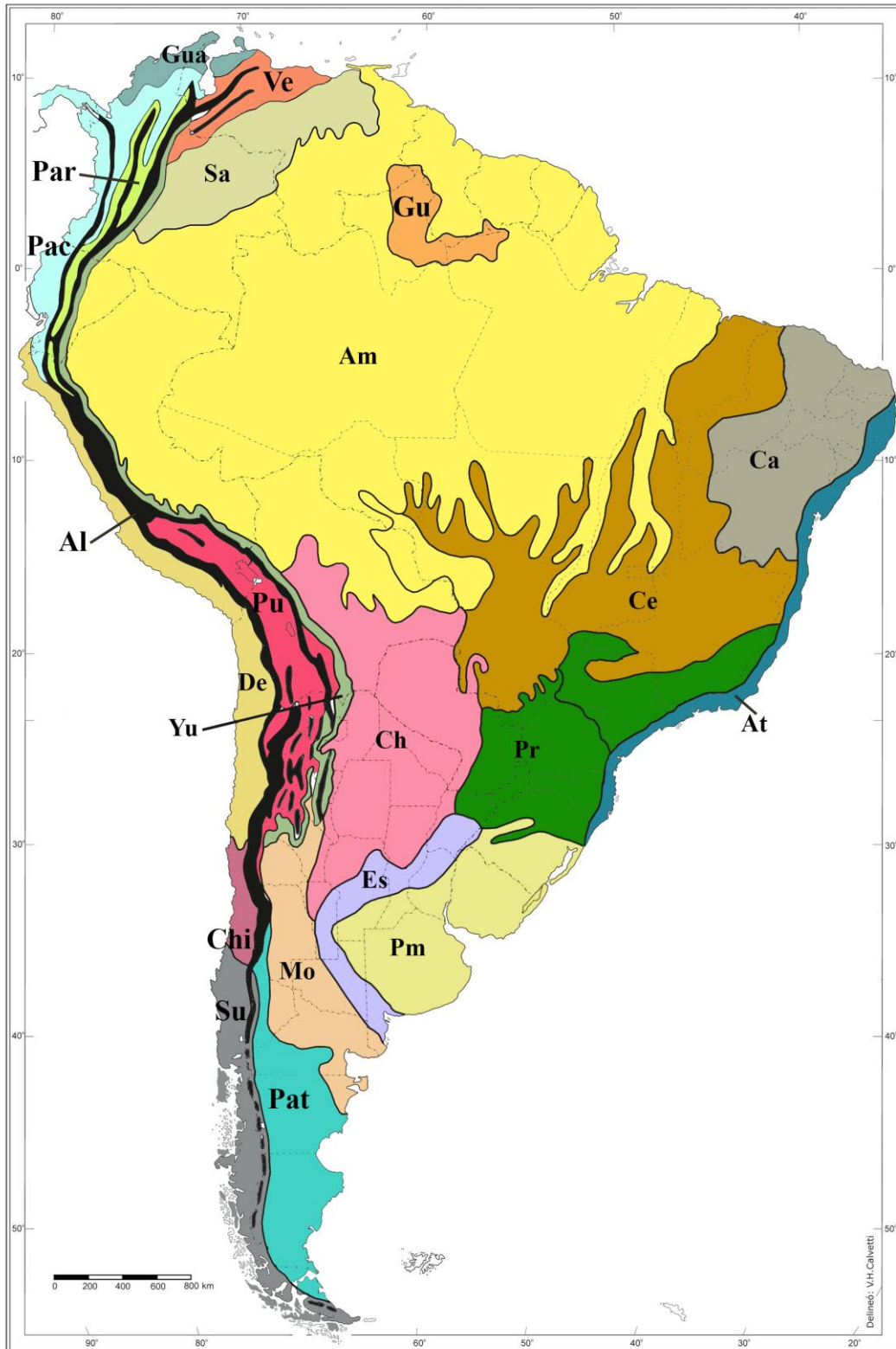


Figura 3. Provincias biogeográficas de Sudamérica según Cabrera & Willink (1973). Al, Altoandina; Am, Amazónica; At, Atlántica; Ca, Caatinga; Ce, Cerrado; Ch, Chaqueña; Chi, Chilena; De, Desierto; Es, Espinal; Gu, Guayana; Gua, Guajira; Mo, Monte; Pm, Pampeana; Pr, Paranense; Pat, Patagónica; Pu, Puneña; Par, Páramo; Pac, Pacífica; Sa, Sabanna; Su, Subantártica; Ve, Venezolana; Yu, Yungas.

4.2. FILOGENIA

4.2.1. Caracteres morfológicos

Las matrices de datos consistieron en caracteres morfológicos de la cabeza y tórax, genitalia y terminalia masculinas y patrones de coloración. Solo se consideraron aquellos caracteres de coloración invariables a nivel intraespecífico. La coloración en romaleidos suele ser variable, afectada principalmente por las condiciones ambientales, por lo que no fueron contemplados los caracteres en los que se observó variación intraespecífica.

4.2.2. Análisis filogenéticos

Los análisis filogenéticos de parsimonia se realizaron con el programa TNT (“Tree analysis using New Technology”) (Goloboff *et al.*, 2003a), mediante búsquedas exactas (enumeración implícita) y heurísticas (Cigliano *et al.*, 2006). En las búsquedas heurísticas se empleó el algoritmo TBR (“tree bisection–reconnection”), con 100 réplicas.

La búsqueda de árboles se llevó a cabo usando dos estrategias de pesado de caracteres: análisis bajo pesos iguales y método de pesos implicados (Goloboff, 1993). Bajo el criterio de pesos implicados los conflictos de caracteres existentes en el *set* de datos se resuelve a favor de aquellos con menor homoplasia buscando árboles con un ajuste total máximo. El análisis bajo pesos implicados se realizó con valores de concavidad (K) de 1 a 30.

Los caracteres multiestados fueron tratados como desordenados o no aditivos.

El soporte de nodos individuales fue evaluado mediante el cálculo de los valores absolutos de Bremer (Bremer, 1994) y valores de *bootstrap* (Felsenstein, 1985) (100 réplicas) en los árboles obtenidos en los análisis bajo pesos iguales. Para los análisis empleando pesos implicados se usó el soporte de nodos *Symmetric Resampling* (probabilidad de cambio=33; 100 réplicas), el cual se distorsiona por los pesos (Goloboff *et al.*, 2003b).

El programa Winclada (Nixon, 2002) se usó para mapear los caracteres en los árboles. Los caracteres fueron polarizados por el método de comparación con el grupo externo (Watrous & Wheeler, 1981; Nixon & Carpenter, 1993).

4.3. BIOGEOGRAFÍA

4.3.1. Análisis biogeográficos

Se llevó a cabo un análisis de dispersión-vicarianza (DIVA; Ronquist, 1997) para evaluar los posibles patrones biogeográficos de distribución ancestral. DIVA es un método de biogeografía histórica basado en eventos, que permite la reconstrucción de distribuciones ancestrales, maximizando los eventos vicariantes y minimizando aquellos de dispersión y extinción. Este método permite la existencia de relaciones reticuladas entre las áreas y no solamente de relaciones de tipo jerárquicas (Crisci *et al.*, 2003). Asume que las distribuciones de los taxones y ancestros pueden describirse en un conjunto de unidades de áreas. Permite inferir la distribución ancestral de un taxón contemplando los eventos vicariantes y de dispersión que explican la historia biogeográfica de un taxón.

El cladograma de áreas, donde cada taxón terminal es reemplazado por el área que habita, se analizó usando el programa RASP (“Reconstruct Ancestral State in Phylogenies”) v2.0 Beta (Yu *et al.*, 2011). Esta herramienta permite inferir el estado ancestral usando métodos Bayesianos, de Parsimonia o métodos SDIVA. RASP complementa al DIVA v 1.2 (Ronquist, 1996) que aplica una búsqueda exacta de acuerdo a la optimización de dispersión-vicarianza como fue propuesto por Ronquist (1997).

4.3.2. Unidades de áreas consideradas

Para correlacionar la actual distribución del grupo con su historia biogeográfica, los hábitats en que cada especie se distribuye actualmente se caracterizaron como unidades de áreas considerando el esquema de provincias biogeográficas de América del Sur propuesto por Cabrera & Willink (1973), (ver sección 4.1.11., Fig. 3).

4.4. CONTRIBUCIÓN A LA INFORMATIZACIÓN DE DATOS BIOLÓGICOS

La información de todos los ejemplares de Romaleidae (incluyendo la clasificación, datos de colecta y colector, datos de georeferencia, ejemplares tipo y estatus, etc.) depositados en la colección de la División de Entomología del Museo de La Plata y de los ejemplares colectados recientemente (totalizando aproximadamente 1000 ejemplares) fue volcada en planillas Excel, según el formato Darwin Core. Este esquema, que constituye un conjunto de estándares para bases de datos de colecciones de historia natural, ha sido desarrollado por la organización internacional TDWG (“Biodiversity Information Standards” <http://www.tdwg.org/>) y es utilizado por el portal biológico GBIF (“Global Biodiversity Information Facilities”) para facilitar el intercambio de información sobre la diversidad biológica entre los distintos portales de biodiversidad (GBIF, EOL, Species2000, Catalogue of Life, etc.).

Esta información de los ejemplares de la familia Romaleidae contribuye a la base de datos de colecciones del MLP que a su vez contribuye al Sistema Nacional de Datos Biológicos (SNDB), iniciativa del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva conjuntamente con el Consejo Interinstitucional de Ciencia y Tecnología (CICyT). El SNDB tiene por misión conformar una base de datos unificada de información biológica, a partir de datos taxonómicos, ecológicos, cartográficos, bibliográficos, etnobiológicos y de catálogos sobre recursos naturales y otros temas afines.

4.5. USO DE PLATAFORMA CIBERTAXONÓMICA:

Orthoptera Species File online (OSF).

La “Orthoptera Species File online” (OSF) (<http://orthoptera.speciesfile.org>) (Eades *et al.*, 2013) es un portal de biodiversidad constituida por una base de datos taxonómica mundial del Orden Orthoptera. La misma incluye taxones vivientes y fósiles del orden, y se ajusta a las normas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. El desarrollo de esta base de datos constituye un gran aporte en el campo de la cibertaxonomía. Se encuentra estructurada sobre el sistema de programas “Species File” (<http://software.speciesfile.org/HomePage.aspx>), que actualmente es utilizado en otros grupos de insectos como Mantodea, Blattodea, Phasmida, Plecoptera, Isoptera, etc. (Cigliano & Eades, 2010). OSF cuenta con información taxonómica actualizada de más de 26.100 especies válidas del orden y sus sinonimias, 43.236 nombres científicos en total, 18.2539 citas de 12.379 referencias bibliográficas, 75.934 imágenes, 488 grabaciones de sonidos, 86.538 registros de especímenes, y claves de identificación para 2.879 taxa de Orthoptera.

El desarrollo del sistema de programas “Species File Software” así como el servidor de OSF se encuentran en el “Illinois Natural History Survey, University of Illinois at Champaign-Urbana”, EEUU. En marzo de 2010, la administración y supervisión de OSF se trasladó a la División de Entomología, Museo de La Plata (MLP) bajo la dirección de la Dra. María Marta Cigliano, a través de un convenio entre la “University of Illinois” y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP. En el laboratorio de OSF en el MLP se llevan a cabo las tareas de manejo, actualización y desarrollo de nuevas implementaciones de la cibertaxonomía.

4.5.1. Contribución a la información de biodiversidad

La información de todos los ejemplares de Romaleidae depositados en la colección de la División de Entomología del Museo de La Plata y de los ejemplares colectados recientemente se subió a la base de datos “Orthoptera Species File online” (OSF, <http://orthoptera.speciesfile.org>) (Eades *et al.*, 2013). Del mismo modo, la

información de los ejemplares de *Diponthus* examinados en este trabajo de tesis se subió a OSF, así como también fotografías del hábito y de los caracteres diagnósticos de cada especie.

Las nuevas especies de *Diponthus* descritas en el presente trabajo fueron incluidas con un código de acceso restringido, lo que impide que la información sea visualizada por el público general, hasta tanto las descripciones no sean debidamente publicadas. Esta posibilidad de incorporar nuevos taxones aún no descriptos correctamente permite a las personas habilitadas (editores de OSF) incluir toda la información y material complementario referidos al taxón de manera previa a ser publicados, a fin de que puedan ser vistos por el editor de la revista y revisores del manuscrito a través de hipervínculos en el texto que relacionan a la base de datos. Este procedimiento, descrito por Cigliano & Eades (2010), fue aplicado para la nueva especie de *Zoniopoda* (Romaleini) descrita en el marco de este trabajo de tesis (Pocco *et al.*, 2011). El mismo día de su publicación, se cambió el código de acceso para que pueda ser visualizada como un taxón válido en OSF, junto con la información de los ejemplares tipo, fotografías del holotipo e imágenes de los caracteres diagnósticos. También se incluyó el nuevo taxón en la clave interactiva de especies de *Zoniopoda* disponible en esta base de datos.

4.5.2. Contenido electrónico e hipervínculos

La versión digital de esta tesis incluye etiquetado semántico, enlaces a mapas de distribución basados en el material geo-referenciado, a imágenes de los ejemplares tipo, incluidos en la “Orthoptera Species File” (OSF) online (Eades *et al.*, 2013), siguiendo los procedimientos descritos por Cigliano & Eades (2010). Asimismo incluye “Taxon LSIDs” provistos por OSF. *Life Science Identifiers* (LSIDs) son identificadores globales únicos usados para la información de biodiversidad y proporcionan una manera de rastrear y encontrar metadatos de taxones en internet.

Los hipervínculos incluidos en el texto están indicados en color azul.

5. RESULTADOS

Y

DISCUSIÓN

5.1. DIVERSIDAD DE ROMALEINI.

5.1.1. RESULTADOS

5.1.1.1. Diversidad de Romaleini en Sudamérica

De acuerdo con los datos de ocurrencia obtenidos de la Orthoptera Species File (OSF), la diversidad conocida de la tribu Romaleini se estima en 191 especies y subespecies (168 especies y 35 subespecies) agrupadas en 39 géneros, de los cuales en América del Norte están presentes 41 especies y subespecies incluidas en 11 géneros (Estados Unidos: 12 taxa; México: 30 taxa), mientras que en América del Sur y Central presentan 159 especies y subespecies y 32 géneros (Fig. 4). Es decir que del total de Romaleini, un 83,2 % de especies y subespecies y un 82,1 % de géneros se encuentra representado en América del Sur y Central, y en América del Norte un 21,5 % de especies y subespecies y un 28,2 % de géneros.

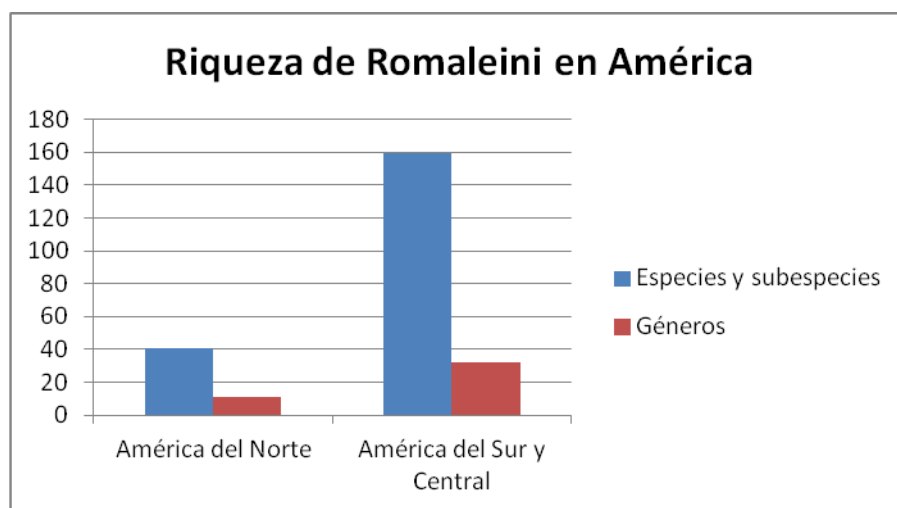


Figura 4. Número de géneros, especies y subespecies de Romaleini en América.

La diversidad en el centro-sur de Sudamérica (Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile) es de 104 taxa reunidas en 28 géneros, es decir, que esta región presenta un 54,5 % del total de especies y subespecies, y un 71,8 % del total de géneros de la tribu. En Brasil hay registros de 75 taxa incluidas en 23 géneros,

representando un 39,3 % del total de taxa y 59 % de géneros de Romaleini; en Argentina la diversidad alcanza 33 especies incluidas en 10 géneros, lo que constituye un 17,3 % del total de taxa y 25,6 % de géneros de Romaleini; Paraguay presenta por 23 taxa en 8 géneros (12% y 20,5%); Uruguay unos 16 taxa (8,4%) en 6 géneros (15,4%), y en Chile sólo ocurren tres especies en tres géneros (1,6 % y 7,7 %), (Fig. 5A-C).

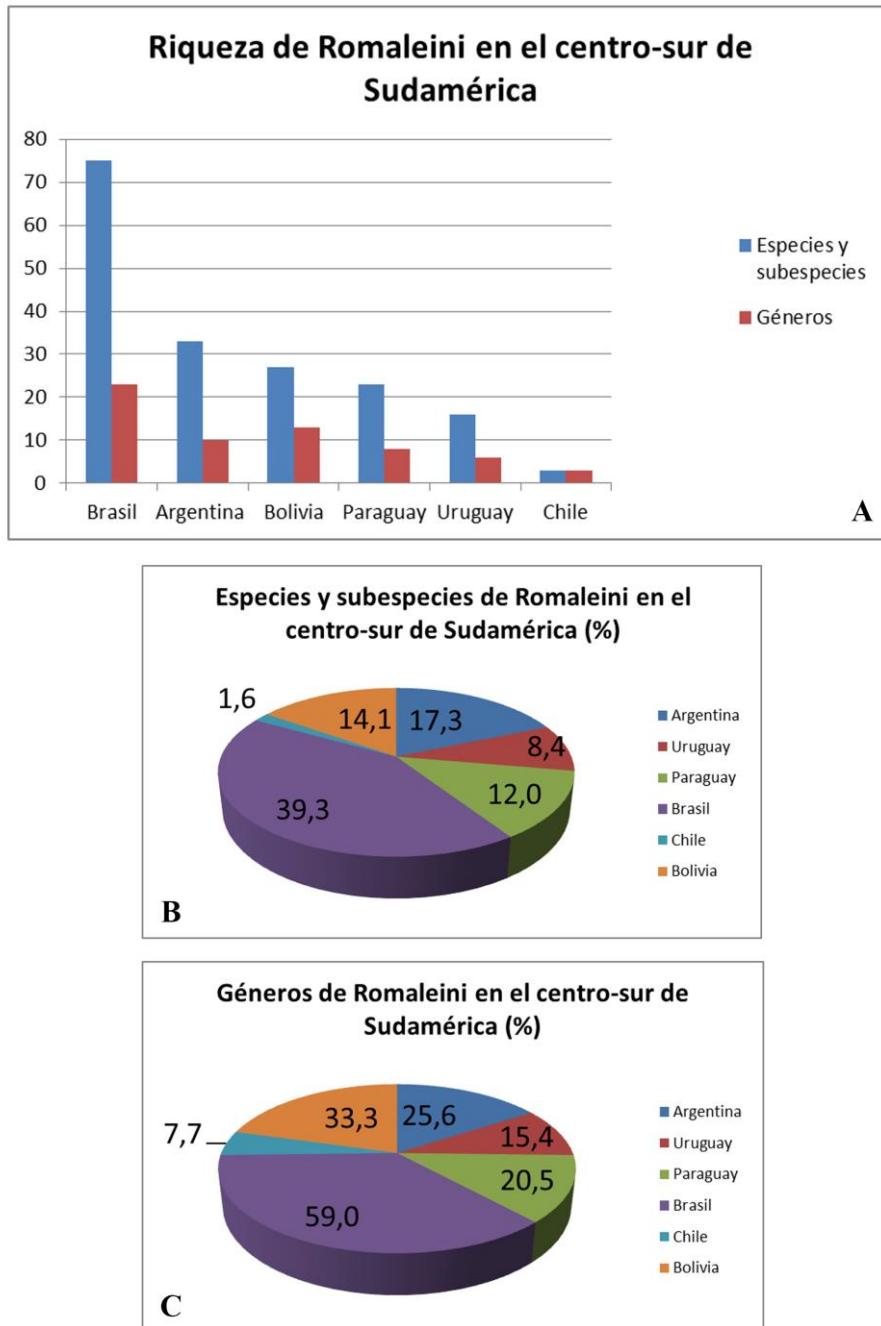


Figura 5. A, Número de géneros, especies y subespecies de Romaleini por país del centro-sur de Sudamérica. B, porcentaje de presencia de especies y subespecies en cada país del centro-sur de Sudamérica.

Sudamérica con respecto al total de taxa de la tribu. C, porcentaje de presencia de géneros en cada país del centro-sur de Sudamérica con respecto al total de géneros de la tribu.

La mayor riqueza de especies de Romaleini, según las provincias biogeográficas de Sudamérica (Cabrera & Willink, 1973) se encuentra en el Cerrado, Paranense, Yungas y Amazónica, con registros superiores a las 30 especies (Figs. 6 y 7; Anexo: Tabla 1). Las provincias Chaqueña y Pampeana cuentan también con un número elevado de especies (entre 20 y 30 especies, Figs. 6 y 7; Anexo: Tabla 1). Las provincias Atlántica y Espinal cuentan con una riqueza de especies por encima de 10, mientras que Monte, Caatinga y Pacífica presentan alrededor de 6 especies. Las provincias biogeográficas Guajira (5), Venezolana, Páramo, Desierto (4), Puneña (3), Sabana, Chilena, Subantártica y Guayana (1) presentan menos de 6 especies por lo tanto no fueron incluidas en los análisis. En las provincias Patagónica y Altoandina no hay registros de especies.

Las dos especies de Romaleini más ampliamente distribuidas en Sudamérica son *C. speciosa* y *Z. tarsata*, presentes en once y en ocho provincias biogeográficas, respectivamente (Anexo: Tabla 1). Otras especies ampliamente distribuidas son *Diponthus argentinus*, *D. pycnostictus*, *Agriacris auripennis*, *Xyleus discoideus*, *X. insignis*, *X. laevipes*, *Z. iheringi* y *Z. omnicolor* que están presentes en cinco provincias biogeográficas. Excepto por *A. auripennis*, las especies de mayor distribución ocupan la región sur de Sudamérica.

A nivel de género, la tabla de presencia de géneros de Romaleini por provincia biogeográfica (Anexo: Tabla 2) muestra que la mayor ocurrencia se encuentra en la provincia Amazónica (15), Yungas (14), Cerrado (13), Paranense, Chaqueña (12) y Atlántica (10). Las provincias Pampeana y Espinal están representadas por 7 y 6 géneros respectivamente, mientras que Pacífica por 5 géneros, (Fig. 8).

Los géneros que tienen la mayor distribución de Sudamérica son *Xyleus*, *Chromacris*, *Agriacris*, *Zoniopoda*, *Diponthus*, *Staleochlora* y *Tropidacris* (Figs. 9, 10).

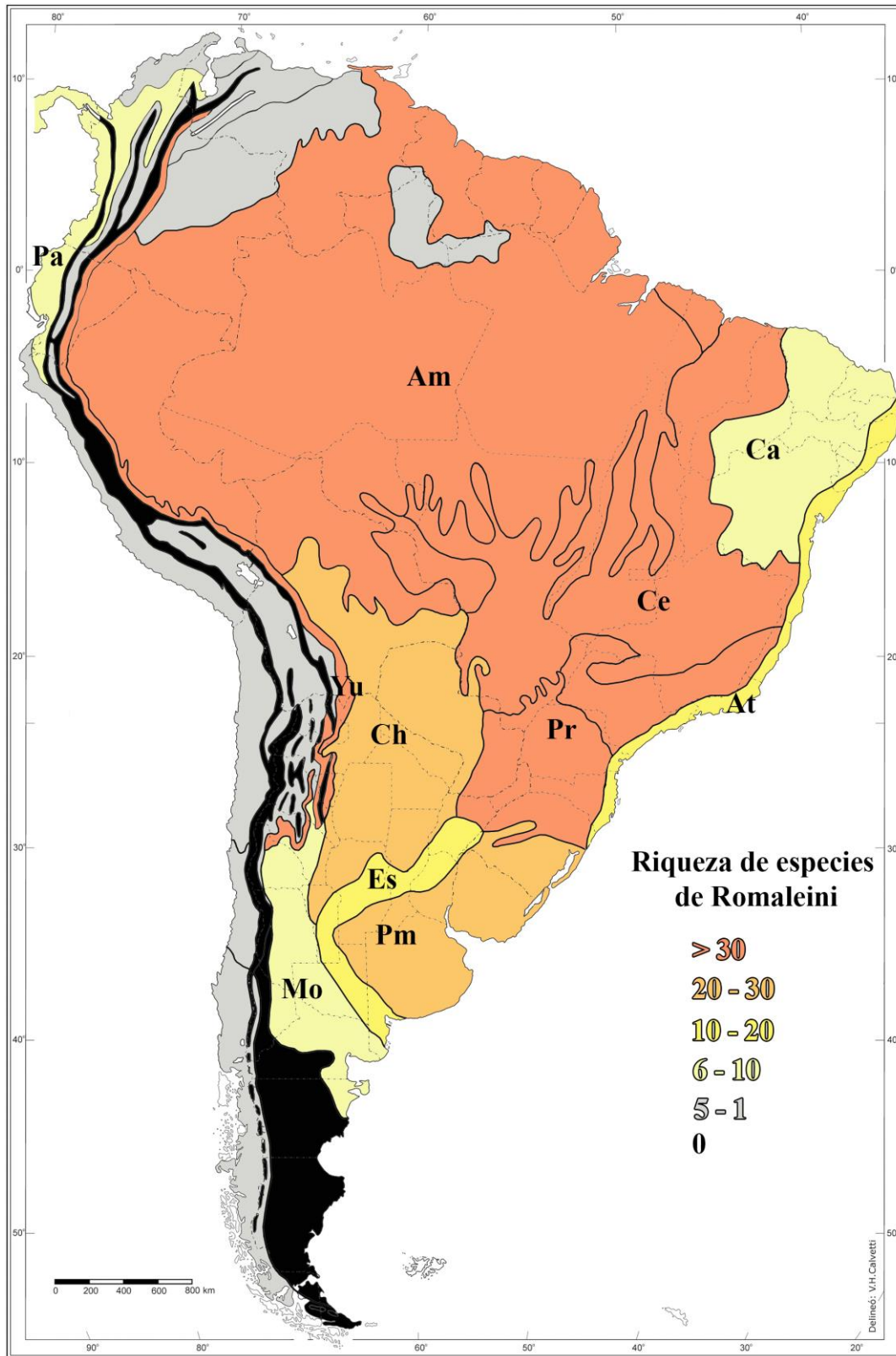


Figura 6. Riqueza de especies de Romaleini sobre esquema de provincias biogeográficas según Cabrera & Willink (1973).

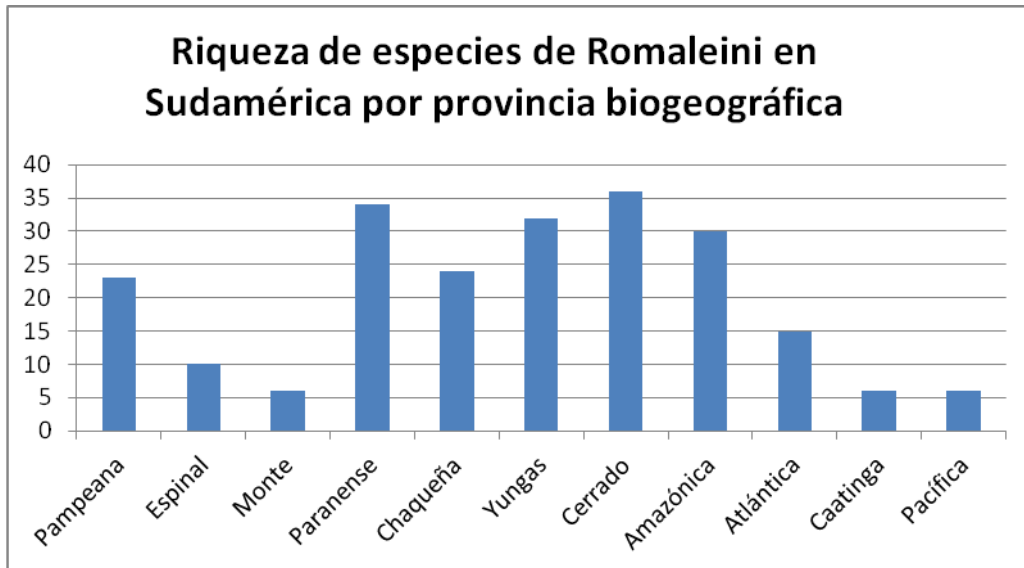


Figura 7. Número de especies de Romaleini por provincia biogeográfica según Cabrera & Willink (1973) en Sudamérica.

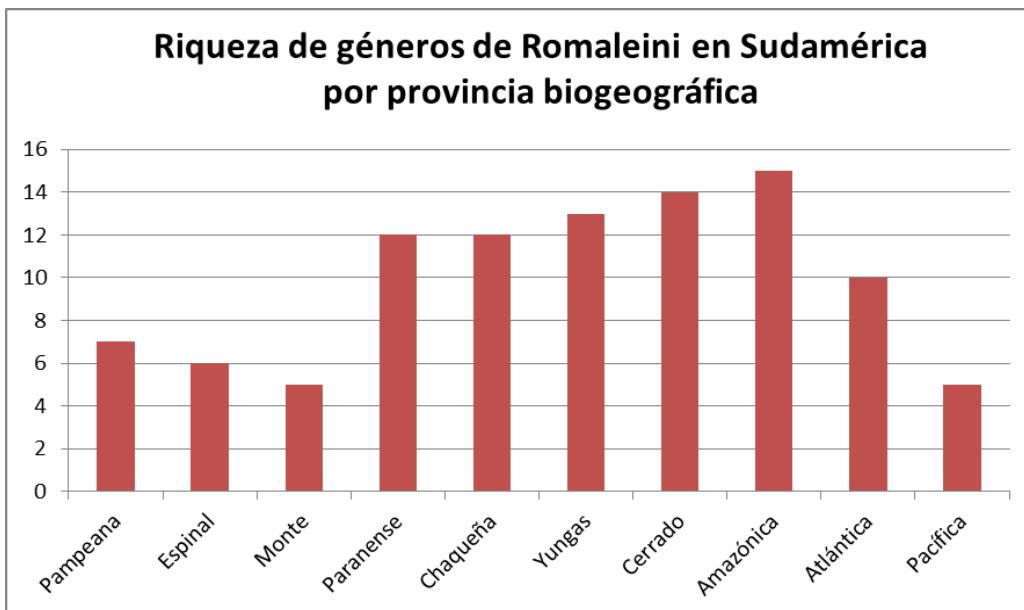


Figura 8. Riqueza de géneros de Romaleini por provincia biogeográfica según Cabrera & Willink (1953) en Sudamérica.

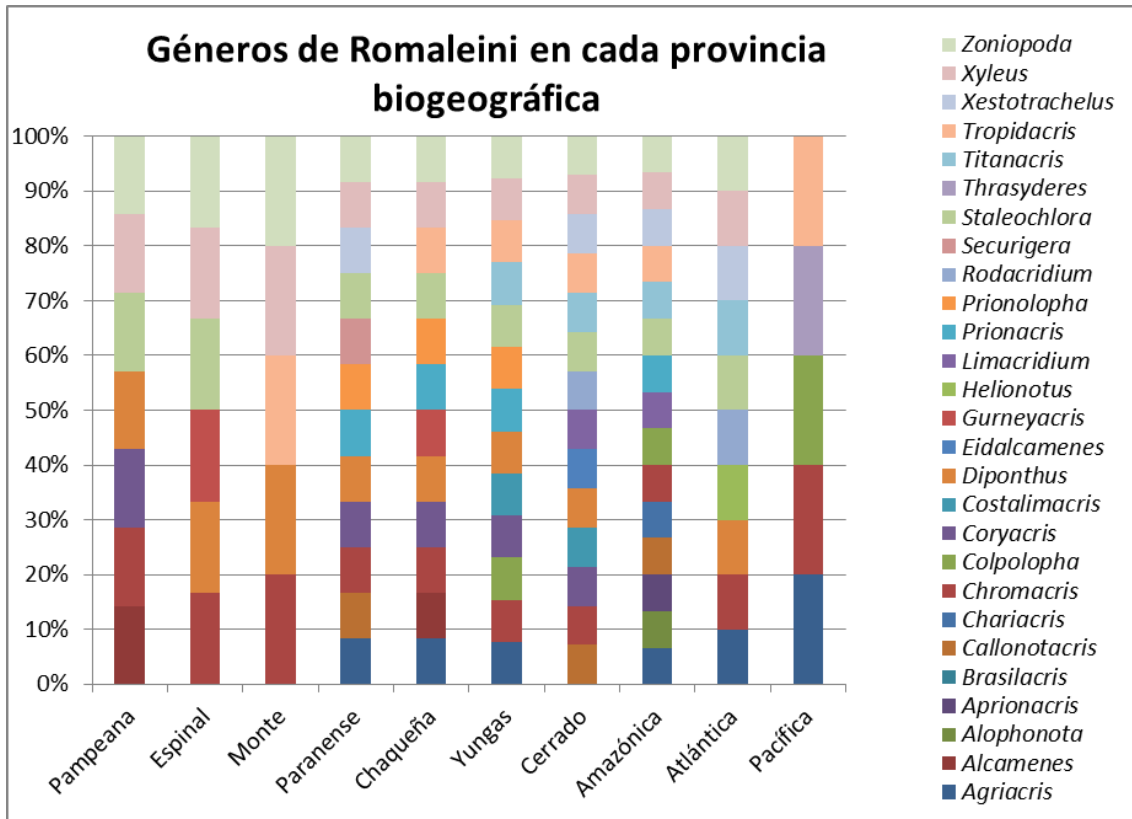


Figura 9. Géneros de Romaleini presentes en cada provincia biogeográfica según Cabrera & Willink (1973) en Sudamérica.

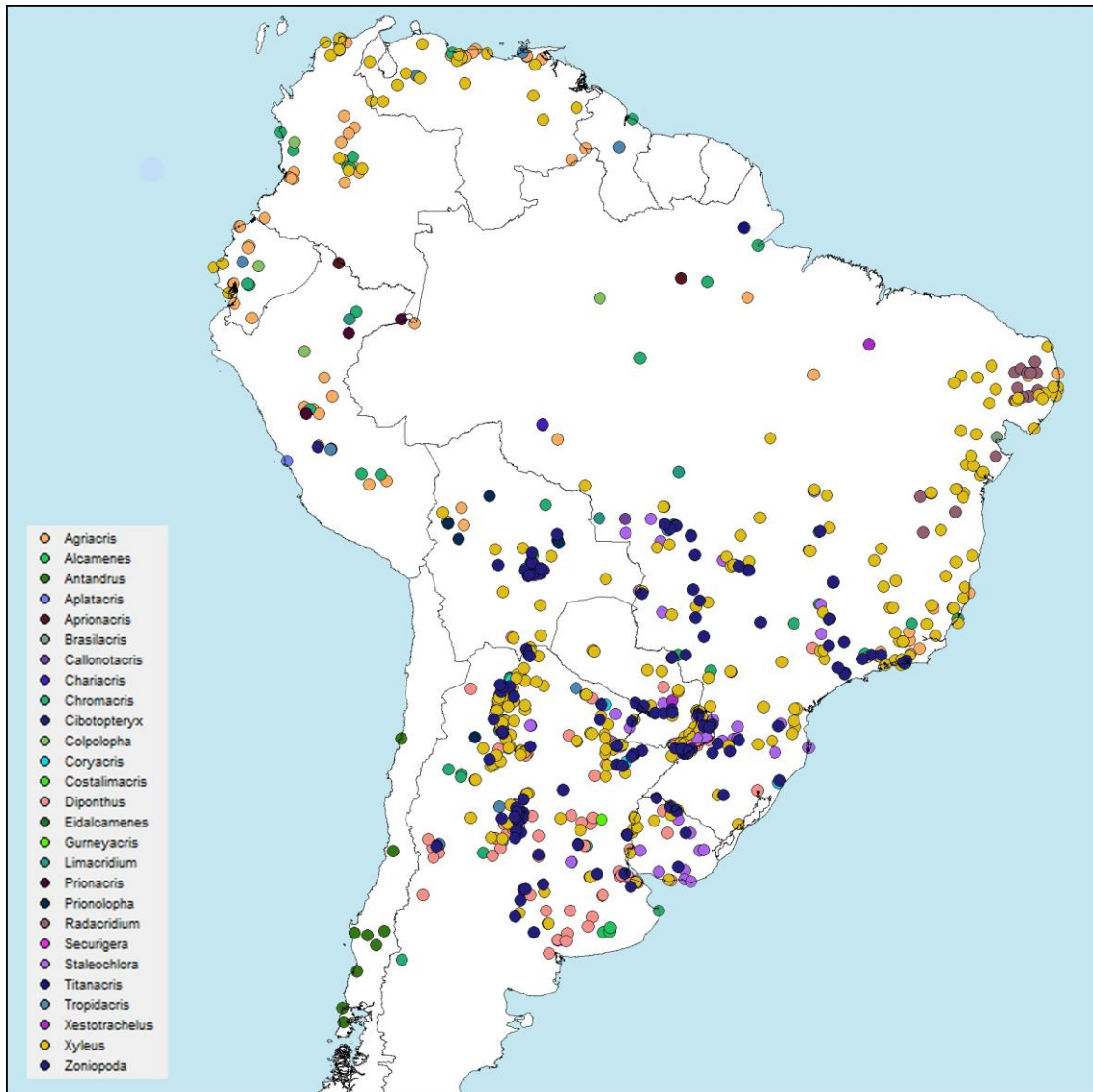


Figura 10. Distribución de los géneros de Romaleini en Sudamérica (Eades *et al.*, 2013).

Los resultados del análisis de similitud de Bray-Curtis (Fig. 11; Cuadro 1) indican que la mayor similitud entre provincias biogeográficas teniendo en cuenta la riqueza de especies se da entre las provincias del Monte y Espinal, con un 62,5 % de similitud. Estas a su vez se unen a la provincia Chaqueña a un nivel de 58,8 % de similitud. La provincia Pampeana lo hace a las anteriores formando un grupo con 54,5 % de similitud y Yungas se une al grupo formado por las cuatro provincias anteriores con un 46,4 % de similitud. Paranense y Cerrado, unidas por un 40 % de similitud, comparten con las anteriores un 38,5 % similitud. Caatinga y Atlántica comparten un 38 % de similitud. Las provincias más disímiles con respecto a las consideradas en el análisis son Amazónica y Pacífica, que se unifican a un nivel de similitud de 18,1 % y 5,2 %, respectivamente.

Bray-Curtis Cluster Analysis (Single Link)

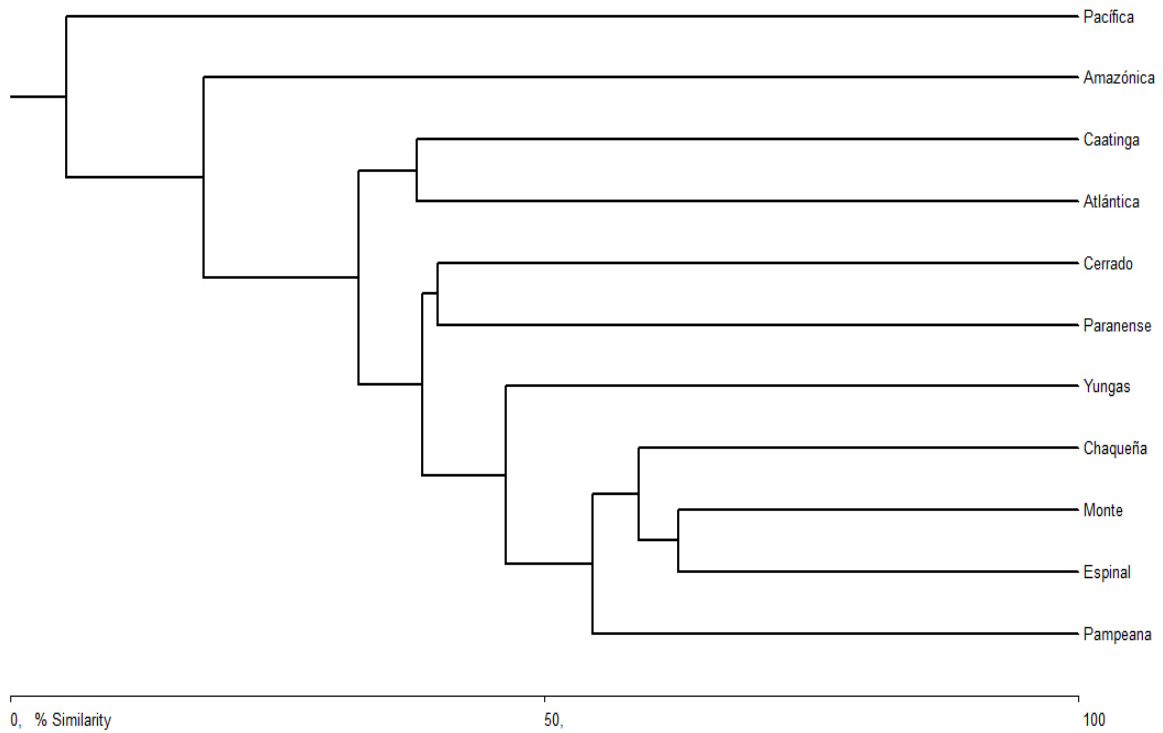


Figura 11. Dendrograma que muestra los resultados del análisis de similitud de Bray-Curtis.

	Pampeana	Espinal	Monte	Paranaense	Chaqueña	Yungas	Cerrado	Amazónica	Atlántica	Caatinga	Pacífica
Pampeana	*	54,5455	34,4828	38,5965	51,0638	29,0909	20,339	3,7736	21,0526	0	0
Espinal	*	*	62,5	22,7273	58,8235	28,5714	13,0435	5	16	0	0
Monte	*	*	*	10	40	26,3158	14,2857	11,1111	19,0476	0	0
Paranaense	*	*	*	*	34,4828	27,2727	40	12,5	32,6531	5	0
Chaqueña	*	*	*	*	*	46,4286	30	11,1111	15,3846	0	0
Yungas	*	*	*	*	*	*	23,5294	16,129	21,2766	5,2632	5,2632
Cerrado	*	*	*	*	*	*	*	18,1818	23,5294	4,7619	0
Amazónica	*	*	*	*	*	*	*	*	17,7778	5,5556	0
Atlántica	*	*	*	*	*	*	*	*	*	38,0952	0
Caatinga	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0
Pacífica	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Cuadro 1. Matriz de similitud (índice de similitud de Bray-Curtis Single Link) entre provincias biogeográficas según la riqueza específica de Romaleini.

5.1.1.2. Diversidad de Romaleini en Argentina

La riqueza de especies de Romaleini registrada para Argentina es de 33 especies incluidas en los géneros *Alcamenes*, *Chromacris*, *Coryacris*, *Diponthus*, *Gurneyacris*, *Prionolopha*, *Staleochlora*, *Tropidacris*, *Xyleus* y *Zoniopoda*. El mayor número de especies de la tribu se encuentra en las provincias Pampeana (21 especies), Chaqueña (20) y Paranense (17). Yungas presenta 12 especies, Espinal 10 y Monte seis especies (Fig. 12).

Los géneros que están presentes en todas las provincias biogeográficas de Argentina son *Diponthus*, *Chromacris*, *Xyleus* y *Zoniopoda* (Fig. 13)

De los géneros presentes en Argentina, el que cuenta con el mayor número de especies representadas en el país es *Diponthus* (10 especies), y en segundo lugar el género *Zoniopoda* con seis especies registradas (Fig. 14), una de ellas descubierta recientemente en la provincia de Córdoba.

La mayor concentración de especies de *Diponthus* se encuentra en las provincias Pampeana y Paranense, en las cuales están presentes nueve y ocho de las 15 especies consideradas válidas en este estudio, respectivamente (Fig. 15).

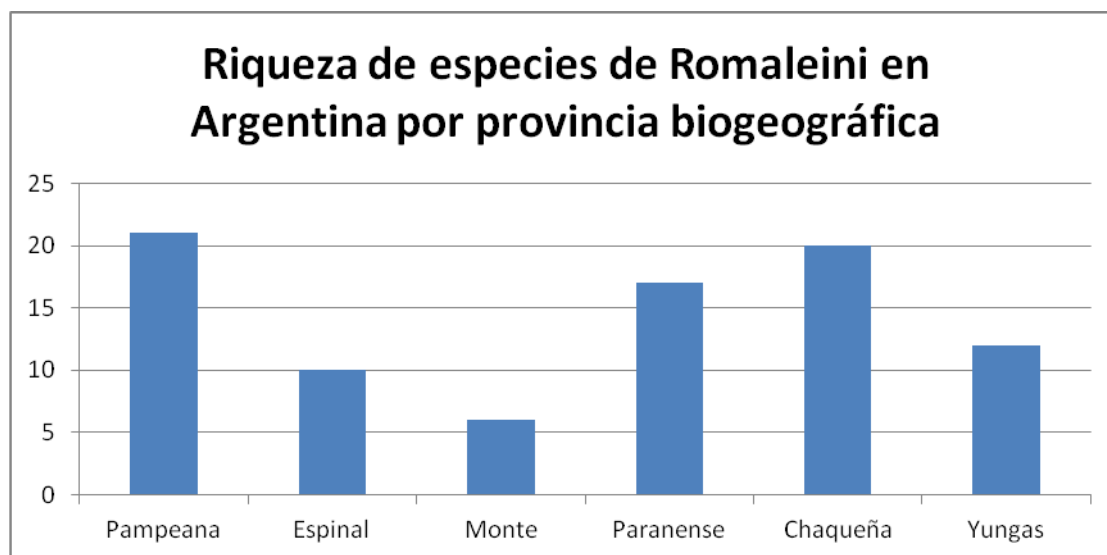


Figura 12. Número de especies de Romaleini en Argentina por provincia biogeográfica según Cabrera & Willink (1973).

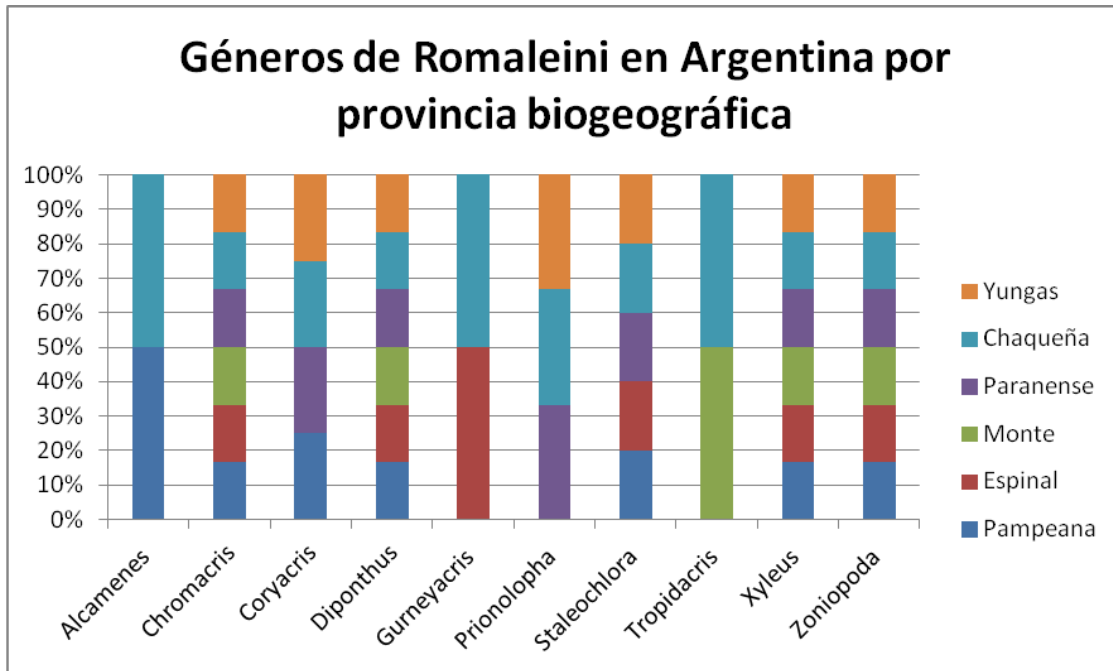


Figura 13. Presencia de géneros de Romaleini en cada provincia biogeográfica.

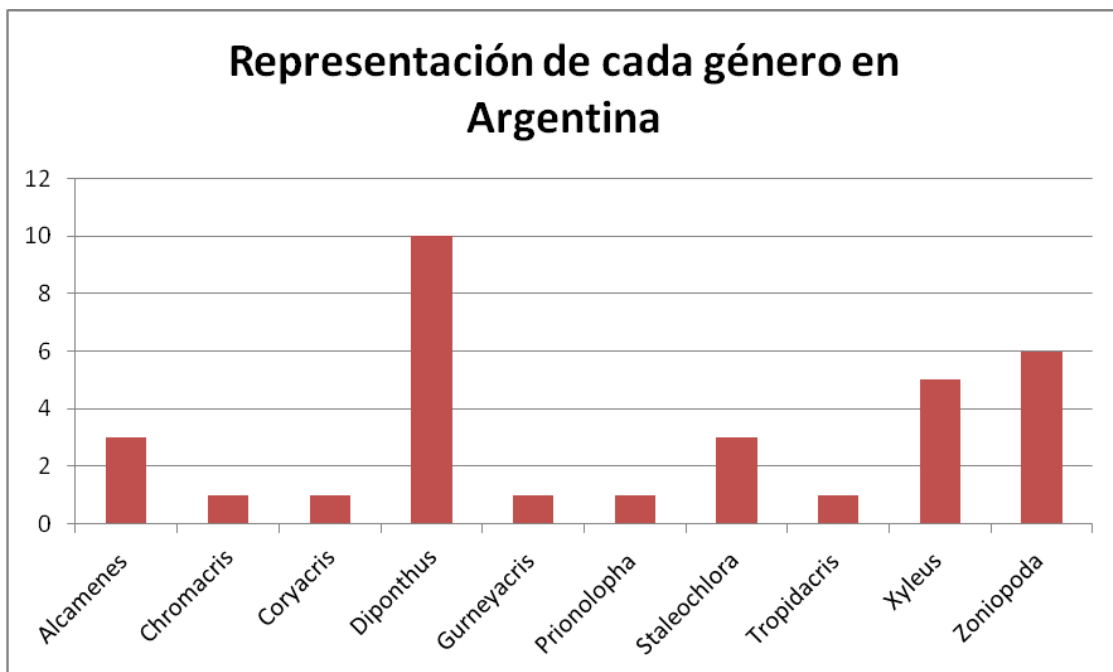


Figura 14. Número de especies de cada género presentes en Argentina.

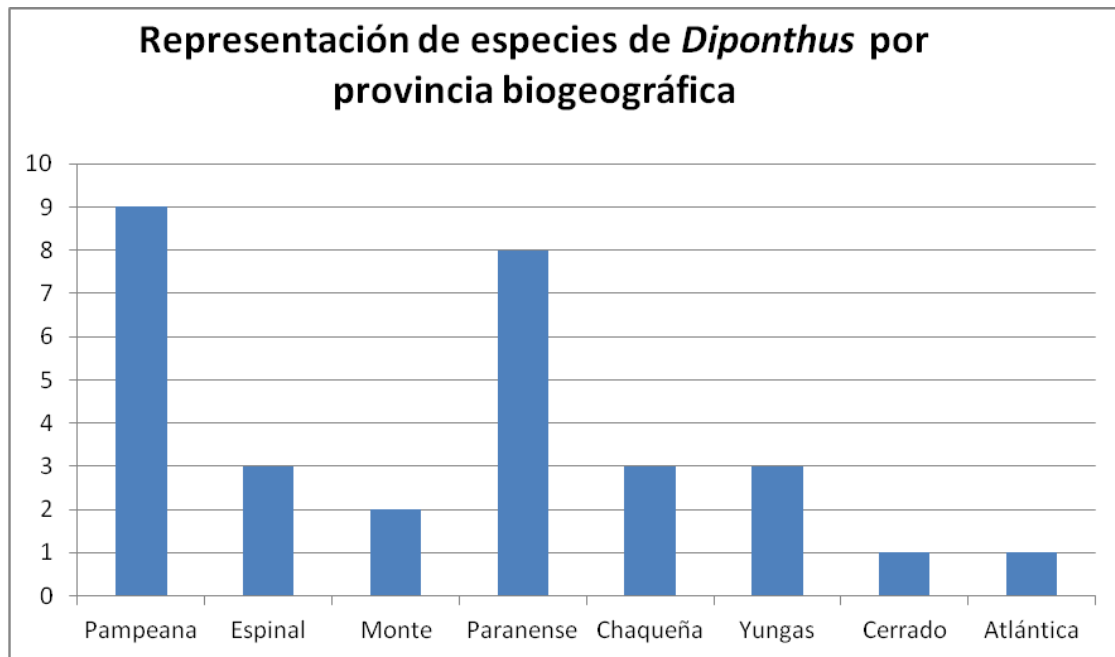


Figura 15. Número de especies de *Diponthus* en cada provincia biogeográfica.

5.1.2. DISCUSIÓN

5.1.2.1. Diversidad de Romaleini en Sudamérica

La familia Romaleidae, junto con Ommexechidae, Tristiridae y Proscopiidae, constituirían el primer y más antiguo estrato faunístico de Acridoidea del Neotrópico (Carbonell, 1977). De estas familias, Romaleidae es la de mayor diversificación, habiendo conquistado regiones templadas de América del Sur y América del Norte a partir de su probable centro de origen en los trópicos (Carbonell, 1986). En América del Norte están presentes miembros de 11 géneros, mientras que en América del Sur y Central la tribu está representada por unos 32 géneros, alcanzando un 82 % del total de géneros de la tribu. Según Carbonell (1986) la mayor concentración de especies de la familia Romaleidae se encuentra en la zona tropical de América del Sur, en particular en la región Guyano-Amazónica.

La tribu Romaleini es la que cuenta con el mayor número de especies de la familia y la que ocupa el mayor rango de distribución en la región Neotropical,

extendiéndose aproximadamente desde los 38° latitud Norte hasta los 42° latitud Sur (Eades *et al.*, 2013). Son los únicos representantes de la familia que han colonizado la región Neártica. *Romalea microptera* (Palisot de Beauvois), endémica de Estados Unidos, es la especie de distribución más septentrional de la tribu.

La mayor riqueza de especies y géneros de la tribu se encuentra en América del Sur, contando con el 83 % de especies y subespecies del total de la tribu. En tanto que la región centro-sur de Sudamérica, incluyendo Brasil, Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile, está representada por el 54,5 % del total de especies de la tribu y el 71,8 % del total de géneros. Es decir que, considerando límites políticos, dichos países contienen la mitad de especies y los dos tercios de los géneros de Romaleini. Considerando solo la diversidad de taxa en América del Sur y Central, dichos países cuenta con un 64,5 % de especies - subespecies y 87,5 % de géneros. Dentro de esta región de Sudamérica, el país que presenta la mayor cantidad de especies es Brasil, seguido de Argentina.

De acuerdo a los resultados obtenidos al estimar la diversidad de Romaleini por provincia biogeográfica, la mayor riqueza de especies se encuentra en las regiones Cerrado (36), Paranense (34), Yungas (32) y Amazónica (30). Estas cuatro provincias están incluidas dentro del dominio Amazónico, caracterizado por un clima cálido y húmedo, vegetación densa, y constituye el dominio más rico en fauna y endemismos del Neotrópico (Cabrera & Willink, 1973). A nivel de géneros, también se observa en estas cuatro provincias junto con Chaqueña la mayor diversidad, siendo la provincia Amazónica la que reúne el mayor número de géneros (15). La provincia Amazónica ocupa la mayor extensión de la región Neotropical, caracterizada por la riqueza de su fauna y numerosos endemismos (Cabrera & Willink, 1973). Los géneros que tienen la mayor distribución en las provincias biogeográficas de Sudamérica son *Xyleus*, *Chromacris*, *Agriacris*, *Zoniopoda*, *Diponthus*, *Staleochlora* y *Tropidacris*. De estos géneros el único que no ha sido revisado taxonómicamente es *Diponthus*.

El análisis de Bray Curtis realizado para estimar la similitud entre las provincias biogeográficas en base a la presencia de especies reveló que las provincias con más del 50 % de similitud son Espinal, Monte, Pampeana y Chaqueña, siendo las dos primeras las más similares entre sí. Estas cuatro provincias se encuentran comprendidas dentro del dominio Chaqueño (Cabrera & Willink, 1973) o según la delimitación de Morrone (2001) pertenecen a la subregión Chaqueña (excluyendo el Espinal). Estas cuatro provincias junto con las Yungas presentan un 46 % de similitud. La provincia Paranense

mostró mayor similitud con el Cerrado, aunque todas ellas formaron un grupo a un nivel de 38 % de similitud. Es decir que todas las provincias comprendidas en Argentina, excepto por la Paranense, son más similares entre sí en cuanto a la diversidad de especies que con las provincias que ocupan otras regiones de Sudamérica. A diferencia del patrón de distribución de muchas especies sudamericanas que comparten las provincias Amazónica y Atlántica (Cabrera & Willink, 1973; Roberts & Carbonell, 1992), el análisis mostró una mayor similitud entre las provincias Atlántica y Caatinga. De hecho, la provincia biogeográfica menos similar en cuanto a riqueza de especies de Romaleini resultó ser la provincia Amazónica junto con la Pacífica, lo que revela la presencia de un alto grado de endemismo; en ambas provincias la vegetación dominante es la selva pluvial (Cabrera & Willink, 1973).

Según Roberts & Carbonell (1992), el origen de los Romaleidos podría haber tenido lugar en la región Amazónica, teniendo en cuenta la abundancia de sus miembros más primitivos (subfamilia Bactrophorinae); desde allí se habrían propagado posteriormente hacia el Norte (América del Norte y Central) y hacia las zonas subtropicales y templadas de Sudamérica.

5.1.2.2. Diversidad de Romaleini en Argentina

De total de especies y subespecies de Romaleini (191), un 17,3 % se encuentra representado en Argentina. A nivel de géneros nuestro país cuenta con un 25,6 % de representación. Varios autores han señalado (Descamps, 1970; Otte, 1976; Cigliano & Lange, 1998) que la diversidad específica de acridoideos en Argentina es relativamente baja en comparación con la de otros países de América (Estados Unidos). Sin embargo la diversidad de acridoideos a nivel de familia en Argentina es alta con respecto a países de América del Norte (Cigliano & Lange, 1998).

Carbonell *et al.* (2006) elaboraron un catálogo sobre los acridomorfos de Argentina y Uruguay, con información actualizada sobre su clasificación, distribución geográfica por provincia, ranking de importancia agroeconómica de cada especie, hábitos alimenticios y plantas huéspedes, y fotografías de cada especie y su ambiente. Dichos autores mencionan la presencia de 36 especies de Romaleini para Argentina. Como resultado de examinar las colecciones y a partir de las recientes muestreos, se citan aquí nuevos registros para el país (*Zoniopoda hempeli*, *Diponthus dispar*), además de nuevos registros de ocurrencias en provincias de Argentina, que fueron incorporados

a OSF. De acuerdo a la información disponible en dichos catálogos (Eades *et al.*, 2013; Carbonell *et al.*, 2006) complementada con los nuevos registros, se estima que la mayor diversidad de especies se encuentra en las regiones Pampeana (21), Chaqueña (20), y Paranense (17).

Considerando los cambios nomenclaturales que se proponen en esta tesis y los nuevos registros, la diversidad de Romaleini en el país consiste en 33 especies incluidas en 10 géneros. El género con mayor representación en número de especies (10) y que ocupa todas las provincias biogeográficas de Argentina dentro del rango de distribución de la tribu es *Diponthus*. Teniendo en cuenta la distribución de la totalidad de especies incluidas en este género (15), la mayor concentración se encuentra en las provincias Pampeana y Paranense que albergan nueve y ocho especies, respectivamente. Este patrón de distribución actual coincide en gran medida con la hipótesis de distribución ancestral (DIVA), en la cual la diferenciación del género se habría producido en la provincia Paranense. Asimismo, el ancestro del clado formado por la mayoría de las especies de *Diponthus* habría estado distribuido en la región Pampeano-Paranense (sección 5.6).

La degradación de ambientes naturales como consecuencia de las actividades humanas reducen notablemente la diversidad de especies, amenazando la supervivencia de especies aún no descubiertas (Pocco *et al.*, 2013). La importancia de realizar relevamientos en zonas poco exploradas es fundamental para ampliar el conocimiento de la diversidad de especies, que conlleven a estrategias adecuadas de conservación. Si bien el conocimiento sobre la acridiofauna en Argentina es relativamente amplio, gracias a las contribuciones de J. Liebermann, R. Ronderos, C. S. Carbonell, M. M. Cigliano, entre otros, todavía hay regiones poco exploradas en el país, como la región Chaqueña (Cigliano & Lange, 1998). El descubrimiento de nuevas especies de Romaleini, como resultado de muestreos realizados en el marco de esta tesis doctoral, da cuenta de la importancia de los estudios de diversidad y relevamientos en la naturaleza. Tal es el caso del descubrimiento de una nueva especie de *Zoniopoda* en las sierras de Córdoba (*Z. serrana* Pocco, Rubio & Cigliano). *Zoniopoda serrana* parece ser una especie endémica de las sierras chicas de Córdoba, y sólo fue encontrada en el cerro La Banderita. En las sierras de San Luis se encontraron recientemente dos ejemplares hembras de una probable nueva especie de *Zoniopoda*, aunque es necesario realizar nuevos muestreos a fin de obtener ejemplares machos para verificar si se trata de una nueva especie o un morfo de coloración de *Z. iheringi*. Asimismo, se encontró una

nueva especie de *Diponthus* en la provincia de Misiones como resultado de prospecciones recientes. Las otras dos nuevas especies de *Diponthus* incluidas en este trabajo de tesis se describieron a partir de ejemplares de colección.

El conocimiento de la diversidad de tucuras de la familia Acrididae es amplio en Argentina (Lange *et al.*, 2005; Carbonell *et al.*, 2006), particularmente de la subfamilia Melanoplinae (ver Cigliano & Lange, 1998; Cigliano *et al.*, 2013), la cual constituye el grupo más numeroso de acridomorfos en el país. Uno de los factores que ha determinado una mayor atención a este grupo en particular es sin duda su importancia agroeconómica, ya que cuenta con las especies de acridios que mayores daños ocasionan al agro en el país (Cigliano & Lange, 1998; Cigliano *et al.*, 2000; Lange *et al.*, 2005; Carbonell *et al.*, 2006; Cigliano *et al.*, 2013). Debido a este motivo, numerosos estudios de poblaciones y de comunidades de acridios han sido llevados a cabo, principalmente en la provincia de Buenos Aires (ver Cigliano *et al.*, 2013). Si bien algunas especies de Romaleini son consideradas perjudiciales para el agro en Argentina, no se han observado daños de consideración ocasionados por estas especies, excepto por *T. collaris*, la “tucura quebrachera”, que en años recientes ha producido severos daños en el Norte del país, particularmente en el noroeste de Córdoba, el sudeste de Catamarca y La Rioja y zonas de Santiago del Estero y Chaco, con importantes daños en diversos cultivos (Carbonell *et al.*, 2006; Cigliano *et al.*, 2013).

El conocimiento de las tucuras de la familia Romaleidae en Argentina es aún escaso, desconociéndose muchos aspectos de la biología y ecología de las especies. Desde el punto de vista taxonómico, la mayoría de los géneros distribuidos en el país han sido revisados (Carbonell, 1986, 2004, 2007; Roberts & Carbonell, 1982, 1992) por lo que el conocimiento es más amplio en ese aspecto, excepto por uno de los géneros más numerosos de Romaleini en el país, *Diponthus*, cuyo conocimiento era hasta el momento prácticamente nulo. Por tal motivo, este trabajo de tesis se orientó principalmente al estudio de dicho grupo, a fin de esclarecer el estatus taxonómico de las especies, sus relaciones y sus patrones biogeográficos.

5.2. NUEVA ESPECIE DE ZONIOPODA STÅL (ROMALEINI) DE ARGENTINA Y SUS RELACIONES FILOGENÉTICAS DENTRO DEL GÉNERO.

El género *Zoniopoda* Stål fue recientemente revisado por Carbonell (2007) y comprende diez especies válidas incluidas en dos grupos definidos por patrones de coloración del cuerpo y caracteres de la carena media dorsal del pronoto. Las especies conocidas de este género se distribuyen en el Sur de América del Sur, al este de los Andes (Fig. 16).

Aunque no existe demasiada información sobre el hábitat general de estas especies, parece ser que algunas de ellas prefieren los pastizales mientras que otras habitan la vegetación arbustiva (Carbonell, 2007). En Argentina, *Z. tarsata* es una especie de importancia económica (Lange *et al.*, 2005; Carbonell *et al.*, 2006), con daños reportados en las provincias de San Juan, La Pampa y Buenos Aires, principalmente sobre cultivos de alfalfa, pastizales nativos, olivares y plantaciones de tabaco (COPR, 1982). El grupo de especies *tarsata* comprende las especies que tienen marcado el cuerpo y las patas de negro y otros colores en patrones característicos y la carena mediana longitudinal del pronoto baja en vista lateral, mientras que las especies del grupo *iheringi* se caracterizan por tener el cuerpo uniformemente verde, tarsos y tibias posteriores (a veces también las tibias medias) pueden ser rojas y la carena mediana longitudinal del pronoto granulada o denticulada en vista lateral.

Cinco de las diez especies conocidas de *Zoniopoda* están presentes en Argentina, dos de ellas pertenecen al grupo de especies *tarsata* [*Z. omnicolor* (Blanchard) y *Z. tarsata* (Serville)] y las otras tres, *Z. iheringi* Pictet & Saussure, *Z. hempeli* Bruner y *Z. juncorum* Berg, al grupo de especies *iheringi*.

Muestreos recientes en el Cerro La Banderita de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) dieron como resultado el descubrimiento de una nueva especie de *Zoniopoda*, encontrada en pastizales entre los 1300 a 1420 metros de altura.

La descripción de *Zoniopoda serrana* n.sp. y los resultados sobre su posición filogenética dentro del género fueron publicados en Pocco *et al.* (2011).

Para la diagnosis y descripción de *Z. serrana* se siguió la terminología utilizada por Carbonell (2007) en la revisión taxonómica del género *Zoniopoda*.

Para el análisis filogenético se consideraron las especies de *Zoniopoda* tratadas por Carbonell (2007). La lista de caracteres fue construida en base a la revisión taxonómica de *Zoniopoda* (Carbonell, 2007) y del estudio directo de los ejemplares. Los caracteres fueron polarizados por comparación con el grupo externo, que estuvo conformado por *Diponthus nigroconspersus* (Stål) y *Chromacris speciosa* (Thunberg). Se estableció la raíz en *D. nigroconspersus*.

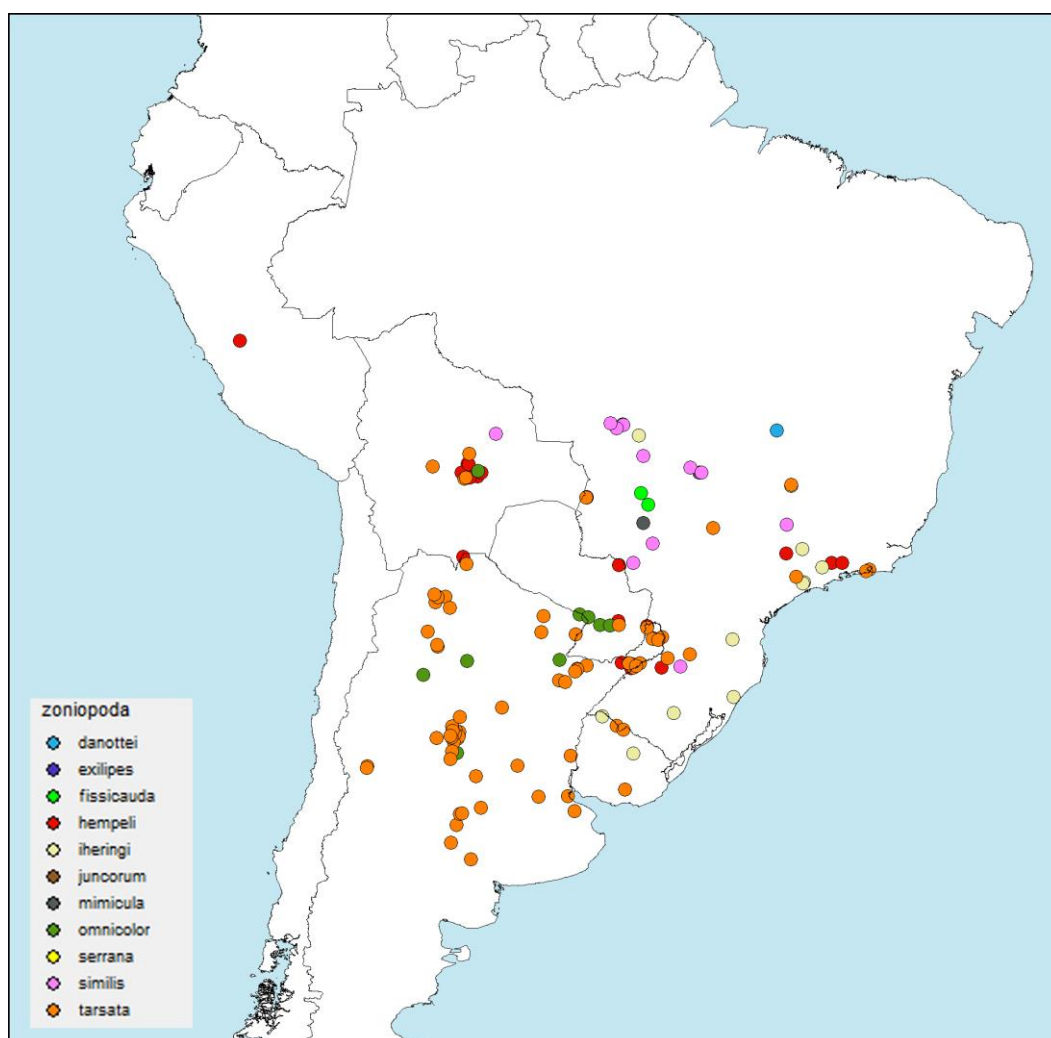


Figura 16. Distribución geográfica de las especies de *Zoniopoda* (Eades *et al.*, 2013).

Lista de caracteres y estados usados en el análisis filogenético de *Zoniopoda*.

Cabeza y tórax:

0. Antenas: más cortas o apenas más largas que la cabeza más el pronoto (0) (Fig. 21B); considerablemente más largas que la cabeza más el pronoto (1) (Figs. 21A, C).
1. Unión frente-fastigio en vista lateral: algo redondeada (0) (Figs. 21H-I); angulosa (1) (Fig. 21G).
2. Carena frontal: ausente debajo del ocelo medio (0); presente debajo del ocelo medio, alcanzando la sutura epistomal (1).
3. Surco transversal en espacio interocular: ausente (0) (Fig. 21E); presente (1) (Figs. 21D, F).
4. Tubérculo prosternal: comprimido y dirigido hacia atrás (0); cónico, recto y espiniforme (1).
5. Margen anterior del pronoto: no proyectado sobre occipucio (0) (Figs. 21H-I); apenas proyectado sobre occipucio (1) (Fig. 21G).
6. Carena mediana longitudinal del pronoto: casi obsoleta en la prozona, marcada un poco en la metazona (0) (Figs. 21E, H); alta en toda su extensión (1) (Figs. 21D, G); baja en toda su extensión (2); casi obsoleta en la prozona, bien marcada en la metazona (3) (Figs. 21F,I).
7. Carena dorsal media del pronoto, vista lateral: lisa (0) (Figs. 21H, I); granulada o denticulada (1) (Fig. 21G).
8. Carena mediana longitudinal del pronoto: cortada por un surco transversal (0) (Fig. 21E); siempre cortada por tres surcos transversales (1) (Figs. 21D, F).
9. Largo de prozona y metazona: prozona más corta que la metazona (0) (Fig. 21E); prozona un poco más corta que la metazona (1) (Fig. 21F); aproximadamente de la misma longitud (2) (Fig. 21D).
10. Fémur posterior: robusto (0) (Fig. 21B); delgado (1) (Fig. 21A); intermedio (2) (Fig. 21C).

Terminalia abdominal masculina

11. Placa subgenital: corta, con ápice redondo (0) (Figs. 21K-L); larga, con ápice agudo y bifurcado (1) (Fig. 21J).

12. Epiprocto: ovalado con borde caudal en punta (0) (Fig. 21K); triangular (1) (Fig.21L); romboidal con bordes redondeados (2); romboidal con bordes angulados (3) (Fig. 21J).
13. Epiprocto con tubérculos: presentes (0) (Fig. 21K); ausentes (1) (Figs. 21J, L).
14. Fúrculas: reducidas (0) (Fig. 21L); intermedias (1) (Fig.21J); prominentes (2) (Fig. 21K).
15. Fúrculas: separadas (0) (Figs. 21J-L); juntas (1).

Complejo fálico masculino

16. Expansión de los rami extendidos hasta las valvas ventrales del aedeago: presente (0) (Fig. 22B); ausente (1) (Figs. 22A, C).
17. Valvas dorsales del aedeago: curvadas hacia abajo (0) (Fig. 22B); curvadas hacia arriba (1) (Fig. 22A); ausentes (2) (Fig. 22C).
18. Lophi del epifalo: algo prominentes, muy desarrollados horizontalmente (0) (Fig. 22E); prominentes con bordes en punta (1) (Fig. 22F); prominentes, sub-rectangulares con bordes redondeados (2); prominentes, sub-rectangulares con bordes en punta (3); prominentes, sub-rectangulares con bordes oblicuos (4) (Fig. 22D).

Caracteres cromáticos

19. Coloración general: amarronada, con motas oscuras (0) (Fig. 21B); verdosa, sin motas (1) (Fig. 21A); con colores brillantes sin motas (2) (Fig. 21C).
20. Patrón de color del cuerpo y del fémur posterior: con bandas o manchas en patrones característicos (0) (Fig. 21A-C); uniformemente verde (1).
21. Patrón de color de la tibia posterior: sin bandas, amarilla y extremo marrón (0) (Fig. 21B); sin bandas, verdosa y extremo rojo brillante (1) (Fig. 21A); sin bandas, color salmón, rojo claro o rojizo (2); con bandas, áreas o manchas negro-rojizas o negras y amarillas, rojas o anaranjadas (3) (Fig. 21C).
22. Patrón de color del pronoto: con bandas oblicuas y longitudinales (0) (Fig. 21E); con bandas longitudinales (1) (Figs. 21D, F); con bandas transversales (2); sin bandas (3).
23. Patrón de color de las tegminas: con motas oscuras (0) (Fig. 21B); rojo amarronado homogéneo (1) (Fig. 21C); sin motas ni manchas (2) (Fig. 21A).

24. Patrón de color de las alas posteriores: color uniforme, sin color negro (0); con color negro en patrones característicos (1).
25. Tegumento de la metazona: delicadamente rugosa, (0) (Fig. 21B); fuertemente impreso-punteado (1) (Fig. 21C); impreso-punteado (2); fuertemente rugoso, con las partes superiores de la rugosidad de diferente color (3); muy rugoso (4); tuberculado (5); fuertemente rugoso, con las partes superiores de la rugosidad del mismo color (6) (Fig. 21A).

5.2.1. RESULTADOS

5.2.1.1. Sistemática

Género *Zoniopoda* Stål, 1873

Especie tipo: *Acridium tarsatum* Serville, 1831

Zoniopoda serrana Pocco, Rubio & Cigliano, 2011

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:44848

(Figs. 17A-D; 18A-I; 19)

Diagnosis. Carena dorsal media del pronoto prominente, ligeramente granulosa en vista lateral, cortada por surcos transversos profundos (Fig. 18B). Fúrculas del macho muy separadas y con ápice redondeado; epiprocto con lados rectos proximalmente que convergen distalmente en un ángulo obtuso (Fig. 18C). Color del cuerpo amarillo verdoso y celeste (Figs. 17A-B, 18A); disco del pronoto con una banda ancha amarilla a lo largo de la carena dorsal media y con dos líneas amarillo verdosas claras a lo largo de las carenas laterales; lóbulos laterales del pronoto con dos bandas amarillas longitudinales a lo largo del área media y del margen inferior (Fig. 18B). Epifalo con *lophi* subrectangulares y prominentes (visto desde arriba) con márgenes distales oblicuos (Figs. 18F-I).

Descripción. Tegumento rugoso, excepto en la parte superior de la cabeza y áreas postoculares, y en las patas (Figs. 17A, 18A). Carena mediana longitudinal del

pronoto alta, ligeramente granulosa en vista lateral, cortada por tres surcos transversos profundos (Fig. 18B). Prozona ligeramente más larga que la metazona. Extremo abdominal del macho (Fig. 18C): epiprocto con lados rectos proximalmente que convergen distalmente en un ángulo obtuso, fúrculas muy separadas y con ápice redondeado. Complejo fálico (Figs. 18D-E) como en las otras especies de *Zoniopoda*, excepto por el epifalo con *lophi* subrectangulares y prominentes (visto desde arriba) con márgenes distales oblicuos (Figs. 18F-I).

Machos: color del cuerpo amarillo verdoso y celeste (Figs. 17A, 18A). Antenas negras con escapo amarillo; cada segmento antenal con extremo distal blancuzco en ejemplares vivos (Figs. 17A). Cabeza amarillo verdosa, surcos antenales, occipucio y postgenas con manchas celestes; fastigio, costa frontal y piezas bucales con marcas rojas. Disco del pronoto celeste con una banda a lo largo de la carena mediana longitudinal dorsal y dos líneas delgadas amarillo verdosas claras a lo largo de las carenas laterales; lóbulos laterales del pronoto con dos bandas longitudinales amarillas, una a lo largo del área media y la otra a lo largo del margen inferior (Fig. 18B). Meso y metapleura celeste, con dos bandas oblicuas amarillo verdosas. Tegminas celestes, con venas amarillas bien marcadas, especialmente la subcostal (SC); radial (R), segunda cubital (CuP) y venas anales. Alas posteriores con remigio verdoso y vannus azulino. Pata anterior y media verde amarillento con marcas rojas en coxa, extremos de las tibias y tarsos; fémur posterior verde amarillento, cara externa azul con pinnas celestes, cara interna con marcas celestes, área rotular rojo pálido. Tibias posteriores con cara interna verde amarillento y cara externa de color celeste verdoso, extremo de las tibias y tarsos rojo brillante. Tergitos abdominales celestes, con una banda oblicua cerca de los bordes laterales. Extremo abdominal (Fig. 18C): placa subgenital y cercos color crema, fúrculas negras, epiprocto negro con una banda media de color crema.

Hembras (Fig. 17B): semejante a los machos, pero más robustas. Valvas del ovipositor de tipo de oviposición en suelo, color crema, con las puntas rojas.

Medidas: longitud del cuerpo: 34.5 mm (33–37) machos, 45.6 mm (45–47) hembras; longitud de la prozona: 3.2 mm (2.95–3.42) machos, 4.22 mm (3.95–4.41) hembras; longitud de la metazona: 3.05 mm (2.84–3.27) machos; 4.2 mm (4.01–4.48) hembras; longitud del fémur posterior: 14.3 mm (13.5–15.5) machos; 19.24 mm (18.5–20) hembras.

Relaciones. *Zoniopoda serrana* se incluye en el grupo de especies *iheringi*, basado en caracteres del pronoto y coloración del cuerpo, que resultó monofilético en el análisis cladístico. De las especies que constituyen el grupo *iheringi*, *Z. serrana* se diferencia de *Z. similis* Bruner, la especie más similar, por las siguientes características (Fig. 19): antenas negras; carena dorsal media del pronoto prominente, epiprocto con lados rectos convergentes distalmente en un ángulo obtuso; fúrculas del macho muy separadas y con ápice redondeado; pronoto con una banda amarilla ancha a lo largo de la carena media dorsal, dos líneas finas amarillo verdosas claro a lo largo de las carenas laterales y dos bandas longitudinales amarillas en los lóbulos laterales; epifalo con *lophi* prominentes subrectangulares (visto desde arriba) con márgenes distales oblicuos.

La [clave de especies](#) de *Zoniopoda* basada en la revisión del género de Carbonell (2007) fue modificada y actualizada para incluir a *Z. serrana* en la “Orthoptera Species File online” (<http://orthoptera.speciesfile.org/>) (Eades *et al.*, 2013).

Material examinado: [Holotipo](#) macho y alotipo hembra. ARGENTINA: Córdoba, La Falda, Cerro La Banderita (31° 04' 48.23'' S, 64° 27' 31.28'' O), 1419 m, 07/03/2010, M. Pocco, G. Rubio & M. Rubio, MLPA. Paratipos: 2 machos, 1 hembra, ARGENTINA: Córdoba, La Falda, Cerro La Banderita (31° 04' 48.31'' S, 64° 27' 31.67'' O), 1418 m, 06/02/2010, G. Rubio, MLPA; 4 machos, 6 hembras, Córdoba, La Falda, Cerro La Banderita (31° 04' 48.45" S, 64° 27' 42.69" O), 1300 m, 07/03/2010, M. Pocco, G. Rubio & M. Rubio, MLPA; 8 machos, 1 hembra, Córdoba, La Falda, Cerro La Banderita (31° 04' 48.23'' S, 64° 27' 31.28'' O), 1419 m, 07/03/2010, M. Pocco, G. Rubio & M. Rubio, MLPA.

Etimología. *Serrana* (Sp.), sierra, se refiere al área de distribución en las Sierras Chicas de Córdoba. Género femenino.

Distribución y hábitat. Esta especie es conocida del Cerro La Banderita, en las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina (Fig. 17C), donde los ejemplares fueron encontrados solo a partir de los 1300 metros de altitud (ver [distribución geográfica del grupo de especies](#) en OSF). La vegetación estaba constituida por pastizales y dicotiledóneas herbáceas (Fig. 17D).

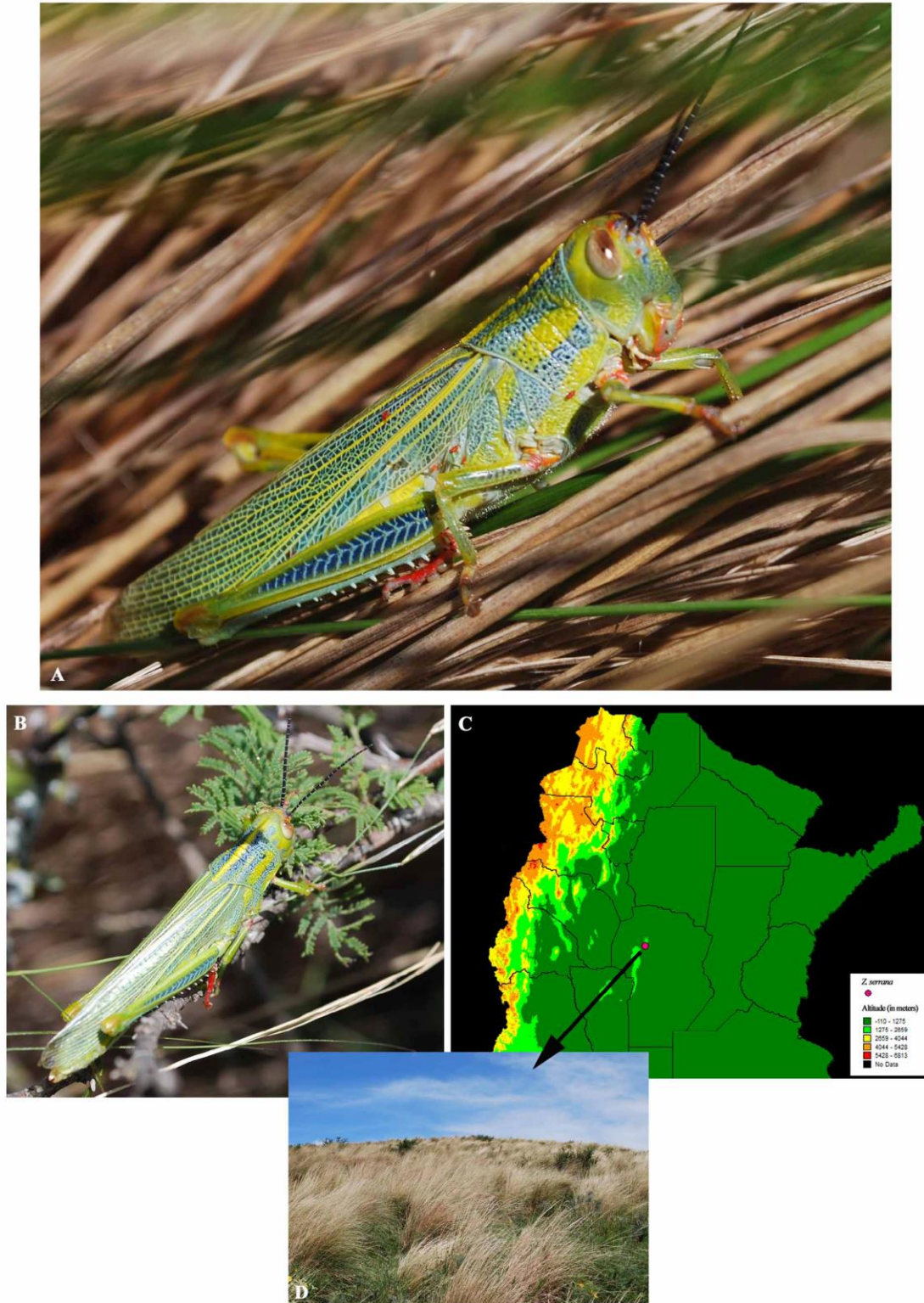


Figura 17. A, macho de *Zoniopoda serrana*; B, hembra de *Z. serrana*; C, distribución geográfica; D, hábitat natural de *Z. serrana*.

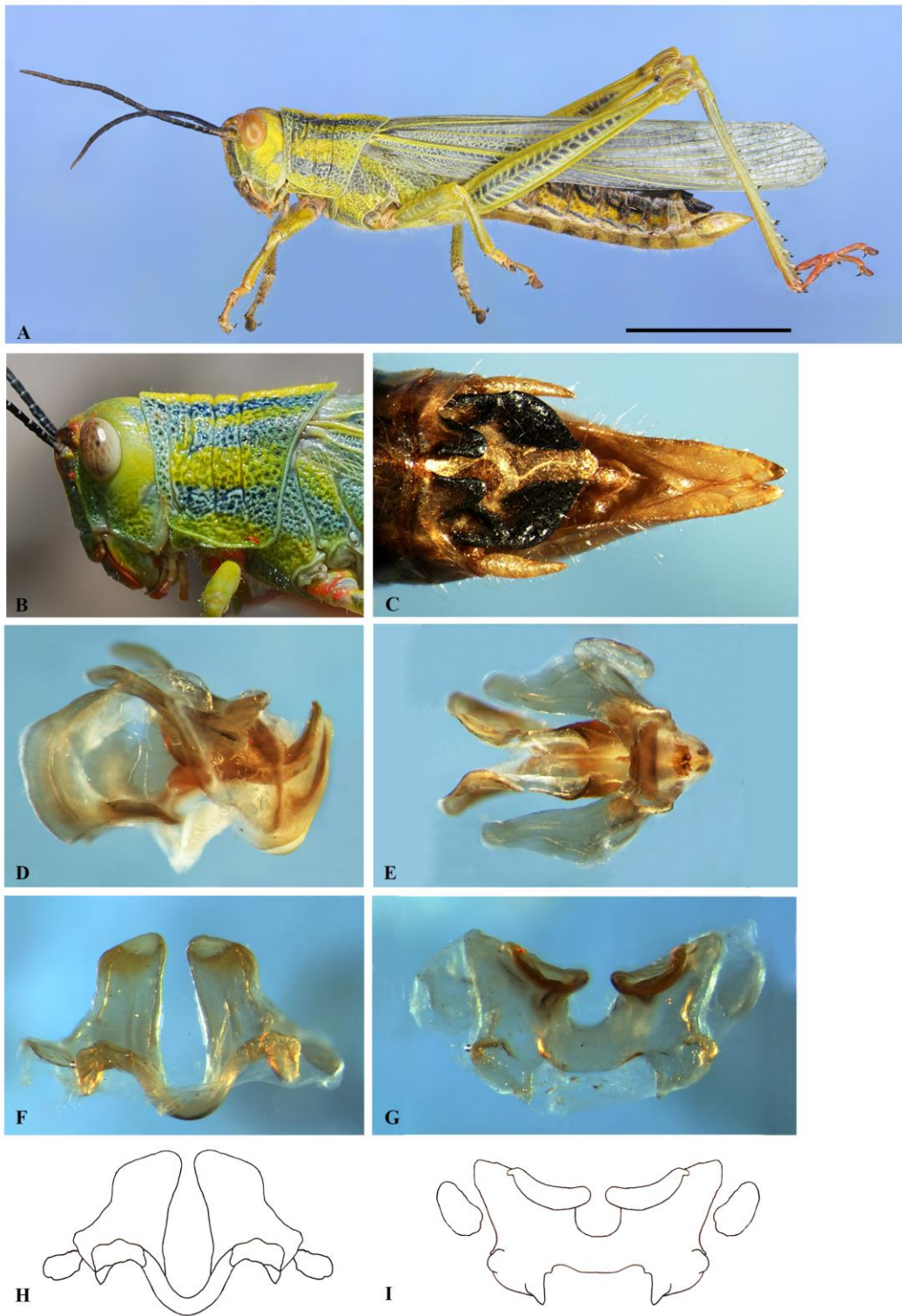


Figura 18. A–I, *Zoniopoda serrana* A, habitus (escala = 1 cm); B, cabeza y pronoto, vista lateral; C, extremo abdominal del macho, vista dorsal; D, complejo fállico sin epifalo, vista lateral; E, complejo fállico sin epifalo, vista dorsal; F, H, epifalo, vista frontal; G, I, epifalo, vista dorsal.

Zoniopoda serrana

Zoniopoda similis



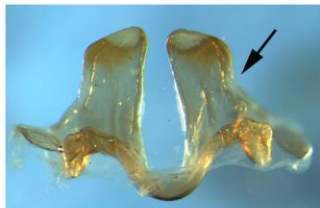
Pronoto con una banda ancha amarilla sobre la carena media dorsal y dos bandas angostas de color amarillo-verdoso claro sobre las carenas laterales.



Lóbulos laterales del pronoto con dos bandas amarillas longitudinales. Carena media dorsal alta, levemente granulada. Antenas negras.



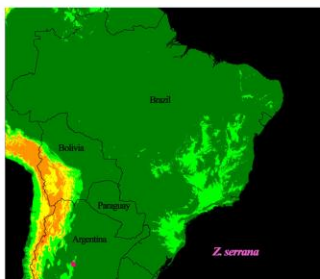
Fúrculas separadas, con puntas redondeadas. Epiprocto con bordes rectos que convergen lateralmente en ángulo obtuso.



Epifalo con lophi prominentes sub-rectangulares, con margen distal oblicuo y borde externo con una ligera constricción.



Lophi menos desarrollados horizontalmente, en vista dorsal.



Distribución geográfica: Argentina (Córdoba).



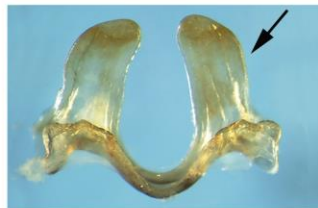
Pronoto con una banda angosta sobre la carena media dorsal y sin bandas sobre las carenas laterales.



Lóbulos laterales del pronoto sin bandas. Carena media dorsal baja. Antenas de color canela.



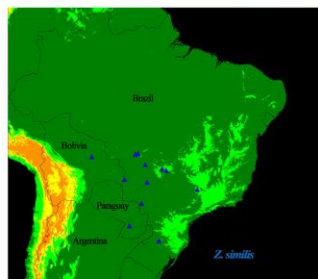
Fúrculas muy próximas, con puntas agudas o redondeadas. Epiprocto con bordes caudales redondeados.



Lophi del epifalo con bordes externos redondeados.



Lophi bien desarrollados horizontalmente, en vista dorsal.



Distribución geográfica: Paraguay (Paraguari), Bolivia (Santa Cruz), Brasil (Goias, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Sao Paulo, Rio Grande do Sul).

Figura 19. Caracteres diagnósticos para identificar *Zoniopoda serrana* Pocco, Rubio & Cigliano de *Z. similis* Bruner.

5.2.1.2. Análisis filogenético del género *Zoniopoda*.

El análisis de parsimonia bajo pesos iguales y mediante enumeración implícita de la matriz de datos consistente en 13 especies (11 como grupo interno y 2 como grupo externo) y 26 caracteres morfológicos (Anexo: Tabla 3) resultó en un árbol más parsimonioso de longitud 56 (índice de consistencia 0,85; índice de retención 0,80) (Fig. 20). El análisis recuperó a *Zoniopoda* como un grupo monofilético basado en las siguientes sinapomorfías: unión frente-fastigio anguloso en vista lateral (1:1) (Fig. 21G); margen anterior del pronoto ligeramente proyectado sobre el occipucio (5:1) (Fig. 21A); placa subgenital larga con ápice agudo y bifurcado (11:1) (Fig. 21J), con los valores de soporte más altos. *Zoniopoda omnicolor* resultó la especie más basal del género y las restantes especies agrupadas en un clado sustentado por una sinapomorfía (6:2, carena dorsal media del pronoto baja en toda su extensión). Dentro de este clado, dos grupos fueron recuperados: el primero comprendió a *Z. tarsata*, *Z. danottei*, *Z. exilipes* y *Z. fissicauda* unidas por el epiprocto romboidal con márgenes redondeados (12:2); y el segundo comprendió a *Z. serrana* y las especies del grupo *iheringi* (*Z. similis*, *Z. mimicula*, *Z. hempeli*, *Z. iheringi* y *Z. juncorum*), sustentado por cuatro sinapomorfías: carena dorsal media del pronoto granulada o denticulada en vista lateral (7:1) (Fig. 21G); coloración general verdosa, no moteada (19:1) (Fig. 21A); patrón de color de la tibia posterior sin bandas, verdosa y los extremos de color rojo brillante (21:1) (Fig. 21A); tegumento de la metazona fuertemente rugoso, con las partes superiores de la rugosidad del mismo color que el fondo (25:6) (Fig. 21A). *Zoniopoda serrana* se recuperó como grupo hermano del resto del grupo *iheringi*, el cual comparte una sola sinapomorfía (20:1, patrón de coloración del cuerpo y fémur posterior uniformemente verde). Dentro del grupo *iheringi* se recuperaron dos clados, relacionados por dos sinapomorfías (21:2, tibia posterior sin bandas, de color salmón, rojo claro o rojizo; 22:3, patrón de color del pronoto sin bandas), un clado comprendiendo a las especies hermanas *Z. mimicula* y *Z. hempeli* sustentado por una sinapomorfía (18:3, *lophi* del epifalo prominentes, sub-rectangulares con bordes puntiagudos) y el otro clado comprendiendo a las especies *Z. iheringi* y *Z. juncorum* unidas por el tegumento de la metazona tuberculado (25:5).

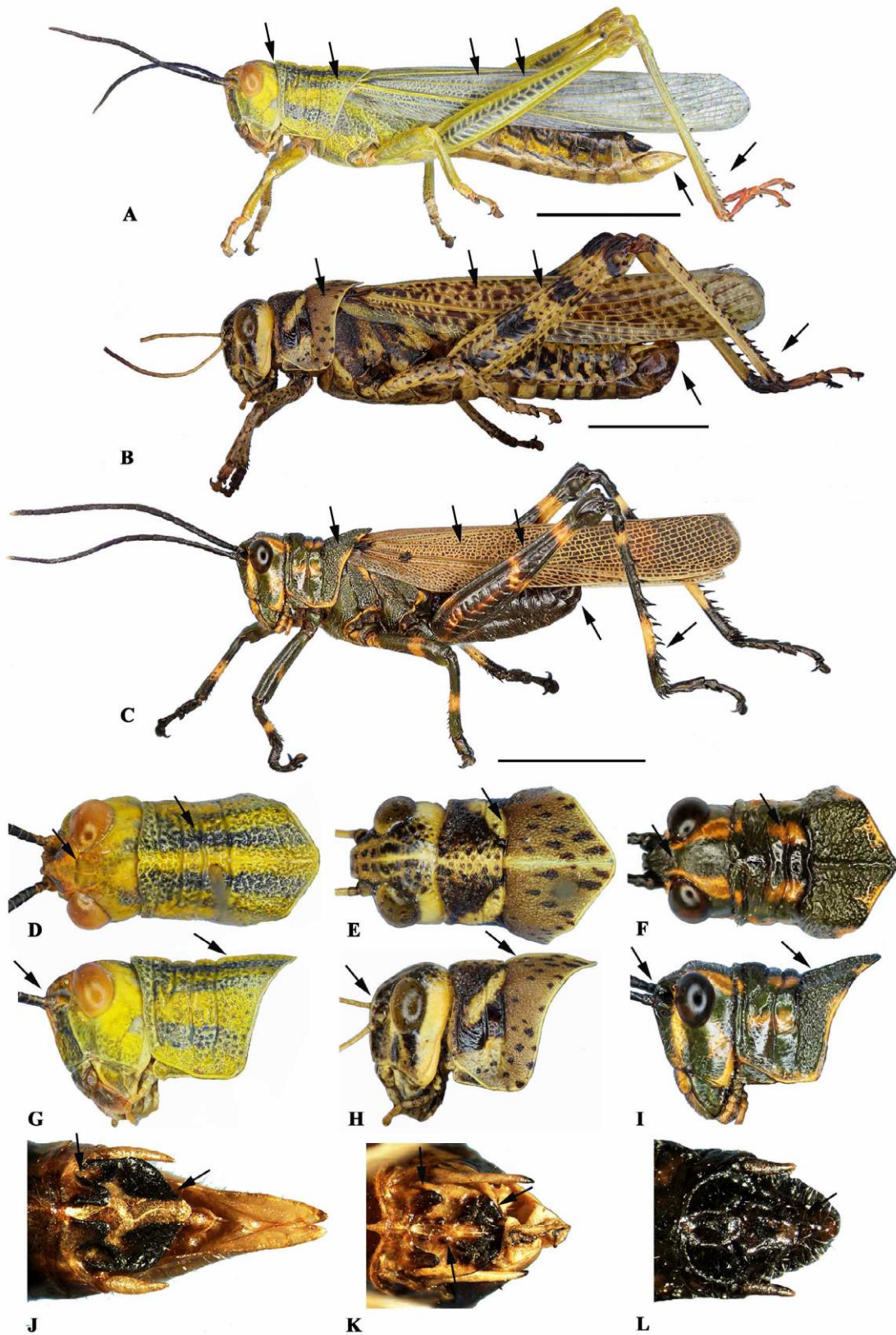


Figura 21. Algunos caracteres morfológicos usados en el análisis cladístico de *Zoniopoda*. A–C, habito, lateral: A, *Z. serrana* n. sp., B, *D. nigroconspersus*, C, *C. speciosa*; D–I, cabeza y pronoto, dorsal y lateral: D,G, *Z. serrana*, E,H, *D. nigroconspersus*, F,I, *C. speciosa*; J–L, extremo abdominal del macho , dorsal: J, *Z. serrana*, K, *D. nigroconspersus*, L, *C. speciosa*.

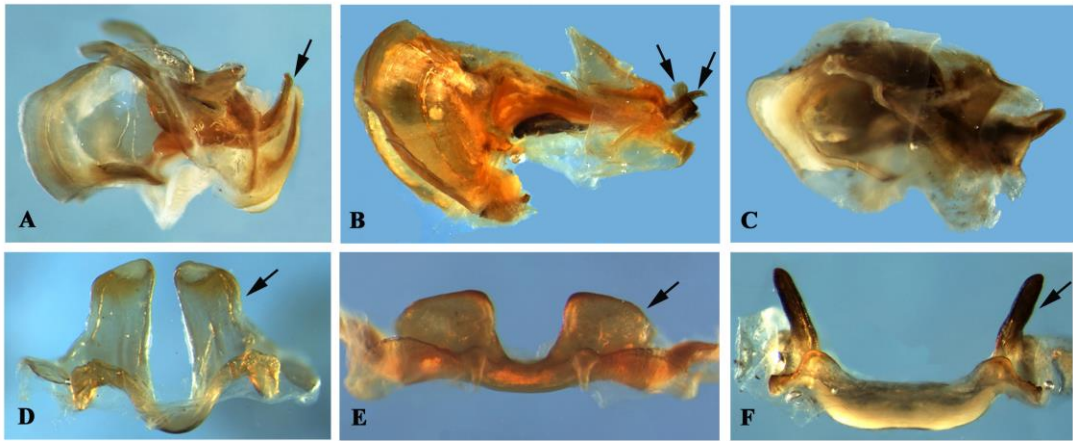


Figura 22. Algunos caracteres morfológicos usados en el análisis cladístico de *Zoniopoda* (indicados con flechas). A-C, complejo fálico sin el epifalo, vista lateral: A, *Z. serrana*; B, *D. nigroconspersus*; C, *C. speciosa*. D-F, epifalo, vista frontal: D, *Z. serrana*; E, *D. nigroconspersus*; F, *C. speciosa*.

5.2.2. DISCUSIÓN

El análisis filogenético recuperó dos clados dentro de *Zoniopoda*, uno comprendido por el grupo de especies *iheringi* (*Z. iheringi* Pictet & Saussure, *Z. juncorum* Berg, *Z. similis* Bruner, *Z. mimicula* Rehn and *Z. hempeli* Bruner) incluyendo *Z. serrana* Pocco, Rubio & Cigliano, y el otro conformado por el grupo de especies *tarsata* [*Z. tarsata* (Serville), *Z. exilipes* Bruner, *Z. fissicauda* Bruner, *Z. danottei* Carbonell)], excluyendo *Z. omnicolor* (Blanchard), la cual resultó la especie más basal del género y grupo hermano del clado comprendido por los grupos de especies *iheringi* y *tarsata*.

En la reciente revisión de *Zoniopoda*, Carbonell (2007) menciona que las especies dentro del grupo *iheringi*, las cuales son todas de color verde-amarillo, son más difíciles de diferenciar que las especies del grupo *tarsata*. Las especies dentro del grupo *iheringi* son identificadas por medio de pocos caracteres tales como el perfil del pronoto, la forma del epiprocto, la forma del epifalo y los patrones de color del cuerpo. Con respecto a esto, *Z. serrana* es similar a los otros miembros del grupo *iheringi* y sólo unos pocos caracteres son útiles para diferenciarla con seguridad de la especie más similar, *Z. similis*. Mientras que *Z. serrana* es endémica de las Sierras Chicas de Córdoba, centro de Argentina, a más de 1300 metros de altura, las restantes especies del grupo *iheringi* muestran una amplia distribución en el Este de Bolivia, Sur de Brasil, Este de Paraguay y noreste de Argentina. La única especie simpátrica con *Z. serrana* es *Z. tarsata*, ampliamente distribuida, que pertenece al grupo de especies *tarsata*. Sin embargo, *Z. tarsata* se encontró a menor altura en la cadena montañosa de las Sierras Chicas de Córdoba.

5.3. REVISIÓN TAXONÓMICA DEL GÉNERO

DIPONTHUS STÅL.

5.3.1. HISTORIA TAXONÓMICA

Diponthus fue erigido con categoría de subgénero por Carl Stål en 1861 para incluir a la especie *Acridium nigroconspersum*. Más tarde, en 1873, el mismo autor lo eleva a la categoría de género. Hasta el momento, han sido descritas 22 especies nominales de las cuales 19 son consideradas válidas (Eades *et al.*, 2013). Siete fueron descritas para el género *Acridium* (*A. nigroconspersum* Stål, *A. permistum* Serville, *A. cribratum* Serville, *A. electum* Serville, *A. maculiferum* Walker, *A. porphyreum* Gerstaecker y *A. virgatum* Gerstaecker) y luego transferidas a *Diponthus* por diversos autores. *Eynisacris extranea* Walker y *Zoniopoda picta* Bolívar fueron transferidas a *Diponthus* por Kirby (1910) y Otte (1997), respectivamente. Las restantes especies (*D. argentinus* Pictet & Saussure, *D. pycnostictus* Pictet & Saussure, *D. puelchus* Pictet & Saussure, *D. clarazianus* Pictet & Saussure, *D. festivus* Gerstaecker, *D. dispar* Gerstaecker, *D. communis* Bruner, *D. crassus* Bruner, *D. paraguayensis* Bruner, *D. schulzi* Bruner, *D. bilineatus* Rehn, *D. paulista* Rehn y *D. invidus* Carl) fueron descritas originalmente en el género *Diponthus*. Kirby (1910) es quien designa, subsecuentemente, *Acridium nigroconspersum* como la especie tipo del género.

Dirsh (1965) establece la sinonimia de *D. nigroconspersus* bajo *D. cribratus*. Kirby (1910) establece la sinonimia de *Eynisacris extranea* bajo *D. maculiferus*. Bruner (1900) menciona la posible sinonimia entre *Zoniopoda picta* y *D. puelchus*, y es Kirby (1910) quien designa a *D. puelchus* como sinónimo de *Z. picta*; y más tarde Otte (1997) la transfiere a *Diponthus*. Carbonell *et al.* (2006) consideran a *Eynisacris extranea* como sinónimo junior de *D. electus* y a *D. maculiferus* como sinónimo junior de *D. electus*.

5.3.2. MATERIALES EXAMINADOS

Para la revisión taxonómica del género *Diponthus* Stål, se estudió un total de 740 ejemplares, de los cuales 175 provinieron de muestreos realizados en los últimos años (ver sección 4.1.1. de esta tesis).

Los ejemplares tipo de todas las especies de *Diponthus* se estudiaron a partir de fotografías tomadas y cedidas por el Prof. Carlos S. Carbonell (FCMU) y por la Dra. María Marta Cigliano.

5.3.3. RESULTADOS

5.3.3.1. Redescrición del género *Diponthus*

Diponthus Stål, 1861

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45092

(Figs. 23 A-C; 24 A-F; 25 A-G; 55A)

Acridium (*Diponthus*) Stål, 1861[1860]: 328.

Eynisacris Walker, 1870: 638 (Especie tipo por monotipia: *Eynisacris extranea* Walker); Kirby, 1910: 381.

Diponthus Stål, 1873: 30; Stål, 1875: 23; Pictet & Saussure, 1887:338; Giglio-Tos, 1898: 43; Bruner, 1900: 63; Bruner, 1906: 656; Bruner, 1910: 304; Kirby, 1910: 381; Robers, 1941: 240; Rehn & Grant, 1959:233; Uvarov & Dirsh, 1961: 153; Amédégnato, 1974: 198; Otte, 1995: 43; Yin, Shi & Yin, 1996: 236; Carbonell *et al.*, 2006; Carbonell, 2010; Eades *et al.*, 2013.

Especie tipo. *Acridium nigroconspersum* Stål, designada subsecuentemente por Kirby (1910).

Diagnosis. Insectos de tamaño mediano a grande (machos: 19 a 46 mm; hembras: 25 a 59 mm), robustos y macrópteros (Fig. 23A); con coloración llamativa y cuerpo con bandas y manchas, a veces moteado de negro (Fig. 23A). Fastigio ancho, declive (Fig. 23B); ángulo fastigio-facial redondeado. Pronoto: metazona ligeramente más larga que la prozona en la mayoría de las especies; carena mediana longitudinal baja, desde obsoleta a ligeramente marcada, cortada por uno a cuatro surcos transversos (Fig. 23C). Tubérculo prosternal recto o dirigido hacia atrás. Tegminas con nervaduras que delimitan celdas con forma y patrón de coloración específico, principalmente en la región mediana proximal. Alas con cerdas sobre las venas transversales entre las nervaduras Primer Cubital (Cu1) y Primer Anal (A1), (Figs. 24E, F). Placa subgenital del macho corta, con extremo redondeado. Epiprocto del macho con tubérculos; fúrculas bien desarrolladas y grandes (Figs. 24B). Cercos del macho con extremo distal levemente curvado hacia abajo; adelgazándose hacia el ápice (Fig. 24A). Complejo fállico (Figs. 25A-G): valvas basales del endofalo grandes y valvas apicales (dorsales y ventrales) cortas; valvas apicales dorsales delgadas con el extremo distal curvado hacia abajo, con el ápice no esclerotizado (Fig. 25B); arco del cingulo desarrollado (Fig. 25E); rami proyectados posteriormente y hacia arriba, articulados con un segmento distal constituyendo las valvas del cingulo, cuya base se apoya sobre las valvas ventrales del aedeago (Figs. 25B,E); cingulo en forma de placa con hendidura central (Fig. 25E); esclerito ectofalico ventral bien desarrollado y fuertemente esclerotizado, rodeando latero-ventralmente la parte posterior del aedeago (Fig. 25F); epifalo pequeño en relación al endofalo, con escleritos ovales grandes, placas laterales bien desarrolladas (Figs. 25D,G). Hembras con valvas del ovipositor cortas y robustas.

Redescripción. Insectos de tamaño mediano a grande (machos: 19 a 46 mm; hembras: 25 a 59 mm), robustos y macrópteros (Fig. 23A). Tegumento rugoso, liso en áreas de la cabeza, patas y abdomen. Antenas filiformes. Ojos de tamaño mediano a pequeño, de forma ovalada a subcircular. Fastigio ancho, declive (Fig.23B); ángulo fastigio-facial redondeado; frente desde ligeramente oblicua a ligeramente convexa en vista lateral (Fig.23B). Pronoto: metazona ligeramente más larga que la prozona en la mayoría de las especies; carena mediana longitudinal baja, desde obsoleta a ligeramente marcada, cortada por uno a cuatro surcos transversos (Fig. 23C). Tegumento de los lóbulos laterales de la prozona en general liso (Fig.23B). Tubérculo prosternal recto o dirigido hacia atrás. Tegminas generalmente hialinas con nervaduras que delimitan

celdas con forma y patrón de coloración específico. Alas con cerdas sobre las venas transversales entre las nervaduras Primer Cubital (Cu1) y Primer Anal (A1) (Figs. 24E, F). Placa subgenital del macho corta, con extremo redondeado. Epiprocto del macho con tubérculos, fúrculas bien desarrolladas y grandes (Figs. 24B). Cercos del macho adelgazándose hacia el ápice, con el extremo distal levemente curvado hacia abajo (Fig. 24A). Complejo fálico (Figs. 25A-G): valvas basales del endofalo grandes y valvas apicales (dorsales y ventrales) cortas; arco del cíngulo desarrollado, con delgadas valvas curvadas hacia abajo, con el ápice no esclerotizado; rami proyectados posteriormente y hacia arriba, articulados con un segmento distal constituyendo las valvas del cíngulo, cuya base se apoya sobre las valvas ventrales del aedeago (Figs. 25B,E); cíngulo en forma de placa con hendidura central; zygoma del cíngulo entero; esclerito ectofálico ventral bien desarrollado y fuertemente esclerotizado, rodeando latero-ventralmente la parte anterior del aedeago; epifalo pequeño en relación al endofalo, con escleritos ovales grandes, placas laterales bien desarrolladas. Hembras con valvas del ovipositor cortas y robustas. Insectos coloridos, cuerpo con patrones de coloración de bandas y manchas, a veces moteado de negro (Fig. 23A).

Hábitat. Las especies de *Diponthus* habitan pastizales, vegetación arbustiva, y zonas de ecotono de montes bajos compuestas por gramíneas y dicotiledóneas.

Distribución. Argentina (centro y Norte), Bolivia (Sur), Paraguay (sudeste), Brasil (sudoeste) y Uruguay (Fig. 55A). Ver [mapa de distribución](#) en OSF.

Relación de *Diponthus* con el género hermano, *Gurneyacris* Liebermann

El género más relacionado con *Diponthus* es el género monotípico *Gurneyacris* Liebermann (Fig. 25'), con el que comparte las siguientes características que los diferencian del resto de los géneros de Romaleini.

Morfología externa: Epiprocto del macho con fúrculas bien desarrolladas y con tubérculos; Alas con cerdas sobre las venas transversales, entre las nervaduras Primer Cubital (Cu1) y Primer Anal (A1).

Complejo fálico: Epifalo: muy pequeño en comparación al endofalo; Endofalo: valvas basales amplias y fuertemente curvadas, aunque más cortas en *Gurneyacris*; Ectofalo: Cíngulo con rami extendidos posteriormente y hacia arriba, articulados con un

segmento distal constituyendo las valvas del cingulo, característica probablemente única dentro de los Romaleini. Esclerito ventral desarrollado y esclerotizado, cubriendo ventrolateralmente las valvas apicales del aedeago.

Diponthus se diferencia de *Gurneyacris* por las siguientes características (Fig. 25’):

Morfología externa: *G. nigrofasciata* presenta líneas o bandas finas en todo el cuerpo incluyendo el abdomen; la cabeza es ligeramente más ancha que el pronoto; la costa frontal es ancha hasta el ocelo medio y luego se estrecha hasta el clípeo (en *Diponthus* es ancha en toda su longitud); el extremo distal del lóbulo lateral del pronoto es anguloso mientras que en *Diponthus* es redondeado; el borde posterior del disco del pronoto es redondeado, mientras que en *Diponthus* si bien es variable entre las especies, siempre es anguloso. El tubérculo prosternal en *Gurneyacris* es pequeño, triangular y recto. En *Diponthus* es comprimido lateralmente y prominente. Los cercos en *Gurneyacris* tienen la base muy ancha y se adelgazan abruptamente en la parte media, mientras que *Diponthus* el adelgazamiento siempre es gradual. Las valvas apicales dorsales del aedeago en *Gurneyacris* están curvadas hacia arriba, en *Diponthus* están curvadas hacia abajo. El zygoma del cingulo es hendido mientras que en *Diponthus* es entero. El arco del cingulo no está completamente desarrollado, mientras que en *Diponthus* se encuentra definido aunque no totalmente fusionado.

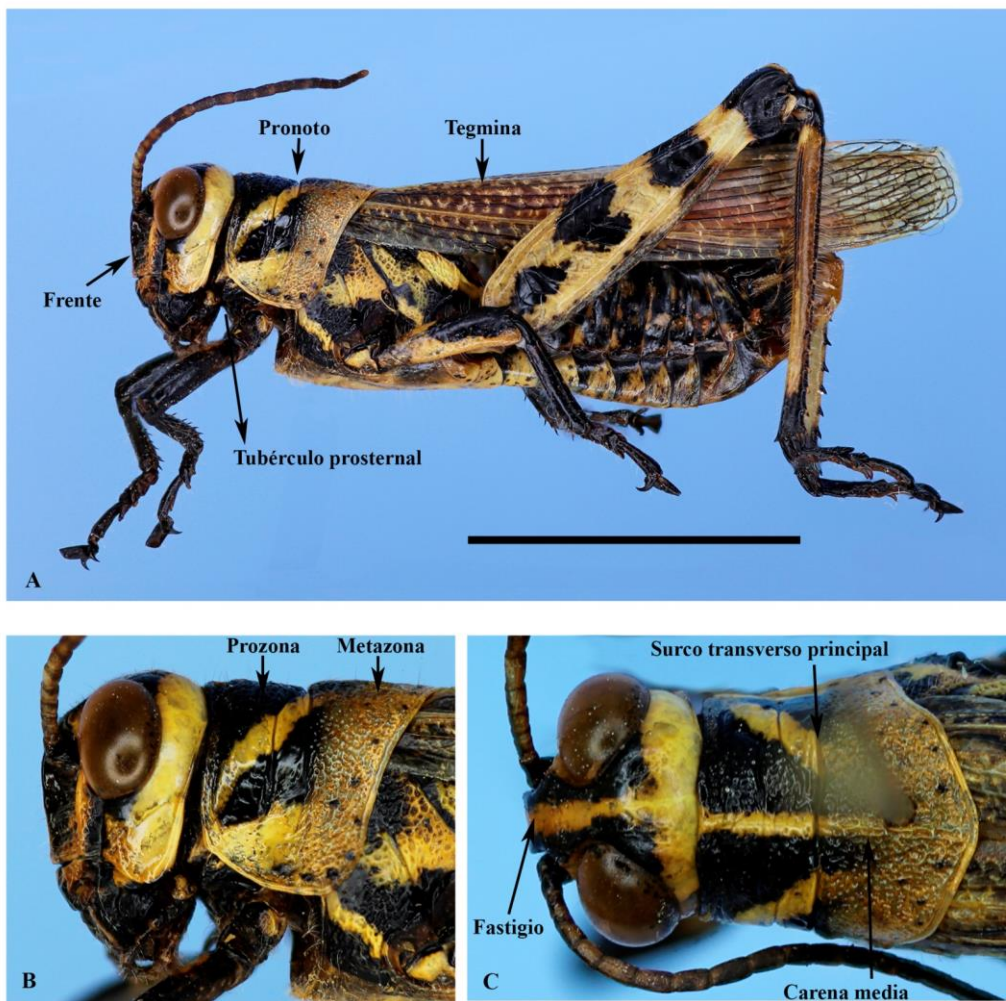


Figura 23. *Diponthus* macho, A, hábito lateral; B, cabeza y pronoto, lateral; C, cabeza y pronoto dorsal.

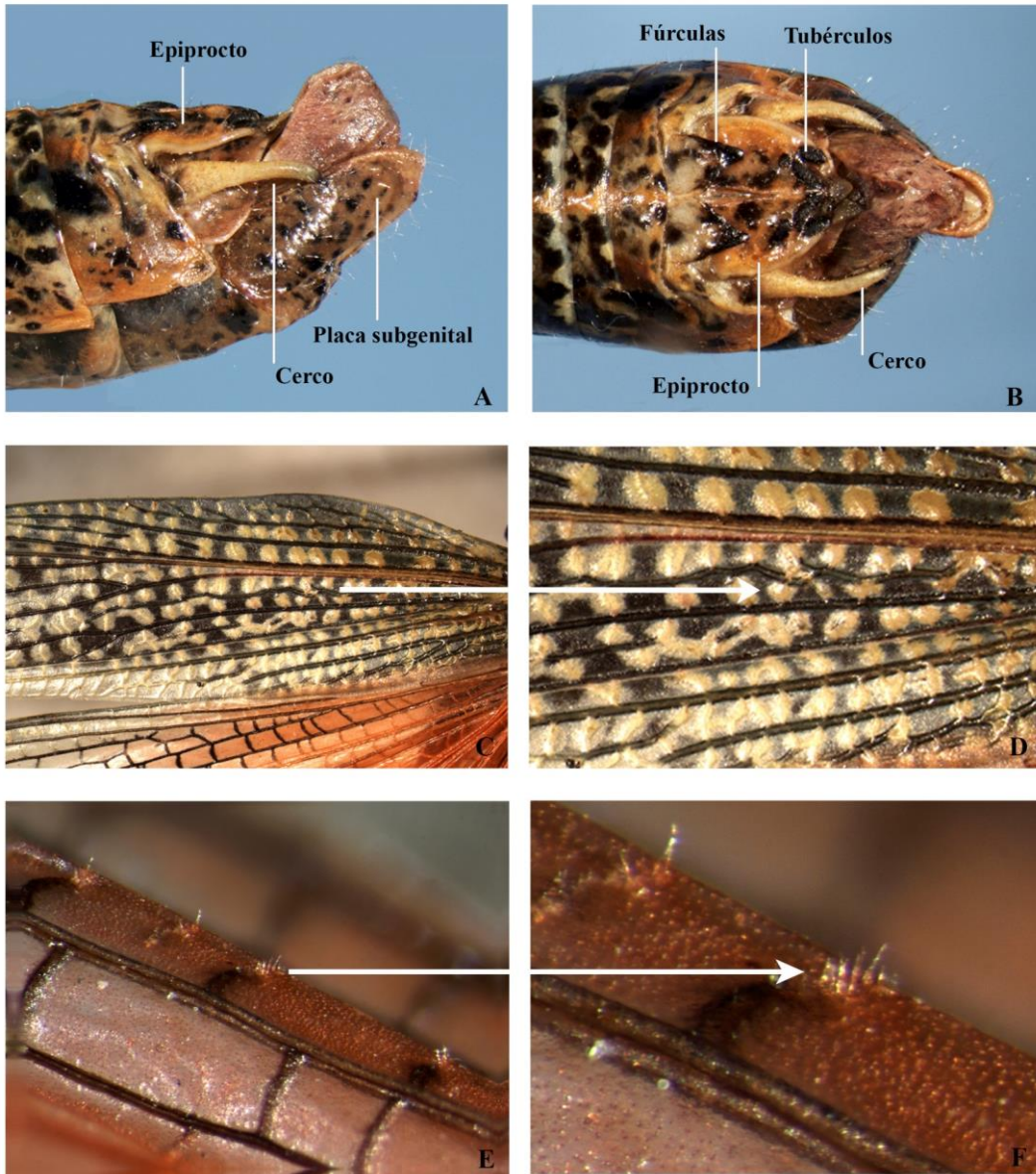


Figura 24. *Diponthus*, macho. A-B, extremo abdominal, vistas lateral y dorsal; C-D, detalle de la venación de la tegmina; E-F, cerdas sobre venas transversales entre Cu1 y A1 de alas posteriores y detalle.

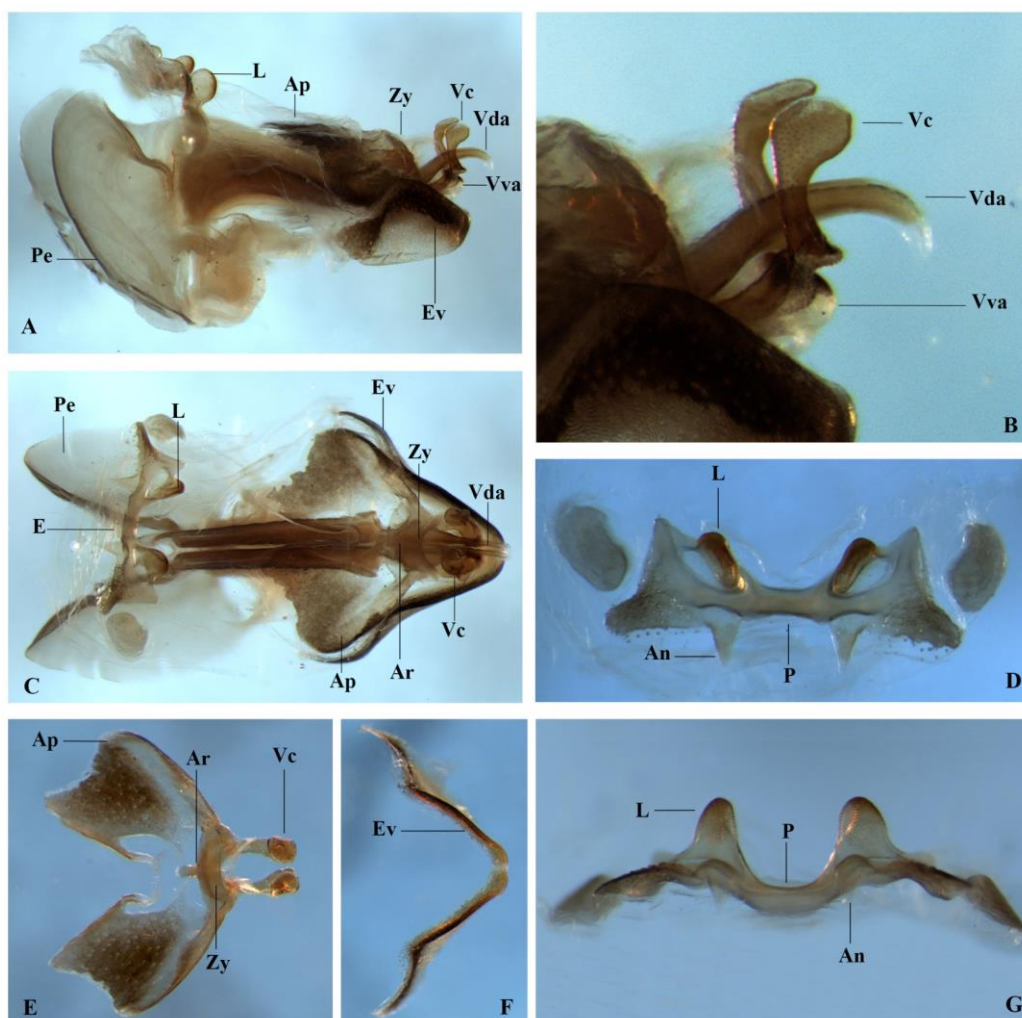


Figura 25. Complejo fálico de *Diponthus*. (A,C) complejo fálico, vista lateral (A) y dorsal (C); (B), valvas del aedeago y valvas del cingulo, vista lateral; (D,G), epifalo, vista dorsal (D) y vista frontal (G); (E), cingulo, vista dorsal; (F), esclerito ectofálico ventral, vista dorsal. Abreviaturas: An, áncoras, Ap, apodemas del cingulo; Ar, arco del cingulo; E, epifalo; Ev, esclerito ectofálico ventral; L, *lophi* del epifalo; P, puente; Pe, placas endofálicas; Vc, valvas del cingulo; Vda, valvas dorsales del aedeago; Vva, valvas ventrales del aedeago; Zy, zygoma.

Diponthus



Cuerpo con patrones de bandas y manchas.

Extremo distal de lóbulo lateral del pronoto redondeado.



Cabeza más angosta o tan ancha como el pronoto.

Borde posterior del disco del pronoto anguloso.



Cercos del macho se adelgazan gradualmente.



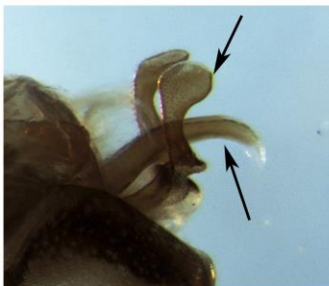
Placas endofálicas (parte anterior del aedeago) marcadamente más anchas que largas.

Parte anterior (PA) del aedeago dos veces más corta que la parte mediana (PM).



Zygoma del cingulo entero.

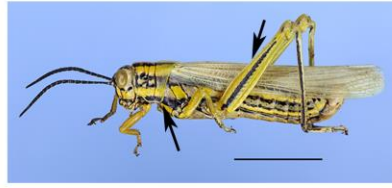
Arco del cingulo definido.



Valvas dorsales del aedeago curvadas hacia abajo.

Valvas del cingulo bien esclerotizadas.

Gurneyacris

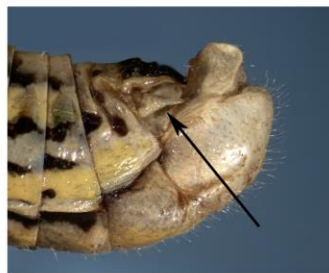


Cuerpo con líneas o bandas finas. Extremo distal de lóbulo lateral del pronoto anguloso.

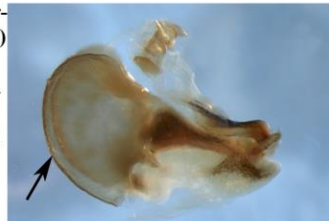


Cabeza ligeramente más ancha que el pronoto.

Borde posterior del disco del pronoto redondeado.



Cercos del macho se adelgazan abruptamente.



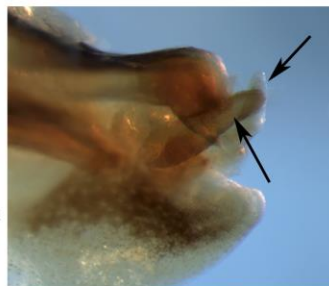
Placas endofálicas del aedeago levemente más anchas que largas.

Parte anterior del aedeago de la misma longitud que la parte mediana.



Zygoma del cingulo hendido.

Arco del cingulo sin completo desarrollo.



Valvas dorsales del aedeago curvadas hacia arriba.

Valvas del cingulo moderadamente esclerotizadas

Fig. 25'. Caracteres diagnósticos que permiten diferenciar a *Diponthus* de *Gurneyacris*.

5.3.3.2. Clave de especies de *Diponthus*

1. Tubérculo prosternal con ápice dirigido hacia atrás. Distancia interocular amplia, mayor que el ápice del fastigio (Fig. 39D).....2
- Tubérculo prosternal con ápice recto. Distancia interocular amplia (Fig. 37B) o estrecha (Fig. 38B)5

2. Disco del pronoto con una banda longitudinal y dos oblicuas claras en la prozona (Figs. 37D, F).....3
- Disco del pronoto con tres bandas claras longitudinales (Figs. 39B, D)4

3. Bandas oblicuas no alcanzan la metazona (Fig. 37D); color del cuerpo marrón oscuro, negro y amarillo-ocre, totalmente moteado de negro (Fig. 27B); tegminas con fondo negro y venas transversales incompletas amarillas (Figs. 27B, 54E); fúrculas del macho pequeñas (Fig. 42D).....*D. cribratus*
- Bandas oblicuas alcanzan la metazona; color del cuerpo negro y amarillo, brillante, nunca moteado; tegminas con fondo verde y venas transversales completas, delimitando celdas irregulares (Figs. 27C, 54F); fúrculas del macho más grandes (Fig. 42F).....*D. festivus*

4. Frente recta en vista lateral (Fig. 39A); cercos del macho muy largos, digitiformes (Figs. 44A, B); tamaño del cuerpo mayor (machos: \bar{x} 35,3 mm; hembras: \bar{x} 46 mm) (Fig. 29A); patas anteriores y medias robustas (Fig. 29A); tegminas verdes (Fig. 29A, 54J).....*D. dispar*
- Frente redondeada en vista lateral (Fig. 39C); cercos del macho más cortos, adelgazándose gradualmente hacia el ápice (Figs. 44C, D); tamaño del cuerpo menor (machos: \bar{x} 26,8 mm; hembras: \bar{x} 38,3 mm) (Fig. 29B); patas anteriores y medias normales (Fig. 29B); tegminas con área discal amarillo verdoso, área media transparente, área anal verde (Figs. 29B, 54K).....*D. electus*

5. Distancia interocular amplia (Fig. 37B); insectos grandes (machos: \bar{x} 45,3 mm; hembras: \bar{x} 57,1 mm) (Fig. 27A); carena mediana longitudinal del pronoto cortada

- por el surco transverso principal (Fig. 37B); cuerpo totalmente moteado (Fig. 27A).....*D. nigroconspersus*
- Distancia interocular más angosta (Fig. 36F); insectos de tamaño mediano (machos desde 19 a 33 mm; hembras desde 25 a 47 mm); carena mediana longitudinal del pronoto cortada por más de un surco transversal (Fig. 36F); cuerpo moteado o no.....6
6. Disco del pronoto con tres bandas longitudinales claras (Fig. 36F); color del cuerpo amarillo, negro y anaranjado-rojizo (Fig. 26C).....*D. puelchus*
- Disco del pronoto con una banda longitudinal y bandas oblicuas continuas (Fig. 36A) o discontinuas (Fig. 38F); color del cuerpo variable.....7
7. Surcos transversos del pronoto ligeramente profundos (Fig. 38F); epifalo con *lophi* perpendiculares al puente (Fig. 49A).....8
- Surcos transversos del pronoto muy profundos (Fig. 39F); epifalo con *lophi* paralelos al puente (Fig. 51A).....12
8. Cercos del macho cortos, no alcanzan el extremo del epiprocto, cónicos (Fig. 43E, F).....*D. n.sp.1*
- Cercos del macho más largos, sobrepasan el epiprocto, adelgazándose gradualmente hacia el ápice (Fig. 41A, B).....9
9. Borde posterior del disco del pronoto obtuso-angular (Fig. 36B); cercos del macho con ápice agudo (Fig. 41A); valvas del cingulo estrechas en la base, porción distal subcircular (Fig. 52A) u oblonga (Fig. 52B).....10
- Borde posterior del disco del pronoto casi recto (Fig. 38B); cercos del macho con ápice recto o romo (Fig. 43A); valvas del cingulo subtriangulares (Figs. 52D, E).....11
10. Cuerpo siempre moteado, color general rojo o amarillo y gris (Fig. 26B).....*D. pycnostictus*
- Cuerpo no siempre moteado; color variable (Fig. 26A).....*D. argentinus*

11. Cuerpo verde oscuro y amarillo, no moteado (Fig. 28A); venas trasversales formando celdas (Figs. 28A, 54H).....*D. paraguayensis*
- Cuerpo rojo, moteado de negro (Fig. 28B); venas longitudinales bien marcadas, amarillas (Figs. 28B, 54I).....*D. n.sp.2*

12. Disco del pronoto con una banda longitudinal clara (Fig. 40F); tegminas rojizas (Figs. 30C, 54Ñ); cercos del macho largos, con ápice ancho y romo (Fig. 45E).....*D. porphyreus*
- Disco del pronoto con una banda longitudinal clara y manchas dispuestas oblicuamente en la prozona (Fig. 39F); tegminas de otro color; cercos del macho más cortos, con ápice más delgado (Fig. 45C)13

13. Tegminas con las venas longitudinales subcostal y radial color crema y cubital posterior amarillo fuerte (Figs. 30B, 35B).....*D. virgatus*
- Tegminas con todas las venas longitudinales del mismo color (Figs. 29C, 34C).....14

14. Cuerpo negro y amarillo-ocre (Fig. 29C); tegminas con celdas bien delimitadas, sin manchas o motas sobre las venas trasversales (Figs. 29C, 54L); cercos cortos y cónicos (Fig. 44E, F); valvas del cingulo con porción distal dilatada, margen anterior recto, borde superior con una leve emarginación (Fig. 52L).....*D. crassus*

15. Cuerpo marrón oscuro (Fig. 30A); tegminas con venas trasversas irregulares sin conformar celdas con manchas sobre venas trasversales (Figs. 30A, 35A, 54M; cercos más largos (Fig. 45A, B); valvas del cingulo en forma de C (Fig. 52M).....*D. n sp.3*

5.3.3.3. Descripción y re-descripción de especies de *Diponthus*

A partir de los resultados del análisis cladístico (ver sección 5.5 de este trabajo de tesis) se delimitaron los siguientes grupos de especies del género *Diponthus*.

Grupo de especies *argentinus*: *D. argentinus*, *D. pycnostictus*, *D. puelchus*, *D. nigroconspersus*, *D. cribratus*, *D. festivus*, *D. n. sp.1*, *D. paraguayensis*, *D. n. sp. 2*, *D. dispar* y *D. electus*. Definido por los siguientes caracteres: bordes laterales del disco del pronoto no elevados; fémur posterior robusto; tibia posterior con una banda en el extremo basal; prozona levemente más angosta que la metazona y bordes laterales del disco del pronoto ligeramente divergentes.

Grupo de especies *crassus*: *D. crassus*, *D. n. sp. 3*, *D. virgatus* y *D. porphyreus*. Definido por los siguientes caracteres: carena dorsal media del pronoto obsoleta; fúrculas del macho con más de una punta; fémures anterior y medio robustos; prozona y metazona aproximadamente del mismo ancho; bordes laterales del disco paralelos; fémur posterior delgado; bordes laterales del disco levemente elevados.

Diponthus argentinus Pictet & Saussure, 1887

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45132

(Figs. 26 A; 31 A; 36 A, B; 41 A, B; 46 A, B; 49 A, B; 52 A; 53 A; 54 A; 56 A; 63A-D, G-J; 64A-D, G-J; 65A-D,G-J).

Diponthus argentinus Pictet & Saussure, 1887: 372 ([Holotipo](#), hembra, Buenos Aires, Argentina, MHNG Geneva Museum); Kirby, 1910: 382; Rehn, 1913: 336; Liebermann, 1948: 84; Mesa, 1956: 35; Barrera & Paganini, 1975: 121; Otte, 1976: 205; Otte & Joern, 1977; Orians & Solbrig, 1977: 265; Sanchez & de Wysiecki, 1983: 246, 1993: 29; Orrego Aravena, 1985: 10; Lange & de Wysiecki, 1996: 24; de Wysiecki *et al.*, 2000: 217; Cigliano *et al.*, 2000: 85; Lange, 2003: 311; Lange & Cigliano, 2005: 68; Lange, 2005: 140; Carbonell *et al.*, 2006: 1713; Capinera, 2008; Lange *et al.*, 2008:

154; Listre, 2009; Lange, 2010: 1051; Hollier, 2011: 348; Mariottini *et al.*, 2011: 739; Bardi *et al.*, 2012: 506; Capello *et al.*, 2013: 61; Mariottini *et al.*, 2013: 116.

Diponthus permistus* (Serville, 1838) *Nomen oblitum

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45107

Acridium permistum Serville, 1838[1839]: 669 (Holotipo, hembra, perdido, Argentina, Buenos Aires, MNHN). No fue posible encontrar ningún ejemplar perteneciente a la serie tipo de *Acridium permistum*, excepto por dos hembras etiquetadas como *Diponthus permistus* en la colección del Museo de Historia Natural de París, que no coincide con la descripción original y medidas (confirmado por C.S. Carbonell, M.M. Cigliano y S. Poulain, com. pers.). Por lo tanto se considera que los tipos están perdidos.

Calacris permista: Walker, 1870: 639.

Diponthus permistus: Pictet & Saussure, 1887:372; Kirby, 1910:382; Liebermann, 1939:187; Carbonell *et al.*, 2006.

***Diponthus communis* Bruner, 1900 n.syn.**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45129

Diponthus communis Bruner, 1900: 80 ([Hololectotipo](#), macho, y alolectotipo hembra, así etiquetados por Carlos S. Carbonell y designados como tal en este trabajo; Carcarañá, Argentina, UNSM. Las etiquetas originales del tipo de *D. communis* dicen *Diponthus conspersus* Bruner, pero de acuerdo a CSC, quien examinó, midió y tomó fotografías de los sintipos de Bruner en el UNSM, es un error original de L. Bruner); Kirby, 1910: 382; Liebermann, 1948: 84; Liebermann, 1966[1967]: 98; Carbonell *et al.*, 2006.

***Diponthus schulzi* Bruner, 1900 n.syn.**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45098

Diponthus schulzi Bruner, 1900: 63 ([Holotipo](#), macho, Córdoba, Argentina, ANSP); Kirby, 1910: 382; Carbonell *et al.*, 2006.

***Diponthus pictus* (Bolívar, 1884) n.syn.**

Zoniopoda picta Bolívar, 1884: 37 ([Holotipo](#), hembra, “Americas Meridional”, MNMS); Kirby, 1910: 376; Liebermann, 1939: 181; Otte, 1995: 61.

Diponthus pictus: Pictet & Saussure, 1887: 357; Otte, 1995:44; Otte, 1997: 208; Carbonell *et al.*, 2006.

Comentarios sobre las sinonimias

Los resultados del análisis morfométrico que se presentan en la Sección 5.4 de esta tesis permitieron establecer que las especies nominales *D. permistus*, *D. communis*, *D. pictus*, *D. schulzi* y *D. argentinus* representan diferentes morfos de coloración de un único taxón y por lo tanto los nombres antes mencionados se consideran sinónimos.

Dado que el nombre *Diponthus permistus* (Serville), ha sido citado solo cinco veces en catálogos y/o listas de especies regionales, y el nuevo sinónimo junior *Diponthus argentinus* Pictet & Saussure ha sido comúnmente utilizado en al menos 25 trabajos en los últimos 50 años, de acuerdo al artículo 23.9.1.2 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, se declara *Diponthus permistus* (Serville) *nomen oblitum* y *Diponthus argentinus* Pictet & Saussure *nomen protectum*.

Diagnosis. Disco del pronoto con una banda longitudinal media y dos bandas oblicuas de color claro que convergen hacia el surco transversal principal (Fig. 36B); lóbulos laterales del pronoto con banda de color claro horizontal en la parte inferior (Fig. 36A). Tegminas con motas blancas o crema en la parte proximal, venas transversas débiles e irregularmente marcadas, sin delimitar celdas (Figs. 26A; 54A). Tubérculo prosternal recto, con el ápice redondeado. Epiprocto del macho (Fig. 41B) con bordes redondeados y extremo agudo, con tubérculos en margen distal, fúrculas prominentes, con puntas subagudas. Cercos del macho (Fig. 41A) adelgazándose hacia el extremo, tercio distal ligeramente curvado hacia abajo, superando ligeramente el extremo del epiprocto. Valvas dorsales del aedeago con el tercio distal curvado hacia abajo; ápice débilmente esclerotizado (Fig. 52A). Valvas del cíngulo estrechas en la base, margen anterior recto, porción distal subcircular, margen posterior cóncavo (Fig. 52A). Cíngulo en forma de W; zygoma con margen anterior cóncavo, en V (Fig. 46B). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, en vista dorsal (Fig. 49A); subtriangulares en vista frontal (Fig. 49B).

Redescripción. Macho: cabeza relativamente pequeña, fastigio excavado con el ápice recto en vista dorsal (Figs. 36A, B). Distancia interocular igual que el ancho del borde distal del fastigio (Fig. 36B). Ojos prominentes y sub-circulares, alcanzando el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 36A). Carena mediana longitudinal del pronoto levemente marcada en la metazona, obsoleta en la prozona, cortada por dos surcos transversos (Fig. 36B); surco transverso principal profundo (Fig. 36B). Metazona tan o ligeramente más larga que la prozona (Figs. 36B). Disco del pronoto con margen anterior recto o con una leve escotadura media, margen posterior anguloso (Fig. 36B). Tegumento de la prozona levemente foveolado en el dorso (Fig. 36B), liso lateralmente (Fig. 36A). Tegumento de la metazona impreso-puntuado dorsal (Fig. 36B) y lateralmente (Fig. 36A). Tubérculo prosternal recto con el ápice redondeado. Tegminas superando el extremo del abdomen, ápice con bordes redondeados (Fig. 26A); con venas transversas débil e irregularmente marcadas (Figs. 26A; 54A). Cercos delgados, superando el extremo del epiprocto, adelgazándose hacia el ápice, tercio apical ligeramente curvado hacia abajo, con extremo aguzado (Fig. 41A). Epiprocto con bordes redondeados, con tubérculos en margen posterior, fúrculas prominentes, con puntas subagudas (Fig. 41B). Complejo fálico (Figs. 46 A, B; 49 A, B; 52 A; 53 A): valvas dorsales del aedeago con el tercio distal curvado hacia abajo; ápice débilmente esclerotizado (Fig. 52A). Valvas del cingulo estrechas en la base, margen anterior recto, expandido distalmente en forma subcircular, margen posterior cóncavo (Fig. 52A). Cingulo en forma de W (Fig. 46B); zygoma con margen anterior cóncavo, en V (Fig. 53A). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, en vista dorsal (Fig. 49A); subtriangular, en vista frontal (Fig. 49B).

Caracteres cromáticos: la coloración general del cuerpo y el patrón de coloración es altamente variable en esta especie. Los resultados que se presentan en la Sección 5.4 de esta tesis, demostraron que diferentes nombres específicos (*Diponthus permistus*, *D. communis*, *D. schulzi*, *D. pictus*) fueron otorgados a morfos que en realidad representan variaciones individuales o geográficas de *D. argentinus*. Dicha variación puede ser descripta como diferentes morfos cromáticos, que se describen a continuación, sin embargo, estos también presentan un alto grado de variación.

Morfo verde con amarillo (Figs. 63B, H; 64B, H; 65B, H). Coloración general del cuerpo verde y amarillo (Figs. 63B, H). Cabeza: verde, con el vértex, línea dorsal

media, occipucio, postgenas y partes del aparato bucal de color amarillo (Figs. 64B, H). Antenas amarillas o marrón claro a oscuro; en algunos ejemplares con la parte basal de cada segmento amarillo y la distal negra (Fig. 63H). Pronoto verde con una banda longitudinal media amarilla, dos bandas oblicuas amarillas que convergen hacia el surco transversal principal y una banda amarilla en la parte basal de los lóbulos laterales; meso y metapleura con una mancha amarilla (Figs. 65B, H). Patas anterior y media con el lado ventral amarillo; tarsos marrones o negros (Figs. 63B, H). Fémur posterior verde claro a amarillo con una banda longitudinal de verde oscuro a negro en la cara externa (Fig. 63B); tres manchas negras en la cara interna; lóbulo superior de la rodilla negro; algunos ejemplares exhiben una mancha basal y anillos incompletos en lugar de la banda longitudinal en la cara externa. Tibia posterior verde con la cara ventral amarilla y con una banda transversal en el extremo basal (Fig. 63B). Tegminas con el fondo verde y venas amarillas o crema; manchas amarillas o crema sobre las venas transversales (Figs. 63B, H). Alas posteriores anaranjadas a rojas, con ápice hialino. Epiprocto del macho amarillo con tubérculos y fúrculas negro; cercos del macho amarillos con el ápice negro.

Morfo negro y amarillo (Figs. 26 A; 31 A; 36 A, B; 41 A, B; 63A, G; 64A, G; 65A, G): coloración general del cuerpo negro con áreas amarillas (Figs. 26A; 31A; 63A, G). Metazona amarilla a crema o mayormente negra (Figs. 36B; 65A). Patas anteriores y medias amarillas con áreas negras, o mayormente negras con áreas amarillas (Figs. 26A; 63A, G). Fémur posterior amarillo con una mancha basal en cara externa e interna, y dos bandas anchas transversales negras, y ápice negro (Figs. 26A; 63A). Tegminas con fondo oscuro, con venas y manchas amarillas (Fig. 54B; 26A; 63A).

Morfo de color negro y amarillo, con marcas/manchas rojas (Figs. 63C, I; 64C, I; 65C, D): coloración general de cuerpo negro y amarillo (Figs. 63C, I). El mismo patrón descrito arriba, pero con el área dorsal de la cabeza (Fig. 64C), borde posterior del pronoto (Fig. 65C) y extremo basal de la tibia posterior (Fig. 63C) de color rojo. Algunos ejemplares son verde oscuros y amarillos, en lugar de negro y amarillo. Antenas generalmente con la mitad basal de cada segmento amarillo y la mitad distal negra (Fig. 63I).

Morfo de color marrón verdoso (Figs. 63D, J; 64D, J; 65D, J): coloración general del cuerpo marrón verdoso y amarillo (Figs. 63D, J). El mismo patrón descrito para el morfo de color verde y amarillo, pero las áreas verdes son amarronadas en este morfo. Borde posterior del pronoto conspicuamente coloreada de amarillo (Fig. 65D).

Otras variaciones en el color general del cuerpo y patrón de coloración: -

Bandas oblicuas del pronoto pueden estar extendidas hasta el surco transversal principal (Fig. 65B) o más allá del mismo, alcanzando la metazona (Fig. 65C). - Prozona con dos manchas amarillas, una a cada lado de la banda longitudinal media (Fig. 65C), o sin ellas (Fig. 65B). - Algunos ejemplares exhiben motas negras sobre el pronoto y abdomen y a veces también en las patas (Fig. 63A, G).

Hembras. Semejantes a los machos, pero más grandes y robustas. Valvas del ovipositor cortas y robustas.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 24,6 mm (19-32); hembras: 33,8 mm (25-41). Longitud de fémur III: machos: 13,3 mm (10-16); hembras: 18,4 mm (16-24). Longitud de tegmina: machos: 21,6 mm (17-26); hembras: 28,5 mm (25-35).

Material examinado. ARGENTINA, 2 ♂, Salta, 5 km E Lumbra, RN 34, 25°12'02.1"S, 64°54'02.4"O, 715 m, 16/02/2011, Cigliano & Lange, MLP; 8 ♂, 1 ♀, Salta, 27 Km N Trancas, 26°04'07.5"S, 65°08'37.3"O, 919 m, 17/11/2011, Cigliano & Lange, MLP; 5 ♀, Salta, 25 km S General Güemes, 40 km desvío Lumbra RN 34, 24°55'33.1"S, 64°59'13.0"O, 934 m, 16/02/2011, Cigliano & Lange, MLP; 4 ♂, 2 ♀, Salta, 8 km S de Lumbra, RN 34, 25°16'40.6"S, 64°55'27.4"O, 146 m, 16/02/2011, Cigliano & Lange, MLP; 5 ♂, 2 ♀, Salta, Campo Quijano, 25°04'26.0"S, 65°29'49.7"O, 1170 m, 14/02/2011, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, Salta, Pocitos, 24°20'45.65"S, 67°0'16.82"O, 01/01/1964, A.Martinez, MACN; 1 ♂, Salta, Ruiz de los Llanos, 02/1947, R.Colbach, IFML; 7 machos, 1 hembra, Salta, General José de San Martín, Cercanías Embarcación, Ruta Nac. 34, Km 1351, 15/12/2012, Castillo col., IBS; 14 ♂, 11 ♀, Tucumán, El Simbolar, Ruta 311 a San Pedro de Colalao, 26°15'37.8"S, 65°18'36.1"O, 17/02/2011, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Salta, Lesser, 25/01/2010, E. Castillo & Castillo, IBS; 1 ♀, Tucumán, El Simbolar, Ruta 311 a San Pedro de Colalao, 26°15'37.8"S, 65°18'36.1"O, 24/03/2011, Cigliano & Lange, MLP; 9 ♂, Tucumán, de Tapia a Raco, 26°36'29.7"S, 65°19'18.2"O, 779 m, 17/11/2011, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, Tucumán, Benjamin Paz, 26°22'10.72"S, 65°17'59.05"O, 27/04/1976, IFML; 1 ♀, Tucumán, Benjamin Paz, 26°22'10.72"S, 65°17'59.05"O, 30/01/1968, M.Barrera & I. Paganini, IFML; 1 ♂, 1 ♀, Tucumán, Benjamin Paz, 26°22'10.72"S, 65°17'59.05"O,

16/02/1984, Barrera & Turk, IFML; 2 ♂, 1 ♀, Tucumán, Dpto. Leales, Agua Azul, 10/04/1975, Barrera & Turk, IFML; 1 ♀, Tucumán, Graneros, 27°38'56.63"S, 65°27'5.54"O, 05/03/1971, A.Martinez, IFML; 1 ♂, 1 ♀, Tucumán, India Muerta, 26°34'2.95"S, 65°15'6.88"O, 14/02/1973, M.Barrera, IFML; 2 ♂, 2 ♀, Tucumán, Tapia, 26°36'16.93"S, 65°15'43.55"O, 21/04/1975, Barrera & Turk, IFML; 3 ♂, 2 ♀, Tucumán, Vipos, 26°29'6.85"S, 65°22'1.22"O, 02/03/1968, M.Barrera & I. Paganini, IFML; 1 ♂, Tucumán, Lolita Cruz Alta, 02/1971, M.Barrera & V.Mistreta, IFML; 3 ♀, Buenos Aires, J.Boso, MLP; 1 ♀, Buenos Aires, Flores, 34°39'48.91"S, 58°27'24.24"O, 16/02/1914, MLP; 1 ♀, Buenos Aires, K.Wolffhiigel, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Flores, 34°39'48.91"S, 58°27'24.24"O, 27/02/1915, MLP; 1 ♂, ♀, Buenos Aires, Coronel Suarez, 37°43'58.15"S, 61°43'18.87"O, 02/2007, Lange & de Wysiecki, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Buenos Aires, 1900, J.Kunckel, FCMU; 1 ♀, Buenos Aires, Moreno, 34°37'43.37"S, 58°49'21.55"O, 03/1936, J.B.Daguerre, MACN; 1 ♂, Buenos Aires, Jose.C.Paz, 34°32'7.97"S, 58°45'58.13"O, 1940, J.A.R.Costa, MLP; 2 ♂, Buenos Aires, Saladillo, 35°39'32.68"S, 59°48'2.87"O, 15/01/1969, A.Filpo, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Abra de la Ventana, 38° 4'0.16"S, 61°59'3.73"O, Ronderos, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Chacabuco, 34°37'44.88"S 60°29'45.87"O, F.Lynch, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, 1900, J.Kunckel, MLP; 2 ♂, Buenos Aires, Gunther, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Pirovano, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Tornquist, 38° 6'13.24"S, 62°14'27.10"O, 26/01/2010, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Villarino, 38°49'20.48"S, 62°42'38.86"O, 27/01/2010, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Tres Lomas, 36°28'20.70"S 62°52'21.69"O, 14/02/2006, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, 24/01/1961, A.Mesa & M.A.Monne, MZSP; 2 ♂, Chaco, Resistencia, 27°29'15.03"S, 59° 1'54.51"O, 10-12/1935, J.B.Daguerre, MACN; 2 ♂, Chaco, Tres Estacas, 26°55'15.76"S, 61°37'30.38"O, 27/02/2009, Pelizza, MLP; 1 ♂, Chaco, Picada Guaycuru, 29° 5'38.53"S 60°12'46.70"O, 18/11/1941, M.Biraben, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Chaco, Isla Cerrito, 13/12/2007, Baldo, Castillo, Martí, IBS; 1 macho, Chaco, Charata, Danier col., MLPA; 1 ♂, 1 ♀, Córdoba, Estancia El Chingolo, 29/12/2011, Martí, IBS; 1 ♂, 2 ♀, Córdoba, Cerro La Banderita, 24/03/2012, Ferro, Boeris, Taffarel, Martí, IBS; 1 ♂, Córdoba, El Carrizal, 30°43'08.7"S, 64°36'12.7"O, 644m, Pocco & Plischuk, 17/03/2012, MLP; 1 ♂, Córdoba, Tabaquillo, 12 km from Cruz del Eje, 31°44'47.9"S, 65°09'37.6"O, 16/03/2012, Pocco & Plischuk, MLP; 2 ♂, 3 ♀, Córdoba, La Cumbre, 11/02/2013, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, Córdoba, Yacanto, 12/02/2013, Cigliano & Lange, MLP; 3 ♂, Córdoba, La Cumbre 2 km detour Covadonga, 03/03/2013, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♀, Córdoba, Cabana, 31°13'3.82"S, 64°21'12.30"O, 02/1937,

M.Biraben, MLP; 1 ♀, Córdoba, D. Punilla-Tanti 31°19'49.60"S, 64°36'3.64"O, 09/1950, J.M.Viana, MACN; 17 ♂, 5 ♀, Córdoba, Dpto. de Calamuchita - "El Sauce", 32° 2'52.23"S, 64°34'25.91"O, 12/1938, M.J.Viana, MACN; 1 ♀, Córdoba, Tulumba, 30°24'27.79"S, 64° 7'43.33"O, MLP; 1 ♂, Córdoba, Embalse Rio III, 32°12'9.06"S, 64°23'30.25"O, 18/12/1967, R.A.Ronderos-M.A.Monne, MLP; 1 ♀, Córdoba, La Cumbre, 30°59'39.68"S, 64°30'35.01"O, 11/1942, J.A.Rosas Costa, MZSP; 1 ♂, Córdoba, V.Carlos Paz, 31°24'17.26"S, 64°31'11.49"O, 17/04/1940, A.A.Piran, MACN; 1 ♂, Entre Ríos, Pronunciamiento, 31°47'58.23"S, 60°34'52.52"O, 12/1970, Ronderos, MLP; 1 ♂, Entre Ríos, Paraná, 31°43'1.08"S, 60°27'8.68"O, 1931, J.A.R.Costa, MLP; 1 ♂, 2 ♀, Entre Ríos, Arroyo Los Chañares, 19/02/1965, C.S.Carbonell, A.Mesa & M.A.Monne, FCMU; 3 ♂, Entre Ríos, Arroyo Los Chañares, 19/02/1965, A.Mesa & M.A.Monne, MZSP; 1 ♂, Formosa, 10 km O Las Lomitas, 24°40'55.28"S, 60°41'56.13"O, 13/04/1999, Cigliano & Lange, MLP; 2 ♂, Formosa, RN 81, km 1448, entre Ibarreta y Las Lomitas, 24°50'57.58"S 60°23'6.55"O, 24/02/2012, Pocco, Pelizza, Bardi & Plischuk, MLP; 2 ♂, Formosa, Ibarreta, 25°11'49''S; 59°51'41''O, 24/02/2012, Pocco, Pelizza, Bardi & Plischuk, MLP; 1 ♂, Formosa, RN 81 unión RN 11 a Clorinda, 13/12/2007, Baldo, Castillo & Martí, IBS; 1 ♀, La Pampa, Col.Penal, 28/01/1957, Torres-Ronderos, MLP; 2 ♂, 2 ♀, La Pampa, General Pico, 35°37'53.73"S, 63°44'58.70"O, 01/03/1943, Williamson & J.A.Rosas Costa, MLP; 1 ♂, La Pampa, 10 km O Rancul, MZSP; 1 ♀, La Pampa a 5 km Macachín, MLP; 1 ♀, Mendoza, Las Chacritas, 12/04/1937, P.Denier, MLP; 2 ♂, Mendoza, MACN; 1 ♂, 1 ♀, Mendoza, Cacheuta, 33° 2'23.14"S, 69° 6'9.10"O, MACN; 1 ♂, Mendoza, Arroyo Carrizal, 33°19'57.02"S 68°45'6.35"O, 10/01/1980, A.Willink & otros, IFML; 1 ♀, Mendoza, Tunuyan, los arboles - bodega Sanentein, 33°34'10.42"S, 69° 2'50.57"O, 30/03/2005, C.Ganci, IADIZA; 1 ♂, Mendoza, Malargue- 20Km Bardas Blancas, 35°36'27.29"S, 69°36'45.49"O, IADIZA; 1 ♂, 1 ♀, Mendoza, 1977, IADIZA; 1 ♂, Mendoza, Mendoza, 32°51'41.30"S, 68°43'56.96"O, 23/03/1963, A.Mesa, MZSP; 2 ♂, Mendoza, MACN; 1 ♂, Río Negro, 5 km O Choele Choel, MZSP; 1 ♂, Río Negro, 70 km E Choele Choel, MZSP; 2 ♂, 2 ♀, San Luis, Praga, 32°32'9.48"S 65°38'51.35"O, 17/12/1967, R.A.Ronderos-M.A.Monne, MLP; 1 ♂, San Luis, Verban, MACN; 1 ♂, San Luis, 74 Km N Villa Mercedes- road from Dolores, 33° 4'28.76"S 65°21'16.39"O, 16/01/2008, MLP; 1 ♂, 1 ♀, San Luis, MACN; 1 ♀, San Luis, Pancauta, 10/01/1976, A.Ruig, IADIZA; 1 ♀, Santa Fe, 20 Km from Ciudad, 31°38'53.72"S, 60°56'8.32"O, 10/02/2009, MLP; 1 ♀, Santa Fe, Arocena, 32°50'38.31"S, 61° 8'59.66"O, 23/02/1965,

C.S.Carbonell,A.Mesa & M.A.Monne, FCMU; 19 ♂ , 4 ♀, Santa Fe, Carcaraña, 32°50'38.31"S, 61° 8'59.66"O, 21/02/1965, C.S.Carbonell,A.Mesa & M.A.Monne, FCMU; 2 ♂, Santa Fe, Carcaraña, 32°52'48.92"S 61° 7'44.30"O, 21/02/1965, A.Mesa & M.A.Monne, MZSP; 1 ♂, 1 ♀, Santa Fe, Ceres, 29°52'8.22"S, 61°57'51.60"O, 12/01/1939, C.J.Drake, FCMU; 1 ♂, Santa Fe, Santa Emilia, 33°49'59.08"S 61°29'10.38"O, 20/12/1967,R.A.Ronderos-M.A.Monne, MLP; 2 ♂, 1 ♀, Santa Fe, Rafaela, 31°16'34.55"S 61°29'14.39"O, 08/02/2009, Bardi , Christian, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Santa Fe, Santa Rosa, 36°36'57.73"S, 64°20'22.67"O, 23/02/1965, C.S.Carbonell,A.Mesa & M.A.Monne, FCMU; 1 ♂, Santa Fe, Rosario, 32°57'23.17"S, 60°45'31.66"O, MACN; 1 ♂, 2 ♀, Santa Fe,Villa Ana, 28°28'51.38"S 59°37'2.75"O, 16/02/1946, Haywara & Willink, IFML; 1 ♀, Santiago del Estero, Dto.Robles, 27°54'12.92"S, 63°53'45.31"O, 18/09/1969, Maldonado, MLP; 1 ♀, Santiago del Estero, Turena, 27°59'5.47"S 64°0'4.46"O, 22/10/1934, Maldonado, MLP; 1 ♀, Santiago del Estero, Rio Salado, 31/01/1970, MLP; 1 ♀, Santiago del Estero,01/1947, Boteanc, IFML; 1 ♀, MLP; 1 ♀, Ppa Ctl, MACN. URUGUAY: 1 ♂, Banda Oriental, MLP. BOLIVIA: 1 ♀, Tarija, Tarija Caisa, 21°31'45.15"S 64°44'59.98"O, 02/02/1965, A.Mesa & R.Sandulski, FCMU.

Distribución. Es la especie de *Diponthus* más común y de mayor distribución geográfica, presente en el Sur de Sudamérica (Argentina; sólo un registro en Bolivia; y un registro en Uruguay, el cual no fue incluido en el mapa ya que el registro no incluyó la localidad), entre los paralelos 21° y 39° S, y 69° y 55° O, ampliamente distribuida en el centro y Norte de Argentina (Buenos Aires, Santa Fe, Entre Ríos, La Pampa, San Luis, Córdoba, Tucumán, Salta, Santiago del Estero, Formosa, Chaco, Río Negro, Mendoza, La Rioja) (Fig. 56A). (Ver [distribución geográfica](#) en OSF).

***Diponthus pycnostictus* Pictet & Saussure, 1887**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45099

(Figs. 26B; 31B; 36C, D; 41C, D; 46C, D; 49C, D; 52B; 53B; 54B; 57A; 63E, F, K, L; 64E, F, K, L; 65E, F, K, L)

Diponthus pycnostictus Pictet & Saussure, 1887:367 ([Hololectotipo](#), hembra, así etiquetado por CSC, y aquí designado como tal; Bahía Blanca, Argentina, MHNG

Geneva Museum); Kirby, 1910: 382; Liebermann, 1939: 187; Liebermann, 1948: 84; Carbonell *et al.*, 2006; Hollier, 2011: 387.

Ejemplar tipo de *Diponthus pycnostictus* Pictet & Saussure 1887. – Dos ejemplares tipo hembras se encuentran en la colección del Museo de Ginebra MHNG. Sin embargo, ninguno de ellos procede de Entre Ríos, Argentina, como está citado en la descripción original. Un ejemplar es de “Bahía Blanca, envoi G. Claraz”, y el otro ejemplar “Buen Air, La Plata 609-33 Mr. H. de Sauss.” Ambos ejemplares tienen la etiqueta “*Prionacris pycnostictus* Pict. Et Sauss.” El ejemplar de Bahía Blanca tiene una segunda etiqueta “*Diponthus pycnostictus* P. et S.”, esta hembra fue seleccionada como holotipo por CSC y aquí se designa como tal.

Diagnosis. Esta especie se distingue de *D. argentinus* por los siguientes caracteres: cuerpo completamente moteado de negro, color general del cuerpo anaranjado rojizo (Figs. 26B; 31B) o amarillo (Figs. 63F, L) y gris oscuro; complejo fálico (Figs. 46C, D; 49C, D; 52B; 53B): valvas del cíngulo con margen anterior curvado, y porción distal oblonga (Fig. 52B).

Caracteres cromáticos: dentro de esta especie se pueden encontrar al menos dos morfos: Morfo de color anaranjado rojizo y gris oscuro (Figs. 26B; 31B; 36C, D; 41C, D; 54B; 63E, K; 64E, K; 65E, K): coloración general del cuerpo anaranjado rojizo y gris oscuro, completamente moteado de negro (Figs. 26B; 31B; 63E, K). Cabeza: color anaranjado rojizo con el borde posterior del vertex, una línea dorsal media sobre el fastigio y vertex, occipucio, postgenas y áreas del aparato bucal gris oscuro (Figs. 36C, D; 64E, K). Antenas generalmente negras, en algunos ejemplares con la mitad basal de cada segmento amarilla y la mitad distal negra (Figs. 26B; 63K). Pronoto gris oscuro, con una banda longitudinal media anaranjada rojiza, dos bandas oblicuas anaranjado rojizas que convergen hacia el surco principal; margen posterior del pronoto anaranjado rojizo, y una banda anaranjado rojiza en la parte basal de los lóbulos laterales (Figs. 36C, D; 65E, K); meso y metapleuras con una mancha anaranjada rojiza. Patas anteriores y medias anaranjado rojizas; tarsos rojos (Figs. 26B; 63E, K). Fémur posterior anaranjado rojizo, con una mancha basal en las caras externa e interna y dos bandas anchas transversas gris oscuro; lóbulo superior de la rodilla negro (Figs. 26B; 63E). Tibias posteriores rojas con el extremo basal negro (Figs. 26B; 63E). Tegminas

con fondo oscuro y venas color crema; manchas color crema sobre las venas transversas (Figs. 26B; 31B; 54B; 63E, K). Alas posteriores anaranjadas a rojizas. Epiprocto del macho rojo pálido con tubérculos y fúrculas negras (Fig. 41D); cercos del macho rojo pálido con extremo negro (Fig. 41C).

Morfo de color amarillo y gris oscuro (Figs. 63F, L; 64F, L; 65F, L): color del cuerpo amarillo y gris oscuro, completamente moteado de negro (Figs. 63F, L). El mismo patrón descrito arriba pero las áreas anaranjado rojizas son amarillas en este morfo.

Hembras: similares a los machos, pero más robustas y grandes. Valvas del ovipositor robustas y cortas, con ápice negro.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 25,5 mm (21-33); hembras: 35,2 mm (30-40). Longitud de fémur III: machos: 13,8 mm (12-17); hembras: 18,3 mm (15-21). Longitud de tegmina: machos: 22,1 mm (19-28); hembras: 29,2 mm (26-32).

Material examinado. ARGENTINA: 1 ♂, Tucumán, El Simbolar, Ruta 311 a San Pedro de Colalao, 26°15'37.8"S, 65°18'36.1"W, 17/02/2011, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, Salta, Lesser, 25/01/2010, Castillo & Castillo, IBS; 1 ♂, Tucumán, Lolita Cruz Alta, 02/1971, M.Barrera & V.Mistreta, IFML; 1 ♀, Buenos Aires, Flores, 34°39'48.91"S, 58°27'24.24"W, 05/02/1959, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Buenos Aires, Flores, 34°39'48.91"S, 58°27'24.24"W, 27/02/1915, MLP; 1 ♀, Buenos Aires, MACN; 1 ♂, Buenos Aires, Jose C.Paz, 34°32'7.97"S, 58°45'58.13"W, 1940, J.A.R.Costa, MLP; 1 ♀, Buenos Aires, La Plata, 34°56'35.27"S, 57°51'3.34"W, 02/01/1962, J.Moli, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, La Plata, 34°56'35.27"S, 57°51'3.34"W, MLP; 1 ♂, Buenos Aires, Carhue, Lago Epecuen, 37°12'9.65"S, 62°47'36.25"W, 15/01/1963, H.E.Trutta, MLP; 1 ♀, Buenos Aires, M.B. Gonnet, 34°51'28.63"S, 58° 0'28.40"W, 06/02/1958, H.Trotta, MLP; 2 ♂, 1 ♀, Buenos Aires, Moreno, 34°37'43.37"S, 58°49'21.55"W, MACN; 1 ♂, Buenos Aires, Palermo, 34°34'21.40"S, 58°24'54.83"W, Antigua, MACN; 1 ♂, Buenos Aires, Zalaya, 34°21'42.56"S, 58°52'37.18"W, J.H.Pereyra, MACN; 1 ♀, Buenos Aires, Zalaya, 34°21'42.56"S, 58°52'37.18"W, MACN; 1 ♀, Buenos Aires, Zalaya, 34°21'42.56"S, 58°52'37.18"W, 00/04/1938, J.B.Daguerre, MACN; 5 ♂, 4 ♀, Córdoba, Dpto. Calamuchita - "El Sauce", 32° 2'52.23"S, 64°34'25.91"W, 00/12/1938, M.J.Viana,

MACN; 1 ♂, Córdoba; 1 ♂, Córdoba, El Chingolo, 11/01/2006, D. Marti, IBS ; 1 ♂, Córdoba, La Cumbre, 11/02/2013, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, 1 ♀ Córdoba, La Cumbre 2 km detour Covadonga, 03/03/2013, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, La Pampa, General Pico, 35°37'53.73"S, 63°44'58.70"W, 01/03/1943, Williamson & J.A.Rosas Costa, MLP; 1 ♂, La Rioja, MACN; 1 ♂, Mendoza, Uspallata, 32°35'12.36"S, 69°19'48.79"W, IFML; 1 ♂, San Luis, Praga, 32°32'9.48"S, 65°38'51.35"W, 17/12/1967, R.A.Ronderos-M.A.Monne, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Santa Fe, Carcaraña, 32°50'38.31"S, 61° 8'59.66"W, 21/02/1965, C.S.Carbonell,A.Mesa & M.A.Monne, FCMU; 1 ♂, Santa Fe, Carcaraña, 32°52'48.92"S 61° 7'44.30"W, 21/02/1965, A.Mesa & M.A.Monne, MZSP; 2 ♂, Santa Fe, 20 Km from Ciudad, 31°38'53.72"S, 60°56'8.32"W, 10/02/2009, MLP; 1 ♂, Santa Fe, Arocena, 32°50'38.31"S, 61° 8'59.66"W, 23/02/1965, C.S.Carbonell,A.Mesa & M.A.Monne, MZSP; 1 ♂, MACN.

Distribución. Esta especie se distribuye en el Sur de Sudamérica, estando ampliamente distribuida en el centro y Norte de Argentina (Buenos Aires, La Pampa, Santa Fe, Córdoba, San Luis, La Rioja, Mendoza, Tucumán, Salta) (Fig. 57A). (Ver [distribución geográfica](#) en OSF).

Diponthus puelchus Pictet & Saussure, 1887, **n. st.**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45104

(Figs. 26 C; 31 C; 36 E, F; 41 E, F; 46 E, F; 49 E, F; 52 C; 53 C; 54 C; 56 B).

Diponthus puelchus Pictet & Saussure, 1887: 375 ([Hololectotipo](#), macho, “Republ. Argentine”, alolectotipo hembra, “Buenos Ayres”, alolectotipo hembra, “Buenos Ayres”, MHNG Geneva Museum; así etiquetado por CSC, y como tal designado aquí. La etiqueta original del tipo de *D. puelchus* dice *Prionacris pulchrus* [<sic>] Pict. et Sauss); Bruner, 1900; Hollier, 2011: 386.

Comentarios nomenclaturales

En su trabajo de 1900, Bruner, menciona que la especie *Diponthus puelchus* Pictet & Saussure “parece ser la misma que la que describió Ignacio Bolívar (1884)

como *Zoniopoda picta*. Si esto se comprueba el nombre de Bolívar tendría prioridad”. Más tarde, Kirby (1910) en su catálogo de Orthoptera consideró a *Diponthus puelchus* como sinónimo de *Zoniopoda picta* y Otte (1997) la transfirió al género *Diponthus*. Sin embargo, luego de examinar cuidadosamente los ejemplares tipos de *Diponthus puelchus* Pictet & Saussure y *Diponthus pictus* (Bolívar) y en base a la información contenida en las descripciones originales, y sobre el material examinado y colectado en el área de distribución de las especies, se considera que *Diponthus puelchus* es una especie válida, fácilmente identificable por la diagnosis que se brinda a continuación.

Diagnosis. Disco del pronoto con tres bandas dorsales longitudinales, una banda corta oblicua irregular en la parte superior del lóbulo lateral de la prozona, y una banda ancha oblicua en el margen inferior del lóbulo lateral del pronoto (Figs. 36E, F). Margen posterior del disco del pronoto rojo (Fig. 36F). Tubérculo prosternal prominente, con ápice redondeado. Tegminas con venas transversales irregulares y prominentes sin delimitar celdas, con manchas conspicuas sobre las venas transversales de color amarillo claro (Figs. 26C; 31C; 54C). Epiprocto subtriangular, con ápice puntiagudo, surco medio profundo, tubérculos en mitad posterior, fúrculas prominentes con puntas subagudas (Fig. 41F). Cercos del macho curvados hacia abajo, anchos en la base, con ápice trunco, superando el extremo del epiprocto (Fig. 41E). Valvas dorsales del aedeago fuertemente curvadas hacia abajo (Fig. 52C). Valvas del cingulo subtriangulares, con el ápice anterior prominente y margen posterior levemente cóncavo en vista lateral (Fig. 52C). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente (Fig. 49E), subtriangulares con base ancha y ápice redondeado, en vista frontal (Fig. 49F).

Redescripción. Insectos robustos (Fig. 26C). Macho: fastigio excavado, con extremo cóncavo (Fig. 36F). Distancia interocular aproximadamente del mismo ancho que el ápice del fastigio (Fig. 36F). Ojos prominentes y subcirculares, no alcanzando el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 36E). Frente recta; unión fastigio-frente redondeada (Fig. 36E). Carena mediana longitudinal del pronoto ligeramente marcada en la metazona, cortada dos surcos transversos (Fig. 36F). Surcos transversos profundos en el dorso y laterales (Figs. 36E, F). Metazona ligeramente más larga que la prozona (Fig. 36F). Margen anterior del pronoto emarginado o recto; margen posterior del disco anguloso con extremo puntiagudo (Fig. 36F). Tegumento de la prozona levemente foveolado en el dorso (Fig. 36F); levemente impreso-puntuado en los lóbulos laterales

(Fig. 36E); tegumento de la metazona rugoso (Fig. 36F). Tubérculo prosternal prominente, con ápice redondeado. Tegminas y alas sobrepasando el extremo del abdomen, con ápices redondeados (Fig. 26C), con venas transversales irregulares y prominentes (Figs. 26C; 54C). Fémur posterior robusto (Fig. 26C). Cercos curvados hacia abajo con ápice trunco, anchos en la base, tercio distal con borde superior redondeado e inferior puntiagudo, superando el extremo del epiprocto (Fig. 41E). Epiprocto subtriangular, con ápice puntiagudo, surco medio profundo, tubérculos en mitad posterior, fúrculas prominentes con puntas subagudas (Fig. 41F). Complejo fálico (Figs. 46 E, F; 49 E, F; 52 C; 53 C): valvas dorsales del aedeago cortas, fuertemente curvadas hacia abajo (Fig. 54C). Valvas del cingulo subtriangulares, con el ápice anterior prominente y margen posterior levemente cóncavo en vista lateral (Fig. 52C). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente (Fig. 49E), subtriangulares con base ancha y ápice redondeado, en vista frontal (Fig. 49F).

Caracteres cromáticos. Color del cuerpo amarillo claro a crema, negro y rojo (Figs. 26C; 31C). Cabeza de color rojo; parte de las genas, postgenas y palpos labiales y maxilares amarillos; parte de la frente, parte de las genas, una línea postocular y dos manchas en el vértex de color negro (Figs. 36E, F). Antenas negras con margen distal de cada segmento amarillo (Fig. 26C). Pronoto negro con tres bandas dorsales longitudinales, una banda corta oblicua irregular en la parte superior del lóbulo lateral de la prozona, y una banda ancha oblicua en el margen inferior del lóbulo lateral del pronoto (Fig. 36F). Margen posterior del disco del pronoto rojo (Fig. 36F). Meso y metapleuras negras con manchas amarillas. Tegminas marrón oscuro o negro, venas longitudinales marrones y transversales amarillas; con manchas conspicuas sobre las venas transversales de color amarillo claro (Figs. 26C; 31C; 54C). Alas de color rosado fuerte con ápice hialino. Patas anteriores y medias amarillo y negro (Fig. 26C). Fémur posterior amarillo con tres bandas transversales y una mancha basal de color negro; rodilla y extremo basal de la tibia de color rojo; tibias amarillas con marcas negras, área proximal roja, espinas amarillas con las puntas de color negro (Fig. 26C). Abdomen negro con el margen posterior de cada segmento amarillo y tintes rojos. Cercos amarillos con el ápice negro (Fig. 41E). Placa subgenital amarillo y negra (Fig. 41E). Epiprocto negro con los bordes del surco medio amarillo, fúrculas negras (Fig. 41F).

Hembra. Similar al macho pero más robusta. Valvas del ovipositor de color amarillo y negro.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 27,1 mm (25-28,5); hembras 38,8 mm (38-41). Longitud de femur III: machos: 14,1 mm (13,5-15); hembras: 19,8 mm (19-20,5). Longitud de tegmina: machos: 23,8 mm (22-25,5); hembras: 31,1 mm (30,5-32).

Material examinado. ARGENTINA: 4 ♂, 1 ♀, Carlos Paz, Córdoba, 08/02/1942, Maldonado, MLP; 1 ♂, 1 ♀, La Cumbre, Córdoba, 11/1942, Rosas Costa J.A., MLP; 1 ♀, Capilla del Monte, Córdoba, 17/12/1942 Argemí, MLP; 1 ♀, Córdoba, 14/11/1940, Birabén, MLP; 2 ♂, La Falda, 21/02/1942, Maldonado, MLP; 1 ♂, Córdoba, La Falda, 21/02/1942, FCMU; 1 ♂, La Falda, Córdoba, 21/11/1942, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Carlos Paz, 11/02/1942, Birabén, MLP; 4 ♂, 1 ♀, Córdoba, Carlos Paz, 08/02/1942, Maldonado, MLPA; 2 ♂, 16 ♀, Carlos Paz, Córdoba, 10/11/1942, Maldonado, MLP; 2 ♂, 4 ♀, Carlos Paz, Córdoba, 10/02/1942, Maldonado, MLP; 6 ♂, Salta, Vespucio, 02/1946, Birabén, MLP; 1 ♂, Córdoba, Tanti, 02/1968, Bulla-Grosso, MLP; 2 ♂, Sierra de Córdoba, 09/01/1927, J. Muhn, MLP; 1 ♀, Córdoba, MLP; 1 ♀, Cuesta del Portezuelo, Catamarca, 05/03/1962, Torres-Ferreyra col., MLP; 1 ♂, San Luis, Carolina, 01/1950, Sguadioni, S., MLP; 4 ♂, 3 ♀, Buenos Aires, Tornquist, Pileta de los tres picos, 20/01/1947, Rossi, IFML; 1 ♂, 2 ♀, Córdoba, Río Primero, 04/02/1955, F. Monrós, IFML; 1 ♀, Tucumán, IFML; 3 ♂, IFML; 1 ♀, San Luis, Merlo, 24/01/1958, Willink A. & Tomsic Z., IFML; 1 ♀, Córdoba, Villa María, 08/03/1938, M. Parko, FCMU; 1 ♀, Córdoba, R. Cortado, 15/03/1939, Biraben, FCMU; 1 ♂, Córdoba, FCMU; 2 ♀, Córdoba, Hacia Yacanto desde La Cumbrecita, 32°01'14,4" S 64°42'36,1" O, 1028 m, 11/02/2013, Cigliano & Lange, MLP; 8 ♂, 4 ♀, Córdoba, Reserva Natural Ongamira, 30°46'22,3" S 64°24'38,8" O, 1185 m, 09/02/2013, Cigliano & Lange, MLP; 5 ♂, 3 ♀, 1 ninfa, Córdoba, Los Terrones, Capilla del Monte, 30°47'19,5" S 64°28'29,0" O, 1181 m, 09/02/2013, Cigliano & Lange, MLP.

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Buenos Aires, Córdoba, San Luis, Tucumán, Catamarca, Salta) (Fig. 56B). Ver [distribución geográfica](#) en OSF.

Diponthus nigroconspersus (Stål, 1861), n.st.

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:158445

(Figs. 27A; 32A; 37A, B; 42A,B; 47A, B; 50A, B; 52G; 53 G; 54D; 57B).

Acridium (Diponthus) nigroconspersum Stål, 1861[1860]: 327 ([Holotipo](#), hembra, Montevideo, Uruguay, NHRS Stockholm).

Diponthus nigroconspersus: Walker, 1870: 637; Pictet & Saussure, 1887: 374; Bruner, 1900 : 65; Kirby, 1910: 382; Liebermann, 1939: 187; Dirsh, 1965: 43 (sinónimo junior de *Diponthus cribratus*); Carbonell *et al.*, 2006 (*Diponthus cribratus*).

Acridium nigroconspersum es la especie tipo del género, designada subsecuentemente por Kirby, W. F. (1910) en “A Synonymic Catalogue of Orthoptera (Orthoptera Saltatoria, Locustidae vel Acridiidae)”, 3(2): 674 pp.

Comentarios nomenclaturales

En su trabajo de 1965, Dirsh consideró a *Diponthus nigroconspersus* (Stål) como sinónimo junior de *Diponthus cribratus* (Serville). Sin embargo, luego de examinar los ejemplares tipo de *Diponthus cribratus* y de *D. nigroconspersus*, y en base a la información contenida en las descripciones originales, y sobre el material examinado y colectado en el área de distribución de las especies, se considera que *Diponthus nigroconspersus* es una especie válida.

Diagnosis. Disco del pronoto con una banda amarillo-ocre a lo largo de la carena media del pronoto, ancha en la prozona, más delgada en metazona; prozona con dos bandas oblicuas y el área inferior de los lóbulos laterales amarillo-ocre; metazona con motas circulares de color oscuro en lóbulos laterales y alargadas en metazona (Fig. 37B). Tubérculo prosternal recto. Tegminas con venas longitudinales marrón claro y transversales color crema formando celdas irregulares con manchas centrales marrón oscuro (Fig. 27A; 54D). Epiprocto cuadrangular, fúrculas grandes con puntas redondeadas, con tubérculos prominentes a lo largo del surco medio longitudinal (Fig. 42B). Cercos del macho largos superando el extremo del epiprocto (Fig. 42B); tercio distal curvado hacia abajo con extremo agudo (Fig. 42A). Valvas dorsales del aedeago con ápice curvado hacia abajo (Fig. 52G). Valvas del cingulo subrectangulares, con

ápice posterior redondeado, en vista lateral (Fig. 52G). Parte esclerotizada del cingulo en forma de V (Fig. 47B); zygoma del cingulo con bordes angulosos (Fig. 53G). Epifalo con *lophi* rectangulares y anchos con márgenes superiores oblicuos, en vista frontal (Fig. 50B), paralelos al puente, en vista dorsal (Fig. 50A), extendidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales.

Redescripción. Insectos de tamaño grande (Fig. 27A). Macho: cabeza con tegumento impreso-puntuado, excepto en postgenas. Fastigio no excavado, con extremo recto (Fig. 37B). Distancia interocular amplia, más ancha que el ápice del fastigio (Fig. 37B). Ojos relativamente pequeños y oblongos, no superando el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 37A). Frente recta, unión fastigio-frente levemente angulosa (Fig. 37A). Carena mediana longitudinal del pronoto marcada en la metazona, cortada por el surco transversal principal (Fig. 37B). Surco transversal principal muy profundo, marcado en el disco del pronoto y en los lóbulos laterales (Figs. 37A, B). Metazona más larga y ancha que prozona (Fig. 37B). Disco del pronoto con margen anterior redondeado y posterior obtuso-angular (Fig. 37B). Tegumento de prozona impreso-puntuado, levemente foveolado dorsalmente; tegumento de metazona rugoso (Fig. 37B). Tubérculo prosternal recto, con ápice puntiagudo. Tegminas y alas con ápice redondeado, sobrepasando ampliamente el extremo del abdomen (Fig. 27A). Tegminas con venas transversales formando celdas irregulares (Fig. 54D). Cercos largos, tercio distal curvado hacia abajo con ápice agudo, superando el extremo del epiprocto (Figs. 42A, B). Epiprocto cuadrangular; fúrculas grandes, con puntas redondeadas, tubérculos prominentes a lo largo del surco medio longitudinal (Fig. 42B). Complejo fálico (Figs. 47A, B; 50A, B; 52G; 53G): Valvas dorsales del aedeago con ápice curvado hacia abajo (Fig. 52G). Valvas del cingulo subrectangulares, con ápice posterior redondeado, en vista lateral (Fig. 52G). Parte esclerotizada del cingulo en forma de V (Fig. 47B); zygoma del cingulo con bordes angulosos (Fig. 53G). Epifalo con *lophi* rectangulares y anchos, con márgenes superiores oblicuos, en vista frontal (Fig. 50B), paralelos al puente, en vista dorsal (Fig. 50A), extendidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales.

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo tostado, marrón oscuro a negro y amarillo ocre, completamente moteado de negro (Figs. 27A; 32A). Cabeza amarillo ocre con dos líneas de motas negras longitudinales que se extienden desde el occipucio hasta la costa frontal (Fig. 37B). Área postocular y parte de las genas marrón oscuro a negro

(Fig. 37A). Mitad basal de las antenas amarillo ocre y mitad distal marrón (Fig. 27A). Banda amarillo-ocre a lo largo de la carena media del pronoto, ancha en la prozona, fina en metazona; prozona marrón oscuro o negro con dos bandas oblicuas y el área inferior de los lóbulos laterales amarillo-ocre; metazona de color tostado con motas circulares en lóbulos laterales y alargadas en metazona de color marrón oscuro a negro (Figs. 37A, B). Tegminas con venas longitudinales marrón claro y transversales color crema formando celdas irregulares con manchas centrales marrón oscuro (Figs. 27A; 54D). Alas de color anaranjado claro, venas de la región remigio y parte superior del vannuscolor marrón oscuro y el resto del mismo color que el fondo. Patas anteriores y medias de color amarillo ocre con motas marrón oscuro (Fig. 27A). Fémur posterior ocre completamente moteado, con una mancha basal en las caras externa e interna, dos bandas transversales y el extremo del fémur de color negro (Fig. 27A). Tibia posterior amarillo-ocre con las espinas negras, y motas en la cara externa; extremos apical y basal color negro (Fig. 27A). Tarsos posteriores marrones. Segmentos abdominales de color ocre con el borde anterior de cada segmento marrón oscuro. Cerco amarillo ocre con la punta de color negro (Fig. 42A). Epiprocto marrón con tubérculos marrones oscuros (Fig. 42B).

Hembra: similar al macho pero más robusta.

Medidas. Longitud cuerpo: machos: 45,3 mm (45-46); hembras: 57,1 mm (55,5-59). Longitud fémur III: machos: 18,6 mm (17-20); hembras: 24,3 mm (24-25). Longitud tegmina: machos: 34,3 mm (32-36); hembras: 42,1 mm (40-43,5).

Material examinado. ARGENTINA: 1 ♀, Buenos Aires, Puente Alsina, 29/12/1919, MLP; 2 ♂, 1 ♀, Buenos Aires, Tornquist, 07/02/1947, Rossi, IFML; 1 ♂, 2 ♀, Buenos Aires, Tornquist, Pileta de los tres picos, 20/01/1947, Rossi, IFML. URUGUAY: 3 ♂, 1 ♀, Tacuarembó, Estación Pampa, 23/12/1957, C.S. Carbonell, FCMU; 1 ♂, 1 ♀, Cuchilla Belén, Artigas, 29/12/1953, C.S. Carbonell, FCMU; 1 ♀, Banda Oriental, MLP.

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Buenos Aires), y Uruguay (Tacuarembó, Artigas, Montevideo) (Fig. 57B). Ver [distribución geográfica](#) en OSF.

Diponthus cribratus (Serville, 1838)

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45123

(Figs. 27B; 32B; 37C, D; 42C, D; 47C, D; 50C, D; 52H; 53 H; 54E; 57A).

Acridium cribratum Serville, 1838[1839]: 648 ([Holotipo](#), hembra, Montevideo, Uruguay, MNHN París).

Cyrtacanthacris cribratus: Walker, 1870: 552, 609.

Schistocerca cribratus: Kirby, 1910: 462; Berland & Chopard, 1929: 143.

Diponthus cribratus: Dirsh, 1965: 43; Carbonell *et al.*, 2006; Eades *et al.*, 2013.

Diponthus clarazianus Pictet & Saussure, 1887 **n.syn.**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45130

Diponthus clarazianus Pictet & Saussure, 1887: 370 ([Hololectotipo](#), macho, “San José, Entre Ríos”, Argentina, alolectotipo, hembra, “Colonia Suiza de San José, Entre Ríos” Museo de Ginebra MHNG); Bruner, 1900: 63; Liebermann, 1939: 187; Carbonell *et al.*, 2006; Hollier, 2011; Eades *et al.*, 2013.

Comentarios nomenclaturales. Luego de examinar los ejemplares tipo de *Diponthus cribratus* (Serville) y *D. clarazianus* Pictet & Saussure, y en base a la información de las descripciones originales, y sobre el material examinado y colectado en el área de distribución de las especies, se aprecia que se trata de la misma especie, considerándose *D. clarazianus* sinónimo junior de *D. cribratus*.

Diagnosis. Disco del pronoto con una banda sobre la carena media amarilla; prozona con dos bandas oblicuas laterales amarillas hasta el surco medio; metazona moteada de negro (Fig. 37D). Tubérculo prosternal comprimido lateralmente, con el ápice dirigido hacia atrás. Tegminas con venas transversales irregulares amarillas que delimitan celdas grandes, con manchas centrales negruzcas (Fig. 54E); alas posteriores con fondo amarillo o tostado con manchas de color negro. Cercos del macho cortos, no superan el extremo del epiprocto, ligeramente curvados hacia abajo, rectos dorsalmente y con una ligera concavidad ventral (Fig. 42C). Epiprocto sub-ovoide con extremo

agudo; tubérculos en mitad posterior, fúrculas cortas (Fig. 42D). Valvas dorsales del aedeago relativamente delgadas, rectas en sus dos tercios basales, con el ápice ligeramente curvado hacia abajo (Fig. 52H). Valvas del cingulo perpendiculares a las valvas dorsales del aedeago, en forma de varillas (Fig. 52H). Cingulo en forma de U abierta (Fig. 47D); zygoma ancho, margen anterior recto con bordes antero-laterales redondeados (Fig. 53H). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, ampliamente expandidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50C); bordes superiores oblicuos en vista frontal (Fig. 50D).

Redescripción. Insectos de tamaño grande (Fig. 27B). Macho: tegumento de la cabeza liso y brillante. Cabeza y pronoto algo comprimidos lateralmente y elevados. Fastigio declive (Fig. 37C), no excavado, extremo redondeado (Fig. 37D); frente levemente redondeada; unión fastigio-frente redondeada (Fig. 37C). Distancia interocular amplia, mayor que el ancho del ápice del fastigio (Fig. 37D). Ojos de forma oblonga, y pequeños, no sobrepasan el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 37C). Pronoto elevado. Carena longitudinal media del pronoto marcada solo en la metazona; cortada por el surco transversal principal (Fig. 37D). Surco principal muy profundo en el dorso y en los lados (Fig. 37D). Metazona más larga que prozona (Fig. 37D). Disco del pronoto con margen anterior recto y borde posterior obtuso (Fig. 37D). Tegumento de la prozona liso y brillante; metazona finamente rugosa (Fig. 37D). Tubérculo prosternal ancho, comprimido lateralmente, con el ápice dirigido hacia atrás. Tegmina con ápice oblicuo, superando el extremo abdominal (Fig. 27B). Tegminas con venas transversales irregulares que delimitan celdas grandes (Fig. 54E). Cercos cortos, ligeramente curvados hacia abajo, rectos dorsalmente y con ligera concavidad ventral, no superan el epiprocto, ápice agudo (Fig. 42C). Epiprocto sub-ovoide, con tubérculos en la mitad posterior; fúrculas cortas, alejadas de la línea media, agudas (Fig. 42D). Complejo fálico (Figs. 47C, D; 50C, D; 52H; 53H): Valvas dorsales del aedeago relativamente delgadas, rectas en sus dos tercios basales, con el ápice ligeramente curvado hacia abajo (Fig. 52H). Valvas del cingulo perpendiculares a las valvas dorsales del aedeago, en forma de varillas (Fig. 52H). Cingulo en forma de U abierta (Fig. 47D); zygoma ancho; margen anterior recto con bordes antero-laterales redondeados (Fig. 53H). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, ampliamente expandidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50C); bordes superiores oblicuos en vista frontal (Fig. 50D).

Caracteres cromáticos. Color del cuerpo negro, marrón y amarillo-ocre, moteado (Figs. 27B, 32B). Cabeza amarillo-ocre, occipucio amarillo brillante, vertex y fastigio con dos bandas finas negras que se extienden y fusionan en la costa frontal (Fig. 37D); área postocular de color negro, bandas a lo largo de genas y surco antenal hasta las partes bucales de color negro; palpos labiales y maxilares de color amarillo-ocre (Fig. 37C). Antenas de color marrón claro, tercio distal marrón oscuro, escapo y pedicelo marrón oscuro (Fig. 27B). Pronoto con una banda sobre la carena media del pronoto amarilla; prozona de color negro brillante con dos bandas oblicuas laterales amarillas hasta el surco transverso principal; metazona marrón oscuro moteada de negro, marrón claro en márgenes posteriores de los lóbulos laterales (Figs. 37C, D). Meso, metapleuras y esterno mayormente negros. Tegminas con venas transversales irregulares amarillas, celdas con manchas centrales negruzcas (Figs. 27B; 54E). Alas posteriores amarillas con venas transversas y las áreas alrededor de estas venas marrones, con manchas negras. Patas amarillo-ocre y marrón oscuro, completamente moteadas de negro (Fig. 27B). Fémur posterior con cuatro bandas transversales completas y anchas de color negro, la última en el extremo del fémur, incluyendo la rótula; tibias con ambos extremos negros (Fig. 27B). Segmentos abdominales con la mitad anterior negra y la posterior amarilla, con tintes rojos sobre el margen posterior. Placa subgenital mayormente negra, cercos amarillos con los extremos de color negro (Fig. 42C), epiprocto marrón oscuro con tubérculos negros y el surco medio color amarillo-ocre, fúrculas amarillo-ocre con las puntas de color negro (Fig. 42D).

Hembra. Semejante al macho, pero más robusta. Tegmina y alas no superan el extremo del abdomen. Valvas del ovipositor marrón oscuro o negro.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 40,3 mm (40-41); hembras: 50,3 mm (47-53) desde el fastigio hasta el extremo del abdomen; 42 mm (41-43) desde el fastigio hasta el ápice de la tegmina. Longitud de fémur III: machos: 18 mm (17-19); hembras: 22,6 mm (22-24). Longitud de tegmina: machos: 26,3 mm (23-30); hembras: 28,6 mm (28-29).

Material examinado. ARGENTINA: 1 ♂, Entre Ríos, Pronunciamiento, 2-3/1964, Walz, MLP; 1 ♀, Saladillo, Buenos Aires 15/1/1969, A. Filpo, MLP. URUGUAY: 8 ♂, 3 ♀, Río Negro, Rincón de Fray Bentos, 19/12/1968, F. Achaval,

C.S. Carbonell, FCMU; 1 ♂, Tacuarembó, Estación Pampa, 15/12/1957, C.S. Carbonell, FCMU; 1 ♂, 1 ♀, Río Negro, Rincón de Fray Bentos, Estancia Morgan, 19/12/1968, C.S. Carbonell, FCMU; 1 ♀, alrededores de Castro, Flores, 18/11/1960, Alejo Mesa, FCMU.

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Entre Ríos, Buenos Aires) y Uruguay (Río Negro, Tacuarembó, Montevideo) (Fig. 57A). Ver [distribución geográfica](#) en OSF.

Diponthus festivus Gerstaecker, 1873

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45118

(Figs. 27C; 32C; 37E, F; 42E, F; 47E, F; 50E, F; 52I; 53I; 54F; 56B).

Diponthus festivus Gerstaecker, 1873: 193 ([Holotipo](#), macho, hembra, Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil, ZMHB Berlin Mus.); Pictet & Saussure, 1887: 371; Rehn, 1913: 335; Carbonell *et al.*, 2006.

Diagnosis. Disco del pronoto negro con una banda estrecha a lo largo de la carena media longitudinal, dos bandas anchas oblicuas en la prozona que sobrepasan el surco transversal principal; y una banda ancha a lo largo del borde posterior amarillo (Fig. 37F). Lóbulos laterales con una banda estrecha en el margen inferior de color amarillo (Fig. 37E). Tegminas verde claro con venas longitudinales y transversales amarillo-verdoso, formando celdas regulares con manchas centrales marrón grisáceas (Figs. 27C; 54F). Alas de color azulino con el ápice marrón grisáceo. Epiprocto cuadrangular; tubérculos prominentes en mitad posterior; fúrculas pequeñas, agudas (Fig. 42F). Cercos cortos, ligeramente curvados hacia abajo, recto dorsalmente y con una leve concavidad ventral, alcanzando el extremo del epiprocto (Fig. 42E). Complejo fálico similar al de *D. cribratus*. Valvas dorsales del aedeago relativamente delgadas, rectas en sus dos tercios basales, con el ápice ligeramente curvado hacia abajo (Fig. 52I). Valvas del cíngulo perpendiculares a las valvas dorsales del aedeago, en forma de varillas (Fig. 52I). Cíngulo en forma de V (Fig. 47F), con zygoma ancho, margen anterior recto (Fig. 53I). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, expandidos pero sin

alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50E; bordes superiores más o menos redondeados en vista frontal (Fig. 50F).

Redescripción. Insectos de tamaño grande (Fig. 27C). Macho: tegumento de la cabeza liso y brillante. Fastigio no excavado, ancho y extremo redondeado (Fig. 37F). Distancia interocular más ancha que el ápice del fastigio (Fig. 37F). Ojos pequeños y oblongos, no superan el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 37E). Frente redondeada; unión fastigio-frente redondeada (Fig. 37E). Pronoto elevado. Carena mediana longitudinal del pronoto obsoleta en la prozona, levemente marcada en la metazona, cortada por el surco transversal principal, muy profundo (Fig. 37F). Margen anterior del disco pronoto recto; margen posterior obtuso-angular (Fig. 37F). Tegumento de la prozona ligeramente liso y brillante, en lóbulos laterales liso (Fig. 37E); tegumento de metazona y meso-metapleura finamente rugoso (Figs. 37E, F). Metazona más larga que la prozona (Fig. 37F). Tubérculo prosternal prominente y dirigido hacia atrás. Tegminas y alas superando el extremo del abdomen (Fig. 27C). Tegminas con venas transversales formando celdas regulares (Fig. 54F). Cercos cortos, ligeramente curvados hacia abajo, rectos dorsalmente y con una leve concavidad ventral, alcanzando el extremo del epiprocto (Fig. 42E). Epiprocto cuadrangular, tubérculos prominentes en mitad posterior; fúrculas pequeñas, agudas (Fig. 42F). Complejo fálico (Figs. 47E, F; 50E, F; 52I; 53I): Valvas dorsales del aedeago relativamente delgadas, rectas en sus dos tercios basales, con el ápice ligeramente curvado hacia abajo (Fig. 52I). Valvas del cíngulo perpendiculares a las valvas dorsales del aedeago, en forma de varillas (Fig. 52I). Cíngulo en forma de V (Fig. 47F), con zygotoma ancho, margen anterior recto, con bordes antero-laterales redondeados (Fig. 53I). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, expandidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50E); bordes superiores más o menos redondeados en vista frontal (Fig. 50F).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo negro y amarillo, brillante (Figs. 27C; 32C). Cabeza de color negro con bandas amarillas en vertex, bordes del fastigio, costa frontal, postgenas, parte de la frente y labro (Figs. 37E, F). Antenas marrones (Fig. 27C). Pronoto de color negro a marrón oscuro, con una banda estrecha a lo largo de la carena media, dos bandas anchas oblicuas en la prozona que sobrepasan el surco principal, una banda estrecha en el margen inferior de los lóbulos laterales de la prozona, y una banda ancha a lo largo del borde posterior del disco y lóbulos laterales

de color amarillo (Figs. 37E, F); estas bandas pueden tener una coloración amarillo-verdosa en algunas partes. Meso y metapleuras de color negro con una mancha amarilla (Fig. 32C). Tubérculo prosternal amarillo. Tegminas verde claro con venas longitudinales y transversales amarillo-verdoso, formando celdas regulares con manchas centrales marrón grisáceas (Figs. 27C; 54F). Alas azulinas con el ápice marrón grisáceo. Patas anteriores y medias de color negro con una mancha amarilla en la coxa, una banda amarilla en el fémur y en la tibia; tarsos marrones (Fig. 27C). Patas posteriores de color negro, coxa con una mancha amarilla, fémur con cuatro bandas transversales amarillas, la primera y la segunda bandas basales incompletas; área de la rótula negra; tibias con dos anillos transversales amarillos, una en cada extremo; tarsos marrones (Fig. 27C). Abdomen de color negro con el borde posterior de cada segmento amarillo (Fig. 27C). Placa subgenital y epiprocto de color negro, este último con una banda longitudinal media amarilla (Figs. 42E, F).

Hembras. Similar al macho pero más robusta.

Medidas. Longitud del cuerpo: macho: 37 mm; hembras: 47,1 mm (45-48,5). Longitud de fémur III: macho: 11 mm; hembras: 19,3 mm (19-20). Longitud de tegmina: machos: 26 mm; hembras: 34,3 mm (34-35).

Material examinado. ARGENTINA: 1 ♂, Campo Grande, Misiones 30/11/1957, Birabén, MLP; 1 ♀, San Ignacio, Misiones, 12/1946, Montes, MLP; 1 ♀, Misiones, 01/12/1910, Jorgensen P., MLP; 1 ♀, Dep. Concep. Sta. María, Misiones, Viana, MACN. PARAGUAY: 1 ♀, Villa Encarnación, Paraguay, Setibollky, MLP.

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Misiones), Brasil (Rio Grande do Sul) y Paraguay (Itapúa), (Fig. 56B). [Ver distribución geográfica en OSF.](#)

Diponthus n.sp. 1

(Figs. 28C; 33C; 38E, F; 43 E, F; 48 A, B; 51 I, J; 52F; 53F; 54G; 56A).

Diagnosis. Disco del pronoto con una delgada línea media longitudinal y dos manchas oblicuas entre los surcos transversos amarilla (Fig. 38F); lóbulos laterales del pronoto con una ancha banda horizontal inferior amarilla (Fig. 38E). Tegminas con fondo rojizo oscuro; región apical amarillento; venas longitudinales y transversales rosado, delimitan celdas ovales pequeñas (Figs. 28C; 54G). Alas de color rojo. Tubérculo prosternal recto. Epiprocto del macho con bordes redondeados y tubérculos en borde posterior; fúrculas grandes, agudas (Fig. 43F). Cercos del macho cortos y de forma cónica, con punta aguda, más cortos que el extremo del epiprocto (Fig. 43E). Valvas dorsales del aedeago gruesas; extremo apical dilatado y no esclerotizado, fuertemente curvado hacia abajo (Fig. 52F). Valvas del cíngulo margen anterior redondeado, porción distal subcircular, margen posterior cóncavo (Fig. 52F). Zygoma del cíngulo ancho (Fig. 53F); cíngulo en forma de U amplia (Fig. 48B). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, redondeados, no extendidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 51I, J).

Descripción. Insectos de tamaño mediano (Fig. 28C). Macho: tegumento de la cabeza impreso-puntuado. Cabeza globosa. Fastigio levemente excavado, extremo recto (Fig. 38F). Distancia interocular más angosta que el ápice del fastigio (Fig. 38F). Ojos prominentes y subcirculares, alcanzando o apenas superando el nivel del vertex en vista lateral (Fig. 38E). Frente redondeada; unión frente-fastigio redondeada (Fig. 38E). Tegumento de la prozona impreso-puntuado, levemente foveolado dorsalmente; tegumento de la metazona rugoso a foveolado (Fig. 38F). Carena mediana longitudinal del pronoto levemente marcada en metazona, cortada por tres surcos transversos (Fig. 38F). Surco transversal principal débilmente marcado (Fig. 38F). Prozona ligeramente más larga que la metazona; metazona apenas más ancha que la prozona (Fig. 38F). Disco del pronoto con margen anterior y posterior recto (Fig. 38F). Tubérculo prosternal recto, cónico. Tegminas y alas no superan el extremo del abdomen (Fig. 28C). Tegminas con venas longitudinales y transversales que delimitan celdas ovales pequeñas (Fig. 54G). Cercos cortos, sin superar el epiprocto, cónicos, con punta aguda (Fig. 43E). Epiprocto con bordes redondeados, con tubérculos en borde posterior; fúrculas grandes agudas (Fig. 43F). Complejo fálico (Figs. 48A, B; 51 I, J; 52F; 53F): Valvas dorsales del aedeago gruesas; extremo apical dilatado y no esclerotizado, fuertemente curvado hacia abajo (Fig. 52F). Valvas del cíngulo margen anterior redondeado, porción distal subcircular, margen posterior cóncavo (Fig. 52F). Zygoma

del cingulo ancho (Fig. 53F); cingulo en forma de U amplia (Fig. 48B). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, redondeados, no extendidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 51I, J).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo verde y amarillo, con tegminas y alas rojizas (Figs. 28C; 33C). Cabeza verde con las genas, surcos antenales, área postocular y una línea angosta media dorsal amarilla (Figs. 38E, F). Antenas marrón claro-amarillentas; escapo y pedicelo verde (Fig. 28C). Pronoto verde con una banda angosta sobre la carena mediana longitudinal amarilla (Fig. 38F). Prozona con dos manchas amarillas dispuestas oblicuamente a cada lado de la línea media (Fig. 38F). Lóbulos laterales del pronoto con una banda ancha amarilla, menos colorida en la metazona (Fig. 38E). Meso y metapleuras verdes con manchas amarillas (Fig. 28C). Patas anteriores y medias de color verde con áreas de color amarillo (Fig. 28C). Fémur posterior verde con una banda longitudinal amarilla en la cara externa, cara ventral amarillo y verde; lóbulo genicular superior negro (Fig. 28C). Tibias posteriores verdes, extremo apical negro; tarsos marrones (Fig. 28C). Tegminas con fondo rojizo oscuro; región apical amarillo; venas longitudinales y transversales de color rosado, delimitan pequeñas celdas ovales (Figs. 28C; 54G). Alas de color rojo. Abdomen amarillo-ocre con tintes verdes.

Hembra: similar al macho pero más robusta. Tegminas apenas alcanzan el extremo del abdomen.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 25,6 mm (25-27) hasta el extremo del abdomen, 23,7 mm (23,5-24) hasta el ápice de tegmina; hembras: 33,5 mm (33-35). Longitud de fémur III: machos: 12,3 mm (12-13); hembras: 17,5 mm (17-18). Longitud de tegmina: machos: 17,5 mm (16-18,5); hembras: 22 mm.

Material examinado. BOLIVIA: 1 ♂, 1 ♀, Santa Cruz, Pcia. Cordillera-Río Florida, 1/1967, Martínez, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Santa Cruz, 3-10 km SE Santa Cruz, 400 m., 08-09/03/1976, Ronderos & Roberts, MLP; 1 ♂, Santa Cruz, Río seco, 01/1964; MACN.

Distribución. Esta especie se distribuye en Bolivia (Santa Cruz) (Fig. 56A).

Diponthus paraguayensis Bruner, 1906

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45111

(Figs. 28A; 33A; 38A, B; 43A,B; 46G, H; 49G,H; 52D; 53D; 54H; 57B).

Diponthus paraguayensis Bruner, 1906:657 (Tipo, [hembra](#), Paraguari: Sapucay, Paraguay, USNM Washington); Kirby, 1910: 382; Rehn, 1913: 336; Carbonell *et al.*, 2006.

Diagnosis. Disco del pronoto con una banda sobre la carena media longitudinal, dos bandas oblicuas en la prozona que sobrepasan el surco transverso principal, una banda horizontal en el margen inferior de lóbulos laterales de la prozona, y borde posterior del pronoto amarillo o amarillo verdoso (Figs. 38A, B). Tubérculo prosternal ancho, comprimido lateralmente, con el ápice redondeado. Tegminas con venas longitudinales y transversales amarillas que delimitan celdas irregulares relativamente grandes, con una mancha central oscura (Fig. 28A; 54H). Epiprocto del macho redondeado con extremo puntiagudo, tubérculos en margen posterior; fúrculas prominentes, con puntas agudas (Fig. 43B). Cercos del macho de base ancha, tercio distal levemente curvado hacia abajo, con ápice trunco, sobrepasan el extremo del epiprocto (Fig. 43A). Valvas dorsales del aedeago cortas, con tercio distal curvado hacia abajo, ápice agudo débilmente esclerotizado (Fig. 52D). Valvas del cíngulo subtriangulares, con el ápice posterior prominente (Fig. 52D). Zygoma del cíngulo con forma de V abierta (Figs. 53D; 46H). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, con ápice redondeado, no alcanzan los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 49I, J).

Redescripción. Insectos de tamaño mediano (Fig. 28A). Macho: tegumento de la cabeza liso excepto en fastigio y vértex, impreso-puntuado (Figs. 38A, B). Cabeza relativamente pequeña, fastigio excavado, extremo del fastigio cóncavo en vista dorsal (Fig. 38B). Distancia interocular mas angosta que el ápice del fastigio (Fig. 38B). Frente recta o ligeramente redondeada, unión fastigio-facial redondeada (Fig. 38A). Ojos prominentes y subcirculares, alcanzan el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 38A). Pronoto corto; carena mediana longitudinal del pronoto levemente marcada en la

metazona, obsoleta en prozona (Fig. 38B). Pronoto con tres surcos transversos débilmente marcados, uno se une al surco principal en la línea media; surco principal corta la carena mediana longitudinal (Fig. 38B). Metazona apenas más larga y levemente más ancha que la prozona (Fig. 38B). Margen anterior del pronoto recto; margen posterior ligeramente anguloso, casi recto (Fig. 38B). Tegumento de la prozona levemente foveolado dorsalmente (Fig. 38B), impreso-puntuado y brillante en los lóbulos laterales (Fig. 38A); tegumento de la metazona rugoso (Fig. 38B). Tubérculo prosternal ancho, comprimido lateralmente con ápice redondeado. Tegminas superan el extremo del abdomen, ápice con borde distal anguloso y basal redondeado (Fig. 28A); con venas transversales que delimitan celdas irregulares relativamente grandes (Fig. 54H). Cercos anchos en la base, tercio distal levemente curvado hacia abajo con ápice trunco, sobrepasan el extremo del epiprocto (Fig. 43A). Epiprocto con lados redondeados, con ápice puntiagudo, tubérculos en margen posterior, fúrculas prominentes con puntas agudas (Fig. 43B). Complejo fálico (Figs. 46G, H; 49G, H; 52D; 53D): Valvas dorsales del aedeago cortas, con tercio distal curvado hacia abajo, ápice agudo, débilmente esclerotizado (Fig. 52D). Valvas del cíngulo subtriangulares, con el ápice posterior prominente (Fig. 52D). Cíngulo con forma de V abierta (Figs. 46H; 53D). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, con ápice redondeado, no alcanzan los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 49G, H).

Caracteres cromáticos. Color del cuerpo verde oliva oscuro y amarillo (Figs. 28A; 33A). Cabeza amarilla, parte dorsal, bordes del fastigio, frente y partes del clípeo y labro verde oliva (Figs. 38A, B). Antenas negras con el margen distal de cada segmento amarillo-ocre; escapo y pedicelo verde oscuro o amarillento (Fig. 28A). Pronoto verde oliva oscuro con una banda sobre la carena media longitudinal, dos bandas oblicuas en la prozona que sobrepasan el surco transversal principal, una banda en el margen inferior de lóbulos laterales de la prozona, y borde posterior de los lóbulos laterales de metazona amarillo o amarillo verdoso (Figs. 38A, B). Meso y metapleuras verde oliva con bandas amarillas (Fig. 28A). Tegminas verde pálido, con venas longitudinales y transversales amarillas que delimitan celdas irregulares relativamente grandes, con una mancha central oscura (Figs. 28A; 54H). Alas posteriores anaranjadas con ápice hialino, parte del remigio y parte superior del vannus con venas transversas conspicuas de color negro. Fémures anterior y medio verde oliva y verde amarillento (Fig. 28A). Fémur posterior amarillo-ocre con una mancha basal y tres bandas

transversales, la última en el extremo del fémur incluyendo la rótula, de color negro; tibia posterior verde claro con el extremo apical negro, a veces el extremo basal amarillo (Fig. 28A). Abdomen verde amarillento, con el margen anterior de cada segmento negro (Fig. 28A). Cerco amarillo-ocre con el ápice negro (Fig. 43A). Placa subgenital amarillo-ocre (Fig. 43A). Epiprocto con fúrculas y tubérculos de color negro (Fig. 43B).

Hembra. Similar al macho, pero más robusta. Valvas del ovipositor amarillo-ocre con las puntas de color negro.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 25,1 mm (24,5-26); hembras: 34,5 mm (27,5-41). Longitud de fémur III: machos: 13,3 mm (13-14); hembras: 17,9 mm (16-20). Longitud de tegmina: machos: 23,1 mm (19,5-25); hembras: 29,8 mm (27-31).

Material examinado. PARAGUAY: 1 ♂, San Pedro, Ruta 3, 54 km N. de S. Estanislao, 17/1/1972, Ronderos & Carbonell, MLP; 1 ♂, Dto. Amambay, Cerro Cora, 18/01/1972, Ronderos & Carbonell, MLP; 1 ♂, Paraguarí, Paraguarí, 10/03/1965, Carbonell, Mesa & Monné, FCMU; 1 ♀, Caaguazú, 12/03/1965, C.S.Carbonell, A. Mesa & W.A.Monné, FCMU; 1 ♂, Paraguari, Sapucay, 07/03/1965, A. Mesa, C.S.Carbonell & W.A.Monné, FCMU; 1 ♂, Paraguay, Sapucay, Foster, FCMU; 2 ♂, Caaguazú, Ruta Nac. N°7, 8Km al este de Coronel Oviedo, 07/02/2013, Castillo, IBS; 1 ♀, Cordillera, Valenzuela, 05/02/2013, Castillo, IBS. URUGUAY: 2 ♀, Rivera, Sierra de la Aurora, 14/03/1961, C.S.Carbonell, A. Mesa & P. San Martin, FCMU; 1 ♂, Paysandú, Cerca Estación Tambores, 24/12/1952, C.S.Carbonell, FCMU; 2 ♂, Artigas, A° Tres Cruces Grande (Timbauba), 16/02/1955, FCMU; 2 ♂, 1 ♀, Artigas, Sepulturas, 20/12/1957, C.S.Carbonell, FCMU; 1 ♂, Artigas, Arroyo Tres Cruces (Potrero Sucio), 12/02/1955, FCMU. ARGENTINA: 3 ♂, 1 ♀, Misiones, Dep. Concepción, Santa María, 9/11/1962, M.J.Viana, MACN; 1 ♂, Misiones, Dep. Concepción, Santa María, I/1964, M.J.Viana, MACN; 4 ♂, 3 ♀, Misiones, Dep. Concepción, Santa María, M.J.Viana, MACN; 1 ♂, Misiones, Loreto, MACN; 5 ♂, 2 ♀, 2 ninfas, Misiones, entre San Javier y Panambí, puente Arroyo Alipio, 27°45'18.0''S, 55°05'26.4''O, 6/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♀, Misiones, Ruta 2, casi San Javier, 27°46'50.3''S, 55°06'49.4''O, 109 m, 10/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 1 ♂, Misiones, Dep. Concepción, Santa María, 12/1945, M.J.Viana, MLP; 5 ♂, 1 ♀, Misiones, Parada Leis,

9/02/1990, Balatti, MLP; 1 ♀, Misiones, S. Jose S. Javier Pindaboy, 10-29/01/1959, G.Raimondo, MLP; 2 ♂, 4 ♀, Misiones, 02/02/1910, P. Jorgensen, MLP; 1 ♂, Misiones, Panambi, 06/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 5 ♂, Misiones, Posadas, Dpto. Capital Parada Leis Ruta Nac.105, 9/12/2002, Cigliano & Marti, MLP; 18 ♂, 5 ♀, Misiones, Posadas, Campus UNaM, 12/11/2009, Castillo, IBS; 1 ♂, 1 ♀, Misiones, Posadas, Campus UNaM, 24/04/2012, Castillo, IBS; 2 ♂, 1 ♀, Misiones, La Tai Milagrosa, 14/02/2009, Castillo, IBS; 1 ♀, Misiones, Cnia Alberdi, 03/03/2008, Castillo, IBS; 1 ♀, Misiones, Parada Leis, 25/03/2008, Castillo, IBS; 1 ♂, Misiones, Parada Leis, 08/12/2001, Castillo, IBS. BRASIL: 1 ♂, Mato Grosso, Chapada des Guimarães, 25/01/1972, Ronderos & Carbonell, MLP; 3 ♀, Río Grande do Sul, Ronda Alta, 24/02/1964. C.S.Carbonell, A. Mesa & W.A.Monné, FCMU; 1 ♂, Brasil, Mato Grosso, Ruta 86 entre Punta Perú y Dourados, 19/01/1972, C.S.Carbonell & R.A.Ronderos, FCMU; 2 ♂, Río Grande do Sul, Ronda Alta, 24/02/1964, C.S.Carbonell, A. Mesa & W.A.Monné, MZSP; 1 ♂, Río Grande do Sul, Nonoaí, 20/02/1964. C.S.Carbonell, A. Mesa & W.A.Monné, MZSP.

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Misiones), Paraguay (Paraguari, Caaguazú, Amambay, San Pedro, Cordillera), Uruguay (Rivera, Paysandú) y Brasil (Mato Grosso, Río Grande do Sul), (Fig. 57B). Ver [distribución geográfica](#) en OSF

***Diponthus* n. sp. 2**

(Figs. 28B; 33B; 38C, D; 43C, D; 46I, J; 49I, J; 52E; 53E; 54I; 56A).

Diagnosis. Similar a *D. paraguayensis* de la cual se diferencia por los siguientes caracteres: tegminas con fondo negruzco con venas longitudinales muy prominentes amarillas y transversales del mismo color que el fondo, delimitando pequeñas celdas irregulares (Figs. 28B; 54I); valvas del cingulo con borde superior recto (Fig. 52E); zygoma del cingulo más angosto (Fig. 53E); cercos del macho con base más ancha (Fig. 43C); epiprocto con bordes más angulosos, fúrculas más pequeñas, agudas (Fig. 43D); coloración general del cuerpo rojo o anaranjado rojizo con gris-azulino oscuro, moteado de negro (Figs. 28B; 33B).

Descripción. Insectos de tamaño mediano (Fig. 28B). Macho: tegumento de la cabeza liso excepto en fastigio y vertex que es impreso-puntuado; fastigio excavado, extremo del fastigio cóncavo en vista dorsal (Fig. 38D). Distancia interocular mas angosta que el ápice del fastigio (Fig. 38D). Frente ligeramente redondeada; unión fastigio-facial redondeada (Fig. 38C). Ojos prominentes y ovales, alcanzando el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 38C). Pronoto corto; carena mediana longitudinal levemente marcada en metazona, obsoleta en prozona, cortada por el surco transversal principal (Fig. 38D). Surcos transversos débilmente marcados, uno se une al surco principal en la línea media (Fig. 38D). Metazona apenas más larga y levemente más ancha que la prozona (Fig. 38D). Margen anterior del pronoto recto; margen posterior ligeramente anguloso, casi recto (Fig. 38D). Tegumento del pronoto impreso-puntuado, excepto en lóbulos laterales de la prozona liso y brillante (Fig. 38C). Tubérculo prosternal comprimido lateralmente con el ápice redondeado. Tegminas superan el extremo del abdomen, ápice con borde distal anguloso y basal redondeado (Fig. 28B); con venas longitudinales muy prominentes y transversales que delimitan pequeñas celdas irregulares (Fig. 28B; 54I). Cercos anchos en la base, tercio distal levemente curvado hacia abajo con ápice trunco, sobrepasan el extremo del epiprocto (Fig. 43C). Epiprocto con bordes laterales rectos, extremo distal puntiagudo, tubérculos en margen posterior, fúrculas prominentes con puntas agudas (Fig. 43D). Complejo fálico (Figs. 46I, J; 49I, J; 52E; 53E): valvas dorsales del aedeago relativamente cortas, curvadas hacia abajo, con ápice agudo (Fig. 52E). Valvas del cingulo subtriangulares, con ápice posterior prominente, con borde superior recto (Fig. 52E). Cingulo en forma de V (Fig. 46J); zygoma delgado con bordes angulosos (Fig. 53E). Epifalo con *lophi* perpendiculares al puente, con ápice redondeado, estrechos, no expandidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 49I, J).

Caracteres cromáticos. Color del cuerpo anaranjado-rojizo con gris-azulino oscuro, moteado de negro (Figs. 28B; 33B). Cabeza anaranjado-rojizo, surcos antenales, piezas bucales y bordes del fastigio gris oscuro; vértex con motas negras (Figs. 38C, D). Antenas negras, escapo y pedicelo anaranjados (Fig. 28B). Pronoto gris-azulino oscuro con una fina línea sobre la carena media, dos bandas oblicuas en la prozona que sobrepasan el surco principal, margen inferior de lóbulos laterales de la prozona, y metazona de color anaranjado rojizo; metazona con manchas alargadas negras (Figs.

38C, D). Meso y metapleuras gris azulino oscuro con bandas anaranjado-rojizas (Fig. 28B). Tegminas con fondo negruzco con venas longitudinales muy prominentes amarillas y transversales del mismo color que el fondo (Figs. 28B; 33B; 54I). Fémures anterior y medio de color anaranjado-rojizo, moteados de negro (Fig. 28B). Fémur posterior anaranjado-rojizo con una mancha basal y dos bandas transversales de color gris azulino oscuro, completamente moteado de negro; rótula de color anaranjado rojizo (Fig. 28B). Tibia posterior de color anaranjado rojizo, moteada de negro, con el extremo apical negro (Fig. 28B). Abdomen gris azulino moteado de negro, con áreas anaranjadas (Fig. 28B). Cerco amarillo-ocre con el ápice negro (Fig. 43C). Placa subgenital gris azulino (Fig. 43C). Epiprocto amarillo-ocre con las puntas de las fúrculas y tubérculos negros (Fig. 43D).

Hembras. Similar al macho, pero más robusta.

Medidas. Longitud del cuerpo: macho: 29 mm; hembra: 36,5. Longitud de fémur III: macho: 12 mm; hembra: 16 mm. Longitud de tegmina: macho: 24 mm; hembra: 27 mm.

Material examinado. Holotipo ♂, Argentina, Misiones, entre San Javier y Panambí, puente Arroyo Alipio, 27°45'18.0''S, 55°05'26.4''O, 6/12/2010, Cigliano & Lange, MLP. Alotipo ♀, Argentina, Misiones, Campus UNaM, 27.436778 S55.893000 O, 100 m, 12/11/2009, Castillo E., IBS.

Distribución. Misiones, Argentina (Fig. 56A).

Diponthus dispar Gerstaecker, 1873

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45121

(Figs. 29A; 34A; 39A, B; 44A, B; 47G, H; 50G, H; 52J; 53J; 54J; 57A).

Diponthus dispar Gerstaecker, 1873: 193 ([Lectotipo hembra](#), Rio Grande do Sul, Alegrete, Brazil, ZMHB Berlin Mus.; esta hembra fue seleccionada como lectotipo por CSC y aquí se designa como tal); Carbonell, 1966; Eades *et al.*, 2013

Diponthus maculiferus (Walker 1870): Kirby, 1910: 381 (sinónimo de *D. dispar*)

Comentarios nomenclaturales. Kirby (1910) establece la sinonimia de *D. dispar* con *D. maculiferus*. El prof. Carlos S. Carbonell (1966), en sus notas sobre los tipos de acridoideos neotropicales, considera a *Diponthus dispar* como una especie válida, así es considerada en Eades *et al.*, (2013) y aquí se corrobora su estatus como válida.

Diagnosis. Disco del pronoto verde oliva con tres bandas longitudinales dorsales y una banda oblicua en el margen inferior de los lóbulos laterales de color amarillo o crema (Fig. 39B). Tubérculo prosternal dirigido hacia atrás, con ápice levemente redondeado. Tegminas con fondo verde y venas transversales formando pequeñas celdas irregulares del mismo color que el fondo (Figs. 29A; 54J). Alas de color verde. Epiprocto ovalado, bordes laterales redondeados, tubérculos pequeños cerca del margen posterior; fúrculas con puntas agudas (Fig. 44B). Cercos del macho muy largos, alcanzan el extremo de la placa subgenital, digitiformes, levemente curvados hacia adentro (Fig. 44A). Valvas dorsales del aedeago en forma de gancho (Fig. 52J). Valvas del cíngulo con forma de martillo (Fig. 52J). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, no alcanzan los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50G), ápice redondeado y bordes oblicuos (Fig. 50H).

Redescripción. Insectos de tamaño grande (Fig. 29A). Macho: Tegumento de la cabeza apenas rugoso; fastigio no excavado con extremo distal recto (Fig. 39B). Distancia interocular amplia, más ancha que el ápice del fastigio (Fig. 39B). Ojos pequeños y oblongos, no alcanzan el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 39A). Frente recta o apenas redondeada; unión fastigio-facial redondeada (Fig. 39A). Pronoto con carena mediana longitudinal obsoleta en la prozona, levemente marcada en la metazona, cortada por el surco principal, este superficial; metazona más larga que la prozona (Fig. 39B). Disco del pronoto con margen anterior recto, posterior obtuso-angular (Fig. 39B). Tegumento de la prozona impreso-puntuado en el dorso (Fig. 39B); levemente impreso-puntuado en los laterales (Fig. 39A); metazona con una fina rugosidad (Fig. 39B). Meso y metapleuras rugosas a foveolados. Tubérculo prosternal dirigido hacia atrás, con ápice levemente redondeado. Tegminas y alas superan el extremo del abdomen, con el ápice ligeramente truncado (Fig. 29A); con venas transversales formando pequeñas celdas

irregulares (Fig. 54J). Patas anteriores y medias con fémures y tibias robustos (Fig. 29A). Tarsos con arolio conspicuo (Fig. 29A). Cercos muy largos, alcanzando el extremo de la placa subgenital, digitiformes, levemente curvados hacia adentro (Fig. 44A). Epiprocto ovalado, con bordes laterales redondeados, con tubérculos pequeños cerca del margen posterior; fúrculas con puntas agudas (Fig. 44B). Complejo fálico (Figs. 47G, H; 50G, H; 52J; 53J): Valvas dorsales del aedeago en forma de gancho (Fig. 52J). Valvas del cíngulo con forma de martillo (Fig. 52J). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, no alcanzan los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50I); ápice redondeado y bordes oblicuos (Fig. 50J).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo verde oliva con amarillo-ocre (Figs. 29A; 34A). Cabeza verde oliva con una banda media dorsal amarillo ocre (Fig. 39B). Antenas amarillas a marrón claro (Fig. 29A). Pronoto verde oliva con tres bandas longitudinales dorsales y una banda oblicua en el margen inferior de los lóbulos laterales de color amarillo o crema (Figs. 39A, B) Meso y metapleuras verde oscuro con bandas amarillo claro (Fig. 29A). Tubérculo prosternal color amarillo claro. Tegminas con fondo verde y venas transversales amarillas formando pequeñas celdas irregulares del mismo color que el fondo (Figs. 29A; 54J). Alas de color verde. Patas anteriores y medias de color tostado (Fig. 29A). Fémur posterior marrón claro, con una banda longitudinal color verde oscuro en la cara externa; parte superior del área de la rótula verde oscuro; tibia de color tostado a rojizo, espinas amarillas con las puntas de color negro (Fig. 29A). Abdomen amarillo verdoso; placa subgenital color crema claro (Fig. 29A); epiprocto amarillo claro con las puntas de las fúrculas y tubérculos negros (Fig. 44B).

Hembras. Semejante al macho pero más robusta. Valvas del ovipositor de color crema claro con las puntas de color negro.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 35,3 mm (35-36); hembras: 46 mm (44-48). Longitud de fémur III: machos: 18,3 mm (17-19); hembras: 24,5 mm (24-25). Longitud de tegmina: machos: 28 mm (27-30); hembras: 37,5 mm (37-38).

Material examinado. URUGUAY: 8 ♂, 4 ♀, Artigas, Sepulturas, 20-28/12/1957, C.S. Carbonell, FCMU; 1 ♀, Treinta y Tres, Carlos M. Uriarte, MLP; 1 ♂, 1

♀, Banda Oriental, MLP; 4 ♂, Artigas, Sepulturas, 19/12/1957, C.S. Carbonell, MZSP. ARGENTINA: 5 ♂, 3 ♀, Buenos Aires, Tornquist, Pileta de los Tres Picos, 20-23/01/1947, Rossi, IFML; 2 ♂, 2 ♀, Buenos Aires, Tornquist, 19/01/1947, Rossi, IFML; 2 ♀, Buenos Aires, Tornquist, Sierra de la Ventana, 08/02/1947, Rossi, IFML; 1 ♂ Buenos Aires, Sierra de la Ventana, 27/1/1973, A. Mesa & E. Corbella, MZSP; 1 ♂, Misiones, 17/12/1910, Jorgensen, MLP.

Habitat. *Diponthus dispar* ha sido encontrada en bañados semi-secos, en *Eryngium*, gramíneas y compuestas (Carbonell, com. pers.).

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Buenos Aires, Misiones), Uruguay (Artigas, Treinta y Tres) y Brasil (Rio Grande do Sul) (Fig. 57A). (Ver [distribución geográfica](#) en OSF).

Diponthus electus (Serville, 1838)

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45119

(Figs. 29B; 34B; 39C, D; 44C, D; 47I, J; 50I, J; 52K; 53K; 54K; 56B).

Acridium electum Serville, 1838[1839]: 67 ([Holotipo](#), macho, Montevideo, Uruguay, MNHN Paris)

Diponthus electus: Walker, 1870: 637; Kirby, 1910: 381; Rehn, 1913: 334; Carbonell *et al.*, 2006; Eades *et al.*, 2013.

Diponthus maculiferus (Walker, 1870)

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45112

Acridium maculiferum Walker, 1870: 622, 639 (Holotipo, macho, Montevideo, Uruguay, BMNH London NH Mus.)

Diponthus maculiferus: Kirby, 1910: 381; Liebermann, 1955: 337; Otte, 1995: 44; Carbonell *et al.*, 2006 (= *Diponthus electus*); Eades *et al.* (2013)

Eynisacris extranea Walker, 1870: 639 (Holotipo, macho, Montevideo, Uruguay, BMNH London NH Mus.); Kirby, 1910: 381 (= *Diponthus maculiferus* Walker)

Comentarios nomenclaturales. La sinonimia de *D. electus* y *D. maculiferus*, nombres considerados válidos actualmente en Eades *et al.* (2013), fue establecida en Carbonell *et al.* (2006). En este trabajo se ratifica dicha sinonimia, sobre la base de la comparación de las descripciones originales, notas de los ejemplares tipo del Prof. Carlos S. Carbonell (1966) y de los materiales examinados del área de distribución de las especies (Uruguay).

Diagnosis. Similar a *D. dispar*, de la cual se diferencia por las siguientes características: Cercos del macho cortos, adelgazándose hacia el ápice, curvados hacia abajo, dorsalmente rectos, con una ligera concavidad ventral, ápice curvado hacia abajo, alcanzando apenas el extremo del epiprocto (Fig. 44C). Epiprocto alargado, con tubérculos en el margen posterior; fúrculas más pequeñas con puntas más anchas, ligeramente agudas, alejadas de la línea media (Fig. 44D). Valvas dorsales del aedeago curvadas hacia abajo solo en su extremo apical; ápice dilatado (Fig. 52K). Valvas del cingulo en forma de gancho (Fig. 52K). Cingulo en forma de V abierta (Fig. 47J); zygoma delgado (Fig. 53K). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 50I). Tubérculo prosternal no tan comprimido lateralmente, ápice más ancho. Tegminas con área discal amarillo verdoso, área media transparente, área anal verde (Fig. 29B); con venas transversales que delimitan celdas semiregulares (Fig. 54K). Alas de color borravino. Insectos de tamaño más pequeño (Fig. 29B).

Redescripción. Insectos de tamaño mediano (Fig. 29B). Macho: tegumento de la cabeza liso. Fastigio con ápice redondeado (Fig. 39D). Distancia interocular muy amplia, más ancha que el ápice del fastigio (Fig. 39D). Frente convexa; unión fastigio-facial redondeada (Fig. 39C). Ojos pequeños, no sobrepasan el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 39C). Costa frontal ancha. Carena mediana longitudinal obsoleta en la

prozona, levemente marcada en la metazona, solo cortada por el surco principal, este débilmente marcado (Fig. 39D). Prozona más larga que metazona (Fig. 39D). Margen anterior del pronoto curvado; margen posterior del disco obtuso-angular (Fig. 39D). Tegumento de la prozona impreso-puntuado más notorio en el dorso que en los laterales; metazona con una fina rugosidad (Figs. 39C, D). Tegumento de meso y metapleuras rugoso a foveolado. Tubérculo prosternal dirigido hacia atrás, ancho y extremo redondeado. Tegminas y alas sobrepasando el extremo del abdomen (Fig. 29B); con venas transversales que delimitan celdas semi-regulares (Fig. 54K). Cercos cortos, apenas alcanzan el extremo del epiprocto, adelgazándose distalmente, con el ápice curvado hacia abajo (Fig. 44C). Epiprocto alargado, con tubérculos en el margen posterior; fúrculas pequeñas, ligeramente puntiagudas, alejadas de la línea media (Fig. 44D). Complejo fálico (Figs. 47I, J; 50I, J; 52K; 53K): Valvas dorsales del aedeago curvadas hacia abajo solo en su extremo apical; ápice dilatado (Fig. 52K). Valvas del cíngulo en forma de gancho (Fig. 52K). Cíngulo en forma de V abierta (Fig. 47J); zygoma delgado (Fig. 53K). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 50I, J).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo verde oliva claro con castaño (Figs. 29B; 34B). Cabeza verde oliva claro con una banda media dorsal crema (Fig. 39D). Antenas marrón claro (Fig. 29B). Pronoto verde oliva con tres bandas longitudinales castaño-rojizas dorsales y una banda oblicua crema en el margen inferior de los lóbulos laterales de la prozona (Figs. 39C, D). Meso y metapleuras verde con castaño rojizo sobre el epimero y episterno (Fig. 29B). Tubérculo prosternal crema. Tegminas con área discal amarillo verdoso, área media transparente, área anal verde (Fig. 29B; 34B). Alas de color borravino. Patas anteriores y medias castaño rojizo (Fig. 29B). Fémur posterior castaño rojizo con tres manchas marrón oscuro en la cara externa y dos en la cara interna; parte superior del área de la rótula marrón oscuro; tibias castaño rojizo, extremo apical y tarsos marrón claro, puntas de las espinas de color negro (Fig. 29B). Abdomen crema, con tintes verdes o marrones (Fig. 29B). Placa subgenital y epiprocto de color crema, puntas de las fúrculas y tubérculos negros; cercos amarillos con ápice negro (Figs. 44C, D).

Hembra. Similar al macho pero más robusta. Valvas del ovipositor castaño rojizo con los ápices marrones.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 26, 8 mm (25-29); hembras: 38, 3 mm (37-39). Longitud de fémur III: machos: 15 mm (14-16); hembras: 20,3 mm (20-21). Longitud de tegmina: machos: 22 mm (20-23); hembras: 30,3 mm (28-33).

Material examinado. URUGUAY: 2 ♂, 4 ♀, Rivera, Masoller, 18/11/1955, C.S.Carbonell, FCMU; 2 ♀, Cuchilla Negra (cerca de Masoller, Rivera), 14/11/1955, C.S.Carbonell, FCMU; 3 ♂, 1 ♀, Tacuarembó, Puntas Ao. Laureles (Vasscura) 26/11/1959, C.S.Carbonell & A. Mesa, FCMU; 2 ♂ Paysandú, Puerto Pepeají, 01/12/1959, A. Mesa y C.S.Carbonell, FCMU; 1 ♀, Tacuarembó, Estación Pampa, 15/12/1957, C.S.Carbonell, FCMU; 1 ♂, ptas. A° Laureles, Tacuarembó, 26/11/1959, Carbonell C., Mesa A. & San Martín P., MZSP.

Distribución. Esta especie se distribuye en Uruguay (Rivera, Tacuarembó, Paysandú, Montevideo) (Fig. 56B). Ver [distribución geográfica](#) en OSF.

Observaciones: Pictet & Saussure (1187) cita la presencia de *D. electus* para Argentina “confins de la Patagonie (G. Claraz)”, y Rehn (1913) la cita para Misiones. Sin embargo, por las descripciones que brindan estos autores, se considera que en realidad corresponden a *D. dispar*.

Diponthus crassus Bruner, 1910

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45128

(Figs. 29C; 34C; 39E, F; 44E, F; 48C, D; 51A, B; 52L; 53L; 54L; 55B).

Diponthus crassus Bruner, 1910: 303 ([Holotipo](#), hembra, Puerto Bertoni, Paraguay, UNSM Lincoln); Rehn, 1913: 335; Rehn, 1920: 72; Carbonell *et al.*, 2006; Eades *et al.*, 2013.

Diagnosis. Coloración general del cuerpo negro-azulado (Figs. 29C; 34C) con una banda ancha mediana longitudinal en cabeza y pronoto ocre o crema (Fig. 39F). Fémur posterior crema, con una banda longitudinal negra azulada en la cara externa (Fig. 29C). Tegminas con fondo pardo oscuro y venas amarillo-ocre (Fig. 29C); venas transversales gruesas delimitan grandes celdas subcuadradas (Fig. 54L). Tubérculo

prosternal recto, con ápice redondo. Tegminas y alas apenas alcanzan (machos) o sin alcanzar (hembras) el extremo del abdomen, con ápice redondeado (Fig. 29C). Epiprocto con bordes laterales redondeados, y ápice anguloso, fúrculas alejadas de la línea media, con las puntas gruesas dirigidas hacia adentro (Fig. 44F). Cercos del macho cortos, adelgazándose hacia el extremo, rectos ventralmente y ligeramente cóncavos dorsalmente, no superan el extremo del epiprocto (Fig. 44E). Valvas dorsales del aedeago cortas y gruesas, curvadas hacia abajo (Fig. 52L). Valvas del cíngulo con porción distal dilatada, margen anterior recto, borde superior con una leve emarginación (Fig. 52L). Zygoma del cíngulo ancho (Fig. 53L). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 51A), forma triangular en vista frontal (Fig. 51B).

Redescripción. Insectos medianos (Fig. 29C). Macho: tegumento de la cabeza rugoso, excepto en la parte dorsal y área postocular (Fig. 39F). Fastigio declive, ligeramente excavado, ápice recto o ligeramente cóncavo (Fig. 39F). Distancia interocular igual al ancho del extremo del fastigio (Fig. 39F). Ojos relativamente prominentes y subcirculares, excediendo el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 39E). Frente recta, unión fastigio-facial ligeramente angulosa (Fig. 39E). Tegumento de la prozona foveolado en dorso y laterales (Figs. 39E, F); tegumento de la metazona reticulado prominente (Fig. 39F). Prozona tan o ligeramente más larga que metazona; aproximadamente del mismo ancho (Fig. 39F). Carena mediana longitudinal del pronoto casi obsoleta, cortada por tres surcos transversos (Fig. 39F). Surcos transversos profundos, marcados en el dorso y en los lados (Figs. 39E, F). Margen anterior del pronoto emarginado en el medio, margen posterior del disco casi recto, con una leve punta (Fig. 39F). Tubérculo prosternal recto con ápice redondeado. Tegminas y alas apenas alcanzan el extremo del abdomen, con ápice redondeado (Fig. 29C); venas transversales gruesas que delimitan grandes celdas subcuadradas (Fig. 54L). Cercos cortos, adelgazándose hacia el extremo, ápice dirigido hacia abajo, rectos ventralmente y ligeramente cóncavos dorsalmente, no superan el extremo del epiprocto (Fig. 44E). Epiprocto con bordes laterales redondeados, el posterior anguloso, fúrculas alejadas de la línea media, con las puntas dirigidas hacia adentro (Fig. 44F). Complejo fálico (Figs. 48C, D; 51A, B; 52L; 53L): Valvas dorsales del aedeago cortas y gruesas, curvadas hacia abajo (Fig. 52L). Valvas del cíngulo con porción distal dilatada, margen anterior recto, borde superior con una leve emarginación (Fig. 52L). Zygoma del cíngulo ancho

(Figs. 48D; 53L). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 51A), forma triangular en vista frontal (Fig. 51B).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo negro-azulado con amarillo ocre pálido o crema (Figs. 29C; 34C). Cabeza con una ancha banda media longitudinal ocre que se continua en el disco del pronoto (Fig. 39F). Antenas negro-azuladas (Fig. 29C). Pronoto negro o negro-azulado con margen anterior y posterior de los lóbulos laterales ocre o crema (Figs. 39E, F). Disco del pronoto con manchas a ambos lados de la carena media en los lóbulos delimitados por los surcos transversos (Figs. 39E, F). Meso y metapleuras mayormente negras. Tegminas con fondo pardo oscuro y venas amarillo-ocre (Figs. 29C; 54L). Alas (rosadas o azul claro), venas marrones. Patas: anteriores y medias con la cara externa ocre y la cara interna negro-azulado (en la mayoría de los ejemplares examinados) (Fig. 29C). Patas posteriores amarillo ocre con una banda longitudinal negra o negro-azulada en la cara externa del fémur; cara interna del fémur y tibias negro-azuladas (Fig. 29C). Abdomen ocre, ápice del cerco, tubérculos del epiprocto y puntas de las fúrculas negras (Figs. 44E, F).

Hembra: similar al macho, pero más robusta. Tegminas y alas más cortas que el extremo del abdomen. Valvas del ovipositor color ocre con los extremos negros. Algunas hembras con tarsos posteriores rojos.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 25,3 mm (24-27); hembras 34 mm (32,5-35,5). Longitud de fémur III: machos: 13,6 mm (12,5-15); hembras: 17,3 mm (17-18). Longitud de tegmina: machos: 16,25 mm (15-17); hembras: 19,7 mm (18-22).

Material examinado. ARGENTINA: 3 ♂, 2 ♀, Misiones, San Pedro, 13/12/1957, Birabén, MLP; 1 ♀, Corrientes, Pronunciamiento, 2/1973, Zelich, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Misiones, Dos de Mayo, 02/12/1957, Birabén col, MLP; 1 ♂, 1 ♀, Misiones, San Antonio, I/1959, Ronderos & Trotz, MLP; 2 ♀, Misiones, San Pedro, 05/12/1957, Birabén, MLP; 4 ♂, 1 ♀, Misiones, Dos de Mayo, 03/12/1957, Martínez, MLP; 1 ♀, Misiones, San Pedro, Parque Prov. Cruce Caballero, a 2 km reserva, 12/12/2002, Cigliano & Marti, MLP; 1 ♀, Misiones, Bernardo de Irigoyen, RP 17, a 13 km O de Pozo Azul (desvió ruta a San Pedro), 11/12/2002, Cigliano & Marti, MLP; 1 ♂,

Misiones, Iguazú, RN 12 (km 1587), a 61 km S del Parque Nac. Iguazú, 10/12/2002, Cigliano & Marti , MLP; 1 ♀, Misiones, Bemberg, 14-30/3/1945, Hayward, Willink & Golbach, IFML; 2 ♂, Misiones, Bemberg, 12-29/03/1945, Hayward, Willink & Golbach, IFML; 1 ♂, 1 ♀, Misiones, San Antonio, 12/1946, Pierotti S. , IFML; 1 ♂, 1 ♀, Misiones, San Antonio, 07/12/1951, Willink & Monrós , IFML; 2 ♂, 1 ♀, Misiones, Panambí, 25/11/1951, Monrós & Willink , IFML; 1 ♀, Tucumán, Amaicha del Valle, 28/11/1951, Willink & Monrós , IFML; 1 ♂, Misiones, Yaguaroundi, 27/10/2006, Marti , IBS; 2 ♀, Misiones, Reserva Yaboti, a 8 km Salto del Moconá desde El Soberbio, 27°10'03.8''S, 53°59'36.1''O, 07/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 5 ♀, 3 ♂, 1 ninfa, Misiones, a 10 km de Pozo Azul hacia San Pedro, 26°26'54.8''S, 54°08'14.3''O, 08/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 4 ♂, 5 ♀, Misiones, a 20 km antes de Salto del Moconá, Reserva Yaboti, 27°10'08.9''S, 53°59'45.6''O, 328 m, 09/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 2 ♂, 1 ♀, Misiones, entre Aurora y Alba Posse, Ruta 2, 27°27'16.0''S, 54°37'07.3''O, 184 m, Cigliano & Lange, MLP; 3 ♂, 2 ♀, Misiones, ruta 2, casi San Javier, 27°46'50.3''S, 55°06'49.4''O, 109 m, 10/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 2 ♀, 1 ♂, Misiones, ruta 2, a Concepción, La Corita, Ruinas Jesuíticas Santa María, 27°53'15.6''S, 55°20'10.7''O, 135 m, 10/12/2010, Cigliano & Lange, MLP; 7 ♂, 2 ♀, Misiones, 25 de Mayo, 11/1944, Viana, MACN; 1 ♀, 1 ♂, Misiones, Aquai-Deliera, 13/12/1957, Biraben, MLP; 2 ♂, 2 ♀, Dep. Concep. Sta. Maria, Misiones, Viana, MLP; 1 ♂, General Alvear, Misiones, 15/10/1989, Balatti, MLP; 1 ♂, P. Bemberg, Misiones, 11/1954, Viana, MACN; 1 ♀, 1 ♂, Misiones, 12/11/1909, Jorgensen, MLP; 1 ♀, Misiones, San Antonio, 12/1946, Pierotti, IFML; 3 ♂, Misiones, Gral. Manuel Belgrano, Estancia Macaca (a 9 km al Sur de Dos Hermanas), 26.391667 S, 53.747611 O, 637 m., 25/11/2012; Castillo, IBS; 1 ♂, 1 ♀, Corrientes, Ituzaingó, Estancia Santo Domingo, 27.695675 S, 56.168941 O, 113 m., 03/11/2012, Castillo, IBS. BRASIL: 1 ♂, Río Grande do Sul, FCMU; 1 ♂, Nova Teutonia, 27°11' 52°23', 5/12/1962, Fritz Plaumann, FCMU; 1 ♀ Nova Teutonia, 27°11' 52°23', 18/12/1962, Fritz Plaumann, FCMU.

Distribución. Esta especie se distribuye en Argentina (Misiones, Corrientes), Brasil (Río Grande do Sul, Santa Catarina) y Paraguay (Alto Paraná) (Fig. 55B). (Ver [distribución geográfica](#) en OSF)

Observaciones. Un ejemplar hembra del IFML con etiqueta “Tucuman, Amaicha del Valle, 28/11/1951, Willink & Monrós”: debería ser un error de etiqueta, ya que otros ejemplares en esa fecha de colecta y mismos colectores provienen de Misiones.

***Diponthus* n. sp. 3**

(Figs. 30A; 35A; 40A, B; 45A, B; 48E, F; 51C, D; 52M; 53M; 54M; 55B).

Diagnosis. Similar a *D. crassus*, de la cual se diferencia por el patrón de coloración de las tegminas y el diseño de venaciones: venas transversas irregulares sin conformar celdas y con manchas pequeñas marrón claro sobre las mismas; venas longitudinales marrón oscuro (Figs. 30A; 35A; 54M); cara inferior del fémur posterior y tibia posterior de color rojo (Fig. 30A); valvas del cingulo con forma de C en vista lateral, con base angosta, porción distal dilatada (Fig. 52M); valvas dorsales gruesas y cortas (Fig. 52M). Tegminas alcanzando (hembras) o sobrepasando el extremo del abdomen (machos) (Fig. 30A).

Descripción. Insectos de tamaño mediano (Fig. 30A). Macho: cabeza con tegumento rugoso, excepto en el dorso y en área postocular (Figs. 40A, B). Fastigio levemente excavado, ápice ligeramente cóncavo (Fig. 40B). Distancia interocular igual al ancho del ápice del fastigio (Fig. 40B). Ojos relativamente prominentes y subcirculares, excediendo el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 40A). Tegumento de la prozona foveolado en dorso y laterales; tegumento de la metazona reticulado (Figs. 40A, B). Prozona tan o ligeramente más larga que metazona (Fig. 40B). Carena mediana longitudinal del pronoto casi obsoleta, cortada por tres surcos transversos (Fig. 40B). Surcos transversos muy profundos y bien marcados en el dorso y en los lados (Figs. 40A, B). Margen anterior del pronoto emarginado en el medio, margen posterior del disco en forma de V muy abierta, casi recto (Fig. 40B). Tubérculo prosternal recto con ápice redondeado. Tegminas y alas sobrepasan el extremo del abdomen, con ápice redondeado (Fig. 30A). Tegminas con venas transversas irregulares sin conformar celdas y con manchas pequeñas marrón claro sobre las mismas (Fig. 54M). Cercos con base ancha, adelgazándose gradualmente, apenas superan el extremo del epiprocto (Fig. 45A). Epiprocto corto, con bordes laterales redondeados, y posterior anguloso, fúrculas grandes alejadas de la línea media, con las puntas dirigidas hacia adentro (Fig. 45B).

Complejo fálico (Figs. 48E, F; 51C, D; 52M; 53M): valvas del cíngulo con forma de C en vista lateral, base angosta, porción distal dilatada (Fig. 52M). Valvas dorsales del aedeago gruesas y cortas (Fig. 52M). Cíngulo en forma de U muy abierta (Fig. 48F), con zygoma ancho (Fig. 53M). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Fig. 51C); forma triangular en vista frontal (Fig. 51D).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo negro-verdoso con marrón claro (Figs. 30A; 35A). Cabeza con una banda ancha mediana longitudinal marrón claro que se continúa en el disco del pronoto (Fig. 40B). Antenas marrón claro (Fig. 30A). Pronoto negro o negro-verdoso, con márgen anterior y posterior de los lóbulos laterales color marrón claro (Figs. 40A, B). Disco del pronoto con manchas a ambos lados de la carena mediana en los lóbulos delimitados por los surcos transversos (Figs. 40A, B). Meso y metapleuras verde oscuro. Tegminas con manchas pequeñas marrón claro sobre las venas transversas; venas longitudinales marrón oscuro (Figs. 30A; 35A; 54M). Alas color amarillo ocre. Patas: anteriores y medias marrón claro (Fig. 30A). Pata posterior marrón claro con una banda longitudinal negra o negro-verdosa en la cara externa del fémur; cara interna del fémur negro-verdosa; cara inferior del fémur y tibia posterior rojo brillante (Fig. 30A). Abdomen ocre, ápice del cerco, tubérculos del epiprocto y ápice de las fúrculas negro (Figs. 45A, B).

Hembra: similar al macho, pero más robusta. Tegminas y alas no superan el extremo del abdomen.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 27,5 mm (27-28); hembra: 33 mm. Longitud de fémur III: machos: 14 mm; hembra: 18,5 mm. Longitud de tegmina: machos: 19,5 mm (19-20); hembra: 23 mm.

Material examinado. BRASIL: holotipo, ♂, Paraná, Bituruna, 01/1944, Victor Staviarsky, FCMU. Alotipo, ♀, Paraná, Bituruna, 01/1944, Victor Staviarsky, FCMU. Paratipo, 1 ♀, Paraná, Bituruna, 01/1944, Victor Staviarsky, FCMU.

Distribución. Esta especie se distribuye en Brasil (Paraná), (Fig. 55B).

Diponthus porphyreus (Gerstaecker, 1873)

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45100

(Figs. 30C; 35C; 40E, F; 45E, F; 48I, J; 51G, H; 52Ñ; 53Ñ; 54Ñ; 55B).

Acridium porphyreum Gerstaecker, 1873 ([Holotipo](#), hembra, Brasil, ZMHB Berlin Mus.); Carbonell, 1994.

Diponthus porphyreum: Otte, 1995: 44.

El nombre específico es un adjetivo y se coordinó con el género gramatical del nombre de género masculino, *Diponthus*, de acuerdo con el artículo 31.2 del ICZN. Este cambio se incluyó en OSF.

Diponthus paulista Rehn, 1939 **n. syn.**

 urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45110

Diponthus paulista Rehn, 1939: 204 ([Holotipo](#), macho, Brasil, São Paulo, Dourado, ANSP Philadelphia); Liebermann, 1955: 336.

Comentarios nomenclaturales: sobre la base de la comparación de las descripciones originales, morfología de los ejemplares tipo, notas de los ejemplares tipo del Prof. Carlos S. Carbonell y de los materiales examinados del área de distribución de las especies (Brasil), se considera que *Diponthus porphyreus* y *D. paulista* constituyen la misma especie ya que no existen diferencias en los caracteres que fueron establecidos originalmente como diagnósticos (patrón de coloración de cabeza, pronoto y tegminas) para las mismas. Por lo expuesto, se establece la sinonimia entre *D. porphyreus* y *D. paulista* considerándose el primer nombre como válido.

Diagnosis. Coloración general del cuerpo marrón verdoso, con tintes borraño claro (Fig. 30C), con una ancha banda mediana longitudinal en cabeza y pronoto ocre o crema que se extiende en el área discal de las tegminas (Fig. 40F). Tubérculo prosternal recto, con ápice redondeado. Tegminas borraño claro con el área discal amarilla y nervaduras oscuras (Figs. 30C; 35C); venas transversales delimitando celdas

irregulares (Fig. 54Ñ). Alas con el remigio borravino claro y el área anal hialina a verde muy claro. Epiprocto ovalado, con extremo puntiagudo y con tubérculos en la mitad distal; fúrculas lobuladas, con ápice agudo (Fig. 45F). Cercos del macho largos, con el extremo ancho y romo, ligeramente incurvado, superando ampliamente el extremo del epiprocto (Fig. 45E). Valvas dorsales del aedeago cortas, anchas (Fig. 52Ñ). Valvas del cingulo similares a *D. n. sp. 3* con la porción distal menos dilatada (Fig. 52Ñ). Epifalo con *lophi* pequeños, paralelos al puente, con ápice agudo, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 51G, H).

Redescripción. Insectos de tamaño mediano (Fig. 30C). Macho: fastigio excavado, ápice ligeramente cóncavo (Fig. 40F). Distancia interocular tan o levemente más ancho que el ápice del fastigio (Fig. 40F). Ojos prominentes, sub-circulares, excediendo el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 40E). Frente oblicua; unión fastigio-facial redondeada (Fig. 40E). Antenas muy largas (Fig. 30C). Carena mediana longitudinal del pronoto obsoleta, cortada por tres surcos transversos bien marcados, profundos (Fig. 40F). Margen anterior del pronoto emarginado, margen posterior del disco anguloso, bordes laterales del disco de la metazona elevados (Fig. 40F). Tegumento de la prozona fuertemente rugoso en el dorso (Fig. 40F); foveolado en los laterales (Fig. 40E); tegumento de la metazona reticulado (Fig. 40F). Tegumento de meso y metapleuras fuertemente rugoso, tendiendo a reticulado. Tubérculo prosternal recto, con ápice redondeado. Metazona ligeramente más larga que la prozona (Fig. 40F). Tegminas y alas alcanzando el extremo del abdomen, o apenas superándolo (Fig. 30C). Tegminas con venas transversales delimitando celdas irregulares (Fig. 54Ñ). Patas anteriores y medias con fémures y tibias robustos (Fig. 30C). Fémur posterior delgado (Fig. 30C). Cercos largos, con el extremo ancho y romo, ligeramente incurvado, superando ampliamente el extremo del epiprocto (Fig. 45E). Epiprocto ovalado, con extremo puntiagudo y con tubérculos en la mitad distal; fúrculas lobuladas, con ápice puntiagudo (Fig. 45F). Complejo fálico (Figs. 48I, J; 51G, H; 52Ñ; 53Ñ): Valvas dorsales del aedeago cortas, anchas (Fig. 52Ñ). Valvas del cingulo similares a *D. n.sp. 3* con la porción distal menos dilatada (Fig. 52Ñ). Epifalo con *lophi* pequeños, paralelos al puente, con ápice agudo, extendidos pero sin alcanzar los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 51G, H).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo marrón verdoso con tostado (Figs. 30C; 35C). Cabeza marrón verdosa, con una ancha banda mediana dorsal de color

castaño (Fig. 40F). Antenas púrpuras, escapo y pedicelo verdosos (Fig. 30C). Pronoto marrón verdoso, a veces con tintes borravino claro, con una ancha banda mediana dorsal castaño limitada por delgadas bandas marrón oscuro (Fig. 40F). Meso y metapleuras de color marrón verdoso. Tegminas borravino claro con el área discal amarilla y nervaduras oscuras (Figs. 30C; 35C; 54Ñ). Alas con el remigio borravino claro y el área anal hialina a verde muy claro. Patas anteriores y medias de color tostado (Fig. 30C). Fémur posterior tostado con una banda delgada longitudinal de color borravino oscuro en la cara externa; cara interna borravino oscuro excepto por el extremo apical que es tostado (Fig. 30C). Tibia posterior con la cara externa de color tostado y la interna borravino (Fig. 30C). Abdomen color tostado; placa subgenital y epiprocto de color tostado con la punta de los cercos y de las fúrculas y los tubérculos de color negro (Figs. 45E, F).

Hembra. Similar al macho pero más robusta.

Medidas. Longitud del cuerpo: machos: 28,5 mm (27-30); hembras: 37,3 mm (35-39). Longitud de fémur III: machos: 16,5 mm (16-17); hembras: 20,5 mm (19,5-21). Longitud de tegmina: machos: 20,7 mm (19-22,5); hembras: 25,3 mm (23,5-26,5).

Material examinado. BRASIL: 1 ♂, 1 ♀, Corupá (Hansa Humbolt), Santa Catarina, 01/1946, A. Maller, Frank Johnson donor, FCMU; 1 ♂, 1 ♀, Corupá (Hansa Humbolt), Santa Catarina, 11/1944, A. Maller, Frank Johnson donor, FCMU; 1 ♀, Corupá (Hansa Humbolt), Santa Catarina, 01/1945, A. Maller, Frank Johnson donor, FCMU; 1 ♀, Corupá (Hansa Humbolt), Santa Catarina, 12/1960, A. Maller, MNHN; 1 ♂, Corupá (Hansa Humbolt), Santa Catarina, 01/1962, A. Maller, MNHN.

Distribución. Esta especie se distribuye en Brasil (Santa Catarina, San Pablo) (Fig. 55B). Ver [distribución geográfica](#) en OSF.

Diponthus virgatus (Gerstaecker, 1873)

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45096

(Figs. 30B; 35B; 40C, D; 45C, D; 48G, H; 51E, F; 52N; 53N; 54N; 55B).

Acridium virgatum Gerstaecker, 1873 ([Holotipo](#), hembra, Brasil, Salto Grande, ZMHB Berlin Mus.)

Diponthus virgatus: Carbonell, 1994; Otte, 1995: 44.

***Diponthus bilineatus* Rehn, 1920 n. syn.**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45131

Diponthus bilineatus Rehn, 1920: 246 ([Holotipo](#), macho, Santa Catarina, Brasil, ANSP Philadelphia); Liebermann, 1955: 337.

***Diponthus invidus* Carl, 1916 n. syn.**

LSID urn:lsid:Orthoptera.speciesfile.org:TaxonName:45117

Diponthus invidus Carl, 1916: 507 ([Alolectotipo](#), hembra, Brazil, Santa Catarina, Teresopolis, hololectotipo macho, Bresil, MHNG Geneva Museum; estos ejemplares fueron seleccionados como lectotipos por CSC y aquí se designan como tal); Liebermann, 1955: 337.

Comentarios nomenclaturales: sobre la base de la comparación de las descripciones originales, morfología de los ejemplares tipo, notas de los ejemplares tipo del Prof. Carlos S. Carbonell (1966), dibujos del complejo fálico de los ejemplares tipo realizados por Carbonell (1966) y de los materiales examinados del área de distribución de las especies (Brasil), se considera que *Diponthus virgatus*, *D. bilineatus* y *D. invidus* constituyen la misma especie ya que no existen diferencias en los caracteres que fueran establecidos originalmente como diagnósticos (patrón de coloración de cabeza, pronoto y tegminas) para las mismas. Por lo expuesto, se establece la sinonimia entre los mismos, considerándose el primer nombre como válido.

Diagnosis. Disco del pronoto marrón con banda mediana longitudinal, márgenes anterior y posterior y los lóbulos laterales de la metazona castaño (Figs. 40C, D). Tegminas con el fondo verdoso o marrón claro, venas longitudinales en la región discal color crema; vena longitudinal cubital posterior (Cu2) prominente amarillo fuerte (Figs. 30B; 35B); venas transversales marrones delimitan celdas irregulares (Fig. 54N). Alas verdes con venación oscura. Tubérculo prosternal recto, con ápice redondo. Epiprocto del macho ovalado, con extremo puntiagudo, tubérculos en la mitad distal; fúrculas

lobuladas con ápice puntiagudo (Fig. 45D). Cercos del macho levemente curvados hacia abajo, con extremo romo, apenas superando el extremo del epiprocto (Fig. 45C). Valvas dorsales del aedeago con extremo distal fuertemente curvado hacia abajo, ápice expandido (Fig. 52N). Valvas del cingulo como en *D. porphyer* con borde posterior de la porción distal recto (Fig. 52N). Epifalo con *lophi* paralelos al puente, subrectangulares, expandidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 51E, F).

Redescripción. Insectos de tamaño mediano a grande (Fig. 30B). Macho: fastigio excavado, ápice ligeramente cóncavo, o recto (Fig. 40D). Distancia interocular tan o levemente más ancha que el ápice del fastigio (Fig. 40D). Ojos prominentes y ovales, excediendo el nivel del vértex en vista lateral (Fig. 40C). Frente levemente oblicua a recta; unión fastigio-facial redondeada (Fig. 40C). Carena mediana longitudinal del pronoto obsoleta, cortada por cuatro surcos transversos profundos (Fig. 40D). Margen anterior del pronoto emarginado, margen posterior anguloso, bordes laterales del disco de la metazona elevados (Fig. 40D). Metazona levemente más larga y ancha que prozona (Fig. 40D). Tegumento de la prozona fuertemente rugoso en el dorso (Fig. 40D); foveolado en los laterales (Fig. 40C); tegumento de la metazona reticulado (Fig. 40D). Tegumento de meso-metapleuras fuertemente rugoso, tendiendo a reticulado. Tubérculo prosternal recto, con ápice redondo. Tegminas y alas alcanzando el extremo del abdomen (Fig. 30B). Tegminas con venas transversales que delimitan celdas irregulares (Fig. 54N). Patas anteriores y medias con fémures y tibias robustas (Fig. 30B). Fémures posteriores delgados (Fig. 30B). Cercos levemente curvados hacia abajo, con extremo romo, apenas superando el extremo del epiprocto (Fig. 45C). Epiprocto ovalado, con extremo puntiagudo, tubérculos en la mitad distal; fúrculas lobuladas y con ápice puntiagudo (Fig. 45D). Complejo fálico (Figs. 48G, H; 51E, F; 52N; 53N): Valvas dorsales del aedeago con extremo distal fuertemente curvado hacia abajo, ápice expandido (Fig. 52N); valvas del cingulo como en *D. porphyer* con borde posterior de la porción distal recto (Fig. 52N); epifalo con *lophi* paralelos al puente, subrectangulares, expandidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (Figs. 51E, F).

Caracteres cromáticos. Coloración del cuerpo tostado con marrón oscuro (Figs. 30B; 35B). Cabeza marrón con una banda mediana dorsal castaño oscuro (Fig. 40D).

Antenas marrón-claro (Fig. 30B). Pronoto marrón con una banda mediana longitudinal, márgenes anterior y posterior del disco, porciones entre los surcos transversos y los lóbulos laterales de la metazona de color castaño (Figs. 40C, D). Meso y metapleuras marrones. Patas anteriores y medias color tostado (Fig. 30B). Patas posteriores con una línea delgada negra en la cara externa (Fig. 30B); cara interna negra. Tegminas con el fondo verdoso o marrón claro, venas longitudinales en la región discal color crema; vena longitudinal cubital posterior (Cu2) prominente amarillo fuerte; venas transversales marrones (Figs. 30B; 35B; 54N). Alas verdes con venas oscuras. Abdomen marrón claro, placa subgenital y cercos marrón claro (Fig. 45C); epiprocto marrón claro con tubérculos negros (Fig. 45D).

Hembra. Tegminas y alas no alcanzan el extremo del abdomen.

Medidas. Longitud del cuerpo: macho: 30 mm; hembras: 42,5 mm (40-47). Longitud de fémur III: macho: 16 mm; hembras: 22,5 mm (22-23). Longitud de tegmina: macho: 21 mm; hembras: 26,2 mm (26-26,5).

Material examinado. BRASIL: 1 ♂, Teresópolis, Santa Catarina, Fruhstorfer, FCMU; 1 ♀, Sao Jose, Santa Catarina, 16/01/1960, Biezanko, FCMU; 1 ♀, Cauna, Santa Catarina, 12/1945, Maller A., F. Johnson donor, FCMU; 1 ♂, 1 ♀, Santa Catarina, 28 km SW de Mafra, 31/01/1992, A. Mesa & R. García, MZSP.

Distribución. Esta especie se distribuye en Brasil (San Pablo, Santa Catarina) (Fig. 55B). (Ver [distribución geográfica](#) en OSF)

5.3.4. DISCUSIÓN

Los resultados de la revisión sistemática del género permiten establecer que las especies de *Diponthus* se distinguen principalmente por los siguientes caracteres: el diseño y patrón de coloración de las venas transversales de las tegminas, la forma de las valvas del cíngulo, la forma de las valvas dorsales del aedeago, la forma de los *lophi* del epifalo y por el patrón de coloración del cuerpo. Otros caracteres útiles para identificar

las especies son: forma del fastigio; forma y patrón de coloración del pronoto; forma y orientación del tubérculo prosternal; número de surcos transversos que cortan la carena mediana dorsal del pronoto; patrón de coloración del fémur posterior; forma del cerco, epiprocto y fúrculas del macho. Algunos de los caracteres utilizados para la identificación de especies de *Diponthus*, por ejemplo, el diseño y patrón de coloración de las venas transversales de las tegminas y los caracteres del complejo fálico, de gran utilidad en el diagnóstico de las especies, son definidos y descriptos por primera vez en este trabajo.

Los estudios taxonómicos del género *Diponthus* Stål permitieron realizar los siguientes cambios nomenclaturales: los nombres *D. permistus* (Serville), *D. communis* Bruner, *D. schulzi* Bruner y *D. pictus* (Bolívar) se sinonimizan bajo *D. argentinus* Pictet & Saussure. *Diponthus puelchus* Pictet & Saussure y *D. nigroconspersus* (Stål) se consideran nombres válidos. Los nombres *D. invidus* Carl y *D. bilineatus* Rehn se sinonimizan bajo *D. virgatus* (Gerstaecker). *Diponthus clarazianus* Pictet & Saussure se sinonimiza con *D. cribratus* (Serville). El nombre *D. paulista* Rehn pasa a sinonimia bajo el nombre *D. porphyreus* (Gerstaecker). Se describen tres nuevas especies de *Diponthus*, *D. n.sp. 1*, distribuida en Bolivia (Santa Cruz), *D. n.sp. 2*, de Argentina (Misiones) y *D. n.sp. 3* distribuida en Brasil (Paraná). Por lo tanto, el género queda constituido por un total de 15 especies válidas.

A partir de los estudios morfológicos llevados a cabo durante la revisión del género *Diponthus*, se analizó la homología primaria de diferentes estructuras que han sido consideradas por diversos autores para establecer las relaciones del género con los restantes miembros de la subfamilia Romaleinae y que se discuten a continuación.

Roberts (1941) crea la subfamilia Romaleinae sobre la base de las características del complejo fálico incluyendo 36 géneros, junto con *Diponthus*. Considera que esta subfamilia pertenece al grupo Cryptosacci, definido por poseer saco eyaculatorio cerrado. Roberts (1941) considera que esta subfamilia constituye un grupo antiguo que se separó del tronco Cryptosacci tempranamente y se diferenció en ciertos aspectos mientras que retuvo características primitivas.

Dirsh (1956) considera que la genitalia masculina de los Romaleinae no es única dentro de Acrididae, sin embargo, sostiene que dicha subfamilia puede ser definida por características únicas como el órgano estridulatorio de las alas posteriores. Este autor no incluye a *Diponthus* dentro de esta subfamilia y lo considera *incertae saedis* dentro de Catantopinae.

Rehn & Grant (1959) sostienen que si bien el complejo fálico de *Diponthus* es aberrante, es básicamente de tipo Romaleinae, y lo incluyen junto con *Gurneyacris* en la nueva tribu Diponthini (Romaleinae) que definen sobre la base de características propias del complejo fálico. Esta tribu no es reconocida en la clasificación actual de la familia (Otte, 1995; Eades *et al.*, 2013).

Diponthus presenta junto con *Gurneyacris* características únicas de la genitalia masculina (tamaño del epifalo, desarrollo de valvas del cingulo y posición y forma del esclerito ectofálico ventral, tamaño y forma de las valvas basales del endofalo) que los diferencia de los restantes géneros de Romaleini. Debido a estas estructuras, Amédégnato (1977) considera que las afinidades de estos géneros son inciertas dentro de la tribu y subfamilia Romaleinae.

Según Roberts & Carbonell (1992) *Diponthus* presenta el tipo de genitalia más evolucionado que existe en la subfamilia, debido principalmente a la presencia del arco del cingulo bien desarrollado.

Con respecto a las estructuras estridulatorias, muchos Romaleinae presentan estructuras bien desarrolladas en la región vannal de las alas. El primer área vannal de las alas posee vénulas transversales arqueadas, paralelas y fuertemente aserradas (Dirsh, 1956). El sonido se produce al mover ambas alas, abiertas en 45°, frotando el ala posterior contra una vena engrosada de la cara ventral de la tegmina, produciendo un canto largo y fuerte con una estructura temporal característica (Riede, 1987).

En *Agriacris* y *Staleochlora* tanto machos como hembras, y aún en las especies braquípteras, existe desarrollo del aparato estridulador (Roberts & Carbonell, 1992).

En *Xyleus*, en la región vannal de las alas, las venas A1 y A2 están muy juntas, y entre ellas corre una serie de vénulas arqueadas y denticuladas que actúan como raspadores durante la estridulación. Detrás de estas venas existe un área hialina con venas cruzadas que probablemente sirva como área de radiación durante la estridulación. Este tipo de aparato estridulador es común a la mayoría de los romaleinos. En *Zoniopoda* también existe el mismo tipo de aparato estridulador (Carbonell, 2007).

En *Chromacris speciosa* y en otras especies del género y de la subfamilia las venas cruzadas aserradas entre la primera anal (1A) y la segunda anal (2A) contactan con venas del raspador sobre el lado ventral de las tegminas cuando las alas están plegadas; las áreas fenestradas o con tímpano a cada lado de estas venas cruzadas están bien desarrolladas actuando como un resonador (Roberts & Carbonell, 1982).

La producción de sonidos en Romaleinae difiere, con respecto a los Gomphocerinae (Acrididae), tanto en el mecanismo como en la función. En *Staleochlora viridicata* y *Coryacris angustipennis* el canto está relacionado con las interacciones entre machos, durante peleas entre el macho que está copulando y un macho “intruso” (Riede, 1987); es simple y no muestra variación interespecífica, y tampoco presenta respuesta fonotáctica de las hembras. Un mecanismo similar también ocurre en *Taeniopoda eques* (Whitman & Orsak, 1985). En estos grupos, el aislamiento de especies no está dado por el canto sino por señales químicas, como feromonas (Whitman & Orsak, 1985; Riede, 1987). En los géneros *Prionolopha* y *Xyleus* el área adyacente a las venas aserradas se transforma en un resonador, y el canto es más fuerte y presenta una estructura temporal más compleja, por lo que en estos grupos podría intervenir la fonotaxis (Riede, 1987).

Rehn & Grant (1959) en su descripción de la tribu Diponthini (*Diponthus* y *Gurneyacris*) mencionan la ausencia de vénulas cruzadas especializadas en el primer área vannal y alas sin fenestración. Dirsh (1956) también considera que las especies de *Diponthus* carecen de órganos estridulatorios en las alas posteriores, y Uvarov & Dirsh (1961) lo excluyen de Romaleinae ya que consideran la presencia de especialización estridulatoria como uno de los tres caracteres diagnósticos de la subfamilia.

Sin embargo, luego de examinar las alas de los ejemplares de *Diponthus*, tanto en machos como en hembras, se comprobó la presencia de cerdas sobre las venas transversales entre las venas primer cubital (Cu1) y primer anal (A1), que posiblemente podrían actuar como estructuras estridulatorias. Estas mismas estructuras también fueron observadas en *Gurneyacris nigrofasciata*.

Por lo expuesto y en base a las características antes mencionadas se considera que *Diponthus* pertenece a la subfamilia Romaleinae, y junto con su género hermano *Gurneyacris* constituyen un grupo estrechamente relacionado a los Romaleini. Estudios filogenéticos futuros que contemplen el análisis del total de géneros de la subfamilia Romaleinae permitirán determinar si estos géneros hermanos pueden ser incluidos dentro en una tribu aparte (Diponthini) o permanecer dentro de los Romaleini.



Figura 26. *Diponthus*, machos. Hábito lateral. Escala: 1 cm.



Figura 27. *Diponthus*, machos. Hábito lateral. Escala: 1 cm.



Figura 28. *Diponthus*, machos. Hábito lateral. Escala: 1 cm.



Figura 29. *Diponthus*, machos. Hábito lateral. Escala: 1 cm.



Figura 30. *Diponthus*, machos. Hábito lateral. Escala: 1 cm.



Figura 31. *Diponthus*, machos. Hábito dorsal.



Figura 32. *Diponthus*, machos. Hábito dorsal.



Figura 33. *Diponthus*, machos. Hábito dorsal.



Figura 34. *Diponthus*, machos. Hábito dorsal.



Figura 35. *Diponthus*, machos. Hábito dorsal.



D. argentinus



D. pycnostictus



D. puelchus



Figura 36. *Diponthus*, machos. A,C,E, cabeza y pronoto lateral; B,D,F, cabeza y pronoto dorsal.



D. nigroconspersus



D. cribratus



D. festivus



Figura 37. *Diponthus*, machos. A,C,E, cabeza y pronoto lateral; B,D,F, cabeza y pronoto dorsal.



D. paraguayensis



D. n.sp. 2



D. n.sp. 1



Figura 38. *Diponthus*, machos. A,C,E, cabeza y pronoto lateral; B,D,F, cabeza y pronoto dorsal.



D. dispar



D. electus



D. crassus



Figura 39. *Diponthus*, machos. A,C,E, cabeza y pronoto lateral; B,D,F, cabeza y pronoto dorsal.



D. n.sp. 3



D. virgatus



D. porphyreus



Figura 40. *Diponthus*, machos. A,C,E, cabeza y pronoto lateral; B,D,F, cabeza y pronoto dorsal.

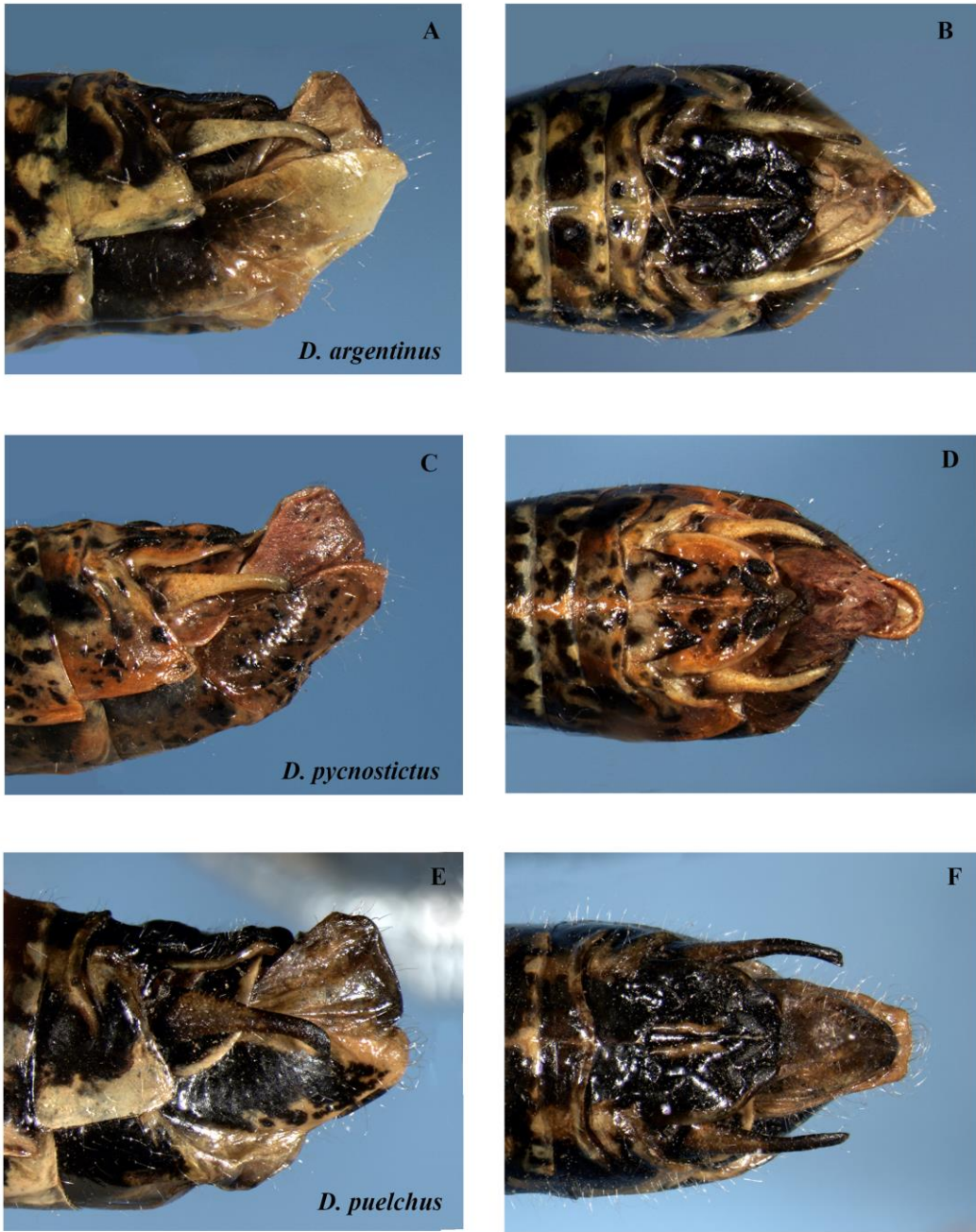


Figura 41. *Diponthus*, machos. A,C,E, extremo abdominal, lateral; B,D,F, extremo abdominal, dorsal.



Figura 42. *Diponthus*, machos. A,C,E, extremo abdominal, lateral; B,D,F, extremo abdominal, dorsal.



Figura 43. *Diponthus*, machos. A,C,E, extremo abdominal, lateral; B,D,F, extremo abdominal, dorsal.



Figura 44. *Diponthus*, machos. A,C,E, extremo abdominal, lateral; B,D,F, extremo abdominal, dorsal.

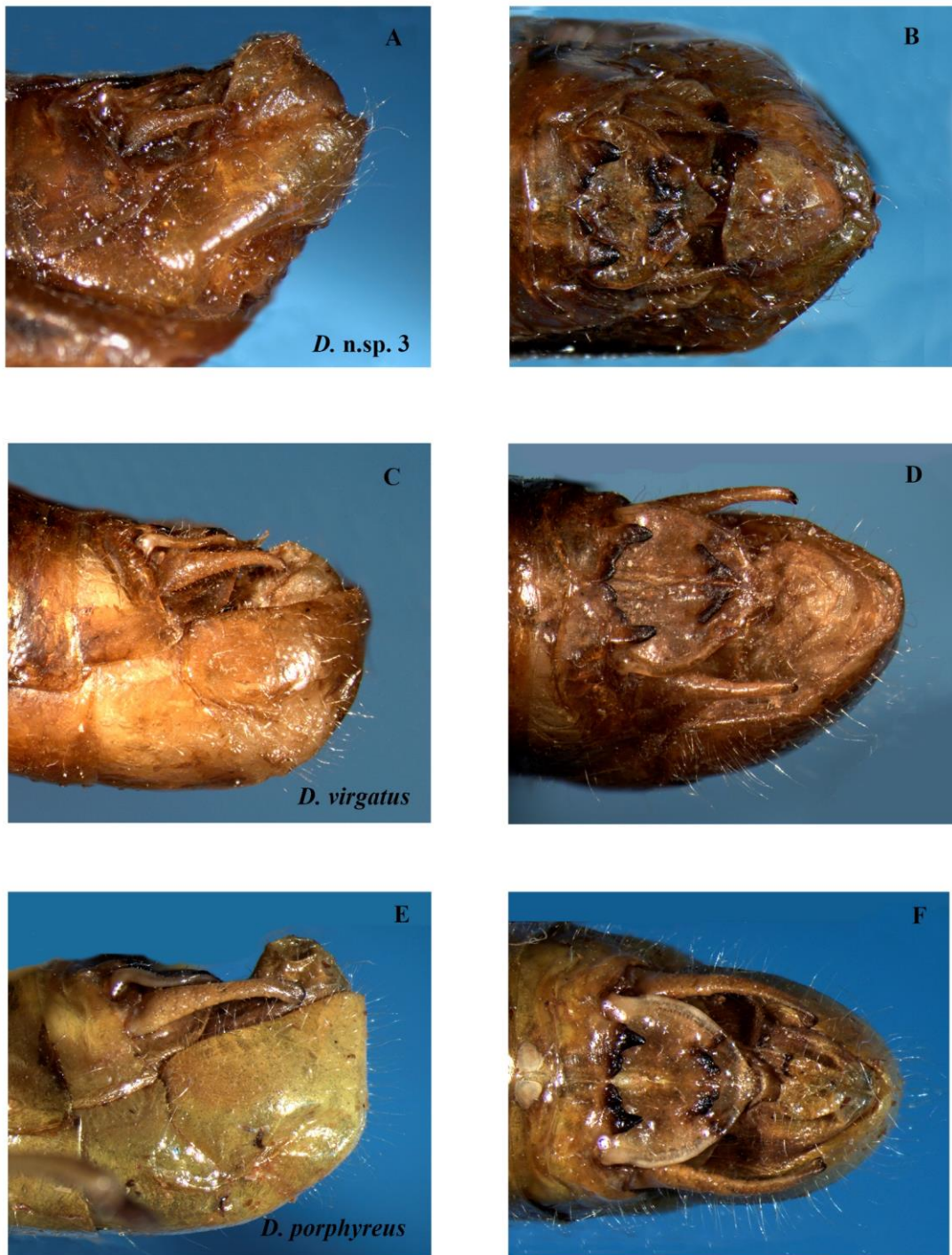


Figura 45. *Diponthus*, machos. A,C,E, extremo abdominal, lateral; B,D,F, extremo abdominal, dorsal.

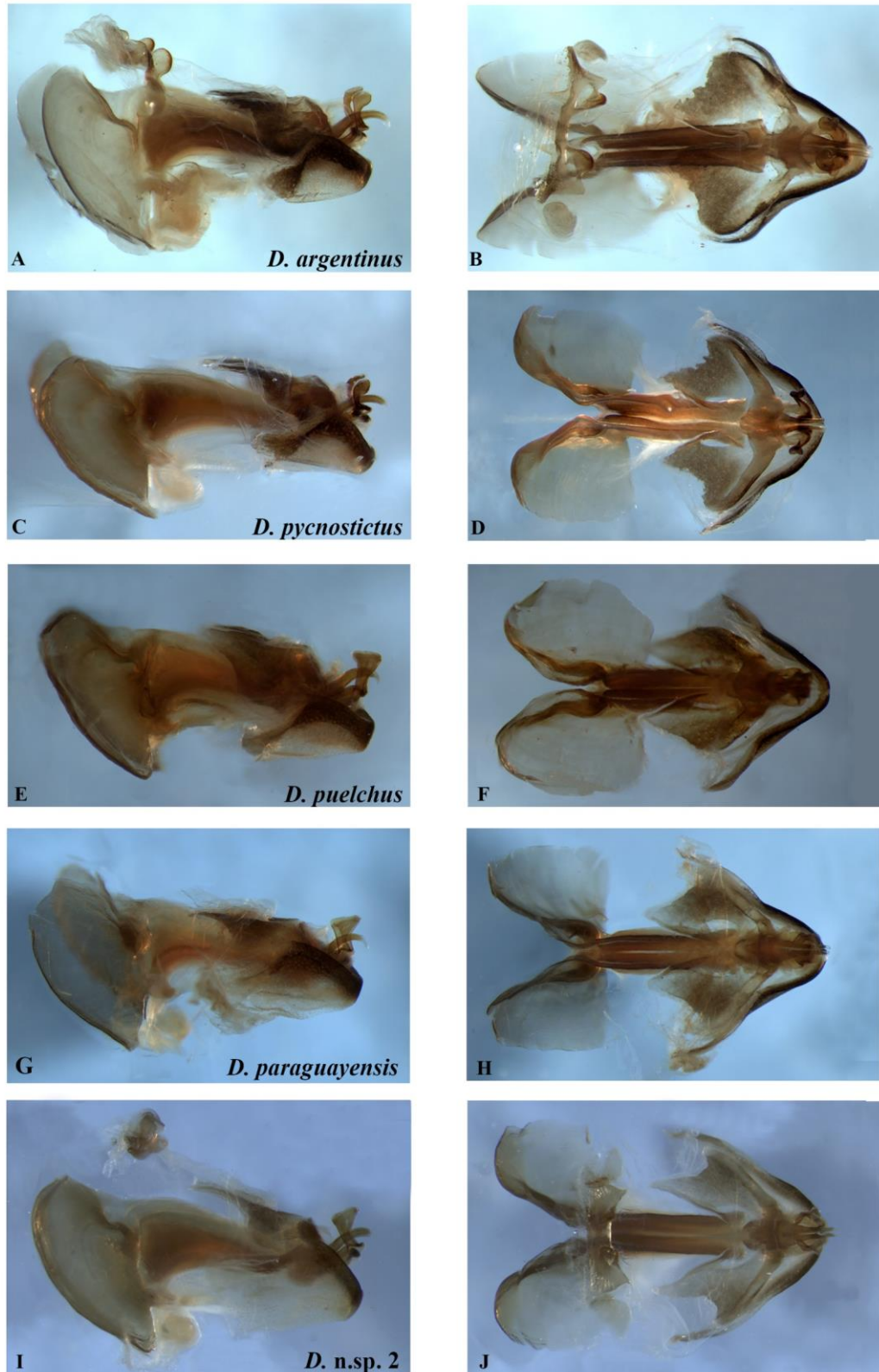


Figura 46. *Diponthus*, machos. A,C,E,G,I, complejo fálico, lateral; B,D,F,H,J, complejo fálico, dorsal.

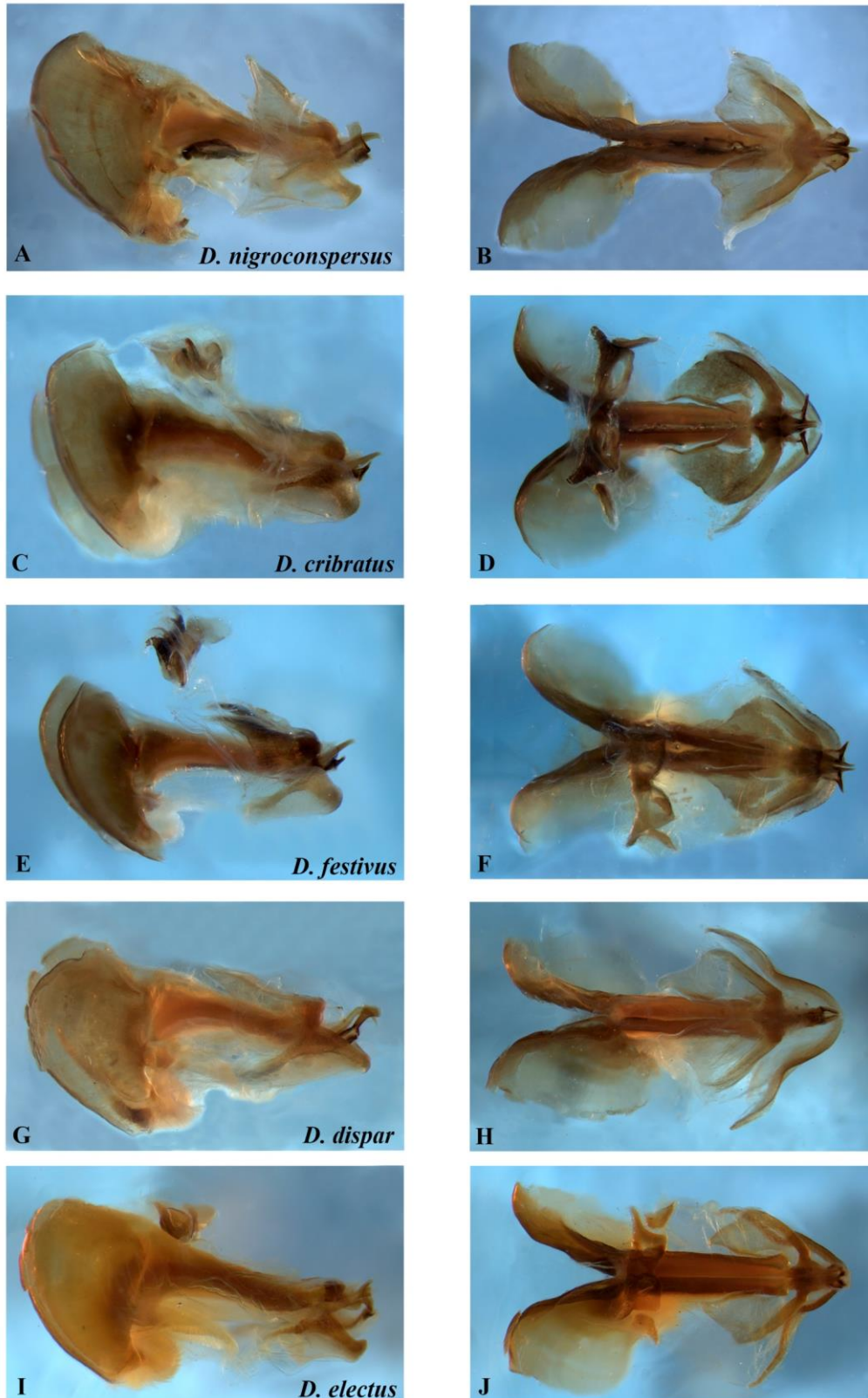


Figura 47. *Diponthus*, machos. A,C,E,G,I, complejo fálico, lateral; B,D,F,H,J, complejo fálico, dorsal.

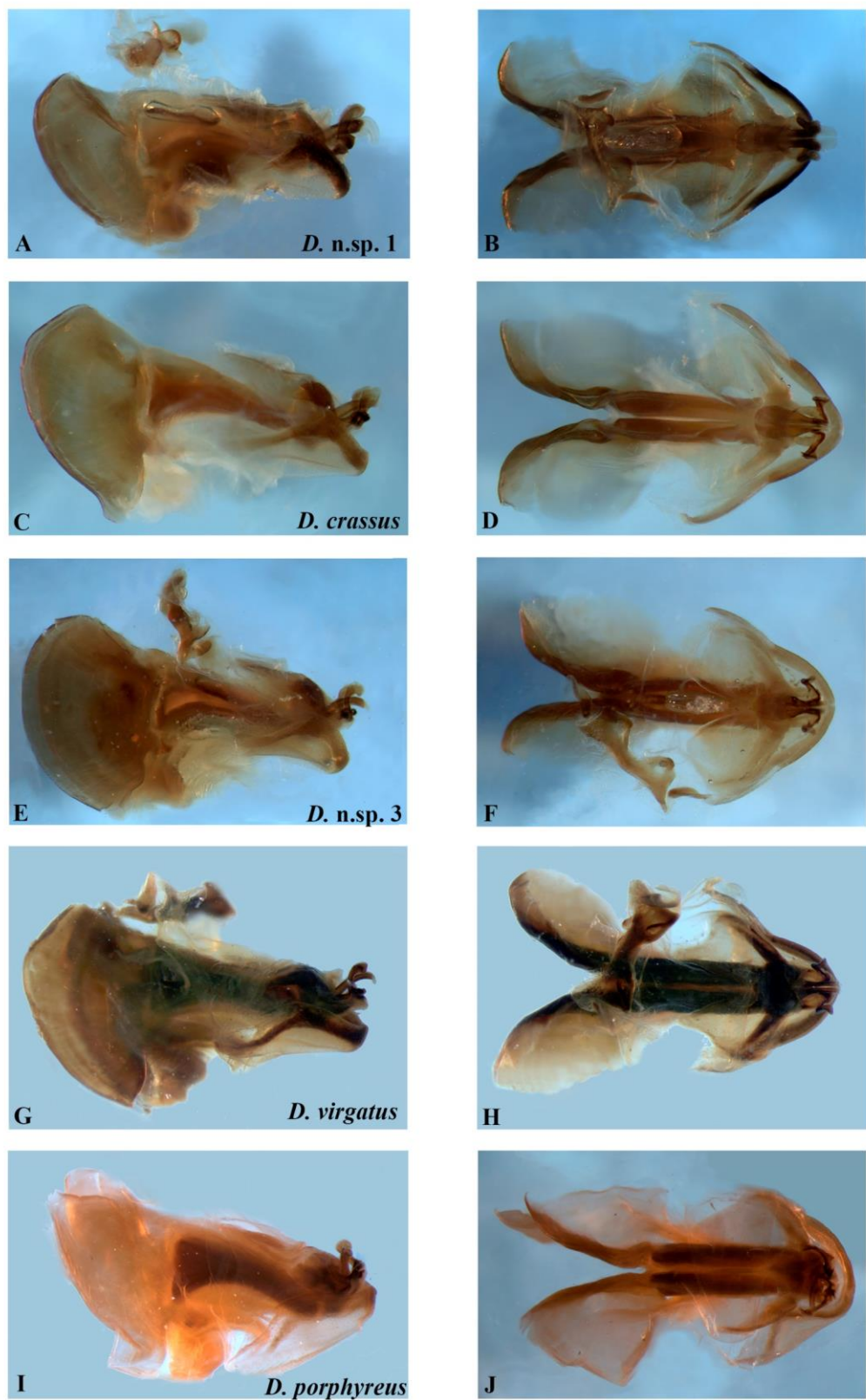


Figura 48. *Diponthus*, machos. A,C,E,G,I, complejo fálico, lateral; B,D,F,H,J, complejo fálico, dorsal.

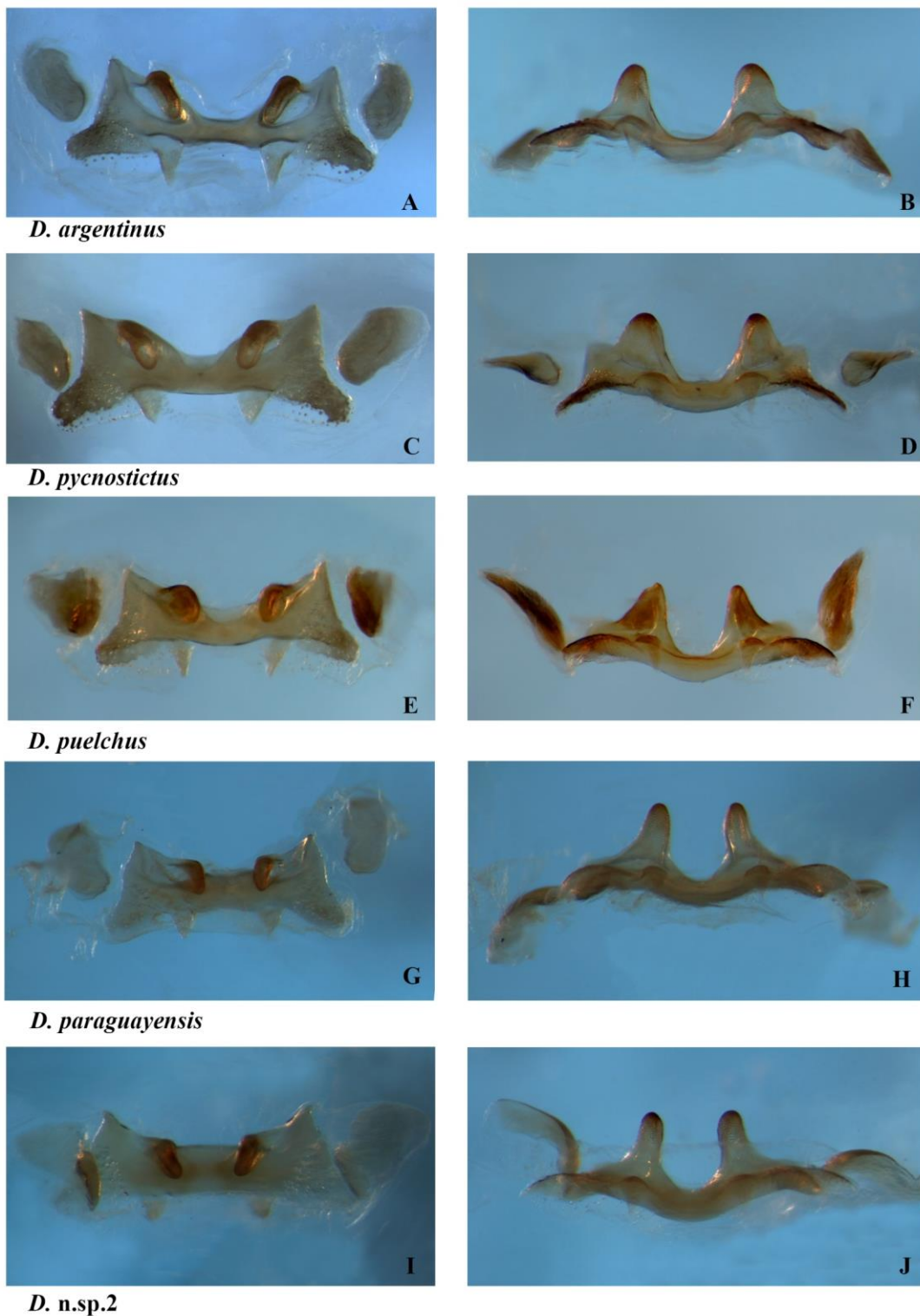


Figura 49. *Diponthus*, machos. A,C,E,G,I, epifalo, dorsal; B,D,F,H,J, epifalo, frontal.

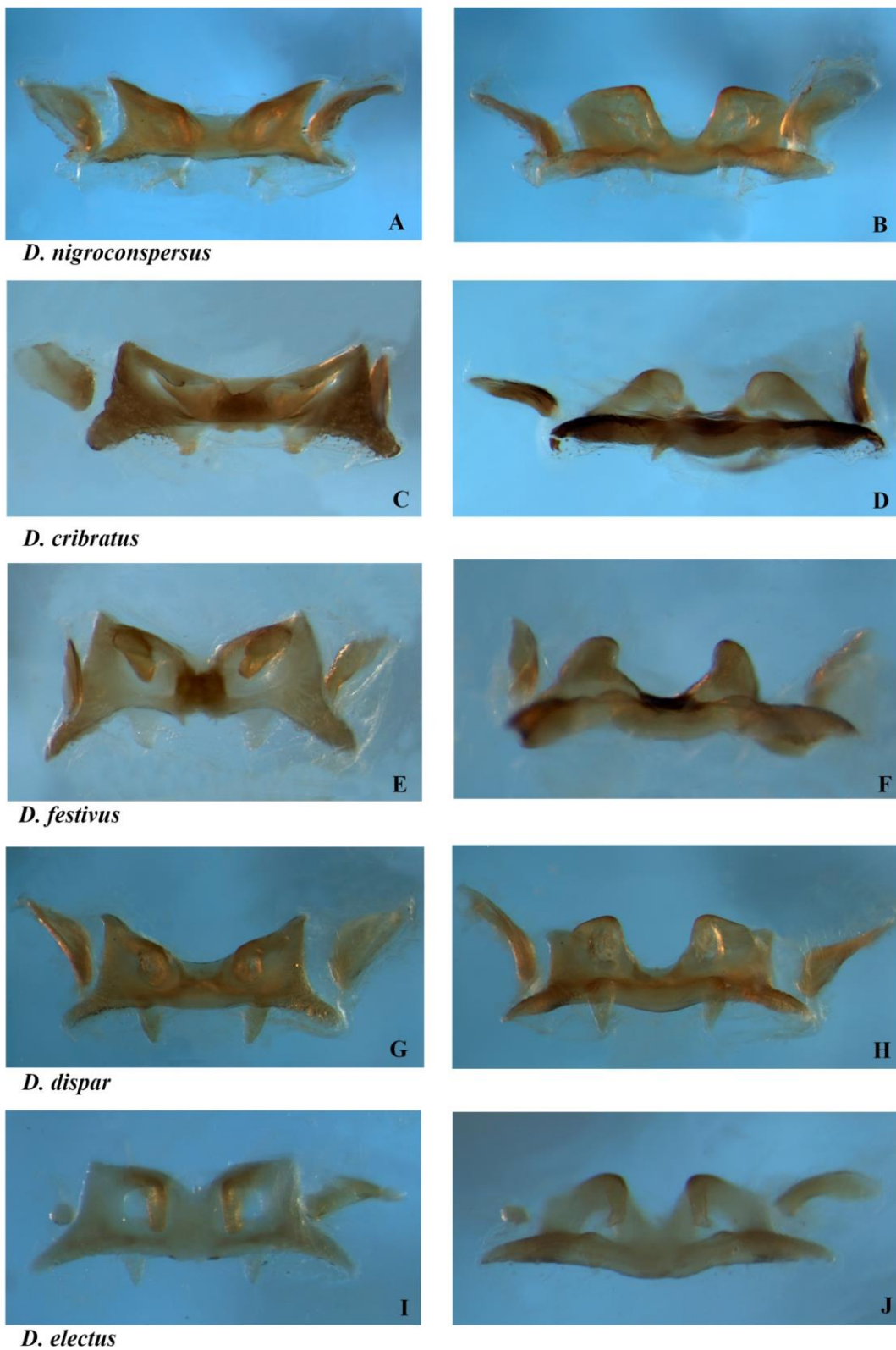


Figura 50. *Diponthus*, machos. A,C,E,G,I, epifalo, dorsal; B,D,F,H,J, epifalo, frontal.

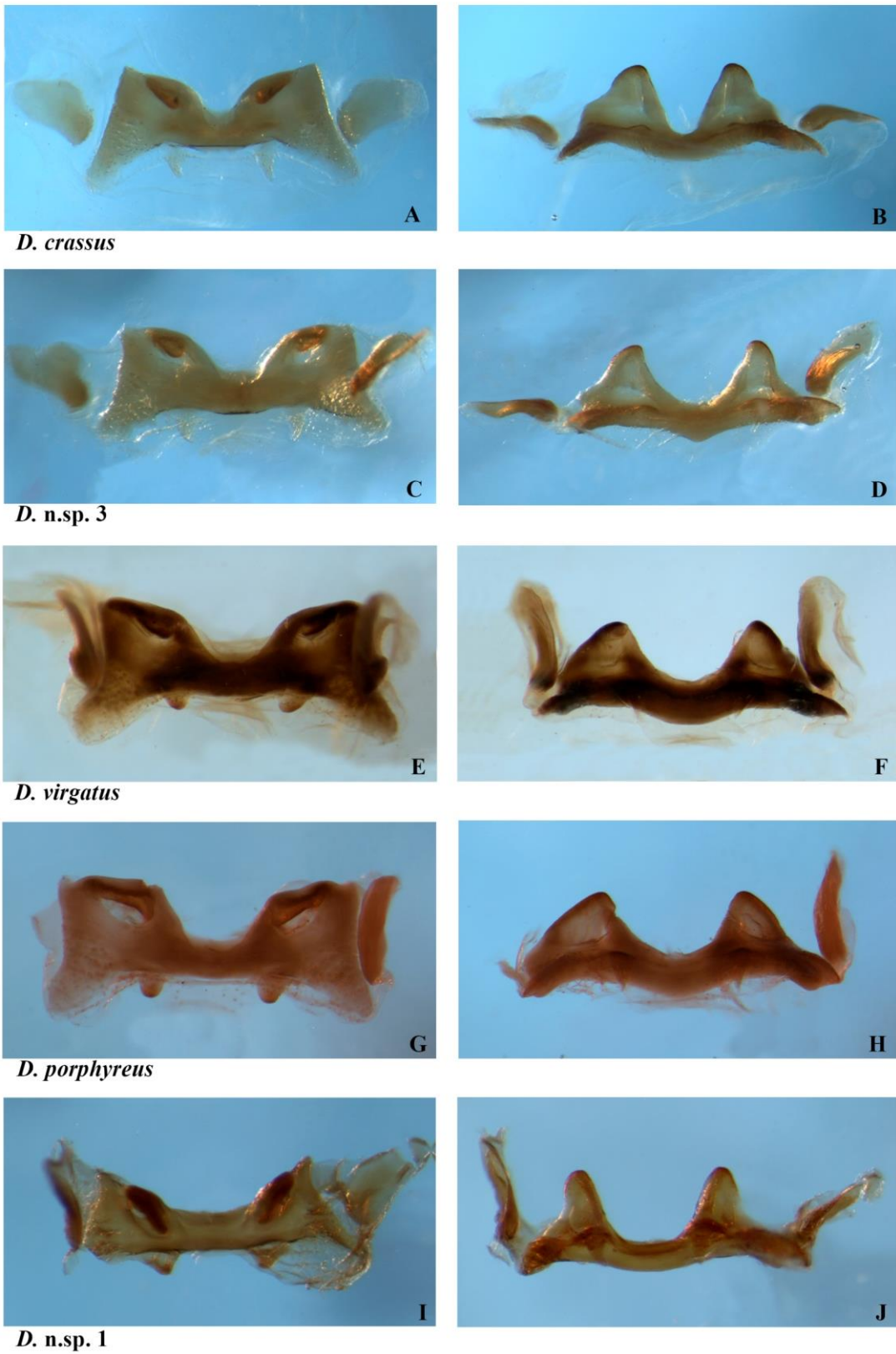


Figura 51. *Diponthus*, machos. A,C,E,G,I, epifalo, dorsal; B,D,F,H,J, epifalo, frontal.

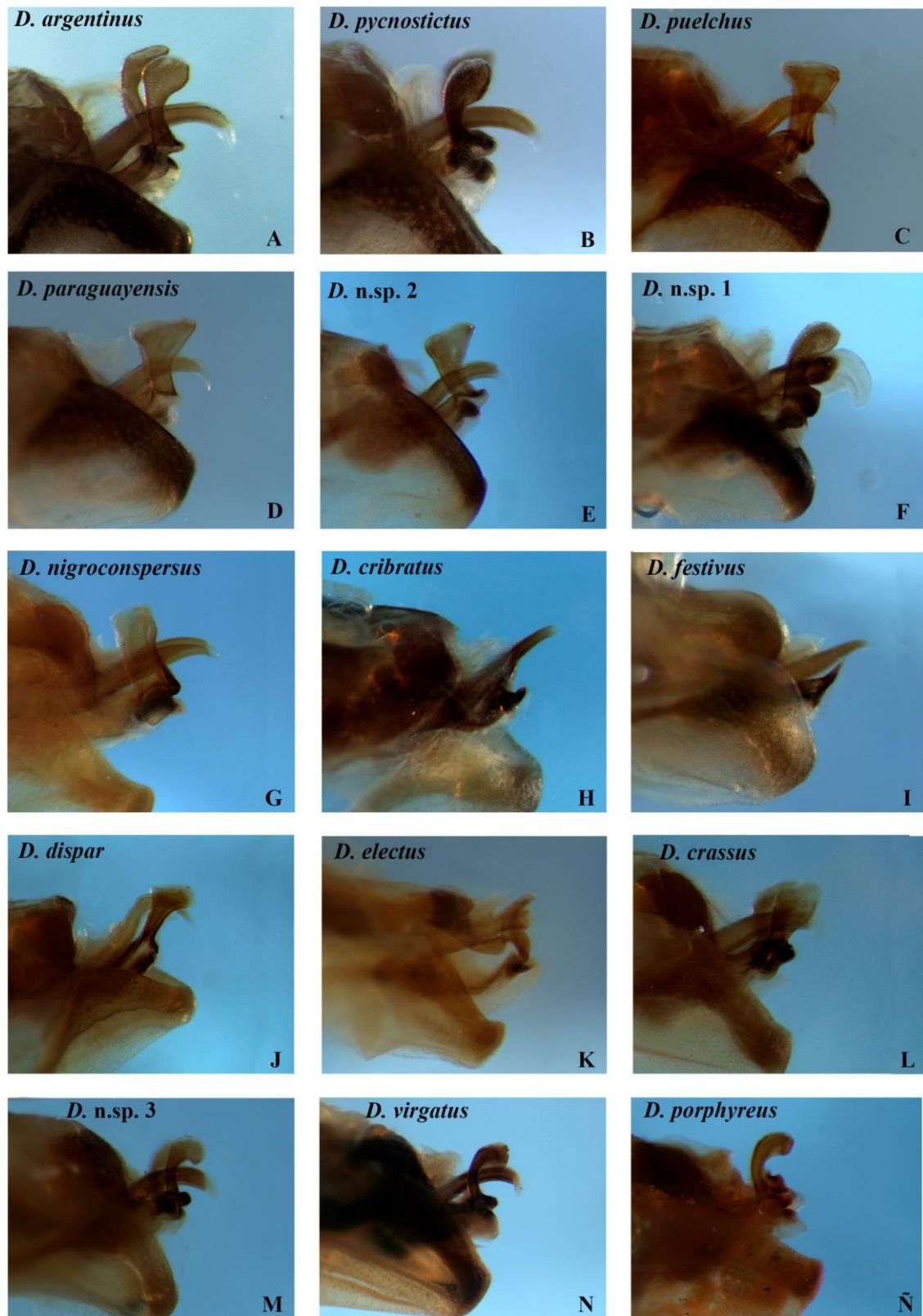


Figura 52. *Diponthus*, machos. A-Ñ, extremo distal del complejo fálico, lateral.

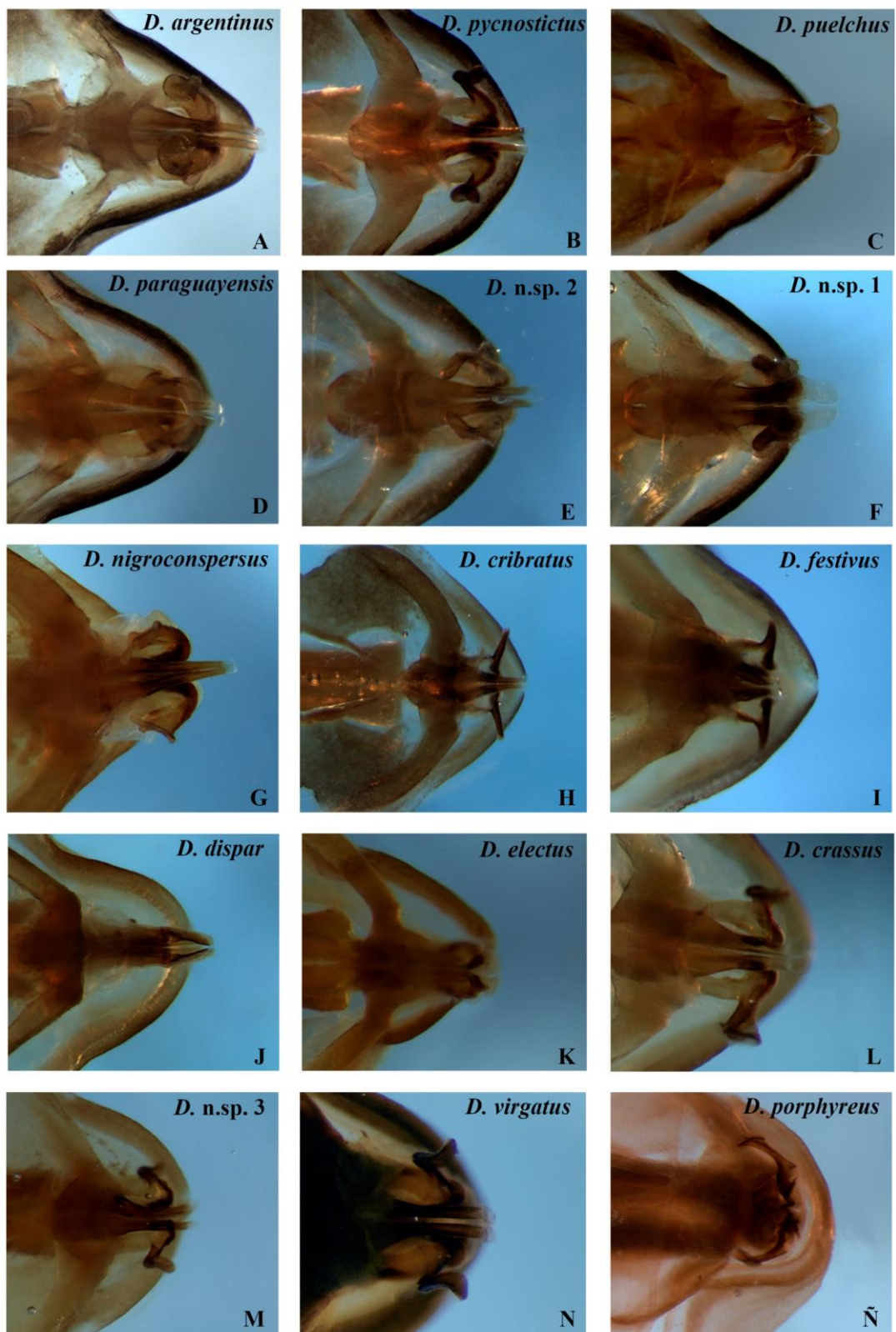


Figura 53. *Diponthus*, machos. A-Ñ, extremo distal del complejo fálico, dorsal.



Figura 54. *Diponthus*, machos. A-Ñ, detalle de la tegmina.

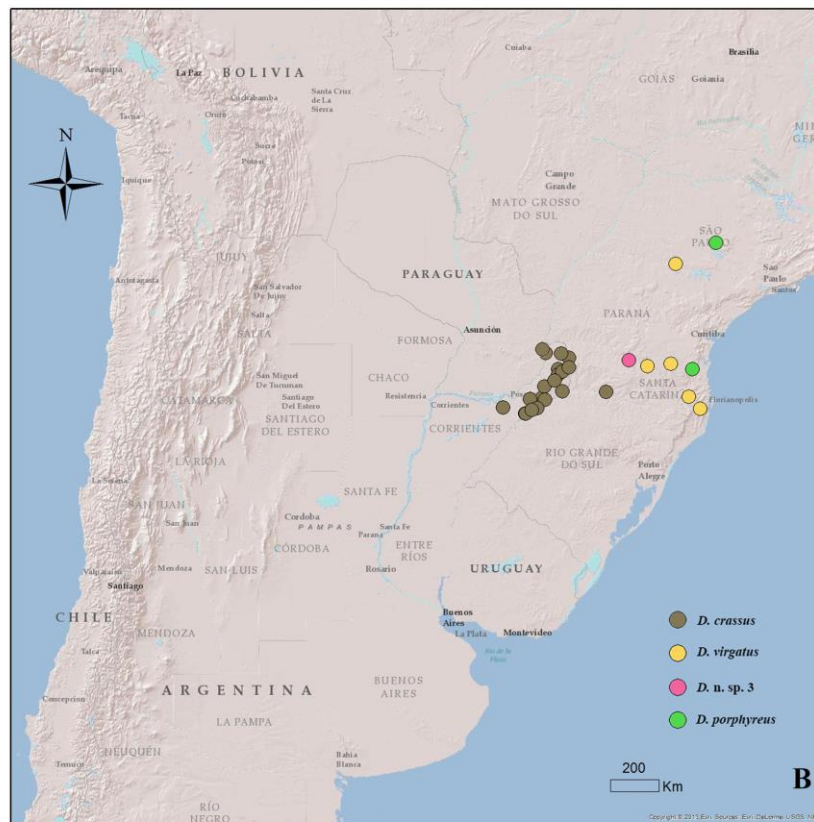
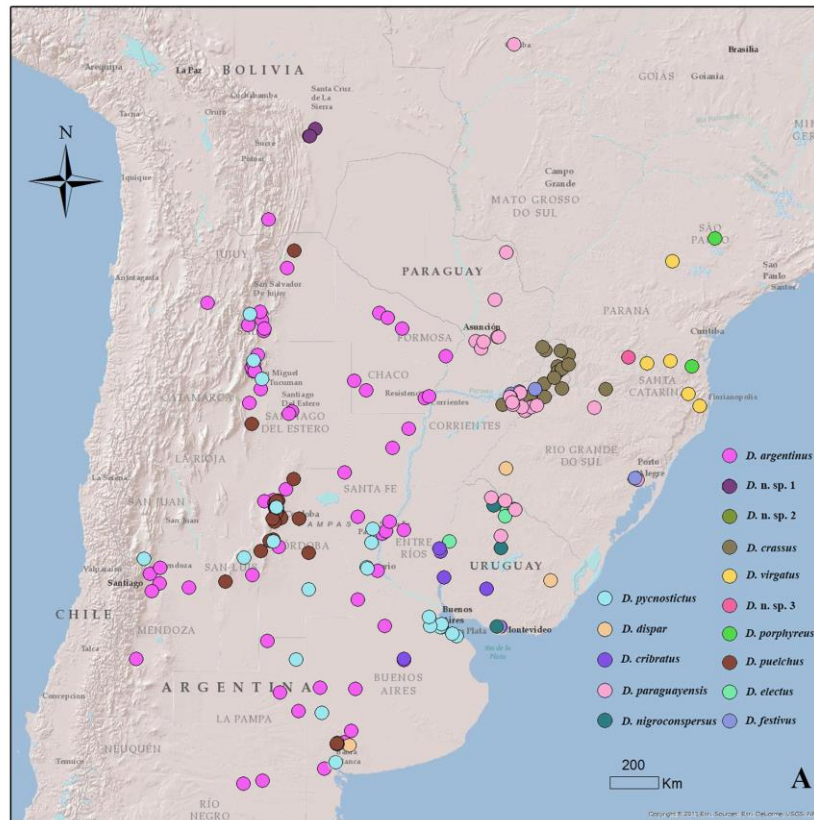


Figura 55. A, Distribución geográfica de las especies de *Diponthus*. B, Distribución geográfica del grupo de especies *crassus* (*D. crassus*, *D. n.sp. 3*, *D. porphyreus*, *D. virgatus*).

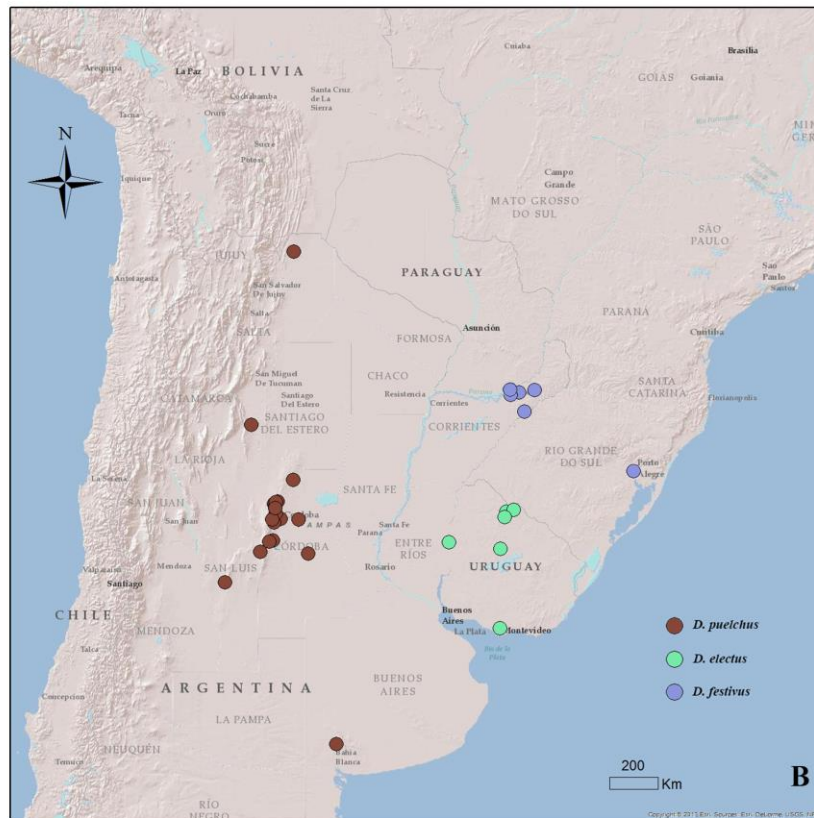
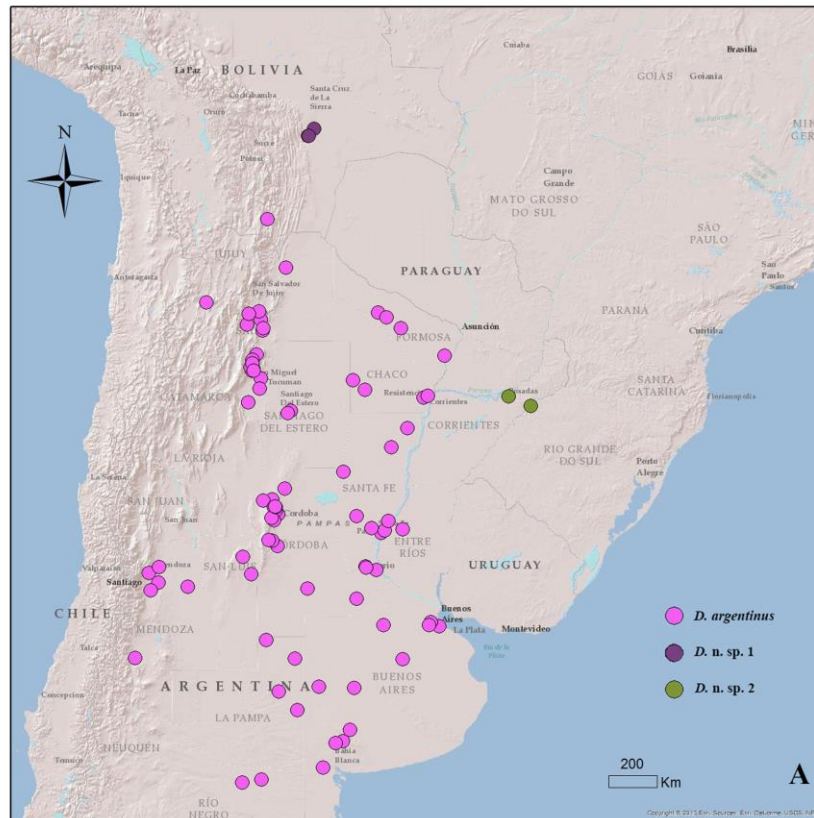


Figura 56. A, Distribución geográfica de *D. argentinus*, *D. n.sp. 1* y *D. n.sp. 2*. B, Distribución geográfica de *D. puelchus*, *D. electus* y *D. festivus*.

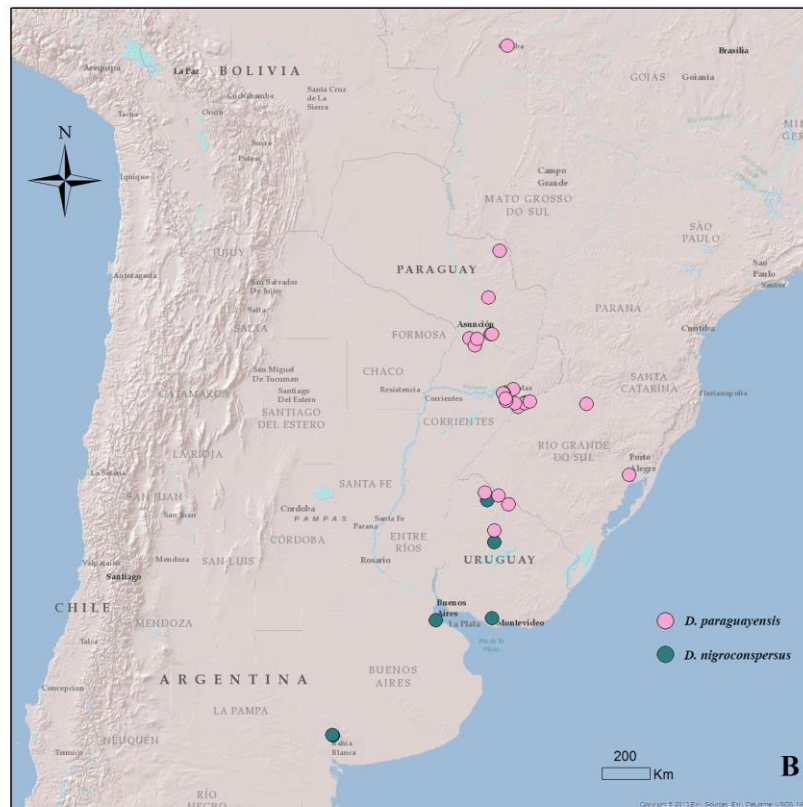
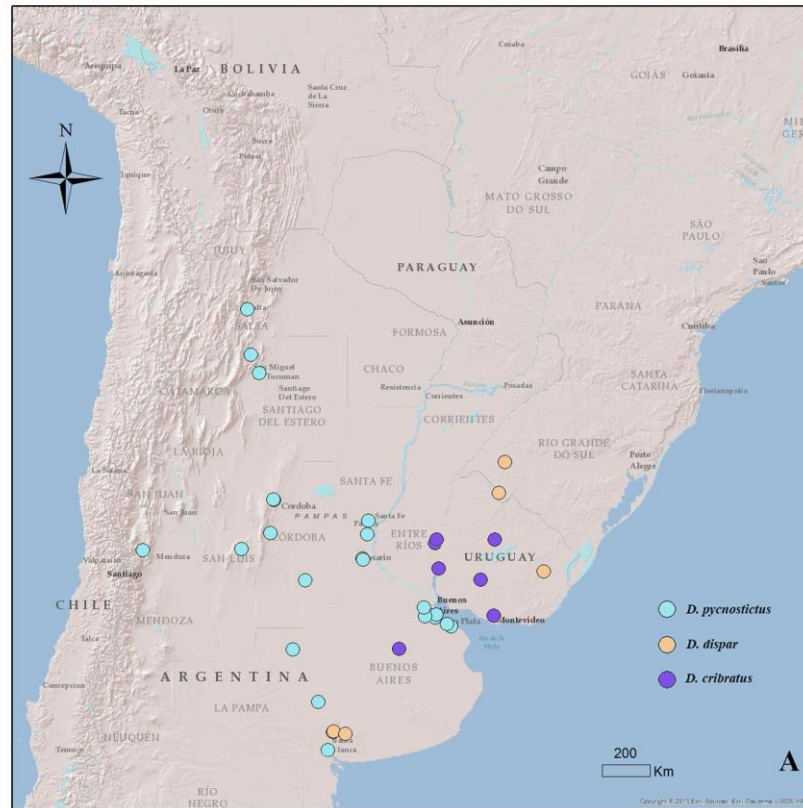


Figura 57. A, Distribución geográfica de *D. pycnostictus*, *D. dispar* y *D. cribratus*. B, Distribución geográfica de *D. paraguayensis* y *D. nigroconsperus*.

5.4. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO Y DELIMITACIÓN TAXONÓMICA DE ESPECIES POLIMÓRFICAS EN EL GÉNERO *DIPONTHUS*

El género *Diponthus* comprende especies con coloraciones crípticas, y la mayoría de ellas exhiben patrones contrastantes de bandas y manchas, mientras que las ninfas generalmente presentan coloración aposemática. Una característica que presentan algunas especies de *Diponthus*, al igual que ocurre en numerosas especies de Romaleini, es la existencia de variación intraespecífica en la coloración del cuerpo.

La presencia de diferentes morfos de coloración es un fenómeno frecuente dentro de tucuras. En este grupo de insectos, el polimorfismo de coloración puede estar determinado genéticamente o por factores ambientales (Rowell, 1970; Colvin & Cooter, 1995; Pener, 1991; Lecoq & Pierozzi, 1996; Tanaka, 2008), o resultar de una combinación de señales genéticas y ambientales (Rowell, 1971; Dearn, 1990; Hochkirch *et al.*, 2008). En langostas, el polifenismo de fases es considerado como un caso de plasticidad fenotípica denso-dependiente (Pener, 1991, Pener & Yerushalmi, 1998, Simpson *et al.*, 1999, 2005; Simpson *et al.*, 2002; Simpson & Sword, 2008). También se ha comprobado la existencia de coloración aposemática denso-dependiente en la tucura *Schistocerca lineata* Scudder (Sword, 1999), que se caracteriza por presentar una asociación específica con plantas hospedadoras (Sword & Dopman, 1999). Otro ejemplo de divergencia ecológica y diferenciación genética en relación a plantas hospedadoras ha sido registrado en la tucura *Hesperotettix viridis* (Sword *et al.*, 2005).

Dentro de los Romaleini sudamericanos, la existencia de variación intraespecífica en la coloración es común en *Z. tarsata*, *C. speciosa* y *T. collaris*, las cuales exhiben gradientes de coloración en relación a su distribución geográfica (Roberts & Carbonell, 1982; Carbonell, 1986; Carbonell, 2007).

Los estudios de revisión sistemática permiten determinar los límites taxonómicos mediante la identificación de caracteres diagnósticos a nivel específico. Mientras se estaba llevando a cabo la revisión taxonómica de *Diponthus* (sección 5.3),

surgieron interrogantes en cuanto a la identidad de algunas especies nominales. Los límites taxonómicos de seis especies nominales distribuidas en Argentina (*D. permistus*, *D. argentinus*, *D. pycnostictus*, *D. communis*, *D. pictus* y *D. schulzi*) no pudieron ser definidos debido a la ausencia de diferencias en los caracteres morfológicos que son diagnósticos en las restantes especies del género. La mayoría de los caracteres usados para distinguir los miembros de este grupo eran cuantitativos y mostraban considerable superposición, o bien estaban basados en diferencias en el patrón de coloración. También se observó variación geográfica e intrapoblacional en la coloración del cuerpo en este grupo de especies nominales.

Con el objeto de clarificar los límites y estatus de estas seis especies nominales de *Diponthus* y analizar la variación geográfica en la coloración del cuerpo de este grupo de especies se llevó a cabo un estudio morfométrico donde se aplicaron técnicas multivariadas.

5.4.1. METODOLOGÍA

5.4.1.1. Materiales examinados

Un total de 303 ejemplares (197 machos y 106 hembras) fueron examinados, incluyendo el examen de los ejemplares tipo de todas las especies nominales, excepto de *D. permistus*, cuyo tipo está extraviado. Los ejemplares fueron tentativamente asignados a cada especie nominal (*D. permistus*, *D. argentinus*, *D. pycnostictus*, *D. communis*, *D. pictus* y *D. schulzi*) y a un morfo de coloración que no coincide con ninguna de las descripciones originales de las especies de *Diponthus*. Los ejemplares estudiados cubren todo el rango de distribución del grupo.

5.4.1.2. Caracteres morfológicos y matrices de datos

Para la selección de caracteres se tuvieron en cuenta las descripciones originales de las seis especies nominales de *Diponthus* y las observaciones propias del material.

Las matrices de datos de los ejemplares machos (matriz A, Apéndice: Tabla 4) y hembras (matriz B, Apéndice, Tabla 5) consistieron en 19 caracteres morfológicos (5 cuantitativos continuos y 14 cualitativos cromáticos).

La coloración de los ejemplares fue registrada en la naturaleza y/o a partir de fotografías de individuos vivos tomadas en el campo.

Los caracteres cuantitativos fueron expresados en centímetros.

Lista de caracteres y estados del análisis multivariado:

0. Longitud del cuerpo (LC), desde el extremo del fastigio hasta el final del abdomen.
1. Longitud del pronoto (LP), a lo largo de la línea media desde el margen anterior al posterior.
2. Longitud de tegmina (LT), a lo largo de la línea media desde el margen anterior al posterior.
3. Longitud del fémur III (LF), desde el lóbulo dorso-proximal a la extremidad distal.
4. Ancho de metazona (AM), ancho máximo del disco del pronoto.
5. Color general del cuerpo (CG): verde y amarillo (0) (Figs. 63B), negro y amarillo (1) (Fig. 63A); anaranjado rojizo y gris oscuro (2) (Fig. 63E); amarillo y gris oscuro (3) (Fig. 63F); marrón verdoso (4) (Figs. 63D).
6. Patrón de color del cuerpo (PC): sin motas negras (0); con motas negras en metazona y abdomen (1) (Fig. 63A); totalmente moteado de negro (2) (Fig. 63F).
7. Color de la cabeza (CC): amarillo con bandas/rayas verdes (0) (Fig. 64B); amarillo con rayas negras (1) (Fig. 64A); anaranjado rojizo con rayas grises (2) (Fig. 64E); amarillo con rayas grises (3) (Fig. 64F); rojo dorsalmente, amarillo lateralmente y con rayas oscuras (4) (Fig. 64C); amarillo con rayas verdes y en fastigio bandas negras (5); amarillo con bandas marrones (6) (Fig. 64D); amarillo con rayas negras en fastigio (7).
8. Color de antenas (CA): marrón claro a marrón oscuro (0) (Fig. 63H); mitad basal marrón oscuro y mitad distal negro (1) (Fig. 63G); negro (2) (Fig. 63K); cada segmento amarillo y negro (3) (Fig. 63I); verde (4).
9. Color de prozona (CP): negro (0) (Fig. 65A); verde (1) (Fig. 65B); gris oscuro (2) (Fig. 65F); marrón verdoso (3); marrón (4) (Fig. 65D).
10. Color de metazona (CM): amarillo o crema (0) (Fig. 65A); negro (1) (Fig. 65C); verde (2) (Fig. 65B); gris oscuro (3) (Fig. 65F); marrón verdoso (4); negro y crema (5); marrón (6) (fig. 65D).

11. Color de bandas media y oblicua (CB): amarillo (0) (Fig. 65A); anaranjado rojizo (1) (Fig. 65E); media roja y oblicuas amarillas (2) (Fig. 65C); marrón (3) (Fig. 65D).
12. Mancha/punto a cada lado de la banda media del pronoto (PP): ausentes (0); presentes (1) (Fig. 65C).
13. Borde posterior del disco del pronoto con marcas de color rojo (RP): ausente (0) presente (1) (Fig. 65C).
14. Bandas oblicuas del pronoto (BOP): no superan el surco transverso principal (0) (Fig. 65F); superan el surco transverso principal (1) (Fig. 65C).
15. Color de pata anterior (PA): negro con mancha basal amarilla en fémur (0) (Fig. 63A); verde con mancha basal amarilla en fémur, tarsos marrones (1) (Fig. 63B); verde con mancha basal amarilla en fémur, tarsos negros (2); amarillo con una pequeña mancha gris dorsalmente (3) (Fig. 63F); anaranjado rojizo con una pequeña mancha gris dorsalmente (4) (Fig. 63E); amarillo con manchas negras (5) (Fig. 63C); negro con manchas rojas basales (6); negro (7); marrón (8) (Fig. 63D).
16. Color de pata media (PM): negro con mancha basal amarilla en fémur (0) (Fig. 63A); verde con mancha basal amarilla en fémur, tarsos marrones (1) (Fig. 63B); verde con una mancha basal amarilla en el fémur, tarsos negros (2); amarillo con una pequeña mancha gris dorsalmente (3) (Fig. 63F); anaranjado rojizo con una pequeña mancha gris dorsalmente (4) (Fig. 63E); amarillo con manchas negras (5) (Fig. 63C); negro con manchas rojas basales (6); marrón (7) (Fig. 63D).
17. Patrón de color de fémur III (PPP): con mancha y bandas transversales o anillos incompletos en la cara exterior, lóbulo superior de la rodilla negro (0) (Fig. 63C); con una banda longitudinal continua en la cara exterior, lóbulo superior de la rodilla negro (1) (Fig. 63B); con manchas y anillos incompletos ligeramente marcados en la cara exterior, lóbulo superior de la rodilla negro (2); con manchas y bandas transversales o anillos incompletos en la cara exterior, rodilla completamente negra (3) (Fig. 63A) .
18. Patrón de color tibia III (PTP): color uniforme, con anillo negro en el extremo apical (0) (Fig. 63B); negro y amarillo, con anillo negro en el extremo apical (1) (Fig. 63A); color uniforme, con anillo negro en el extremo apical y anillo rojo en el extremo basal (2) (Fig. 63C); negro y amarillo, con anillo negro en el extremo apical y anillo rojo en el extremo basal (3).

5.4.1.3. Análisis multivariados

Las matrices de datos fueron analizadas mediante análisis de agrupamientos (AC) aplicando el algoritmo UPGMA (“unweighted pair-group average method”) y el coeficiente de similitud general de Gower. Los ejemplares asignados a las seis especies nominales y al morfo de coloración marrón verdoso no descrito de *Diponthus* que no se agruparon juntos en el AC, fueron luego analizados mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) aplicando el coeficiente de correlación de Pearson a fin de delimitar grupos con combinaciones únicas de estados de carácter.

Se aplicaron métodos estadísticos multivariados para delimitar grupos de ejemplares sobre la base de la mayor cantidad posible de caracteres. Los grupos de ejemplares definidos por combinaciones únicas de estados de carácter cualitativos fueron identificados usando el concepto filogenético de especie (PSC) de Nixon & Wheeler (1990).

5.4.1.4. Distribución geográfica

Con el objeto de analizar la variación geográfica en la coloración de las especies nominales a lo largo de las provincias biogeográficas argentinas, se indicó la procedencia de cada ejemplar en los dendrogramas y gráficos de ACP. Las provincias biogeográficas consideradas, siguiendo el esquema de Cabrera & Willink (1973), fueron: Chaqueña (Ch), Espinal (Es), Monte (Mo), Pampeana (Pm) y Yungas (Yu), (Fig. 66).

5.4.1.5. Análisis estadísticos de la variación geográfica de la coloración

Se realizaron análisis de ANOVA de dos vías (sobre variables transformadas en arco-seno) para comprobar la existencia de diferencias entre las proporciones de cada morfo de coloración de *D. argentinus* en cada provincia biogeográfica. La homogeneidad de las varianzas se evaluó mediante la aplicación del test de Levene ($p > 0.05$). Para los análisis de varianza se consideraron solo aquellos morfos de coloración representados por más de 10 ejemplares. La asociación o relación entre los valores de los caracteres o de los componentes de ACP y la latitud y longitud fue

evaluada usando el coeficiente de correlación de Pearson (r), como fue implementado en Salariato *et al.* (2012).

5.4.2. RESULTADOS

5.4.2.1. Análisis morfométrico

El dendrograma resultante del análisis de agrupamientos (AC) realizado a partir de la matriz A (machos) (Apéndice: Tabla 4), agrupa a los ejemplares en siete grupos a un nivel arbitrario de distancia de 0.24 (Fig. 58). Solo un grupo (GV) está constituido por todos los ejemplares asignados a la especie nominal *D. pycnostictus*. El resto de los grupos incluyó ejemplares de diferentes especies nominales: GI incluyó tres ejemplares de las especies nominales *D. argentinus* y *D. pictus*; GII está constituido por la mayoría de los ejemplares de la especie nominal *D. schulzi*; GIII reúne los ejemplares del morfo de coloración marrón verdoso; GIV incluyó ejemplares del morfo de coloración marrón verdoso y un ejemplar identificado como *D. pictus*; GVI consistió en ejemplares identificados como *D. permistus*, *D. argentinus* y dos ejemplares de *D. schulzi*; y el GVII constituido por dos subgrupos: SGVII1 incluyó ejemplares de *D. argentinus* y *D. pictus*, y el SGII2 por ejemplares asignados a *D. argentinus*, *D. pictus*, *D. communis* y ejemplares identificados como *D. permistus*.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con aquellas especies nominales (*D. argentinus*, *D. schulzi*, *D. pictus*, *D. permistus*, *D. communis*) y el morfo de coloración marrón verdoso que no conformaron grupos homogéneos en el AC, mostró que sólo algunos ejemplares asignados a la especie nominal *D. schulzi* se separaron de la gran nube constituida por la mayoría de los ejemplares analizados (Fig. 60). Los dos primeros componentes aportaron el 38,11 % de la variación total (20,92 y 17,19 %, respectivamente). El componente I estuvo mayormente representado por los caracteres “patrón de color de patas medias” (carácter 16), “patrón de color de patas anteriores” (carácter 15) y “color general del cuerpo” (carácter 5). En el componente II los caracteres “presencia de manchas rojas en el borde posterior del disco del pronoto” (carácter 13), “patrón de color de tibia posterior” (carácter 18) y “longitud del fémur posterior” (carácter 3) fueron las variables que más contribuyeron a la variación.

El análisis de agrupamientos realizado con las hembras (Matriz B) (Apéndice: Tabla 5), delimitó cinco grupos a un nivel arbitrario de distancia de 0,29 (Fig. 59). Los resultados fueron similares a los obtenidos en el análisis de agrupamientos de machos, agrupando todos los ejemplares de *D. pycnostictus* en un único grupo (GIII). Los restantes grupos incluyeron ejemplares de diferentes especies nominales: los ejemplares del morfo de color marrón verdoso estuvieron incluidos, principalmente, en dos grupos diferentes (GI y GII); GIV incluyó ejemplares identificados como *D. argentinus*, *D. pictus* y tres ejemplares de *D. schulzi*; y el GV consistió de ejemplares identificados como *D. permistus*, *D. communis*, *D. argentinus*, *D. schulzi*, *D. pictus*, y un ejemplar del morfo de color marrón verdoso.

El análisis de componentes principales (ACP) realizado con aquellas especies nominales (*D. argentinus*, *D. schulzi*, *D. pictus*, *D. permistus*, *D. communis*) y el morfo de color marrón verdoso que no conformaron grupos homogéneos en el AC, mostró a todos los ejemplares dentro de la misma nube de puntos en el espacio multivariado, excepto por algunos ejemplares del morfo de color marrón verdoso que se separaron de este grupo principal (Fig. 61). Los dos primeros componentes representaron el 35,75 % de la variación total (20,49 y 15,26 % respectivamente). El componente I tuvo un mayor aporte de los caracteres “longitud del cuerpo” (carácter 0), “longitud del fémur posterior” (carácter 3) y “color general del cuerpo” (carácter 5). Los caracteres “color de las bandas del pronoto media y oblicua” (carácter 11), “longitud de tegmina” (carácter 2) y “longitud del pronoto” (carácter 1) fueron los que más contribuyeron al componente II.

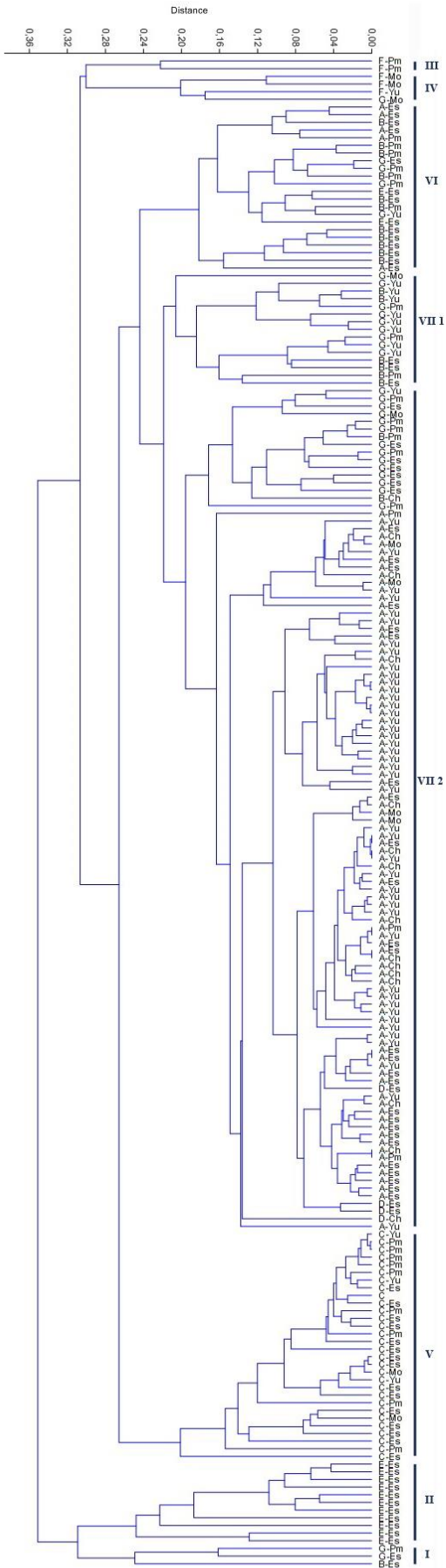


Figura 58. Dendrograma que muestra los resultados del AC de la matriz A (machos). A: *D. permistus*; B: *D. argentinus*; C: *D. pycnostictus*; D: *D. communis*; E: *D. schulzi*; F: ejemplares de color marrón verdoso; G: *D. pictus*. Las provincias biogeográficas en donde fue colectado cada ejemplar se indican: Chaqueña (Ch), Espinal (Es), Monte (Mo), Pampeana (Pm), y Yungas (Yu).

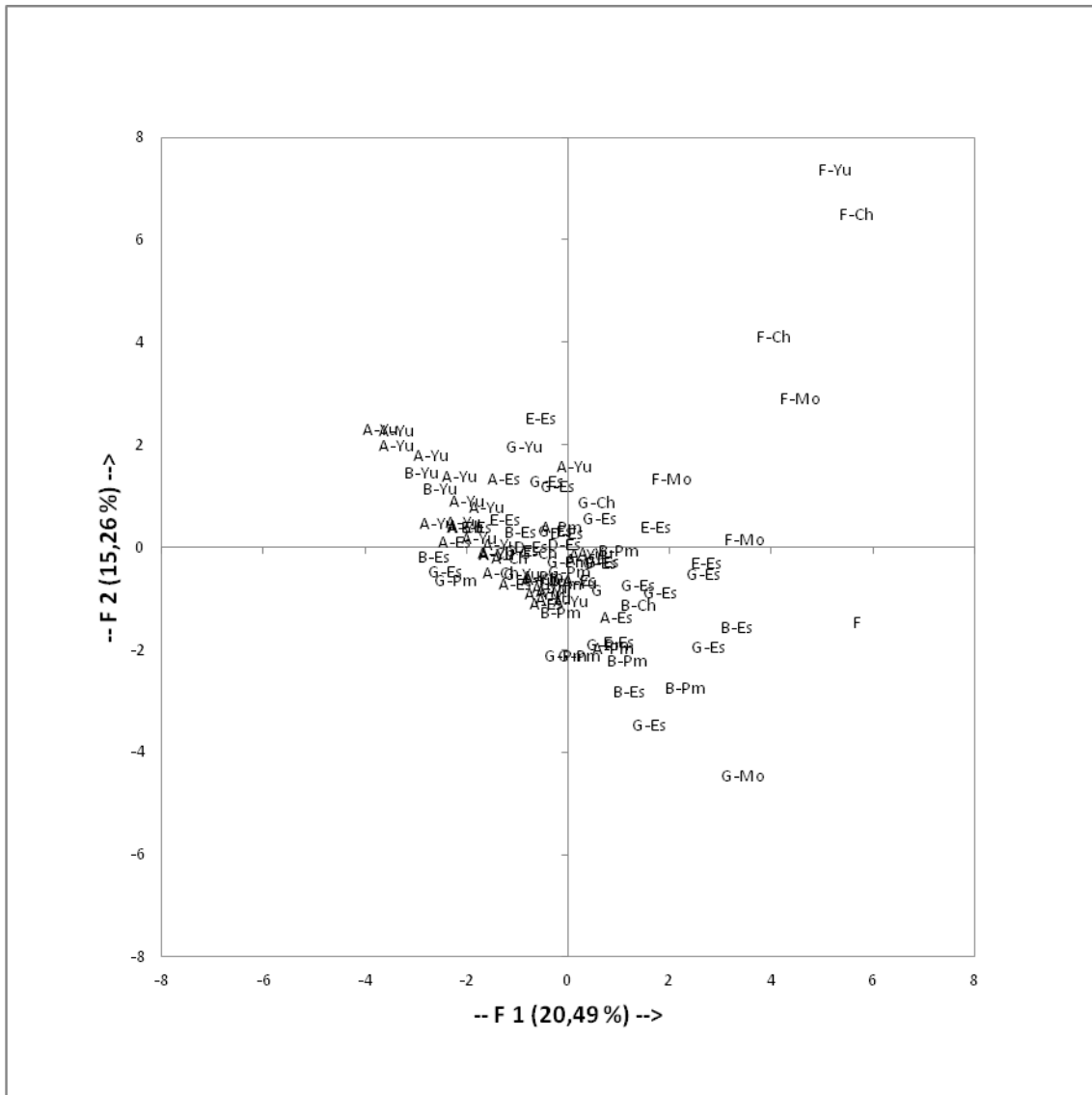


Figura 61. Gráfico resultante del ACP de la matriz B sin *D. pycnostictus* (hembras). A: *D. permistus*; B: *D. argentinus*; D: *D. communis*; E: *D. schulzi*; F: ejemplares de color marrón verdoso; G: *D. pictus*. Las provincias biogeográficas en donde fue colectado cada ejemplar se indican: Chaqueña (Ch), Espinal (Es), Monte (Mo), Pampeana (Pm), y Yungas (Yu).

5.4.2.2. Variación geográfica de la coloración

Los resultados obtenidos de los análisis multivariados (AC y ACP) sobre machos y hembras mostraron que los ejemplares no se agruparon de acuerdo a su distribución geográfica (Figs. 58-61), por el contrario se registró un alto porcentaje de variación intrapoblacional en el color del cuerpo.

Los resultados obtenidos del ANOVA realizados sobre las especies nominales (*D. argentinus*, *D. schulzi*, *D. pictus*, *D. permistus*) y el morfo de color marrón verdoso que no conformaron grupos homogéneos en el análisis de agrupamientos, indicaron que las proporciones de estos grupos entre las regiones biogeográficas no fueron significativamente diferentes ($F_{4,20}= 1,85$; $p= 0,159$). Sin embargo, cada especie nominal mostró mayores proporciones en determinadas áreas, por ejemplo, *D. permistus* resultó ser particularmente más común en la provincia de Yungas, *D. schulzi* en Espinal, *D. argentinus* y *D. pictus* en Espinal y Pampeana, y el morfo de color marrón verdoso resultó estar más asociado a la provincia de Monte (Fig. 62).

No hubo correlación entre caracteres y latitud ni tampoco con la longitud, sin embargo el primer y segundo componente del ACP sobre hembras y el primer componente del ACP sobre machos mostraron una correlación débil aunque significativa con la latitud ($R= -0,43, 0,33$ y $-0,27$, respectivamente) (Tabla 6).

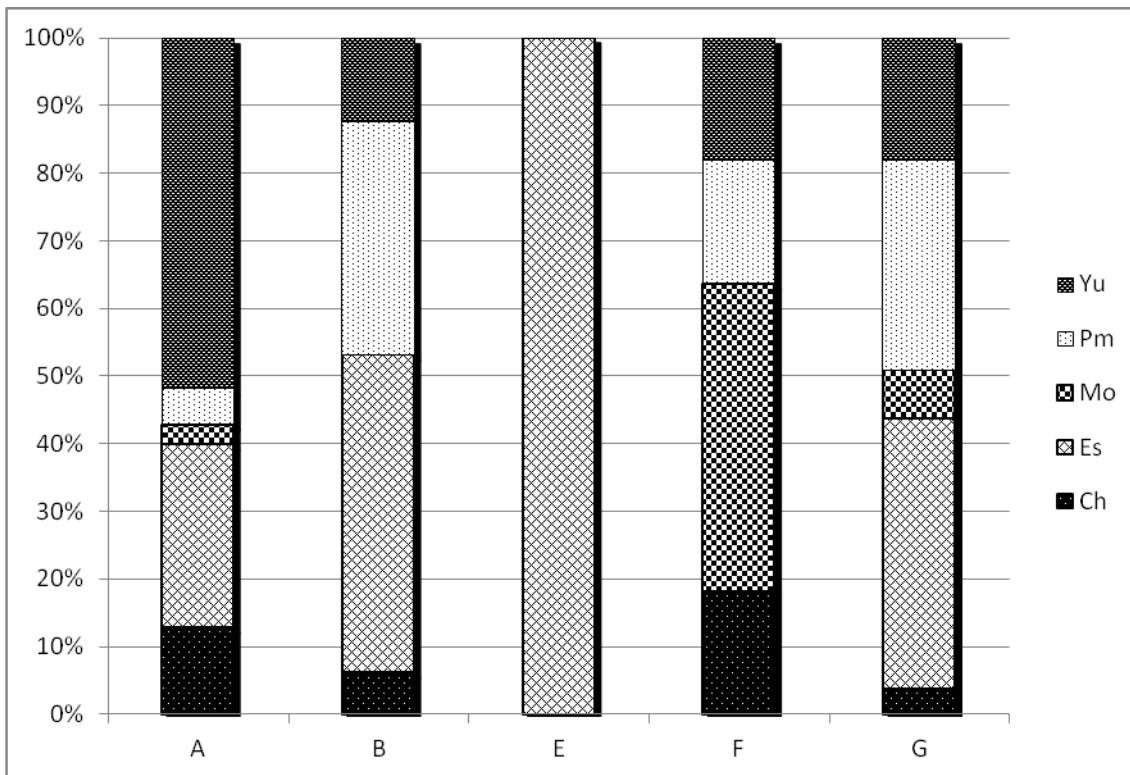


Figura 62. Proporción de las especies nominales *D. permistus* (A); *D. argentinus* (B); *D. schulzi* (E); *D. pictus* (G); y el morfo de color marrón verdoso (F) en cada región biogeográfica: Chaqueña (Ch), Espinal (Es), Monte (Mo), Pampeana (Pm), and Yungas (Yu).

Tabla 6. Eigen-vectores correspondientes a los dos primeros componentes del análisis de la matriz A (machos) y B (hembras), y valores del coeficiente de correlación de Pearson (r) obtenidos entre los eigen-valores de los dos primeros componentes de ACP y la latitud.

Caracteres	Machos		Hembras	
	F 1	F 2	F 1	F 2
LC	0,2849	-0,2470	0,3806	-0,2160
LP	0,2827	-0,2858	0,3189	-0,3062
LT	0,2475	-0,2990	0,3212	-0,3111
LF	0,2044	-0,3216	0,3759	-0,1898
AM	0,2764	-0,2307	0,3379	-0,2220
CG	0,3177	-0,0112	0,3622	0,2055
PC	0,0290	-0,0828	0,1803	0,2910
CC	0,0603	0,1180	0,1693	0,2739
CA	0,1867	0,1935	0,0380	-0,0838
CP	-0,0471	-0,1190	0,2098	0,3037
CM	0,0743	0,0945	0,1628	0,1886
CB	0,0889	0,2555	0,1737	0,3673
PP	0,2329	0,3035	0,0524	-0,1286
RP	0,1875	0,4188	-0,0154	-0,0370
BOP	0,2815	0,2085	0,1384	-0,0274
PA	0,3750	-0,0058	0,1642	0,2931
PM	0,3835	-0,0183	0,2049	0,2073
PPP	-0,0713	-0,0533	-0,0813	-0,2376
PTP	0,2050	0,3879	0,0515	-0,0414
r	*-0.2745	0,0816	*-0.4275	*0.3257

* p < 0.01

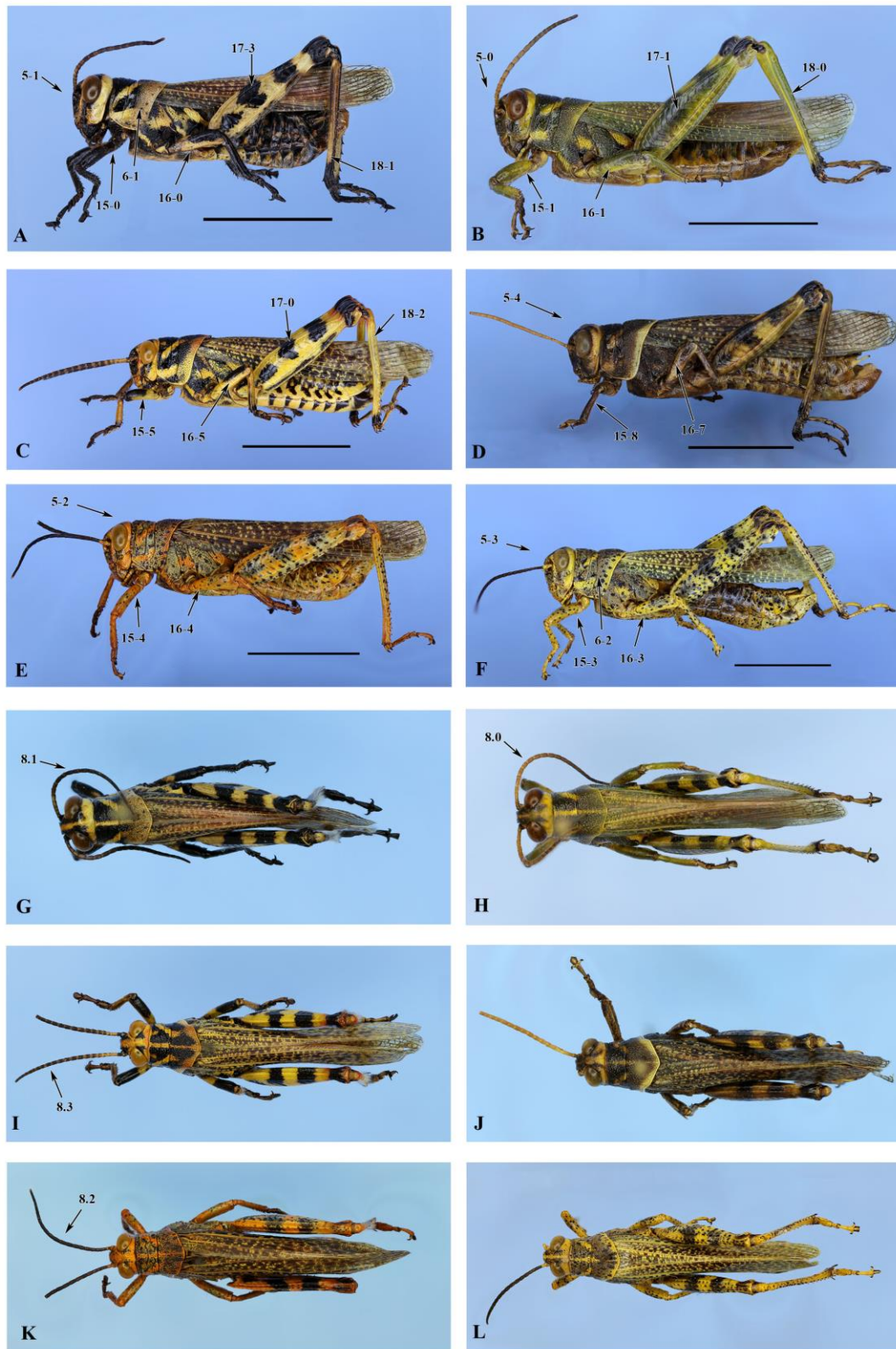


Figura 63. Caracteres morfológicos y estados usados en los análisis de AC y ACP. *Diponthus*, machos. Hábito, vistas lateral (A-F) y dorsal (G-L). A,G: morfo negro y amarillo de *D. argentinus*; B, H morfo verde de *D. argentinus* (= *D. permistus*); C,I: morfo negro y amarillo con manchas rojas de *D. argentinus* (= *D. schulzi*); D,J: morfo de color marrón verdoso; E,F,K,L: *D. pycnostictus*.



Figura 64. Caracteres morfológicos y estados usados en los análisis de AC y ACP. *Diponthus*, machos. Cabeza, vistas dorsal (A-F) y lateral (G-L). A,G: morfo negro y amarillo de *D. argentinus*; B, H: morfo verde de *D. argentinus* (= *D. permistus*); C,I: morfo negro y amarillo con manchas rojas de *D. argentinus* (= *D. schulzi*); D,J: morfo de color marrón verdoso; E,F,K,L: *D. pycnostictus*.

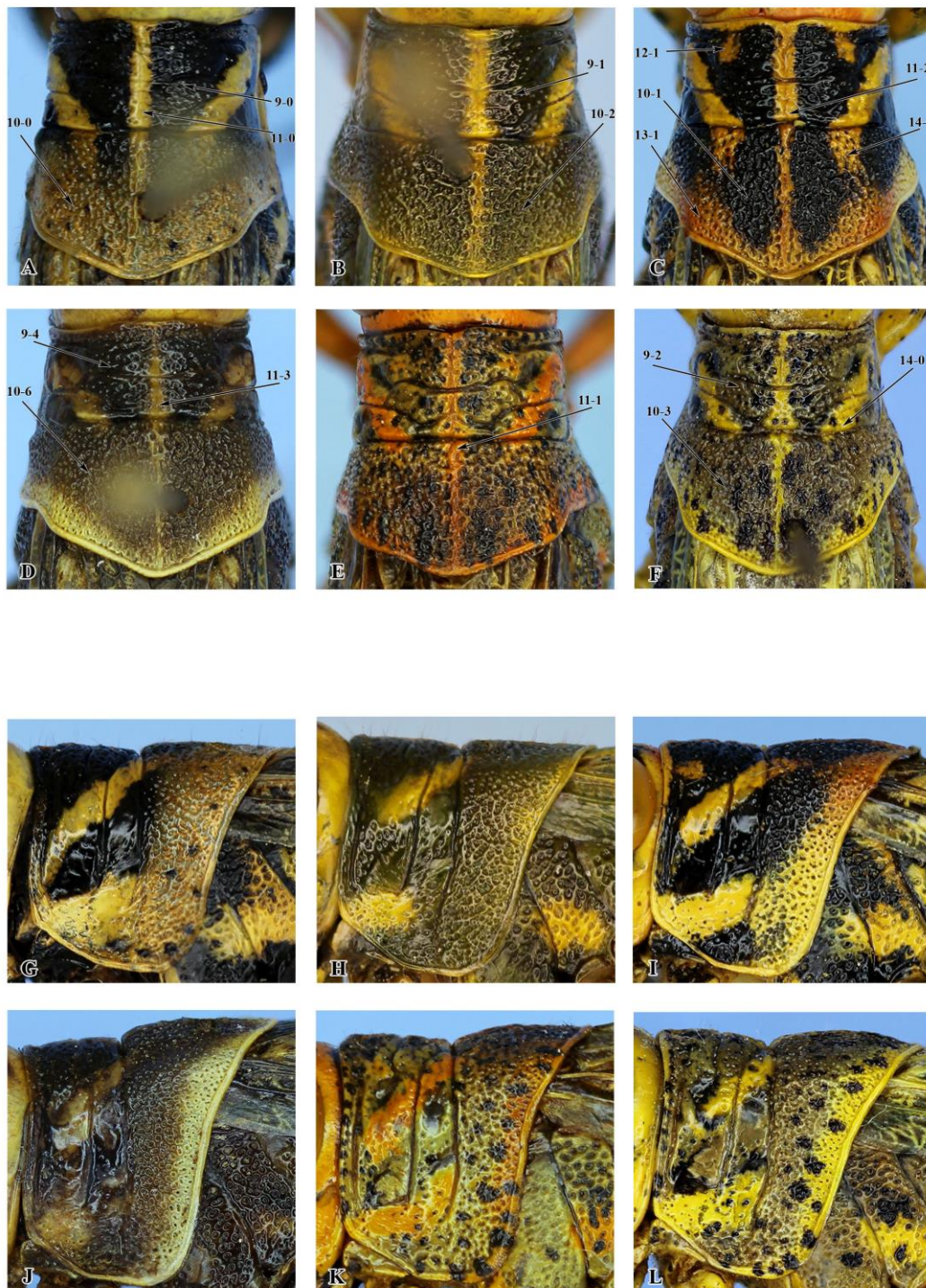


Figura 65. Caracteres morfológicos y estados usados en los análisis de AC y ACP. *Diponthus*, machos. Pronoto, vistas dorsal (A-F) y lateral (G-L). A,G: morfo negro y amarillo de *D. argentinus*; B, H: morfo verde de *D. argentinus* (= *D. permistus*); C,I: morfo negro y amarillo con manchas rojas de *D. argentinus* (= *D. schulzi*); D,J: morfo de color marrón verdoso; E,F,K,L: *D. pycnostictus*.

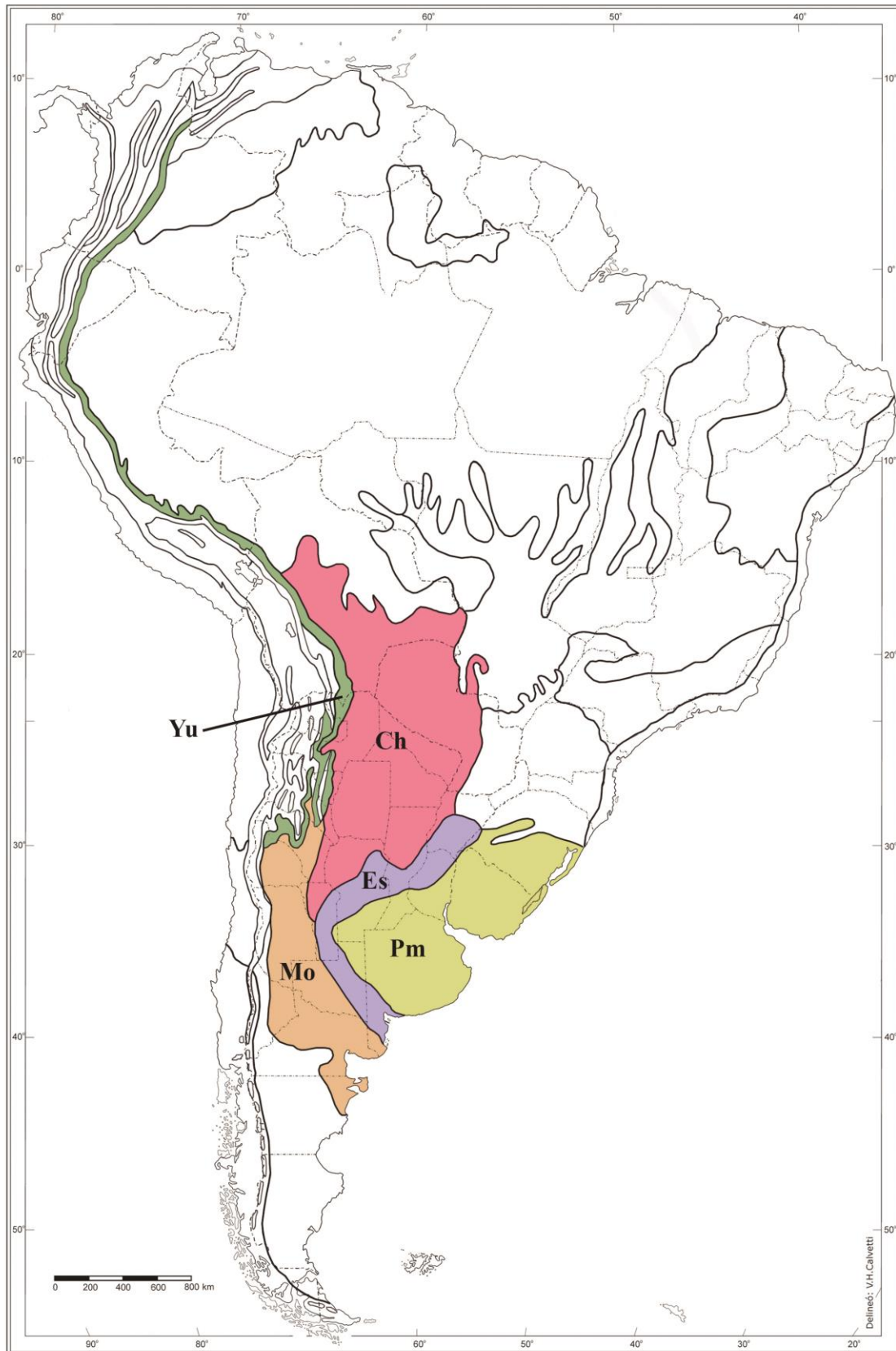


Figura 66. Provincias biogeográficas consideradas en los análisis de agrupamientos y PCA. Modificado de Cabrera & Willink (1973). Yu, Yungas; Ch, Chaqueña; Es, Espinal; Mo, Monte; Pm, Pampeana.

5.4.3. DISCUSIÓN

La delimitación de especies constituye un tema complejo y extensamente discutido en Biología. Numerosos conceptos de especie han sido definidos (Mayden, 1997; de Queiroz, 1998, 2005, 2007), basados en diferentes propiedades biológicas (de Queiroz, 2007), y diferentes métodos para determinar los límites de las especies han sido propuestos (Davis & Nixon, 1992; Marshall & Sites, 2003; Sites & Marshall, 2003, 2004; Knowles & Carstens, 2007; Wiens, 2007; de Queiroz, 2007) incluyendo algunos basados exclusivamente en datos moleculares (Sites & Marshall, 2003). Sin embargo, para la mayoría de los grupos de organismos, todavía se siguen describiendo nuevas especies y las revisiones taxonómicas son llevadas a cabo principalmente en base a la evidencia morfológica (Wiens & Servedio, 2000; Alström *et al.*, 2008; Zapata & Jimenez, 2012). Convencionalmente, las especies son reconocidas por patrones de variación de caracteres discontinuos, no superpuestos, circunscriptas geográficamente (Mayr, 1942; Davis & Nixon, 1992; Wiens & Servedio, 2000; Sites & Marshall, 2004). Este criterio operacional está basado en la idea de que las discontinuidades morfológicas son debidas a alguna fuerza evolutiva (por ejemplo, ausencia de flujo de genes, selección natural) que impide la homogeneización de dos linajes distintos (Wiens & Servedio, 2000; Wiens & Penkrot, 2002; Mallet, 2008). Entre los diferentes conceptos de especie propuestos, el Concepto Filogenético de Especie (PSC) parece ser el más apropiado para ser aplicado en grupos de ejemplares delimitados por los datos usados en este estudio. Este concepto de especie fue definido por Nixon & Wheeler (1990) como “la mínima agregación de poblaciones (sexuales) o linajes (asexuales) diagnosticable por una única combinación de estados de carácter en individuos comparables”.

Los resultados del análisis morfométrico/multivariado mostraron que *D. pycnostictus* siempre constituyó un grupo aislado, caracterizado por una combinación única de estados de carácter (coloración general del cuerpo totalmente moteado de negro, color de la prozona y metazona gris oscuro; complejo fálico: valvas del cíngulo con margen anterior curvado, y porción distal oblonga). Por lo tanto y de acuerdo con el concepto filogenético de especies, se considera a *D. pycnostictus* como una especie válida (ver sección sistemática, 5.3.3.3.).

Los análisis morfométricos/multivariados también revelaron que, a excepción de *D. pycnostictus*, los restantes grupos delimitados en los análisis no son homogéneos.

Aunque pueda existir cierta consistencia interna, la mayoría de estos agrupamientos incluyen ejemplares asignados a diferentes especies nominales revelando la existencia de individuos con características intermedias. Por lo tanto, estos resultados no sustentan la delimitación de las restantes especies nominales (*D. permistus*, *D. communis*, *D. argentinus*, *D. pictus* y *D. schulzi*) dado que no pueden ser separadas por una combinación única de caracteres. Asimismo, tampoco se encontraron diferencias en la venación de las tegminas, terminalia o estructuras del complejo fálico de los machos que permitan separar las especies nominales *D. permistus*, *D. communis*, *D. argentinus*, *D. pictus* y *D. schulzi*, estructuras que son utilizadas para identificar las restantes especies de *Diponthus*. En consecuencia, se considera que estos cinco taxones nominales representan diferentes morfos de coloración de un único taxón, que es reconocido aquí como *D. argentinus*.

Dentro de *D. argentinus*, la variación observada en los resultados de ACP fue explicada por diferentes tipos de caracteres en los diferentes sexos. En los machos, los caracteres de coloración contribuyeron más a la variación total, mientras que la variación en las hembras estuvo más relacionada al tamaño del cuerpo.

No se evidenció correlación entre la variación de los caracteres con la latitud ni con la longitud, y solo el primer y segundo componente del ACP realizado en hembras y el primer componente del ACP en machos, mostraron una correlación débil pero significativa con la latitud. En las hembras, los caracteres de las medidas del cuerpo contribuyeron mayormente a la variación total en el análisis de ACP.

Los resultados mostraron que la variabilidad en el tamaño del cuerpo de las hembras tendió a incrementarse con la latitud, en coincidencia con la regla ecológica de Bergmann (Bergmann, 1847), que establece que entre las poblaciones de especies endotérmicas, los individuos más grandes se hallan a mayores latitudes. Sin embargo, una aplicación general de esta regla es incierta, en especial en ectotermos. Bidau & Marti (2007a,b) estudiaron la variación geográfica del tamaño de cuerpo en poblaciones de dos especies de Melanoplinae (*Dichroplus pratensis* Bruner y *Dichroplus vittatus* Bruner) en Argentina, con un rango de distribución geográfica similar al de *D. argentinus*, y encontraron un patrón inverso a lo observado en *D. argentinus*, en donde el tamaño del cuerpo de estas dos especies disminuye al incrementar la latitud. De acuerdo a Whitman (2008) algunos Orthoptera siguen la regla de Bergmann, pero la mayoría se ajusta inversamente (Mousseau, 1997; Blanckenhorn & Dermont, 2004; Berner & Blanckenhorn, 2006; Ciplak *et al.*, 2008; Remis, 2008). Numerosos factores

como la duración de la estación del año, temperatura, densidad poblacional, consumo, patógenos y competencia interespecífica han sido mencionados como causas que conducen a la presencia de clines de tamaño en insectos (Ciplak *et al.*, 2008; Lehmann & Lehmann, 2008; Whitman, 2008). Estudios adicionales sobre la ecología de *D. argentinus* son necesarios para poder confirmar la tendencia observada en este estudio.

Dado que las discontinuidades fenotípicas pueden resultar de la diferenciación geográfica dentro de una única especie (McGowen *et al.*, 2001; Olson *et al.*, 2004) se evaluó si las discontinuidades en el color del cuerpo observadas en *D. argentinus* podrían ser explicadas por variación geográfica. En tucuras, la humedad (Rowell, 1971; Rowell & Cannis, 1972), la temperatura (Colvin & Cooter, 1995; Key, 1954; Key & Day, 1954; Tanaka, 2008), y el color del sustrato parecen ser los factores ambientales más importantes que influyen en la coloración del cuerpo (Rowell, 1970, 1971; Dearn, 1990; Hochkirch *et al.*, 2008). En langostas, un cambio en la densidad poblacional local es sabido que promueve cambios en la coloración a través de plasticidad fenotípica denso-dependiente (Pener, 1991; Pener & Yerushalmi, 1998; Simpson *et al.*, 1999, 2005; Simpson *et al.*, 2002; Simpson & Sword, 2008). En tucuras, coloración aposemática denso-dependiente y asociación con plantas hospedadoras ha sido registrada en *Schistocerca lineata* Scudder, cuyas poblaciones de ninfas asociadas a *Ptelea trifoliata* no son palatables y muestran una coloración aposemática denso-dependiente, exhibiendo un cambio en la estrategia anti-predación presentando un color críptico a bajas densidades tornándose aposemática a altas densidades (Sword, 1999; Sword & Dopman, 1999; Sword, 2001).

En otros grupos de insectos, el polimorfismo de color ha sido explicado por diferenciación del hospedador específico. Por ejemplo, en poblaciones de especies polimórficas de fásmidos, la divergencia en la coloración y frecuencia de morfos crípticos, tamaño y forma del cuerpo, y comportamiento están relacionados a la adaptación a su planta hospedadora (Sandoval, 1994a, b; Nosil *et al.*, 2002; Nosil & Crespi, 2004, 2006; Nosil, 2007; Sandoval & Crespi, 2008).

Sin embargo, dentro de Romaleini, la preferencia a plantas hospedadoras ha sido relacionada con mecanismos de defensa químicos (Whitman & Orsak, 1985; Whitman & Vincent, 2008). *Taenipoda eques* (Burmeister) y *Romalea microptera* (Palisot de Beauvois) producen una secreción defensiva que contiene, en parte, componentes derivados de su dieta; consumen plantas tóxicas y secuestran las toxinas que usan como un mecanismo de defensa (Whitman & Orsak, 1985; Whitman & Vincent, 2008).

Además, y de acuerdo a Rowel (1983) *Tropidacris cristata* (Linne) y otras especies de Romaleini parecen preferir plantas con compuestos químicos secundarios que muchos herbívoros evitan consumir.

El mantenimiento del polimorfismo de coloración en las poblaciones naturales de tucuras también ha sido explicado a través de selección dependiente de la frecuencia o de una combinación de flujo genético y selección de hábitat (Dearn, 1990; Forsman & Appelqvist, 1999; Hochkirch *et al.*, 2008).

La falta de información sobre la biología y ecología de las especies de *Diponthus* impide cualquier inferencia sobre los factores que causan el polimorfismo de color en sus especies.

Debido a que no se han registrado los factores que determinan la variación en la coloración del cuerpo en las especies de *Diponthus*, se usaron las coordenadas espaciales para examinar patrones geográficos de coloración del cuerpo en *D. argentinus*. Sin embargo, los resultados indicaron que no existe una correlación significativa entre los caracteres analizados y la latitud o longitud y sólo existe una leve correlación significativa con el primer y segundo componente del ACP en las hembras y el primer componente de machos.

Además, los resultados obtenidos en este estudio indicaron que las proporciones de cada morfo de color registrado en *D. argentinus* no fueron significativamente diferentes entre las provincias biogeográficas contempladas exhibiendo altos niveles de solapamiento a lo largo de su rango de distribución, así como también variación intrapoblacional.

En conclusión, se considera que en *D. argentinus* la coloración del cuerpo varía considerablemente a lo largo de su rango de distribución geográfica pero sin presentar ningún gradiente de coloración evidente correlacionado con la latitud o longitud. Estudios futuros que incluyan otros factores ambientales que pueden determinar variación en la coloración, y que analicen la correlación entre variación morfológica y la información molecular podrían eventualmente revelar la naturaleza del polimorfismo observado en este grupo de tucuras.

5.5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO

DIPONTHUS

La mayoría de los géneros más diversos de la tribu Romaleini distribuidos en Sudamérica (*Chromacris* Walker, *Agriacris* Walker, *Staleochlora* Roberts & Carbonell, *Xyleus* Gistel, *Zoniopoda* Stål, *Tropidacris* Scudder, *Titanacris* Scudder) han sido motivo de revisión taxonómica reciente (Roberts & Carbonell, 1982, 1992; Carbonell, 1984, 1986, 1996, 2004, 2007; Descamps & Carbonell, 1985). Sin embargo, estudios que contemplen análisis filogenéticos que permitan proponer hipótesis de relaciones ancestrales entre los miembros de cada género son casi inexistentes (Pocco *et al.*, 2011). Asimismo, se desconocen las relaciones filogenéticas entre los géneros de Romaleini, aunque algunos autores (Roberts & Carbonell, 1982; Carbonell, 2004) han propuesto hipótesis de ancestralidad basándose en patrones morfológicos y de distribución geográfica, pero carentes de un sustento metodológico cladístico.

Del mismo modo, el estatus de los géneros *Diponthus* y *Gurneyacris* en la tribu Romaleini, inclusive dentro de los Romaleinae, ha sido discutido y existen numerosas incongruencias al respecto (Amédégnato, 1976; Dirsh, 1956; Rehn & Grant, 1959) como ya ha sido expuesto en la Sección 5.3.4 de esta tesis.

Si bien en este trabajo de tesis no se estudiaron las relaciones entre los géneros de Romaleini, se realizó un análisis filogenético de las especies de *Diponthus* basado en caracteres morfológicos, como un primer paso para, posteriormente, abordar la problemática del estatus de *Diponthus* y *Gurneyacris* mediante estudios filogenéticos morfológicos y moleculares a nivel de la tribu.

5.5.1. METODOLOGÍA

5.5.1.1. Taxones terminales

El grupo interno consistió en 15 taxones terminales que representan todas las especies válidas del género *Diponthus* (*D. crassus*, *D. n.sp. 3*, *D. virgatus*, *D. porphyreus*, *D. n.sp. 1*, *D. paraguayensis*, *D. n.sp. 2*, *D. puelchus*, *D. argentinus*, *D.*

pyncostictus, *D. nigroconspersus*, *D. cribratus*, *D. festivus*, *D. electus* y *D. dispar*). El grupo externo estuvo conformado por cuatro especies terminales: *Gurneyacris nigrofasciata* Liebermann; *Zoniopoda tarsata* (Serville); *Chromacris speciosa* (Thunberg) y *Staleochlora viridicata* (Serville), representantes de los géneros neotropicales de Romaleini que han sido considerados como más cercanos a *Diponthus* y que se distribuyen en el sur de Sudamérica.

5.5.1.2. Caracteres informativos

Se seleccionaron 67 caracteres morfológicos correspondientes a caracteres de la morfología externa y genitalia masculina externa e interna, y caracteres de patrones de coloración. Los caracteres de la morfología externa (0-35) incluyeron caracteres de la cabeza, del pronoto, patas y de las tegminas. Los caracteres de la genitalia externa (36-43) comprendieron caracteres de los cercos y del epiprocto; y de la genitalia interna (44-57) incluyeron estructuras del complejo fálico de los machos: del endofalo (valvas del aedeago), ectofalo (cíngulo y rami) y epifalo (*lophi*). Los caracteres de coloración correspondieron a patrones de coloración del cuerpo, pronoto, patas, tegminas y alas (58-66).

Lista de caracteres y estados del análisis cladístico del género *Diponthus*.

Cabeza:

0. Fastigio (Fig. 67C): no excavado (0); excavado (1).
1. Fastigio: forma ápice (Fig. 67C): cóncavo (0); recto (1); redondeado (2).
2. Fastigio: orientación (Fig. 67A): hacia arriba (0); recta (1); declive (2).
3. Antenas (Fig. 67A): filiformes (0); ligeramente ensiformes (1).
4. Frente: vista lateral (Fig. 67A): ligeramente oblicua (0); recta (1); redondeada o convexa (2), oblicua (3).
5. Costa frontal: ancha hasta ocelo medio (0); ancha hasta clípeo (1); ancha hasta ocelo medio y angosta hasta clípeo (2).
6. Surco transversal en espacio interocular (Fig. 68E): ausente (0); presente (1).
7. Distancia interocular con respecto al ápice del fastigio (Fig. 67C): más ancha (0); aproximadamente igual (1); más angosta (2).
8. Ojos: forma (Fig. 67C): sub-circular (0); oval (1).

9. Ojos: vista lateral (Fig. 67A): exceden el nivel del vértex (0); no exceden el nivel del vértex (1).
10. Cabeza (Fig. 67C): ancho con respecto al pronoto: más ancha (0); más angosta (1); igual (2).

Tórax:

11. Pronoto: longitud en relación a la cabeza (Fig. 67C): tres veces más largo (0); dos veces más largo (1).
12. Pronoto: carena dorsal mediana longitudinal (Fig. 67C): bien marcada a lo largo del pronoto (0); marcada solo en metazona (1); ligeramente marcada en metazona (2); obsoleta (3).
13. Pronoto: carena dorsal mediana longitudinal (Fig. 67A): elevada (0); baja (1).
14. Pronoto: carenas laterales (Fig. 68A): marcadas (0); no marcadas (1)
15. Pronoto: número de surcos transversos que cortan la carena media dorsal (Fig. 67D): uno (0); dos (1); tres (2); cuatro (3).
16. Prozona: longitud con respecto a la metazona (Fig. 67D): más corta (0); igual (1); más larga (2); ligeramente más corta (3).
17. Prozona: ancho con respecto a la metazona: más angosta (0); levemente más angosta (1); aproximadamente igual (2).
18. Pronoto: margen anterior: no proyectado sobre occipucio (0); proyectado sobre occipucio (1).
19. Pronoto: margen posterior (Fig. 67D): anguloso (0); obtuso-angular con extremo puntiagudo (1); obtuso-angular con extremo redondeado (2); casi recto levemente puntiagudo (3); en punta (4); en forma de V amplia con extremo redondeado (5); ligeramente obtuso-angular (6); redondeado (7); recto (8).
20. Pronoto: bordes laterales: ligeramente divergentes (0); divergentes (1); paralelos (2).
21. Pronoto: bordes laterales del disco: no elevados (0); ligeramente elevados (1); elevados (2).
22. Pronoto: profundidad de los surcos transversos (Fig. 67D): superficiales (0); levemente profundos (1); profundos (2); muy profundos (3); muy profundos dorsalmente y en los lóbulos laterales (4).
23. Pronoto: disco en vista lateral (Fig. 67B): plano (0); convexo (1); elevado posteriormente (2); polimórfico (0,1).

24. Pronoto: tegumento de la prozona (Fig. 67D): tuberculado (0); impreso-puntuado (1); levemente foveolado (2); foveolado (3); liso (4); fuertemente rugoso (5).
25. Pronoto: tegumento de los lóbulos laterales de prozona (Fig. 67B): tuberculado (0); impreso-puntuado (1); levemente impreso-puntuado (2); foveolado (3); liso (4).
26. Pronoto: tegumento de la metazona (Fig. 67C): rugoso, con las partes superiores de la rugosidad de diferente color (0); rugoso con las partes superiores de la rugosidad del mismo color (1); impreso-puntuado (2); finamente rugoso (3); tuberculado (4); liso con granulaciones (5); foveolado (6)
27. Tubérculo prosternal: ápice: dirigido hacia atrás (0); recto o derecho (1).
28. Tubérculo prosternal: pequeño y cónico (0); prominente y comprimido lateralmente (1); espiniforme (2).
29. Tegminas: longitud (Fig. 67B): superan ampliamente el extremo del abdomen (0); alcanzan el extremo del abdomen (1); hasta menos de la mitad del abdomen (2); polimórfico (1,2); polimórfico (0,1)
30. Tegminas: ápice (Fig. 67A): oblicuo (0); trunco/recto (1); redondo (2).
31. Fémur anterior y medio (Fig. 67A): normales (0); robustos (1); delgados (2).
32. Fémur posterior (Fig. 67A): delgado (0); robusto (1); intermedio (2).
33. Tibia posterior (Fig. 67A): espinas: pequeñas (0); largas (1).
34. Tegminas: venas transversales (Fig. 67A): anastomosadas (0); formando celdas bien delimitadas (1); formando celdas irregulares (2); incompletas no formando celdas (3).
35. Alas: estructuras estridulatorias: venas aserradas (0); con cerdas o filamentos cortos en venas transversales (1).

Extremo abdominal del macho (genitalia externa):

36. Cercos (Fig. 69B): muy cortos (0); cortos, no superando el extremo del epiprocto (1); largos, superando el extremo del epiprocto (2); muy largos, superando ampliamente el extremo del epiprocto (3); de la misma longitud que el epiprocto (4).
37. Cercos: forma (Fig. 69A): base ancha y extremo puntiagudo (0); dorsalmente recto y cóncavo ventralmente (1); dorsalmente convexo y recto ventralmente (2); recto dorsalmente y ventralmente, digitiforme (3); cónico (4); sub-cónico (5).

38. Cercos: tercio distal (Fig. 69A): recto (0); curvado hacia abajo (1).
39. Epiprocto: tubérculos (Fig. 69B): ausentes (0); prominentes, en mitad posterior (1); prominentes, a lo largo del surco medio longitudinal (2); pequeños, en margen posterior (3); en mitad anterior (4).
40. Epiprocto: con surco transverso (0); sin surco transverso (1); dividido en dos placas (2).
41. Fúrculas: tamaño y ubicación (Fig. 69B): muy pequeñas, cerca de la línea media (0); pequeñas, alejada de la línea media (1); grandes, alejadas de la línea media (2); grandes cerca de línea media (3); pequeñas cerca de línea media (4).
42. Fúrculas (Fig. 69B): con una sola punta (0); con varias puntas (1).
43. Fúrculas: puntas (Fig. 69B): redondas (0); agudas (1); romas (2).

Genitalia interna masculina:

44. Epifalo: tamaño con respecto al endofalo (Fig. 70B): pequeño (0); grande (1).
45. Epifalo: tamaño de los *lophi* (Fig. 70E): pequeños (0); grandes (1).
46. Epifalo: proyección de los *lophi* (Fig. 70E): en posición casi perpendicular al puente (0); casi paralelamente al puente (1).
47. Epifalo: *lophi* (Fig. 70E): extendidos hasta los procesos posteriores de las láminas laterales (0); intermedios, extendidos hasta un poco antes de los procesos posteriores (1); cortos, no alcanzan los procesos posteriores (2).
48. Endofalo: placas endofálicas o valvas basales (Fig. 70A): tamaño: pequeñas (0); grandes (1)
49. Endofalo: placas endofálicas o valvas basales: forma (Fig. 70B): curvadas anteriormente (0); levemente curvadas (1); no curvas, rectas (2).
50. Endofalo: valvas apicales dorsales (Fig. 70A): bien desarrolladas (0); vestigiales (1).
51. Endofalo: valvas apicales dorsales (Fig. 70A): dirigidas hacia arriba (0); curvadas hacia abajo (1).
52. Endofalo: valvas apicales ventrales: esclerotizadas (0); membranosas (1).
53. Ectofalo: arco del cingulo (Fig. 70D): ausente (0); presente (1); esbozo de arco (2).
54. Ectofalo: valvas del cingulo (Fig. 70C): no desarrolladas (0); desarrolladas (1).
55. Ectofalo: valvas del cingulo: tercio distal (Fig. 70C): no sobrepasan a las valvas dorsales (0); sobrepasan a las valvas dorsales (1).

56. Ectofalo: cingulo (Fig. 70B): en forma de U (0); en forma de placa/escudo con incisión central incompleta (1); en forma de placa/escudo entero (2); en forma de placa/escudo con incisión central completa (3).
57. Ectofalo: esclerito ventral (Fig. 70A): no esclerotizado (0); esclerotizado (1).

Coloración:

58. Cuerpo: coloración: uniforme (0); con patrones de bandas o manchas de distinto color (1); con patrones de bandas o manchas menos conspicuos (2); con bandas longitudinales (3).
59. Cuerpo: patrón de coloración: no moteado (0); moteado (1); polimórfico (0,1).
60. Pronoto: patrón de coloración (Fig. 67D): con tres bandas longitudinales (0); con una banda longitudinal (1); con una banda longitudinal y bandas oblicuas continuas (2); con una banda longitudinal y bandas oblicuas discontinuas (3); con cinco bandas longitudinales (4); con manchas (5).
61. Pronoto: bandas oblicuas (Fig. 67C): superan el surco y se extienden hasta la mitad del disco o más (0); se extienden hasta el surco principal (1); superan el surco y se extienden hasta menos de la mitad del disco (2); polimórfico (1,2).
62. Pronoto: banda inferior de los lóbulos laterales de la prozona (Fig. 67A): no conspicua (0); ancha y oblicua (1); ancha y recta (2).
63. Tegminas: patrón de coloración (Fig. 67A): no moteadas (0); moteadas o con manchas pequeñas circulares sobre las venas transversas (1).
64. Alas: color uniforme (0); color uniforme con manchas sobre venas transversales (1); con bandas de color contrastantes (2);
65. Fémur posterior: patrón de coloración (Fig. 67B): con bandas transversales (0); con una banda longitudinal (1); con una línea delgada (2); polimórfico (0,1).
66. Tibia posterior: patrón de coloración (Fig. 67A): con tres bandas (0); con bandas o anillos en ambos extremos (1); con una banda en el extremo basal (2); con muchos anillos (3); sin bandas (4); polimórfico (1,2).

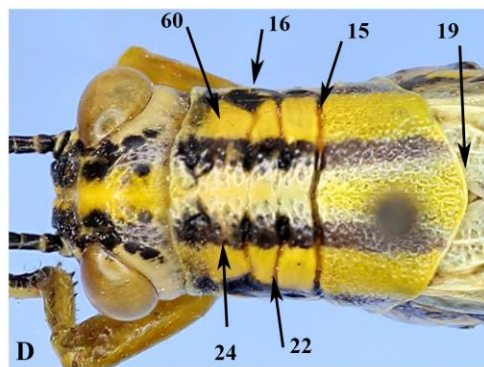
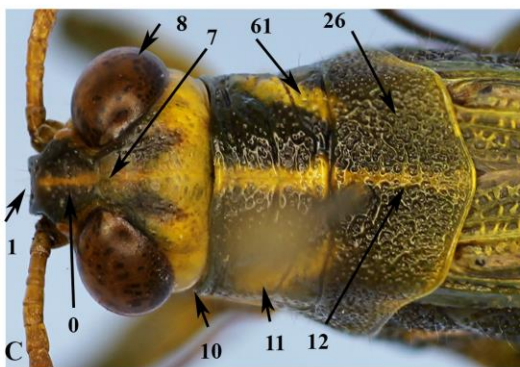
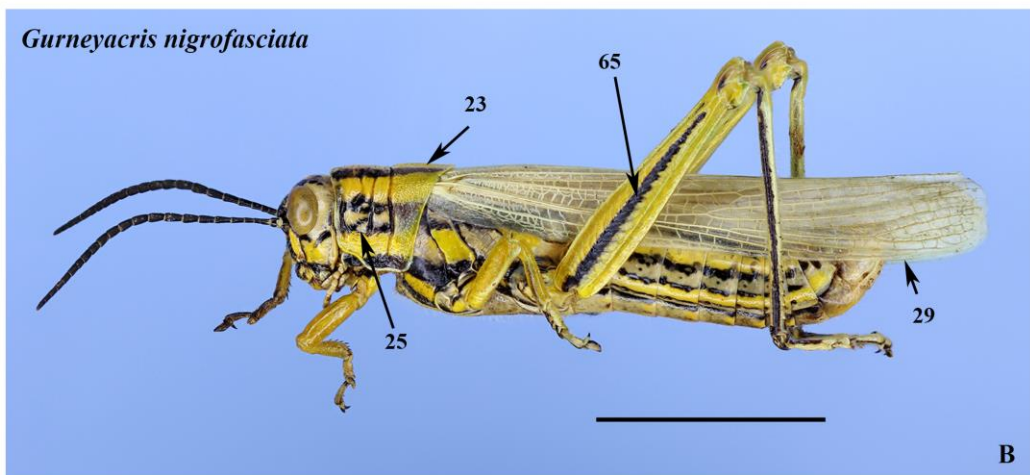
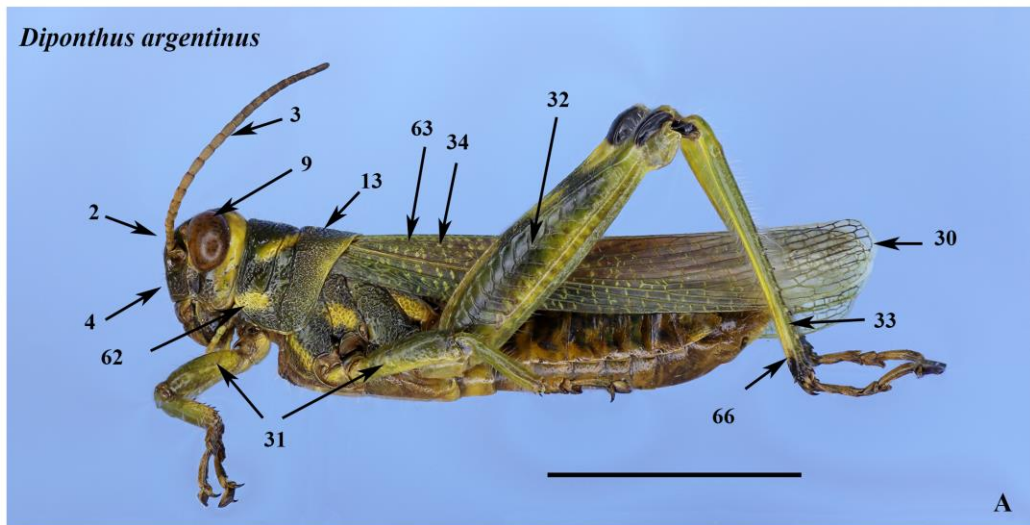


Figura 67. Caracteres morfológicos (indicados con flechas y número de carácter) considerados en el análisis cladístico del género *Diponthus*. A,B, hábito, lateral; C,D, cabeza y pronoto, dorsal (C, *D. argentinus*; D, *G. nigrofasciata*).

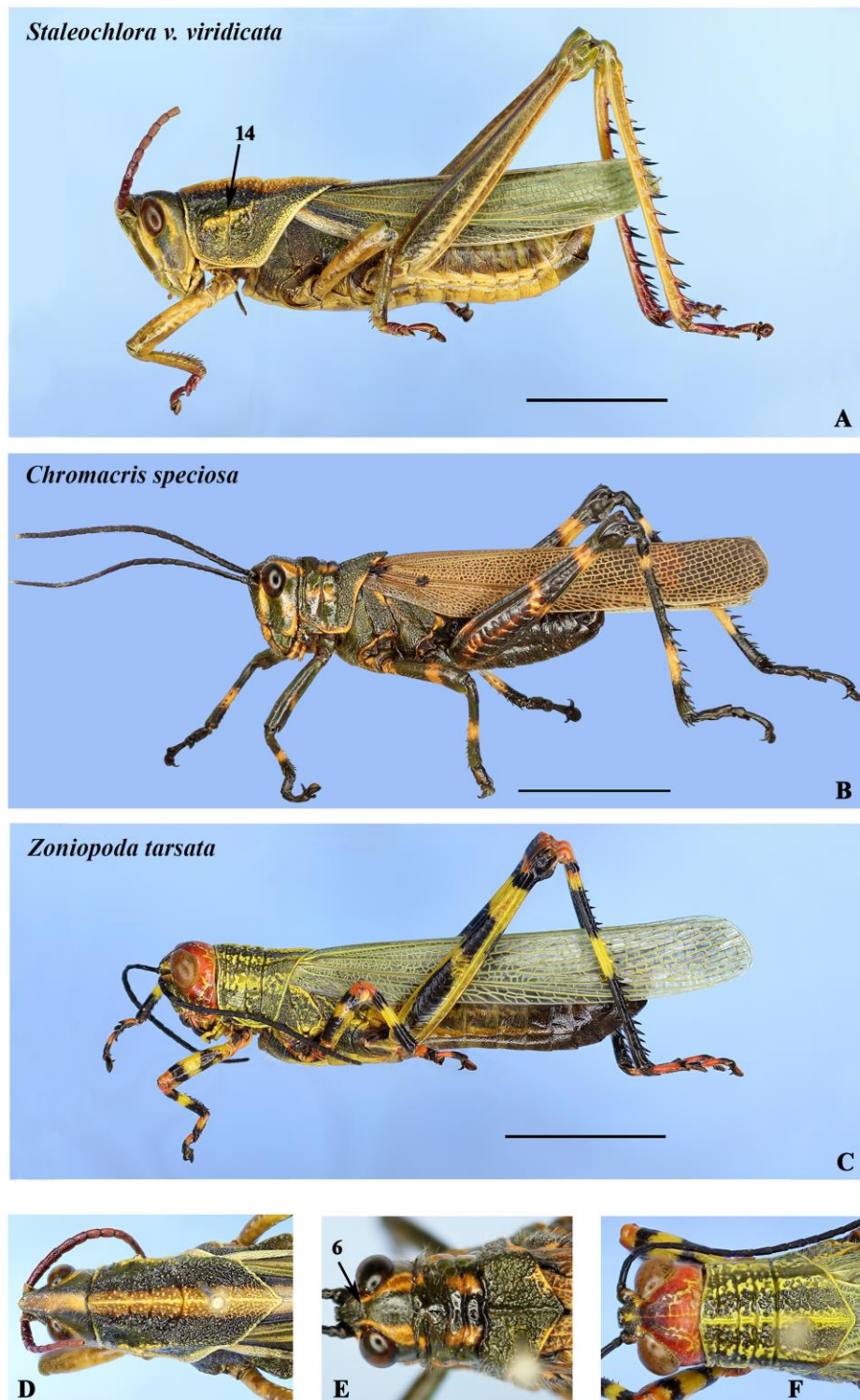


Figura 68. Especies del *outgroup* consideradas en el análisis cladístico del género *Diponthus*, y algunos caracteres morfológicos (indicados con flechas y número de carácter). A-C, hábito, lateral; D-F, cabeza y pronoto, dorsal (D, *S. v. viridicata*; E, *C. speciosa*; F, *Z. tarsata*).

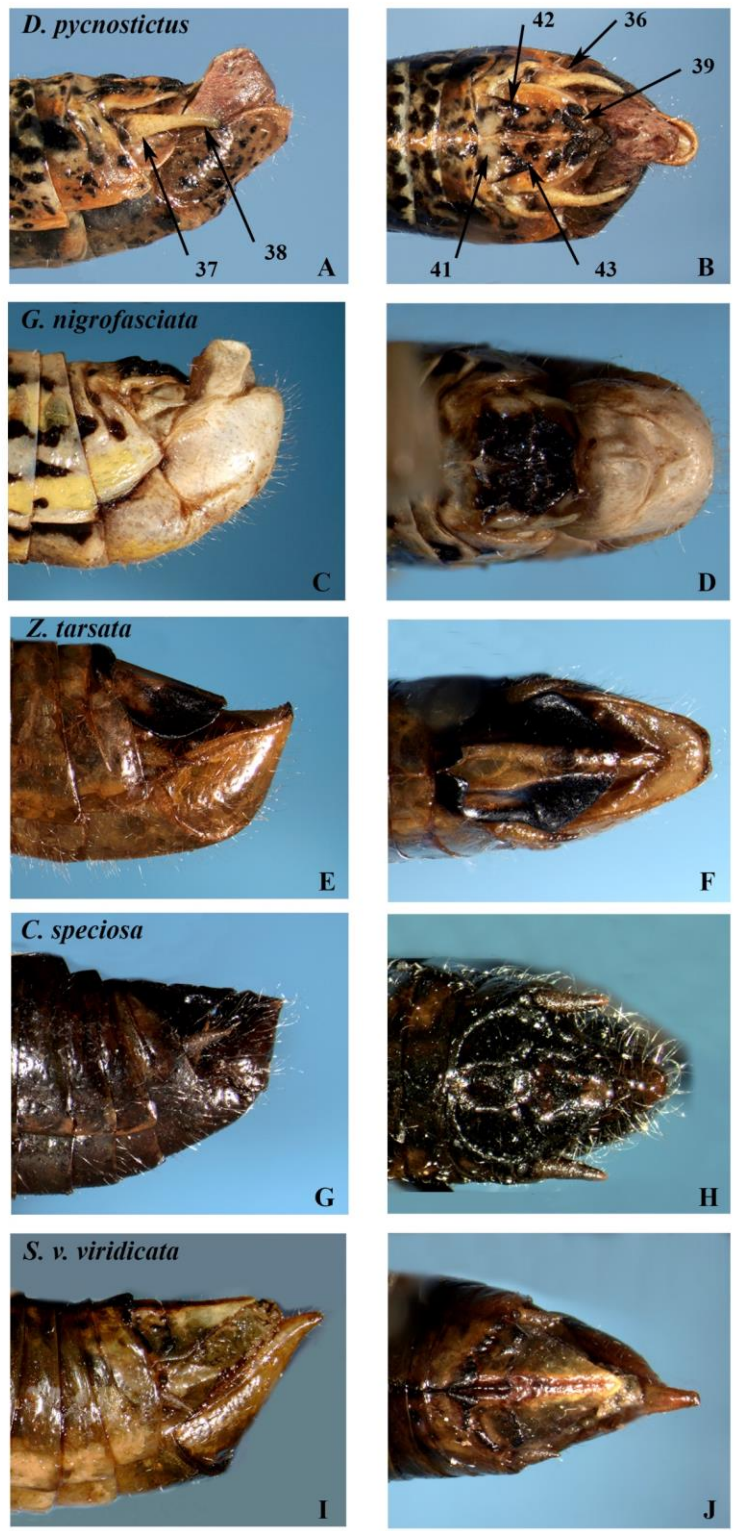
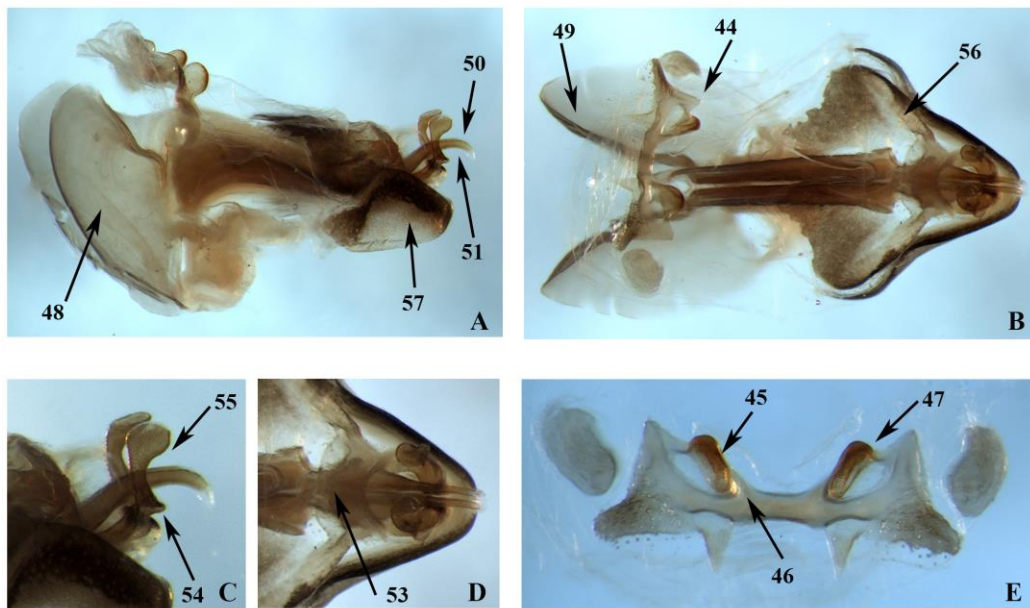
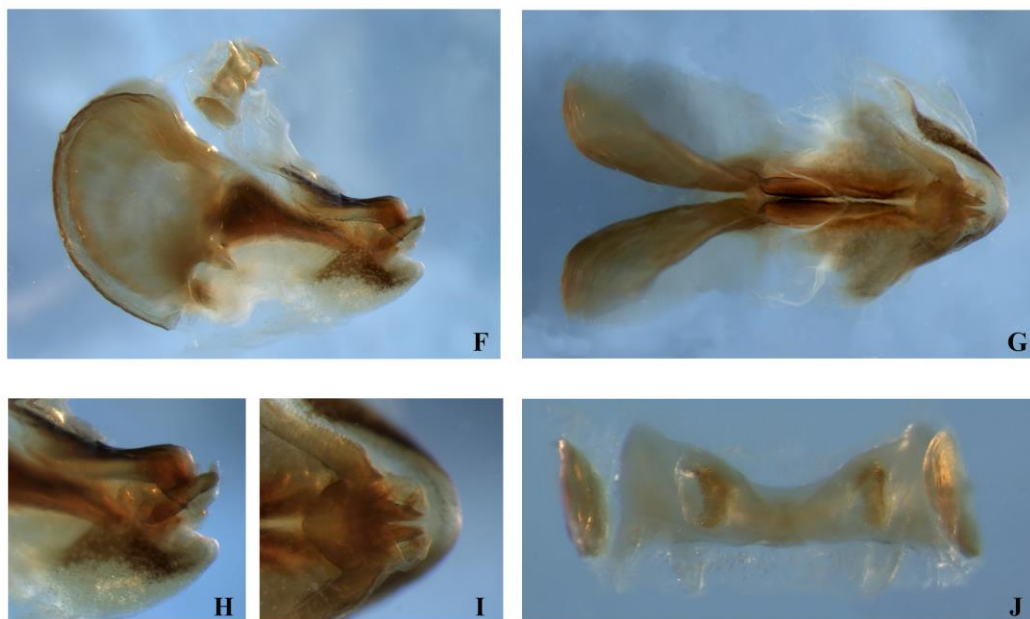


Figura 69. Caracteres morfológicos (indicados con flechas y número de carácter) considerados en el análisis cladístico del género *Diponthus*. A,C,E,G,I, extremo abdominal del macho, lateral; B,D,F,H,J, extremo abdominal del macho, dorsal.



D. argentinus



G. nigrofasciata

Figura 70. Caracteres morfológicos (indicados con flechas y número de carácter) considerados en el análisis cladístico del género *Diponthus*. A,F, complejo fálico, lateral; B,G, complejo fálico, dorsal; C,H, extremo distal del complejo fálico, lateral; D,I, extremo distal del complejo fálico, dorsal; E,J, epifalo, dorsal.

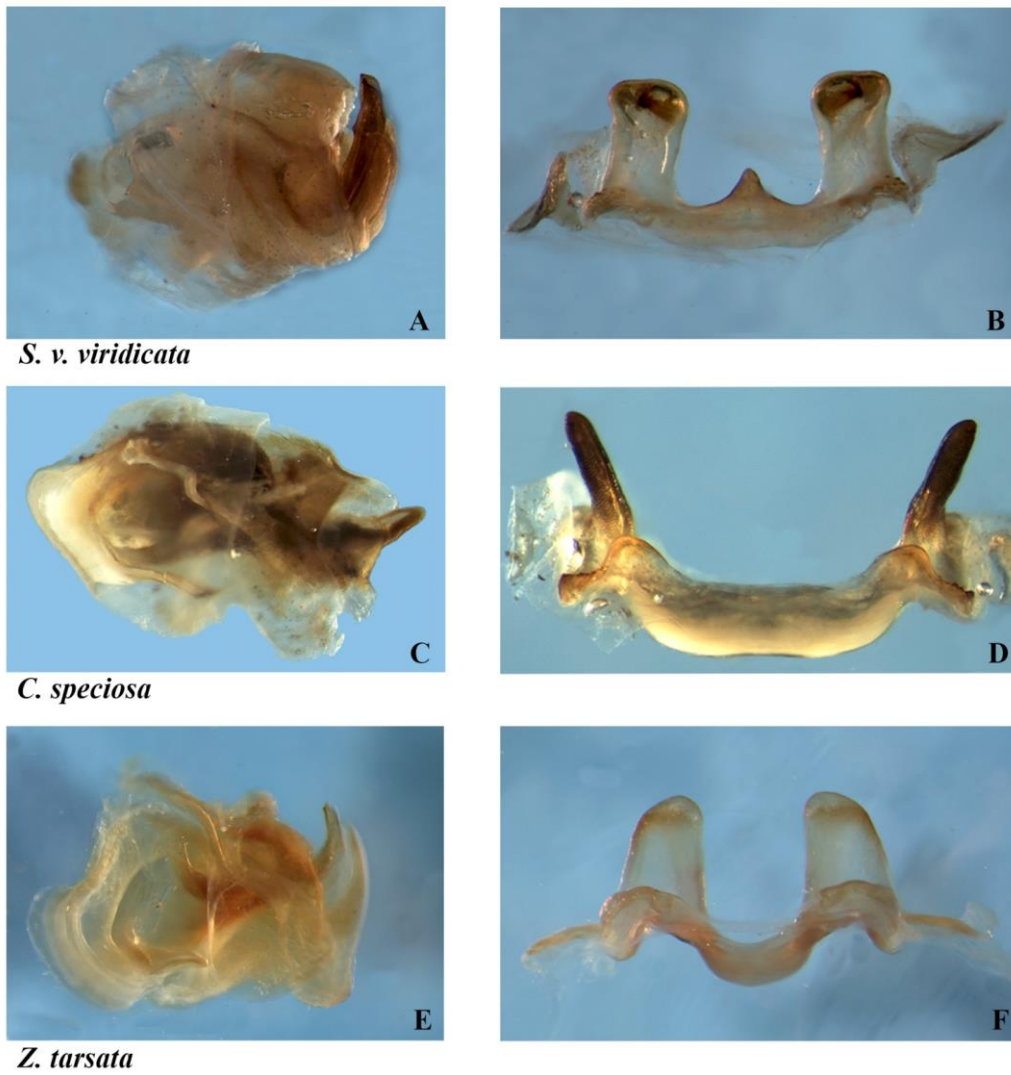


Figura 71. Complejo fálico de las especies del outgroup consideradas en el análisis cladístico del género *Diponthus*. A,C,E, complejo fálico sin epifalo, lateral; B,D,F, epifalo, frontal.

5.5.1.3. Metodología cladística

El análisis cladístico de parsimonia se realizó a partir de una matriz de datos (Apéndice: Tabla 7) conformada por 19 taxones (15, grupo interno; 4, grupo externo) y 67 caracteres morfológicos. La búsqueda de árboles se realizó usando dos estrategias: análisis bajo pesos iguales y el método de pesos implicados (Goloboff, 1993), mediante búsquedas heurísticas empleando el algoritmo TBR (“tree bisection–reconnection”), con 100 réplicas. El análisis bajo pesos implicados se realizó con valores de concavidad (K) de 1 a 30. Los caracteres multiestados fueron tratados como desordenados o no aditivos. Para el soporte de nodos se calcularon los valores de soporte de Bremer (absoluto) (Bremer, 1994) y de “bootstrap” (100 réplicas) para los análisis bajo pesos iguales. Para los análisis empleando pesos implicados se usó el soporte de nodos “Symmetric Resampling” (probabilidad de cambio=33; 100 réplicas). La raíz del árbol se estableció con *S. viridicata*.

Para evaluar el grado de homoplasia de los diferentes conjuntos de caracteres sobre la topología del árbol, la matriz de datos se dividió en dos, una constituida por caracteres de la morfología externa y coloración (0-35, 58-66) y la otra con los de la genitalia masculina externa e interna (36-57), y se realizaron análisis de parsimonia por separado.

5.5.2. RESULTADOS

El análisis de parsimonia bajo pesos iguales de la matriz de datos (Apéndice: Tabla 7) de 67 caracteres morfológicos y 15 especies de *Diponthus* y cuatro especies del grupo externo resultó en un árbol más parsimonioso (Fig. 72) de longitud 212 (índice de consistencia= 0.679; índice de retención= 0.748). La misma topología se obtuvo al usar pesos implicados; incrementando la constante de concavidad (K) desde 1 a 30, no produjo ningún cambio en la topología excepto en las relaciones de los grupos externos *Chromacris speciosa* y *Zoniopoda tarsata* [sólo en K=1 (Fig. 73) y en uno de los dos árboles obtenidos en K=2]. El análisis recuperó al género *Diponthus* como grupo monofilético basado en las siguientes sinapomorfías: distancia interocular aproximadamente igual al ancho del ápice del fastigio (7,1); tubérculo prosternal prominente y comprimido lateralmente (28,1); cercos del macho con el tercio distal

curvado hacia abajo (38,1); *lophi* del epifalo pequeños (45,0); valvas apicales dorsales del endofalo curvadas hacia abajo (51,1), con altos valores de soporte de Bremer y “bootstrap” (94 %). El análisis recuperó dos grupos de especies: el primer grupo, con un alto valor de soporte, está constituido por *D. crassus*, *D. n.sp. 3*, *D. porphyreus* y *D. virgatus* y definido por las sinapomorfías: carena dorsal media del pronoto obsoleta (12,3) y fúrculas del macho con más de una punta (42,1), y por una homoplasia: fémures anterior y medio robustos (31,1). Dentro de este clado, el grupo formado por las especies hermanas *D. virgatus* y *D. porphyreus* estuvo sustentado por la sinapomorfía: tegumento de la metazona fuertemente rugoso (24,5) y tres homoplasias: frente ligeramente oblicua en vista lateral (4, 0); tubérculos del epiprocto pequeños en el margen posterior (39,3); fémur posterior con una banda delgada en la cara externa (65,2). El grupo comprendido por las especies hermanas *D. crassus* y *D. n.sp. 3* estuvo definido por una homoplasia: venas transversales de las tegminas formando celdas bien delimitadas (34,1). El otro grupo de especies estuvo constituido por las restantes especies del género, y definido por cuatro sinapomorfías: bordes laterales del disco del pronoto no elevados (21,0); tegumento de la metazona rugoso con las partes superiores de la rugosidad del mismo color (26,1); fémur posterior robusto (32,1); tibia posterior con una banda en el extremo basal (66,2) y tres caracteres homoplásicos: prozona levemente más angosta que la metazona (17,1), bordes laterales del disco del pronoto ligeramente divergentes (20,0) y banda inferior de los lóbulos laterales de la prozona rectos (62,2). Dentro de este clado, *D. n.sp. 1* resultó basal al grupo formado por las restantes especies del género que estuvo definido por las sinapomorfías carena dorsal mediana del pronoto cortada por un surco transverso (15,0), tegumento de la prozona levemente foveolado (24,2), patrón de coloración del pronoto con una banda sobre la carena mediana y dos bandas oblicuas en la prozona (60,2) y las homoplasias: tegminas superan el extremo del abdomen (29,0) y patrón de coloración del fémur posterior con bandas transversales (65,0). Dentro de este clado, por un lado el grupo formado por las especies hermanas *D. paraguayensis* y *D. n.sp. 2* estuvo soportado por los caracteres: distancia interocular más angosta que el ápice del fastigio (7,2) y bandas oblicuas del pronoto superan el surco principal, extendiéndose hasta la metazona (61,0), y las homoplasias ápice del fastigio cóncavo (1,0) y ápice de las tegminas oblicuo (30,0). El otro clado estuvo soportado por dos sinapomorfías: prozona más corta que la metazona (16,0) y banda inferior de los lóbulos laterales de la prozona oblicua (62,1). Las especies *D. puelchus*, *D. argentinus* y *D. pycnostictus* formaron un grupo definido por

la sinapomorfía carena dorsal media cortada por dos surcos transversos (15,1) y los caracteres homoplásicos: venas transversales de las tegminas incompletas, no delimitando celdas (34,3) y patrón de coloración de tegminas moteadas o con manchas pequeñas circulares sobre las venas transversas (63,1). Las especies hermanas *D. argentinus* y *D. pycnostictus* estuvieron definidas por la prozona ligeramente más corta que la metazona (16, 3); y la homoplasia: frente ligeramente oblicua en vista lateral (4,0). *D. nigroconspersus* resultó basal al grupo formado por *D. electus* y *D. dispar* y *D. cribratus* y *D. festinus*, definido por una sinapomorfía: tegumento de la metazona finamente rugoso (26,3) y caracteres homoplásicos de la morfología externa de cabeza y pronoto (0,0; 7,0; 8,1; 9,1; 17,0) y *lophi* del epifalo proyectados paralelamente al puente (46,1). Las restantes especies formaron un grupo definido por las sinapomorfías: tubérculo prosternal dirigido hacia atrás (27,0) y fúrculas del macho pequeñas, alejadas de la línea media (41,1) y por la homoplasia: ápice del fastigio redondeado (1,2). El grupo formado por las especies hermanas *D. electus* y *D. dispar* estuvo definido por tres sinapomorfías (19,5; 20,1; 22,0) y dos homoplasias (39,3; 60,0), mientras que la relación entre las especies hermanas *D. cribratus* y *D. festinus* estuvo sustentada por cuatro homoplasias (25,4; 30,0; 36,4; 37,2).

El análisis cladístico bajo pesos iguales y bajo pesos implicados recuperó consistentemente como grupo hermano de *Diponthus* al género monotípico *Gurneyacris*, con los valores más altos de soporte de Bremer y “bootstrap” (97%) de todo el árbol (Fig. 72) y de “Symmetric resampling” (pesos implicados) (Fig. 73). Esta relación está soportada por nueve sinapomorfías, cinco de ellas referentes a la morfología externa (4,1; 12,2; 33,0; 34,2; 35,1) y cuatro a la genitalia masculina (44,0; 48,1; 54,1; 57,1); y una homoplasia de la genitalia masculina (47,1).

El clado formado por los grupos externos *Chromacris speciosa* y *Zoniopoda tarsata* estuvo definido por varias homoplasias y una sinapomorfía, con un moderado valor de soporte, en el árbol obtenido bajo pesos iguales (Fig. 72).

El análisis de parsimonia realizado sobre la matriz de datos particionada considerando solo caracteres de la morfología externa y patrones de coloración (0-35, 58-66) resultó en un árbol más parsimonioso (Fig. 74A) de longitud 158 (CI=0,646; RI=0,735). La topología obtenida es exactamente igual a aquella obtenida al considerar el conjunto completo de caracteres.

El análisis de parsimonia realizado sobre la matriz de caracteres de la genitalia masculina interna y externa (36-57) produjo 44 árboles más parsimoniosos de longitud 50 (CI= 0,840; RI= 0,864). El árbol de consenso estricto (Fig. 74B) muestra baja resolución comparada con el obtenido considerando todos los caracteres. A pesar de esto, se recupera la monofilia de *Diponthus*. Asimismo se mantienen las relaciones de las especies hermanas *D. electus* y *D. dispar* y *D. festivus* y *D. cribratus*. Del mismo modo, *Gurneyacris* permanece como grupo hermano de *Diponthus*.

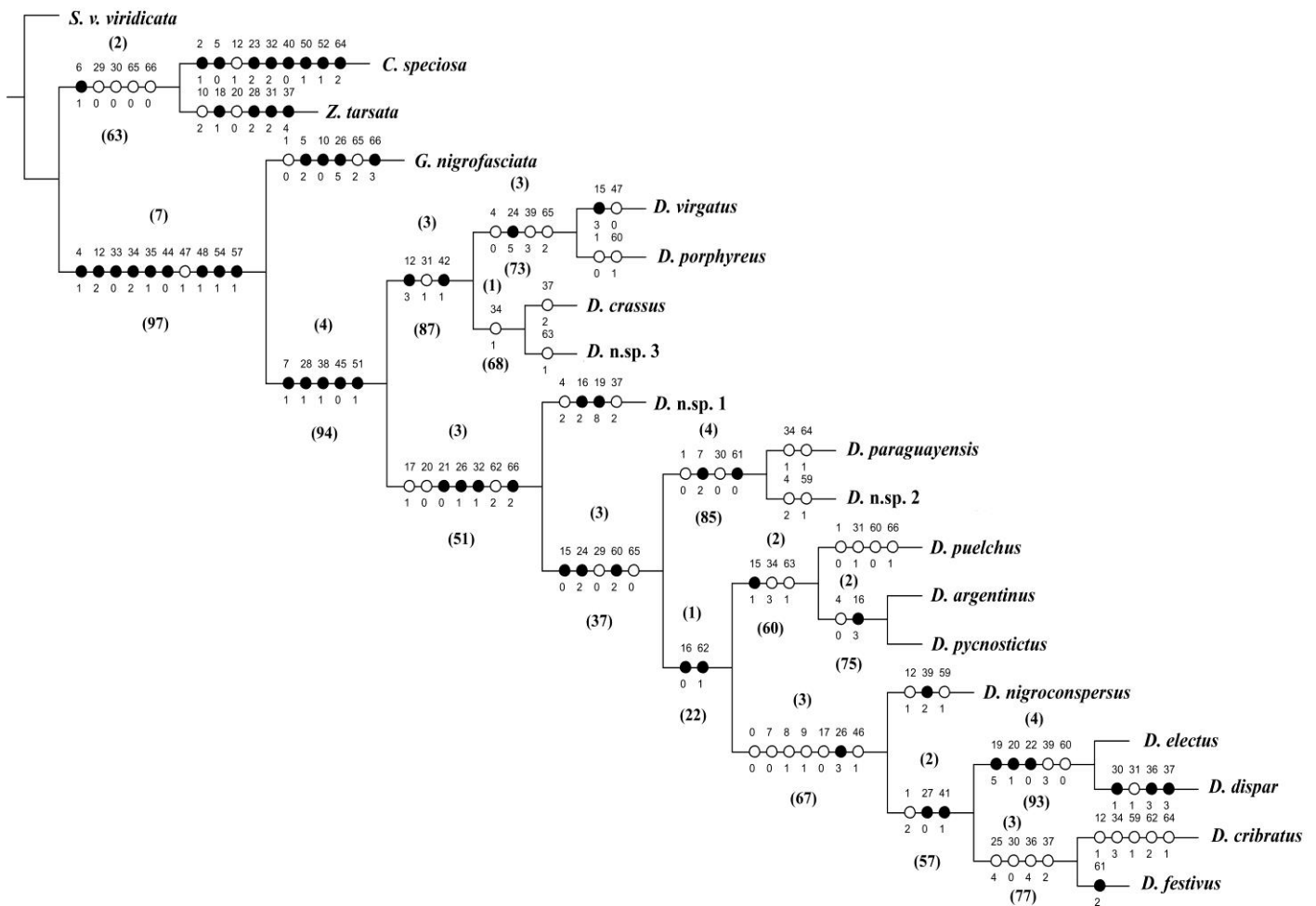


Figura 72. Árbol más parsimonioso del género *Diponthus* (L=212; CI= 0.679; RI= 0.748) obtenido del análisis cládístico a partir de una matriz de datos morfológicos. Círculos negros indican sinapomorfias y círculos blancos homoplasias. Números entre paréntesis debajo de los nodos corresponden al soporte de *bootstrap* y por encima son los valores de soporte de Bremer.

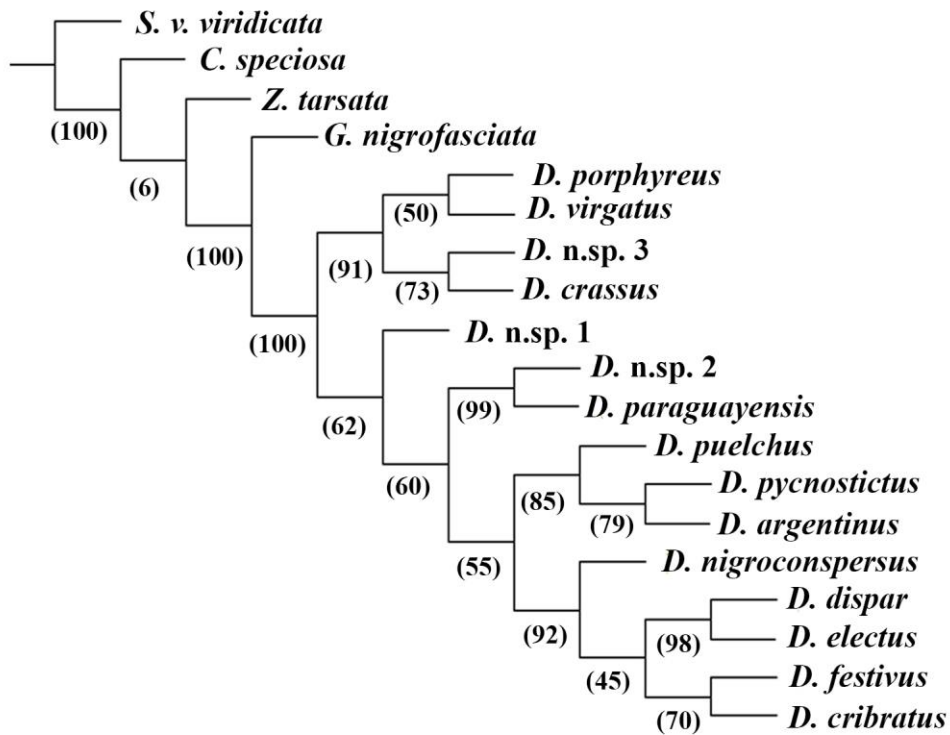


Figura 73. Árbol más parsimonioso del género *Diponthus* obtenido al usar pesos implicados (K=1).
 Números entre paréntesis debajo de los nodos corresponden a los valores de *symmetric resampling*.

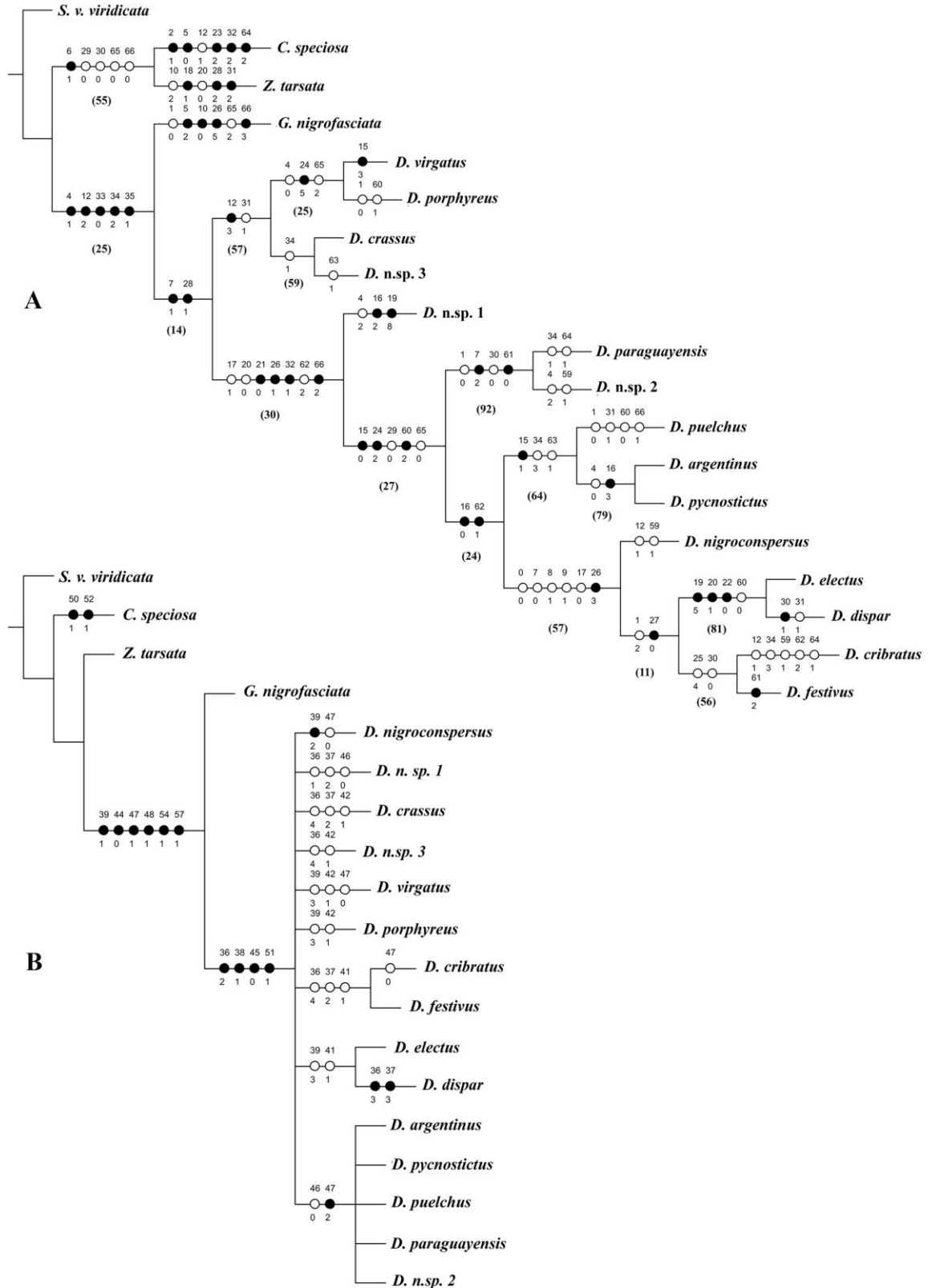


Figura 74. A, Árbol más parsimonioso del género *Diponthus* (L=158; CI=0,646; RI=0,735) obtenido del análisis cládístico a partir de la matriz de datos particionada considerando caracteres de la morfología externa y coloración. Círculos negros indican sinapomorfías y círculos blancos

homoplasias. Números entre paréntesis debajo de los nodos corresponden al soporte de *bootstrap*. B, Árbol de consenso estricto de 44 árboles más parsimoniosos (L=50; CI= 0,840; RI= 0,864) obtenido del análisis cladístico a partir de la matriz de datos particionada considerando caracteres de genitalia y terminalia masculina. Círculos negros indican sinapomorfias y círculos blancos homoplasias.

5.5.3. DISCUSIÓN

El análisis cladístico realizado a partir de la matriz de datos de 67 caracteres morfológicos recupera la monofilia del género *Diponthus*, estrechamente relacionado con el género hermano *Gurneyacris*. Las sinapomorfias que sustentan el género *Diponthus* comprenden sobre todo estructuras del complejo fálico y variaciones en los cercos del macho. Asimismo, las relaciones con *Gurneyacris* están sustentadas principalmente por caracteres de la genitalia masculina.

Al considerar solo los caracteres de la morfología externa, se recuperó *Diponthus* como grupo monofilético y se mantuvo la estrecha relación entre este género y *Gurneyacris*, aunque con un soporte relativamente bajo. Al analizar solo los caracteres de la genitalia masculina, se recuperaron estos grupos con un buen soporte.

Esta estrecha relación entre *Diponthus* y *Gurneyacris* ya ha sido mencionada por varios autores, al tanto que Rehn & Grant (1959) consideran que los mismos deben ser incluidos en la tribu Diponthini, la cual definen mayormente sobre caracteres de la genitalia masculina. Según las diferentes interpretaciones acerca de las homologías primarias de la genitalia masculina, en especial de las estructuras del ectofalo (cíngulo y rami) existen diferentes posturas con respecto a la ubicación y afinidades de *Diponthus* y *Gurneyacris* dentro de los Romaleidae (Dirsh, 1956; Liebermann, 1958; Rehn & Grant, 1959; Amédégnato, 1976), que ya fueron discutidas en la Sección 5.3.4 de este trabajo de tesis.

A partir de los clados que resultaron del análisis, se reconocen dos grupos de especies para *Diponthus*: el grupo de especies *crassus* y el grupo *argentinus*. El primer grupo definido por sinapomorfias del pronoto, patas y terminalia masculina. El segundo por sinapomorfias del pronoto, pata posterior y coloración.

Prácticamente todos los clados dentro de *Diponthus* están sustentados por caracteres de la morfología externa y patrones de coloración. Es decir, que los grupos de especies se distinguen básicamente por caracteres de la morfología externa, mientras

que los caracteres de la genitalia interna son útiles para la diferenciación a nivel específico.

Esto concuerda con los resultados obtenidos al dividir la matriz de caracteres en 1) morfología externa/coloración y 2) genitalia/terminalia de los machos, en donde los diferentes conjuntos de caracteres mostraron diferentes valores filogenéticos. Cuando el análisis se realizó con caracteres de la morfología externa, se obtuvieron exactamente las mismas relaciones que al analizar el total de caracteres. El árbol obtenido al analizar solo caracteres de la morfología externa/coloración resultó ser más homoplásico que los obtenidos al considerar caracteres de genitalia, pero presentó mayor señal o información filogenética.

Como ocurre en otros géneros de Romaleidae/Romaleini, la diferenciación de especies en *Diponthus* está dada principalmente a nivel de la morfología externa y coloración, mientras que la genitalia masculina permanece bastante conservada sin presentar mayor variación interespecífica (Roberts & Carbonell, 1992; Carbonell, 2007). Según Roberts & Carbonell (1992), aquellos géneros de Romaleidae que poseen mecanismos estridulatorios bien desarrollados no exhiben diferencias interespecíficas a nivel de la genitalia, ya que en el apareamiento intervienen principalmente la estridulación, quimiorreceptores y el reconocimiento visual. Dentro de la familia Romaleidae, existen géneros (*Xyleus* y *Chromacris*) en donde la genitalia masculina tiene utilidad diagnóstica a nivel de especies, mientras que la morfología externa y coloración es muy similar. Sin embargo en otros géneros (*Zoniopoda*, *Agriacris*, *Staleochlora* y *Tropidacris*), la genitalia es relativamente uniforme, solo con algunas pocas diferencias, y la diferenciación específica es a nivel de la morfología externa y/o coloración.

Al analizar sólo caracteres de la morfología externa/patrones de coloración el árbol obtenido, totalmente resuelto, mostró las mismas relaciones que al analizar el total de caracteres. El árbol de consenso estricto, a partir de los 44 árboles obtenidos al considerar sólo caracteres de la genitalia masculina, presentó una menor resolución recuperando la monofilia del género *Diponthus*, *Gurneyacris* como grupo hermano y los grupos monofiléticos: (*D. dispar*, *D. electus*); (*D. claraziannus*, *D. festivus*); y (*D. argentinus*, *D. pycnostictus*, *D. puelchus*, *D. paraguayensis*, *D. n.sp. 2*).

Si bien los caracteres de la morfología externa y coloración proveen mayor información o señal filogenética que los caracteres de la genitalia, estos últimos resultaron ser menos homoplásicos.

Este patrón observado en *Diponthus*, en donde los caracteres de la morfología externa y coloración brindan una mejor resolución en las relaciones filogenéticas, es decir, mayor señal filogenética, se contrapone a lo observado en otras familias de Acridoidea. La genitalia masculina es de gran utilidad para delimitar especies en Acrididae, por ejemplo en Melanoplinae y Cyrtacanthacridinae (Hubbel, 1932; Otte, 2002; Cigliano & Amédégnato, 2010; Cigliano *et al.*, 2010, 2011; Pocco *et al.*, 2013). En géneros de la tribu Dichroplini (Melanoplinae, Acrididae), los caracteres de la morfología externa proveen menos información filogenética que los caracteres de la genitalia y terminalia masculina (Pocco *et al.*, 2013). Estos grupos, en donde no existe mecanismo de cortejo pre-cópula, se caracterizan por la ausencia de especificidad de la genitalia femenina (Cigliano & Lange, 2007) por lo que es probable que las diferencias genitales evolucionaron fuera del contexto del aislamiento reproductivo y la diversidad de genitalia masculina esté moldeada por la elección críptica femenina (Ebehard, 1996). En cambio, en otros grupos de Acrididae (Acridinae y Oedipodinae) la genitalia permanece uniforme a nivel específico (Dirsh, 1956; Otte, 1984), pero muestran un comportamiento pre-reproductivo visual y acústico específico (Otte, 1970).

Song & Bucheli (2010) realizaron un estudio sobre los patrones de evolución entre caracteres de genitalia y caracteres no genitales basándose en 41 análisis cladísticos de distintos grupos de insectos a fin de comparar la señal filogenética entre ambas fuentes de caracteres. Estos autores demostraron que la señal filogenética es estadísticamente similar en ambos tipos de caracteres. Si bien la genitalia masculina diverge rápidamente por encontrarse bajo selección sexual, no necesariamente se equipara con la falta de señal filogenética, teniendo en cuenta que aquellos caracteres que evolucionan por descendencia con modificación son útiles para análisis filogenéticos, independientemente de la tasa de evolución (Song & Bucheli, 2010).

5.6. ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO

DIPONTHUS

La diversidad biológica es el resultado de la historia de la vida sobre la tierra, expresada en los cambios de forma a través del espacio y el tiempo (Crisci *et al.*, 2000). La biogeografía histórica intenta explicar cómo los procesos evolutivos que suceden a través de millones de años afectan los patrones de distribución de los seres vivos (Crisci *et al.*, 2000; Crisci, 2001).

Para evaluar los posibles patrones biogeográficos históricos que permitan explicar la distribución actual del género *Diponthus*, se llevó a cabo un análisis de dispersión-vicarianza (DIVA; Ronquist, 1997). DIVA es un método de biogeografía histórica basado en eventos, que reconstruye las distribuciones ancestrales, maximizando los eventos vicariantes y minimizando los eventos de dispersión y extinción. Este método admite la posibilidad de la existencia de relaciones reticuladas entre las áreas además de las relaciones de tipo jerárquicas (Crisci *et al.*, 2003). Asume que las distribuciones de los taxones y sus ancestros pueden describirse en términos de un conjunto de unidades de áreas. Permite inferir la distribución ancestral de un taxón contemplando los eventos vicariantes y de dispersión que explican la historia geográfica del mismo.

Para correlacionar la actual distribución del grupo con su historia biogeográfica, los hábitats en los cuales se distribuyen las especies de *Diponthus* y las del grupo externo se caracterizaron como unidades de áreas considerando el esquema biogeográfico de América del Sur propuesto por Cabrera & Willink (1973). Las siguientes provincias biogeográficas de los dominios Amazónico y Chaqueño fueron consideradas en el análisis: Pampeana, Espinal, Monte, Paranense, Chaqueña, Yungas, Cerrado, Amazónica, Atlántica, Guajira, Venezolana, Páramo.

5.6.1. RESULTADOS

El análisis de dispersión-vicarianza (DIVA) produjo una única reconstrucción de distribución ancestral posible para los nodos ancestrales de *Diponthus*, excepto para el

nodo 33 que presenta dos posibles distribuciones ancestrales. De acuerdo a este análisis, el ancestro común de *Diponthus* habría estado distribuido en la provincia Paranense (nodo 34, Figs. 75, 76). Como resultado de un evento de duplicación surgen dos linajes: nodos 23 (grupo de especies *crassus*) y 33 (grupo de especies *argentinus*). El ancestro del grupo *crassus* (nodo 23) permanece exclusivamente en la región Paranense, donde se diversifica (la única dispersión es terminal, *D. virgatus* a Atlántica). En tanto que el linaje *argentinus* sufre un proceso de dispersión, con dos posibles reconstrucciones ancestrales: (1) una dispersión única (Paranense a Yungas) ó 2) dos dispersiones (Paranense a Yungas + Pampeana). Se produce luego un evento vicariante que separará a las Yungas (*D. n.sp.1*) de la Paranense en la que queda el linaje representado por el nodo 32. En este punto y de acuerdo a las dos posibles reconstrucciones ancestrales del nodo 33, si se considera válida la reconstrucción (1) se habría producido un evento de vicarianza y una dispersión hacia el área Pampeana, si se considera válida la opción (2) la dispersión al área Pampeana habría sido anterior al evento de vicarianza. En el nodo 32 (distribución ancestral Paranense + Pampeana) se produce un nuevo evento vicariante dando origen a dos linajes (nodos 24 y 31) que evolucionarán independientemente en dichas áreas. El linaje correspondiente al nodo 24 queda restringido a la provincia Paranense (con dos dispersiones terminales de *D. paraguayensis* a Pampeana y el Cerrado) en tanto que el linaje correspondiente al nodo 31 se diversifica y se extiende a otras áreas resultando en el linaje de mayor diversidad dentro del género.

El análisis de DIVA produjo tres reconstrucciones de distribución posibles para el ancestro de los géneros *Diponthus* y *Gurneyacris* (Fig. 75): 1) Paranense-Chaco (DE); 2) Espinal-Paranense-Chaco (BDE); 3) Espinal-Chaco (BD).

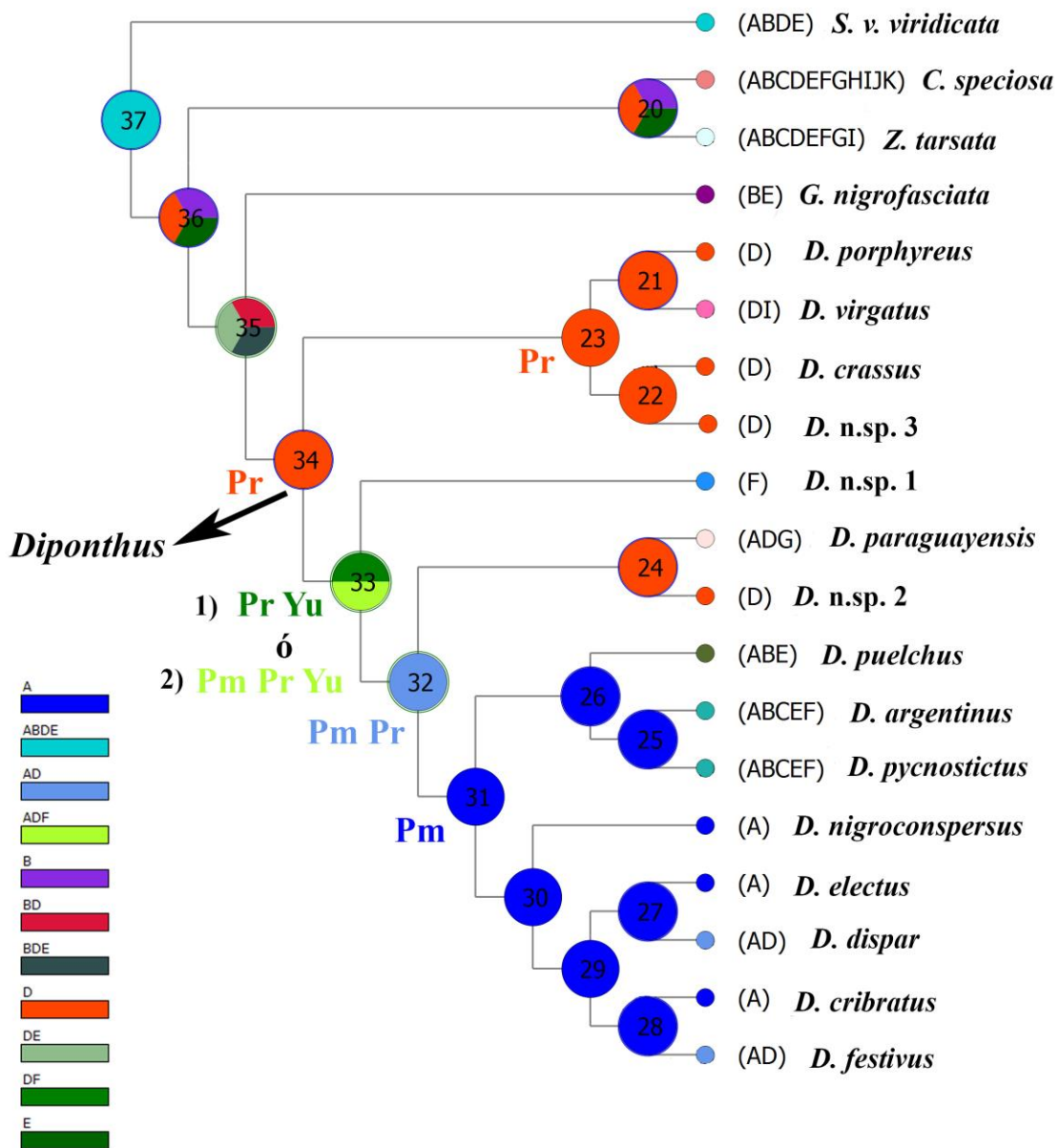


Figura 75. Cladograma de áreas que muestra los resultados del análisis de dispersión-
 vicarianza (DIVA) del género *Diponthus*. Los números indican los nodos y las letras en los nodos
 dentro de *Diponthus* indican la distribución ancestral (Pm, Pampeana; Pr, Paranense, Yu, Yungas).
 Las letras en los taxones terminales indican las áreas biogeográficas (provincias) definidas por
 Cabrera & Willink (1973) habitadas por cada especie: A, Pampeana; B, Espinal; C, Monte; D,
 Paranense; E, Chaqueña; F, Yungas; G, Cerrado; H, Amazónica; I, Atlántica; J, Guajira; K,
 Venezolana; L, Páramo.

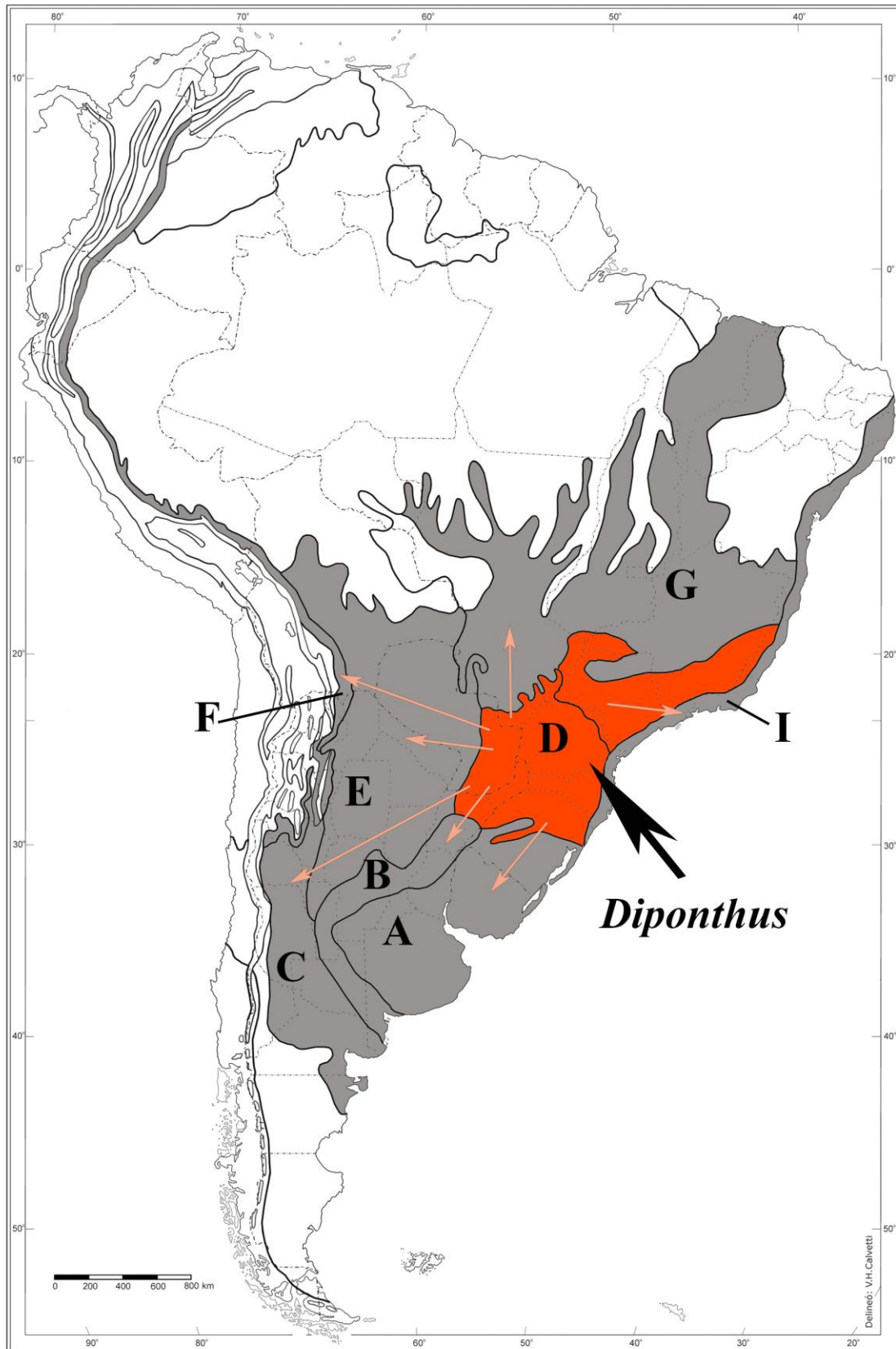


Figura 76. Áreas biogeográficas (provincias) definidas por Cabrera & Willink (1973) habitadas por las especies de *Diponthus*, resaltado (en anaranjado) la distribución ancestral del género según los resultados del DIVA. A, Pampeana; B, Espinal; C, Monte; D, Paranense; E, Chaqueña; F, Yungas; G, Cerrado; I, Atlántica.

5.6.3. DISCUSIÓN

El origen de los Romaleinae en Sudamérica es incierto, aunque es probable que constituyan uno de los grupos más antiguos de acridomorfos autóctonos neotropicales cuyos ancestros habrían surgido hacia finales del Mesozoico (Cretáceo) principios del Terciario (Carbonell, 1977, 2007; Amédégnato, 1993). Hasta el presente no se ha llevado a cabo ningún estudio que contemple un análisis biogeográfico histórico del grupo que permita postular hipótesis sobre patrones de distribuciones ancestrales. Sin embargo, a partir del conocimiento sobre la fauna de Romaleidos en Sudamérica y su distribución actual, se han propuesto algunas hipótesis acerca de su origen y diversificación (Carbonell, 1977; Roberts & Carbonell, 1992; Carbonell, 2004). Roberts & Carbonell (1992) mencionan que los Romaleidae se habrían diversificado a partir de su centro de origen en la región Amazónica, teniendo en cuenta que sus representantes más primitivos (Bactrophorinae) presentan aquí su mayor diversificación.

Con respecto a la diversificación de los géneros de Romaleini, Roberts & Carbonell (1992) consideran que *Staleochlora* habría derivado de *Agriacris* en tiempos relativamente recientes; se habría diferenciado en la región Amazónica, colonizando luego hacia el sur hábitats con vegetación más abierta como las Pampas y el Cerrado. Carbonell (2004) postula que el centro de origen del género *Xyleus* se encontraría en la región sur-centro de Sudamérica, en donde están presentes todas las especies del género.

De acuerdo a los resultados obtenidos del análisis de dispersión-vicarianza (DIVA), *Diponthus* se habría diferenciado en la región de Sudamérica que ocupa la provincia Paranense, y posteriormente se habría dispersado hacia el Oeste y Sur extendiéndose hacia las regiones que comprenden su rango de distribución actual. El ancestro común de *Diponthus* y *Gurneyacris* habría habitado la región Chaco-Espinal-Paranense y por un evento de vicarianza *Gurneyacris* habría quedado restringido a las provincias Chaqueña y Espinal, mientras que *Diponthus* se habría diferenciado en la provincia Paranense (Fig. 76).

Dentro del grupo *crassus*, las especies *D. crassus*, *D. n.sp. 3* y *D. porphyreus* permanecen restringidas a la provincia Paranense, mientras que *D. virgatus* colonizó la provincia Atlántica. Esta provincia está ligada a la fauna paranense y a la amazónica por elementos comunes o vicariantes (Cabrera & Willink, 1973).

El grupo de especies *argentinus* es el que muestra la mayor diversificación y adaptación a distintos ambientes. El evento vicariante en el nodo 33 divide la distribución ancestral [1) Paranense y Yungas ó 2) Paranense, Yungas y Pampeana] resultando en la evolución independiente de *D. n.sp. 1*, restringida a Yungas, y el resto del clado del grupo *argentinus* cuyo ancestro queda restringido a la región Paranense-Pampeano.

Lamentablemente y debido a la ausencia de datación del grupo, no es posible determinar los sucesos que pudieron haber actuado como barrera geográfica en el grupo estudiado.

Sin embargo, se han postulado eventos históricos para la región que podrían haber actuado como eventos vicariantes del grupo. El clima templado que prevaleció durante el Terciario en el sur de Sudamérica, habría permitido la existencia de un bosque nublado continuo en la región que actualmente abarca las provincias de la Yungas, Chaqueña, Paranense y Amazónica. Debido a los procesos de aridificación y enfriamiento durante el Oligoceno y Mioceno, por los cambios climáticos ocasionados por el levantamiento de los Andes y expansión de la flora chaqueña se habría originado un “corredor de sabana” durante el Terciario, que fragmentó el bosque continuo (Morrone, 2001, 2004). Este evento pudo haber sido el responsable de la diferenciación de *Diponthus* con su género hermano, *Gurneyacris* (nodo 34).

Asimismo, durante el Mioceno medio, el Océano Atlántico habría avanzado ocupando la Pampasia y gran parte de la Mesopotamia (mar “Entreterriense-Paranaense”), constituyendo una importante barrera biogeográfica a la fauna continental al interrumpir conexiones con el área pampásica y andina (Aceñolaza, 2004; Barreda *et al.*, 2007). En la Mesopotamia, se habría desarrollado una vegetación con una fuerte influencia de componentes de los bosques higrófilos brasileños (Barreda *et al.*, 2007). Este mar se habría extendido hasta el Chaco paraguayo y el sur de Bolivia, llegando en Argentina a las Sierras Pampeanas. Mientras el mar ocupaba la región central, en el borde oriental (centro y este de la provincia de Entre Ríos) se ubicaba el sector continental emergido y común con Uruguay y Brasil, con condiciones más cálidas que las actuales (Aceñolaza, 2004). Este evento pudo haber actuado como barrera geográfica separando a *D. n.sp.1* del resto de las especies del grupo *argentinus* (nodo 33).

Patrones similares de distribución a los encontrados en las especies de *Diponthus* han sido propuestos para otros grupos de invertebrados (Acosta, 1995; 2002; 2008; Acosta *et al.*, 2007; Acosta & Guerrero, 2011) y para aves (Nores, 1992). Según Nores

(1992), las selvas de la región Paranense habrían estado conectadas a las Yungas por un “puente” de vegetación selvática que posteriormente se habría interrumpido por un período de menor humedad. Los ciclos paleoclimáticos asociados a eventos de expansión y retracción de ambientes selváticos húmedos explicarían la disyunción Yungas-Mesopotamia (Acosta, 1995; Nores, 1992).

La expansión hacia la región Pampeana pudo haberse producido más tempranamente, en el nodo 33, o bien un poco más tarde (en el nodo 32); de cualquier forma, es en esta región donde se habría producido la mayor diversificación de las especies del género. El evento vicariante en el nodo 32 divide la distribución ancestral (Pampeana y Paranense) resultando en la evolución independiente del clado formado por *D. paraguayensis* y *D. n.sp. 2* del conformado por las restantes especies del grupo *argentinus*. En *Diponthus* este evento vicariante quizás estuvo más relacionado con diferencias en la composición florística y con condiciones ecológicas entre ambas regiones que con eventos geológicos.

El clado formado por las especies *D. argentinus*, *D. pycnostictus* y *D. puelchus*, que ocupa el mayor rango de distribución del género, es el que habría tenido mayor éxito en cuanto a la adaptación a ambientes más secos; mientras que su grupo hermano habría quedado restringido mayormente a la región Pampeana.

6. CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo de tesis se extrajeron las siguientes conclusiones, según los principales objetivos propuestos.

Diversidad de Romaleini

- La mayor diversidad de especies y géneros de Romaleini en Sudamérica se encuentra en las provincias biogeográficas del Cerrado, Paranense, Yungas y Amazónica, comprendidas dentro del dominio Amazónico.
- Las provincias biogeográficas más similares en cuanto a composición específica de Romaleini son las del dominio Chaqueño: el Espinal, Monte, Pampeana y Chaqueña, siendo las dos primeras las que mostraron una mayor similitud. Las provincias menos similares son Amazónica y Pacífica, caracterizadas por un alto número de endemismos.
- La riqueza de especies de Romaleini para Argentina se estima en 33 especies incluidas en 10 géneros. El mayor número de especies de la tribu se encuentra en las provincias Pampeana, Chaqueña y Paranense, siendo el género *Diponthus* el más diverso en Argentina.
- Los trabajos de campo resultaron en el descubrimiento de una nueva especie de Romaleini del género *Zoniopoda*, *Z. serrana*, endémica de las Sierras Chicas de la provincia de Córdoba, Argentina. El análisis cladístico del género *Zoniopoda* indica que éste constituye un grupo monofilético y que *Z. serrana* debe ser asignada al grupo de especies *iheringi* basado en sinapomorfías del pronoto y la coloración del cuerpo.

Sistemática del género *Diponthus*

Como resultado del estudio taxonómico de *Diponthus* se considera que el género está constituido por 15 especies válidas, incluyendo la descripción de tres nuevas especies: *D. n.sp. 1*, de Bolivia (Santa Cruz), *D. n.sp. 2*, de Argentina (Misiones) y *D. n.sp. 3* de Brasil (Parana).

- **Cuestiones nomenclaturales**

Los estudios sistemáticos realizados permitieron establecer los siguientes cambios nomenclaturales:

Nuevas sinonimias

1.- Los nombres *Diponthus permistus* (Serville), *D. communis* Bruner, *D. schulzi* Bruner y *D. pictus* (Bolívar) se sinonimizan bajo *D. argentinus* Pictet & Saussure.

2.- Los nombres *D. invidus* Carl y *D. bilineatus* Rehn se sinonimizan bajo *D. virgatus* (Gerstaecker).

3.- *Diponthus clarazianus* Pictet & Saussure pasa a sinonimia bajo *D. cribratus* (Serville).

5.- *Diponthus paulista* Rehn pasa a sinonimia bajo *D. porphyreus* (Gerstaecker).

Nuevo status

1. *Diponthus puelchus* Pictet & Saussure se considera como nombre válido.

2.- *Diponthus nigroconspersus* (Stål) se considera como nombre válido.

- **Caracteres diagnósticos específicos**

Las especies de *Diponthus* se distinguen principalmente por el diseño y patrón de coloración de las venas transversales de las tegminas, forma de las valvas del cingulo, forma de las valvas dorsales del aedeago, forma de los *lophi* del epifalo y por el patrón de coloración del cuerpo. La mayoría de estos caracteres son definidos y descritos por primera vez en este trabajo.

- **Relación de *Diponthus* con los géneros de Romaleini**

Los estudios morfológicos llevados a cabo en este trabajo permitieron establecer que los géneros *Diponthus* y *Gurneyacris* presentan características particulares de la genitalia masculina (presencia de valvas del cingulo; valvas basales del endofalo muy desarrolladas; epifalo muy pequeño; esclerito ventral bien esclerificado ubicado ventralmente a las valvas apicales) que los diferencian de los restantes géneros de Romaleini. Asimismo, también se observó, por primera vez, que *Diponthus* y *Gurneyacris* presentan cerdas sobre las venas transversales entre la Cu1 y A1, que posiblemente podrían actuar como estructuras estridulatorias, consideradas ausentes en estos géneros. Debido, principalmente, a estas características morfológicas se considera que *Diponthus* pertenece a la subfamilia Romaleinae, y junto con su género hermano

Gurneyacris constituyen un grupo estrechamente relacionado a los Romaleini. Estudios filogenéticos futuros que contemplen el análisis del total de géneros de la subfamilia Romaleinae permitirán determinar si estos géneros hermanos merecen ser incluidos dentro en una tribu aparte (Diponthini) o permanecer dentro de los Romaleini.

Delimitación taxonómica de especies polimórficas del género *Diponthus*

- Los resultados de los análisis morfométricos mostraron que *D. pycnostictus* siempre constituyó un grupo aislado en los análisis de agrupamiento (AC), a diferencia de las restantes especies nominales, y que puede ser definida por una combinación única de caracteres, por lo tanto se considera como una especie válida, mientras que *D. permistus*, *D. communis*, *D. argentinus*, *D. pictus* y *D. schulzi* se considera que representan diferentes morfos de coloración de un único taxón, que es reconocido aquí como *D. argentinus*.
- La variación en la coloración del cuerpo observada en *D. argentinus*, a lo largo de su rango de distribución geográfica, no exhibe ningún gradiente evidente correlacionado con la latitud o longitud.

Filogenia del género *Diponthus*

- Se recupera consistentemente la monofilia del género *Diponthus*, y como grupo hermano a *Gurneyacris*. El análisis recuperó dos grupos de especies: el grupo *crassus*, constituido por *D. crassus*, *D. n.sp3*, *D. porphyreus* y *D. virgatus*, y el grupo *argentinus*, conformado por las restantes especies del género.
- Prácticamente todos los grupos monofiléticos dentro de *Diponthus* están sustentados por la morfología externa y patrones de coloración, siendo más homoplásicos que los caracteres de la genitalia, pero brindando mayor señal o información filogenética, mientras que los caracteres de la genitalia interna son útiles para la diferenciación a nivel específico

Biogeografía del género *Diponthus*

- El ancestro común de *Diponthus* habría estado distribuido en la provincia Paranense, y posteriormente se habría dispersado principalmente hacia el oeste y el sur hacia las otras regiones que comprenden su rango de distribución. El grupo de especies *crassus* permanece restringido en la provincia Paranense (con solo una dispersión terminal a la provincia Atlántica). El grupo de especies *argentinus* es el que muestra la mayor diversificación y adaptación a distintos ambientes.
- En la región Pampeana es donde se habría producido la mayor diversificación de las especies del género. El clado formado por las especies *D. argentinus*, *D. pycnostictus* y *D. puelchus*, que ocupa el mayor rango de distribución del género, es el que habría tenido mayor éxito en cuanto a la adaptación a ambientes más secos desde su probable centro de origen.

Utilización de la base de datos “Orthoptera Species File online” como herramienta de la cibertaxonomía

- Las herramientas de la cibertaxonomía empleadas en el desarrollo de esta tesis permitieron una mejor organización y sistematización de las tareas del trabajo taxonómico, desplegar la información geográfica de los ejemplares en mapas de Google que facilitan la visualización de la distribución en capas de relieve e imágenes satelitales que ayudan a la interpretación de los patrones biogeográficos, y obtener LSIDs para todos los taxones tratados. También posibilitaron que los resultados de este trabajo de tesis sean accesibles a un mayor público a través de Internet, enriqueciendo el contenido de la base de datos mundial “Orthoptera Species File Online” (OSF, <http://orthoptera.speciesfile.org>). A su vez, la versión PDF de esta tesis, y los trabajos que se publicarán a partir de sus resultados, se enriquecerán con la información accesoria depositada en OSF, visualizada a través de los hipervínculos.

7. REFERENCIAS

BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta, L. E. (1995) Nuevos hallazgos de *Disocyrtus dilatatus* en Argentina, con notas de taxonomía, sinonimia y distribución (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Revue Arachnologique* 10: 207-217.
- Acosta, L. E. (2002) Patrones zoogeográficos de los opiliones argentinos (Arachnida: Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología* 6: 69-84.
- Acosta, L. E. (2008) Distribution modeling of *Geraecormobius sylvarum* (Opiliones, Gonyleptidae) based on bioclimatic variables. *Journal of Arachnology* 36: 574-582.
- Acosta, L. E., Kury, A. B. & Juárez, M. L. (2007) New records of *Geraecormobius sylvarum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae), with a remarkable disjunction in northwestern Argentina. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 41:303–306.
- Acosta, L. E. & Guerrero, E. L. (2011) Geographical distribution of *Discocyrtus prospicius* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae): Is there a pattern? *Zootaxa* 3043: 1–24.
- Aceñolaza, F.G. (2004) Paleobiogeografía de la región mesopotámica. En: Aceñolaza, F.G. (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, vol. 12. INSUGEO, Miscelánea, San Miguel de Tucumán, pp. 25–30.
- Alatalo, R.V. & Mappes, J. (1996) Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382: 708–710.
- Alström P., Rasmussen, P.C, Olsson, U. & Sundberg P. (2008) Species delimitation based on multiple criteria: the Spotted Bush Warbler *Bradypterus thoracicus* complex (Aves: Megaluridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 291–307.
- Amédégnato, C. (1974) Les genres d'acridiens neotropicaux, leur classification par familles, sous-familles et tribus. *Acrida* 3(3):193-204
- Amédégnato, C. (1976) Structure et evolution des genitalia chez les acrididae et familles apparentées. *Acrida* 5(1):1-15
- Amédégnato, C. (1977) Étude des Acridoidea centre et sud américains (Catantopinae sensu lato). Anatomie des genitalia, classification, répartition, phylogénie?. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris (mimeo.), 385 pp.
- Amédégnato, C. (1993) African-American relationships in the acridians (Insecta, Orthoptera). En: George, W. & Lavocat (Eds.), *Africa-South America Connection*. Clarendon Press, Oxford, pp. 59-75.

- Bardi, C., Mariottini Y., Plischuk S. & Lange C. E. (2012) Status of the alien pathogen *Paranosema locustae* (Microsporidia) in grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) of the Argentine Pampas. *Biocontrol Science and Technology* 22: 497-512.
- Barreda, V., Anzótegui, L.M., Prieto, A. R., Aceñolaza, P., Bianchi, M.M., Borromei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G.A., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G.R, Lutz, A.I., Mancini, M.V., Mautino, L.R., Ottone, E.G., Quattrocchio, M.E., Romero, E.J., Zamalao, M.C. & Zucol, A. (2007) Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Ameghiniana* 50° aniversario, pp. 173-191.
- Barrera, M. & Paganini, I.H. (1975) Acridios de Tucumán: notas bioecológicas. *Acta Zoológica Lilloana* 31(11):107-124.
- Bergmann, C. (1847) Über die Verhältnisse der Wärmekonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3(1): 595-708.
- Berland, L. & Chopard, L. (1929) Remarques sur *Diponthus cribratus* Serville (Orthoptère: Acridien) et sur les types de Serville en général. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 2 (1): 143.
- Berner, D. & Blanckenhorn, W.U. (2006) Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis. *Journal of Animal Ecology* 75:130–139.
- Bidau, C.J. & Martí, D.A. (2007a). Clinal variation of body size in *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae): Inversion of Bergmann's and Rensch's Rules. *Annals of the Entomological Society of America* 100: 850-860
- Bidau, C.J. & Martí, D.A. (2007b). *Dichroplus vittatus* Bruner 1900 (Acrididae, Melanoplinae) follows the converse to Bergmann's rule although male morphological variability increases with latitude. *Bulletin of Entomological Research* 97: 69-79.
- Blanckenhorn, W.U. & Demont, M. (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: Two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology* 44: 413-424.
- Bolívar, I. (1884) Insectos Neurópteros y Ortópteros. Artrópodos del viaje al Pacífico verificado de 1862 a 1865 por una comisión de naturalistas enviada por el gobierno español. Imprenta de Miguel Ginesta, Madrid, 114 pp., 3 figs.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics* 10, 235–304.
- Bruner, L. (1900) Second Report of the Merchants' Locust Investigation Commission of Buenos Aires. Lincoln (NE), 80 pp.

- Bruner, L. (1906) Synoptic list of Paraguayan Acrididae, or locusts, with descriptions of new forms. *Proceedings of the United States National Museum* 30(1461):613-694
- Bruner, L. (1910) On some Acridiodidea from Puerto Bertoni, Paraguay. *Entomological News* 21:301-307
- Cabrera, Á.L. & Willink, A. (1973) *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington DC, EEUU, 120 pp.
- Capello, S., Marchese, M. & De Wysiecki M.L. (2013) Orthoptera assemblages associated with macrophytes of floodplain lakes of the Paraná River. *Revista Brasileira de Entomologia* 7(1): 59–66.
- Capinera, J.L. (2008) Grasshoppers, katydids and crickets (Orthoptera). *Encyclopedia of Entomology* 1695-1714
- Carbonell, C.S. (1984) Nomenclature and systematics of *Tropidacris* and *Eutropidacris* (Orthoptera: Acridoidea, Romaleidae). *Notulae Naturae* 461:1-11
- Carbonell, C.S. (1986) Revision of the Neotropical genus *Tropidacris* (Orthoptera: Acridoidea, Romaleidae, Romaleinae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 138(2):366-402.
- Carbonell, C.S. (1994). Checklist de Acridoidea del Neotropico. (No publicada).
- Carbonell, C.S. (1996) New species of the genus *Radacridium* Carbonell 1984 (Acridoidea: Romaleidae: Romaleinae) from the Brazilian northeast. *Journal of Orthoptera Research* 5:37-41
- Carbonell, C.S. (2004) The genus *Xyleus* Gistel 1848 (Acridoidea, Romaleidae, Romaleinae). *Journal of Orthoptera Research* 13(1):63-133
- Carbonell, C.S. (2007) The genus *Zoniopoda* Stål 1873 (Acridoidea, Romaleidae, Romaleinae). *Journal of Orthoptera Research* 16(1):1-33.
- Carbonell, C.S. (2010). Checklist de Acridoidea del Neotropico. (No publicada).
- Carbonell, C.S., Cigliano, M.M. & Lange, C.E. (2006) *Especies de acridomorfos (Orthoptera) de Argentina y Uruguay / Acridomorph (Orthoptera) species of Argentina and Uruguay*. CD-ROM. The Orthopterists' Society.
- Carl, J. (1916) *Acridides nouveaux ou peu connus du Muséum de Genève*. *Revue Suisse de Zoologie* 24(6):461-518, 1 pl.
- Cigliano, M.M. & Amédégnato, C. (2010) The high-Andean *Jivarus* Giglio-Tos (Orthoptera, Acridoidea, Melanoplinae): systematics, phylogenetic and biogeographic considerations. *Systematic Entomology* 35(4):692-721

- Cigliano, M.M. & Eades, D. (2010) New technologies challenge the future of Taxonomy in Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research* 19: 15–18.
- Cigliano, M.M. & Lange, C.E. (1998) Orthoptera. En: Morrone, J.J. & Coscaron, S. (Eds.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos: Una Perspectiva Biotaxonómica*. Ediciones Sur, La Plata, pp. 67-83.
- Cigliano, M.M. & Lange, C.E. (2007) Systematic revision and phylogenetic analysis of the South American genus *Chlorus* (Orthoptera, Acridoidea, Melanoplinae). *Zoologica Scripta* 36:241-254
- Cigliano, M.M., de Wysiecki, M.L. & Lange, C.E. (2000) Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) species diversity in the Pampas, Argentina. *Diversity and Distributions* 6:81-91
- Cigliano, M.M., Fernández, M. & Lanteri, A.A. (2006) Cladística: Métodos cuantitativos. En: Lanteri, A. A. & Cigliano, M. M. (Eds.), *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones*. Colección Naturales, Editorial de la Universidad de La Plata, pp. 137-154.
- Cigliano, M.M., Pocco, M.E. & Lange, C.E. (2011) Grasshoppers of the Andes: new Melanoplinae and Gomphocerinae taxa (Insecta, Orthoptera, Acrididae) from Huascarán National Park and Callejón de Huaylas, Ancash, Peru. *Zoosystema* 34(4):523-544.
- Cigliano M.M., Pocco, M.E. & Lange, C.E. (2013) Acridoideos (Orthoptera) de importancia agroeconómica. En: Roig-Juñent S., Claps L. & Morrone, J.J. (Eds.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, vol. 3. (En prensa).
- Cigliano, M.M., Ronderos, R.A. & Kemp, W. (1996) Phylogenetic relationships of *Scotussa* and *Leiotettix* (Orthoptera, Acrididae). *Cladistics* 12: 125–138.
- Cigliano, M.M., Amédégnato, C., Pocco, M.E. & Lange, C.E. (2010) Revisionary study of *Pediella* Roberts (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae) from the Highland Andes. *Zootaxa* 2431:51-61
- Ciplak, B., Sirin, D., Taylan, M. S. & Kaya, S. (2008) Altitudinal size clines, species richness and population density: case studies in Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research* 17:157–163.
- Colvin, J. & Cooter, R. J. (1995) Diapause induction and coloration in the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*. *Physiological Entomology* 20: 13–17.
- COPR (Centre for Overseas Pest Research). (1982) *The Locust and Grasshopper Agricultural Manual*.

- Costa T.J. (2006) *The other insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press. Massachusetts 767 p.
- Crisci, J. V. (2001) The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157-168.
- Crisci, J. V., Katinas, L. & Posadas, P. (2000) *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires, 170 pp.
- Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. (2003) *Historical Biogeography: An Introduction*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 250 pp.
- Davis, J.I. & Nixon, K.C. (1992) Populations, Genetic Variation, and the Delimitation of Phylogenetic Species. *Systematic Biology* 41: 421-435.
- de Queiroz, K. (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. En: Howard, D.J. & Berlocher, S.H. (Eds), *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, New York, pp. 57–75.
- de Queiroz, K. (2005) A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56: 196–215.
- de Queiroz, K. (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56:879–886.
- de Wysiecki, M.L., Sánchez, N.E. & Ricci, S. (2000) Grassland and shrubland grasshopper community composition in northern La Pampa province, Argentina. *Journal of Orthoptera Research* 9: 213-217.
- Dearn, J.M. (1990) Color pattern polymorphism. En: Chapman, R.F. & Joern, A. (Eds), *Biology of Grasshoppers*. John Wiley and Sons, New York, pp. 517–549.
- Descamps, M. (1970) Geographical regions and taxonomic groups of Acridomorpha in need of study. *Proceedings of the International Study Conference of Current and Future Problems of Acridology*. Londres, pp. 9-20.
- Descamps, M. & Carbonell, C.S. (1985) Revision of the Neotropical arboreal genus *Titanacris* (Orthoptera, Acridoidea, Romaleidae). *Annales de la Société Entomologique de France, Nouvelle série* 21(3):259-285.
- Dirsh, V.M. (1956) The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 108(7):223-356.
- Dirsh, V.M. (1965) Preliminary note for the revision of the genus *Schistocerca* Stål, 1873 (Orth. Acridoidea). *Eos, Revista española de Entomología* 41.

- Eades, D.C., Otte, D., Cigliano, M.M. & Braun, H. (2013) Orthoptera Species File Online. Version 2.0/4.0 [WWW document]. URL <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>.
- Eberhard, W.G. (1996) *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Forsman, A. & Appelqvist, S. (1999) Experimental manipulation reveals differential effects of colour pattern on survival in male and female pygmy grasshoppers. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 391–401.
- Forsman, A., Karlsson, M., Wennersten, L., Johansson, J., Karpestam, E. (2011) Rapid Evolution of Fire Melanism in Replicated Populations of Pygmy Grasshoppers. *Evolution* 65: 2530–2540.
- Gamberale, G. & Tullberg, B. S. (1998). Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265: 889–894.
- Gerstaecker, A. (1873) *Acridiodes nonnulla nova insigniora*. *Stettiner Entomologische Zeitung* 34:185–197.
- Giglio-Tos, E. (1898) Viaggio del Dr. Enrico Festa nella Repubblica dell'Ecuador et regioni vicine. VI. Ortoteri. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della R. Università di Torino* 13(311):1-108.
- Goloboff, P. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P.A., Farris, S. & Nixon, K. (2003a) *Tree Analysis using New Technology*. Published by the authors, Tucumán [WWW document]. URL <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>.
- Goloboff, P.A., Farris, S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J. & Szumik, C.A. (2003b) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324–332.
- Grandcolas, P., Deleporte, P., & Desutter-Grandcolas, L. (1994) Why to use phylogeny in evolutionary ecology? *Acta Oecologica* 15: 661–673.
- Grandcolas, P., Deleporte, P., & Desutter-Grandcolas, L. (1997) Testing evolutionary processes with phylogenetic patterns: Test power and test limitations. En: Grandcolas, P. (Ed.), *The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Tests of Evolutionary Scenarios*. *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, Vol. 173, pp. 53–71.

- Hadley, A. (2006) *CombineZ5*. Published by the author, London [WWW document].
URL <http://www.hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk>.
- Hammer, Ø, Harper, D.A.T. & Ryan, P.D (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 1–9.
- Härlin C. & Härlin M. (2003) Towards a historization of aposematism. *Evolutionary Ecology* 17: 197–212.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, R., Mathur, P., Bussink, C., Cruz, M., Barrantes, I. & Rojas, E. (2005) DIVAGIS, version 5.2 (upgrade). <http://www.diva-gis.org/>.
- Hochkirch, A., Deppermann, J. & Gröning, J. (2008) A Phenotypic plasticity in insects: the effects of substrate color on the coloration of two ground-hopper species. *Evolution & Development* 10: 350–359.
- Hollier, J.A. (2011) An annotated list of the Orthoptera (Insecta) species described by Alphonse Pictet (alone, and with Henri de Saussure) with an account of the primary type material present in the Muséum d'histoire naturelle in Geneva. *Revue Suisse de Zoologie* 118(2): 345-400.
- Hubbell, T.H. (1932) A revision of the Puer group of the North American genus *Melanoplus*, with remarks on the taxonomic value of the concealed male genitalia on the Cyrtacanthacrineae (Orthoptera, Acrididae). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 23: 64 pp., 4 pls.
- Joron, M. (2009). Aposematic coloration. En: Cardé, R.T. & Resh, V.H. (Eds.), *Encyclopedia of Insects*, 2nd Edition. Academic Press, New York, pp. 33-38.
- Karlsson, M., Caesar, S., Ahnesjö, J. & Forsman, A. (2008) Dynamics of colour polymorphism in a changing environment: fire melanism and then what?. *Oecologia* 154: 715–724.
- Key, K.H.L. (1954) The taxonomy, phases and distribution of the genera *Chortoicetes* Brunn. and *Austroicetes* Uv. (Orthoptera: Acrididae). *Comm. Sci. Industr. Res. Org. (CSIRO) Div. Ent., Canberra*, 237:40.
- Key, K.H.L. & Day, M.F. (1954) A temperature controlled physiological colour-response in the grasshopper *Kosciuscola tristis* Sjost. (Orthoptera: Acrididae). *Australian Journal of Zoology* 2(3):309-339.
- Kirby, W.F. (1910) A Synonymic Catalogue of Orthoptera (Orthoptera Saltatoria, Locustidae vel Acridiidae), *British Museum (Natural History), London*, 3(2):674 pp.

- Knowles, L.L. & Carstens, B.C. (2007) Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic Biology* 56: 887–895.
- Lange, C.E. (2003) Long-term patterns of occurrence of *Nosema locustae* Canning and *Perezia dichroplusae* Lange (Microsporidia) in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) of the Pampas, Argentina. *Acta Protozoologica* 42: 309-315.
- Lange, C.E. (2005). The host and geographical range of *Paranosema* (*Nosema*) *locustae* revisited. *Journal of Orthoptera Research* 14: 137-141.
- Lange, C.E. (2010) *Paranosema locustae* (Microsporidia) in grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) of Argentina: field host range expanded. *Biocontrol Science and Technology* 20: 1047-1054.
- Lange, C.E. & de Wysiecki, M. L. (1996) The fate of *Nosema locustae* (Microsporida: Nosematidae) in argentine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Biological Control* 7: 24-29.
- Lange, C.E. & Cigliano, M. M. (2005) Overview and perspectives on the introduction and establishment of the grasshopper biocontrol agent *Paranosema locustae* (Microsporidia) in the western Pampas of Argentina. *Vedalia International Journal of Biological Control* 12: 61-84.
- Lange, C.E., Cigliano, M.M. & De wysiecki, M.L. (2005) Los acridoideos (Orthoptera: Acridoidea) de importancia económica en la Argentina. En: Barrientos Lozano, L. & P. Almaguer Sierra (Eds.), *Manejo integrado de la langosta centroamericana (Schistocerca piceifrons piceifrons, Walker) y acridoideos plaga en América Latina*. Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas, México, pp. 93–135.
- Lange, C.E., Bardi, C. & Plischuk, S. (2008) Infectividad de *Paranosema locustae* (Microsporidia) en la "tucura quebrachera" *Tropidacris collaris* (Orthoptera: Romaleidae) en laboratorio. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 67 (3-4): 151-155.
- Lecoq, M. & Pierozzi Jr., I. (1996) Chromatic polymorphism and geophagy: two outstanding characteristics of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) grasshoppers in Brazil [Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae]. *Journal of Orthoptera Research* 5:13-17
- Lehmann, G. U. C. & Lehmann, A.W. (2008) Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera: Phaneropteridae): an ecological adaptation. *Journal of Orthoptera Research* 17:165–169.

- Liebermann, J. (1939) Catálogo sistemático y biogeográfico de acridoideos argentinos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 10:125-230.
- Liebermann, J. (1948) Los Acridios de Santa Fe. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 14(1-2):55-114.
- Liebermann, J. (1955) Primeira relação sistemática dos Acridoideos do Brasil. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 53(2-3-4):329-344.
- Liebermann, J. (1958) Un nuevo genero argentino de Romaleidae (Orth. Acridoidea). *Revista de Investigaciones Agrícolas, Buenos Aires* 2(4):413-421.
- Liebermann, J. 1966[1967] Revisión de algunos materiales típicos de tucuras argentinas publicadas por Lawrence Bruner en su trabajo de 1900 (Orth. Acrididae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 29: 96-100.
- Listre, A. (2009) Distribución geográfica de las familias Romaleidae y Ommexechidae (Orthoptera: Acridoidea) en el Uruguay. Tesina, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay, 61 pp.
- Mallet, J. (2008) Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 363: 2971–2986.
- Mariottini, Y., de Wysiecki M.L., & Lange C.E. (2011) Seasonal occurrence of life stages of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) in the southern Pampas, Argentina. *Zoological Studies* 50: 737-744.
- Mariottini, Y., de Wysiecki, M.L. & Lange, C.E. (2013) Diversidad y distribución de acridios (Orthoptera: Acridoidea) en pastizales del sur de la región pampeana, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 61(1):111-124.
- Marshall, J.C. & Sites, J.W. Jr. (2003) A summary of some contemporary methods used to delimit species boundaries. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 11:1-8.
- Mayden, R.L. (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. En: Claridge, M.F., Dawah, H.A. & Wilson M.R. (Eds.). *Species: the units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, pp. 381–424.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 334 pp.
- McAleece, N., Lamshead, P. J. D. & Paterson, G. L. J. (1997) *Biodiversity Professional statistics analysis software*. The Natural History Museum, London.

- McGowen, M.H., Wiltshire, R.J.E., Potts, B.M. & Vaillancourt, R.E. (2001) The origin of *Eucalyptus vernicosa*, a unique shrub eucalyptus. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 397–405.
- Mesa, A. (1956) Los cromosomas de algunos acridoideos uruguayos (Orthoptera, Caelifera, Acridoidea). *Agros, Revista de la Asociación de Estudiantes de Agronomía, Montevideo* 141:32-45.
- Miles, D. B., & Dunham A. E. (1993) Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 587–619.
- Morrone, J. J. (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Zaragoza, Manuales y Tesis SEA, nro. 3. Zaragoza, España, 148 pp.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48: 149-192.
- Mousseau, T.A. (1997) Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution* 51: 630-632.
- Nixon, K.C. (2002) *Winclada*, Version 1.00.08. Published by the author, Ithaca, New York.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1993) On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nixon, K.C. & Wheeler, Q.D. (1990) An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6:211–223.
- Nores, M. (1992) Bird speciation in subtropical South America in relation to forest expansion and retraction. *The Auk* 109: 346-357.
- Nosil, P. (2007) Divergent host plant adaptation and reproductive isolation between ecotypes of *Timema cristinae* walking sticks. *American Naturalist* 169: 151–162.
- Nosil, P. & Crespi, B. J. (2004) Does gene flow constrain trait divergence or vice-versa? A test using ecomorphology and sexual isolation in *Timema cristinae* walking-sticks. *Evolution* 58: 101–112.
- Nosil, P. & Crespi, B. J. (2006) Experimental evidence that predation promotes divergence in adaptive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 9090–9095.
- Nosil, P., Crespi, B. J. & Sandoval, C. P. (2002) Host-plant adaptation drives the parallel evolution of reproductive isolation. *Nature* 417: 440–443.

- Okay, S. (1956) The effect of temperature and humidity on the formation of green pigment in *Acrida bicolor* (Thunb.). *Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie* 64: 80–91.
- Olson, L.E., Goodman, S.M. & Yoder, A.D. (2004) Illumination of cryptic species boundaries in long-tailed shrew tenrecs (Mammalia: Tenrecidae; Microgale), with new insights into geographic variation and distributional constraints. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:1–22.
- Orians, G.H. & Solbrig, O.T. (1977) Convergent evolution in warm deserts: an examination of strategies and patterns in deserts of Argentina and the United States, Dowden, Hutchinson & Ross.
- Orrego Aravena, R. (1985) Trabajos de Acridiologías realizados en el Museo Provincial - La Pampa Argentina. *Metaleptea* 7: 9-10.
- Otte, D. (1970) A comparative study of communicative behavior in grasshoppers. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 141:1-168.
- Otte, D. (1976) Species richness patterns of New World desert grasshoppers in relation to plant diversity. *Journal of Biogeography* 3:197-209
- Otte, D. (1981) *Acrididae: Gomphocerinae and Acridinae*. North American Grasshoppers, Harvard University Press, Cambridge, 1: 274 pp.
- Otte, D. (1984) *Acrididae: Oedipodinae*. North American Grasshoppers, Harvard University Press, Cambridge, 2: 366 pp.
- Otte, D. (1995) Grasshoppers [Acridomorpha] C. Orthoptera Species File, The Orthopterists' Society and The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 4: 518 pp.
- Otte, D. (1997) Tetrigoidea and Tridactyloidea (Orthoptera: Caelifera) and Addenda to OSF Vols. 1-5. Orthoptera Species File, The Orthopterists' Society and The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 6:1-261.
- Otte, D. (2002) Studies of *Melanoplus*. 1. Review of the *Viridipes* group (Acrididae:Melanoplineae). *Journal of Orthoptera Research* 11(2):91-118.
- Otte, D. & Joern, J.A. (1977) On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 128:89-126.
- Otte, D. & Williams, K. (1972) Environmentally induced color dimorphisms in grasshoppers, *Syrbula admirabilis*, *Dichromorpha viridis* and *Chortophaga viridifasciata*. *Annals of the Entomological Society of America* 65:1154-1161.

- Pener, M. P. (1991) Locust phase polymorphism and its endocrine relations *Advances in Insect Physiology* 23: 1–79.
- Pener, M. P. & Yerushalmi, Y. (1998) The physiology of locust phase polymorphism: an update. *Journal of Insect Physiology* 44: 365-377
- Pictet, A. & Saussure, H. de. (1887) Catalogue d'Acridiens. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 7(9):331-376.
- Pocco, M.E., Rubio, G. & Cigliano, M.M. (2011) A new species of *Zoniopoda* Stål (Orthoptera, Acridoidea, Romaleidae) from Argentina and its phylogenetic position within the genus. *Zootaxa* 2913:27-37.
- Pocco, M.E., Posadas, P., Lange, C.E. & Cigliano, M.M. (2013) Patterns of diversification in the high Andean *Ponderacris* grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae). *Systematic Entomology* 38(2):365–389.
- Rehn, J.A.G. & Grant Jr., H.J. (1959) An analysis of the tribes of the Romaleinae with special reference to their internal genitalia (Orthoptera: Acrididae). *Transactions of the American Entomological Society* 85:233-271.
- Rehn, J.A.G. (1913) A contribution to the knowledge of the Orthoptera of Argentina. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 65:273-379.
- Rehn, J.A.G. (1920) Records and descriptions of Brazilian Orthoptera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 72:214-293.
- Rehn, J.A.G. (1939) A new genus and four new species of Acrididae from Brazil and Argentina (Orthoptera). *Transactions of the American Entomological Society* 65:193-208.
- Remis, M.I. (2008) Population differentiation in the grasshopper *Sinipta dalmani*: body size varies in relation to karyotype and climatic conditions. *Journal of Orthoptera Research* 17(2):213-218.
- Riede, K. (1987) A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). *Ethology* 76:265-296.
- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindström, L. & Mappes, J. (2001) Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* 413: 512–514.
- Roberts, H.R. (1941) A comparative study of the subfamilies of the Acrididae (Orthoptera) primarily on the basis of their phallic structures. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 93:201-246.

- Roberts, H.R. & Carbonell, C.S. (1982) A revision of the grasshopper genera *Chromacris* and *Xestrotachelus* (Orthoptera: Romaleidae, Romaleinae). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 43(4):43-58.
- Roberts, H.R. & Carbonell, C.S. (1992) Revision of the genera *Agriacris* Walker 1870 and *Staleochlora* nov. (Orthoptera, Romaleidae). *Journal of Orthoptera Research* 1:75-106.
- Ronquist, F. (1996) DIVA Version 1.1. Computer Program and Manual Available by Anonymous FTP from Uppsala University [WWW document]. URL <http://diva.sourceforge.net/>.
- Ronquist, F. (1997) Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195–203.
- Rowell, C.H.F. (1970) Environmental control of coloration in an Acridid, *Gastrimargus africanus* Saussure. *Anti-Locust Bulletin*, 47:48 pp.
- Rowell, C.H.F. (1971) The variable coloration of Acridoid grasshoppers. *Advances in Insect Physiology* 8:145-198.
- Rowell, H.F. (1983) *Tropidacris cristata* (saltamonte o chapulín gigante, giant red-winged grasshopper). En: Janzen, D. H. (Ed.), *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, pp. 772-773.
- Rowell, C.H.F. & Cannis, T.L. (1972) Environmental factors affecting the green/brown polymorphism in the Cyrtacanthacridine grasshopper *Schistocerca vaga* Scudder. *Acrida* 1:69-77.
- Salariato, D.L. Zuloaga, F.O. Al-Shehbaz, I.A (2012) Morphometric studies and taxonomic delimitation in *Menonvillea scapigera* and related species (Cremolobeae: Brassicaceae). *Plant Systematics and Evolution* 298:1961–1976.
- Sánchez, N.E. & de Wysiecki, M.L. (1983) Estimación del daño causado por acridios en pasturas naturales. I. Reducción de forraje debida a *Dichroplus pratensis* Bruner. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 42(1-4):243-250
- Sánchez, N.E. & de Wysiecki, M.L. (1993) Abundancia y diversidad de acridios en pasturas de la Provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 24(1):29-39.
- Sandoval, C. P. (1994a) Differential visual predation on morphs of *Timema cristinae* (Phasmatodeae:Timemidae) and its consequences for host range. *Biological Journal of the Linnean Society* 52: 341–356.

- Sandoval, C. P. (1994b) The effects of relative geographic scales of gene flow and selection on morph frequencies in the walking stick *Timema cristinae*. *Evolution* 48: 1866–1879.
- Sandoval C.P. & Crespi, B.J. (2008) Adaptive evolution of cryptic coloration: the shape of host plants and dorsal stripes in *Timema* walking-sticks. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 1–5.
- Serville, J.G.A. (1838[1839]) *Histoire naturelle des insectes. Orthoptères*, Librairie Encyclopédique de Roret, Paris i-xviii, 1-776, pl. 1-14.
- Sillén-Tullberg, B. (1988) Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution* 42: 293–305.
- Sillén-Tullberg, B. (1993). The effect of biased inclusion of taxa on the correlation between discrete characters in phylogenetic trees. *Evolution* 47: 1182–1191.
- Simpson, S. J. & Sword, G.A. (2008) Locusts. *Current Biology* 18: R364-366.
- Simpson, S.J. & Sword, G.A. (2009) Phase polyphenism in locusts: Mechanisms, population consequences, adaptive significance and evolution. En: Whitman, D. & Ananthakrishnan, T. (Eds.), *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers Inc., Plymouth, pp 147-190.
- Simpson, S. J., McCaffery, A. R. & Hagele, B. F. (1999) A behavioural analysis of phase change in the desert locust. *Biological Reviews* 74: 461-480.
- Simpson, S. J., Sword, G. A. & De Loof, A. (2005) Advances, controversies and consensus in locust phase polymorphism research. *Journal of Orthoptera Research* 14: 213-222.
- Simpson, S. J., Raubenheimer, D. Behmer, S. T., Whitworth A. & Wright, G. A. (2002) A comparison of nutritional regulation in solitariolls- and gregarious-phase nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Experimental Biology* 205: 121-129.
- Sites, J.W. Jr. & Marshall, J.C. (2003) Delimiting species: A Renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 462-470
- Sites, J.W. Jr. & Marshall, J.C. (2004) Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 199-227.
- Song, H. & Wenzel, J.W. (2008) Phylogeny of bird-grasshopper subfamily Cyrtacanthacridinae (Orthoptera: Acrididae) and the evolution of locust phase polyphenism. *Cladistics* 24:515-542

- Song, H. & Bucheli, S.R. (2010) The utility of insect genitalia in morphological analyses. *Cladistics* 26(1): 23-35.
- Stål, C. (1861[1860]) Orthoptera species novas descripsit. Kongliga Svenska fregatten Eugenie Resa omkring jorden under befäl af C.A. Virgin åren 1851-1853 (Zoologi), Utgifna of K. Svenska Vetenskaps Akademien (P.A. Norstedt and Soner), Stockholm 2(1):299-350
- Stål, C. (1873) Acridiidea. Recensio Orthopterorum. Revue critique des Orthoptères décrits par Linné, De Geer et Thunberg, 1: 153 pp.
- Stål, C. (1875) Observations orthoptérologiques 2. Sur le système des acridiides. Bihang till Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 3(14):21-24.
- Sword, G. A. (1999) Density-dependent warning coloration. *Nature* 397: 217.
- Sword, G. A. (2001) Tasty on the outside, but toxic in the middle: Grasshopper regurgitation and host plant-mediated toxicity to a vertebrate predator. *Oecologia* 120: 416-421.
- Sword GA (2002) A role for phenotypic plasticity in the evolution of aposematism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 269: 1639–1644.
- Sword, G. A. & Dopman, E. B. (1999) Developmental specialization and geographic structure of host plant use in a polyphagous grasshopper, *Schistocerca emarginata* (=lineata) (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 120: 437-445.
- Sword, G.A., Joern, A. & Senior, L.B. (2005) Host plant-associated genetic differentiation in the snakeweed grasshopper, *Hesperotettix viridis* (Orthoptera: Acrididae). *Molecular Ecology* 14(7): 2197-2205
- Sword, G. A., Simpson, S. J., El Hadi, O. T. M. & Wilps, H. (2000) Density-dependent aposematism in the desert locust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267: 63-68.
- Tanaka, Y. (2008) Effects of temperature on body color change in the grasshopper *Atractomorpha lata* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) with reference to sex differences in color morph frequencies. *Entomological Science* 11: 49–54.
- Tullberg, B.S. & Hunter, A.F. (1996) Evolution of larval gregariousness in relation to repellent defences and warning coloration in tree-feeding Macrolepidoptera: a phylogenetic analysis based on independent contrasts. *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 253–276.

- Tullberg, B. S., Leimar, O. & Gamberale-Stille, G. (2000) Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Animal Behaviour* 59: 281–287.
- Uvarov, B.P. (1966) *Grasshoppers & Locusts. A Handbook of General Acridology.* Cambridge University Press, London, 1:481 pp.
- Uvarov, B.P. & Dirsh, V.M. (1961) The diagnostic characters, scope and geographical distribution of the subfamily Romaleinae (Orthoptera: Acrididae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)* 30(11, 12):153-160.
- Walker, F. (1870) *Catalogue of the Specimens of Dermaptera Saltatoria in the Collection of the British Museum, London* 4:605-809.
- Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. (1981) The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.
- Wenzel, J.W. & Carpenter, (1994) Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. En: Eggleton, P. & Vane-Wright, R.I. (Eds.), *Phylogenetics and Ecology.* Academic Press, London, pp. 79–101.
- Whitman D.W. (2008) The significance of body size in the Orthoptera: a review. *Journal of Orthoptera Research* 17(2):117-134.
- Whitman, D.W. & Ananthakrishnan, T. (eds.) (2009) *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences.* Science Publishers Inc., Plymouth, pp 147-190.
- Whitman, D.W. & Orsak, L.J. (1985) Biology of *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae) in southeastern Arizona. *Annals Entomological Society of America* 78: 811- 825.
- Whitman, D.W. & Vincent, S. (2008) Large size as an anti-predator defense in a grasshopper. *Journal of Orthoptera Research* 17: 253-371.
- Whitman, D. W., Blum, M. S., & Jones, C. G. (1985) Chemical defense in *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae): Role of the metathoracic secretion. *Annals Entomological Society of America* 78: 451–455.
- Wiens, J.J. (2007) Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56: 875–878.
- Wiens, J.J. & Penkrot, T.A. (2002) Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51: 69–91.

- Wiens, J.J. & Servedio, M.R. (2000) Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society B* 267:631–636.
- Yin, X.-C., Shi, J. & Yin, Z. (1996) *Synonymic Catalogue of Grasshoppers and their Allies of the World (Orthoptera: Caelifera)*. China Forestry Publishing House. Beijing, 1266 pp.
- Yu, Y., Harris, A.J. & He, X.J. (2011) RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) 2.0b [WWW document]. URL http://rasp.googlecode.com/files/RASP_Win_20120310.zip.
- Zapata, F. & Jiménez, I. (2012) Species Delimitation: Inferring Gaps in Morphology across Geography. *Systematic Biology* 61: 179–194.

IV. ANEXOS

MATRICES DE DATOS

Tabla 1. Presencia de especies de Romaleini (< 5) en provincias biogeográficas según Cabrera & Willink (1973). Pm, Pampeana; Es, Espinal; Mo, Monte; Ch, Chaqueña; Yu, Yungas; Ce, Cerrado; At, Atlántica; Ca, Caatinga; Pac, Pacífica.

Especies	Pm	Es	Mo	Pr	Ch	Yu	Ce	Am	At	Ca	Pac	TOTAL
<i>Agriacris aequatoriana</i>											1	1
<i>Agriacris auripennis</i>				1		1		1	1	1		5
<i>Agriacris basalis basalis</i>					1	1						2
<i>Agriacris basalis peruviana</i>						1						1
<i>Agriacris basalis yungensis</i>						1						1
<i>Agriacris bivittata</i>						1		1				2
<i>Agriacris brunnea</i>						1						1
<i>Agriacris magnifica</i>											1	1
<i>Agriacris plagiata</i>						1						1
<i>Alcamenes brevicollis</i>	1				1							2
<i>Alcamenes clarazianus</i>	1											1
<i>Alcamenes granulatus</i>	1											1
<i>Alophonota pierretti</i>								1				1
<i>Aprionacris coerulescens</i>								1				1
<i>Aprionacris fissicauda</i>								1				1
<i>Brasilacris gigas</i>										1		1
<i>Callonotacris caerulea</i>				1								1
<i>Callonotacris caeruleipennis</i>							1					1
<i>Callonotacris lophophora</i>								1				1
<i>Chariacris dulcis</i>								1				1
<i>Chariacris miniacea</i>								1				1
<i>Chariacris rubripennis</i>								1				1
<i>Chariacris violacea</i>								1				1
<i>Chromacris icterus</i>						1		1				2
<i>Chromacris nuptialis</i>							1		1			2
<i>Chromacris peruviana</i>						1						1
<i>Chromacris psittacus pacificus</i>											1	1
<i>Chromacris psittacus psittacus</i>						1						1
<i>Chromacris speciosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1			9
<i>Colpolopha metae</i>						1						1
<i>Colpolopha obsoleta</i>								1				1
<i>Colpolopha praemorsa</i>								1				1
<i>Colpolopha sinuata</i>											1	1
<i>Colpolopha waehneri</i>								1				1
<i>Coryacris angustipennis</i>	1			1	1	1						4
<i>Coryacris conspersipennis</i>							1					1
<i>Costalimacris neotropica</i>						1	1					2

Tabla 1. Continuación.

Especies	Pm	Es	Mo	Pr	Ch	Yu	Ce	Am	At	Ca	Pac	TOTAL
<i>Diponthus argentinus</i>	1	1	1		1	1						5
<i>Diponthus crassus</i>				1								1
<i>Diponthus cribatus</i>	1											1
<i>Diponthus dispar</i>	1			1								2
<i>Diponthus electus</i>	1											1
<i>Diponthus festivus</i>	1			1								2
<i>Diponthus nigroconspersus</i>	1											1
<i>Diponthus paraguayensis</i>	1			1			1					3
<i>Diponthus pycnostictus</i>	1	1	1		1	1						5
<i>Diponthus puelchus</i>	1	1			1							3
<i>Diponthus porphyreus</i>				1								1
<i>Diponthus virgatus</i>				1					1			2
<i>Diponthus n. sp. 1</i>						1						1
<i>Diponthus n. sp. 2</i>				1								1
<i>Diponthus n. sp. 3</i>				1								1
<i>Eidalcamenes brevipennis</i>							1					1
<i>Eidalcamenes lobipennis</i>							1					1
<i>Gurneyacris nigrofasciata</i>		1			1							2
<i>Helionotus mirabilis</i>									1			1
<i>Limacridium viridis</i>							1	1				2
<i>Prionacris atromaculata</i>					1			1				2
<i>Prionacris cantans</i>								1				1
<i>Prionacris cantrix</i>								1				1
<i>Prionacris compressa</i>						1						1
<i>Prionacris erosa</i>				1								1
<i>Prionacris rubripennis</i>								1				1
<i>Prionacris viridipennis</i>								1				1
<i>Prionolopha serrata</i>				1	1	1						3
<i>Rodacridium adamantinum</i>							1			1		2
<i>Rodacridium mariajoseae</i>									1	1		2
<i>Rodacridium nordestinum</i>									1	1		2
<i>Securigera cristata</i>				1								1
<i>Staleochlora arcuata arcuata</i>				1								1
<i>Staleochlora arcuata iguazuensis</i>				1					1			2
<i>Staleochlora brevipennis</i>							1					1
<i>Staleochlora curupira</i>							1					1
<i>Staleochlora fruhstorferi</i>				1								1
<i>Staleochlora humilis</i>							1	1				2
<i>Staleochlora pulchella brachyptera</i>					1	1	1					3
<i>Staleochlora pulchella pulchella</i>							1					1
<i>Staleochlora ronderosi</i>					1	1						2
<i>Staleochlora trilineata</i>									1			1
<i>Staleochlora v. orientalis</i>	1											1

Tabla 1. Continuación.

Especies	Pm	Es	Mo	Pr	Ch	Yu	Ce	Am	At	Ca	Pac	TOTAL
<i>Staleochlora v. paraguayensis</i>				1								1
<i>Staleochlora v. viridicata</i>	1	1		1	1							4
<i>Thrasyderes leprosus</i>											1	1
<i>Titanacris albipes</i>								1				1
<i>Titanacris humboldtii</i>						1						1
<i>Titanacris olfersii</i>						1		1	1			3
<i>Titanacris picticus marginalis</i>							1					1
<i>Titanacris picticus picticus</i>								1				1
<i>Tropidacris collaris</i>			1		1		1	1				4
<i>Tropidacris cristata cristata</i>						1					1	2
<i>Tropidacris descampsi</i>								1				1
<i>Xestotrachelus robustus</i>				1			1	1	1			4
<i>Xyleus andinus</i>					1							1
<i>Xyleus araguaia</i>							1					1
<i>Xyleus attenuatus</i>				1		1	1					3
<i>Xyleus discoideus angulatus</i>									1	1		2
<i>Xyleus discoideus discoideus</i>	1			1	1		1		1			5
<i>Xyleus discoideus rosulentus</i>						1						1
<i>Xyleus discoideus venezuelae</i>								1				1
<i>Xyleus goias</i>							1					1
<i>Xyleus gracilis</i>				1	1		1					3
<i>Xyleus guarani</i>				1								1
<i>Xyleus insignis</i>	1	1	1		1	1						5
<i>Xyleus laevipes</i>	1	1		1	1	1						5
<i>Xyleus lineatus</i>				1			1					2
<i>Xyleus modestus</i>					1	1	1					3
<i>Xyleus pirapora</i>							1					1
<i>Xyleus regularis</i>				1			1					2
<i>Zoniopoda danottei</i>							1					1
<i>Zoniopoda exillipes</i>				1			1					2
<i>Zoniopoda fissicaudata</i>							1					1
<i>Zoniopoda hempelii</i>				1	1	1	1					4
<i>Zoniopoda iheringi</i>	1			1		1	1		1			5
<i>Zoniopoda juncorum</i>	1											1
<i>Zoniopoda minicula</i>							1					1
<i>Zoniopoda omnicolor</i>	1	1		1	1		1					5
<i>Zoniopoda serrana</i>					1							1
<i>Zoniopoda similis</i>				1			1	1				3
<i>Zoniopoda tarsata</i>	1	1	1	1	1	1	1		1			8
TOTAL	23	10	6	34	24	32	36	30	15	6	6	

Tabla 2. Presencia de géneros de Romaleini (< 5) en provincias biogeográficas según Cabrera & Willink (1973). Pm, Pampeana; Es, Espinal; Mo, Monte; Ch, Chaqueña; Yu, Yungas; Ce, Cerrado; At, Atlántica; Pac, Pacífica.

Géneros	Pm	Es	Mo	Pr	Ch	Yu	Ce	Am	At	Pac	TOTAL
<i>Agriacris</i>				1	1	1		1	1	1	6
<i>Alcamenes</i>	1				1						2
<i>Alophonota</i>								1			1
<i>Aprionacris</i>								1			1
<i>Brasilacris</i>											0
<i>Callonotacris</i>				1			1	1			3
<i>Chariacris</i>								1			1
<i>Chromacris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Colpolopha</i>						1		1		1	3
<i>Coryacris</i>	1			1	1	1	1				5
<i>Costalimacris</i>						1	1				2
<i>Diponthus</i>	1	1	1	1	1	1	1		1		8
<i>Eidalcamenes</i>							1				1
<i>Gurneyacris</i>		1			1						2
<i>Helionotus</i>									1		1
<i>Limacridium</i>							1	1			2
<i>Prionacris</i>				1	1	1		1			4
<i>Prionolopha</i>				1	1	1					3
<i>Rodacridium</i>							1		1		2
<i>Securigera</i>				1							1
<i>Staleochlora</i>	1	1		1	1	1	1	1	1		8
<i>Thrasyderes</i>										1	1
<i>Titanacris</i>						1	1	1	1		4
<i>Tropidacris</i>			1		1	1	1	1		1	6
<i>Xestotrachelus</i>				1			1	1	1		4
<i>Xyleus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1		9
<i>Zoniopoda</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1		9
TOTAL	7	6	5	12	12	13	14	15	10	5	

Tabla 3. Matriz de datos usada en el análisis cladístico del género *Zoniopoda* (Pocco *et al.*, 2011).

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5
<i>D. nigroconsensus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. speciosa</i>	1	0	0	1	1	0	3	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	2	1	2	0	3	1	1	1	1
<i>Z. tarsata</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	2	1	0	0	1	1	2	2	0	3	1	2	0	3
<i>Z. omnicolor</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	1	0	0	1	1	2	2	0	3	1	2	0	2
<i>Z. exilipes</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	2	1	0	1	1	1	2	2	0	3	2	2	0	2
<i>Z. fissicauda</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	2	1	0	0	1	1	2	2	0	3	2	2	0	2
<i>Z. danotiei</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	2	1	0	0	1	1	2	2	0	3	1	2	0	4
<i>Z. iheringi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0	1	1	1	2	1	1	2	3	2	0	5
<i>Z. juncorum</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	3	1	0	1	1	1	2	1	1	2	3	2	0	5
<i>Z. similis</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	0	6
<i>Z. mimicula</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	3	1	1	2	3	2	0	6
<i>Z. hempelii</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	3	1	0	0	1	1	3	1	1	2	3	2	0	6
<i>Z. serrana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	3	1	1	0	1	1	4	1	0	1	1	2	0	6

Tabla 4. Matriz de datos A (ejemplares machos) usada en los análisis estadísticos y multivariados.

Nº Ej.	Spp-Dist.	LC	LP	LT	LF	AM	CG	PC	CC	CA	CP	CM	CB	PP	RP	BOP	PA	PM	PPP	PTP
1	G-Yu	2,4	0,4	2,2	1,3	0,4	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0
2	A-Yu	2,5	0,4	2,1	1,3	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
3	A-Yu	2,2	0,4	2,1	1,3	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
4	A-Yu	2,3	0,5	2,2	1,3	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
5	A-Yu	2,1	0,4	2,1	1,2	0,3	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
6	A-Yu	2,2	0,5	1,8	1,1	0,3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
7	A-Yu	2,3	0,4	2	1,1	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
8	A-Yu	2,4	0,4	2,1	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
9	A-Yu	2,5	0,5	2,2	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
11	A-Yu	2,5	0,5	2,2	1,2	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
13	A-Yu	2,3	0,5	2	1,2	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
14	A-Yu	2,2	0,4	2,1	1,3	0,4	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
17	A-Yu	2,4	0,4	2,3	1,3	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
18	A-Yu	2,5	0,5	2	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
19	A-Yu	2,4	0,5	2,2	1,3	0,3	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
20	A-Yu	2,6	0,4	2,3	1,4	0,3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
21	A-Yu	2,3	0,4	2,2	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
22	A-Yu	2,4	0,4	2,2	1,3	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
26	A-Yu	1,9	0,4	1,9	1,1	0,3	0	0	5	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0
28	A-Yu	2,5	0,5	2,1	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
29	A-Yu	2,3	0,4	2,2	1,2	0,4	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
30	A-Yu	2,4	0,4	2,3	1,4	0,4	0	0	5	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
31	A-Yu	2,2	0,4	2	1,3	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
32	A-Yu	2,4	0,5	2,3	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
33	A-Yu	2,5	0,5	2,2	1,4	0,4	0	0	5	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
41	A-Yu	2,1	0,5	2	1,2	0,3	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	2	2	1	0
42	A-Yu	2,3	0,5	2,2	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
43	A-Yu	2,4	0,5	2,2	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
44	A-Yu	2,2	0,4	2,1	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
45	A-Yu	2,2	0,5	2,1	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
48	A-Yu	2,4	0,4	2,2	1,5	0,4	0	0	5	1	3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
49	A-Yu	2,4	0,4	2,1	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
50	A-Yu	2,4	0,4	2,2	1,4	0,4	0	0	5	1	3	4	0	0	0	0	2	2	3	0
51	A-Yu	2,2	0,4	2	1,3	0,4	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
52	A-Ch	2,5	0,4	2	1,4	0,4	0	0	5	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
53	A-Yu	2,4	0,4	2,2	1,4	0,4	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
56	G-Yu	2,2	0,4	2,2	1,2	0,4	1	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0
57	G-Yu	2,5	0,5	2,2	1,4	0,4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0
58	G-Yu	2,2	0,4	2,3	1,3	0,4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	B-Yu	2,3	0,4	2,1	1,3	0,4	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1
61	G-Yu	2,2	0,4	2	1,2	0,4	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0
62	A-Yu	2,4	0,4	2,2	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
63	C-Yu	2,4	0,4	2,3	1,4	0,4	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
66	A-Es	2,6	0,5	2,3	1,5	0,4	0	0	5		0	2	0	0	0	1	1	1	0	0
70	C-Es	2,7	0,6	2,3	1,4	0,5	3	2	3	2	2	3	0	0	0	0	3	3	0	0
72	C-Pm	2,5	0,5	2	1,5	0,4	3	2	1	3	2	3	0	0	0	0	5	4	3	0
73	A-Ch	2,8	0,5	2,1	1,4	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
74	C-Pm	2,6	0,5	2,2	1,4	0,4	2	2	2		2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
75	C-Pm	2,5	0,5	2,3	1,4	0,4	2	2	2		2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
76	A-Es	2,4	0,4	2	1,2	0,4	0	0	5	0	3	2	0	0	0	0	1	1	2	0
78	G-Pm	2,5	0,5	2,2	1,4	0,4	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	5	5	3	0
79	A-Es	2,4	0,4	2,3	1,3	0,4	0	0	1	3	0	2	0	0	0	1	2	2	0	0
80	A-Es	2,4	0,5	2,2	1,2	0,4	0	0	5		3	4	0	0	0	1	2	2	0	0

Tabla 4. Continuación.

N° Ej.	Spp-Dist.	LC	LP	LT	LF	AM	CG	PC	CC	CA	CP	CM	CB	PP	RP	BOP	PA	PM	PPP	PTP
81	B- Pm	2,6	0,5	2,5	1,4	0,5	1	0	1	3	0	2	0	0	0	1	5	5	0	0
82	A-Es	2,6	0,5	2,4	1,4	0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
83	G-Es	2,6	0,5	2,5	1,5	0,5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	5	0	0
90	G- Pm	3,2	0,6	2,6	1,6	0,5	1	1	1	3	0	0	0	0	0	1	5	5	0	0
91	G- Pm	2,5	0,5	2,1	1,5	0,5	1	0	1		0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
93	G- Pm	2,8	0,5	2,2	1,5	0,5	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
94	G- Pm	2,5	0,5	2,2	1,5	0,5	1	0	1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
95	G- Pm	2,2	0,4	1,9	1,3	0,4	1	0	1		0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
96	G- Pm	2,7	0,5	2,2	1,4	0,5	1	0	1		0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
97	G- Pm	3,1	0,6	2,6	1,6	0,5	1	0	1		0	0	0	1	0	0	5	5	0	0
98	B- Pm	2,5	0,5	2,1	1,4	0,5	1	0	1		0	1	0	0	0	0	5	5	0	0
103	G- Pm	2,9	0,5	2,5	1,5	0,5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	5	5	0	0
105	B- Pm	2,8	0,5	2,6	1,5	0,5	1	0	1	3	0	4	0	0	0	1	5	5	0	0
108	C- Pm	3,3	0,6	2,8	1,6	0,6	2	2	2		2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
109	C- Pm	2,4	0,4	2,2	1,7	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
111	E-Es	2,5	0,5	2,1	1,3	0,5	1	0	4	3	0	4	0	1	1	1	2	2	0	2
112	E-Es	2,4	0,5	2,1	1,1	0,5	1	0	4	3	0	1	0	1	1	1	5	5	0	2
113	E-Es	2,2	0,4	1,9	1,2	0,4	1	0	4	3	0	4	0	1	1	1	2	2	0	2
114	E-Es	2,4	0,4	2,1	1,4	0,4	1	0	4	3	0	4	2	1	1	1	2	2	0	2
115	B-Es	2,4	0,4	2	1,4	0,4	1	0	1	3	0	5	0	1	0	1	5	5	0	0
116	B-Es	2,8	0,5	2,2	1,5	0,5	1	0	1	3	0	1	0	1	0	1	5	5	0	0
117	E-Es	2,4	0,5	2	1,3	0,5	1	0	4	3	0	5	0	1	1	1	5	5	0	2
118	C-Es	2,7	0,5	2,3	1,5	0,5	3	2	1	2	2	3	0	0	0	1	5	5	0	0
119	C-Es	2,5	0,5	2	1,3	0,5	3	2	4	2	2	3	2	1	0	0	5	5	0	2
120	C-Es	2,5	0,4	2,2	1,3	0,4	3	2	3	2	2	3	0	0	0	0	3	3	0	0
121	D-Ch	2,8	0,4	2,1	1,2	0,5	0	1	5	1	1	2	0	0	0	0	2	2	2	0
122	C-Es	2,8	0,6	2,3	1,4	0,5	3	2	3	2	2	3	0	0	0	0	3	3	0	0
131	E-Es	2,5	0,4	2,2	1,2	0,4	1	0	4	3	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2
132	B-Es	2,4	0,4	2,1	1,4	0,4	1	0	1	3	0	5	0	1	0	1	2	2	0	0
133	G-Es	2,6	0,5	2,1	1,3	0,4	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
134	B-Es	2,6	0,5	2,1	1,1	0,5	1	0	1	3	0	5	0	1	0	1	5	5	0	0
135	E-Es	2,5	0,5	2,4	1,3	0,5	1	0	4	3	0	1	0	0	0	1	5	5	0	0
136	E-Es	2,4	0,5	2	1,2	0,5	1	0	4	3	0	4	2	0	1	0	5	5	0	2
137	C-Mo	3	0,5	2,6	1,5	0,5	3	2	1		2	3	0	0	0	1	3	3	0	0
138	E-Es	2,4	0,4	2	1,3	0,5	0	0	4	3	3	4	0	0	1	1	1	1	2	2
139	B-Es	2,5	0,5	2,2	1,4	0,5	1	0	1	3	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
140	E-Es	2,3	0,5	2,1	1,4	0,5	1	0	4	3	0	5	0	0	0	1	5	5	0	2
141	C-Es	2,1	0,4	2	1,2	0,4	3	1	3	2	2	3	0	0	0	1	3	3	0	0
142	E-Es	2,4	0,5	2,2	1,3	0,4	1	0	4	3	0	1	2	1	1	1	5	5	0	2
143	A-Mo	2,7	0,5	2,2	1,4	0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
144	A-Es	2,3	0,5	2,3	1,3	0,5	0	0	0	3	3	4	0	1	0	1	2	2	0	0
145	A-Mo	2,8	0,6	2,5	1,5	0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
147	C- Pm	2,4	0,5	2	1,4	0,5	2	2	2	3	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
148	C	2,6	0,4	2,1	1,2	0,4	2	2	2		2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
149	C- Pm	2,5	0,4	2,2	1,3	0,4	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
150	C- Pm	2,5	0,4	2,3	1,4	0,4	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
153	C- Pm	2,4	0,6	2,4	1,4	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
157	B- Pm	3	0,6	2,4	1,5	0,6	1	0	1	0	0	4	0	0	0	1	5	5	0	0
158	F-Pm	2,3	0,5	2,2	1,4	0,5	4	0	1	0	4	4	0	0	0	1	1	1	0	0
159	A-Ch	2,4	0,4	1,9	1,1	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
160	A-Es	2,4	0,4	2,1	1,2	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
161	A-Pm	2,6	0,5	2,1		0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1		0
162	A-Es	2,6	0,5	2	1,2	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
163	A-Es	2,8	0,5	2,2	1,3	0,5	0	0	5	0	3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
164	A-Ch	2,2	0,4	1,7		0,4	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1		0
165	C-Es	2,3	0,4	1,9	1,2	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
166	C-Es	2,4	0,5	2,1	1,3	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
167	A-Pm	2,8	0,6	2,3	1,4	0,6	0	0	1	3	0	4	0	0	0	0	1	1	0	1

Tabla 4. Continuación.

N° Ej.	Spp-Dist.	LC	LP	LT	LF	AM	CG	PC	CC	CA	CP	CM	CB	PP	RP	BOP	PA	PM	PPP	PTP
168	A-Es	2,6	0,5	2,1	1,2	0,4	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
170	A-Es	2,5	0,5	2,1	1,4	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
171	A-Es	2,3	0,5	2	1,2	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
172	B-Es	2,4	0,5	2,1	1,3	0,4	1	0	7	3	0	2	0	0	0	1	5	5	0	0
176	G-Pm	2,3	0,5	2,2	1,2	0,5	1	0	7	3	0	0	0	1	0	1	0	5	3	0
181	A-Es	2,5	0,5	2,1	1,1	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
182	A-Es	2,3	0,5	2,1	1,2	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
183	A-Es	2,4	0,5	2,3	1,2	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
184	C-Es	2,6	0,5	2,2	1,3	0,5	3	2	3	2	2	3	0	0	0	0	3	3	2	0
185	A-Es	2,5	0,5	1,9	1,1	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
191	A-Es	2,5	0,5	2,3	1,2	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
192	A-Es	2,2	0,5	2,1	1,2	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
193	A-Es	2,4	0,5	2,1	1,4	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
194	A-Es	2,5	0,5	2,1	1,4	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
195	A-Es	2,5	0,5	2,3	1,4	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
196	A-Es	2,5	0,5	2,2	1,3	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
197	D-Es	2,5	0,5	2,1	1,3	0,5	0	1	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
198	A-Es	2,5	0,5	2,1	1,3	0,5	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
199	D-Es	2,5	0,5	2,2	1,4	0,5	0	1	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
200	A-Es	2,4	0,4	2,2	1,3	0,5	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
201	G-Es	2,3	0,5	1,9	1,2	0,5	1	0	1		4	0	0	0	0	0	5	5	0	0
203	A-Ch	2,4	0,5	2	1,3	0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
204	A-Es	2,5	0,5	2,1	1,4	0,5	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
205	G-Es	2,2	0,5	2	1,2	0,4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
206	B-Ch	2,6	0,5	2	1,3	0,4	1	1	1	0	3	4	0	0	0	0	5	5	0	0
207	A-Ch	2,2	0,4	1,8	1,3	0,5	0	0	5	1	3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
208	A-Ch	2,3	0,4	2	1,2	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
209	A-Ch	2,1	0,4	2,1	1,3	0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
210	C-Es	2,6	0,5	2,1	1,4	0,5	3	2	3	2	2	3	0	0	0	1	3	3	0	0
212	A-Pm	2,5	0,5	2,4	1,3	0,5	0	0	1	3	0	2	0	0	0	1	2	2	3	0
213	A-Es	2,6	0,6	2,1	1,4	0,5	0	0	5	0	3	4	0	0	0	0	1	1	0	1
214	A-Es	2,4	0,4	2,1	1,2	0,5	0	0	5	0	3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
215	A-Ch	2,2	0,4	1,9	1,2	0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
216	G-Es	2,5	0,5	2,4	1,5	0,5	1	1	1		0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
219	A-Yu	2,3	0,4	2	1,2	0,4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
220	B-Pm	2,1	0,4	1,9	1,2	0,4	1	0	1		0	4	0	0	0	1	5	5	0	0
222	F-Mo	2,7	0,6	2,4	1,5	0,7	4	0	7	0	4	6	0	0	0	0	8	7	0	0
225	G-Es	2,6	0,5	2,3	1,3	0,5	1	0	1	3	4	0	0	0	0	0	5	5	0	0
226	A-Ch	2,6	0,5	2,2	1,4	0,5	0	0	5		3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
227	A-Yu	2,6	0,5	2,1	1,4	0,5	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
228	C-Mo	2,6	0,5	2,3	1,4	0,5	3	2	3		2	3	0	0	0	0	3	3	0	
229	A-Ch	2,3	0,4	2,2	1,3	0,4	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
232	A-Yu	2,2	0,5	2	1,2	0,4	0	0	5	0	3	4	0	0	0	0	1	1	1	0
235	C-Yu	2,7	0,5	2,2	1,4	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
236	G-Yu	2,9	0,5	2,2	1,5	0,5	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5	5	3	0
237	F-Yu	2,6	0,6	2,4	1,5	0,5	4	0	5	0	3	4	0	0	0	0	1	1	3	0
240	A-Yu	2,4	0,5	2,1		0,5	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
248	A-Yu	2,7	0,5	1,9	1,4	0,5	0	0	5		3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
249	A-Yu	2,7	0,5	2,1	1,3	0,5	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
250	A-Mo	2,8	0,5	2,5	1,5	0,5	0	0	5	0	3	4	0	0	0	0	2	2	0	0
251	A-Yu	2,7	0,5	2,4	1,5	0,5	0	0	5		3	4	0	0	0	0	2	2	0	0
252	G-Yu	2,6	0,5	2,4	1,4	0,5	1	0	1		0	0	0	0	0	0	5	5	3	0
253	G-Yu	2,3	0,5	2	1,3	0,4	1	0	1		0	0	0	0	0	1	5	5	0	0
254	A-Yu	2,2	0,5	1,9	1,2	0,4	0	0	5		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
259	C-Es	2,7	0,5	2,3	1,4	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	1	4	4	0	0
260	B-Es	2,8	0,5	2	1,4	0,5	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	3	1
263	A-Es	2,4	0,5	2,1	1,2	0,5	0	0	5	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0

Tabla 4. Continuación.

N° Ej.	Spp-Dist.	LC	LP	LT	LF	AM	CG	PC	CC	CA	CP	CM	CB	PP	RP	BOP	PA	PM	PPP	PTP
266	B-Yu	2,3	0,5	2,1	1,3	0,5	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0
267	A-Ch	2,7	0,5	2,4		0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1		
268	A-Ch	2,5	0,5	2,1		0,5	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1		
275	G-Mo	2,9	0,6	2,5	1,5	0,5	1	0	7	0	4	0	0	0	0	0	5	5	3	0
277	G-Mo	2,9	0,6	2,6	1,5	0,6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
285	A-Yu	2,6	0,5	2,3	1,3	0,5	0	0	5	3	1	2	0	0	0	0	2	2	0	0
286	C-Yu	2,4	0,5	2,1	1,4	0,5	3	2	3	2	2	3	0	0	0	0	3	3	0	0
287	A-Es	2,5	0,5	2,2	1,4	0,5	0	0	5	3	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0
288	G-Es	2,4	0,5	2,1	1,3	0,5	2	2	2	0	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
289	C-Es	2,3	0,5	2,3	1,4	0,5	1	1	1	0	4	0	0	0	0	0	5	5	0	0
290	A-Es	2,5	0,5	2,2	1,4	0,5	0	0	5	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
291	C-Es	2,5	0,5	2,2	1,5	0,5	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
292	G-Es	2,6	0,5	2,1	1,3	0,5	1	0	7	3	4	0	0	1	0	1	8	7	2	0
293	A-Mo	2,4	0,5	2,2	1,4	0,5	0	0	5	0	3	4	0	0	0	0	1	1	0	0
294	G-Mo	2,5	0,6	2,5	1,5	0,6	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	8	7	3	0
295	F-Mo	2,7	0,6	2,4	1,5	0,6	4	0	1	0	4	6	0	0	0	0	8	7	3	0
296	F-Pm	1,9	0,4	1,9	1	0,4	4	0	1	3	4	6	0	0	0	1	8	7	0	0
298	B-Pm	2,9	0,6	2,4	1,5	0,5	1	0	1	3	0	5	0	0	0	1	0	5	3	0
300	E-Es	2,8	0,42	2,2	1,2	0,37	1	0	4	3	0	1	0	1	1	1	5	0	3	0
302	D-Es	2,8	0,5	2,2	1,2	0,43	0	1	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
305	A-Pm						0	0	0	4	1	2	0	0	0		1	1	0	0
308	C-Es	3	0,5	2,1	1,3	0,4	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
309	G-Es	2,9	0,5	2,1	1,3	0,4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
310	B-Es	3,2	0,5	2,2	1,4	0,5	1	0	1	0	0	5	0	0	0	0	5	5	3	0
311	E-Es	3	0,45	2,1	1,2	0,4	1	0	4	3	0	2	2	0	1	0	5	5	3	3
315	B-Es	2,9	0,55	2,3	1,4	0,45	1	1	1	3	0	5	0	0	0	0	0	0	3	0
316	C-Es	2,8	4,5	2,2	1,4	0,4	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
317	B-Es	2,9	0,5	2,2	1,3	0,4	1	0	1	0	0	5	0	1	0	1	5	5	0	1
318	B-Es	2,9	0,55	2,2	1,4	0,45	1	0	1	3	0	4	0	0	0	0	5	5	3	1

Tabla 5. Matriz de datos B (ejemplares hembras) usada en los análisis estadísticos y multivariados.

Nº Ej.	pp-Dis	LC	LP	LT	LF	AM	CG	PC	CC	CA	CP	CM	CB	PP	RP	BOP	PA	PM	PPP	PTP
10	A-Yu	2,6	0,7	2,5		0,6	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	
12	A-Yu	3,1	0,7	2,6	1,8	0,6	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
15	A-Yu	3	0,7	2,7	1,6	0,6	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
16	A-Yu	3,1	0,7	2,9	1,8	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
23	A-Yu	2,7	0,6	2,6	1,6	0,5	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
24	A-Yu	3,1	0,7	2,7	1,8	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
25	A-Yu	3,1	0,7	2,9	1,8	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
27	A-Yu	3,3	0,8	3	2	0,6	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
34	A-Yu	3,1	0,6	2,8	1,8	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
35	A-Yu	3,2	0,7	3	2	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
36	A-Yu	3,5	0,7	3	2	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
37	A-Yu	2,8	0,6	2,9	1,9	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
38	A-Yu	2,5	0,5	2,7	1,7	0,5	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
39	A-Yu	2,8	0,6	2,5	1,6	0,5	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
40	A-Yu	2,9	0,6	2,6	1,6	0,6	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
46	A-Yu	2,9	0,6	2,9	1,8	0,5	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
47	A-Yu	3,4	0,7	3	1,8	0,7	0	0	5	1	1	2	0	0	0	1	2	2	2	0
54	G-Yu	3,2	0,7	2,9	1,9	0,6	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
55	G-Yu	3,1	0,6	2,7	1,8	0,6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	8	7	0	0
60	B-Yu	2,8	0,6	2,6	1,6	0,6	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	7	0	3	1
60'	B-Yu	3	0,6	2,5	1,6	0,5	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	7	0	3	1
64	A-Es	3,8	0,6	3,1	2,1	0,6	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0
65	A-Es	3,9	0,7	3,1	2,1	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
67	A-Pm	3,9	0,8	3	2	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
68	A-Es	3	0,6	2,6	1,8	0,7	0	0	1	3	0	2	1	0	0	1	2	2	0	0
69	A-Ch	3,2	0,7	2,7	1,7	0,7	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
71	C-Pm	3,6	0,7	3,1	2	0,7	3	2	3	2	2	3	0	0	0	1	3	3	0	0
77	B-Pm	3,6	0,7	3,1	1,9	0,6	1	0	1	3	0	2	0	0	0	1	5	5	0	0
84	G-Ch	3,6	0,7	2,8	1,8	0,6	1	0	1		0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
85	G-Pm	3,5	0,7	2,8	1,8	0,7	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	5	0	0
86	G-Pm	3,4	0,7	3	1,9	0,6	1	0	1		0	0	0	0	0	1	0	5	0	0
87	G-Pm	3,9	0,8	2,9	1,9	0,6	1	0	1		0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
88	G-Pm	3,6	0,7	3	2	0,7	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0
89	G-Ch	3,5	0,7	2,7	1,9	0,7	1	1	1	3	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
92	G-Pm	3,4	0,7	2,9	1,8	0,7	1	1	1		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
99	G-Es	3,2	0,7	2,8	1,8	0,7	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
100	F-Mo	3,9	0,7	2,9	2,1	0,7	4	0	6	0	4	4	0	0	0	1	8	7	0	0
102	G	3,8	0,7	2,8	1,9	0,7	1	0	1		0	0	0	0	0	1	7		3	1
104	G-Pm	3,2	0,7	2,8	1,6	0,6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
106	C-Pm	3,8	0,7	3,2	2,1	0,7	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
107	C-Pm	3,6	0,7	3,1		0,7	2	2	2		2	3	1	0	0	0	4	4		
110	C-Pm	4	0,8	3,1	2	0,8	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	2	0
123	E-Es	3,1	0,6	2,7	1,7	0,7	0	0	4	3	0	4	2	0	0	0	2	2	0	2
124	C-Es	3	0,7	2,6	1,6	0,7	3	2	3	2	2	3	0	1	0	0	3	3	0	0
125	B-Es	3,2	0,7	2,6	1,6	0,7	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
126	C-Es	3,2	0,7	2,7	1,5	0,7	3	2	4	2	2	3	2	0	0	0	3	3	0	2
127	C-Es	3,6	0,7	2,8	1,8	0,7	3	2	4	2	2	3	2	0	0	1	3	3	0	2
128	C-Es	3,5	0,7	2,9	1,7	0,7	3	2	4	2	2	3	2	0	0	1	3	3	0	2
129	E-Es	3,8	0,7	3,1	2	0,7	1	0	4	3	0	5	0	1	0	1	5	5	0	2
130	E-Es	3,4	0,7	2,9	1,9	0,7	1	0	4	3	0	5	0	1	0	1	5	5	0	2
146	C-Pm	3,3	0,7	2,8	1,8	0,7	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	4	4	0	0
151	C-Pm	3,6	0,8	3	1,9	0,8	2	2	2	2	2	3	1	0	0	1	4	4	0	0

Tabla 5. Continuación.

Nº Ej.	pp-Dis	LC	LP	LT	LF	AM	CG	PC	CC	CA	CP	CM	CB	PP	RP	BOP	PA	PM	PPP	PTP
152	C-Pm	3,2	0,7	2,8	2	0,8	2	2	2	2	2	3	1	0	0	0	6	6	3	0
154	B-Pm	3,7	0,8	3,3	2,2	0,7	1	0	1	2	0	5	0	0	0	1	0	0	3	0
155	G-Es	2,9	0,6	2,6	1,8	0,6	1	0	1	3	0	0	0	1	0	1	0	0	3	0
156	G-Es	3,4	0,7	3	1,8	0,7	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	5	5	0	0
169	A-Ch	3,3	0,7	2,7	1,7	0,7	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
173	D-Es	3,5	0,7	2,9	1,7	0,7	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0
174	C-Es	3,8	0,7	2,8	1,8	0,7	3	2	3	2	2	2	0	0	1		3	3	0	0
175	G-Es	3,8	0,8	3	2	0,7	1	0	7	3	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
178	B-Pm	3,2	0,8	3	1,9	0,8	1	0	1		0	5	0	1	0	1	0	0	3	1
179	G-Es	3,9	0,8	3,1	2	0,8	1	0	1	3	0	0	0	1	0	1	5	5	0	0
186	G-Es	3,3	0,7	2,9	1,6	0,6	1	1	1	3	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
187	A-Es	3,2	0,7	2,6	1,6	0,6	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
188	D-Es	3,5	0,7	2,8	1,6	0,7	0	1	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
189	A-Es	3,5	0,7	3	1,8	0,7	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
190	A-Es	3,2	0,7	2,8	1,8	0,7	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
202	A-Ch	3,5	0,7	2,8	1,9	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
211	A-Pm	3,4	0,7	3	1,7	0,7	0	0	5	0	1	2	0	0	0	0	2	2	0	0
217	B-Es	3	0,6	2,6	1,6	0,6	1	0	1	3	0	1	0	1	0	1	0	0	3	0
218	G-Pm	3,1	0,8	3	1,8	0,8	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	7	0	3	1
221	G-Es	3,2	0,7	2,8	1,7	0,7	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	8	7	0	0
223	F-Mo	3,7	0,8	2,9	2	0,8	4	0	6	1	4	4	0	0	0	0	0	0	3	1
224	C-Pm	3,6	0,8	3,1		0,7	2	2	2	2	2	3	1	0	0	1	4	4		
230	A-Yu	3,5	0,7	3	2	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
231	B-Ch	3,6	0,7	3	1,9	0,8	1	0	1		0	5	0	0	0	1	0	5	3	0
233	A-Yu	3,6	0,7	2,8	1,8	0,7	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
234	A-Yu	3,6	0,7	2,9	1,7	0,8	0	0	0		3	4	0	0	0	0	1	1	1	0
238	A-Yu	3,3	0,6	2,7	1,9	0,7	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
239	A-Yu	3,2	0,7	2,8	2	0,8	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
241	A-Ch	3,4	0,7	2,6	1,8	0,7	0	0	0		1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
242	A-Ch	3,2	0,7	2,5	1,6	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0
243	A-Yu	3,4	0,7	2,9	1,9	0,7	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	0
246	A-Yu	3,5	0,7	2,5	1,8	0,7	0	0	5	0	3	4	0	0	0	1	1	1	0	0
247	F-Yu	3,4	0,7	2,6	2	0,7	4	2	6		4	4	3	0	0	1	8	7	0	0
255	F-Ch	3,8	0,7	2,9	1,9	0,7	4	2	6		4	6	3	0	0	1	8		0	0
258	F-Ch	3,3	0,7	3	2	0,7	4	1	7	0	4	4	0	0	0	0	8	7	0	0
261	B-Es	3,5	0,8	3	2	0,8	1	0	1	3	0	1	0	0	0	1	0	0	3	1
264	G-Es	3,7	0,8	3,1	2	0,8	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	3	1
265	B-Es	4,1	0,8	3	2,1	0,9	1	1	1		0	1	0	0	0	0	5	5	3	0
270	G-Es	3,7	0,7	3,1	2,1	0,8	1	0	7	0	0	0	0	1	0	1	5	5	0	0
272	F-Mo	3,5	0,7	2,8	2	0,7	4	0	1		3	4	0	0	0	0	2	2	0	0
276	G-Mo	3,9	0,9	3,3	2,3	0,9	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0
282	F	4	0,8	3,5	2,4	0,8	4	0	6	1	4	4	0	0	0	0	0	0	3	1
284	A-Yu	3,5	0,7	3	1,9	0,7	0	0	5	3	1	2	0	0	0	0	2	2	0	0
297	E-Es	3,4	0,6	2,6	1,6	0,6	1	0	4	3	0	1	0	1	0	1	7	0	3	3
299	E-Es	4	0,7	3	1,8	0,7	1	0	4	3	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2
301	E-Es	3,2	0,6	2,8	1,6	0,55	1	0	4	3	0	1	0	0	1	1	5	0	3	2
303	D-Es	3,6	0,75	3	1,7	0,63	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
304	B-Pm	3,5	0,7	2,9	1,7	0,65	1	0	1	3	0	5	0	1	0	1	0	0	3	1
306	A-Pm						0	0	0	4	1	2	0	0	0		1	1	0	0
307	G-Es	3,4	0,65	2,9	1,7	0,55	1	0	1		0	0	0	1	0	1	0	5	0	0
312	G-Es	4	0,8	3	1,9	0,65	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
313	G-Es	3,9	0,7	3	1,9	0,6	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0
314	G-Es	3,8	0,7	2,7		0,6	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	5	5		
319	C-Es	4	0,8	3		0,6	2	2	2	2	2	3	1	1	0	1	4	4		

Tabla 7. Matriz de datos usada en el análisis cladístico del género *Diponthus*.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>S. v. viridicata</i>	0	2	0	1	3	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	2	0	4	2	2	2	0	0	0
<i>C. speciosa</i>	1	1	1	0	3	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	1	2	2	3	2	4	4
<i>Z. tarsata</i>	0	1	2	0	3	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	3	3
<i>G. nigrofasciata</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	1	2	1	1	2	1	2	0	7	2	1	2	0	4	4
<i>D. argentinus</i>	1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	3	1	0	6	0	0	1 [01]	2	2	2
<i>D. pycnostictus</i>	1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	3	1	0	6	0	0	1 [01]	2	2	2
<i>D. cribratus</i>	0	2	2	0	2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1	4	4
<i>D. nigroconspersus</i>	0	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1	2	2
<i>D. festivus</i>	0	2	2	0	2	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1	4	4
<i>D. puelchus</i>	1	0	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	2
<i>D. paraguayensis</i>	1	0	2	0	1	1	0	2	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	2	2
<i>D. n.sp. 2</i>	1	0	2	0	2	1	0	2	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	2	2
<i>D. n.sp. 1</i>	1	1	2	0	2	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	2	2	1	0	8	0	0	1	0	3	1
<i>D. crassus</i>	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	2	1	3	1	1	2	1	2	0	3	2	1	4	0	3	3
<i>D. n.sp. 3</i>	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	2	1	3	1	1	2	1	2	0	3	2	1	4	0	3	3
<i>D. virgatus</i>	1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	2	1	3	1	1	3	1	2	0	0	2	1	4	0	5	3
<i>D. porphyreus</i>	1	0	2	0	0	1	0	1	0	0	1	1	3	1	1	2	1	2	0	0	2	1	4	0	5	3
<i>D. electus</i>	0	2	2	0	2	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	5	1	0	0	0	1	2
<i>D. dispar</i>	0	2	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	5	1	0	0	0	1	2

Tabla 7. Continuación.

	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>S. v. viridicata</i>	4	1	0 [12]	2	1	0	1	0	0	0	5	0	4	2	3	0	0	1	1	1	1	0	0	2	0
<i>C. speciosa</i>	2	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1
<i>Z. tarsata</i>	0	1	2	0	0	2	0	1	0	0	1	4	0	0	1	4	0	0	1	1	0	0	0	2	0
<i>G. nigrofasciata</i>	5	1	0	1	2	0	0	0	2	1	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>D. argentinus</i>	1	1	1	0	2	0	1	0	3	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>D. pycnostictus</i>	1	1	1	0	2	0	1	0	3	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>D. cribratus</i>	3	0	1 [01]	0	0	1	0	3	1	4	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>D. nigroconspersus</i>	3	1	1	0	2	0	1	0	2	1	2	1	1	2	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>D. festivus</i>	3	0	1	0	0	0	1	0	2	1	4	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>D. puelchus</i>	1	1	1	0	2	1	1	0	3	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>D. paraguayensis</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>D. n.sp. 2</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>D. n.sp. 1</i>	1	1	1	1	2	0	1	0	2	1	1	2	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>D. crassus</i>	4	1	1	1	2	1	0	0	1	1	4	2	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>D. n.sp. 3</i>	4	1	1 [01]	2	1	0	0	1	1	4	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>D. virgatus</i>	4	1	1	1	2	1	0	0	2	1	2	1	1	3	1	2	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>D. porphyreus</i>	4	1	1	1	2	1	0	0	2	1	2	1	1	3	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>D. electus</i>	3	0	1	0	2	0	1	0	2	1	2	1	1	3	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>D. dispar</i>	3	0	1	0	1	1	1	0	2	1	3	3	1	3	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0

Tabla 7. Continuación.

	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
<i>S. v. viridicata</i>	0	0	0	0?	2	0	0	0	1?	0	0	0	1	4		
<i>C. speciosa</i>	?	1	0	0?	0	0	1	0	5?	0	0	2	0	0		
<i>Z. tarsata</i>	0	0	0	0?	0	0	1	0	0?	0	0	0	0	0		
<i>G. nigrofasciata</i>	0	0	2	1	0	3	1	3	0	4?	0	0	0	2	3	
<i>D. argentinus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	[01]	2	[12]	1	1	0	[01]	[12]
<i>D. pycnostictus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	[12]	1	1	0	0	2
<i>D. cribratus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	0	1	0	1
<i>D. nigroconspersus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	2
<i>D. festivus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	2	1	0	0	0	0
<i>D. puelchus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0?	1	1	0	0	1	
<i>D. paraguayensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	0	2	0	1	0	2
<i>D. n.sp. 2</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	0	0	0	2
<i>D. n.sp. 1</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	0	3	1	2	0	0	1	2
<i>D. crassus</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	0	3	1	0	0	0	1	4
<i>D. n.sp. 3</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	0	3	1	0	1	0	1	4
<i>D. virgatus</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	0	3	1	0	0	0	2	4
<i>D. porphyreus</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	0	1?	0	0	0	2	4	
<i>D. electus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0?	1	0	0	[01]	4	
<i>D. dispar</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0?	1	0	0	0	4	