

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y TECNOLOGÍA

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE ESCARABAJOS FENGÓDIDOS
(COLEOPTERA: PHENGODIDAE) EN PANAMÁ**

PRESENTADO POR:

ALYHA LIBETT ZULETA HOQUEE

EIMI YATZURI GÓNDOLA MARTÍNEZ

**Trabajo de graduación presentado
a consideración de la Escuela de
Biología como requisito parcial
para optar por el título de
Licenciado en Biología con
Orientación en Zoología**

PANAMÁ REPÚBLICA DE PANAMÁ

2025

DEDICATORIA

ALYHA: Este trabajo es dedicado a mis padres Yira Hoquee y Olmedo Zuleta, su apoyo incondicional para terminar esta licenciatura es lo que me ha mantenido enfocada, fuerte y confiada. También a los profesores que me han impartido clases y guiado todos los años académicos.

EIMI: A Dios nuestro señor, sobre todas las cosas, que me dio fortaleza, paciencia y energía. A mis queridos padres Eurelia Martínez y Néstor Góndola, por su gran amor, apoyo moral y por darme la oportunidad de concentrarme en mis estudios y ayudarme cuando lo necesite. A mis hermanos, Cesar Castillo e Ida Castillo, especialmente a esta última, que me ayudo y me guio con paciencia en los momentos que más lo necesite. A mi compañera Alyha Zuleta, que tuvo paciencia conmigo y complementó mis deficiencias ayudándome a mejorar en el camino. A mis profesores que me inspiraron y guiaron por este hermoso camino que es la biología. A todas estas personas mi eterna gratitud y reconocimiento. Mil gracias, por su excelente apoyo, siempre estarán en los más profundo de mi corazón.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a nuestro asesor principal, el profesor Roberto Cambra por su guía, apoyo constante y dedicación a lo largo de todo este proyecto de investigación.

Extendemos nuestro agradecimiento a los profesores Alonso Santos-Murgas y Alfredo Lanuza-Garay por su tiempo y revisiones.

Hacemos una mención especial al profesor James Coronado por sus valiosas enseñanzas en la construcción de matrices de caracteres, la cual fue parte del desarrollo metodológico.

Finalmente, agradecemos al Museo de Invertebrados de la Universidad de Panamá por permitirnos el acceso a su significativa colección de Phengodidae, y a todos los recolectores cuyo esfuerzo contribuyó a la formación de dicha colección, haciendo posible la realización de este estudio.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	I
AGRADECIMIENTO.....	II
ÍNDICE GENERAL.....	III-V
INDICE DE	
FIGURAS.....	V-VI
RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
CAPÍTULO I.....	3
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	14
HIPÓTESIS	15
JUSTIFICACIÓN	15
OBJETIVO GENERAL	16
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	16
METODOLOGÍA	17

CAPÍTULO II	19
RESULTADOS	19
CLAVE DE SUBFAMILIAS PARA PHENGODIDAE DE PANAMÁ	19
CLAVE DE GÉNEROS PARA LA SUBFAMILIA MASTINOCERINAE DE PANAMÁ	19
CLAVE DE GÉNEROS PARA LA SUBFAMILIA PHENGODINAE DE PANAMÁ	20
LISTADO SINÓPTICO: GÉNEROS DE PHENGODIDAE DE PANAMÁ	21
LISTADO SINÓPTICO: ESPECIES DE PHENGODIDAE DE PANAMÁ	21
ESPECIES DE PHENGODIDAE DE PANAMÁ	23
SUBFAMILIA MASTINOCERINAE	23
<i>Eurymastinocerus</i> Wittmer.	23
<i>Phrixothrix</i> Oliver.	23
<i>Pseudomastinocerus</i> Wittmer.	24
<i>Ptorthodius</i> Wittmer.	25
<i>Steneuryopa</i> Wittmer.	26
<i>Stenophrixothrix</i> Wittmer.	26
<i>Taximastinocerus</i> Wittmer.	28

SUBFAMILIA PHENGODINAE.	29
<i>Microphengodes</i> Wittmer.	29
<i>Phengodes (Phengodella)</i> Wittmer.	30
<i>Pseudophengodes</i> Pic.	31
 ANÁLISIS FILOGÉNÉTICO	 32
 CAPÍTULO III.....	 34
DISCUSIÓN	34
CONCLUSIONES	37
RECOMENDACIONES	38
 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	 39
ANEXOS	44

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Mapa de distribución de especies de Phengodinae en Panamá.....	44
Fig. 2. Mapa de distribución de especies de Mastinocerinae en Panamá.....	44
Fig. 3. Mapa de distribución de especies de Mastinocerinae en Panamá.....	45
Fig. 4. Cladograma de géneros de Phengodidae en Panamá.....	45
Fig. 5. Vista dorsal de <i>Eurymastinocerus niger</i>.....	46
Fig. 6. Vista dorsal de <i>Phrixothrix</i> sp. 1.....	46
Fig. 7. Vista dorsal de <i>Phrixothrix</i> sp. 2.....	46

Fig. 8. Vista dorsal de <i>Pseudomastinocerus chiriquensis</i>	46
Fig. 9. Vista dorsal de <i>Pseudomastinocerus laticeps</i>	47
Fig. 10. Vista dorsal de <i>Ptorthodius mandibularis</i>	47
Fig. 11. Vista dorsal de <i>Steneuryopa minuta</i>	47
Fig. 12. Vista dorsal de <i>Stenophrixothrix fuscus</i>	47
Fig. 13. Vista dorsal de <i>Stenophrixothrix longipes</i>	48
Fig. 14. Vista dorsal de <i>Taximastinocerus</i> sp. 1.....	48
Fig. 15. Vista dorsal de <i>Microphengodes howdeni</i>	48
Fig. 16. Vista dorsal de <i>Phengodes (Phengodella) atricolor</i>	48
Fig. 17. Vista dorsal de <i>Phengodes (Phengodella) bimaculata</i>	49
Fig. 18. Vista dorsal de <i>Phengodes (Phengodella) insulcata</i>	49
Fig. 19. Vista dorsal de <i>Pseudophengodes fernandezi</i>	49
Fig. 20. Vista dorsal de <i>Pseudophengodes</i> sp.1... ..	49
Fig. 21. Vista dorsal de la cabeza del espécimen sin identificar: Telegusidae o <i>Penicillophorus</i>	50

RESUMEN

Esta tesis se enfoca en la diversidad y distribución de los escarabajos Phengodidae (Coleoptera: Phengodidae) en Panamá. Los Phengodidae son descritos como un grupo de escarabajos depredadores de hábitos nocturnos y difíciles de capturar, cuya distribución es principalmente en el Nuevo Mundo, desde Canadá hasta el norte de Chile y Argentina, pero también se encuentra una subfamilia en Asia.

El estudio se propuso como objetivo general mejorar el conocimiento taxonómico de Phengodidae en Panamá. Para ello, se llevó a cabo una revisión exhaustiva de un total de 86 especímenes, lo que permitió la identificación de 10 géneros y 18 especies colectadas en diversas regiones del país. Los resultados incluyen la elaboración de claves taxonómicas a nivel de subfamilias y géneros, junto con un listado sinóptico de las especies presentes en Panamá y sus datos de colecta. La investigación subraya la necesidad de actualizar la información existente, la cual es escasa y desactualizada, y contribuir con nuevos datos sobre la diversidad y distribución de esta familia de escarabajos en Panamá

ABSTRACT

This thesis focuses on the diversity and distribution of Phengodidae beetles (Coleoptera: Phengodidae) in Panama. Phengodids are described as a group of rare predatory beetles with nocturnal habits that are difficult to capture. This family's distribution is primarily to the New World, extending from Canada to northern Chile and Argentina., but also there is a subfamily found in Asia.

The general objective of the study was to improve the taxonomic knowledge of Phengodidae in Panama. To achieve this, a comprehensive review of a total of 86 specimens was conducted, leading to the identification of 10 genera and 18 species collected from various regions of the country. The results include the development of taxonomic keys at the subfamily and genus levels, along with a synoptic list of the species present in Panama and their collection data. The research highlights the necessity of updating the existing information, which is scarce and outdated, and contributing new data on the diversity and distribution of this beetle family in Panama.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

PHENGODIDAE LeConte, 1861

Los fengódidos constituyen un grupo de escarabajos depredadores muy escasos, de hábitos nocturnos y difíciles de capturar (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). Esta familia se encuentra principalmente en el Nuevo Mundo, distribuida desde Canadá hasta el norte de Chile y Argentina (Costa y Zaragoza-Caballero 2010).

MORFOLOGÍA

Los machos se caracterizan por tener el cuerpo deprimido dorso-ventralmente, antenas biflabeladas, plumosas, pectinadas, serradas o moniliformes con 10 a 12 segmentos, antenómeros IV-XI con o sin ramificaciones; inserciones antenales expuestas y ampliamente separadas; con uno o dos surcos tentoriales; ojos lateralmente, sin setas interfacetales; mandíbulas en forma de hoz, con o sin denticulaciones; pronoto convexo, ancho, con o sin explanaciones laterales, borde posterior discontinuo o continuo; cavidad procoxal abierta externa e internamente; cavidad mesocoxal abierta lateralmente; élitros reducidos o no, con el ápice romo o acuminado, epipleura reducida; alas membranosas no plegables, con la venación variable; patas largas; porción visible de la procoxa proyectándose por debajo del prosternum, con el trochantin parcialmente expuesto; trocántin presente en el par anterior; pro y mesocoxas prominentes, cónicas, mesocoxas contiguas, metacoxas transversales; trocánteres triangulares y reducidos; tibias con varias

o dos espinas apicales; fórmula tarsal 5-5-5, tarsómeros delgados, con o sin espinas que forman “peines ventrales”, uñas simples o dentadas; abdomen con 8 esternitos visibles; últimos segmentos con o sin órganos bioluminiscentes, último segmento entero o hendido. Las hembras adultas de apariencia vermiforme (neotenia) (Zaragoza-Caballero, 1989; Lawrence, 2005; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014; Zaragoza-Caballero y Zurita-García, 2015).

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA

En sus estados larvales son conocidos comúnmente como "trencitos" y tienen la propiedad de emitir luz, aspecto que los relaciona con las luciérnagas (Coleoptera; Lampyridae). Las larvas se pueden encontrar brillando tanto en el suelo húmedo como en la corteza o las hojas de los árboles (aunque estas larvas arbóreas se encuentran principalmente en regiones tropicales donde los niveles de humedad sobre el suelo son altos) (Zaragoza-Caballero, 1989).

Aunque muchas especies de esta familia no han sido bien estudiadas, parecen ser más activos durante la noche. Cuando se recolectan machos, generalmente se atrapan atraídos a trampas de luz y también pueden ser capturados con trampas Malaise. Aunque las hembras se esconden en sus madrigueras durante el día, a menudo se las puede detectar en la superficie del suelo por su bioluminiscencia, inmediatamente después de una lluvia de verano. La emisión de luz de las hembras no parece ser la señal que los machos utilizan para encontrar a sus parejas, sino por las feromonas que liberan las hembras (Branham, 2004).

ALIMENTACIÓN

Tanto las larvas como las hembras adultas presentan hábitos carnívoros, alimentándose principalmente de milpiés, pequeños insectos de cuerpo blando o de otros organismos del suelo, por otro lado, los machos adultos presentan un ciclo de vida bastante corto, aparentemente durante esta etapa no se alimentan, a pesar de tener mandíbulas bien desarrolladas y funcionales (Costa y Zaragoza-Caballero, 2010; Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014).

DIMORFISMO SEXUAL

Las hembras son neoténicas, es decir que permanecen con apariencia de larva aún en su etapa reproductiva, presentan en la parte dorsolateral del abdomen un par de órganos luminiscentes y brillantes en 10 u 11 segmentos. Algunas especies también pueden tener uno o dos órganos fotónicos en la parte frontal de la cabeza. En otros, se reconocen bandas luminosas a lo largo del cuerpo (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). El papel de la luminiscencia entre los fengódidos es desconocido, se cree que la luz frontal ayuda en el desplazamiento de los individuos, mientras que la emisión lateral podría tener una función defensiva, que actúa como coloración aposemática de advertencia en contra de sus depredadores. Los machos generalmente no cuentan con órganos luminosos; mientras que al observar a las hembras y las larvas desplazarse por el suelo en la oscuridad, la distribución metamérica de sus órganos fotónicos semeja pequeñas ventanas encendidas de un tren en movimiento, de ahí que en algunas regiones su nombre común hace alusión a esta característica: trenecitos (México), railroad-worms (Canadá, Estados Unidos), besouros trem de ferro (Brasil). La luminiscencia es evidente, después de 15 días de la

eclosión, las larvas se tornan luminiscentes. En el estadio de pupa, generalmente la luminiscencia lateral en machos se conserva, no así la cefálica. La luminiscencia que emiten los fengódidos varía en la longitud de onda según las especies y el estado de su desarrollo, y en general va del rango verde al amarillo (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). Los machos adultos no son larviformes, sino que se parecen a otros escarabajos, aunque su primer par de alas (élitros) son menos de la mitad de largas que sus alas traseras y los machos de la mayoría de las especies tienen antenas muy elaboradas de forma plumosa o pectinada, utilizadas para detectar y seguir las feromonas producidas por la hembra (Branham, 2004).

TAXONOMÍA

Los insectos Phengodidae ya han sido clasificados dentro de otras familias, como: Drilidae, Lampyridae y Rhagophthalmidae, principalmente debido a la luminiscencia y configuración de las antenas. El primer registro de Phengodidae en taxonomía se realizó en el trabajo de Olivier (1790), donde de las cuatro especies descritas para *Lampiris*, género actualmente perteneciente a Lampyridae, la primera especie de Phengodidae fue descrita como *Lampiris plumosa* Olivier, 1790. Hoffmansegg (1807), según Merkel (1920), publicó un capítulo en Illiger (1807), en el que reconoció a *Lampiris plumosa* como una especie diferente e independiente de *Lampiris*, debido a que las mandíbulas eran más largas que la cabeza, la cabeza estaba completamente descubierta por el pronoto y los élitros eran cortos y estrechos, lo que no se observaba en las otras especies de *Lampiris*, donde las mandíbulas eran cortas, mucho más pequeñas que la cabeza; La cabeza estaba completamente cubierta por el pronoto y los élitros eran largos. De esta manera, Hoffmansegg creó el género *Phengodes*, compuesto únicamente por *Phengodes plumosa*.

Posteriormente, LeConte (1861), en su obra sobre la Clasificación de Coleoptera Norteamericanos, reconoció a la familia Lampyridae y la dividió en dos subfamilias: Telephorinae Leach, 1815 y Lampyrinae Rafinesque, 1815. Dentro de Lampyrinae, además de las tribus ya existentes Lycini y Lampyrini, estableció la tercera tribu Phengodini. Esta se distinguió de Lycini y Lampyrini por la inserción proximal de las antenas y la prominencia de la cabeza, la cual no se encontraba completamente cubierta por el pronoto. LeConte (1881) elevó a Lycini al rango de subfamilia dentro de Lampyridae, resultando en tres subfamilias. Lampyrinae, en consecuencia, quedó conformada por las dos tribus restantes: Lampyrini y Phengodini.

El reconocimiento formal de Phengodidae como una familia independiente se atribuye al trabajo de Peyerimhoff (1913). En su estudio sobre la pedogénesis y la neotenia en coleópteros, Peyerimhoff observó que en Phengodidae la neotenia se manifestaba de manera extrema en comparación con otras familias como Lampyridae, Drillidae y algunos Lycidae. Esta observación se basó en la notable similitud entre las hembras adultas de Phengodidae y sus formas larvales, diferenciándose principalmente por el desarrollo de los genitales. Leng (1920), en su catálogo de escarabajos de América del Norte, adoptó la clasificación de Peyerimhoff y reconoció a Phengodidae con cuatro tribus: Pterotini, Phengodini, Mastinocerini y Omethini LeConte, 1861. Pterotini incluía el género *Pterotus* LeConte, 1859; Phengodini comprendía *Phengodes* Illinger, 1807 y *Zarhipes* LeConte, 1881; Mastinocerini abarcaba *Cenophengus* LeConte, 1881, *Euryopa* Gorham, 1881, *Mastinocerus* Solier, 1849, *Paraptorthodius* Scaeffler, 1904, *Tytthonyx* LeConte, 1851 y *Spathizus* LeConte, 1881; y Ometini contenía los géneros *Omethes* LeConte, 1861 y *Blatcheyla* Knab, 1910 (Merkel, 2020).

SUBFAMILIAS

Lawrence et al. (2000) reconocen para Phengodidae tres subfamilias: Phengodinae, Mastinocerinae y Penicillophorinae. Ferreira et al. (2024) establecen una cuarta subfamilia: Cenophenginae. Además de las cuatro subfamilias presentes en el Nuevo Mundo (Phengodinae, Mastinocerinae, Cenophenginae y Penicillophorinae), existe una quinta subfamilia, Cydistinae, que se distribuye en Asia (Kundrata et al., 2019). Aunque comparte algunas características con las subfamilias americanas, Cydistinae presenta diferencias morfológicas y genéticas significativas. Dado que esta investigación se enfoca en la diversidad y distribución de Phengodidae en Panamá y el Neotrópico, la subfamilia Cydistinae no será considerada en el presente estudio. Aunque morfológicamente diversos, la mayoría de los Phengodidae machos adultos pueden identificarse por su tegumento débilmente esclerotizado, antenas generalmente con 12 antenómeros, con antenómero III corto y ramas dobles en los antenómeros IV-XI (excepto en Penicillophorinae, que tienen antenas moniliformes, serradas o uniflabeladas), élitros acortados y ocho segmentos abdominales visibles separados por membranas. El carácter más distintivo de los Phengodidae machos adultos es el largo flagelo que se extiende desde el lóbulo medio del edeago. Sin embargo, este carácter no se ha encontrado en Cydistinae asiáticos, cuyos representantes tienen el lóbulo medio dividido en largos lóbulos dorsal y ventral (Kundrata et al., 2019).

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN

La familia está compuesta por ~300 especies descritas y 43 géneros. Los géneros más diversos son: *Phengodes* Illiger, 1807 y *Cenophengus* LeConte, 1881 con 30 especies cada

uno, *Mastinocerus* Solier, 1849 con 24, *Pseudophengodes* Pic, 1930 con 23 especies, y *Stenophrixothrix* Wittmer, 1963 con 19 especies; siendo *Phengodes* el género con la distribución más amplia, registrándose en 12 países, desde Canadá hasta la parte norte de Sudamérica (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014; Ferreira et al., 2024).

Los Cydistinae asiáticos incluyen dos géneros y siete especies. La subfamilia Phengodinae contiene cuatro géneros y 61 especies distribuidas en las regiones Neártica y Neotropical, desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina. Cenophenginae se establece un solo género, *Cenophengus*, con 30 especies descritas y distribuidas desde el sur de los EE. UU. hasta Costa Rica, con el mayor número de especies reportadas en México. Mastinocerinae contiene 30 géneros y 233 especies descritas distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el centro de Chile y Argentina, con la mayor diversidad de especies en Brasil y México. Penicillophorinae contiene cinco géneros y seis especies descritas de México, Guatemala, República Dominicana y Colombia.

Los países con mayor número de especies de Phengodidae son México (54 spp), Brasil (61 spp), Venezuela (32 spp), Ecuador (29 spp), Costa Rica y Panamá (15 spp); y por mencionar un país que tiene pocas especies registradas, siendo parte de América, lo más probable debido a pocos estudios realizados, Belice con (4 spp) (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014; Zaragoza-Caballero y Zurita-García, 2015; Vega-Badillo y Zaragoza, 2019; Merkel, 2020; Ferreira et al., 2024).

FILOGENIA

Son pocos los estudios filogenéticos en Phengodidae y la mayoría discordantes (Ferreira et al. 2024). En su momento, para Beutel (1995) Lampyridae y Phengodidae, resultaban ser familias hermanas. Bocakova et al. (2007) después de examinar la filogenia

de los mismos grupos mediante análisis molecular de cuatro genes concluyó que Lampyridae no es un grupo basal ni hermano de Phengodidae. Hunt et al. (2007) utilizaron tres genes y presentaron como resultado una asociación filogenética de Phengodidae y Telegeusidae (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). Zaragoza-Caballero y Zurita-García, (2015) realizan un estudio preliminar de los fengódidos y sugieren una relación cercana entre Telegeusidae y la subfamilia Penicillophorinae (Phengodidae). Ferreira et al. (2024), utilizan el enfoque de enriquecimiento híbrido anclado para realizar el primer análisis filogenómico de Phengodidae (≤ 358 loci y 39 taxones) para evaluar la clasificación a nivel superior. Los autores anteriores recuperan a Phengodidae como grupo hermano de Rhagophthalmidae, y Cydistinae del Viejo Mundo como hermana de todos los Phengodidae del Nuevo Mundo. A diferencia de las hipótesis anteriores, tanto Phengodinae como Mastinocerinae fueron recuperados como monofiléticos. También, descubren que *Cenophengus* (Cenophenginae) es hermana de Mastinocerinae, en contraste con algunas hipótesis previas que la ubican como hermana de todos los Phengodidae del Nuevo Mundo.

Cydistinae, anteriormente fueron clasificados por algunos autores cerca de los géneros actualmente en Rhagophthalmidae. Los Rhagophthalmidae también se distribuyen en Asia, pero más al este sin superposición de distribución. Los resultados de Ferreira *et al.* (2024) rechazan una relación de grupo hermano entre Cydistinae y Rhagophthalmidae.

Estudios previos basados en la morfología han recuperado a Phengodinae en varias posiciones filogenéticas, es decir, anidada dentro de Mastinocerinae, siendo no monofilética con respecto a Mastinocerinae, o siendo monofilética y hermana de Mastinocerinae (incluyendo Penicillophorinae) (Quintino, 2017; Zaragoza-Caballero y Zurita-García, 2015; Roza, 2022; Kunderata et al., 2019). Ferreira *et al.* (2024) muestran recientemente a Phengodidae como monofilética y generalmente hermana de *Cenophengus* + Mastinocerinae. Todos los análisis mostraron que Phengodinae es monofilético, con

Microphengodes Wittmer, 1976 hermano de *Zarhipis* + *Phengodes*. La estrecha relación entre *Zarhipis* y *Phengodes* también fue recuperada previamente por análisis anteriores, sCF proporcionó mayor apoyo para la monofilia de Phengodinae, con un apoyo de moderado a fuerte.

En Cenophenginae, *Cenophengus* se clasificó anteriormente en Mastinocerinae, pero los análisis basados en la morfología y los análisis de ML basados en datos de Sanger sugirieron que este género era el grupo hermano de todos los demás Phengodidae del Nuevo Mundo y, por lo tanto, no un miembro de Mastinocerinae. Aunque hay algunos caracteres plesiomórficos compartidos por *Cenophengus* y Cydistinae, ningún análisis filogenético ha recuperado una relación de taxón hermano entre ellos. En el estudio realizado por Ferreira *et al.* (2024), se demostró que *Cenophengus* es hermano de Mastinocerinae. Se establece un rango de subfamilia para este género, que difiere morfológicamente de todos los demás Phengodidae del Nuevo Mundo.

Mastinocerinae tiene el linaje taxonómicamente más problemático de Phengodidae, este grupo se caracteriza por mucha variabilidad morfológica. Por lo tanto, no es sorprendente que su monofilia haya sido cuestionada repetidamente. Antes basado en análisis morfológicos, Mastinocerinae era considerado como no monofilético porque incluía algunos Phengodinae (es decir, *Microphengodes* + *Pseudophengodes* Pic, 1930). No obstante, las topologías encontradas en el estudio de Ferreira *et al.* (2024) mostraron un fuerte respaldo a la idea de un Mastinocerinae monofilético. Aunque los Mastinocerinae recientemente circunscritos (es decir, sin *Cenophengus*) se recuperaron consistentemente como monofiléticos, sus relaciones internas se resolvieron débilmente. Debido a la enorme plasticidad morfológica de Mastinocerinae, es extremadamente difícil caracterizarlos morfológicamente como un grupo.

Penicillophorinae es un grupo morfológicamente diverso, sin embargo, el grupo puede distinguirse fácilmente de todas las demás subfamilias de Phengodidae por las antenas moniliformes a aserradas sin ramas. Antes considerado como monofilético, pero fuera de Phengodidae, en una relación cercana con Telegeusinae, que actualmente se encuentra en Omethidae, es decir, uno de los grupos más basales en Elateroidea. Penicillophorinae está anidado dentro de Mastinocerinae basándose en evidencia morfológica. De hecho, como se define actualmente, estos grupos difieren diagnósticamente sólo por las antenas no ramificadas de los penicillophorinos, por lo tanto, la hipótesis de que los penicillophorinos están dentro de Mastinocerinae es plausible (Ferreira *et al.*, 2024).

MONOFILIA DE PHENGODIDAE

La topología preferida es el estudio realizado por Ferreira *et al.* (2024) mostró que los Phengodidae actualmente definidos (es decir, incluyendo Cydistinae) son monofiléticos con un sólido respaldo cladístico. Los autores concluyen que Cydistinae es hermana de los Phengodidae restantes, y Phengodinae era hermana de Cenophenginae + Mastinocerinae.

ENDEMISMO EN PANAMÁ

Se conoce el endemismo como especies que se limitan a una sola región y no se encuentran en otros lugares. Las cinco especies registradas solo para Panamá son: *Pseudomastinocerus chiriquensis* Wittmer 1963, *Pseudomastinocerus panamensis* Wittmer 1976, *Stenophrixothrix chiriquensis* Wittmer 1988, *Stenophrixothrix montanus*

Wittmer, 1976 y *Stenophrixothrix panamensis* Wittmer, 1988. Aunque estas son especies con registros únicos para Panamá, podemos asumir un endemismo en ellas, pero tomando en cuenta que también se debe a que hay pocos estudios sobre la familia Phengodidae y posteriormente puede haber nuevos registros de esas especies en otros países. Un claro ejemplo sería *Taximastinocerus parallelus* Wittmer, 1976, anteriormente solo registrada en Panamá, y años después, Merkel (2020) agregó un nuevo registro para Brasil.

La provincia de Chiriquí, en Panamá, presenta una notable diversidad altitudinal que influye en la distribución de sus ecosistemas y, potencialmente, en el endemismo de su fauna. Por ejemplo, *Stenophrixothrix montanus* fue encontrada en el Volcán Barú (3,475 msnm), el punto más alto del país, alberga una variedad de microclimas que van desde bosques nubosos hasta páramos de alta montaña (Holdridge, 1967; Janzen, 1967), creando condiciones únicas para la especiación (Gentry, 1982). *Pseudomastinocerus panamensis* fue encontrada en Bugaba, aunque el endemismo en Bugaba podría no ser tan extremo como en las cimas aisladas de volcanes, las condiciones ambientales particulares y el aislamiento relativo debido al gradiente altitudinal y las preferencias de hábitat pueden actuar como fuerzas impulsoras para la especiación y el endemismo de especies adaptadas a los bosques montanos y nubosos de la región. La clasificación de zonas de vida de Tosi (1971) ayuda a entender cómo las condiciones climáticas (temperatura y precipitación, influenciadas por la altitud) definen diferentes tipos de bosques. Si las condiciones que definen la zona de vida de Bugaba son relativamente únicas o tienen una distribución limitada en Panamá, las especies adaptadas a esa zona tienen una mayor probabilidad de ser endémicas de esa región o de áreas con condiciones similares. *Stenophrixothrix panamensis* fue encontrada en Cerro Pelota, comparte con el Volcán Barú la influencia de la altitud y la pertenencia a la misma cordillera, lo que puede resultar en tipos de hábitats similares en ciertos rangos altitudinales. El trabajo de Gentry (1982) sobre la diversidad

florística Neotropical destaca el papel de la orogenia andina y las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en la configuración de los patrones de distribución y endemismo en la región. Si bien su estudio se centra principalmente en la flora, los principios generales son aplicables a otros grupos taxonómicos. En el caso de Cerro Pelota, su proximidad a la Cordillera de Talamanca, resultado de la orogenia andina, lo expone a una compleja interacción de factores geológicos y climáticos que podrían haber promovido el aislamiento y la diferenciación de poblaciones. Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, con periodos de expansión y contracción de los bosques, podrían haber actuado como un filtro selectivo, favoreciendo la persistencia de linajes adaptados a las condiciones específicas de Cerro Pelota y sus alrededores, contribuyendo así a un posible endemismo local. Estas diferencias altitudinales y microclimáticas entre regiones podrían actuar como factores limitantes geográficos y ecológicos, favoreciendo el desarrollo de endemismos en grupos como Phengodidae.

ANTECEDENTES DE ESTUDIOS SOBRE FENGÓDIDOS EN PANAMÁ

Entre los antecedentes sobre los Phengodidae de Panamá está el trabajo de Gorham (1881) publicado en una obra mayor compilada por Salvin y Godman, *Biologia Centrali Americana*, donde contribuyó al conocimiento de los escarabajos en América Central, incluyendo seis especies nuevas de Phengodidae. Por su parte Pic (1925), en su serie de artículos titulada “*Malacodermes exotiques*” describe varias especies de escarabajos Malacodermes (un grupo que incluye familias como Lycidae y Lampyridae), con un enfoque en especies exóticas, es decir, aquellas que no son nativas de Europa y describió una especie para Panamá. Posteriormente Pic (1938) describe otra especie nueva para Panamá., mientras que Wittmer (1963, 1976) proporciona registros valiosos sobre la

distribución y diversidad de Phengodidae en la región Neotropical, incluyendo Panamá con una especie nueva descrita en Chiriquí, así como una revisión y actualización del conocimiento taxonómico de la familia Phengodidae, incluyendo descripciones detalladas de cuatro nuevas especies para Panamá. Wittmer (1988) describe dos nuevas especies para Panamá y Costa *et al.* (2003) hicieron una lista de especies de Phengodidae en México y proporciona un contexto valioso sobre la diversidad y distribución de la familia en América Latina, incluyendo referencias a especies que pueden estar presentes en Panamá.

HIPÓTESIS

Ho: La diversidad de géneros de Phengodidae presentes en Panamá, mediante la revisión de la colección del Museo de Invertebrados de la Universidad de Panamá, se espera que sean solo las 15 especies registradas para Panamá.

H1: La diversidad de géneros de Phengodidae presentes en Panamá, mediante la revisión de la colección del Museo de Invertebrados de la Universidad de Panamá, se espera que sea mayor a las 15 especies registradas en Panamá.

JUSTIFICACIÓN

Los resultados del presente estudio brindarán nuevos datos acerca de la diversidad de escarabajos Phengodidae (Coleoptera: Phengodidae) de la República de Panamá; incluyendo aspectos ecológicos y distribucionales de las especies e inclusive algunas de las mismas podrían representar nuevos registros y géneros nuevos para el país.

Es importante realizar el estudio sobre diversidad y distribución de Phengodidae de Panamá debido a que la información es escasa y desactualizada. Lo anterior se sustenta en que sólo existen registros previos para las provincias de Chiriquí (11 especies), Panamá Oeste (2 especies) y Colón (1 especie). Esto es esencial para evaluar cualquier cambio futuro sobre su diversidad y distribución en Panamá.

El desarrollo de esta investigación permitirá crear una colección de especímenes más grande y detallada que servirá para futuras investigaciones taxonómicas. Por consiguiente, se justifica plenamente la realización de un inventario taxonómico y el estudio de la biodiversidad, distribución y ecología de Phengodidae. Esta información será fundamental para la toma de decisiones en cuanto al manejo y conservación de esta familia en Panamá.

OBJETIVO GENERAL

- Mejorar el conocimiento taxonómico de Phengodidae en Panamá.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Proporcionar mapas de distribución de las especies de Phengodidae reportadas para Panamá.
- Presentar un listado taxonómico de Phengodidae presentes en Panamá, incluyendo los datos de recolectas.
- Comparar la diversidad de Phengodidae presentes en Panamá con la de algunos países neotropicales.
- Confeccionar una clave a nivel genérico de los géneros de Phengodidae presentes en la República de Panamá.

METODOLOGÍA

Los especímenes examinados en el presente estudio provienen de la colección entomológica del Museo de Invertebrados G. B. Fairchild de la Universidad de Panamá (MIUP). Los especímenes fueron examinados utilizando un estereomicroscopio Leica M165 C para la identificación y documentación de caracteres morfológicos. Se registraron los datos de etiqueta asociados a cada espécimen, incluyendo localidad, fecha de colecta (si estaba disponible) y colector. Adicionalmente, se procesaron las muestras de Phengodidae recolectadas con trampas Malaise de las provincias de Darién, Colón, Panamá (Las Cumbres e Isla Barro Colorado) y Coclé. Las fotografías de los especímenes fueron tomadas con una cámara fotográfica Olympus Tough F2.0 con apilamiento de enfoque para conseguir una mayor profundidad de campo.

Una vez culminada la revisión bibliográfica y el estudio del material recolectado, se procedió a la confección del listado sinóptico de Phengodidae para la República de Panamá. El mismo consiste en la organización alfabética desde las categorías más abarcadoras a la más específica. Primero se organizaron las subfamilias en orden alfabético, luego dentro de esta clasificación cada género y especie fueron ordenados alfabéticamente; seguido al nombre de la especie se registró el nombre de la autoridad y año de descripción. Aquellos especímenes que no pudieron ser asignados a especies previamente descritas fueron designados como Género sp. seguido de un número para distinguirlos morfológicamente (e.g., *Ptorthodius* sp. 1). Las especies probablemente nuevas presentarán el sufijo “n.sp.” y las especies con especímenes con una identificación no segura, se les colocará un signo de interrogación “?” antecediendo al nombre de la autoridad.

La actualización de datos taxonómicos se realizó por consultas de literatura especializada de fuentes bibliográficas de la web y del libro “Sinopsis de la familia Phengodidae” por Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández (2014). Se utilizó el programa Microsoft Office Excel 2019 para crear una base de datos y registrar las especies que se encuentren, identificándose como mínimo hasta género, colector, lugar de colecta, además de registrar los países en que se encuentren distribuidas.

Para elaborar los mapas de distribución de las especies presentes en Panamá, por cada ejemplar se registraron las coordenadas geográficas de los sitios de colecta referidos en sus respectivas etiquetas, en el caso de encontrar ejemplares o registros que no cuenten con información geográfica precisa, se estableció una ubicación aproximada con ayuda de Google Maps. Para confeccionar los mapas de distribución se utilizó un dibujo del mapa de Panamá en blanco extraído de Google Imágenes, señalando con puntos de un color distinto para cada morfoespecie con ayuda de Canva.

Para explorar las posibles relaciones filogenéticas entre los géneros de Phengodidae presentes en la colección y un género basal seleccionado, se realizó un análisis cladístico preliminar utilizando el programa WinClada (versión 1.00.08) (Nixon, 1999). Se codificaron caracteres morfológicos discretos (presencia/ausencia o estados de carácter) para el género basal y los demás géneros representados en la colección. La matriz de datos resultante se analizó para generar cladogramas que representarán las posibles relaciones evolutivas basadas en la distribución de estos caracteres. Los cladogramas obtenidos son preliminares y buscan ofrecer una perspectiva inicial sobre la filogenia de los géneros estudiados. La clave taxonómica para la familia Phengodidae se realizó según los caracteres mencionados en Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández (2014).

CAPÍTULO II

RESULTADOS

En este trabajo se examinaron 86 especímenes, 10 géneros y 16 especies o morfoespecies recolectadas en localidades diferentes de Panamá.

Clave de subfamilias para Phengodidae de Panamá

- 1 Palpos maxilares largos y angostos, último palpómero con forma de gota, similar en longitud y ancho que el anterior; palpos labiales con tres palpómeros; tentorio con una fosita y gula con una sutura **Phengodinae**
- 1' Palpos maxilares cortos, último palpómero con forma triangular más largo y ancho que el anterior; palpos labiales con 1-3 palpómeros; tentorio con una o dos fositas y gula con una o dos suturas.....**Mastinocerinae**

Clave de Géneros para la subfamilia Mastinocerinae de Panamá

[Modificado y adaptado de Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández (2014) y Merkel (2020)]

- 1 Antenas con 11 antenómeros2
- 1' Antenas con 12 antenómeros 3
- 2 Distancia interantenal igual o menor que la longitud del escapo, antenómeros IV-X con ramificaciones cilíndricas, alargadas hacia los lados, tarsómeros simples, sin peines ventrales *Steneuryopa* Wittmer
- 2' Distancia interantenal mayor que la longitud del escapo, antenómeros IV-X con ramificaciones lanceoladas hacia los lados; mandíbulas simples; primer tarsómero del pro y mesotarso con un peine ventral completo *Euryopa* Gorham

3 Tarsos desprovistos de peine ventral o sólo el primer tarsómero de la propata con peine ventral.....	4
3' Primer y segundo tarsómero de la propata y primer tarsómero de la mesopata con peine ventral.....	5
4 Frente estrecha; distancia interantenal menor que la longitud del primer antenómero; tarsómeros sin peine ventral.....	<i>Stenophrixothryx</i> Wittner
4' Frente ancha; distancia interantenal mayor que la longitud del primer antenómero; peine tan largo como el tarsómero donde se ubica el peine.....	<i>Taximastinocerus</i> Wittmer
5 Mandíbulas con dientes	<i>Pseudomastinocerus</i> Wittmer
5' Mandíbulas sin dientes	6
6 Borde posterior del pronoto casi recto o bien, ondulado, entero pero nunca discontinuo.....	7
6' Borde posterior del pronoto discontinuo	<i>Phrixothrix</i> Wittmer
7 Antenómeros IV-XI ramificado hacia los lados	<i>Ptorthodius</i> Gorham
7' Antenómeros IV-X ramificados hacia los lados, XI engrosado y sin ramificaciones	<i>Eurymastinocerus</i> Wittmer

Clave de géneros para la subfamilia Phengodinae de Panamá

[Modificada de Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández (2014)]

1 Tubérculos antenales separados, posteriormente atravesados por un surco profundo; abdomen sin órganos luminosos.....	<i>Phengodes (Phengodella)</i> Wittmer
1' Tubérculos antenales prominentes, cercanas entre sí; surco transversal apenas visible; abdomen con o sin órganos luminosos	2
2 Órgano luminoso presente en los ventritos VI-VIII; especies de 8 a 18 mm	<i>Pseudophengodes</i> Pic
2' Órgano luminoso ausente; especies de 4 a 7 mm.....	<i>Microphengodes</i> Wittmer

LISTADO SINÓPTICO DE GÉNEROS DE PHENGODIDAE EN PANAMÁ

Mastinocerinae

Eurymastinocerus Wittmer, 1976

Phrixothrix Oliver, 1909

Pseudomastinocerus Wittmer, 1963

Ptorthodius Wittmer, 1976

Steneuryopa Wittmer, 1986

Stenophrixothrix Wittmer, 1963

Taximastinocerus Wittmer, 1963

Phengodinae

Microphengodes Wittmer, 1976

Phengodes (*Phengodella*) Wittmer, 1975

Pseudophengodes Pic, 1930

LISTADO SINÓPTICO DE ESPECIES DE PHENGODIDAE

PRESENTEN EN PANAMÁ

MASTINOCERINAE

Eurymastinocerus Wittmer, 1976

Eurymastinocerus niger (Gorham, 1881)

Phrixothrix Oliver, 1909

Phrixothrix sp. 1

Phrixothrix sp. 2

Pseudomastinocerus, Wittmer 1963

Pseudomastinocerus chiriquensis Wittmer, 1963

Pseudomastinocerus laticeps Pic, 1937

Pseudomastinocerus panamensis Wittmer, 1976

Ptorthodius Wittmer, 1976

Ptorthodius mandibularis Gorham, 1881

Steneuryopa Wittmer, 1986

Steneuryopa minuta Wittmer, 1986

Stenophrixothrix Wittmer, 1963

Stenophrixothrix chiriquensis Wittmer, 1988

Stenophrixothrix fuscus (Gorham, 1881)

Stenophrixothrix longipes Wittmer, 1976

Stenophrixothrix montanus Wittmer, 1976

Stenophrixothrix panamensis Wittmer, 1988

Taximastinocerus Wittmer, 1963

Taximastinocerus brunneus (Gorham, 1881)

Taximastinocerus cephalotes (Pic, 1938)

Taximastinocerus parallelus Wittmer, 1976

Taximastinocerus sp. 1

PHENGODINAE

Microphengodes Wittmer, 1976

Microphengodes howdeni Wittmer, 1976

Phengodes (Phengodella) Wittmer, 1975

Phengodes (Phengodella) atricolor Pic, 1937

Phengodes (Phengodella) bimaculata Gorham, 1881

Phengodes (Phengodella) insulcata Pic, 1925

Pseudophengodes Pic, 1930

Pseudophengodes fernandezi Wittmer, 1976

Pseudophengodes sp. 1

ESPECIES DE PHENGODIDAE PRESENTES EN PANAMÁ

MASTINOCERINAE

Eurymastinocerus Wittmer, 1976

Comentarios: Se registran 5 especies de México a Ecuador.

Eurymastinocerus niger (Gorham, 1881)

(Figura 5)

Euryopa nigra Gorh., 1881, Biol. Centr. Am. Col. 3:109; Wittmer (1976: 492), combinación.

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Colón, Represa Madden, 29 abr- 1 may 1995, R. Cambra [1].

Comentarios: Esta especie se caracteriza por su cuerpo color negruzco, cabeza color pardo claro con manchas negras alrededor de los ojos.

Distribución conocida: México, Guatemala, Honduras, Panamá (Chiriquí: Volcán Barú).

Phrixothrix Olivier, 1909

Comentarios: Género de América del Sur. Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández (2014) reconocen 17 especies de Venezuela, Guyana, Brasil, Bolivia, Paraguay, Argentina. Este género se caracteriza por el borde posterior del pronoto discontinuo. El género ha sido erróneamente mencionado para Costa Rica (ver Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2014: 105), probablemente porque Wittmer (1992) describe la especie *P. vivianii*, en el municipio de Costa Rica en Mato Grosso, Brasil.

***Phrixothrix* sp. 1**

(Figura 6)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 8 ago - 1 oct 2002, R. Cambra y A. Santos [3].

Comentarios: Esta morfoespecie se caracteriza por no tener el margen basal del pronoto recto, sino interrumpido. Presenta una coloración pardo claro, mandíbulas en forma de hoz, y una cabeza negruzca con una depresión más o menos pronunciada entre las antenas. Los élitros son notablemente más largos que la mitad del cuerpo.

***Phrixothrix* sp. 2**

(Figura 7)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Coclé, 21-27 mar 2017, A. Santos [1].

Comentarios: Esta morfoespecie no tiene el margen basal del pronoto recto, sino interrumpido, más ancho que largo, y clípeo con muesca profunda. El espécimen se asemeja a *Phrixothrix clypeatus*, especie de distribución netamente suramericana (Brasil) (Wittmer, 1992).

***Pseudomastinocerus* Wittmer, 1963**

Comentarios: Según Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández 2014 este género está representado por 7 especies desde Costa Rica hasta Ecuador; y se caracteriza por tener mandíbula dentada.

***Pseudomastinocerus chiriquensis* Wittmer, 1963**

(Figura 8)

Material examinado: PANAMÁ: Prov: Chiriquí, Volcán, 3 Julio 2017, A. Santos [1].

Comentarios: Esta especie se distingue por su coloración marrón oscuro en la cabeza, pronoto y élitros

Distribución conocida: Chiriquí (Volcán).

***Pseudomastinocerus laticeps* (Pic,1937)**

(Figura 9)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Chiriquí, Volcán, 3 Julio 2017, A. Santos [1].

Comentarios: Esta especie se distingue por su coloración marrón leonado, cabeza y pronoto brillante, espaciadamente punteado.

Distribución conocida: Costa Rica. Primer registro para Panamá.

***Pseudomastinocerus panamensis* Wittmer, 1976**

Comentarios: No se examinaron especímenes. Wittmer (1976: 502) registra esta especie para Panamá: Chiriquí (Bugaba).

***Ptorthodius* Wittmer, 1976**

Comentarios: Se registran 4 especies desde Panamá hasta Brasil. Características principales: tarsómero con peines ventrales y uñas dentadas.

Ptorthodius mandibularis Gorham, 1881

(Figura 10)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 8 ago - 1 oct 2002, R. Cambra y A. Santos [31]; PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 21 marzo- 4 abril 2000, R. Cambra, A. Santos y Bermudez [1].

Comentarios: Los segmentos apicales del abdomen son alargados y acuminados, no se ajustan estrechamente entre sí, sino que están más o menos abiertos, cruzados o superpuestos.

Distribución conocida: Desde Panamá hasta Venezuela. Registrada previamente para Panamá: Volcán de Chiriquí (Gorham, 1881: 107).

Stenuryopa Wittmer, 1986

Comentarios: Género monotípico, previamente conocido para Costa Rica (San Vito, Puntarenas).

Stenuryopa minuta Wittmer, 1986

(Figura 11)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Bocas del Toro, Cerro Fábrega, 19-22 ago 2006, R. Miranda [1].

Comentarios: Esta especie se distingue por la base del pronoto recta y 11 antenómeros.

Distribución conocida: Costa Rica. Primer registro para Panamá.

Stenophrixothrix Wittmer, 1963

Comentarios: Se registran 19 especies desde Estados Unidos hasta Uruguay.

***Stenophrixothrix chiriquensis* Wittmer, 1988**

Comentarios: No se examinaron especímenes. Wittmer (1988: 395) registra esta especie para Panamá: Chiriquí, 4 km N. Santa Clara.

***Stenophrixothrix fuscus* (Gorham, 1881)**

(Figura 12)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Panamá, Las Cumbres, 27 sep 2017, A. Jácome [1], PANAMÁ: Prov. Colón, Isla Barro Colorado, 29 sep- 6 oct 2004, D. Windsor [1]; PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 8 ago - 1 oct 2002, R. Cambra y A. Santos [15]; PANAMÁ: Prov. Darién, PND: C. De Mono, 6-28 feb 1993, R. Cambra y J. Coronado [1].

Comentarios: Esta especie se caracteriza por tener una cabeza negruzca brillante, antenas pardo pálido, los ángulos torácicos anteriores muy deprimidos, élitros más largos que la mitad del cuerpo, pero sin cubrir las amplias alas, que alcanzan más allá del ápice del abdomen.

Distribución conocida: Estados Unidos hasta Panamá. Registrada previamente para Cerro Campana, Panamá (Wittmer, 1976: 513).

***Stenophrixothrix longipes* Wittmer, 1976**

(Figura 13)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Chiriquí, Volcán, 3 Julio 2017, A. Santos [2].

Comentarios: Esta especie se distingue por la coloración del pronoto algo más claro que la cabeza, especialmente hacia la base, y allí en el medio del margen basal algo amarillento.

Distribución conocida: Colombia, Departamento Cauca (Wittmer, 1976: 518). Primer registro para Panamá.

***Stenophrixothrix montanus* Wittmer, 1976**

Comentarios: No se examinaron especímenes. Wittmer (1976: 515) registra esta especie para Panamá: Chiriquí, Volcán Barú, 2438.4m.

***Stenophrixothrix panamensis* Wittmer 1988**

Comentarios: No se examinaron especímenes. Wittmer (1988: 392) registra esta especie para Panamá: Chiriquí, Cerro Pelota, 1500m; Finca Hartmann.

***Taximastinocerus* Wittmer, 1963**

Comentarios: Este género está integrado por 16 especies, distribuidas desde México hasta Brasil.

***Taximastinocerus brunneus* (Gorham, 1881)**

Comentarios: No se examinaron especímenes. Wittmer (1976: 496) registra esta especie para Costa Rica (Las Mercedes) y Panamá (sin otros datos de recolecta).

***Taximastinocerus cephalotes* (Pic, 1938)**

Comentarios: No se examinaron especímenes. Wittmer (1976: 496) registra esta especie de Colombia y Panamá, Chiriquí, Volcán de Chiriquí. Wittmer (1976: 456) indica que el espécimen mencionado por Gorham (1881: 312) de Panamá, Volcán de Chiriquí, no es *Euryopa singularis* Gorham, 1881 sino que es *Taximastinocerus cephalotes* (Pic).

***Taximastinocerus parallelus* Wittmer, 1976**

Comentarios: No se examinaron especímenes de *T. parallelus*, especie cuyo holotipo es de Panamá: Colón, Portobelo (Wittmer, 1976: 496).

***Taximastinocerus* sp.1**

(Figura 14)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 8 ago - 1 oct 2002, R. Cambra y A. Santos [4].

Comentarios: Esta especie se distingue por tener una coloración casi enteramente pardo-pálido uniforme (cabeza, pronoto, y élitros).

PHENGODINAE

***Microphengodes* Wittmer 1976**

Comentarios: Se han registrado dos especies distribuidas en Panamá, Colombia y Ecuador. Este género tiene cabeza con elevaciones más o menos prominentes sobre las bases de las antenas, prominencias entre los escapos fuertemente desarrolladas cercanas entre sí, , último palpómero en forma de gota y esternitos sin manchas luminosas.

***Microphengodes howdeni* Wittmer 1976**

(Figura 15)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Darién, Parque Nacional Darién, Pirre, Estación Rancho Frío, 580 msnm, 21 mar- 4 abr 2000 (malaise), col. Cambra, Santos, Bermúdez [1].

Comentarios: Este ejemplar presenta características específicas de la especie, como color uniformemente negro, se observa una tendencia al aclaramiento de la base del pronoto y de la frente, antenas largas, cuando están dirigidas hacia atrás, casi alcanzan el ápice del abdomen, su longitud alrededor de 4 mm.

Distribución conocida: Colombia y Panamá (Cerro Campana) (Wittmer, 1976: 442).

Phengodes (Phengodella) Wittmer, 1975

Comentarios: Este género tiene cabeza con elevaciones más o menos prominentes sobre las bases de las antenas, prominencias entre los escapos separadas, y galea prominente ancha y ápice con pelos largos y abundantes. Se distribuye desde el Sur de Estados Unidos hasta Bolivia.

***Phengodes (Phengodella) atricolor* Pic, 1937**

(Figura 16)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Coclé, P.N. Omar Torrijos, 21-27 mar 2017, A. Santos [1]; PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 8 ago - 1 oct 2002, R. Cambra, A. Santos [3]; PANAMÁ: Prov. Darién, PND: C. De Mono, 6-28 feb 1993, R. Cambra, J. Coronado [1].

Comentarios: La especie se reconoce por su coloración predominantemente negra y los 2 a 3 últimos segmentos abdominales amarillos.

Distribución conocida: Costa Rica (Turrialba, 900m). Primer registro para Panamá.

***Phengodes (Phengodella) bimaculata* Gorham, 1881**

(Figura 17)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Panamá, Las Cumbres, 4 oct 2017, A. Jácome [1]; PANAMÁ: Prov. Panamá, Las Cumbres, 4 sep 1986, D. Emmen [1]; PANAMÁ: Barro Colorado, 21-28 dic 2005, Windsor [1].

Comentarios: Se identifica por una mancha de coloración oscura en cada élitro.

Distribución conocida: Nicaragua, Costa Rica y Panamá (Bugaba y Volcán Barú) (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014).

***Phengodes (Phengodella) insulcata* Pic, 1925**

(Figura 18)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Darién, PND: C. De Mono, 6-28 feb 1993, R. Cambra y J. Coronado [3]; PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 8 ago - 1 oct 2002, R. Cambra y A. Santos [8], PANAMÁ: Prov. Chiriquí, Parque La Amistad, 30 oct - 5 nov 1994, A. Rodríguez [1].

Comentarios: Su característica principal es un clipeo escotado, primeros dos antenómeros amarillentos, coloración del cuerpo muy variable, completamente negruzco hasta completamente amarillo con excepción de los ápices de los élitros (negruzcos).

Distribución conocida: México hasta Venezuela. Registrada previamente para Panamá en Santa Clara (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014).

***Pseudophengodes* Pic, 1930**

Comentarios: Este género se identifica por la presencia de manchas luminosas en el penúltimo, a veces antepenúltimo esternito. Se distribuye desde Costa Rica hasta Chile.

***Pseudophengodes fernandesi* Wittmer 1976**

(Figura 19)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Darién, PND: R. Frío, 21 mar - 4 abr 2000, R. Cambra, A. Santos y Bermudez [1].

Comentarios: Esta especie presenta un pronoto amarillento y clípeo fuertemente proyectado con su margen apical no emarginado o ligeramente emarginado medialmente.

Distribución conocida: Venezuela y Trinidad. Primer registro del género para Panamá. De confirmarse la identificación, sería el primer registro de esta especie para Panamá.

***Pseudophengodes* sp. 1**

(Figura 20)

Material examinado: PANAMÁ: Prov. Coclé, Parque Nacional Omar Torrijos, 21-27 mar 2017, A. Santos [1].

Comentarios: Al revisar la literatura, las características morfológicas del ejemplar no concuerdan con ninguna de las especies registradas para el género. Este ejemplar presenta la cabeza negruzca y el pronoto pardo pálido, con una longitud de 10-11 mm, clípeo ligeramente emarginado, órgano luminoso en el penúltimo esternito.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Para probar las relaciones filogenéticas de los 10 géneros de fengódidos presentes en Panamá, seleccionamos a un espécimen sin identificar completamente dentro de la colección como grupo externo, identificándolo al principio como el género *Penicillophorus*, y luego de otra revisión surgió la posibilidad de tratarse de otra familia,

la cual es basal a la familia Phengodidae, llamada Telegeusidae. Se utilizaron para el análisis los siguientes quince caracteres de la morfología externa:

Carácter 0 Número de antenómeros: Diez (0), Once (1), Doce (2).

Carácter 1 Pilosidad de la galea: Pilosa (0), Poco pilosa (1).

Carácter 2 Número de fositas tentoriales: Una (0), Dos (1).

Carácter 3 Mandíbula: Simple (0), Con dientes (1).

Carácter 4 Largo de los palpos: Cortos (0), Largos (1).

Carácter 5 Tipo de uñas: Simples (0), Dentadas (1).

Carácter 6 Peines: Tarsómeros con peines (0), Tarsómeros simples (1).

Carácter 7 Posición: de los peines: Apical (0), Tan largo como el tarsomero (1), Ocupa la mitad del tarsomero (2).

Carácter 8 Tamaño de los élitros: Cortos (0), Largos (1), Medianos (2).

Carácter 9 Cabeza vista dorsal: Sin elevaciones (0), Con elevaciones (1).

Carácter 10 Distancia interantenal: Media (0), Cercana (1), amplia (2).

Carácter 11 Manchas luminosas: Ausentes (0), Presentes (1).

Carácter 12 Diámetro de los ojos: Reducidos (0), Grandes (1), Diámetro variable (2).

Carácter 13 Tipo de antenas: Moniliformes (0), Ramificadas (1).

Carácter 14 Setas: Con setas laterales (0), sin setas laterales (1).

GÉNEROS	CARACTERES														
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Penicillophorus</i> o <i>Telegeusidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phengodes</i> (<i>Phengodella</i>)	2	0	0	0	1	0	1	-	0	1	2	0	1	1	1
<i>Microphengodes</i>	2	0	0	0	1	0	1	-	0	1	2	0	0	1	1
<i>Pseudophengodes</i>	2	0	0	0	1	0	1	-	0	1	2	1	1	1	1
<i>Phrixothrix</i>	2	-	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1
<i>Pseudomastinocerus</i>	2	-	1	1	0	0	0	1	2	0	2	0	1	1	1
<i>Eurymastinocerus</i>	2	-	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	1
<i>Ptorthodius</i>	2	-	1	0	0	0	0	1	2	0	2	0	1	1	1
<i>Taximastinocerus</i>	2	-	1	0	0	1	0	1	2	0	2	0	2	1	1
<i>Steneuryopa</i>	1	-	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	1	1	1
<i>Stenophrixothrix</i>	2	-	1	0	0	1	0	-	2	0	2	0	2	1	1

CAPÍTULO III

DISCUSIÓN

El último trabajo completo sobre la familia Phengodidae con registros de aproximadamente todas las especies en América fue realizado por Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández (2014). En ese estudio, se registraron 14 especies de Phengodidae para Panamá, distribuidas en dos subfamilias: Phengodinae y Mastinocerinae. La presente investigación representa un avance significativo en el conocimiento de la diversidad y distribución de los escarabajos de la familia Phengodidae (Coleoptera) en Panamá. A pesar de su peculiaridad ecológica como depredadores nocturnos, su rol en los ecosistemas y las características biológicas de hembras neoténicas bioluminiscentes, la información taxonómica y biogeográfica de este grupo en la región Neotropical, y particularmente en Panamá, es históricamente limitada y desactualizada.

A partir de una revisión de 86 especímenes, no solo se actualiza la lista de especies conocidas para el país, sino que también se proporciona una base sólida para futuras investigaciones. En este trabajo, se lograron documentar 10 géneros; de estos, tres son nuevos registros (*Pseudophengodes*, *Phrixothrix* y *Steneuryopa*). Se intentó identificar los especímenes hasta especie, obteniendo un resultado de 16 especies o morfoespecies en total. De las 14 especies anteriormente registradas, logramos identificar a: *Phengodes* (*Phengodella*) *bimaculata*, *Phengodes* (*Phengodella*) *insulcata*, *Eurymastinocerus niger*, *Ptorthodius mandibularis* y *Stenophrixothrix fuscus*. Además, se incluyen cinco nuevos registros de especies de los géneros: *Phengodes* (*Phengodella*), *Pseudomastinocerus*, *Steneuryopa*, *Pseudophengodes* y *Stenophrixothrix*.

La elaboración de claves taxonómicas a nivel de subfamilias y géneros es un resultado crucial de este estudio. Esta herramienta facilitará la identificación de especímenes por parte de futuros investigadores, contribuyendo a la estandarización y precisión en la clasificación de Phengodidae panameños. El género *Euryopa* fue incluido en la clave genérica, a pesar de no contar con registros previos en Panamá, dada su distribución en Centroamérica y Suramérica. Esta inclusión busca ofrecer una herramienta de identificación más completa y precisa.

La distribución de Phengodidae, según los datos de colecta, se encuentra a lo largo de todo Panamá. La Figura 1 muestra la distribución de las especies de la subfamilia Phengodinae, que se extiende desde Chiriquí hasta Darién, mientras que las figuras (2-3) ilustran la distribución de la subfamilia Mastinocerinae, que se distribuye desde Bocas del Toro y Chiriquí hasta Darién. Anteriormente, solo se encontraron fengódidos en las provincias: Chiriquí, Panamá Oeste y Colón; con este trabajo, por primera vez se registran esta familia en las provincias de Bocas del Toro, Coclé, Darién, Panamá, y la Isla Barro Colorado.

La comparación de diversidad de especies con otros países de América, Panamá contiene aproximadamente un 7.6% de diversidad de Phengodidae. Brasil es el país que lidera en la diversidad de fengódidos con un 20%, seguido de México con 17.6%. Países vecinos con biodiversidad parecida tenemos a Colombia con un 8.6%, y Costa Rica con 5%.

Inicialmente, entre los especímenes revisados, identificamos uno como *Penicillophorus* (Figura 21), asumiendo que pertenecía a la subfamilia Penicillophorinae por sus antenas moniliformes. Sin embargo, tras una segunda revisión, surgió la posibilidad de que este ejemplar sea en realidad de la familia Telegeusidae (Figura 23). Esta última es

una familia de escarabajos filogenéticamente más basal que Phengodidae, lo que sugiere una relación evolutiva más antigua.

La confirmación de las relaciones monofiléticas y de hermandad entre Phengodinae y Mastinocerinae, como se ilustra en el cladograma de subfamilias (Figura 4), refuerza las hipótesis filogenéticas previas. En un análisis a nivel de especies, la identificación de sinapomorfias (caracteres compartidos derivados) que definen a cada clado sería fundamental para sustentar estas relaciones, mientras que la presencia de homoplasias (similitudes no debidas a un ancestro común directo, como la evolución convergente o reversiones) en ciertos caracteres morfológicos podría ofrecer información valiosa sobre las presiones selectivas y la plasticidad evolutiva dentro del grupo. Como se muestra en la Figura 4, se escogió al espécimen que se mencionó anteriormente, identificado inicialmente como *Penicillophorus* y posiblemente de la familia Telegeusidae, como grupo externo (outgroup) para tener una matriz sólida, ya que comparte características más basales con los otros géneros.

CONCLUSIONES

Con este trabajo se determinó la biodiversidad de Phengodidae en Panamá, registrando un total de 10 géneros y 23 especies, de las cuales 4 corresponden a morfoespecies que requerirán futuros estudios para su identificación a nivel de especie. Entre estas, la especie más abundante dentro de la colección fue *Ptorthodius mandibularis*.

Se confeccionó la primera clave genérica de Phengodidae para Panamá, en conjunto con fotografías de todas las especies de la colección. Esta clave e imágenes serán de gran ayuda para futuros trabajos o revisiones del grupo.

Finalmente, este estudio proporciona una base fundamental para la investigación de los Phengodidae en Panamá, sentando las bases para una mejor comprensión de su taxonomía y biogeografía. Los resultados obtenidos no solo llenan vacíos de conocimiento cruciales, sino que también abren nuevas avenidas para futuras investigaciones, lo que eventualmente contribuirá a esfuerzos más efectivos de conservación de la biodiversidad en el país.

RECOMENDACIONES

A pesar de los avances logrados, esta investigación tiene ciertas limitaciones inherentes a la naturaleza de los estudios taxonómicos de grupos raros. El número de especímenes, si bien es significativo para esta familia, podría ampliarse para obtener una imagen más completa de la variabilidad morfológica y la distribución, y para robustecer los análisis filogenéticos. Se recomienda hacer futuras investigaciones con más recolectas para mayor avance del estudio de este grupo

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bocakova, M., Bocák, L., Hunt, T., Teraväinen, M., Vogler, A. P. (2007). Molecular phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera): evolution of luminescence and neoteny. *Cladistics*, 23(5): 477-496.

Branham, M. (2004). Glow-worms: Phengodidae. en: D. E. Rhodes (Ed.), *Featured Creatures*. University of Florida. Retrieved from <https://entnemdept.ufl.edu/creatures/misc/beetles/glow-worms.htm>

Costa, C., Zaragoza-Caballero, S., Cifuentes-Ruiz, P. (2003). A checklist of the Phengodidae (Coleoptera: Elateroidea) with emphasis on the known species from Mexico. *Zootaxa*, 273: 1-24.

Costa, C., Zaragoza-Caballero, S. (2010). Phengodidae Le Conte. 1861. En: *Handbook of zoology, Coleoptera, beetles morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)*, R. A. B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH & KG, Berlín y Nueva York. p. 126-135.

Ferreira, V. S., Roza, A. S., Barbosa, F. F., Vega-Badillo, V., Zaragoza-Caballero, S., Mermudes, J. R., Ivie, M. A., Hansen, A. K., Brunke, A. J., Douglas, H. B., Solodovnikov, A., Kunderata, R. (2024). Phylogenomics of Phengodidae (Coleoptera: Elateroidea): towards a natural classification of a bioluminescent and paedomorphic beetle lineage, with recognition of a new subfamily. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 201, zlae093 <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlae093>

Gentry, A. H. (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557-593.

Gorham, H. S. (1881). *Biologia Centrali Americana*. Lycidae, Lampyridae, Telephoridae, Lymexylonidae, Melyridae Vol. 3, pt. 2: 25-112.

Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology. Tropical Science Center.

Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., St. John, O., Wild, R., Hammond, P. M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L., Vogler, A. P. (2007). A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318: 1913-1916.

Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*, 101(919), 233-249.

Kundrata, R., Blank, S. M., Prosvirov, A. S., Sormova, E., Gimmel, M. L., Vondráček, D., Kramp, K. (2019). One less mystery in Coleoptera systematics: the position of Cydistinae (Elateriformia incertae sedis) resolved by multigene phylogenetic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187(4), 1259-1277.

LeConte, J. L. (1881). Synopsis of the Lampyridae of the United States. *Transactions American Entomological Society*, 9: 15-72.

Lawrence, J. F., Hastings, A. M., Dallwitz, M. J., Paine, T., Zurcher, E. J. (2000). Beetles of the World: Descriptions, illustrations and information retrieval for families and subfamilies. CD-ROM, Version 1.0 for MS-Windows'. (CSIRO Publishing: Melbourne).

Lawrence, J. F. (2005). Las familias de Coleoptera de Costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/coleoptera/index> (ya no disponible en web, versión impresa).

Le Conte, J. L. (1861). Classification of the Coleoptera of North America prepared for the Smithsonian Institution. Smithsonian Miscellaneous Collections, 136: 1-208.

Leng, C. W. (1920). Catalogue of the Coleoptera of America, north of Mexico. Mount Vernon, New York, 470 pp.

Merkel, E. L. C. (2020). Estudo Taxonômico de Phengodidae LeConte, 1861 (Coleoptera: Elateroidea) da Amazônia Brasileira. Tesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Programa de Pós-Graduação em Entomologia. Manaus, Brasil. 305 págs.

Olivier, A. G. (1790). Entomologie, ou histoire naturelle des insectes, avec leurs caracteres generiques et specifiques, leur description, leur synonymie, et leur figure en luminee. Coléopterès 2, 485 págs. + 63 pl.

Pic, M. (1925). Malacodermes exotiques. L'Echange 41(419) hors-texte: 5-8; (420) hors- texte: 9-12; (421) hors-texte: 13-16; (422) hors- texte: 17-20.

Pic, M. (1938). Malacodermes exotiques. L'Echange, 54(471): 149-153.

Quintino, H.Y.S. (2017) Análise filogenética da subfamília Mastinocerinae LeConte, 1881 (Insecta, Coleoptera, Phengodidae). Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, 102 pp.

Roza, A. S. (2022) Filogenia e taxonomia de Phengodidae (Coleoptera: Elateroidea). PhD Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Museu Nacional, Rio de Janeiro, 173 pp.

Tosi, J. A., Jr. (1971). Zonas de vida: una base para estudios ecológicos y zonación ambiental de Costa Rica. Centro Científico Tropical.

Vega-Badillo, V., Zaragoza-Caballero, S. (2019). Especie nueva del género *Phengodes* (*Phengodella*) (Coleoptera: Phengodidae) y una clave para los fengódidos de Belice. Revista mexicana de biodiversidad, 90. e902863

Wittmer, W. (1963). Zur kenntnis der Phengodidae (Coleoptera) (25 Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Malacodermata) mit 30 abbildungen. Mitteilungen de Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 36: 73-99.

Wittmer, W. (1976). Arbeiten zu einer Revision der Familie Phengodidae (Coleoptera). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey, 27: 415-524.

Wittmer, W. (1988). 39. Beitrag zur Kenntnis der neotropischen fauna (Coleoptera: Phengodidae). *Entomologica Basiliensia*, 12: 373-396

Wittmer, W. (1992). Zwei neue Phengodidae (Coleoptera) aus Brasilien. *Mitteilungen aus dem Entomologischen Gesellschaft Basel* 42(4): 130-132.

Zaragoza-Caballero, S., Wittmer, W. (1986). Nuevas especies de *Phengodes* Illiger (Coleoptera: Phengodidae: Phengodini) de México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad*

Zaragoza-Caballero, S. Z. (1989). La familia Phengodidae (Coleoptera) en " Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 38-75, 59(1): 77-98.

Zaragoza-Caballero, S., Pérez-Hernández, C. X. (2014). Sinopsis de la familia Phengodidae (Coleoptera): trenecitos, bigotudos, glow-worms, railroad-worms o besouros trem de ferro. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, México. 129 págs.

Zaragoza-Caballero, S., Zurita-García, M. L. (2015). A preliminary study on the phylogeny of the family Phengodidae (Insecta: Coleoptera). *Zootaxa*, 3947 (4): 527-542

ANEXOS

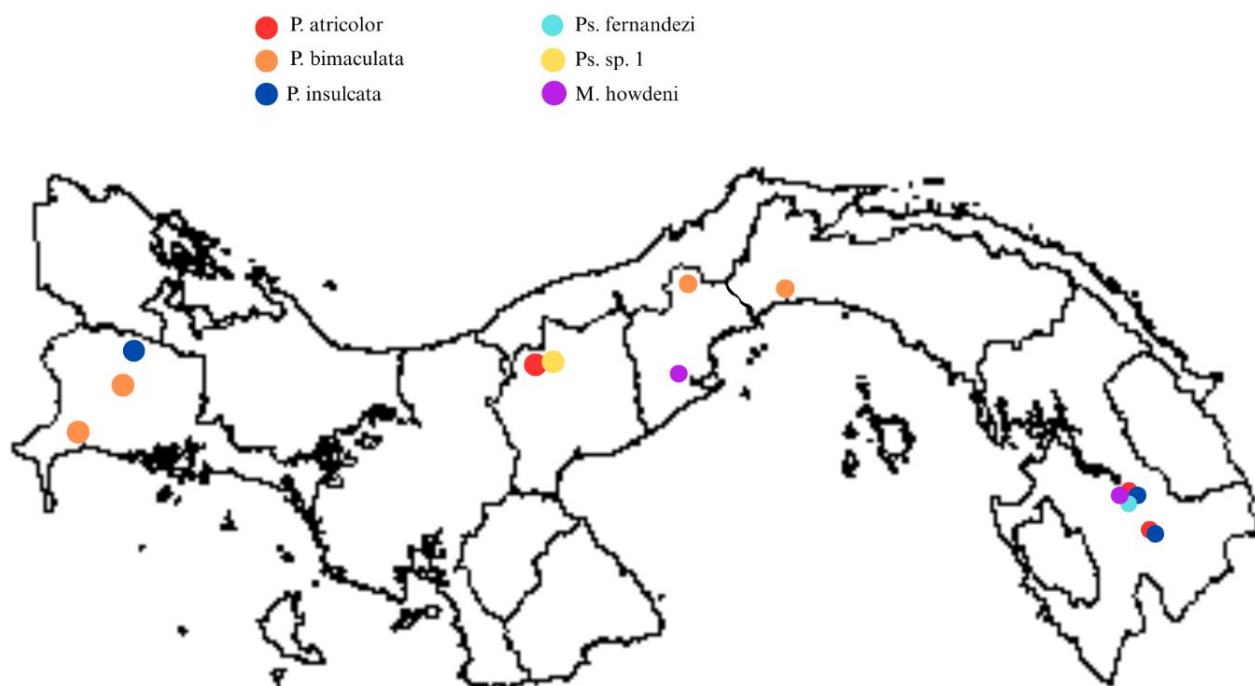


Figura 1. Mapa de distribución de especies de Phengodinae en Panamá.

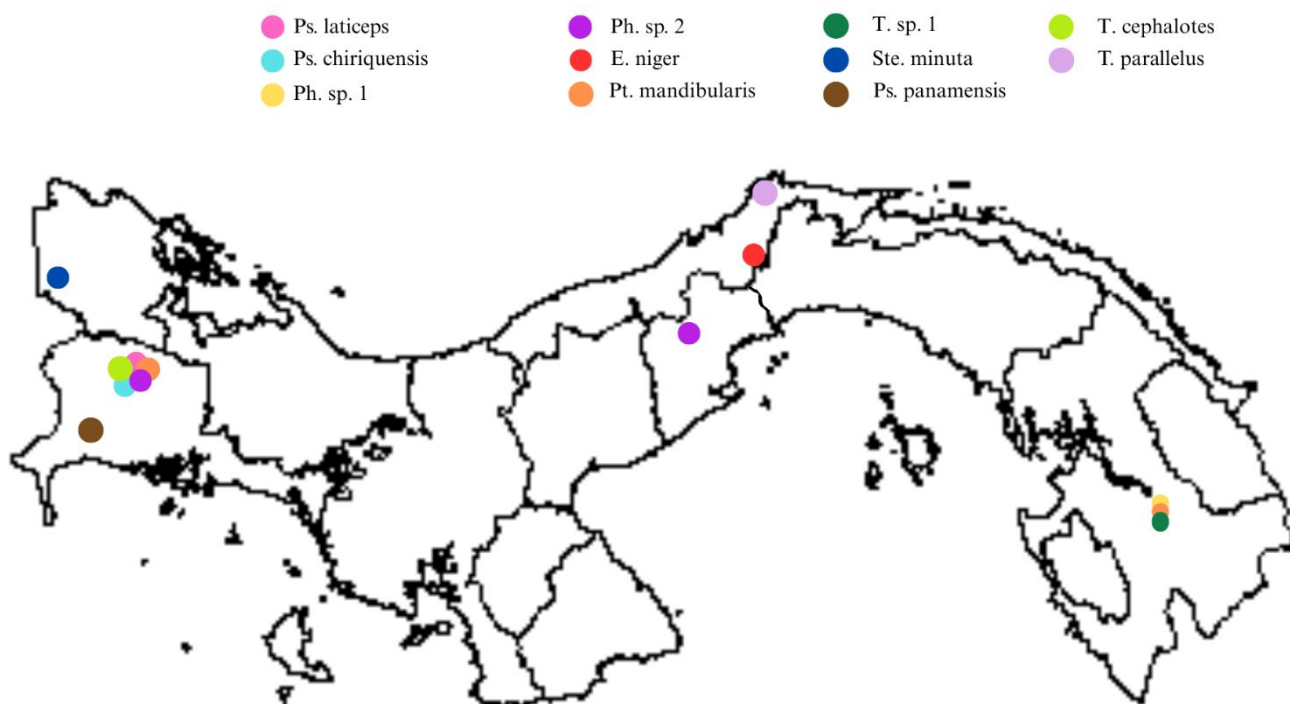


Figura 2. Mapa de distribución de especies de Mastinocerinae en Panamá.

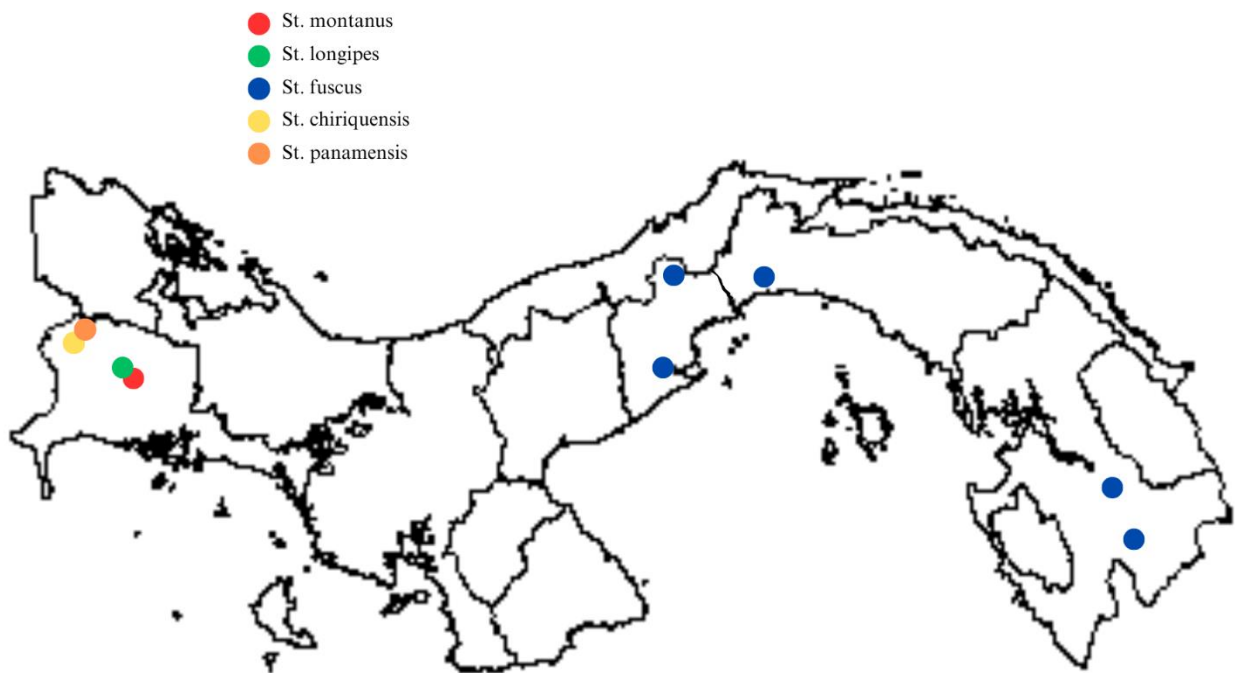


Figura 3. Mapa de distribución de especies de Mastinocerinae en Panamá.

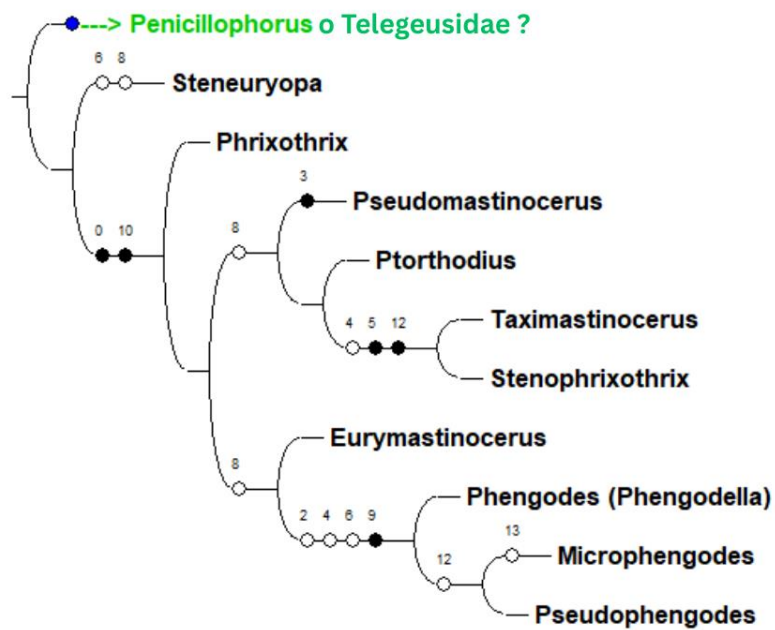


Figura 4. Cladograma de los géneros de Phengodidae (Coleoptera) en Panamá. El cladograma ilustra las relaciones filogenéticas hipotéticas entre las subfamilias Phengodinae y Mastinocerinae, mostrando ambas como grupos monofiléticos y hermanos.



Figura 5. Vista dorsal de *Eurymastinocerus niger*.



Figura 6. Vista dorsal de *Phrixothrix* sp. 1.



Figura 7. Vista dorsal de *Phrixothrix* sp. 2.



Figura 8. Vista dorsal de *Pseudomastinocerus chiriquensis*.



Figura 9. Vista dorsal de *Pseudomastinocerus laticeps*.



Figura 10. Vista dorsal de *Ptorthodius mandibularis*.



Figura 11. Vista dorsal de *Steneuryopa minuta*.



Figura 12. Vista dorsal de *Stenophrixothrix fuscus*.



Figura 13. Vista dorsal de *Stenophrixothrix longipes*.



Figura 14. Vista dorsal de *Taxinomastinocerus* sp.1



Figura 15. Vista dorsal de *Microphengodes howdeni*.



Figura 16. Vista dorsal de *Phengodes (Phengodella) atricolor*.



Figura 17. Vista dorsal de *Phengodes* (*Phengodella*) *bimaculata*.



Figura 18. Vista dorsal de *Phengodes* (*Phengodella*) *insulcata*.



Figura 19. Vista dorsal de *Pseudophengodes fernandezi*.



Figura 20. Vista dorsal de *Pseudophengodes* sp. 1.



Figura 21. Vista dorsal de la cabeza, probablemente Telegeusidae o *Penicillophorus*.