Humberto Yoji Yamaguti

Análise filogenética e biogeográfica do gênero
Rhopalurus Thorell, 1876 (Arachnida: Scorpiones: Buthidae)

VERSÃO CORRIGIDA DA TESE

São Paulo

2011

Humberto Yoji Yamaguti

Análise filogenética e biogeográfica do gênero
Rhopalurus Thorell, 1876 (Arachnida: Scorpiones: Buthidae)

Versão corrigida da tese apresentada
ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para a
obtenção de Título de Doutor em
Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Ricardo Pinto da Rocha

São Paulo

2011

Ficha Catalográfica

Yamaguti, Humberto Yoji
Análise filogenética e biogeográfica
do gênero *Rhopalurus* Thorell, 1876
(Arachnida: Scorpiones: Buthidae)
vii + 195pp.

Tese (Doutorado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. Scorpiones 2. gênero *Rhopalurus*
3. Análise filogenética I. Universidade de
São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Almir R. Pepato

Prof. Dr. José A. Ochoa

Prof. Dr. Sílvio Nihei

Prof. Dr. Fernando P. L. de Marques

Prof. Dr. Ricardo Pinto da Rocha
Orientador

Esta tese é dedicada à minha mãe,
Teruko Ueda Yamaguti (1947-2007)

AGRADECIMENTOS

Inicialmente, gostaria de agradecer meu orientador, Ricardo Pinto da Rocha. Muitas etapas importantes desse doutorado não teriam acontecido sem sua intervenção direta. Agradeço por tudo o que ele já fez por mim e ensinou, não só durante o doutorado, mas ao longo de todos esses anos de convivência. Ricardo, foi um prazer!

Agradeço o professor Fernando Marques. Ele me ajudou muito durante todo o doutorado, desde a definição e confecção do projeto até as análises de última hora. Um agradecimento especial por toda a ajuda computacional.

Agradeço o Dr. Lorenzo Prendini, do AMNH pela ajuda na definição do meu projeto de doutorado, por me receber no museu durante minha estadia em Nova Iorque, e por fornecer todo o necessário para o desenvolvimento da minha pesquisa. Agradeço também a Lauren Esposito (AMNH), colaboradora e amiga, que me ajudou com as sequências, análises e por fornecer fotos.

Agradeço aos professores que compuseram minha banca de qualificação, Fernando Marques, Gabriel Marroig, Sílvia Nihei. Um agradecimento às técnicas do Laboratório de Sistemática Molecular do Dep. de Zoologia do IB, Maíra, Claudinha e, em especial, à Sabrina, que me deu o treinamento para começar minhas sequências. Agradeço à Luci Navarro, do IQ-USP, pelas sequências. Agradeço ao Ênio Matos pelas imagens de microscopia eletrônica de varredura. Às pessoas que me acompanharam em viagens de campo, meu muito obrigado: Sabrina, Claudião, MBS, Tiko, Léo, Japonês, Rafa, Ricardo, Fernando e Lauren.

Um agradecimento aos amigos de laboratório. Alípio, pelas conversas de opiliões e de futebol, Patrão, pelas conversas de escorpiões e de fotografia. Agradeço especialmente o MBS e a Sabrina. MBS, que sempre me ajudou com as conversas sobre filogenia e taxonomia, com discussões teóricas e filosóficas. Um exemplo de caráter, um ótimo amigo, mesmo distante. E muito obrigado por ter encontrado o bendito escorpião cavernícola! Agradeço demais à Sabrina, minha grande amiga, que sempre esteve do meu lado, mesmo quando eu estive fora do país, me apoiando nas horas mais difíceis. Me ajudou demais com a criação, conservação e organização dos escorpiões. Está sempre disposta a ajudar, alguém com quem todos sempre podem contar, e que sempre pode contar comigo. Deixo um agradecimento também aos ex-colegas de laboratório, Ciba, Pirata, Pudim e Zé, pela convivência e por tudo o que já fizeram por mim.

Agradeço ao Almir, companheiro de longa data, por toda a ajuda e conversas, tanto sobre filogenia como sobre moléculas. Obrigado pela ajuda com o seqüenciamento e com as análises. Agradeço a Jose Ochoa, por todo conhecimento sobre escorpiões que compartilhou comigo, desde Nova Iorque, e principalmente por me ensinar sobre as carenas dos escorpiões.

Obrigado ao povo do Butantan, que de uma forma ou de outra contribuíram para essa tese: Antonio, Claudião, Cris, Dani, Japonês, Lina, Mamilo, Rafa. Um agradecimento especial ao Francês e ao Gandhi, pela longa amizade e convivência.

Um muito obrigado a toda minha família, meu irmãos Jun e Guthcan, meus pais Iwao e Teruko. Todo o apoio de vocês foi fundamental em cada etapa dessa tese. Agradeço à Lucília, que me aturou durante esses anos, sempre me apoiando e me incentivando. Por compartilhar os bons e maus momentos da minha vida. Por me receber sempre sorrindo, pelos beijos e abraços. Obrigado por todo o carinho!

Por fim, quero agradecer a todos que passaram pela minha vida nesses quatro anos. Tem muitos nomes que eu gostaria de colocar nessa lista, agradeço a cada um dos meus amigos.

Essa tese de doutorado teve o apoio financeiro da FAPESP, através dos projetos 2006/61022-8 e 2007/54498-9.

Índice

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
Resumo.....	4
<i>Abstract</i>	5
 CAPÍTULO 1 – Análise filogenética do gênero <i>Rhopalurus</i> Thorell, 1876.....	6
 CAPÍTULO 2 – Evolução do aparelho estridulatório nos Buthidae Neotropicais.....	171

INTRODUÇÃO GERAL

Essa tese de doutorado tem como objeto de estudo principal o gênero de escorpiões *Rhopalurus* Thorell, 1876, pertencente à família Buthidae. O primeiro capítulo da tese trata da filogenia do gênero, utilizando caracteres moleculares e morfológicos, bem como as questões taxonômicas envolvidas e discussões sobre a distribuição geográfica das espécies. Baseado nos resultados das análises filogenéticas, é proposta uma nova classificação em gêneros para o grupo. O segundo capítulo fala especificamente da evolução e caracterização do aparelho estridulatório presente em algumas das espécies de Buthidae neotropicais, que é considerado um caráter diagnóstico dentro do grupo. É apresentada uma descrição detalhada da diversidade de aparelhos estridulatórios existente nas espécies.

O gênero Rhopalurus Thorell, 1876

Os escorpiões do gênero *Rhopalurus* ocorrem no norte da América do Sul e nas Grandes Antilhas (América Central), tendo a maior parte dos registros em áreas de formação vegetal aberta, como o cerrado e a caatinga. Possuem comprimento total variando entre 40 a 110 mm de comprimento. São diagnosticados por possuírem aparelho estridulatório localizado nos pentes e esternito III (Hjelle 1990, McCormick & Polis 1990). Essa característica é considerada até o momento compartilhada por todas as espécies do gênero (p. ex. Lourenço 1982a, Fet *et al.* 2000), e usualmente associada a comportamentos de defesa (Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995), mas ainda precisa ser testada com base em uma análise filogenética (Prendini *et al.* 2009).

O gênero *Rhopalurus* foi descrito com base em *R. laticauda* Thorell, 1876 (designação original). O único sinônimo-júnior de *Rhopalurus* atualmente é *Heteroctenus* Pocock, 1893

(Pocock 1902). O gênero *Physoctonus* Mello-Leitão, 1934 também já foi sinônimo-júnior de *Rhopalurus* (Francke 1977a), mas foi recentemente revalidado (Lourenço 2007).

Rhopalurus já foi sinônimo-júnior de *Centrurus* Ehrenberg, 1829 (Pocock 1890; Kraepelin 1891), que é um atual sinônimo de *Heterometrus* Ehrenberg, 1829 (família Scorpionidae), mas Pocock (1904) considerou *Rhopalurus* como um gênero distinto. Posteriormente, ainda foi considerado erroneamente como sinônimo júnior de *Centruroides* Marx, 1889, já que *Rhopalurus* é mais antigo (Meise 1934). Mello-Leitão (1945) volta a considerá-los como dois gêneros, mas uma distinção mais detalhada só veio com Lourenço (1979), que diferencia os gêneros com base em cinco caracteres morfológicos. Desses cinco caracteres, dois são utilizados até hoje para diferenciar os dois gêneros: o formato do metassoma dos machos e a posição relativa do tricobótrio *db* no dedo fixo do pedipalpo. Além desses, a presença do aparelho estridulatório em *Rhopalurus* também é muito utilizada na distinção dos dois gêneros, mas não foi mencionado por Lourenço (1979).

O gênero já foi objeto de revisão taxonômica (Lourenço 1982a) e análise filogenética (Lourenço 1986a). Lourenço (1986a) utilizou apenas oito caracteres em sua filogenia, que contemplava 10 espécies, sem descrever os parâmetros utilizados na análise. A polarização dos caracteres foi feita *a priori*, analisando os estados dos grupos-externos em associação com trabalhos de ontogenia de *R. princeps* (dados até hoje não publicados). Recentemente, a revisão taxonômica das espécies sul-americanas de *Rhopalurus* foi tema de uma dissertação de mestrado ainda não publicada (Souza 2009).

Atualmente o gênero *Rhopalurus* possui 19 espécies e duas subespécies. É um gênero com ampla distribuição geográfica, ocorrendo nas regiões norte e nordeste do Brasil (estados do

AM, BA, CE, GO, MT, PB, PE, PI, RN e RR), na Colômbia, Cuba, Haiti, Guiana, Porto Rico, Venezuela e República Dominicana (modificado de Fet *et al.* 2000), em áreas de formação vegetal aberta (Lourenço & Pinto-da-Rocha 1997, Lourenço 2002). *Trogloorhopalurus translucidus* Lourenço *et al.*, 2004 é uma espécie relacionada ao gênero *Rhopalurus* segundo os próprios autores. No entanto, eles chamam a atenção para o fato de que essa relação só pode ser desvendada se for baseada nos resultados de uma análise filogenética.

Resumo

Uma hipótese de relacionamento é proposta para o gênero *Rhopalurus* Thorell, 1876 (Scorpiones: Buthidae). O gênero possui 19 espécies e duas subespécies válidas, e é diagnosticado principalmente pela presença de aparelho estridulatório e dilatação dos segmentos do metassoma. O monofiletismo de *Rhopalurus* nunca foi testado com uma análise filogenética, e nem a validade desses caracteres para suportar o gênero.

A análise foi feita com 14 spp de *Rhopalurus* e 17 spp de outros seis gêneros de Buthidae. Utilizamos cinco regiões gênicas (18S, 28S, 12S, 16S e COI) e 86 caracteres morfológicos em uma análise de evidência total, através de parcimônia com otimização direta. O gênero *Rhopalurus* é parafilético e é dividido em quatro gêneros aqui descritos: *Rhopalurus*, *Heteroctenus* (revalidado), gên. nov. A e gên. nov. B. Sinonímias: *R. amazonicus* e *R. crassicauda paruensis* com *R. crassicauda*, *R. virkkii* com *H. abudi*, *R. acromelas* com gên. nov. *B agamemnon*, *R. pintoii kourouensis* com gên. nov. *B pintoii*.

Alguns dos gêneros sul-americanos (*Rhopalurus*, *Physoctonus* e gên. nov. B) relacionam o nordeste brasileiro com o norte da América do Sul, e os padrões encontrados sugerem um cenário de especiações alopátricas nesses gêneros. Os padrões de *Heteroctenus* sugerem dispersão da América do Norte para as Grandes Antilhas, com eventos de especiação posteriores em cada ilha. Também discutimos uma possível estruturação populacional de gên. nov. B *rochae*.

A presença do aparelho estridulatório não agrupa as antigas espécies do gênero. Além disso, um estudo detalhado mostra que existem três tipos morfológicos distintos. Com base na filogenia obtida, relacionamos cada um desses tipos com os gêneros onde eles ocorrem (*Rhopalurus*, *Heteroctenus* e gên. nov. B).

Abstract

A relationship hypothesis is proposed for the genus *Rhopalurus* Thorell, 1876 (Scorpiones: Buthidae). The genus has 19 valid species and two valid subspecies, and is diagnosed mainly by the presence of an stridulatory apparatus and by the expansion of the metassomal segments. The monophyly of *Rhopalurus* was never tested within a phylogenetic analysis, neither was the useness of those characters to support the genus.

The analysis was made with 14 spp of *Rhopalurus* and 17 spp from other six Buthidae genera. We have used five genes (18S, 28S, 12S, 16S, and COI) and 86 morphological characters in a total evidence analysis, through parsimony and direct optimization. The genus *Rhopalurus* is paraphyletic and divided in four genera, here described: *Rhopalurus*, *Heteroctenus* (revalidation), gên. nov. A, and gên. nov. B. Synonymies: *R. amazonicus* and *R. crassicauda paruensis* with *R. crassicauda*, *R. virkkii* with *H. abudi*, *R. acromelas* with gên. nov. B *agamemnon*, *R. pinto kourouensis* with gên. nov. B *pinto*.

Some of the South American genera (*Rhopalurus*, *Physoctonus*, and gên. nov. B) relate the Brazilian northeast with the north of South America, and the found patterns suggest allopatric speciation within these genera. The *Heteroctenus* patterns suggest dispersion from North America to the Greater Antilles, with later speciation events in each island. We also discuss a putative populational structure of gên. nov. B *rochae*.

The presence of the stridulatory apparatus doesn't gather the former species of the genus. Furthermore, a detailed study reveals the existence of three different morphological types. Based on the obtained phylogeny, we related each one of these types with the genera where they occur (*Rhopalurus*, *Heteroctenus*, and gên. nov. B).

CAPÍTULO 1

Análise filogenética do gênero *Rhopalurus* Thorell, 1876

Índice

1. Introdução.....	8
1.1. Sistemática da ordem Scorpiones	8
1.2. Dados moleculares na sistemática de Scorpiones.....	9
1.3. A família Buthidae C.L. Koch, 1837	10
1.4. Justificativa	12
2. Objetivos.....	13
3. Material e métodos.....	14
3.1. Lista das 19 espécies e duas subespécies válidas do gênero <i>Rhopalurus</i>	14
3.2. Acrônimos utilizados	15
3.3. Terminologia utilizada	15
3.4. Obtenção de material biológico	16
3.5. Obtenção de dados moleculares	17
3.6. Análise filogenética	21
4. Resultados e discussão	33
4.1. Análises filogenéticas	33
4.2. Taxonomia	35
Lista de caracteres morfológicos utilizados na análise filogenética	39
Chave de identificação para os gêneros sul-americanos da família Buthidae	78
<i>Rhopalurus</i> Thorell, 1876	82
<i>Heteroctenus</i> Pocock, 1893 revalidado.....	86
Gênero A gênero novo	90
Gênero B gênero novo	94
<i>Physoctonus</i> Mello-Leitão, 1934	99
<i>Troglorhopalurus</i> Lourenço, Baptista & Giupponi, 2004	103
4.3. Padrões filogenéticos	106
4.3.1. Inconsistência dos dados.....	107
4.4. Padrões biogeográficos	109
4.4.1. Espécies sul-americanas (<i>Rhopalurus</i> s.s., <i>Physoctonus</i> e gên. nov. B).....	109
4.4.2. Espécies antilhanas (<i>Heteroctenus</i>)	111
4.4.3. Estrutura populacional de gên. nov. B <i>rochae</i>	113
5. Conclusões.....	115
Referências bibliográficas.....	116

1. Introdução

1.1. Sistemática da ordem Scorpiones

A ordem Scorpiones é uma das mais antigas da classe Arachnida, sendo considerada como surgida no Siluriano, entre 425 e 450 milhões de anos atrás (Polis 1990). Atualmente, Scorpiones possui mais de 1900 espécies descritas, entre viventes e fósseis, em 184 gêneros e 19 famílias (Stockmann & Ythier 2010).

A ordem é classicamente caracterizada dentre os aracnídeos por possuir o opistossoma (abdômen) dividido em mesossoma (sete segmentos) e metassoma (cinco segmentos), um par de glândulas de veneno associadas ao telson e um par de apêndices sensoriais no ventre do segmento III do mesossoma, chamados de pentes (Stockwell 1989).

Para a classificação dos grupos viventes dentro da ordem Scorpiones, tradicionalmente se utiliza a divisão em superfamílias. Uma das classificações mais utilizada até hoje é a de Stockwell (1989), que propõe hipóteses de relacionamento entre as famílias e entre os gêneros de algumas famílias, e divide as 13 famílias válidas à época em quatro superfamílias. Mais recentemente foi publicado um catálogo dos escorpiões do mundo (Fet *et al.* 2000), que também se tornou uma referência para a classificação da ordem.

Recentemente, Soleglad & Fet (2003) propõem uma nova classificação baseada em uma análise cladística. A metodologia empregada pelos autores, no entanto, é passível de críticas, desde a escolha de terminais pouco representativos, até a escolha e a codificação dos caracteres. Prendini & Wheeler (2005) rejeitam a classificação de Soleglad & Fet (2003), mas Fet & Soleglad (2005) revalidam novamente as mudanças propostas.

Pesquisadores que trabalham com escorpiões divergem sobre o tipo de classificação a ser utilizada (Rein 2009), por conta da metodologia falha apresentada por Fet & Soleglad (2005). Sendo assim, apesar de ser a classificação atualmente vigente, a antiga classificação de Stockwell (1989) é a mais adequada e ainda é amplamente utilizada.

1.2. Dados moleculares na sistemática de Scorpiones

A primeira filogenia de escorpiões proposta utilizando dados moleculares é a de Gantenbein *et al.* (2001), utilizando o 16S mitocondrial e alozimas, analisadas por parcimônia e máxima verossimilhança para propor relações entre espécies do gênero *Euscorpheus* (Euscorpheidae). Prendini *et al.* (2003) fizeram um trabalho de filogenia de escorpiões com uma das abordagens mais completas até o momento. Os autores propõem hipóteses de relacionamentos para a família Scorpionidae, com redescrições, diagnoses e chaves de identificação. Foram combinados genes nucleares e mitocondriais com caracteres morfológicos em análises de evidência total com métodos de parcimônia e otimização direta.

Soleglad & Fet (2003, apêndice B) apresentaram resultados preliminares de análises com dados moleculares, utilizando o 16S mitocondrial e o 18S nuclear para propor relações entre 56 espécies, dentre as quais está *Rhopalurus abudi*, submetidas à parcimônia. Os resultados mostram *Centruroides* parafilético em relação a *Rhopalurus abudi*, que aparece como grupo-irmão de *Centruroides bani*.

1.3. A família Buthidae C.L. Koch, 1837

O gênero *Rhopalurus* pertence à família Buthidae, a maior família de escorpiões do mundo, com mais de 900 espécies (Rein 2009) e 87 gêneros (Stockmann & Ythier 2010). É também a família mais amplamente distribuída (Sissom 1990), sendo encontrada no mundo todo com exceção da Antártida e Nova Zelândia (Rein 2009). Na família Buthidae estão as espécies de escorpiões de maior interesse médico (Polis 1990, Fet *et al.* 2003a, Rein 2009).

Os representantes de Buthidae são caracterizados principalmente por apresentarem o espermatóforo do tipo flageliforme (Pavlovski 1924, Hjelle 1990) e a tricobotriotaxia do tipo A (Vachon 1974, 1975), exclusivos da família. Geralmente apresentam o esterno em formato triangular ou subtriangular (Lourenço 2002, Rein 2009).

Pertencente à superfamília Buthoidea, Buthidae é considerada uma das famílias mais basais da ordem (Lamoral 1980, Stockwell 1989, 1996, Sologlad & Fet 2003). É também a maior família brasileira, com mais de 80 espécies descritas em oito gêneros: *Ananteris*, *Isometrus*, *Microtityus*, *Physoctonus*, *Rhopalurus*, *Tityus*, *Troglophorhopalurus* e *Zabius*.

Poucos trabalhos de sistemática e filogenia para a família foram feitos até o momento. Historicamente houve algumas tentativas de dividir a família em subfamílias. Kraepelin (1905, Buthinae, Centrurinae, Ananterinae e Tityinae), Birula (1917, Buthinae, Isometrinae e Orthochirinae) e Bücherl (1971, Tityinae e Rhopalurusinae) fizeram os principais trabalhos com a classificação de Buthidae. Porém, até hoje nenhuma dessas divisões em subfamílias foi muito bem aceita (Fet & Lowe 2000), embora a proposta de Bücherl tenha um pouco mais de aceitação. Mello-Leitão (1945) já comentava sobre a necessidade da criação de uma subfamília para os gêneros de Buthidae neotropicais.

Na única análise filogenética proposta especificamente para Buthidae (Fet *et al.* 2003a) foi utilizado o gene ribossomal 16S mitocondrial para verificar a relação entre 17 gêneros da família, submetido à máxima verossimilhança. A análise compreende menos de 20% dos gêneros da família e amostragem não proporcional à riqueza de espécies, mas ainda assim, merece destaque o agrupamento de *Rhopalurus* com *Centruroides*, formando o clado “Novo Mundo”, como previu Mello-Leitão (1945), e reeditando a subfamília Rhopalurusinae (Bücherl 1971).

Teruel *et al.* (2006) fizeram uma análise com o 16S mitocondrial utilizando os 22 representantes da família Buthidae que ocorrem em Cuba, utilizando parcimônia e distância (Neighbor-Joining). Apesar da sub-amostragem, recuperou-se novamente a subfamília Rhopalurusinae, mostrando uma forte relação entre os dois gêneros (Lourenço 1986a, Soleglad & Fet 2003, Esposito *et al.* 2008), sendo que *Centruroides* é parafilético em relação a *Rhopalurus*.

Apesar da relação com o gênero *Centruroides*, a posição filogenética do gênero *Rhopalurus* dentro da família Buthidae ainda não é totalmente conhecida. Bücherl (1971) reúne *Rhopalurus* e *Centruroides* na subfamília Rhopalurusinae, baseado na presença de grânulos supranumerários nos dedos do pedipalpo, enquanto que Lourenço (1986a) relaciona *Rhopalurus* aos gêneros *Tityus* e *Centruroides*. Posteriormente, Lourenço & Vachon (1996) disseram que as semelhanças entre os *Rhopalurus* e *Centruroides* são apenas convergências, já que caracteres complexos não são compartilhados entre os gêneros, mas não se basearam em uma análise filogenética para essa conclusão. Entretanto, trabalhos com filogenias envolvendo *Rhopalurus* o consideram grupo-irmão de *Centruroides* (Fet *et al.* 2003a, Soleglad & Fet 2003). Recentemente,

porém, o próprio monofiletismo do gênero vem sendo questionado por alguns autores (Esposito *et al.* 2008), o que mudaria esse panorama.

1.4. Justificativa

A única análise filogenética do gênero *Rhopalurus* foi feita por Lourenço (1986a), sendo que nunca foram publicados trabalhos com análises filogenéticas do gênero utilizando dados moleculares. Desde a última revisão taxonômica do gênero (Lourenço 1982a) já foram feitas descrições, revalidações e transferências de espécies. Ainda não se tem uma noção da relação de *Rhopalurus* com outros gêneros da família Buthidae, sendo que o próprio monofiletismo do gênero é discutível.

Através uma análise filogenética mais abrangente do gênero, com uma escolha adequada de grupos-externos e metodologia cladística pode-se propor hipóteses mais precisas acerca da relação dentre as espécies do gênero, verificando seu monofiletismo, e a relação com outros gêneros da família.

2. Objetivo

- Propor uma hipótese de relacionamento para as espécies de *Rhopalurus* Thorell, 1876, de modo a testar o monofiletismo do gênero e sua posição dentro da família Buthidae, usando caracteres moleculares e morfológicos em uma análise de evidência total. Através dessa análise, também se pretende compreender melhor a relação de *Rhopalurus* com gêneros supostamente relacionados, como *Centruroides*, *Physoctonus* e *Troglorhopalurus*.

3. Material e métodos

3.1. Lista das 19 espécies e duas subespécies válidas do gênero *Rhopalurus*

R. laticauda Thorell, 1876a (espécie-tipo) – Brasil, Colômbia e Venezuela

R. abudi Armas & Marcano-Fondeur, 1987 – República Dominicana

R. acromelas Lutz & Mello, 1922a – Brasil

R. agamemnon (C. L. Koch, 1839) – Brasil

R. amazonicus Lourenço, 1986a – Brasil

R. bonettii Armas, 1999 – República Dominicana

R. caribensis Teruel & Roncallo, 2008 – Colômbia e Venezuela

R. crassicauda Caporiacco, 1947 – Guiana

R. crassicauda paruensis Lourenço, 2008 – Brasil

R. garroidi Armas, 1974 – Cuba

R. guanambiensis Lenarducci, Pinto-da-Rocha & Lucas, 2005 – Brasil

R. gibarae Teruel, 2006 – Cuba

R. granulimanus Teruel, 2006 – Cuba

R. junceus (Herbst, 1800) – Cuba e Haiti

R. lacrau Lourenço & Pinto-da-Rocha, 1997 – Brasil

R. melloleitaoi Teruel & Armas, 2006 – Cuba

R. pinto Mello-Leitão, 1932 – Brasil e Guiana

R. pinto kourouensis Lourenço, 2008 – Guiana Francesa

R. princeps (Karsch, 1879) – Haiti e República Dominicana

R. rochae Borelli, 1910 – Brasil

R. virkkii Santiago-Blay, 2009 – Porto Rico

3.2. Acrônimos utilizados

AMNH – American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA

IBSP – Instituto Butantan de São Paulo, SP, Brasil

IB-USP – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, SP, Brasil

MZSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, SP, Brasil

MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro, RJ, Brasil

3.3. Terminologia utilizada

A terminologia das estruturas do corpo dos escorpiões utilizada nessa tese segue os autores mais tradicionalmente utilizados, em conjunto com algumas propostas mais recentes, contemplando de forma satisfatória todas as estruturas mais importantes utilizadas.

Sendo assim, a nomenclatura das carenas do prossoma (fig. 34) e mesossoma (figs. 40-43) segue Stahnke (1970), e a tricobotriotaxia (fig. 23) segue Vachon (1973), que são as propostas mais aceitas entre os autores com trabalhos de escorpiões. Além disso, a nomenclatura das carenas do pedipalpo (fig. 24) segue Prendini (2000), enquanto que a nomenclatura das carenas do metassoma (figs. 46-47) segue Ochoa *et al.* (2010).

Para a discussão dos caracteres, foi utilizada a notação “grupo +” (Amorim 1982), mas, sempre que possível, foi utilizado o nome dos gêneros, de acordo com a nova classificação proposta. Para a composição do gênero *Rhopalurus* atual, com 19 espécies e duas subespécies, foi utilizada a denominação *Rhopalurus l.s. (latu sensu)*. Quando o texto se refere à nova

composição de *Rhopalurus*, com quatro espécies, foi utilizada a denominação *Rhopalurus s.s.* (*strictu sensu*).

3.4. Obtenção de material biológico

Foram realizadas seis campanhas de coleta em território nacional, nas regiões Norte e Nordeste do Brasil, a fim de obter exemplares frescos para extração de DNA. Todas as oito espécies brasileiras foram encontradas, além de *Tr. translucidus* e *P. debilis*. Também foi feita uma campanha de coleta para Isla Mona, Porto Rico, EUA, para coleta de *R. virkkii*, espécie endêmica da ilha.

Sequências de *R. abudi*, *R. bonettii*, *R. caribensis*, *R. garridoi*, *R. junceus* e *R. princeps* foram obtidas junto ao AMNH, com o Dr. Lorenzo Prendini. Não foi possível obter amostras das espécies cubanas *R. gibarae*, *R. granulimanus* e *R. melloleitaoi*, e nem das subespécies *R. crassicauda paruiensis* e *R. pintoii kourouensis*.

Os mapas de distribuição foram feitos com base nos espécimes coletados durante o projeto, bem como nos espécimes das coleções do IBSP, MZSP, MNRJ e AMNH e alguns registros da literatura que possuísem informações detalhadas sobre a localidade.

Protocolo de coletas e manutenção

Todos os escorpiões foram coletados manualmente no período noturno, com o auxílio de pinças e lanternas de luz ultravioleta. As espécies que ocorrem somente em caverna, *R. lacrau* e *T. translucidus*, também foram procuradas durante o período diurno. Indivíduos de *R. agamemnon*, *R. crassicauda*, *R. rochae* e *P. debilis* foram ocasionalmente encontrados no período diurno, revirando pedras e troncos caídos e procurando debaixo de cascas de árvore.

Os animais coletados foram acondicionados em recipientes individualizados e levados vivos até o alojamento. Tentou-se separar pelo menos um casal adulto de cada espécie para testemunho, fixando-os em álcool diluído a 70%. Das espécies mais abundantes mais indivíduos foram destinados ao testemunho. Das espécies raras foi dada preferência para as análises moleculares, sendo esse material então fixado individualmente em álcool absoluto e preservado a baixas temperaturas (congelador ou isopor com gelo). Tomou-se o cuidado para que o volume de álcool em cada tubo fosse pelo menos cinco a dez vezes maior que o volume do animal. Todo o material foi devidamente etiquetado, com dados de localidade com coordenadas geográficas, data de coleta e coletores. O álcool foi trocado após algumas horas e os tubos vedados com parafilme plástico a fim de se evitar evaporação do álcool. Um dos pedipalpos foi removido sempre que possível, nesse momento, para melhorar a entrada do álcool nos tecidos musculares. Para esse procedimento as pinças sempre foram devidamente esterilizadas com álcool e fogo para evitar a contaminação entre indivíduos. Após a chegada em laboratório, o álcool de cada escorpião foi novamente trocado e os animais foram mantidos em freezer a aproximadamente - 20°C por cerca de uma semana antes de se iniciar a extração.

Esse protocolo se mostrou bastante eficiente na preservação dos tecidos para extração e amplificação do material genético (protocolo modificado de <http://scorpion.amnh.org/page15/page41/page43/page43.html>).

3.5. Obtenção de dados moleculares

Para a extração do DNA foram utilizados tecidos musculares, preferencialmente dos pedipalpos e pernas (Prendini *et al.* 2003, Soleglad & Fet 2003, Parmakelis *et al.* 2006), fixados em etanol 92-100%.

Todos os genes foram sequenciados nos dois sentidos (5'-3' e 3'-5') e as sequências editadas manualmente, utilizando os programas ChromasPro 1.42 (Technelysium 2003-2008) e BioEdit (Hall 1999). A escolha dessas regiões foi feita seguindo informações existentes na literatura (Prendini *et al.* 2003; Prendini *et al.* 2005), já que têm sido consideradas satisfatórias para resolver relações mais basais entre os gêneros de escorpiões (18S e 28S nucleares) e para resolver as relações mais derivadas e infra-genéricas (16S, 12S e COI mitocondriais) (Prendini 2004).

A extração de material genético, reação de amplificação (PCR), purificação, PCR de sequenciamento e precipitação foram realizadas no Laboratório de Sistemática Molecular do IB-USP e no *Molecular Systematics Laboratory* do departamento *Invertebrate Zoology*, AMNH. As reações de sequenciamento foram realizadas no Instituto de Química da USP, pelo técnico responsável (Luci D. Navarro), e no *Molecular Systematics Laboratory* (AMNH), pessoalmente.

A quantificação da extração foi feita através de espectofotometria. A checagem da extração foi feita com gel de agarose a 1%. A checagem da amplificação foi feita com gel de agarose a 2%, comparando-se com um marcador de peso molecular. A purificação do produto da PCR foi feita com o AMPure (Agencourt, Inc.). A quantificação da purificação foi feita com gel de agarose a 2%, comparando-se com um marcador de massa. Os primers utilizados são os de Prendini *et al.* (2003): 18S1F-5R, 18S3F-BI, 18SA2.0-9R, 28SA-Bout, 16SA-B, 12SAI-BI, LCO-HCOoutout, EXTA-B.

Protocolo de extração (kit comercial de extração de DNA Promega Wizard)

1. Retirar um pedaço de tecido e secar na estufa a 37°C;

2. Adicionar 300 μ L de *Nuclei Lysis Solution* e 5 μ L de Proteinase K. Vortexar e incubar a 65°C até digerir o tecido;
3. Deixar à temperatura ambiente. Adicionar 200 μ L de *Protein Precipitation Solution* e vortexar;
4. Incubar em gelo por 5 min e depois centrifugar a 1300 rpm por 4 min;
5. Transferir o sobrenadante para um microtubo contendo 600 μ L de Isopropanol;
6. Mexer por inversão. Centrifugar a 1300 rpm por 4 min;
7. Descartar o sobrenadante. Adicionar 600 μ L de Etanol 70% e centrifugar a 1300 rpm por 4 min;
8. Descartar o sobrenadante e deixar secar a temperatura ambiente;
9. Eluir o DNA em aproximadamente 50 μ L de TE (*DNA Rehydration*), e manter na estufa a 37°C por 1 h ou na geladeira.

Protocolo de extração (kit comercial de extração de DNA Qiagen DNeasy)

1. Colocar aproximadamente 25 mg de tecido, em pedaços, em um microtubo de 1,5 ml contendo 180 μ L de Buffer ATL;
2. Adicionar 20 μ L de proteinase K. Vortexar e incubar a 56°C até que o tecido esteja completamente lisado, vortexando ocasionalmente;
3. Vortexar por 15 seg. Adicionar 200 μ L de Buffer AL e vortexar novamente. Adicionar 200 μ L de etanol 96–100% e vortexar novamente;
4. Pipetar a mistura (incluindo os precipitados) em uma *DNeasy Mini spin column* colocada em um microtubo de 2 ml. Centrifugar a 8000 rpm por 1 min. Descartar o microtubo de 2 ml com o filtrado;

5. Colocar a *DNeasy Mini spin column* em um novo microtubo de 2 ml, adicionar 500 µl de Buffer AW1 e centrifugar por 1 min a 8000 rpm. Descartar o microtubo de 2 ml com o filtrado;
6. Colocar a *DNeasy Mini spin column* em um novo microtubo de 2 ml, adicionar 500 µl de Buffer AW2 e centrifugar por 3 min a 14000 rpm. Descartar o microtubo de 2 ml com o filtrado;
7. Colocar a *DNeasy Mini spin column* em um novo microtubo de 2 ml e pipetar 200 µl de Buffer AE. Incubar à temperatura ambiente por 1 min e centrifugar por 1 min a 8000 rpm para diluir. Repetir esse passo. Descartar a *DNeasy Mini spin column*.

Protocolo de amplificação (PCR)

- Volumes por microtubo (total de 10 µL). DNA: 1,0 µL; primer *forward*: 1,0 µL; primer *reverse*: 1,0 µL; dNTP: 1,0 µL; solução tampão: 2,5 µL; MgCl₂: 1,25 µL; Taq DNA polimerase: 0,125 µL; H₂O mQ: 17,125 µL.
- Programa do termociclador. Denaturação inicial: 94°C por 5 min. Trinta e cinco ciclos: 94°C por 30 seg (denaturação), 50°C por 30 seg (*annealing*), 72°C por 45 seg (extensão). Extensão final: 72°C por 7 min. Manutenção a 4°C por tempo indeterminado.

Protocolo do PCR de sequenciamento (BigDye Terminator – Applied Biosystems, Inc.)

- Volumes por microtubo (total de 10 µL). Produto da PCR: 20 ng (volume dependente da concentração resultante da quantificação); primer: 0,5 µL; solução tampão: 2,0 µL; BigDye: 1,0 µL; H₂O mQ: para completar 10 µL (dependente do volume do produto da PCR utilizado).

- Programa do termociclador. Denaturação inicial: 96°C por 30 seg. Vinte e cinco ciclos: 96°C por 10 seg (denaturação), 50°C por 10 seg (*annealing*), 60°C por 4 min (extensão). Manutenção a 4°C por tempo indeterminado.

3.6. Análise filogenética

Uma análise filogenética agrupando dados moleculares e morfológicos foi feita para as espécies do gênero *Rhopalurus*. A análise foi feita utilizando-se o cluster de computadores do Departamento de Zoologia do IB-USP, pelo Dr. Fernando P. L. Marques.

Do genoma nuclear, foi sequenciada toda a subunidade menor do RNA ribossomal 18S (cerca de 1760 pb, utilizando três pares de primers) e a região variável D3 da subunidade maior do RNA ribossomal 28S (cerca de 490 pb). Do genoma mitocondrial foram sequenciados fragmentos das regiões 12S ribossomal (cerca de 330 pb), 16S ribossomal (cerca de 450 pb) e Citocromo Oxidase I (COI - 1070 pb, utilizando dois pares de primers), totalizando cerca de 4100 pb nessa análise.

Para a confecção da matriz de caracteres morfológicos (Tabela I) foram utilizados 86 caracteres não ordenados previamente, sendo que a matriz foi editada no programa NDE (*Nexus Data Editor* v. 0.5.0 - Page 1993). Para efeitos de comparação, foi feita também uma análise utilizando apenas os caracteres morfológicos, analisada por parcimônia no programa TNT (*Tree analysis using New Technology* v. 1.1 - Goloboff *et al.* 2000). Utilizou-se a *New Technology Search*, com 20 árvores iniciais e 100 réplicas, e os refinamentos *Drift* e *Ratchet*, utilizando pesos iguais para todos os caracteres.

Foram incluídos 54 exemplares, de 14 das 19 espécies descritas atualmente para o gênero *Rhopalurus*: *R. abudi* (n=3), *R. agamemnon* (n=8), *R. amazonicus* (n=4), *R. bonettii* (n=1), *R.*

caribensis (n=1), *R. crassicauda* (n=5), *R. garrido* (n=1), *R. guanambiensis* (n=2), *R. junceus* (n=2), *R. lacrau* (n=1), *R. laticauda* (n=8), *R. pinto* (n=3), *R. princeps* (n=2) e *R. rochae* (n=13), além de um exemplar de uma espécie não descrita, provavelmente relacionada a *R. guanambiensis*. Além disso, foram utilizados exemplares de 17 espécies da família Buthidae: *Isometrus maculatus*, *Physoctonus debilis*, *Centruroides bani*, *C. exilicauda*, *C. gracilis*, *C. infamatus ornatus*, *C. margaritatus*, *C. schmidt*, *Tityus atriventer*, *Ti. bahiensis*, *Ti. clathratus*, *Ti. metuendus*, *Ti. michelii*, *Ti. pictus microdon*, *Troglohopalurus translucidus*, *Zabius fuscus* e *Z. birabeni*, além de três exemplares de uma espécie não descrita, pertencente ao gênero *Physoctonus*. Assim, temos um total de 75 terminais (32 espécies, 6 gêneros). A escolha dos terminais foi feita de modo a amostrar os gêneros mais representativos (em número de espécies descritas) do clado Neotropical da família Buthidae. Dessa forma, pretende-se verificar a posição do gênero *Rhopalurus* dentro da família, e sua relação com os outros gêneros do grupo.

As árvores encontradas foram enraizadas no ramo entre *Isometrus maculatus* e os outros táxons. Escolhemos esse ponto de enraizamento porque análises filogenéticas preliminares com os gêneros neotropicais de Buthidae (L. Prendini *et al. in prep.*) mostram que *I. maculatus* fica em posição basal dentro do grupo, formando, junto com o gênero *Ananteris*, um clado separado, grupo-irmão de todos os outros gêneros. Os clados citados na discussão estão numerados na figura 3.

A análise de evidência total foi feita no programa POY 4.1.1 (Varón *et al.* 2009) através de otimização direta (Wheeler 1996), com 240 réplicas. Utilizaram-se as matrizes de custo (gap: transversão: transição) 1:1:1, 1:1:2, 1:2:1, 2:1:1, 2:1:2, 2:2:1, 4:1:1, 4:1:2 e 4:2:1 para a análise de sensibilidade (Wheeler 1995), representada na figura 2. Foi utilizada o *iterative pass* (Wheeler 2003), uma otimização para a procura da árvore com menor custo, que calcula um alinhamento

ótimo para cada nó da árvore, de modo a minimizar a soma das distâncias em relação aos nós adjacentes.

Modelo de script utilizado no programa POY para a análise de evidência total:

```
read("12S.fas","16S.fas","18S.fas","28S_aln.fas")

transform((names:("12S.fas"), tcm:"m111"),gap_opening:2)

transform((names:("16S.fas"), tcm:"m111"),gap_opening:2)

transform((names:("18S.fas"), tcm:"m111"),gap_opening:2)

transform((names:("28S_aln.fas"), tcm:"m111"),gap_opening:2)

read(prealigned:("extAB.fas",tcm:"m111"))

read(prealigned:("LCO_aln.fas",tcm:"m111"))

read("Rhopa_morph.tnt")

set(root:"I_maculatus_1798")

build(384)

swap()

select()

report("alignment_total_m111.ia",ia,"consensus_total_m111",graphconsensus,"trees_total_m111.tre",trees:(nomargin),"trees_total_m111.txt",asciitrees,"scores_total_m111.sts",treestats)

exit()
```

Por se tratar de um gene codificador de proteína, os dados relacionados ao gene COI (extAB e LCO) não necessitaram de alinhamento, já que não apresentaram gaps. Esses dados foram inseridos na análise como pré-alinhados. O gene COI tem gerado problemas para o

sequenciamento em escorpiões (L. Prendini com. pes., L. Esposito com. pes., J. A. Ochoa com. pes.), sendo que em muitos casos não é possível de se obter as sequências, ou se obtêm apenas sequências incompletas. Para o presente estudo, não foi possível obter as sequências da região LCO da COI para os terminais *R. abudi* 10235, *R. guanambiensis* B 9937 e *R. caribensis* 9341.

Para a árvore de consenso obtida com cada uma das nove matrizes de custos foi calculado o *Incongruence Length Difference* (ILD, Mickevich & Farris 1981, Farris *et al.* 1995, Wheeler 1996), a fim de se determinar qual hipótese de relacionamento é mais adequada para a discussão (a que apresentar o menor valor de ILD). Para tanto foram obtidas as árvores individuais para cada gene (para cada uma das nove matrizes de custos). O ILD foi obtido através da fórmula $(L - \sum Li) / L$, onde L é o número total de passos da análise combinada e $\sum Li$ é a somatória dos passos das análises individuais. Sendo assim, quanto menor o valor de ILD encontrado, mais congruentes serão as árvores individuais entre si, minimizando a quantidade de homoplasias.

3.7. Lista de material utilizado nas análises

I. maculatus 1798 – SRI LANKA, Wellawaya, D. Huber leg., 24.II.2000.

Z. fuscus 5642 – ARGENTINA, Córdoba, Capilla de Olaen (11 km a W de Molinari), 31°9'44,46"S - 64°36'24,336"W, C. Mattoni, A. Peretti, P. Carreras, M. Zerda e D. Vrech leg., 29.XII.2005, 1096m, gramado com rochas de granito, encontrado debaixo de pedras.

Z. birabeni 4251 – ARGENTINA, San Juan (perto de Caucete, no pé da Sierra de Pie de Palo), 31°42'37,5"S - 68°08'24,2"W, C. Mattoni & A. Ojanguren leg., 28.I.2005, 817 m.

- R. abudi* 10234 – E.U.A, Porto Rico, Isla Mona (estrada para o farol), 18,06389°N - 67,86857°W, L. Esposito & H. Y. Yamaguti leg., 17.X.2009, vegetação seca, gramado com cactus.
- R. abudi* 10235 – E.U.A, Porto Rico, Isla Mona (trilha de Sardiniera para Punta Capitan), 18,08823°N - 67,93815°W, L. Esposito & H. Y. Yamaguti leg., 16.X.2009, gramado e cactus, encontrado sobre pedras.
- R. abudi* 3268 – REPÚBLICA DOMINICANA, La Altagracia, Parque Nacional del Este (trilha entre o posto da guarda de Boca de Yuma e Punta Faustino), 18,3547°N - 68,6144°W, E. S. Volschenk & J. Huff leg., 14.VII.2004, 3,25m, Floresta úmida, dossel denso; encontrado debaixo de pedras.
- R. agamemnon* 9692 – BRASIL, Maranhão, Caxias, 04°56'26"S - 43°27'59"W, R. Pinto-da-Rocha *et al.* leg., 16.VIII.2008.
- R. agamemnon* 9693 – BRASIL, Piauí, Barras, 04°19'04"S - 42°18'26"W, R. Pinto-da-Rocha *et al.* leg., 18.VIII.2008.
- R. agamemnon* 9693 – BRASIL, Piauí, Barras, 04°19'04"S - 42°18'26"W, R. Pinto-da-Rocha *et al.* leg., 18.VIII.2008.
- R. agamemnon* 9695 – BRASIL, Piauí, Teresina (Sítio Ouro Verde), 04°54'13,9"S - 42°47'27,1"W, L. S. Carvalho & R. Pinto-da-Rocha leg., 27.VII.2008.
- R. agamemnon* 9696 – BRASIL, Piauí, Castelo do Piauí, 05°13'43"S - 41°41'57"W, R. Pinto-da-Rocha *et al.* leg., 13.VIII.2008.
- R. agamemnon* 9933 – BRASIL, Piauí, Castelo do Piauí, 05°13'43"S - 41°41'57"W, R. Pinto-da-Rocha & L. S. Carvalho leg., 13;VII.2008.

- R. agamemnon* 9942 – BRASIL, Piauí, Oeiras, 06°58'28"S - 42°06'31"W, H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 2 - 3.IV.2008.
- R. agamemnon* 9949 – BRASIL, Piauí, Piracuruca (próximo ao P. N. Sete Cidades), 04°10'07"S - 41°41'56.7"W, R. Pinto-da-Rocha & L. S. Carvalho leg., 16.VIII.2008.
- R. agamemnon* 9958 – BRASIL, Tocantins, Mateiros (Jalapão), 10°33.811'S - 46°27.409'W, S. Outeda-Jorge & F. P. L. Marques leg., 8.IV.2009.
- R. amazonicus* 9686 – BRASIL, Pará, Santarém (Alter do Chão), 02°31'36"S - 54°54'19"W, R. Pinto-da-Rocha & H. Y. Yamaguti leg., 28.X.2008.
- R. amazonicus* 9687 – BRASIL, Pará, Monte Alegre, 01°56'32"S - 54°08'13"W, R. Pinto-da-Rocha & H. Y. Yamaguti leg., 31.X.2008.
- R. amazonicus* 9689 – BRASIL, Pará, Santarém (Alter do Chão), 02°31'36"S - 54°54'19"W, R. Pinto-da-Rocha & H. Y. Yamaguti leg., 28.X. 2008.
- R. amazonicus* 9690 – BRASIL, Pará, Santarém (Alter do Chão), 02°31'36"S - 54°54'19"W, R. Pinto-da-Rocha & H. Y. Yamaguti leg., 28.X. 2008.
- R. bonettii* 2471 – REPÚBLICA DOMINICANA, Parque Nacional Jaragua (estrada para Fondo Paradi, 1,8 km da highway), 44,17°48,692'N - 71°26,600'W, J. Huff leg., 12.I.2004, encontrado entre rochas.
- R. caribensis* 9341 – COLÔMBIA, Magdalena, Santa Marta (Finca Las Delicias), J. A. Noriega & J. A. Ochoa leg., 17.V.2008, 80 m.
- R. crassicauda* 10048 – VENEZUELA, Bolivar, Gran Sabana, Parque Nacional Canaima: Laguna Canaima (Isla Anatoly), 06°15.191'N - 62°50.945'W, L. Prendini & J. A. Ochoa leg., 27.VII.2009, 395 m ,savana e floresta.

- R. crassicauda* 9675 – BRASIL, Roraima, Normandia, 03°53'44"N - 59°37'40"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 14.XI.2008.
- R. crassicauda* 9676 – BRASIL, Roraima, Mucajaí, 02°27'38"N - 60°54'24"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 12.XI. 2008.
- R. crassicauda* 9677 – BRASIL, Roraima, Bonfim, 03°22'45"N - 59°49'18"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 13.XI. 2008.
- R. crassicauda* 9927 – BRASIL, Roraima, Alto Alegre, 02°56'34"N - 61°03'09"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 10.XI. 2008.
- R. garridoi* 10225 – CUBA, Guantanamo, G. Molisani *et al.* leg., X.2009.
- R. guanambiensis* A 9669 – BRASIL, Bahia, Guanambi (aeroporto de Guanambi), 14°13'00"S - 42°46'60"W, H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 17.XII. 2007.
- R. guanambiensis* A 9670 – BRASIL, Bahia, Guanambi (aeroporto de Guanambi), 14°13'00"S - 42°46'60"W, H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 17.XII. 2007.
- R. guanambiensis* B 9937 – BRASIL, Minas Gerais, Januária (P. N. Cavernas do Peruaçu), 15,12383°S - 44,24111°W, R. S. Recoder & M. Teixeira-Júnior leg., 04 - 25.I.2009.
- R. junceus* 1517 – CUBA, Santiago de Cuba Province, La Socapa (10 km SW de Santiago de Cuba), R. Teruel leg., 09.IV.1999.
- R. junceus* 1565 – CUBA, Holguín, Guardalavaca, W. Altmann leg., 29.III.1993.
- R. lacrau* 7637 – BRASIL, Bahia, Itaeté (Lapa do Bode), 12°56'9,1"S - 41°3'56,2"W, R. Pinto-da-Rocha, H. Y. Yamaguti, C. I. Mattoni leg., 21.I.2007, debaixo de rochas.
- R. laticauda* 10046 – VENEZUELA, Aragua, Girardot (P. N. Henri Pittier: Puerto Colômbia, Cristo Mirador), 10°30,572"N - 67°36,253'W, F. Rojas-Runjaic, A. Ferrer, L. Prendini & J. A. Ochoa, 01.VIII.2009, 1–10 m, área seca.

- R. laticauda* 10047 – VENEZUELA, Bolivar, Caroni (A. C. La Ceiba, entre Puerto Ordaz e Ciudad Bolívar), 08°14,023'N - 62°55 562'W, A. Yepez, M. Blanco & J. A. Ochoa leg., 15.VII.2009, 102 m, llanos.
- R. laticauda* 2462 – VENEZUELA, Caracas, C. Siederman & T. Sullivan leg., 2001.
- R. laticauda* 2845 – VENEZUELA, Distrito Federal, Guatire, R. C. West leg., 29.IV.2004, floresta seca, encontrado debaixo de rochas.
- R. laticauda* 9200 – VENEZUELA, Apure, Elorza (10 km SW de Elorza, estrada para San Felipe), 07°03,749'N - 69°30,249'W, J. A. Ochoa & S. Bazo leg., 05.X.2008, 89 m, llanos.
- R. laticauda* 9237 – VENEZUELA, Bolivar, Cedeño (Los Pijiguaos), 06°29,878'N - 67°02,600'W, J. A. Ochoa & S. Bazo leg., 12.X.2008, 76 m, llanos.
- R. laticauda* 9253 – VENEZUELA, Bolivar, Cedeño (Comunidade Corosal, Pijiguaos), J. A. Ochoa leg., 25.X.2008, 80 m, floresta.
- R. laticauda* 9256 – VENEZUELA, Bolivar, Ciudad Bolivar, 07°37,486'N - 64°05,924'W, J. A. Ochoa & S. Bazo leg., 24.X.2008, 117 m, llanos.
- R. pintoï* 9671 – BRASIL, Roraima, Amajari (Vila Tepequém), 03°47'54"N - 61°44'57"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 17.XI.2008.
- R. pintoï* 9672 – BRASIL, Roraima, Amajari (Vila Tepequém), 03°47'54"N - 61°43'08"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 11.XI.2008.
- R. pintoï* 9928 – BRASIL, Roraima, Normandia, 03°53'44"N - 59°37'40"W, H. Y. Yamaguti & R. Pinto-da-Rocha leg., 14.XI.2008.
- R. princeps* 1566 – REPÚBLICA DOMINICANA, Pedernales, Manuel Goja (3,9 km ao N), D. Huber leg., 9.V.1998.

- R. princeps* 3264 – REPÚBLICA DOMINICANA, Independencia, Isla Cabritos (posto do guarda-parque), 18,5622°N - 71,6973°W, E. S. Volschenk & J. Huff, 8.VII.2004, 20 m, floresta seca; encontrado debaixo de pedras.
- R. rochae* 1775 – BRASIL, Paraíba, Soledade, 07°02,118'S - 36°27,311'W, A. B. Kury & A. Giupponi, 16.III.1999, 575 m.
- R. rochae* 7638 – BRASIL, Bahia, Guanambi (7 km ao S), 14°17'5,6''S - 42°47'2,2''W, C. Mattoni, R. Pinto-da-Rocha & H. Y. Yamaguti leg., 24.I.2007, 533 m, cerrado.
- R. rochae* 7639 – BRASIL, Bahia, Guanambi (fazenda do Fabiano, 8 km a NE), 14°10'17,6''S - 42°43'56,4'', C. Mattoni, R. Pinto-da-Rocha & H. Y. Yamaguti leg., 24.I.2007, 539 m, encontrado debaixo de pedras, cerrado.
- R. rochae* 9682 – BRASIL, Minas Gerais, Janaúba (campus da UNIMONTES), H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 11.XII.2007.
- R. rochae* 9683 – BRASIL, Sergipe, Canindé de São Francisco (UHE Xingó), Arnaldo Jr. leg., 22.VIII.2007.
- R. rochae* 9684 – BRASIL, Bahia, Guanambi, 14°13'00"S - 42°46'60"W, H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 10 - 17.XII.2007.
- R. rochae* 9685 – BRASIL, Bahia, Jeremoabo (Espadado de Cima), 10°04'S - 38°23'W, H. Y. Yamaguti, T. J. Porto & M. B. DaSilva leg., 27.V.2008.
- R. rochae* 9926 – BRASIL, Bahia, Várzea do Poço, R. Pinto-da-Rocha leg., 19.X.2007.
- R. rochae* 9941 – BRASIL, Piauí, Castelo do Piauí, 05°13'43"S - 41°41'57"W, R. Pinto-da-Rocha & L. S. Carvalho leg., 13.VIII.2008.
- R. rochae* 9943 – BRASIL, Pernambuco, Serra Talhada, 07°58'11"S - 38°19'16"W, H. Y. Yamaguti, M. B. DaSilva & T. J. Porto leg., 30.V.2008.

- R. rochae* 9946 – BRASIL, Pernambuco, Vitória do Santo Antão, 08°07'S - 35°25'W, H. Y. Yamaguti, M. B. DaSilva & T. J. Porto leg., 28.V.2008.
- R. rochae* 9947 – BRASIL, Bahia, Ibotirama, 12°10'34"S - 43°11'33"W, H. Y. Yamaguti, M. B. Da Silva & T. J. Porto leg., 08.VI.2008.
- R. rochae* 9963 – BRASIL, Bahia, Barra, Igarité, R. Pinto-da-Rocha leg., 05.VI.2008.
- Tr. translucidus* 9668 – Brasil, Bahia, Lençóis (Chapada Diamantina, Gruta do Lapão), 12°34'00"S - 41°22'60"W, H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 20 - 29.I.2009.
- P. debilis* B 9678 – BRASIL, Piauí, Oeiras, 06°58'28"S - 42°06'31"W, H. Y. Yamaguti *et al.* leg., 03.VI.2008.
- P. debilis* B 9679 – BRASIL, Piauí, Piracuruca (próximo ao P. N. Sete Cidades), 04°10'02"S - 41°41'56.7"W, R. Pinto-da-Rocha & L. S. Carvalho leg., 16.VIII.2008.
- P. debilis* B 9680 – BRASIL, Piauí, Castelo do Piauí, 05°13'43"S - 41°41'57"W, R. Pinto-da-Rocha *et al.* leg., 13.VIII.2008.
- P. debilis* A 9681 – BRASIL, Bahia, Xique-Xique, 10°49'60"S - 42°43'60"W, T. J. Porto, leg., 02.X.2008.
- C. bani* 5127 – REPÚBLICA DOMINICANA, Independencia, Parque Nacional Isla Cabritos (atrás do posto do guarda-parque), 18,56287°N - 71,69762°W, L. Esposito leg., 08.VIII.2005, 23 m, floresta seca.
- C. exilicauda* 4479 – MÉXICO, Baja California Sur, Mulegé (Guerrero Negro, 11 km SE, lado oeste da Rota 1), 27°54,916'N - 113°55,333'W, L. Prendini & R. Mercúrio leg., 04.VII.2005, 18 m.

- C. gracilis* 5995 – GUATEMALA, Petén, sítio arqueológico Yax Há Mayan, 17°04'117"N - 89°23'59,1"W, J. Huff, C. Viquez & D. Ortiz leg., 11.VII.2006, 274 m, coletado na floresta perto das ruínas, debaixo de pedras e troncos.
- C. infamatus ornatus* 2003 – MÉXICO, Michoacan, Morelia, R. Cancino leg., 08.II.2002.
- C. margaritatus* 5989 – GUATEMALA, Zacapa, Huite (Antombran, Cerro Malpais), 14°56'35,1"N - 89°44'34,7"W, J. Huff, C. Viquez & D. Ortiz leg., 14.VII.2006, 81 m, região semi-árida com floresta de arbustos e cactus, coletado debaixo de pedras em áreas sombreadas.
- C. schmidtii* 5984 – GUATEMALA, Izabal, Rio Dulce (Hotel Tijax), 15°40'12,2"N - 89°00'27,0"W, J. Huff, C. Viquez & D. Ortiz leg., 08.VII.2006, 49 m, coletado na trilha em floresta tropical secundária madura.
- Ti. atriventer* 9033 – GRENADA, Balthazar, Saint Andrew Parish, 12,124°N - 61,660°W, L. Esposito & D. Schiff leg., 18.VII.2008, zona agrícola, debaixo de pedras.
- Ti. bahiensis* 5641 – BRASIL, São Paulo, Santana de Parnaíba, L. M. Guimarães leg., 09.X.2003.
- Ti. clathratus* 1567 – TRINIDAD & TOBAGO, Trinidad (ilha Gaspar Grande), L. Prendini leg., 07.VII.1999.
- Ti. metuendus* 1983 – PERU, Loreto (Rio Orosa e Iquitos), S. Gonzáles leg., 12.VI.2002, encontrado em tronco de árvore.
- Ti. michelii* 10207 – E.U.A, Porto Rico, El Yunque (Caribbean National Forest, Rota 191, intersecção com a Rota 9966), 18°19,640'N - 65°45,995'W, L. Prendini, J. Huff, L. Esposito & H. Y. Yamaguti leg., 23.X.2009, 359 m, floresta tropical primária com árvores grandes e dossel denso.

Ti. pictus microdon 9046 – SAINT VINCENT E GRENADINES, Bequia, (estrada para Hope Beach), 13,006°N - 61,221°W, L. Esposito & D. Schiff leg., 14.VII.2008, floresta tropical.

4. Resultados e discussão

4.1. Análises filogenéticas

Durante as análises de evidência total ocorreu algum problema no cálculo do comprimento das árvores, sendo que obtivemos um valor de ILD negativo para todas as matrizes de custo utilizadas. Isso já ocorreu em estudos anteriores (V. Bueno com. pes., D. Machado com. pes.), sendo que aparentemente ainda não se encontrou uma explicação satisfatória para o caso.

De qualquer forma, a árvore utilizando a matriz de custos 1:1:1 (fig. 1) foi a escolhida para a discussão por apresentar o menor ILD. Com esse parâmetro foi encontrada uma única árvore mais parcimoniosa, com 8071 passos. Usando a otimização *iterative pass* encontrou-se uma árvore cinco passos mais curta (8066 passos).

matriz	consenso	12s	16s	18s	28s	extAB	LCO	Morf	ILD
1:1:1	8066	1943	2097	530	547	1011	3119	376	-0,193032482
1:1:2	12557	2812	3050	589	619	1598	4950	376	-0,114438162
1:2:1	11057	2604	2825	555	605	1367	4203	376	-0,133670978
2:1:1	8408	2090	2241	530	570	1012	3119	376	-0,181969553
2:1:2	13201	3054	3313	589	665	1598	4950	376	-0,101810469
2:2:1	11738	2892	3108	555	651	1367	4203	376	-0,120463452
4:1:1	9021	2329	2498	530	616	1012	3119	376	-0,161733732
4:1:2	14282	3441	3766	589	746	1598	4950	376	-0,082901554
4:2:1	12979	3345	3594	555	732	1367	4203	376	-0,091917713

A árvore foi enraizada no ramo entre *Isometrus maculatus* e os outros táxons. Escolhemos esse ponto de enraizamento porque análises filogenéticas preliminares com os gêneros neotropicais de Buthidae (L. Prendini *et al. in prep.*) mostram que *I. maculatus* fica em posição basal dentro do grupo, formando, junto com o gênero *Ananteris*, um clado separado,

grupo-irmão de todos os outros gêneros. Os clados citados na discussão estão numerados na figura 3.

Na análise com caracteres morfológicos foram encontradas duas árvores mais parcimoniosas, com 368 passos (I.C. = 0,31). O consenso estrito (fig. 5) possui 370 passos. Optou-se por utilizar otimização ACCTRAN para visualização dos caracteres, de modo a preservar a hipótese de homologia primária (DePinna 1991).

O gênero *Rhopalurus* l.s. não é monofilético, como já proposto por alguns autores (Esposito *et al.* 2008), sendo que aparece polifilético em relação a todos os gêneros utilizados na análise. Esses resultados (fig. 1) sugerem um desmembramento do gênero *Rhopalurus* l.s. em quatro gêneros distintos. Todos esses gêneros também são corroborados pelo resultado das análises morfológicas isoladas (fig. 5), mas *Rhopalurus* l.s. ainda se mantém monofilético quando suportado apenas pelos dados de morfologia.

Alguns resultados foram comuns a todas as árvores obtidas na análise de evidência total (fig. 4). Todas as espécies das quais se utilizou mais de um indivíduo apareceram monofiléticas, com exceção de *R. amazonicus* e *R. crassicauda* (espécies que deverão ser sinonimizadas), que apareceram parafiléticas uma em relação à outra. Em todos os parâmetros, o gênero *Heteroctenus* aparece como grupo-irmão de *Centruroides* (o suposto grupo-irmão de *Rhopalurus* l.s.) e o gênero *Physoctonus* sempre forma um grupo monofilético com *Rhopalurus* s.s. (figura 4).

4.2. Taxonomia

Baseado nos resultados encontrados na fig. 1, o gênero *Rhopalurus* *l.s.* será dividido em quatro gêneros: *Rhopalurus* *s.s.*, *Heteroctenus* (revalidado) e dois gêneros novos (aqui chamados de gênero novo A e gênero novo B).

Apesar dos gêneros *Rhopalurus* *s.s.*, *Trogloorhopalurus*, *Physoctonus* e gên. nov. B formarem um grupo monofilético, optou-se pela separação nesses quatro gêneros, a fim de se manter uma coerência em relação à diagnose dessas novas composições, já que esse é um grupo muito diverso. Por exemplo, *Rhopalurus* *s.s.* e *Physoctonus* possuem carenas central lateral e posterior mediana do prossoma fundidas, mas em gên. nov. B e *Trogloorhopalurus* elas não são fundidas; *Rhopalurus* *s.s.* e gên. nov. B possuem aparelho estridulatório, ausente em *Trogloorhopalurus* e *Physoctonus*; *Rhopalurus* *s.s.* e gên. nov. B possuem grânulos supranumerários grandes e numerosos, *Trogloorhopalurus* e *Physoctonus* possuem grânulos pequenos e espaçados, em menor número. A criação de um único gênero para todas essas espécies potencialmente traria problemas em relação à taxonomia, já que a diagnose e descrição de um gênero tão abrangente seriam superficiais e pouco informativas.

De acordo com a nova classificação proposta, o gênero *Rhopalurus* *s.s.* passará a ser composto por *R. laticauda*, *R. caribensis* e *R. crassicauda*. O gênero *Heteroctenus* Pocock, 1893, atual sinônimo-júnior de *Rhopalurus*, será revalidado para abrigar as espécies que ocorrem nas Grandes Antilhas: *H. junceus*, *H. abudi*, *H. bonettii*, *H. garridoi* e *H. princeps*. Um gênero novo (gên. nov. A) será criado para o clado formado por *R. guanambiensis* e uma espécie não descrita e outro para *R. agamemnon*, *R. pinto*i e *R. rochae* (gên. nov. B). A espécie *R. lacrau* será transferida para o gênero *Trogloorhopalurus*, que permanece válido e passa a ser composto por

Tr. translucidus e *Tr. lacrau*. O gênero *Physoctonus* é válido e também passa a contar com duas espécies, *P. debilis* e uma espécie não descrita (*P. sp. nov. 1*).

A revisão taxonômica do gênero foi objeto de estudo da dissertação de mestrado do aluno Cláudio A. Souza, sob a orientação do Dr. Antonio Brescovit (IBSP) (Souza 2009). Ele propõe as seguintes sinonímias: *Rhopalurus amazonicus* com *R. laticauda*, *R. crassicauda* com *R. laticauda*, *R. crassicauda paruensis* com *R. laticauda*, *R. pintoï kourouensis* com gên. nov. *B pintoï* e *R. acromelas* com gên. nov. *B agamemnon*.

A sinonímia de *R. acromelas* com gên. nov. *B agamemnon* foi ratificada na presente tese. Os holótipos de ambas as espécies estão perdidos, mas gên. nov. *B agamemnon* é uma espécie facilmente determinável pela descrição original. Além disso, pudemos analisar espécimes coletados na localidade-tipo de *R. acromelas* (Teresina – PI), que se encaixavam na descrição original da espécie. As diferenças de coloração utilizadas pra distinguir as duas espécies estão dentro da variação de coloração apresentada entre os indivíduos de gên. nov. *B agamemnon*. Em todas as análises filogenéticas que realizamos até o momento, as duas espécies formam um grupo monofilético, sendo parafiléticas uma em relação à outra.

O gênero *Rhopalurus s.s.*, formado por *R. laticauda*, *R. caribensis* e *R. crassicauda*, ainda carece de estudos mais aprofundados, já que não foi possível se obter o holótipo de nenhuma dessas espécies para análise. *R. amazonicus* será sinonimizada com *R. crassicauda*, sendo que elas sempre formam um grupo monofilético e também não possuem diferenças significativas nem na morfologia e nem em dados moleculares. No entanto, a sinonímia de *R. crassicauda* com *R. laticauda* proposta por Souza (2009) não foi confirmada, já que as duas espécies formam grupos distintos na análise.

Foi possível confirmar a sinonímia de *R. pintoï kourouensis* com gên. nov. *B pintoï*, através da descrição original. Comparando-se a descrição com espécimes coletados próximo à localidade-tipo de gên. nov. *B pintoï*, nota-se que os caracteres utilizados para distinguir as duas subespécies (coloração mais escura e menor número de dentes pectíneos) estão dentro da variação que ocorre em gên. nov. *B pintoï*. Da mesma forma, foi possível confirmar a sinonímia de *R. crassicauda paruiensis* com *R. crassicauda*. Lourenço (2008) define a subespécie com base na coloração geral mais clara e com a faixa ventral no metassoma também mais clara. No entanto, a variação de coloração que existe dentro do gênero *Rhopalurus* s.s. é muito grande, sendo que foi observada entre indivíduos coletados em uma mesma localidade, não sendo o bastante para se definir um táxon distinto.

A espécie endêmica de Isla Mona (Porto Rico), *R. virkkii*, será sinonimizada com *H. abudi*. A espécie não foi descrita no trabalho original (Santiago-Blay 2009), mas obtivemos espécimes na localidade-tipo, sendo que é a única espécie de *Rhopalurus* que ocorre na ilha. Analisando esses espécimes em comparação com *H. abudi*, não encontramos diferenças significativas em sua morfologia e nem nas sequências moleculares (L. Prendini com. pes.) que justifiquem a separação em duas espécies. Basicamente as duas espécies são idênticas, apenas com pequenas diferenças na coloração, sendo que *H. abudi* é ligeiramente mais escuro que *R. virkkii*.

Como explicado anteriormente, não foi possível ter acesso às espécies *R. gibarae*, *R. granulimanus* e *R. melloleitaoi*, mas através das descrições originais podemos considerar que essas três espécies pertencem ao gênero *Heteroctenus*, por compartilharem caracteres, como as carenas anterior mediana e posterior mediana do prossoma fundidas, aparelho estridulatório com granulação do esternito muito fina e a ausência de tubérculo subaculear.

Foi encontrada uma espécie não descrita de *Physoctonus* e também uma espécie nova relacionada ao gên. nov. *A guanambiensis*. No entanto, as descrições dessas duas espécies ainda não puderam ser finalizadas porque os espécimes que serão designados como holótipos estão emprestados ao AMNH, devendo ser devolvidas em breve.

Não foi possível, até o momento, desenvolver uma chave de identificação para as espécies dos gêneros *Rhopalurus s.s.* e *Heteroctenus*. Apesar de ser possível diferenciar as espécies baseando-se apenas em sua morfologia, não foi possível criar uma chave dicotômica com caracteres discretos. Ainda serão feitos mais estudos com o intuito de finalizar essa chave.

Foram feitas redescrições dos gêneros derivados de *Rhopalurus l.s.*, ou seja, *Rhopalurus s.s.*, *Heteroctenus*, gên. nov. A e gên. nov. B, e do gênero *Troglohopalurus*, para onde foi transferida a espécie *Tr. lacrau*. Além disso, optou-se por apresentar também uma redescrição do gênero *Physoctonus* porque, ao ser removido de *Rhopalurus*, o autor apresentou apenas uma nova diagnose do gênero (Lourenço 2007), não fez uma redescrição completa.

Lista de caracteres morfológicos utilizados na análise filogenética

Procurou-se listar todos os caracteres morfológicos possíveis das espécies para a análise filogenética. Sempre que pertinente, foram utilizados caracteres já existentes na literatura, com as devidas modificações para se adequar aos terminais utilizados nessa análise. Os caracteres que não possuem indicação são originais, sendo fruto de um trabalho em conjunto com L. Prendini e L. Esposito que visa recuperar a filogenia dos Buthidae neotropicais (Prendini *et al.*, *in prep.*). A matriz de caracteres está na tabela I.

PROSSOMA

1. Carena ocular lateral:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,50$)

0. presente (fig. 35-39)

1. ausente

A perda da carena ocular lateral ocorre independentemente em *C. exilicauda*, *H. junceus* e *H. princeps*. O caráter agrupa os dois espécimes de *H. junceus* e os dois espécimes de *H. princeps*.

2. Carena central lateral:

($L=7$; $I.C.=0,14$; $I.R.=0,50$)

0. presente (figs. 35, 37-38)

1. ausente

A ausência da carena central lateral ocorre independentemente em *Ti. clathratus*, no clado *Ti. pictus microdon*⁺, e no clado formado por *Centruroides* e *Heteroctenus*, com reversão em *C. bani*, *C. margaritatus*, *H. garrido*i e *H. abudi*.

3. Carena anterior mediana:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0$)

0. presente (figs. 35-39)

1. ausente

A perda da carena anterior mediana ocorre independentemente em *C. bani*, *C. exilicauda* e *C. gracilis*.

4. Carena posterior mediana:

($L=5$; $I.C.=0,20$; $I.R.=0,20$)

0. presente (figs. 35-39)

1. ausente

A perda da carena posterior mediana ocorre independentemente em *I. maculatus*, *C. bani*, *C. exilicauda*, *C. gracilis* e *H. junceus*.

5. Relação entre as carenas anterior mediana e posterior mediana:

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,40$)

0. não fundidas (figs. 35-37)

1. fundidas (fig. 38)

Esse caráter se refere a quando as duas carenas se unem em suas extremidades, formando uma carena única contínua.

A fusão das duas carenas ocorre independentemente no gênero *Heteroctenus* (com reversão em *H. garridoi* e *H. abudi*) e em *Tr. lacrau*. O caráter não é aplicável para *C. bani*, *C. exilicauda*, *C. infamatus ornatus* e *C. gracilis* porque uma ou ambas as carenas estão ausentes nessas espécies.

6. Relação entre as carenas central lateral e posterior mediana:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,95$)

0. fundidas (figs. 36-37, 39)

1. não-fundidas (fig. 35, 38)

A exemplo do caráter 5, esse caráter se refere a quando as duas carenas formam uma carena única contínua.

A fusão das duas carenas ocorre de maneira independente no gên. nov. A e no clado formado pelos gêneros *Physoctonus* e *Rhopalurus s.s.*.

7. Olhos laterais, quantidade:

($L=1$; $I.C.=1,0$; $I.R.=1,0$)

0. três (fig. 36)

1. dois

Modificado do caráter 1 de Prendini (2000). A redução do número de olhos laterais, nessa análise, é uma autapomorfia do gênero *Zabius*. No entanto, essa redução

também é conhecida para vários outros gêneros da ordem que não estão presentes na análise, como *Chaerilus*, *Euscorpius* e *Opistophtalmus*.

8. Tubérculo lateral ocular, micro-ocelo posterior:

($L=6$; $I.C.=0,16$; $I.R.=0,37$)

- 0. presente
- 1. ausente

Esse caráter se refere à presença de um micro-ocelo, um tubérculo modificado, que ocorre posteriormente aos olhos laterais, mas ainda sem função conhecida.

O micro-ocelo ocorre independentemente em *Ti. michelii*, *Z. fuscus*, *H. junceus*, *H. bonettii*, *Tr. lacrau* e gên. nov. *B pintoii*. O caráter não é informativo para a análise geral, mas agrupa os dois espécimes de *H. junceus* e os três espécimes de gên. nov. *B pintoii*.

APÊNDICES

9. Quelícera, dedo fixo, setas dorso-basais:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,85$)

- 0. presentes (fig. 28)
- 1. ausentes (fig. 29)

O caráter se refere à um tufo de setas que ocorrem na superfície dorsal próximo à base do dedo fixo.

A perda das setas dorso-basais ocorre independentemente nos gêneros *Tityus* e *Zabius*.

10. Quelícera, disposição dos tubérculos medianos:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,85$)

- 0. grandes e em uma fileira transversal (fig. 28)
- 1. pequenos e espalhados (fig. 29)

Esse caráter se refere aos tubérculos dorsais medianos presentes na base dos dedos da quelícera.

A ocorrência de tubérculos pequenos e espalhados, sem algum tipo de organização, ocorre independentemente nos gêneros *Tityus* e *Zabius*.

11. Pedipalpo, patela, carenas internoventral e internodorsal:

($L=1$; $I.C.=1,0$; $I.R.=1,0$)

- 0. convergindo
- 1. separadas

Esse caráter se refere à relação entre as duas carenas internas da patela do pedipalpo, que podem ser separadas, quase paralelas, ou podem convergir distalmente.

A patela com as carenas internas convergindo é uma autapomorfia do gênero *Centruroides*.

12. Pedipalpo, quela, carena dorsal acessória:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,33$)

- 0. granular
- 1. não-granular

Modificado do caráter 20 de Prendini (2000). Esse caráter se refere à carena dorsal acessória, que está presente em todas as espécies da análise, podendo ser uma carena típica, granular, ou então uma carena não-granular, apenas com a crista.

A carena não-granular ocorre independentemente em *Ti. bahiensis*, no clado formado por *Ti. metuendus* e *Ti. michelii*, e em *C. bani*.

13. Pedipalpo, quela, carena mediana:

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,66$)

- 0. presente (fig. 24)
- 1. ausente

A ausência da carena mediana ocorre de maneira independente em *C. infamatus ornatus*, *Tr. translucidus* e no gênero *Heteroctenus*, com reversão em *H. bonettii*.

14. Pedipalpo, quela, carena ventral acessória:

($L=5$; $I.C.=0,20$; $I.R.=0,50$)

- 0. presente (fig. 24)
- 1. ausente

A carena ventral acessória é perdida independentemente em *C. bani*, *C. gracilis*, *Tr. translucidus*, *H. garrido*i e no clado formado por *H. princeps* e *H. abudi*.

15. Pedipalpo, quela, carena internoventral:

($L=7$; $I.C.=0,14$; $I.R.=0,83$)

0. presente (fig. 24)

1. ausente

Modificado dos caracteres 29 e 30 de Prendini (2000). A ausência da carena internoventral ocorre independentemente em *I. maculatus*, *Ti. atriventer*, *Ti. michelii*, no clado formado pelos gêneros *Physoctonus* e *Rhopalurus* s.s. e no clado formado por *Centruroides* e *Heteroctenus*, com reversão em *C. bani* e no clado formado por *C. gracilis* e *C. margaritatus*.

16. Pedipalpo, quela, carena internomediana:

($L=8$; $I.C.=0,12$; $I.R.=0,50$)

0. presente (fig. 24)

1. ausente

Modificado do caráter 35 de Prendini *et al.* (2003). A presença da carena internomediana ocorre de modo independente no gênero *Physoctonus*, no gênero *Tityus* (revertendo em *Ti. michelii*) e no clado formado pelos gêneros *Zabius*, *Centruroides* e *Heteroctenus*, sendo que reverte no clado *C. exilicauda*+, voltando a aparecer em *C. gracilis* e reverte também no gênero *Heteroctenus*, voltando a aparecer em *H. bonettii*.

17. Pedipalpo, quela, carena internodorsal:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0$)

0. presente (fig. 24)

1. ausente

A ausência da carena internodorsal não é informativa pra análise, sendo que ocorre de maneira independente em *I. maculatus* e *Ti. michelii*.

18. Pedipalpo, fêmur, carena acessória externa:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,75$)

- 0. ausente
- 1. presente (fig. 24)

A presença da carena acessória ocorre de maneira independente em *C. schmidtii* e no gênero *Physoctonus*.

19. Pedipalpo, dedo fixo, número de fileiras medianas de grânulos:

($L=8$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,60$)

- 0. oito
- 1. nove
- 2. treze ou mais

Modificado do caráter 55 de Soleglad & Fet (2003). A quantidade de fileiras medianas de grânulos no dedo fixo é bastante conservada, raramente ocorrendo uma variação nesse número.

O estado plesiomórfico é a presença de oito fileiras, sendo que ocorrem nove fileiras de modo independente em *Z. birabeni*, no clado formado por *C. gracilis* e *C. margaritatus*, em *H. garridoi*, *H. princeps* e *Tr. translucidus*. O gênero *Tityus* e *Z. fuscus* possuem 13 ou mais fileiras de grânulos, sendo esse um dos caracteres diagnósticos para o gênero *Tityus*.

20. Pedipalpo, dedos, grânulos supranumerários:

($L=5$; $I.C.=0,40$; $I.R.=0,75$)

- 0. ausentes (fig. 26b)
- 1. grandes e numerosos, geralmente quatro grânulos (fig. 26a)
- 2. pequenos e espaçados, geralmente dois grânulos (fig. 26c)

Modificado do caráter 52 de Soleglad & Fet (2003). Grânulos supranumerários são grânulos menores que ocorrem tanto externa quanto internamente às fileiras medianas de grânulos nos dedos dos pedipalpos, intercalados entre os grânulos acessórios (que são maiores e se localizam na base de cada fileira mediana).

A ausência dos grânulos supranumerários ocorre em *I. maculatus* e nos gêneros *Tityus* e *Zabius*. Em *Tr. translucidus* e no gênero *Physoctonus*, os grânulos supranumerários são pequenos, bem menores que os grânulos medianos, e são mais espaçados, ocorrendo em menor quantidade.

21. Pedipalpo, dedo móvel, quantidade de fileiras medianas de denticulos:

($L=10$; $I.C.=0,30$; $I.R.=0,80$)

- 0. oito
- 1. nove
- 2. onze
- 3. treze ou mais

Modificado do caráter 55 de Soleglad & Fet (2003). O número de fileiras medianas de grânulos no dedo móvel varia um pouco mais que no dedo fixo.

O estado plesiomórfico, a exemplo do dedo fixo, é de oito fileiras. No gênero *Tityus* e em gên. nov. *B. pinto*i ocorrem treze ou mais fileiras. Em *Tr. translucidus* e no gênero *Rhopalurus* s.s. ocorrem nove fileiras. No clado formado pelos gêneros *Zabius*, *Centruroides* e *Heteroctenus* ocorrem diversas transformações. O estado plesiomórfico para esse clado são nove fileiras, sendo que se modifica para treze fileiras em *Z. fuscus*, e modifica para oito fileiras em *H. abudi* e no gênero *Centruroides*. Além disso, *C. margaritatus* possui nove e *C. gracilis* possui onze fileiras.

22. Pedipalpo, tibia, formato nos machos:

($L=6$; $I.C.=0,16$; $I.R.=0,50$)

- 0. dilatada (fig. 30)
- 1. não dilatada

Modificado do caráter 9 de Prendini (2004). Esse caráter se refere à dilatação principalmente da região interna (prolateral) da mão do pedipalpo (base da tibia), sendo que o estado plesiomórfico é apresentar a tibia dilatada.

A não-dilatação ocorre independentemente em *I. maculatus*, *Ti. clathratus*, no gênero *Centruroides* (revertendo para dilatada em *C. margaritatus*), em *Tr. translucidus* e no gênero *Physoctonus*. O caráter é inaplicável para *Tr. lacrau* porque até o momento não se conhecem machos dessa espécie.

23. Pedipalpo, tibia, formato nas fêmeas:

($L=5$; $I.C.=0,20$; $I.R.=0$)

- 0. dilatada

1. não dilatada

Modificado do caráter 9 de Prendini (2004). Esse caráter é igual ao caráter 22, mas se referindo às fêmeas.

O caráter não é informativo para a análise, já que ocorre de forma independente em *Ti. pictus microdon*, *Ti. michelii*, *Z. fuscus*, *C. bani* e *C. margaritatus*. O caráter é inaplicável para gên. nov. A sp. nov. 1 e para *Tr. translucidus* porque até o momento não existem fêmeas conhecidas para essas espécies. O caráter também é inaplicável para *Ti. atriventer* e *Z. birabeni* porque não foi possível obter indivíduos fêmeas dessas espécies para a análise, sendo que a literatura não é informativa.

24. Pedipalpo, dedo fixo, formato (machos):

($L=11$; $I.C.=0,18$; $I.R.=0,78$)

0. reto (fig. 31)
1. ligeiramente curvado (fig. 33)
2. fortemente curvado (fig. 32)

Modificado do caráter 10 de Prendini (2004). Esse caráter se refere à curvatura dorsal do dedo fixo dos pedipalpos dos machos, quando visto lateralmente, o que leva à formação de uma abertura entre os dedos. Trata-se de um dimorfismo sexual secundário. O estado 1 se refere a quando a curvatura é suave, ao longo do dedo inteiro. O estado 2 se refere a quando a curvatura é bastante brusca e fica na região basal do dedo.

O dedo fixo é reto em *I. maculatus*, mudando para ligeiramente curvado no clado gên. nov. A sp. nov. 1 +. Em gên. nov. A *guanambiensis*, *H. junceus* e *H. princeps*, ele muda para fortemente curvado, mas reverte para reto no clado formado por *Ti. atriventer*

e *Ti. clathratus*, em *Ti. pictus microdon*, no gênero *Centruroides* e no clado *Tr. lacrau* +. Dentro desse clado, há ainda uma modificação para ligeiramente curvado no gênero *Rhopalurus* s.s. e outra para fortemente curvado no gên. nov. B. O caráter é inaplicável para *Tr. translucidus* pela ausência de machos conhecidos para a espécie.

25. Pedipalpo, dedo móvel, formato (machos):

($L=11$; $I.C.=0,18$; $I.R.=0,78$)

- 0. reto (fig. 31)
- 1. ligeiramente curvado (fig. 33)
- 2. fortemente curvado (fig. 32)

Modificado do caráter 11 de Prendini (2004). Esse caráter é redundante com o caráter 24 para as espécies utilizadas nessa análise, ocorrendo exatamente as mesmas transformações.

26. Pedipalpo, dedo móvel, lobo basal (machos):

($L=5$; $I.C.=0,20$; $I.R.=0,88$)

- 0. ausente
- 1. presente (fig. 33)

Modificado do caráter 24 de Prendini *et al.* (2003). Esse caráter se refere à presença de um lobo na porção basal do gume do dedo móvel dos pedipalpos, ocorrendo antes da metade do dedo.

A presença do lobo basal ocorre no gênero *Tityus* (revertendo no clado formado por *Ti. atriventer* e *Ti. clathratus*), no gênero *Centruroides* (revertendo em *C. schmidtii*) e

no gên. nov. B. O caráter é inaplicável para *Tr. translucidus* pela ausência de machos conhecidos para a espécie.

27. Pedipalpo, dedo móvel, lobo mediano (machos):

$(L=1; I.C.=1,0; I.R.=1,0)$

0. ausente

1. presente

Modificado do caráter 25 de Prendini *et al.* (2003). Esse caráter se refere à presença de um lobo no gume do dedo móvel dos pedipalpos, mas que se localiza na região mediana do dedo.

A presença do lobo mediano é uma autapomorfia do gênero *Zabius*. Provavelmente esse caráter pode ser agrupado com o caráter 26, já que o lobo basal não ocorre em *Zabius*. O caráter é inaplicável para *Tr. translucidus* pela ausência de machos conhecidos para a espécie.

28. Pedipalpo, dedo fixo, lobo basal (machos):

$(L=; I.C.=; I.R.=)$

0. ausente

1. presente (fig. 33)

Idem ao caráter 26, mas para o dedo fixo dos pedipalpos.

O lobo basal ocorre em *Ti. bahiensis*, no clado *Z. birabeni* + (revertendo no gênero *Centruroides* e em *H. junceus*) e em gên. nov. *B. rochae*. O caráter é inaplicável para *Tr. translucidus* pela ausência de machos conhecidos para a espécie.

29. Pedipalpo, dedo fixo, lobo mediano (machos):

$(L=1; I.C.=1,0; I.R.=1,0)$

- 0. ausente
- 1. presente

Idem ao caráter 27, mas para o dedo fixo dos pedipalpos.

A presença do lobo mediano é uma autapomorfia do clado formado por *Ti metuendus* e *Ti michelii*. O caráter é inaplicável para *Tr. translucidus* pela ausência de machos conhecidos para a espécie.

30. Pedipalpo, fêmur, tricobótrio *d2*:

$(L=1; I.C.=1,0; I.R.=1,0)$

- 0. ausente (quatro tricobótrios do grupo *d*)
- 1. presente (cinco tricobótrios do grupo *d*)

Apesar de pertencer ao grupo *d* (tricobótrios da superfície dorsal do fêmur), o tricobótrio *d2* geralmente migra para a superfície interna (prolateral).

A perda do tricobótrio *d2* é uma autapomorfia do gênero *Zabius*.

31. Pedipalpo, dedo fixo, posição relativa do tricobótrio *db*:

$(L=7; I.C.=0,42; I.R.=0,83)$

- 0. distal ao *et*
- 1. aproximadamente oposto ao *et*
- 2. entre o *et* e o *est* (fig. 23)

3. aproximadamente oposto ao *est*

Modificado do caráter 5 de Lourenço (1979). Esse caráter vem sendo utilizado para diferenciar os gêneros *Centruroides* e *Rhopalurus* s.s..

O estado plesiomórfico do caráter é a posição do tricobótrio *db* distal ao *et*. Ele muda para o *db* posicionado entre o *et* e o *est* no gên. nov. A e no clado *Tr. lacrau* + (mudando para o *db* aproximadamente oposto ao *est* em *P.* sp. nov. 1). No gênero *Zabius* ele é aproximadamente oposto ao *est*, e aproximadamente oposto ao *et* em *C. margaritatus* e no gênero *Heteroctenus* (revertendo novamente para distal ao *et* em *H. princeps*).

32. Pedipalpo, dedo fixo, posição relativa do tricobótrio *est*:

($L=6$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,71$)

0. aproximadamente oposto ao *db*
1. entre o *db* e o *et*
2. basal ao *et*

Modificado do caráter 86 de Stockwell (1989). O estado plesiomórfico do caráter é o tricobótrio *est* posicionado entre o *db* e o *et*, sendo que muda para basal ao *et* e *H. princeps* e nos gêneros *Tityus* e *Centruroides* (revertendo para entre o *db* e o *et* em *C. margaritatus*). O tricobótrio *est* aproximadamente oposto ao *db* é uma autapomorfia do gênero *Zabius*.

33. Pedipalpo, dedo fixo, posição relativa do tricobótrio *et*:

($L=6$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,82$)

- 0. entre o *dt* e o *db* (fig. 23)
- 1. aproximadamente oposto ao *db*
- 2. entre o *db* e o *est*

O estado plesiomórfico do caráter é o tricobótrio *et* entre o *db* e o *est*. Ele muda para entre o *dt* e o *db* no gên. nov. A e no clado *Tr. lacrau* + (mudando novamente para aproximadamente oposto ao *db* em *P. sp. nov. 1*). Ele muda para aproximadamente oposto ao *db* em *C. margaritatus* e no gênero *Heteroctenus* (mudando novamente para entre o *dt* e o *db* em *H. princeps*).

34. Perna I, espinho pedal prolateral:

(*L*=4; *I.C.*=0,25; *I.R.*=0,75)

- 0. simples
- 1. bifurcado (fig. 27)

O espinho pedal prolateral é simples em *I. maculatus* e nos gêneros *Tityus*, *Zabius* e *Physoctonus*.

35. Perna I, tarso, disposição das setas ventrais:

(*L*=6; *I.C.*=0,16; *I.R.*=0,61)

- 0. tufo de setas
- 1. setas em duas fileiras

As setas ventrais formam um tufo de setas nos tarsos das pernas I em *I. maculatus*, *Ti clathratus*, no clado *Ti. pictus microdon* +, no gênero *Centruroides*, em *H. garrido*i e em *H.princeps*.

36. Perna I, tarso, formato das setas ventrais:

($L=7$; $I.C.=0,28$; $I.R.=0,28$)

- 0. finas e acuminadas
- 1. espessas e acuminadas
- 2. curtas e espessas, não acuminadas

Modificado dos caracteres 93 de Stockwell (1989), 68, 69 e 70 de Prendini (2000). As setas espessas e acuminadas ocorrem no gênero *Zabius*, em *C. infamatus ornatus*, *C. gracilis* e em *H. princeps*. Já as setas curtas e rombas ocorrem em *C. bani* e em *H. bonettii*.

37. Perna IV, tarso, disposição das setas ventrais:

($L=7$; $I.C.=0,14$; $I.R.=0,80$)

- 0. tufo de setas
- 1. setas em duas fileiras

As setas ventrais organizadas em um tufo de setas nos tarsos das pernas I ocorrem de maneira independente em *I. maculatus*, *Ti clathratus*, no clado *Ti. pictus microdon* +, no gênero *Centruroides*, em *H. garridoii*, *H. princeps* e no gênero *Rhopalurus s.s.*.

38. Perna IV, tarso, formato das setas ventrais:

($L=7$; $I.C.=0,28$; $I.R.=0,28$)

- 0. finas e acuminadas
- 1. espessas e acuminadas
- 2. curtas e espessas, não acuminadas

Modificado dos caracteres 93 de Stockwell (1989), 68, 69 e 70 de Prendini (2000). A exemplo do caráter 36, as setas espessas e acuminadas ocorrem no gênero *Zabius*, em *C. infamatus ornatus*, *C. gracilis* e em *H. princeps*. Já as setas curtas e rombas ocorrem em *C. bani* e em *H. bonettii*.

MESOSSOMA

39. Esternito III, pentes, formato dos dentes (ver capítulo 2):

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,89$)

- 0. retos, com lados quase paralelos
- 1. superfície dorsal com formato sinuoso (elevação na superfície dorsal)

O caráter se trata da presença de uma elevação na superfície dorsal dos dentes dos pentes, que confere à ela um formato sinuoso.

A presença dessa elevação ocorre de maneira independente nos gêneros *Heteroctenus* (revertendo em *H. garridoi* e *H. abudi*) e gên. nov. B.

40. Esternito III, pentes, dentes proximais, superfície dorsal (ver capítulo 2):

($L=4$; $I.C.=,50$; $I.R.=0,90$)

- 0. lisa ou levemente granulada
- 1. com estrias irregulares
- 2. com estrias grandes e regulares (estridulatórias)

Esse caráter diz respeito à ornamentação da superfície dorsal dos dentes dos pentes.

O estado plesiomórfico é a superfície dos dentes lisa ou apenas levemente granulada. O estado 1 se refere a uma estriação totalmente irregular, recobrindo o dente inteiro (não restrito à superfície dorsal) que ocorre apenas no gênero *Troglorhopalurus*. O estado 2 se refere à estriação grande e regular, concentrada na porção proximal do dente, que ocorre nas espécies que possuem aparelho estridulatório. Ela ocorre independentemente no gênero *Heteroctenus* e no clado formado pelos gêneros *Physoctonus*, *Rhopalurus* s.s. e gên. nov. B (revertendo à superfície lisa no gênero *Physoctonus*).

41. Esternito III, pentes, dobras na superfície dorsal dos dentes proximais (ver capítulo 2):

($L=6$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,83$)

- 0. nódulo única
- 1. várias dobras
- 2. dobras ausentes

Esse caráter trata de pequenas dobras presentes na superfície dorsal dos dentes dos pentes, formando nódulos.

A presença de várias dobras ocorre independentemente nos gêneros A, *Heteroctenus* (revertendo em *H. princeps*) e em gên. nov. B *rochae*. A presença de um único nódulo ocorre no clado *C. exilicauda* + (revertendo em *C. exilicauda*).

42. Esternito III, pentes, macrosetas na superfície dorso-basal dos dentes:

$(L=5; I.C.=0,20; I.R.=0,88)$

- 0. presentes
- 1. ausentes

As macrosetas estão presentes de modo independente em *I. maculatus*, gên. nov.

A sp. nov. 1, gênero *Heteroctenus*, *Tr. translucidus* e gên. nov. B

43. Esternito III, pentes, formato das sensilas:

$(L=2; I.C.=1,0; I.R.=1,0)$

- 0. curtas e rombas (fig. 59)
- 1. alongadas e achatadas (fig. 60)
- 2. alongadas e acuminadas (fig. 58)

As sensilas dos dentes de formato curto e rombo é o estado plesiomórfico desse caráter. Uma modificação para sensilas alongadas e rombas ocorre no gênero *Tityus* e uma modificação para sensilas alongadas e acuminadas ocorre no gênero *Troglophalurus*.

44. Esternito III, pentes, setas da fulcra dorsal proximal:

$(L=12; I.C.=0,41; I.R.=0,81)$

- 0. uma
- 1. duas
- 2. três
- 3. quatro

4. seis ou mais
5. ausentes

O estado plesiomórfico do caráter é a presença de apenas uma seta na fulcra dos pentes. Essa seta é perdida independentemente em *I. maculatus*, gênero *Zabius*, *C. exilicauda*, *C. margaritatus* e gênero *Physoctonus*. *Ti michelii* é a única espécie que possui duas setas na fulcra. No gênero *Heteroctenus* ocorre uma mudança para três setas em *H. garridoi* e para quatro setas em *H. junceus* e para seis ou mais setas no clado *H. bonettii* + (revertendo a quatro setas em *H. princeps*). Também muda para quatro setas no gên. nov. B, sendo que em gên. nov. B *pintoii* muda novamente para seis ou mais setas.

45. Esternito III (fêmeas), lamela proximal mediana do pente:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0$)

0. semelhante às outras
1. dilatada

Modificado do caráter 16 de Prendini (2004). A dilatação da lamela proximal ocorre apenas no gênero *Tityus*, mas reverte em *Ti bahiensis* e *Ti michelii*. Além disso, não é aplicável para as espécies *Ti atriventer* e *Z. birabeni*, das quais não obtivemos fêmeas par a análise, e nem para as espécies gên. nov. A sp. nov. 1 e *Tr. translucidus*, das quais não existem fêmeas conhecidas até o momento.

46. Esternito III, pentes, alargamento basal (ver capítulo 2):

($L=6$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,89$)

0. Ausente (semelhante à largura da porção mediana)

1. Leve (cerca de 1,5x a largura da porção mediana)
2. Acentuado (mais de 2x a largura da porção mediana)

No gênero *Heteroctenus* ocorre um alargamento acentuado da porção proximal dos pentes, sendo que reverte para um alargamento leve em *H. princeps*. Já no clado *Tr. lacrau* + ocorre um alargamento leve nos pentes, que reverte para ausente no gênero *Physoctonus*. Ocorre uma mudança para alargamento acentuado no gên. nov. B, com uma reversão para alargamento leve em gên. nov. B *rochae*.

47. Esternito III, sulco na margem anterior da placa pectinal:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,92$)

0. presente (fig. 61b)
1. ausente

A presença de um sulco na margem anterior da placa pectinal ocorre independentemente em *Ti atriventer*, *Tr. translucidus* e no gên. nov. B.

48. Esternito III (machos), formato da margem posterior da placa pectinal:

($L=6$; $I.C.=0,16$; $I.R.=0,77$)

0. curvada (figs. 61-63)
1. reta

A placa pectinal com margem posterior curvada está presente de forma independente em *Ti. bahiensis*, no clado formado por *Ti. metuendus* e *Ti. clathratus*, no gênero *Zabius*, no clado *C. exilicauda* +, em *Tr. translucidus* e em gên. nov. B *rochae*. O

caráter é inaplicável para *Tr. lacrau* porque até o momento não existem machos conhecidos para a espécie.

49. Esternito III (machos), depressões na placa pectinal:

($L=8$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,70$)

- 0. depressão mediana única
- 1. duas depressões (fig. 61c)
- 2. ausentes

O caráter trata de pequenas depressões circulares que podem estar presentes na placa pectinal dos machos.

O estado plesiomórfico é a presença de duas depressões. Ocorre uma mudança para uma depressão mediana única no gênero *Tityus* (sendo que são perdidas em *Ti michelii* e no clado formado por *Ti. atriventer* e *Ti metuendus*) e no gênero *Heteroctenus*. Além disso, ocorrem perdas independentes das depressões em *I. maculatus*, *C. exilicauda*, *C. gracilis* e no clado formado por *Physoctonus*, *Rhopalurus s.s.* e gên. nov. B.

50. Esternito III, carena ventral mediana:

($L=9$; $I.C.=0,22$; $I.R.=0,81$)

- 0. elevação anterior alargada (fig. 63)
- 1. elevação anterior estreita (figs. 61-62)
- 2. sem elevação

O estado plesiomórfico do caráter é a ausência da elevação na carena. Ocorrem mudanças independentes para a presença de uma elevação estreita em gên. nov. A

guanambiensis, *Tr. translucidus* e gên. nov. B. Além disso, ocorrem mudanças independentes para a presença de uma elevação anterior alargada no clado *Z. birabeni* + (com uma mudança para elevação anterior estreita no gênero *Heteroctenus*) e no gênero *Rhopalurus s.s.*.

51. Esternito III, margem lateral:

($L=4$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,90$)

- 0. não pronunciada (fig. 61)
- 1. quilha granulada
- 2. quilha lisa (fig. 63)

A presença de uma quilha granulada nas margens laterais do esternito é uma autapomorfia do gênero *Zabius*. A presença de uma quilha lisa ocorre em *Heteroctenus* e no clado formado por *Physoctonus*, *Rhopalurus s.s.* e gên. nov. B, com uma reversão para quilha não pronunciada no gênero *Physoctonus*.

52. Esternito III, superfície ventral submediana:

($L=5$; $I.C.=0,40$; $I.R.=0,91$)

- 0. lisa ou levemente granulada
- 1. depressão com grânulos grandes e regulares (fig. 62)
- 2. depressão com grânulos muito pequenos (fig. 63)

Esse caráter está relacionado com a presença de depressões no esternito que têm relação com a presença do aparelho estridulatório.

O estado plesiomórfico seria a ausência das depressões granuladas no esternito III. A presença das depressões com uma granulação fina ocorre de forma independente no gên. nov. A, no clado formado pelos gêneros *Centruroides* e *Heteroctenus*, em *Tr. translucidus* e no gênero *Rhopalurus s.s.*. Já o gên. nov. B possui as depressões com uma granulação maior e mais evidente, grânulos grandes, acuminados e esparsos de maneira aproximadamente regular ao longo da depressão.

53. Esternito V, superfície mediana posterior (machos):

$(L=1; I.C.=1,0; I.R.=1,0)$

- 0. com área elevada lisa (fig. 45)
- 1. sem área elevada (fig. 44)

Esse caráter se refere à presença de uma elevação lisa na superfície posterior do esternito V, geralmente de coloração mais clara, mais evidente em espécies de coloração escura.

A ausência dessa elevação lisa é autapomorfia do gênero *Physoctonus*. Novamente, o caráter não é aplicável para *Tr. lacrau* porque não se conhecem machos para a espécie até o momento.

54. Esternito VI, carena ventral submediana:

$(L=7; I.C.=0,14; I.R.=0,64)$

- 0. presente (fig. 41b)
- 1. ausente

A carena ventral submediana do esternito VI está presente no clado *Ti. bahiensis* + (com uma reversão em *Ti. clathratus*) e no clado formado por *Z. birabeni* + e *Tr. lacrau* + (com reversões em *C. schmidtii*, *H. junceus*, *H. abudi* e gênero *Physoctonus*).

55. Esternito VI, carena ventral lateral:

($L=6$; $I.C.=0,16$; $I.R.=0,66$)

- 0. presente (fig. 41c)
- 1. ausente

A carena ventral lateral ocorre no esternito VI de modo independente em *Ti. clathratus*, no clado *Ti. pictus microdon*, em *H. junceus*, no clado formado por *H. princeps* e *H. abudi* e no gênero *Physoctonus*.

56. Esternitos III-VI, formato dos espiráculos:

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,57$)

- 0. largos, mais que 5x o comprimento (figs. 44-45)
- 1. curtos, menos de 3x o comprimento (fig. 61d)

Modificado do caráter 101 de Soleglad & Fet (2003). O espiráculo curto ocorre independentemente no gên. nov. A, em *Ti. atriventer*, e nos gêneros *Zabius* e *Troglorhopalurus*.

57. Tergito I, carena lateral:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0$)

- 0. presente (fig. 40c)

1. ausente

O caráter não foi informativo para a análise, pois ocorre independentemente em *Ti. clathratus* e *H. bonettii*.

58. Tergito I, carena submediana:

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,50$)

0. presente (fig. 40b)
1. ausente

A carena submediana no tergito I está presente no gên. nov. A, em *Ti clathratus*, *Z. birabeni* e *H. junceus*.

59. Tergito II, carena lateral:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0$)

0. presente (fig. 40c)
1. ausente

O caráter não foi informativo para a análise porque a carena está presente independentemente em *Ti. clathratus* e *H. bonettii*.

60. Tergito II, carena mediana:

($L=1$; não-informativo)

0. presente (fig. 40a)
1. ausente

A ausência da carena mediana no tergito II é autapomorfia de *Ti. bahiensis*, não sendo informativa para a análise.

61. Tergitos III-VI, carena lateral:

($L=6$; $I.C.=0,16$; $I.R.=0,37$)

- 0. presente (fig. 40c)
- 1. ausente

A carena lateral nos tergitos III-VI está presente no clado formado por *Ti. atriventer* e *Ti. clathratus* e no clado formado por *Centruroides* e *Heteroctenus* (com reversões em *C. schmidt*, *C. margaritatus*, *H. garrido* e no clado formado por *H. princeps* e *H. abudi*).

62. Tergitos III-VI, carena submediana:

($L=7$; $I.C.=0,14$; $I.R.=0,80$)

- 0. ausente ou obsoleta
- 1. presente (fig. 40b)

A carena submediana está presente nos gêneros *A* e *Zabius*, em *Ti. clathratus*, *C. margaritatus*, *H. garrido*, *H. abudi* e no clado formado por gên. nov. *B agamemnon* e gên. nov. *B rochae*.

63. Tergito VII, carena mediana:

($L=5$; $I.C.=0,40$; $I.R.=0,40$)

- 0. quilha granular (fig. 42a)

1. elevação granular
2. elevação não granular

A carena mediana do tergito VII é a que apresenta maior variação de forma, podendo ser apenas uma elevação, sem o formato de uma carena típica.

A elevação granular ocorre em *H.bonettii* e no gênero *Centruroides*, com uma mudança para elevação não-granular em *C. schmidtii* e uma reversão para quilha granular no clado formado por *C. gracilis* e *C. margaritatus*. Além disso, *H. princeps* também possui elevação granular.

64. Tergito VII, coloração geral:

($L=10$; $I.C.=0,10$; $I.R.=0,75$)

0. mais claro que os outros segmentos (figs. 12 e 17)
1. igual aos outros segmentos (figs. 13 e 20)

A mudança do tergito VII para uma coloração mais clara que os outros tergitos do mesossoma ocorre independentemente em gên. nov. A sp. nov. 1, *Ti. bahiensis*, *Z. birabeni*, gênero *Centruroides* (com reversões em *C. exilicauda* e *C. gracilis*), *H. junceus*, *H.abudi*, gênero *Rhopalurus* s.s. e gên. nov. B *agamemnon*.

METASSOMA

65. Segmento I, superfície dorsal:

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,76$)

- 0. levemente granuloso, grânulos pequenos, uniformes
- 1. com fileiras de grânulos destacados (fig. 46a)

Esse caráter diz respeito ao que supostamente seria a evidência da presença de carenas dorsais submedianas (DSM), encontradas em outras famílias (Ochoa *et al.* 2010).

Os grânulos destacados estão ausentes em *I. maculatus*, gênero *Tityus*, gênero *Centruroides* e *Tr. translucidus*.

66. Segmento II, carena lateral inframediana:

($L=7$; $I.C.=0,28$; $I.R.=0,80$)

- 0. inteira (fig. 46c)
- 1. restrita à região posterior do segmento
- 2. ausente

A condição plesiomórfica desse caráter é a carena restrita à região posterior do segmento. A carena é inteira em gên. nov. *A. guanambiensis*, *Ti. atriventer*, *Z. birabeni* e no clado *Tr. lacrau* +, com reversões em *Tr. lacrau* e no gênero *Physoctonus*. Em *C. exilicauda* a carena é ausente.

67. Segmento III, carena lateral inframediana:

($L=6$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,90$)

- 0. inteira (fig. 46c)
- 1. restrita à região posterior do segmento
- 2. ausente

O estado plesiomórfico do caráter é a ausência da carena. A carena restrita à região posterior ocorre independentemente em gên. nov. A, *Ti. pictus microdon*, *C. gracilis* e no clado formado pelos gêneros *Physoctonus*, *Rhopalurus s.s.* e gên. nov. B (com uma mudança para carena inteira no gênero *Rhopalurus s.s.*). Além disso, *Z. fuscus* também possui a carena inteira.

68. Segmento III, carenas dorsais laterais, grânulos distais:

($L=6$; $I.C.=0,16$; $I.R.=0,73$)

- 0. similares aos proximais
- 1. maiores e acuminados (figs. 48 e 50)

Modificado do caráter 40 de Prendini (2004). O segmento III com grânulos distais de tamanho similar aos proximais estão presentes em *Ti. michelii*, gênero *Zabius*, no clado *C. exilicauda* + (com uma reversão em *C. infamatus ornatus*), em *Tr. translucidus* e em gên. nov. *B rochae*.

69. Segmento IV, carena lateral inframediana:

($L=1$; não-informativo)

- 0. ausente ou obsoleta
- 1. presente (fig. 46c)

Modificado do caráter 42 de Prendini (2004). A carena lateral mediana está presente somente em *Z. fuscus*, tornando esse caráter não informativo para a análise.

70. Segmentos IV e V, coloração ventral:

($L=7$; $I.C.=0,14$; $I.R.=0,70$)

- 0. mais escuros que os outros segmentos (fig. 57)
- 1. igual aos outros segmentos

Modificado do caráter 3 de Prendini (2004). Os segmentos IV e V de mesma coloração ventral que os outros ocorrem em *I. maculatus*, gênero *Zabius*, *C. bani*, no clado formado por *C. exilicauda* e *C. infamatus ornatus*, em *Tr. translucidus* e em gên. nov. *B. rochae*.

71. Segmento V, granulação na borda posterior:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,33$)

- 0. presente (fig. 47a)
- 1. ausente

A granulação na borda posterior do segmento V é ausente em *Ti. atriventer*, no clado formado por *Ti. metuendus* e *Ti. michelii*, e em *C. schmidtii*.

72. Segmento V, carena dorsal lateral:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,50$)

- 0. presente (fig. 47b)
- 1. ausente

Modificado do caráter 43 de Prendini (2004). A carena dorsal lateral é ausente em *Ti. michelii* e no clado *C. schmidtii* + (com uma reversão em *C. margaritatus*).

73. Segmento V, carena lateral mediana:

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,50$)

- 0. ausente
- 1. presente

A ausência da carena lateral mediana ocorre de maneira independente nas duas espécies do gênero *Zabius* e em *C. schmidtii*.

74. Segmento V, carena ventral mediana:

($L=1$; não-informativo)

- 0. ausente ou obsoleta
- 1. presente (fig. 47a)

Modificado do caráter 48 de Prendini (2004). A carena ventral mediana no segmento V está ausente apenas em *C. schmidtii*, não sendo informativa para essa análise.

75. Segmento V, carena ventral submediana:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,60$)

- 0. ausente
- 1. presente (fig. 47a)

Modificado do caráter 47 de Prendini (2004). A carena ventral submediana está ausente no segmento V de *Ti. michelii*, *C. schmidtii* e no gênero *Physoctonus*.

76. Segmento V, comprimento em relação à largura:

($L=7$; $I.C.=0,28$; $I.R.=0,44$)

- 0. pouco estreito, razão menor que 2 (fig. 49 e 57)

1. estreito, razão entre 2,5 e 3
2. muito estreito, razão maior que 3,4

Modificado do caráter 28 de Prendini (2004). O segmento V muito estreito ocorre em *I. maculatus* e no gênero *Centruroides*, onde há uma mudança para estreito no clado *C. exilicauda* + e novamente para muito estreito em *C. gracilis*. Além disso, o segmento V é estreito em *Tr. lacrau* e muito estreito em *Tr. translucidus*.

77. Largura dos segmentos I-IV:

($L=8$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,84$)

0. estreitando distalmente, segmento I ligeiramente mais largo que o segmento IV
1. alargando pouco distalmente, segmento I ligeiramente mais estreito que o segmento IV (fig. 51)
2. alargando muito distalmente, segmento I muito mais estreito que o segmento V (fig. 49)

Modificado do caráter 29 de Prendini (2004). O estado plesiomórfico do caráter é o metassoma alargando pouco distalmente. Há uma mudança para metassoma alargando muito distalmente no gên A e no clado formado pelos gêneros *Physoctonus*, *Rhopalurus* s.s. e gên. nov. B (com uma reversão no gênero *Physoctonus* e em gên. nov. B *rochae*). O metassoma estreitando distalmente ocorre *I. maculatus* e no clado formado pelos gêneros *Zabius*, *Centruroides* e *Heteroctenus*, onde há uma mudança para metassoma alargando muito distalmente em *H. junceus* e outra para metassoma alargando pouco distalmente em *H. princeps*.

78. Comprimento do metassoma (machos):

($L=2$; $I.C.=0,50$; $I.R.=0,83$)

0. similar ou pouco maior que o comprimento do restante do corpo (figs. 11-22)

1. muito maior que o restante do corpo (cerca de 2/3 do comprimento total do animal)

O metassoma longo, com comprimento muito maior que o restante do corpo, está presente de modo independente em *I. maculatus* e no gênero *Centruroides*.

79. Faixa ventral mediana mais escura:

($L=5$; $I.C.=0,20$; $I.R.=0,85$)

0. ausente

1. presente (fig. 57)

Modificado do caráter 97 de Prendini *et al.* (2003). Esse caráter é referente à presença de uma faixa de pigmentação mais escura, presente entre as carenas ventrais submedianas, mais evidentes nos segmentos II-IV.

A presença dessa faixa ocorre independentemente em *Ti. michelii*, *C. bani*, no clado formado por *C. exilicauda* e *C. infamatus ornatus*, e no clado formado pelos gêneros *Physoctonus* e *Rhopalurus s.s.*.

TELSON

80. Comprimento da vesícula:

($L=7$; $I.C.=0,28$; $I.R.=0,82$)

- 0. curto, similar à largura (fig. 52)
- 1. médio, cerca de 1,5x a largura (fig. 54)
- 2. longo, mais de 2x a largura

Modificado do caráter 88 de Prendini *et al.* (2003). O estado plesiomórfico desse caráter é o telson longo. O telson muda para curto no clado *Ti. pictus microdon* +, mudando novamente para médio em *Ti. metuendus*. O telson muda para médio em *Ti. bahiensis* e no clado formado por *Z. birabeni* + e *Tr. lacrau* +. Nesse clado há uma reversão em *C. schmidt*i e uma mudança para telson curto no clado formado pelos gêneros *Physoctonus*, *Rhopalurus* s.s. e gên. nov. B, revertendo novamente para telson médio no gênero *Physoctonus*.

81. Largura em relação à largura do segmento V do metassoma:

($L=5$; $I.C.=0,40$; $I.R.=0,85$)

- 0. similar
- 1. mais estreito (fig. 57)
- 2. muito mais estreito, menos de 4x a largura do segmento V (fig. 56)

Modificado do caráter 49 de Prendini (2004). O estado plesiomórfico do caráter é o telson com largura similar à do metassoma. Há uma mudança para telson muito mais estreito que o metassoma no gên. nov. A. Também há mudanças para o telson mais

estreito no clado formado por *Ti. metuendus* e *Ti. michelii*, e também no clado formado pelos gêneros *Physoctonus*, *Rhopalurus* s.s. e gên. nov. B.

82. Carena ventral mediana:

($L=4$; $I.C.=0,25$; $I.R.=0,50$)

- 0. presente (fig. 47a)
- 1. ausente

Modificado do caráter 89 de Prendini *et al.* (2003). A carena ventral mediana está ausente no gên. nov. A, em *Ti. michelii* e no clado *C. schmidtii* +, com uma reversão no clado formado por *C. gracilis* e *C. margaritatus*, onde a carena passa a estar presente novamente.

83. Superfície ventral:

($L=9$; $I.C.=0,11$; $I.R.=0,74$)

- 0. granular (fig. 52)
- 1. lisa

Modificado do caráter 89 de Prendini *et al.* (2003). A superfície do telson granular ocorre independentemente em *I. maculatus*, no clado formado por *Ti. atriventer* e *Ti. clathratus*, em *Ti. metuendus*, *C. bani*, *H. junceus*, *H. princeps* e no clado *Tr. lacrau* +, com reversões para telson com superfície lisa em *Tr. lacrau* e gên. nov. B *rochae*.

84. Tubérculo subaclear, formato:

($L=9$; $I.C.=0,22$; $I.R.=0,77$)

- 0. bem desenvolvido (fig. 54)
- 1. leve protuberância (fig. 52)
- 2. ausente (FIG. 53)

Modificado do caráter 135 de Stockwell (1989). O estado plesiomórfico é o tubérculo bem desenvolvido. O tubérculo muda para uma leve protuberância em *Ti. pictus microdon*, gênero *Physoctonus* e gên. nov. *B. rochae*. O tubérculo subaculear é perdido no clado *Z. birabeni* +, mas volta a aparecer no gênero *Centruroides* como bem desenvolvido. Nesse gênero, há uma mudança para uma leve protuberância em *C. bani* e *C. infamatus ornatus*, sendo que ele volta a estar ausente em *C. exilicauda*.

85. Par de grânulos dorsais no tubérculo subaculear:

($L=3$; $I.C.=0,33$; $I.R.=0,50$)

- 0. ausentes
- 1. presentes (fig. 55)

Esse caráter se refere a um par de pequenos grânulos dorsais presentes próximos à base do tubérculo subaculear, o que confere um formato rombóide ao tubérculo, não acuminado.

A presença desses grânulos ocorre em *I. maculatus* e no gênero *Tityus*, com uma reversão em *Ti. pictus microdon*. O caráter é inaplicável para as espécies que não possuem o tubérculo subaculear: *Ti. michelii*, gênero *Zabius*, *C. exilicauda* e gênero *Heteroctenus*.

CORPO

86. Tamanho do corpo do macho em relação à fêmea:

(L.=; I.C.=; I.R.=)

- 0. menor ou similar
- 1. muito maior

Chave de identificação para os gêneros sul-americanos da família Buthidae

1. Telson de formato cilíndrico e extremamente alongado, aproximadamente três vezes mais longo que largo. Tricobotriotaxia do tipo A- β **2**
- Telson de formato ovalado ou globuloso, no máximo duas vezes mais longo que largo (figs. 52-54). Tricobotriotaxia do tipo A- α (fig. 23)..... **3**
- 2(1). Fulcra presente nos pentes. Pedipalpos e metassoma extremamente alongados, mais longos que o prossoma + mesossoma..... *Isometrus*
- Fulcra ausente. Pedipalpos e metassoma não alongados..... *Ananteris*
- 3(1). Grânulos supranumerários ausentes nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26b)..... **4**
- Grânulos supranumerários presentes (fig.26a)..... **6**
- 4(2). Dois pares de olhos laterais. Fêmur do pedipalpo com 4 tricobótrios na superfície dorsal, *d2* ausente. Telson globuloso, largura similar ao comprimento, mais largo que o metassoma..... *Zabius*

- Três pares de olhos laterais (fig. 36). Fêmur do pedipalpo com 5 tricobótrios na superfície dorsal. Telson ovalado, mais longo que largo, com largura similar à do metassoma..... **5**
- 5(4).** Prossoma de formato aproximadamente triangular, muito estreito na margem anterior. Gumes dos dedos dos pedipalpos com 9 a 11 fileiras oblíquas de grânulos..... *Microtityus*
- Prossoma de formato aproximadamente trapezoidal, levemente mais estreito na margem anterior (figs. 36-38). Gumes dos dedos dos pedipalpos com 13 ou mais fileiras oblíquas de grânulos (fig. 26b)..... *Tityus*
- 6(1).** Espinho pedal prolateral da perna I simples. Machos sem a área elevada lisa na região posterior mediana do esternito V (fig. 44)..... *Physoctonus*
- Espinho pedal prolateral da perna I bifurcado (fig. 27). Machos com uma área elevada lisa na região posterior mediana do esternito V (fig. 45)..... **7**
- 7(6).** Metassoma dos machos extremamente alongado e estreito, muito maior que o comprimento do resto do corpo. Carenas internoventral e internodorsal da patela do pedipalpo convergindo..... *Centruroides*

Metassoma dos machos não alongado, semelhante ao comprimento do resto do corpo (figs. 11-22). Carenas internoventral e internodorsal da patela do pedipalpo claramente distintas..... **8**

- 8(7).** Escorpiões cavernícolas. Coloração geral do corpo marrom-pálido a esbranquiçado, pigmentação ausente ou muito reduzida (fig. 15-16). Sensilas dos pentes com formato alongado e acuminado (fig. 58).....*Troglorhopalurus*

Escorpiões epígeos. Coloração forte, nunca pálida, pigmentação sempre presente e evidente (figs. 11-14; 17-22). Sensilas dos pentes com formato curto e rombo (fig. 59)..... **9**

- 9(8).** Telson extremamente estreito lateralmente (deprimido), largura cerca de duas vezes menor que a altura (figs. 54 e 56). Mesossoma estreito, largura semelhante à do prossoma (fig. 11). Placa pectinal com duas depressões laterais (fig. 61c). Espiráculos respiratórios curtos, largura menos de três vezes maior que o comprimento (fig. 61d)..... **Gên. nov. A gênero novo**

Telson moderadamente estreito lateralmente, largura semelhante à altura. Mesossoma distalmente mais largo que o prossoma (figs. 17-20). Placa pectinal com depressão mediana única ou sem depressões (fig. 63). Espiráculos respiratórios longos, largura mais de cinco vezes maior que o comprimento (fig. 45)..... **10**

10(9). Esternito III com grânulos estridulatórios grandes, acuminados e regularmente espalhados (fig. 62). Carena internoventral do pedipalpo presente. Placa pectinal sem sulco na borda anterior.....**Gên. nov. B gênero novo**

Esternito III apenas finamente granulado, grânulos muito pequenos e irregularmente espalhados (fig. 63). Carena internoventral do pedipalpo ausente. Placa pectinal com sulco na borda anterior (fig. 61b)..... **11**

11(10). Tubérculo subaculear presente no telson (fig. 54). Carenas central lateral e posterior mediana do prossoma fundidas (fig. 37). Placa pectinal sem depressões ***Rhopalurus s.s.***

Tubérculo subaculear ausente (fig. 53). Carenas central lateral e posterior mediana do prossoma não fundidas (fig. 38). Depressão mediana única presente na placa pectinal presente..... ***Heteroctenus revalidado***

***Rhopalurus* Thorell, 1876**

(figs. 17-18; 37; 57)

Rhopalurus Thorell, 1876a: 9; Thorell 1876b: 143-145; Karsch 1879: 18, 118-119, 122; Mello-Campos 1924: 252-253, 267, 283-285, pl. 7, fig. 31; Werner 1927: 357; Lutz 1928: 72-73, figs. 1-3; Mello-Leitão 1932: 15; Meise 1934: 32; Prado 1940: 27, 35; Prado & Rios Patino 1940: 41; Hummelinck 1940: 139; Mello-Leitão 1940: 51; Roewer 1943: 219; Mello-Leitão 1945: 266, 280-284, figs. 115-117; Caporiacco 1947: 20; Caporiacco 1951: 4; Scorza 1954a: 160; Scorza 1954b: 166; Scorza 1954c: 190, 201, figs. 15-16; Bücherl 1959: 268; Bücherl 1967: 112; Bücherl 1969: 767; Esquivel de Verde & Machado-Allison 1969: 33; Bücherl 1971: 327; Lucas & Bücherl 1972: 263; Francke 1977a: 133, fig. 12; Stahnke & Calos 1977: 119; Vachon 1977: 300, figs. 24, 28; González-Sponga 1978: 201, fig. 9, 277-278; Lourenço 1979: 215, figs. 1, 3-4; Lourenço 1981: 545, fig. 2; Lourenço 1982a: 108, 115, 117, 134-136, 138, figs. 12-13, 25-46, 78; Cekalovic 1893: 190; González-Sponga 1984: 72-74; Lourenço 1984b: 14; Lourenço 1986a: 132-134, figs. 3-9, 13-14; Lourenço 1986b: 170, fig. 7; Lourenço 1988: 169, figs. 13, 15; Lourenço & Flórez 1990: 71; Lourenço 1991a: 282, fig. 5; Lourenço 1991b: 117; Flórez 1991: 119; Lourenço 1992: 55; Lourenço 1994: 157; González-Sponga 1996: 118, 137, figs. 314-319; Lourenço 1997b: 67, figs. 9-10, 12, 14-15; Lourenço & Pinto-da-Rocha 1997: 184-185, fig. 21; Kovařík 1998: 118; Lourenço *et al.* 2000: 141; Manzanilla & Sousa 2003: 3-12; Fet *et al.* 2000: 219-221; Lourenço, 2002: 96, 98-99, 111, figs. 205-224; Fet *et al.* 2003b: 23-24; Lenarducci *et al.* 2005: 2, 7; Teruel 2006: 50-52; Rojas-Runjaic & Sousa 2007: 6; Lourenço 2007: 359; Lourenço 2008: 1, 3-9, 12, fig. 1, 4-9; Teruel & Roncallo 2008: 1-2, 5, 8, 10, figs. 1-7; Teruel & Tietz 2008: 1, 6, 8, 10-11, figs. 5-7; Prendini *et al.* 2009: 222-223; Outeda-Jorge *et al.* 2009: 44-46 (espécie-tipo *Rhopalurus laticauda* Thorell, 1876a, por designação original).

Centrurus (parte): Kraepelin 1891: 123, 137-139; Kraepelin 1899: 89, 95; Kraepelin 1908: 187, 190, 194; Penther 1913: 240; Waterman 1950: 168.

Taxonomia. O gênero inclui as espécies sul-americanas *Rhopalurus laticauda* Thorell, 1876, *R. caribensis* Teruel & Roncallo, 2008 e *R. crassicauda* Caporiacco, 1947 (= *R. amazonicus* Lourenço, 1986a **syn. nov.**; = *R. crassicauda paruensis* Lourenço, 2008 **syn. nov.**).

Diagnose. Gênero caracterizado principalmente por possuir corpo levemente achatado dorso-ventralmente (figs. 17-18), tufo de setas nos tarsos das pernas e carenas central lateral e posterior mediana do prossoma fundidas (fig. 37). Além disso, diferencia-se da maior parte dos gêneros por possuir aparelho estridulatório. Diferencia-se de *Isometrus*, *Ananteris*, *Tityus*, *Microtityus* e *Zabius* por possuir grânulos supranumerários nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26a) e espinho pedal prolateral da perna I bifurcado (fig. 27). Diferencia-se de *Centruroides* e *Troglophopalus* por possuir metassoma alargando distalmente (fig. 57). É relacionado ao gênero *Physoctonus* pela fusão das carenas central lateral e posterior mediana do prossoma e pela presença de uma faixa escura ventral no metassoma, diferenciando-se por possuir espinho pedal prolateral da perna I bifurcado (fig. 27). Diferencia-se de *Heteroctenus* por possuir tubérculo subaculear, e do gên. nov. A por não possuir telson deprimido.

Descrição

Coloração (figs 17-18). Prossoma e tergitos I-VI castanho escuro, tergito VII castanho claro. Superfície ventral do prossoma e mesossoma amarelo claro. Superfície dorsal dos segmentos I-III do metassoma amarelada ou alaranjada, dos segmentos IV-V castanho. Superfície ventral do metassoma toda mais escura que a dorsal, os segmentos IV-V mais escuros que o resto, sendo o segmento V quase negro, mais escuro que o IV (fig. 57). Presença de uma faixa ventral mediana mais escura, mais evidente nos segmentos II-IV (fig. 57). Telson castanho

escuro, um pouco mais claro que o segmento V do metassoma, com aguilhão castanho bem escuro, quase negro. Pernas e quelíceras castanho escuro, próximo da coloração dos tergitos. Pedipalpos amarelados ou alaranjados, com os dedos das pinças mais escuros, castanho escuro.

Prossoma (fig. 37). Carenas evidentes, com grânulos desenvolvidos. Carenas ocular lateral e anterior mediana presentes, individualizadas. Carena central lateral e carena posterior mediana presentes e fundidas, formando uma carena única bem desenvolvida e longitudinal, levemente oblíqua, se estendendo aproximadamente ao longo dos dois terços posteriores do prossoma.

Apêndices. Quelícera com tubérculos medianos dispostos em uma fileira transversal (fig. 28). Pernas I-IV com espinho pedal prolateral bifurcado (fig. 27). Tarsos I-IV com tufo de setas finas e acuminadas. Machos com a tíbia dos pedipalpos dilatada na porção prolateral, não dilatada nas fêmeas. Tíbia do pedipalpo sem a carena internoventral. Grânulos supranumerários presentes nos dedos do pedipalpo. Dedo fixo com oito fileiras oblíquas de grânulos, dedo móvel com nove fileiras. Machos com dedos do pedipalpo levemente curvados, sem lóbulos. Ortobotriotaxia do tipo A- α . Tricobótrio *db* posicionado entre o *et* e o *est* (fig. 23).

Mesossoma. Corpo levemente comprimido, achatado dorso-ventralmente. Segmentos IV-VI ligeiramente mais largos que o resto (figs. 17-18). Tergitos com carenas pouco evidentes, carena dorsal mediana presente em todos os segmentos, restrita à região posterior dos segmentos I-VI. Tergito VII com cinco carenas bem evidentes, carena dorsal mediana completa. Esternitos lisos, com carenas ausentes ou pouco evidentes. Placa pectinal com sulco na margem anterior e ausência de depressões. Aparelho estridulatório: esternito III com depressões finamente granuladas; pentes com leve alargamento basal, cerca de 1,5 vezes a largura da sua porção

mediana; dentes do pente de formato reto, com lados levemente curvados, e com estrias regulares na superfície dorsal. Sensilas curtas e rombas (fig. 59).

Metassoma e telson. Machos com largura dos segmentos aumentando em direção ao ápice (segmento I é o mais estreito, IV e V são os mais largos- fig. 57). Fêmeas com largura dos segmentos aumentando levemente em direção ao ápice. Carenas dos segmentos bem marcadas, com grânulos grandes. Carena dorsal lateral com grânulos acuminados na porção distal, mais desenvolvidos nos segmentos III-IV. Segmentos I-III com 10 carenas, IV sem as carenas laterais inframedianas (oito carenas), V sem as carenas laterais inframedianas, mas com as carenas medianas laterais e ventral mediana (nove carenas). Carenas ventrais submedianas do segmento V curtas, restritas à região anterior do segmento. Presença de fileiras de grânulos bem desenvolvidos na superfície dorsal, mais evidentes no segmento I. Telson de formato semi-esférico, com superfície granulada, mas sem a presença de carenas evidentes. Grânulo subaculear bem desenvolvido, acuminado.

Distribuição (fig. 6). As quatro espécies do gênero ocorrem no norte da América do Sul, no Brasil, Colômbia, Guiana e Venezuela, sempre em locais de formação vegetal aberta (por exemplo, savana, cerrado, caatinga, lavrado).

***Heteroctenus* Pocock, 1893** revalidado

(figs. 19-20, 25, 38, 53, 62)

Heteroctenus Pocock, 1893: 391-392; Laurie 1896: 131; Lönnberg 1897: 197, 208; Pocock 1902: 36 (espécie-tipo *Scorpio junceus* Herbst, 1800, por designação subsequente).

Centruroides (parte): Werner 1934: 274, fig. 33b.

Centrurus (parte): Kraepelin 1891: 123, 135-137, 139, fig. 30, 33; Pocock 1893: 385, 391; Thorell 1893: 372-373; Kraepelin 1895: 95; Kraepelin 1899: 89, 94-95; Kraepelin 1901: 270; Kraepelin 1908: 187, 190, 193, 194; Werner 1927: 357.

Rhopalurus (parte): Karsch 1879: 121-122; Pocock 1902: 37-38, pl. VIII, figs. 5, 5a, pl. IX, figs. 1, 1a; Banks 1909: 172; Herrera 1917: 271; Lampe 1917: 197; Franganillo 1930: 95, figs. 19-21; Franganillo 1931: 119; Mello-Leitão 1932: 14-15; Meise 1934: 29; Franganillo 1935: 21; Franganillo 1936: 164, figs. 86-87; Moreno 1939: 65-67, pl. 6, fig. 3; Moreno 1940: 124-130, pl. XIX-XXII; Prado 1940: 26-28; Roewer 1943: 219; Jaume 1954: 1090-1091; Esquivel de Verde 1968: 67; Esquivel de Verde & Machado-Allison 1969: 33; Bücherl 1971: 327; Armas 1973: 7; Armas 1974: 2-5, figs. 1a-b, 2a-b, 3a-b, 4; Armas 1977: 3; Stahnke & Calos 1977: 119; Armas 1981: 2-5, figs. 1-2; Lourenço 1979: 215-216, fig. 8; Armas 1982: 4-5; Lourenço 1982a: 108, 110-112, 114, 116, 134-138, figs. 2-9, 10-11, 14-23, 78; Lourenço 1982b: 114, 116, 136, figs. 2-9, 24, 78; Armas 1983: 3, fig. 1; Lourenço 1984a: 169-170; Lourenço 1986a: 135-136, figs. 17-18; Lourenço 1986b: 165, fig. 7; Armas & Marcato-Fondeur 1987: 19-20, 23, pl. II, fig. 4; Armas 1988: 68-71, 93, figs. 27, 36; Lourenço 1992: 55; Rudloff 1994: 9; Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995: 424, 426; Lourenço 1997a: 590; Lourenço & Pinto-da-Rocha 1997: 181; Kovařík 1997: 181; Kovařík 1998: 118; Armas 1999: 127; Armas *et al.* 1999: 30-32; Lourenço *et al.* 2000: 141-143; Armas 2001: 246; Fet & Lowe 2000: 217, 219-221; Fet *et al.* 2003a: 2-3, 6, 10; Teruel 2005: 165; Teruel 2006: 43-53; Teruel *et al.* 2006: 219-223; Lourenço 2007: 359, 361-362; Teruel & Tietz 2008: 8; Volschenk *et al.* 2008: 654, 658-659, 663-664, 674; Prendini *et al.* 2009: 206-223; Santiago-Blay 2009: 115, 119, 122, 125.

Scorpio (parte): Herbst 1800: 56-67, pl. III, fig. 2; Latreille 1804: 126-127; Gervais 1843: 130; Gervais 1844: 218, fig. 18; Lucas 1851: 70, figs. 5-5c; Gervais 1859: 41, figs. 2, 2a-2b.

Taxonomia. O gênero inclui as espécies que ocorrem nas Grandes Antilhas e que pertenciam a *Rhopalurus* l.s.: *Heteroctenus junceus* (Herbst, 1800), *H. abudi* (Armas & Marcano-Fondeur, 1987) **comb. nov.** (= *R. virkkii* Santiago-Blay, 2009 **syn. nov.**), *H. bonettii* (Armas, 1999) **comb. nov.**, *H. garridoii* (Armas, 1974) **comb. nov.**, *H. gibarae* (Teruel 2006) **comb. nov.**, *H. granulimanus* (Teruel, 2006) **comb. nov.**, *H. melloleitaoi* (Teruel & Armas, 2006) **comb. nov.** e *H. princeps* (Karsch, 1879) **comb. nov.**

Diagnose. Diferencia-se de *Isometrus*, *Ananteris*, *Tityus*, *Microtityus* e *Zabius* por possuir grânulos supranumerários nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26a) e espinho pedal prolateral da perna I bifurcado (fig. 27). Relacionado ao gênero *Centruroides*, diferencia-se deste principalmente pelo metassoma dos machos não ser alongado (figs. 19-20). Diferencia-se de *Rhopalurus* s.s. e gên. nov. B pela ausência de tubérculo subaculear no telson (fig. 53). Assemelha-se morfologicamente ao gên. nov. B pela presença do aparelho estridulatório, diferenciando-se principalmente por possuir uma granulação fina no esternito III, não uniforme (fig. 39).

Descrição

Coloração (figs. 19-20). Prossoma e tergitos I-VI castanho claro uniforme, tergito VII amarelado. Superfície ventral do prossoma e mesossoma de coloração uniforme, amarelo claro. Superfície dorsal dos segmentos I-III do metassoma amarelada, dos segmentos IV-V castanho.

Superfície ventral do metassoma toda mais escura que a dorsal, os segmentos IV-V mais escuros que o resto, sendo o segmento V mais escuro que o IV. Telson castanho avermelhado, com aguilhão castanho bem escuro, quase negro. Pernas e quelíceras amareladas. Pedipalpos amarelados, com os dedos das pinças mais escuros, castanho-avermelhados.

Prossoma (fig. 38). Carenas bem evidentes, com grânulos desenvolvidos. Carenas anterior mediana e carena posterior mediana presentes, individualizadas. Sulcos anterior mediano e posterior mediano bem desenvolvidos.

Apêndices. Quelícera com tubérculos medianos dispostos em uma fileira transversal. Pernas I-IV com espinho pedal prolateral bifurcado. Machos com a tíbia dos pedipalpos dilatada na porção prolateral, não dilatada nas fêmeas. Tíbia do pedipalpo sem a carena internoventral. Grânulos supranumerários presentes nos dedos do pedipalpo, dedos do pedipalpo com oito a nove fileiras oblíquas de grânulos intermediários. Presença de um lóbulo basal no dedo móvel do pedipalpo dos machos. Orto botriotaxia do tipo A- α . Tricobótrio *db* oposto ou distal ao *et*.

Mesossoma. Maior largura na região dos segmentos IV-VI. Tergitos com carenas bem marcadas, restritas à região posterior do segmento. Carena dorsal mediana presente em todos os segmentos, carenas submedianas mais evidentes nos tergitos IV-VII. Tergito VII com cinco carenas evidentes. Esternitos lisos, com carenas fracas, um pouco mais evidentes nos segmentos VI-VII. Placa pectinal com sulco na margem anterior e presença de uma depressão mediana única. Aparelho estridulatório: depressões do esternito III finamente granuladas (fig. 39); pentes com alargamento basal, pelo menos 1,5 vezes a largura da sua porção mediana; dentes do pente com estrias regulares na superfície dorsal. Sensilas dos dentes dos pentes curtas e rombas (fig. 59).

Metassoma e telson (fig. 53). Machos com largura dos segmentos aumentando em direção ao ápice (segmento I é o mais estreito, IV e V são os mais largos), com grau de alargamento variando bastante entre as espécies. Fêmeas com largura dos segmentos semelhantes ou aumentando levemente em direção ao ápice. Carenas dos segmentos I-IV bem marcadas, com grânulos grandes, carenas do segmento V um pouco mais baixas. Carena dorsal lateral com grânulos acuminados na porção distal, mais desenvolvidos nos segmentos III-IV. Segmentos I-II com 10 carenas, III-V sem as carenas laterais inframedianas (oito carenas), V sem as carenas medianas laterais e com a presença da ventral mediana (sete carenas). Carenas ventrais submedianas do segmento V curtas, restritas à região anterior do segmento. Presença de fileiras de grânulos bem desenvolvidos na superfície dorsal, mais evidentes no segmento I. Telson levemente alongado, com comprimento cerca de 1,5 vezes a largura. Grânulo subaculear ausente.

Distribuição (fig. 7). As espécies do gênero *Heteroctenus* ocorrem exclusivamente nas Grandes Antilhas, América Central, em Cuba, Haiti, República Dominicana e Porto Rico, nunca foram encontradas nas Pequenas Antilhas e nem na Jamaica. Ocorrem preferencialmente em áreas de formação vegetal aberta, mas também são encontrados em áreas de florestas semi-decíduas.

Gênero A gênero novo

(figs. 11, 32, 36, 50-51, 54, 56)

Rhopalurus (parte): Lenarducci, Pinto-da-Rocha & Lucas, 2005: 1-7, figs. 1-11; Teruel 2006: 52; Lourenço 2007: 359; Lourenço 2008: 3; Prendini *et al.* 2009: 222 (espécie-tipo *Rhopalurus guanambiensis* Lenarducci, Pinto-da-Rocha & Lucas, 2005).

Taxonomia. O gênero inclui as espécies brasileiras gên. nov. *A guanambiensis* (Lenarducci, Pinto-da-Rocha & Lucas, 2005) **comb. nov.**, previamente pertencente ao gênero *Rhopalurus* *l.s.*, e gên. nov. *A* sp. nov. 1.

Diagnose. O gênero se caracteriza principalmente por possuir o telson extremamente deprimido, com largura duas vezes menor que a altura (fig. 56). Além disso, possui mesossoma estreito, com largura semelhante à do prossoma e lados quase paralelos (fig. 11). Assemelha-se ao gênero *Rhopalurus* *s.s.* por possuir a carena central lateral e carena posterior mediana do prossoma fundidas, mas diferencia-se porque a carena lateral ocular também está fundida às outras duas (fig. 36), além do formato diferente do telson e mesossoma, e pela ausência de aparelho estridulatório. Relacionado ao gênero *Tityus*, diferencia-se deste e de *Isometrus*, *Ananteris*, *Microtityus* e *Zabius* por possuir grânulos supranumerários nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26a) e espinho pedal prolateral da perna I bifurcado (fig. 27). Diferencia-se de *Centruroides* e *Troglorhopalurus* por possuir metassoma alargando distalmente (fig. 51) e por possuir apenas oito fileiras de grânulos nos dedos do pedipalpo.

Descrição

Coloração (fig. 11). Prossoma e tergitos I-VI castanho, tergito VII amarelado. Superfície dorsal dos segmentos I-III do metassoma amarelada, dos segmentos IV-V castanho. Superfície ventral do prossoma e mesossoma amarelo claro. Superfície ventral do metassoma toda mais escura que a dorsal, os segmentos IV-V mais escuros que o resto, sendo o segmento V quase negro, mais escuro que o IV (fig. 50). Telson alaranjado, com aguilhão castanho escuro, quase negro (fig. 50). Pernas e quelíceras amareladas. Pedipalpos amarelados, com os dedos das pinças mais escuros (fig. 32), castanho-avermelhados.

Prossoma (fig. 36). Carenas bem evidentes, com grânulos desenvolvidos. Carena anterior mediana presente, individualizada. Carenas ocular lateral, central lateral e posterior mediana fundidas, ou seja, a parte posterior de cada carena está ligada à parte anterior da carena seguinte, formando uma carena única bem desenvolvida, quase contínua, levemente oblíqua, ocupando quase o comprimento total do prossoma. Tubérculo ocular baixo, sulcos anterior mediano, mediano ocular e posterior mediano bem desenvolvidos, formando um sulco único quase contínuo.

Apêndices. Quelícera com tubérculos medianos dispostos em uma fileira transversal. Pernas I-IV com espinho pedal prolateral bifurcado. Tarsos I-IV com setas finas e acuminadas, organizadas em duas fileiras longitudinais. Machos com a tíbia dos pedipalpos dilatada na porção prolateral, não dilatada nas fêmeas. Tíbia do pedipalpo com a presença da carena internoventral. Grânulos supranumerários presentes nos dedos do pedipalpo. Dedos com oito fileiras oblíquas de grânulos. Machos com curvatura nos dedos do pedipalpo, sem lóbulos. Ortoptotaxia do tipo A- α . Tricobótrio *db* posicionado entre o *et* e o *est*.

Mesossoma. Macho com largura dos segmentos I-VI constante e semelhante à maior largura do prossoma. Fêmea com segmentos III-V ligeiramente mais largos que o resto. Tergitos com carenas pouco evidentes, carena dorsal mediana e lateral mediana presentes em todos os segmentos, mas incompletas, restritas à região posterior dos segmentos I-IV, completa nos segmentos V-VI. Tergito VII com cinco carenas bem evidentes, carena dorsal mediana restrita à porção anterior do segmento. Esternitos lisos, com carenas ausentes ou pouco evidentes. Espiráculos traqueais pequenos e curtos, largura cerca de duas vezes o comprimento (fig. 60). Aparelho estridulatório ausente (ver capítulo 2), esternito III com granulação fina e irregular. Pentes sem alargamento basal (fig. 60). Placa pectinal com sulco na margem anterior e presença de duas depressões laterais (fig. 60). Dentes do pente sem estrias de formato reto, com lados levemente curvados, e com a superfície inteira coberta de pequenos denticulos. Sensilas curtas e rombas.

Metassoma e telson. Machos com largura dos segmentos aumentando em direção ao ápice (segmento I é o mais estreito, IV e V são os mais largos – fig. 51). Fêmeas com largura dos segmentos aumentando apenas levemente em direção ao ápice. Carenas dos segmentos I-IV bem marcadas, com grânulos grandes; carenas do segmento V mais fracas, mais baixas e com grânulos pequenos. Segmentos III e IV com a carena dorsal lateral muito desenvolvida, com grânulos acuminados, aumentando distalmente, seguidas de uma forte curvatura distal (fig. 50). Segmentos I-II com 10 carenas, III-V sem as carenas laterais inframedianas (oito carenas), V sem as carenas medianas laterais e com a presença da ventral mediana (sete carenas). Carenas ventrais submedianas do segmento V são curtas, restritas à região anterior do segmento. Presença de fileiras de grânulos bem desenvolvidos na superfície dorsal, mais evidentes no segmento I. Telson muito característico, pequeno, levemente alongado e muito estreito lateralmente

(deprimido), sendo a largura quase duas vezes menor que a altura (fig. 56). Superfície apenas finamente granulada, sem a presença de carenas. Grânulo subaculear bem desenvolvido, acuminado.

Distribuição (fig. 6). As duas espécies do gênero ocorrem em localidades bastante próximas, e somente são conhecidas para suas localidades-tipo. Gên. nov. *A. guanambiensis* ocorre na cidade de Guanambi, BA, enquanto que gên. nov. *A. sp. nov. 1* é conhecida por apenas um indivíduo, de Januária, MG, no P. E. Cavernas do Peruaçu. As duas localidades estão no ecótono entre os biomas do cerrado e caatinga.

Gên. nov. *A. sp. 1* espécie nova

BRASIL, Minas Gerais, Januária (Parque Estadual Cavernas do Peruaçu), R. Recoder e M. Teixeira-Junior col., holótipo ♂ (MZSP).

Diagnose. Muito semelhante a gên. nov. *A. guanambiensis*, como a fusão de algumas carenas do prossoma, o telson extremamente estreito e o corpo afilado. Difere de gên. nov. *A. guanambiensis* por possuir tamanho corpóreo maior, coloração mais clara dos pedipalpos e mesossoma, dedos do pedipalpo com curvatura mais suave e carenação em geral menos desenvolvida.

Distribuição (fig 6). Até o momento só se conhece um único indivíduo, um macho adulto encontrado no P. N. Cavernas do Peruaçu (Januária, MG).

Gênero B gênero novo

(figs. 12-14, 26a, 27-28, 30, 33, 35, 45-49, 52, 59, 61)

Androctonus (parte): C. L. Koch 1839: 103-105, pl. CCV, fig. 506 (espécie-tipo *Androctonus agamemnon* C. L. Koch, 1839).

Rhopalurus (parte): Pocock 1902: 377-378; Borelli 1910: 3-5; Lutz & Mello 1922a: 25-26; Penther 1913: 242-243, figs. 3, 4; Lutz & Mello 1922b: 25; Mello-Campos 1924: 252, 275-276, 283, 285-286, pl. 11, fig. 37-38; Werner 1927: 357-358, figs. 2a-2d; Mello-Leitão 1932: 11-15, 30-31, 38-39, 46, figs. 2a-2c, 8a-8c; Meise 1934: 42; Prado 1938: 347-349, fig. 1-2; Prado 1939a: 27, 36; Prado 1939b: 6; Prado 1940: 25-35; Mello-Leitão 1945: 266-272, 274-275, 277-279, 284-285, 288-293, fig. 113-115, 120-121; Bücherl 1959: 268; Bücherl 1971: 327; Lucas & Bücherl 1972: 252, 262, 263, 276, 282-283, pl. 11, fig. 38; Lourenço 1979: 215, fig. 7; Araújo, 1981: 235; Lucas *et al.* 1981: 128-129; Lourenço 1982a: 108, 122-123, 128-129, 133-139, figs. 1, 47-78; Lourenço 1986a: 133, fig. 11, 15; Lourenço 1986b: 165, fig. 7; Lourenço 1990: 161; Lourenço 1992: 55; Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995: 423-425, 428, fig. 1, 3-7; Lourenço & Pinto-da-Rocha, 1997: 183-185, figs. 4, 6, 8, 10, 12-13, 15-21; Fet & Lowe 2000: 217-218, 221-222; Lourenço *et al.* 2000: 143; Lourenço 2002: 92-93, 104, 106, 110-111, figs. 39, 192-204, 232-250; Manzanilla & Sousa 2003: 9; Lourenço *et al.* 2004: figs. 9-10; Lenarducci *et al.* 2005: 7; Lira-da-Silva *et al.* 2005: 2; Teruel 2006: 50, 52; Lourenço 2007: 359-361, fig. 1; Lourenço 2008: 1, 4-6, 9, 12, figs. 2-4, 10-17; Teruel & Tietz 2008: 1-3, 5-6, 8, figs. 1-4, 7; Volschenk *et al.* 2008: 652, 654, 663-664, 674, fig. 2e; Prendini *et al.* 2009: 222-223; Outeda-Jorge *et al.* 2009: 44, 46, 48-49, fig. 4.

Centrurus (parte): Kraepelin 1895: 95; Kraepelin 1899: 89, 94; Kraepelin 1908: 187, 190, 194; Penther 1913: 240-243, figs. 1-4.

Tityus (parte): C. L. Koch, 1850: 91.

Heteroctenus (parte): Pocock, 1893: 393.

Centruroides (parte): Werner, 1927: 357; Werner, 1934: 274, fig. 33a.

Taxonomia. O gênero inclui as espécies sul-americanas, previamente pertencentes ao gênero *Rhopalurus* l.s., gên. nov. B *agamemnon* (C. L. Koch, 1839) **comb. nov.** (= *R. acromelas* Lutz & Mello, 1922a **syn. nov.**), gên. nov. B *pintoi* (Mello-Leitão, 1932) **comb. nov.** (= *R. pintoi kourouensis* Lourenço, 2008 **syn. nov.**) e gên. nov. B *rochae* (Borelli, 1910) **comb. nov.**

Diagnose. Caracteriza-se principalmente por possuir aparelho estridulatório bem desenvolvido, com grânulos grandes e acuminados (fig. 61), distribuídos regularmente nas depressões do esternito III, e pelos machos sempre maiores e mais robustos que as fêmeas, ou pelo menos de tamanho semelhante. Diferencia-se de *Isometrus*, *Ananteris*, *Tityus*, *Microtityus* e *Zabius* por possuir grânulos supranumerários nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26a) e espinho pedal prolatral da perna I bifurcado (fig. 27) e presença do aparelho estridulatório. Diferencia-se de *Centruroides* e *Troglophopalus* novamente pela e presença do aparelho estridulatório e por possuir metassoma alargando distalmente (fig. 49). Assemelha-se ao gênero *Heteroctenus*, distinguindo-se deste pela presença de tubérculo subaculear (fig. 52) e pelo aparelho estridulatório com as depressões do esternito mais desenvolvidas e com granulação mais forte.

Descrição

Coloração (figs. 12-14). Coloração bastante variável entre as três espécies do gênero. Pernas, quelíceras e pedipalpos possuem coloração mais clara que a superfície dorsal do prossoma e mesossoma. Superfície ventral do prossoma e mesossoma sempre mais clara que a dorsal, esternito VII um pouco mais escuro que os outros.

Prossoma (fig. 35). Carenas bem evidentes, com grânulos desenvolvidos. Carenas ocular lateral, anterior mediana, central lateral e carena posterior mediana presentes. Sulcos anterior mediano e posterior mediano bem desenvolvidos.

Apêndices. Quelícera com tubérculos medianos dispostos em uma fileira transversal. Pernas I-IV com espinho pedal prolateral bifurcado. Tarsos I-IV com cerdas finas e acuminadas, arrançadas em duas fileiras longitudinais. Machos com a tíbia dos pedipalpos dilatada na porção prolateral, não dilatada nas fêmeas. Tíbia do pedipalpo sem a carena internomediana. Grânulos supranumerários presentes nos dedos do pedipalpo, dedos do pedipalpo com oito a treze fileiras oblíquas de grânulos intermediários. Machos com dedos do pedipalpo curvados, com a presença de um lóbulo basal no dedo móvel (fig. 33). Ortobotriotaxia do tipo A- α . Tricobótrio *db* posicionado entre o *et* e o *est*.

Mesossoma. Maior largura na região dos segmentos IV-VI. Tergitos com carenas bem marcadas e incompletas, restritas à região posterior do segmento. Carena dorsal mediana presente em todos os segmentos, carenas submedianas mais evidentes nos tergitos IV-VII. Carena dorsal mediana restrita à região posterior tergitos I-V, completa no tergito VI. Tergito VII com cinco carenas bem evidentes, carena dorsal mediana restrita à porção anterior do segmento. Esternitos lisos, com carenas fracas, um pouco mais evidentes nos segmentos VI-VII. Placa pectinal sem sulco na margem anterior e ausência de depressões. Aparelho estridulatório: depressões do esternito III com grânulos bem desenvolvidos e acuminados (fig. 61); pentes com alargamento basal, pelo menos 1,5 vezes a largura da sua porção mediana; dentes do pente com superfície dorsal de formato sinuoso, por conta da presença de uma elevação distal, e com estrias regulares. Sensilas curtas e rombas (fig. 59).

Metassoma e telson. Machos com largura dos segmentos aumentando em direção ao ápice (segmento I é o mais estreito, IV e V são os mais largos – figs. 46 e 49), grau de alargamento variado entre as espécies. Fêmeas com largura dos segmentos aumentando levemente em direção ao ápice. Carenas dos segmentos I-IV bem marcadas, com grânulos grandes, carenas do segmento V um pouco mais baixas. Carena dorsal lateral com grânulos acuminados na porção distal, mais desenvolvidos nos segmentos III-IV (fig. 48). Segmentos I-III com 10 carenas, IV-V sem as carenas laterais inframedianas (oito carenas), V sem as carenas medianas laterais e com a presença da ventral mediana (sete carenas). Carenas ventrais submedianas do segmento V curtas, restritas à região anterior do segmento (fig. 47a). Presença de fileiras de grânulos bem desenvolvidos na superfície dorsal, mais evidentes no segmento I. Telson de formato semi-esférico, com superfície granulada, com algumas carenas fracas (fig. 52). Grânulo subaculear presente, de tamanho variável entre as espécies.

Distribuição (fig. 6). As três espécies do gênero ocorrem no norte da América do Sul, sempre em locais de formação vegetal aberta, como o cerrado, caatinga e lavrado. Gên. nov. *B agamemnon* e gên. nov. *B rochae* são amplamente distribuídas na região nordeste do Brasil (BA, CE, GO, MA, PB, PE, PI, SE, TO), enquanto que gên. nov. *B pinto* possui registros no norte do Brasil (RR), na Guiana e Guiana Francesa.

Chave de identificação para as espécies do gên. nov. B

1. Coloração geral do corpo amarelada uniforme. Metassoma dos machos alargando apenas levemente em direção ao ápice. Dedos do pedipalpo dos machos levemente curvados. Presença de um lóbulo basal no gume no dedo fixo dos pedipalpos dos machos. Telson com tubérculo subaculear pequeno, como uma leve protuberância..... **Gên. nov. B *rochae***

Coloração geral do corpo castanho escuro a negro. Metassoma dos machos alargando fortemente em direção ao ápice. Dedos do pedipalpo dos machos fortemente curvados. Dedo fixo dos pedipalpos dos machos sem lóbulos no gume. Telson com tubérculo subaculear bem desenvolvido, acuminado..... **2**

2. Corpo e pedipalpos de coloração negra, pernas e telson apenas um pouco mais claros. Segmento V do metassoma tão largo quanto longo. Carena dorsal lateral dos segmentos III-IV do metassoma muito fortes e com fileira de grânulos bem altos, destacados, e arredondados..... **Gên. nov. B *pintoi***

Prossoma e tergitos I-VI de coloração castanho escuro uniforme. Tergito VII, pedipalpos, pernas e telson mais claros, alaranjados. Segmento V do metassoma mais longo do que largo. Carena dorsal lateral do metassoma forte, mas com fileira de grânulos baixos e acuminados..... **Gên. nov. B *agamemnon***

***Physoctonus* Mello-Leitão, 1934**

(figs. 21-22, 26, 31, 39, 44)

Physoctonus Mello-Leitão 1934: 76-77, figs. 1-7; Mello-Leitão 1942: 129; Mello-Leitão 1945: 129-132, fig. 40-41; Bücherl 1967: 115; Bücherl 1969: 768; Vachon 1963: 161, 165; Stahnke 1974: 129; Francke 1977a: 127 (espécie-tipo *Vaejovis debilis* Koch, 1840, por designação subsequente)

Vaejovis (parte): Koch 1840: 21-22, pl. CCLIX, fig. 605; Kraepelin 1899: 96.

Waejovis (lapsus): Gervais 1844: 458.

Rhopalurus (parte): Borelli 1910: 5-8, fig. 1; Mello-Campos 1924: 252, 275-277; Mello-Leitão 1932: 14, 30; Meise 1934: 42; Prado 1940: 26; 29-30; Mello-Leitão 1945: 266, 272-273; Bücherl 1959: 268; Bücherl 1971: 327; Francke 1977b: 125, 127-134, fig. 1-15; Lourenço 1982a: 108, 133, 135-137, fig. 78; Armas 1984: 8; Lourenço 1986a: 133, 135, figs. 12, 16; Lourenço 1986b: 165, fig. 7; Lourenço 1990: 161; Lourenço 1992: 55; Kovařík 1998: 118; Lourenço 2002: 101, 111, figs. 225-226; Lira-da-Silva *et al.* 2005: 1-2; Teruel 2006: 51; Lourenço 2007: 359-364; Prendini *et al.* 2009: 222; Outeda-Jorge *et al.* 2009: 43-46.

Taxonomia. O gênero inclui as espécies brasileiras *Physoctonus debilis* (Koch, 1840) e *Physoctonus* sp. 1 **sp. nov.**

Diagnose. Gênero caracterizado pelo tamanho de corpo bastante reduzido, com cerca de 2,5 cm de comprimento, corpo achatado dorso-ventralmente e coloração bem característica, com a presença de uma listra negra longitudinal no dorso do mesossoma, além de uma mancha triangular no dorso do prossoma (figs. 21-22). Diferencia-se de todos os gêneros sul-americanos de Buthidae por não possuir a área lisa elevada na região posterior mediana do esternito V (fig.

44). Diferencia-se de *Isometrus*, *Ananteris*, *Tityus*, *Microtityus* e *Zabius* por possuir grânulos supranumerários nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26a). Relacionado ao gênero *Rhopalurus s.s.*, diferencia-se deste pela ausência do aparelho estridulatório. Diferencia-se de *Rhopalurus s.s.* e dos outros gêneros por possuir espinho pedal prolateral da perna I simples, não bifurcado, e grânulos supranumerários dos dedos dos pedipalpos bem pequenos e bastante espaçados (fig. 26c).

Descrição

Coloração (figs. 21-22). Corpo inteiro com coloração amarelo a amarelo-escuro uniforme. Presença de uma mancha negra de formato triangular na região anterior do prossoma, se estendendo até a altura dos olhos medianos, e uma listra longitudinal negra ao longo dos tergitos do mesossoma. Superfície ventral do prossoma e mesossoma amarelo a amarelo-escuro uniforme. Superfície dorsal dos segmentos I-III do metassoma da mesma cor que o resto do corpo, dos segmentos IV-V mais escuro. Superfície ventral do metassoma ligeiramente mais escura que a dorsal, os segmentos IV-V mais escuros que o resto (segmento V mais escuro que o IV). Presença de uma faixa longitudinal mediana mais escura na superfície ventral, mais evidente nos segmentos II-III. Telson da mesma cor que o segmento V do metassoma, com aguilhão bem escuro, quase negro. Pernas, pedipalpos e quelíceras próximo da coloração dos tergitos, reticulados de castanho. Dedos dos pedipalpos mais escuros, castanho escuro.

Prossoma (fig. 39). Carenas muito fracas, de difícil distinção, com grânulos pequenos. Carena ocular lateral, central lateral, anterior mediana e posterior mediana presentes. Tubérculo ocular baixo, sulcos anterior mediano, mediano ocular e posterior mediano bem evidentes, e

formando um sulco único, quase contínuo. Todos os outros sulcos da carapaça são quase imperceptíveis.

Apêndices. Quelícera com tubérculos medianos dispostos em uma fileira transversal. Pernas I-II com espinho pedal prolateral simples, não bifurcado. Tarsos I-IV com cerdas finas e acuminadas arranjadas em duas fileiras longitudinais. Tíbia dos pedipalpos (mão) não dilatada. Tíbia do pedipalpo sem a carena internoventral. Grânulos supranumerários presentes nos dedos do pedipalpo, mas pequenos e bem espaçados. Dedos retos, sem a presença de lóbulos, com oito fileiras oblíquas de grânulos. Ortobotriotaxia do tipo A- α . Tricobótrio *db* posicionado entre o *et* e o *est*.

Mesosoma. Corpo levemente achatado dorso-ventralmente. Largura ligeiramente maior na altura dos segmentos V-VII (fig. 21). Tergitos I-VI com apenas a carena dorsal mediana presente em todos os segmentos, restrita à região posterior dos segmentos I-IV, completa nos segmentos V-VII. Tergito VII com cinco carenas bem evidentes. Esternitos lisos, com carenas ausentes ou pouco evidentes. Aparelho estridulatório ausente. Esternito III sem depressões e sem granulação. Pentes sem alargamento basal. Placa pectinal com sulco na margem anterior e ausência de depressões. Dentes do pente de formato reto, com lados levemente curvados, superfície dorsal sem estrias, recoberta de denticulos. Sensilas curtas e rombas.

Metassoma e telson. Largura dos segmentos aumentando levemente em direção ao ápice (segmento I é o mais estreito, IV e V são os mais largos). Carenas dos segmentos baixas, evidenciadas pela presença dos grânulos. Segmentos I-III com 10 carenas, IV sem as carenas laterais inframedianas (oito carenas), V sem as carenas laterais inframedianas e ventrais submedianas, mas com a carena ventral mediana (cinco carenas). Presença de fileiras de grânulos bem desenvolvidos na superfície dorsal, mais evidentes no segmento I. Telson de formato oval,

com superfície granulada, presença da carena ventral mediana (fig. 21). Presença de grânulo subaculear pequeno.

Distribuição (fig. 6). As duas espécies do gênero ocorrem na região nordeste do Brasil, no cerrado e caatinga. Até o momento, *Physoctonus* sp. nov. 1 só é conhecido para Oeiras, no estado do Piauí.

Physoctonus sp. 1 espécie nova

(fig. 22)

BRASIL, Piauí, Oeiras, H. Yamaguti, M. B. daSilva, T. Porto e L. Souza col., holótipo ♂, 2 parátipos ♂ (MZSP).

Diagnose. Possui morfologia muito semelhante a *P. debilis*, diferindo principalmente por possuir coloração mais escura, com estrias escuras transversais mais bem definidas no dorso do mesossoma. Além, disso, as carenas do pedipalpo e do prossoma são mais desenvolvidas e o tamanho do corpo é ligeiramente menor.

Distribuição (fig. 6). Até o momento a espécie só foi registrada para a cidade de Oeiras, PI, uma região de caatinga.

***Troglohopalurus* Lourenço, Baptista & Giupponi, 2004**

(figs. 15-16, 58)

Troglohopalurus Lourenço, Baptista & Giupponi 2004: 1151-1156, figs. 1-10; Volschenk & Prendini 2008: 236, 249; Prendini *et al.* 2009: 206, 222; Ochoa *et al.* 2010: 17 (espécie-tipo *Troglohopalurus translucidus* Lourenço, Baptista & Giupponi, 2004, por designação original e monotipia).

Rhopalurus (parte): Lourenço & Pinto-da-Rocha 1997: 182-188, 191, figs. 1-3, 5, 7, 9, 11, 14; Kovařík 1998: 118; Lourenço 2002: 102, 111, figs. 228-231; Manzanilla & Sousa 2003: 3; Lourenço *et al.* 2004: 1152, 1156; Lenarducci *et al.* 2005: 1-2, 7; Lira-da-Silva *et al.* 2005: 2; Teruel 2006: 52; Lourenço 2007: 359; Lourenço 2008: 3; Prendini *et al.* 2009: 222-223; Outeda-Jorge *et al.* 2009: 44-46, 48-49.

Taxonomia. O gênero inclui as espécies cavernícolas *Troglohopalurus translucidus* Lourenço *et al.*, 2004 e *Tr. lacrau* (Lourenço & Pinto-da-Rocha, 1997) **comb. nov.**, previamente pertencente ao gênero *Rhopalurus* *l.s.*

Diagnose. O gênero pode ser caracterizado principalmente por possuir as sensilas dos dentes dos pentes alongadas e acuminadas (fig. 58), superfície dorsal dos dentes dos pentes com irregularmente estriadas, e coloração geral do corpo pálida, com pigmentação reduzida (figs. 15-16). Diferencia-se de *Rhopalurus s.s.*, gên. nov. B e *Heteroctenus* pela ausência de aparelho estridulatório. Diferencia-se de gên. nov. A por possuir telson com largura semelhante à altura, e pelo metassoma não alargando distalmente Diferencia-se de *Rhopalurus s.s.*, *Physoctonus* e gên. nov. A por possuir as carenas central lateral e posterior mediana do prossoma não fundidas. Diferencia-se de *Isometrus*, *Ananteris*, *Microtityus*, *Tityus* e *Zabius* por possuir grânulos

supranumerários nos gumes dos dedos do pedipalpo (fig. 26a) e espinho pedal prolateral da perna I bifurcado (fig. 27).

Descrição

Coloração (figs. 15-16). Coloração geral do corpo castanho claro, com pigmentação reduzida, mas variando de intensidade entre as espécies. Prossoma e mesossoma mais escuros que o resto do corpo, assim como os dedos dos pedipalpos e carenas do pedipalpo e do metassoma. Telson com aguilhão castanho escuro, quase negro. *Tr. lacrau* apresenta um pouco mais de pigmentação, inclusive com os segmentos IV-V do metassoma mais escuros que o resto do corpo.

Prossoma. Carapaça apenas levemente curvada, um pouco achatada dorso-ventralmente. Carenas com grânulos desenvolvidos, de altura moderada. Carena ocular lateral, central lateral, anterior mediana e carena posterior mediana presentes. Tubérculo ocular baixo, sulcos anterior mediano, mediano ocular e posterior mediano bem desenvolvidos, e formando um sulco único, quase contínuo. Olhos medianos ligeiramente reduzidos.

Apêndices. Quelícera com tubérculos medianos dispostos em uma fileira transversal. Pernas I-IV com espinho pedal prolateral bifurcado. Tarsos I-IV com setas finas e acuminadas, organizadas em duas fileiras longitudinais. Machos de *Tr. translucidus* com a tíbia dos pedipalpos não dilatada, fêmeas de *Tr. lacrau* com mão levemente dilatada. Tíbia do pedipalpo com a presença da carena internoventral. Grânulos supranumerários presentes nos dedos do pedipalpo, sendo que em *Tr. translucidus* eles são pequenos e bem espaçados. Dedos do pedipalpo retos e sem lóbulos, com oito a nove fileiras oblíquas de grânulos. Orbototriaxia do tipo A- α . Tricobótrio *db* posicionado entre o *et* e o *est*.

Mesossoma. Corpo ligeiramente achatado dorso-ventralmente. Maior largura na altura dos segmentos IV-VI. Tergitos com carenas pouco evidentes, carena dorsal mediana presente em todos os segmentos, restritas à região posterior dos segmentos I-V, e completa no segmento VI. Tergito VII com cinco carenas bem evidentes, carena dorsal mediana restrita à porção anterior do segmento. Esternitos III-V lisos, sem carenas ou com carenas pouco evidentes. Esternito VI-VII com carena ventral. Espiráculos traqueais pequenos e curtos, largura cerca de duas vezes o comprimento. Aparelho estridulatório ausente, esternito III com granulação bastante irregular, sem a presença de depressões. Pentes sem alargamento basal. Dentes do pente de formato reto, com lados levemente curvados, e com estrias irregulares ao longo de toda a superfície dorsal. Sensilas alongadas e acuminadas (fig. 58).

Metassoma e telson. Machos com largura dos segmentos constante (segmento I com mesma largura que o segmento V – figs. 15-16). Carenas bem marcadas nos segmentos I-IV, mais leves no segmento V. Segmentos I-II com 10 carenas, III-V sem as carenas laterais inframedianas (oito carenas), V sem as carenas medianas laterais e com a presença da ventral mediana (sete carenas). Carenas ventrais submedianas do segmento V curtas, restritas à região anterior do segmento. Telson levemente alongado, com apenas a carena ventral mediana distinguível. Grânulo subaculear bem desenvolvido, acuminado.

Distribuição (fig. 6). As duas espécies do gênero ocorrem em cavernas, em localidades bastante próximas. *Tr. translucidus* só é conhecida para a localidade-tipo, Gruta do Lapão, Lençóis, BA, no P. E. Chapada Diamantina. A localidade-tipo de *Tr. lacrau* é Lapa do Bode, Itaeté, BA, mas a espécie já foi encontrada também em outra gruta conectada, a Gruta Escondida, no mesmo município.

4.3. Padrões filogenéticos

Analisando a hipótese de relacionamento proposta nessa tese (fig. 1), podemos concluir que caracteres morfológicos que sempre foram considerados importantes para a determinação do gênero *Rhopalurus* L.s., como a dilatação distal dos segmentos do metassoma e a posição relativa do tricobótrio *db*, podem ser consideradas apenas convergências entre os diferentes gêneros (fig. 2). A presença do aparelho estridulatório também não pode mais ser considerada um caráter diagnóstico porque se trata de três tipos diferentes de aparelho, relacionados à filogenia. Além disso, as duas espécies do gênero nov. *A* e *Tr. lacrau* não possuem aparelho estridulatório.

Os resultados mostram ainda que a forte relação filogenética sempre considerada existente entre os gêneros *Rhopalurus* L.s. e *Centruroides* (Fet *et al.* 2003a; Soleglad & Fet 2003; Teruel *et al.* 2006; L. Esposito *in prep.*), baseada em análises com dados moleculares, está restrita somente ao gênero *Heteroctenus*, das espécies que ocorrem nas Grandes Antilhas. As outras espécies de *Rhopalurus* L.s. estão mais relacionadas a outros gêneros, como *Tityus*, *Troglophopalus* e *Physoctonus*. A presença dos grânulos supranumerários nos dedos do pedipalpo, caráter que levou à união de *Rhopalurus* L.s. e *Centruroides* na subfamília Rhopalurusinae (Bücherl 1971), aparece como uma homoplasia na análise. A própria relação entre *Centruroides* e *Heteroctenus* está baseada somente em caracteres morfológicos homoplásticos (fig. 2).

Os resultados encontrados contradizem a proposta de Bücherl (1971) para as subfamílias Tityinae (*Tityus* e *Zabius*) e Rhopalurusinae (*Rhopalurus* e *Centruroides*). No entanto, vão de acordo com o proposto por Lourenço (1982a). Em sua revisão taxonômica, o autor divide o gênero em três grupos, baseados em sua distribuição geográfica, mas compartilhando semelhanças morfológicas: região das Antilhas (grupo **a**, *H. junceus*, *H. garrido*, *H. princeps*),

região norte da América do Sul (grupo **b**, *R. laticauda* e *R. crassicauda*), região nordeste e central do Brasil (grupo **c**, gên. nov. *B. agamemnon*, gên. nov. *B. rochae* e *P. debilis*).

Com exceção da presença de *P. debilis* no grupo **c**, os grupos correspondem aos gêneros encontrados no presente trabalho. Ele inclui *R. acromelas* no grupo **c** espécie que aqui está sendo sinonimizada com gên. nov. *B. agamemnon*. As espécies do gênero *Trogloorhopalurus* e gên. nov. *A* foram descritas posteriormente à essa revisão, e a identidade de gên. nov. *B. pinto* só foi esclarecida por Teruel & Tietz (2008).

As relações supra-genéricas encontradas na análise de evidência total (fig. 1) são suportadas basicamente por alguns genes (fig. 9). O clado formado por *Centruroides* + *Heteroctenus* e o formado por *Rhopalurus s.s.* + *Physoctonus* são suportados apenas pelos genes mitocondriais. Já os genes nucleares é que dão suporte ao clado formado pelos gêneros *Trogloorhopalurus*, *Physoctonus*, *Rhopalurus s.s.* e gên. nov. *B*. Além disso, a relação entre o gên. nov. *A* e o gênero *Tityus* é suportada somente pelo gene COI.

Sendo assim, podemos dizer que, de modo geral, as relações encontradas dão suporte à hipótese mencionada anteriormente (Prendini 2004) de que os genes nucleares contribuiriam mais para resolver as relações basais, enquanto que os mitocondriais resolveriam as relações mais derivadas.

4.3.1. Inconsistência dos dados

A figura 4 mostra a frequência de ocorrência das relações supra-genéricas (fig. 3) encontradas na análise de evidência total, com as nove diferentes matrizes de custo utilizadas. As relações entre *Centruroides* + *Heteroctenus* e entre *Physoctonus* + *Rhopalurus s.s.* ocorrem com

todas as matrizes de custo (clados 5 e 7, respectivamente), todos os outros clados estão ausentes em pelo menos cinco parâmetros.

Analisando a figura 9, nota-se que as relações entre os gêneros variam bastante entre as árvores individuais de genes. Basicamente, nenhuma das relações supra-genéricas encontrada na análise de evidência total (fig. 1) está presente em todas as seis árvores individuais de genes (fig. 9). Da mesma forma, embora os gêneros *Rhopalurus s.s.*, *Heteroctenus*, *Physoctonus*, *Troglorhopalurus*, gên. nov. A e gên. nov. B sejam todos monofiléticos na árvore morfológica (fig. 5), as relações supra-genéricas são diferentes das encontradas na análise de evidência total (fig. 1).

Sendo assim, podemos dizer que a maioria dos clados supra-genéricos encontrados na análise de evidência total (fig. 3) é instável, já que se tornam para ou polifiléticos dependendo dos parâmetros utilizados (fig. 4). Além disso, apesar de termos escolhido a matriz de custos que gerava o menor ILD, ainda há incongruência entre as diferentes partições de dados (fig. 9) e também com a morfologia (fig. 5).

Uma análise de máxima verossimilhança preliminar (62 terminais, fig. 10) com os dados moleculares foi feita com ajuda do prof. Fernando P. L. Marques. As sequências foram alinhadas pelo programa MAFFT (Katoh *et al.* 2002). As árvores foram enraizadas no ramo entre *Brotheas granulatus* (família Chactidae) e os outros terminais (todos da família Buthidae). Com o programa ModelTest (Posada & Crandall 1998) se encontrou o modelo mais adequado aos dados, pelo critério AIC (*Akaike Information Criterion*, de acordo com Posada & Buckley 2004), escolhendo-se um modelo mais adequado para cada partição de dados. Os modelos escolhidos para cada partição foram: 12s = HKY+G; 16s = TPM1uf+G; 18s = HKY+I+G; 28s = TrN+I;

COI LCO = TPM2uf+I+G; COI-extAB = TIM3+I+G, num total de 38 parâmetros, e obtivemos uma árvore diferente da encontrada com parcimônia.

Apesar de ser apenas uma análise preliminar, utilizando parte dos terminais, os resultados da máxima verossimilhança (fig. 10) podem ser levados em conta como um indício de atração de ramos longos na análise de evidência total (fig. 1). As composições dos gêneros continuam exatamente as mesmas, mas as relações entre eles são diferentes. A principal diferença encontrada entre as duas topologias é a posição do gên. nov. A, que na análise de evidência total (fig. 1) é grupo-irmão de *Tityus*, e na análise de máxima verossimilhança é grupo-irmão de todos os outros terminais, formando o clado *Rhopalurus l.s.* + *Centruroides*. Outra mudança significativa é que *R. rochae* não é dividido em dois clados.

Voltando às árvores individuais de genes (fig. 9), nota-se que os genes que agrupam gên. nov. A + *Tityus* são extAB e LCO, as duas partições da COI, que é um gene propenso a uma rápida saturação, principalmente do códon da terceira posição (p. ex. Mueller 2006).

Acreditamos, no entanto, que a análise de evidência total é sempre a mais representativa para a história filogenética de um grupo (p. ex. Kluge 1998). Assim, ainda consideramos a hipótese de relacionamento apresentada na figura 1 como a mais adequada para a discussão, e a que deve ser utilizada para quaisquer discussões futuras.

4.4. Padrões biogeográficos

4.4.1. Espécies sul-americanas (*Rhopalurus s.s.*, *Physoctonus* e gên. nov. B)

O gênero *Rhopalurus s.s.* é amplilocado no norte da América do Sul (fig. 6), e as suas três espécies possuem um padrão de distribuição que sugere especiações alopátricas. De acordo

com a filogenia (fig. 1), *R. caribensis* teria se diferenciado primeiro, onde a porção norte da cordilheira dos Andes ou o surgimento do Lago Maracaibo poderiam ter servido de barreira. Já a separação entre *R. laticauda* e *R. crassicauda* pode ter acontecido por conta da expansão das áreas florestais em períodos quentes e úmidos, isolando as áreas abertas (Lourenço 1986a).

O gênero *Physoctonus*, seu grupo-irmão, é amplilocado na região nordeste do Brasil, e não existe sobreposição da distribuição com *Rhopalurus s.s.* A espécie endêmica *P. sp. nov. 1* ocorre no meio da distribuição de *P. debilis*, podendo ser o caso de uma especiação peripátrica (derivado local). A relação entre *Rhopalurus s.s.* e *Physoctonus* (clado 7) relaciona as áreas de cerrado e caatinga do nordeste brasileiro com as áreas de cerrado e savana do norte do Brasil e América do Sul.

Dentre as três espécies do gên. nov. B ocorre sobreposição de distribuição na área de contato entre as distribuições de gên. nov. B *rochae* com gên. nov. B *agamemnon*, além de poucos registros isolados (fig. 6). De acordo com a filogenia, poderíamos supor uma especiação inicialmente de gên. nov. B *pinto*i, provavelmente separado pela expansão das áreas florestais, e uma posterior separação entre gên. nov. B *agamemnon* e gên. nov. B *rochae*, provavelmente devido às adaptações ao cerrado e caatinga, respectivamente.

Podemos dizer que existe certa redundância de padrões biogeográficos entre o gên. nov. B e o clado 7, já que ambos relacionam o cerrado e a caatinga do nordeste brasileiro com as áreas de cerrado do estado de Roraima e áreas de savana ao norte da América do Sul (Colômbia e Venezuela). De certa forma isso contradiz o que tem sido observado para artrópodes em áreas abertas da América do Sul, que geralmente relacionam o cerrado e caatinga brasileira com áreas de formação vegetal aberta mais ao sudeste, e não ao norte (Roig-Juñent *et al.* 2006). No entanto, como não existem registros de *Rhopalurus l.s.* para o sudeste da América do Sul, essa

distribuição pode ser resultado da retração das áreas florestais em períodos mais frios e secos, permitindo a dispersão dos indivíduos, com posterior expansão em períodos mais quentes e úmidos, isolando as populações nesses remanescentes abertos (Lourenço 1982a, Lourenço 1986a).

4.4.2. Espécies antilhanas (*Heteroctenus*)

O gênero *Heteroctenus* ocorre exclusivamente nas Grandes Antilhas (fig. 7), mais especificamente em Cuba, Hispaniola e Isla Mona (Porto Rico), sendo que nunca foram encontrados na Jamaica e nem na ilha principal de Porto Rico. Existe bastante simpatria entre as espécies, sendo que cinco espécies ocorrem em Cuba (*H. junceus*, *H. garrido*i, *H. gibarae*, *H. granulimanus* e *H. melloleita*o*i*) e as outras três em Hispaniola e Isla Mona (*H. abudi*, *H. bonettii* e *H. princeps*).

Em *Heteroctenus* ocorre uma relação quase direta entre a filogenia e a distribuição geográfica das espécies (fig. 7). As espécies cubanas *H. junceus* e *H. garrido*i formam um grupo monofilético, que é grupo-irmão das outras espécies. A espécie *H. abudi*, que ocorre na costa leste da República Dominicana e em Isla Mona, é grupo-irmão de *H. bonettii*, que ocorre no sudoeste da República Dominicana e sudeste do Haiti, e ambas são grupo-irmão de *H. princeps*, que ocorre no sudeste do Haiti.

Essa relação contradiz hipóteses anteriores (Teruel 2006, Lourenço 1999), que defendem uma rota de dispersão dos *Rhopalurus l.s.* da América do Sul em direção às chamadas Proto-Antilhas (Rosen 1975) através de um possível arco de ilhas ligando o continente ao arquipélago (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999). Rosen (1975) já havia proposto traçados generalizados

sugerindo tanto rotas de dispersão tanto América do Sul – Caribe como América do Norte – Caribe.

Pela nossa hipótese de relacionamento, *Heteroctenus* é grupo-irmão de *Centruroides*, gênero que ocorre na América Central e América do Norte. Esse fato, associado à distribuição das espécies e à hipótese filogenética proposta na presente tese, sugere que o sentido da colonização das ilhas do Caribe pode ter sido, na verdade, da América do Norte em direção às Proto-Antilhas. Essa dispersão provavelmente ocorreu durante o começo do Cenozóico, período onde a península de Yucatán, no México, e as Grandes Antilhas estavam mais próximas (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999, Chakrabarty 2006).

Essa hipótese também explicaria o fato de nunca terem sido encontrados *Heteroctenus* nas Pequenas Antilhas e nem na ilha principal de Porto Rico. Lourenço (1986a, 1999) propõe que a ausência de representantes do gênero nas Pequenas Antilhas se deve à escassez de áreas com formações vegetais abertas nessas ilhas. No entanto, embora as espécies do gênero *Rhopalurus* *l.s.* sejam conhecidas por ocorrer em locais de formação vegetal aberta (Lourenço 1986a, Lourenço & Pinto-da-Rocha 1997), isso não acontece para as espécies de *Heteroctenus*, que também ocorrem em florestais estacionais semi-decíduas das Grandes Antilhas (Teruel 2006). Assim, uma rota de dispersão dos *Heteroctenus* da América do Norte em direção às Grandes Antilhas, como estamos propondo, poderia explicar a ausência de representante do gênero nas Pequenas Antilhas e também na ilha principal de Porto Rico, fatos sem explicação satisfatória até o momento (Teruel 2006).

Essa diferença na preferência pelo habitat em relação às espécies sul-americanas de *Rhopalurus* *l.s.* e gêneros associados pode ser explicado pelo fato de pertencerem a outro gênero,

Heteroctenus (fig. 1), relacionado ao gênero *Centruroides*, informação desconhecida até o momento.

4.4.3. Estrutura populacional de gên. nov. *B rochae*

A espécie mais abundante do gênero, gên. nov. *B rochae*, é também umas das mais amplamente distribuídas, ocorrendo em uma larga faixa na caatinga e com alguns registros para o cerrado. Foi amostrada uma grande quantidade de indivíduos de gên. nov. *B rochae* de diversos locais ao longo de sua distribuição. Na análise filogenética apresentada neste projeto, foram incluídos 14 terminais de gên. nov. *B rochae* para verificar se existe algum tipo de estruturação populacional dentro dessa espécie.

Pode-se observar uma clara divisão de gên. nov. *B rochae* em dois grupos monofiléticos (fig. 8A). Esses dois grupos estão presentes em todas as árvores encontradas com as diferentes matrizes de custos utilizadas na análise e também em três das seis árvores individuais de genes: 16S, COI-extAB e COI-LCO (fig. 8B). Procurou-se relacionar esses grupos com os diferentes biomas da região (fig. 8B).

Nota-se uma divisão geográfica evidente entre os dois grupos encontrados, com um componente a nordeste e outro a sudoeste, mas aparentemente não existe uma relação estrita entre esse padrão de distribuição e o tipo de formação vegetal do ambiente em que eles ocorrem. Além disso, não existe nenhuma evidência na morfologia que esteja relacionada a esses grupos. Pudemos observar que os indivíduos de gên. nov. *B rochae*, apesar de não possuírem variações morfológicas evidentes, possuem certa variação na coloração geral do corpo. No entanto, esse tipo de variação ocorre inclusive dentre indivíduos encontrados na mesma localidade, não aparentando estar relacionado à sua distribuição geográfica.

Sendo assim pode-se dizer que gên. nov. *B rochae* possui uma estrutura populacional, com dois clados bem definidos (NE e SO), sem que isso se reflita em diferenças na morfologia. É possível que gên. nov. *B rochae* seja ainda um complexo de espécies, com duas espécies crípticas, ainda não diferenciadas morfologicamente. Nesse caso, um estudo mais minucioso da morfologia poderia revelar caracteres ainda desconhecidos, que diferenciem essas duas espécies, mas é possível que as duas espécies só sejam mesmo distinguíveis pelos dados moleculares.

5. Conclusões

- Baseado em uma análise filogenética com caracteres morfológicos e moleculares, podemos afirmar que o gênero *Rhopalurus l.s.* não é monofilético, sendo parafilético em relação a vários outros gêneros da família Buthidae;
- Uma nova proposta de classificação é apresentada, dividindo o atual gênero *Rhopalurus l.s.* em quatro gêneros: *Rhopalurus s.s.*, *Heteroctenus*, gên. nov. A e gên. nov. B;
- Caracteres comumente utilizados para diagnosticar o gênero *Rhopalurus l.s.* não possuem sinal filogenético, sendo apenas convergências; a relação existente entre *Rhopalurus l.s.* e *Centruroides* se deve apenas às espécies do gênero *Heteroctenus*, que é grupo-irmão de *Centruroides*.
- Os gêneros sul-americanos *Rhopalurus s.s.* e *Physoctonus*, bem como as espécies de gên. nov. B, relacionam as áreas de cerrado no norte da América do Sul com as áreas de cerrado e caatinga no nordeste do Brasil;
- A distribuição e filogenia de *Heteroctenus* sugere uma origem na América Central continental em direção às Grandes Antilhas;
- Gên. nov. *rochae* pode se tratar de um complexo de espécies crípticas, com dois componentes filogeneticamente distintos e geograficamente separados.

Referências bibliográficas

- AMORIM, D. S. 1982. Classificação por sequenciação: uma proposta par a denominação dos ramos retardados. *Revista Brasileira de Zoologia*, 1 (1): 1-9.
- ARAÚJO, R. M. de S. 1980. Escorpiões do Estado do Piauí - levantamento preliminar. *Revista Nordestina de Biologia*, 3 (nº especial): 234-235.
- ARMAS, L. F. de. 1973. Tipos de las Colecciones Escorpiológicas P. Franganillo y Universidad de La Habana (Arachnida: Scorpionida). *Poeyana*, 101: 1-18.
- ARMAS, L. F. de. 1974. Escorpiones del Archipiélago Cubano. IV. Nueva especie de *Rhopalurus* (Scorpionidae: Buthidae). *Poeyana*, 136: 1-12.
- ARMAS, L. F. de. 1977. Nueva quetotaxía en escorpiones de la familia Buthidae (Arachnida: Scorpionida). *Miscelánea Zoológica*, 6: 2-3.
- ARMAS, L. F. de. 1981. Redescrpcion de *Rhopalurus princeps* (Karsch, 1879) (Scorpionida: Buthidae). *Poeyana*, 227: 1-7.
- ARMAS, L. F. de. 1982. Algunos aspectos zoogeográficos de la escorpiofauna antillana. *Poeyana*, 238: 1-17.
- ARMAS, L. F. de. 1983. Escorpiofauna de la Isla de la Juventud, Cuba. Composición, distribución y origen. *Poeyana*, 257: 1-7.
- ARMAS, L. F. de. 1984. Tipos de Arachnida depositados en el Instituto de Zoologia de la Academia de Ciências de Cuba. 1. Amblypygi, Opiliones, Ricinulei, Scorpiones, Schizomida e Uropygi. *Poeyana*, 284: 1-11.
- ARMAS, L. F. de. 1988. Sinopsis de los escorpiones antillanos. La Habana. : Editorial Científico-Técnica, 102pp.
- ARMAS, L. F. de. 1999. Quince nuevos alacranes de La Española y Navassa, Antillas Mayores (Arachnida: Scorpiones). *Avicennia*, 10/11: 109-144.
- ARMAS, L. F. de. 2001. Scorpions of the Greater Antilles, with the description of a new troglobitic species (Scorpiones: Diplocentridae). Pp. 245-253. in: Fet, V. & P. A. Selden (eds.). *Scorpions 2001. In Memoriam Gary A. Polis*. British Arachnological Society, Burnham Beeches, Buckinghamshire. xi + 404 pp.

- ARMAS, L. F. de. & E. de J. MARCANO-FONDEUR. 1987. Nuevos escorpiones (Arachnida: Scorpiones) de República Dominicana. *Poeyana*, 356: 1-24.
- ARMAS, L. F. de, OTTENWALDER, J. A. & K. A. GUERRERO. 1999. Escorpiones de las Islas Saona, Beata y Catalina, República Dominicana (Arachnida: Scorpiones). *Cocuyo*, 8: 30-32.
- BANKS, N. 1909. Arachnida of Cuba. *Informe de la Estación Experimental Agronomica (Santiago de Las Vegas, Cuba)*, 2 (2) : 150-174.
- BIRULA, A. A. 1917. Arachnoidea Arthrogastra Caucásica. Pars I. Scorpiones. *Zapiski Kavkazskogo Muzeya (Mémoires du Musée du Caucase)*, Tiflis: Imprimerie de la Chancellerie du Comité pour la Transcaucasie. A (5), 253pp.
- BORELLI, A. 1910. Scorpioni nuovi e poco noti del Brasile. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della Realle Università di Torino*, 25 (629): 1-8.
- BÜCHERL, W. 1959. Escorpiões e escorpionismo no Brasil. X. Catálogo da coleção escorpionica do Instituto Butantan. *Memórias do Instituto Butantan*, 29: 255–275.
- BÜCHERL, W. 1967. Escorpiões, Aranhas e Escolopendromorfos da Amazônia. in: H. Lent (ed.). *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5 (Zoologia): 111-125.
- BÜCHERL, W. 1969. Giftige Arthropoden. pp 764-793. in: E. J. Fittkau, J. Illies, H. King, G. H. Schwabe & H. Sioli (eds.) *Biogeography and Ecology in South America*. Monographiae Biologicae, 19(2). 873pp.
- BÜCHERL, W. 1971. Classification, biology and venom extraction of Scorpions. in: W. Bücherl & E. R. Buckley. (eds.). *Venomous animals and their venoms*, 3: 317-348.
- CAPORIACCO, L. di. 1947. Diagnosi preliminari di specie nuove di aracnidi della Guiana Britannica raccolte dai professori Beccati e Romiti. *Monitore Zoologico Italiano*, 56 (1-6): 20-34.
- CAPORIACCO, L. di. 1951. Studi sugli Arachnidi del Venezuela raccolti della Sezione die Biología (Universtà Centrale del Venezuela). 1: Scorpiones, Opiliones, Solifuga y Chernetes. *Acta Biológica Venezuelica*, Secc. biol., 1 (1): 1-46.
- CEKALOVIC, T. K. 1983. Catálogo de los escorpiones de Chile (Chelicerata, Scorpiones). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción*, 54: 43-70.
- CHAKRABARTY P. 2006. Systematics and historical biogeography of Greater Antillean Cichlidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(3): 619-27.

- De PINNA, M. C. C. 1999. Species concepts and phylogenetics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 9: 353-373.
- ESPOSITO, L. A., VOLSCHENK, E. S. & L. PRENDINI. 2008. New molecular and morphological insights into the systematics of New World buthid scorpions. in: R. Gillespie & C. Griswold (eds.). *Abstracts of the Thirty-Second Annual Meeting of the American Arachnological Society*. The University of California at Berkeley. Disponível em: http://www.americanarachnology.org/MeetingAbstracts/AAS_2008_abstracts.html
- ESQUIVEL de VERDE, M. A. 1968. Notas sobre los Scorpionidae de Venezuela. 1. Nuevos registros sobre la distribución de algunos grupos en Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, 6 (2): 66-70.
- ESQUIVEL de VERDE, M. A. & C. E. MACHADO-ALLISON. 1969. Escorpiones. Cuadernos Científicos: dirección de cultura. Caracas: Universidade Central de Venezuela: 53pp.
- FARRIS, J. S., KÄLLERSJO, M, KLUGE, A. G. & C. BULT. 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics*, 10: 315-319.
- FET, V. & G. LOWE. 2000. Family Buthidae C. L. Koch, 1837. Pp. 54-286 in: Fet, V., Sissom, W. D., Lowe, G. & M. E. Braunwalder. *Catalog of the Scorpions of the World (1758-1998)*. The New York Entomological Society. vi + 690 pp.
- FET, V., SISSOM, W. D., LOWE, G. & M. E. BRAUNWALDER. 2000. *Catalog of the scorpions of the world (1758 – 1998)*. The New York Entomological Society. vi + 690 pp.
- FET, V., GANTENBEIN, B., GROMOV, A. V., LOWE, G. & W. R. LOURENÇO. 2003a. The first molecular phylogeny of Buthidae (Scorpiones). *Euscorpius*, 4: 1-10.
- FET, V., PETERSEN, M.E. & G.S. SLYUSAREV. 2003b. Case 3151. Rhopalurusinae Bücherl, 1971 (Arachnida, Scorpiones, Buthidae): proposed conservation as the correct spelling to remove homonymy with Rhopaluridae Stunkard, 1937 (Orthonectida). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 60 (1): 23-25.
- FET, V. & M. E. SOLEGLAD. 2005. Contributions to scorpion systematics. I. On recent changes in high-level taxonomy. *Euscorpius*, 31: 1-13.
- FLOREZ, D. E. 1991. Escorpiones de Colômbia. Catálogo de especies. *Cespedesia*, 16-17 (57-58): 117-127.

- FRANCKE, O. F. 1977a. Escorpiones y escorpionismo en el Perú. VI. Lista de especies y claves para identificar las familias y los géneros. *Revista Peruana Entomológica*, 20 (1): 73-76.
- FRANCKE, O. F. 1977b. Two emendations to Stahnke's (1974) Vaejovidae revision (Scorpionida, Vaejovidae). *The Journal of Arachnology*, 4 (2): 125-135.
- FRANGANILLO B., P. 1930. Arácnidos de Cuba. Más arácnidos nuevos de la Isla de Cuba. *Memórias del Instituto Nacional de Investigaciones Científicas, Museo de Historia Natural, La Habana*, 1 (1): 1-53.
- FRANGANILLO B., P. 1931. Excursiones aracnológicas durante el mes de agosto de 1930. *Revista "Belen" (La Habana)*, 6 (24): 116-119.
- FRANGANILLO B., P. 1935. Estudio de los arácnidos recogidos durante el verano de 1934. *Revista "Belen" (La Habana)*, 9 (49-50): 20-26.
- FRANGANILLO B., P. 1936. Los Arácnidos de Cuba hasta 1936". *Imprenta Cultural S. A., La Habana*, 179pp.
- GANTENBEIN, B., FET, V. & M. D. BARKER. 2001. Mitochondrial DNA reveals a deep, divergent phylogeny in *Centruroides exilicauda* (Wood, 1863) (Scorpiones: Buthidae). in: Fet, V. & P. A. Selden (eds.). *Scorpions 2001. In Memoriam Gary A. Polis*. British Arachnological Society, Burnham Beeches, Buckinghamshire. xi + 404 pp.
- GERVAIS, M. P. 1843. (Les principaux résultats d'un travail sur le famille des Scorpions). *Société Philomatique de Paris. Extraits des Procès-Verbaux des Séances*, 5 (7): 129-131.
- GERVAIS, M. P. 1844. Scorpions. in: C. A. Walckenaer (ed.). *Histoire naturelle des Insectes. Aptères*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris
- GERVAIS, M. P. 1859. Myriapodes et Scorpions. pp 41-43. in: F. de Castelnau. *Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro à Lima, et de Lima au Para*. Paris, P. Bertrand.
- GOLOBOFF, P., FARRIS, S. & K. NIXON. 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) versão 1.1. Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- GONZALEZ-SPONGA, M. A. 1978. *Escorpiofauna de la region oriental del estado Bolivar, em Venezuela*. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas Caracas, Roto-Impresos C. A. 217pp.
- GONZALEZ-SPONGA, M. A. 1984. *Escorpiones de Venezuela*. Caracas: Cuadernos Lagoven, Ed. Cromotip, 128 pp.

- GONZÁLEZ-SPONGA, M. A. 1996. Guía para identificar escorpiones de Venezuela. *Caracas: Cuadernos Lagoven*, Ed. Cromotip, 204 pp.
- HALL, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95-98. Disponible en: <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/BioEdit.html>
- HERBST, J. F. W. 1800. Naturgeschichte der Skorpionen. in: *Natursystem der ungeflügelten Insekten*. Gottlieb August Lange, Berlin, 4: 1-86.
- HERRERA, M. 1917. Los alacranes de Mexico. *Boletín de la Dirección de Estudios Biológicos*, 2 (2): 265-275.
- HJELLE, J. T. 1990. Anatomy and morphology. in: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.
- HUMMELINCK, P. W. 1940. Scorpions. pp 138-146. in: M. Nijhoff (ed.). *Studies on the fauna of Curaçao, Aruba, Bonaire, and the Venezuelan Islands*, The Hague, 2 (9): 138-146.
- ITURRALDE-VINENT, M. A. & R. D. E. MacPHEE. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238: 1-95.
- JAUME, M. L. 1954. Catálogo de la fauna cubana. IV. Catálogo de los Scorpionida de Cuba. *Circulares del Museo y Biblioteca de Zoología de La Habana*: 1034-1092.
- KARSCH, F. 1879. Skorpionologische Beiträge. Part II. *Mitteilungen des Münchener Entomologischen Verein*, 3 (2): 97-136.
- KATOH, K., MISAWA, K., KUMA, K.-I. & T. MIYATA. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30 (14): 3059-3066.
- KLUGE, A. G. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: cladistic or consensus classification. *Cladistics*, 14: 151-158.
- KOCH, C. L. 1837. Die Arachniden. *Nürnberg: C. H. Zeh'sche Buchhandlung*, 4 (1-5): 1-108.
- KOCH, C. L. 1839. Die Arachniden. *Nurnberg: C. H. Zeh'sche Buchhandlung*, 6-(1-6): 1-156.
- KOCH, C. L. 1840. Arachniden. *Nurnberg: C. H. Zeh'sche Buchhandlung*, 8: 1-114.
- KOCH, C. L. 1850. Scorpionen. in: *Uebersicht des Arachnidensystems*. Nürnberg: C. H. Zeh'sche Buchhandlung, 5: 86-92.

- KOVAŘÍK, F. 1997. A check-list of scorpions (Arachnida) in the collection of the Hungarian Natural History Museum, Budapest. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 89: 177-185.
- KOVAŘÍK, F. 1998. *Štíři [Scorpions]*. Madagaskar, Jihlava. 175 pp. [in Czech]
- KRAEPELIN, K. 1891. *Revision der Skorpione. I. Die Familie Androctonidae*. Jahrbuch des Hamburgische Wissenschaftlichen Anstalten, 8: 1-144.
- KRAEPELIN, K. 1895. Nachtrag zu Theil 1 der Revision der Skorpione. *Jahrbuch des Hamburgische Wissenschaftlichen Anstalten*, 12: 75-96.
- KRAEPELIN, K. 1899. Scorpiones und Pedipalpi. in: F. Dahl (ed.). *Das Tierreich. R. Friedländer & Sohn Verlag*, Berlin. 265 pp.
- KRAEPELIN, K. 1901. Catalogue des Scorpions des collections du Muséum d'histoire naturelle de Paris. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 7 (6): 265-274.
- KRAEPELIN, K. 1905. Die geographische Verbeitung der Skorpione. *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik*, 22 (3): 321-364.
- KRAEPELIN, K. 1908. Die sekundären Geschlechtscharaktere der Skorpione, Pedipalpen und Solifugen. I. Skorpione. *Jahrbuch des Hamburgische Wissenschaftlichen Anstalten*, 25 (2): 181-203.
- LAMORAL, B. H. 1980. A reappraisal of suprageneric classification of recent scorpions and of their zoogeography. in: *Proceedings of the 8th International congress of arachnology, Vienna*, pp. 439-444.
- LAMPE, E. 1917. Katalog der Skorpione, Pedipalpen und Solifugen des Naturhistorischen Museums der Residenzstadt Wiesbaden. *Jahrbücher des Nassauischen Verein für Naturkunde, Wiesbaden*, 70 (1): 185-208.
- LATREILLE, P. A. 1804. Histoire des Scorpions. pp110-129. in: *Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite aux oeuvres de Leclerc de Buffon, et partyie de cours complet d'histoire naturelle rédigée par C. S. Sonnini*. De l'imprimerie de F. Dufart, Paris, Tome VII.
- LAURIE, M. 1896. Further notes on the anatomy and development of scorpions, and their bearing on the classification of the order. *Annals and Magazine of Natural History*, sér. 6, 18 (104): 121-133.

- LIRA-DA-SILVA, R. M., JORDÃO, G. M., SILVA, T. F., CANDIDO, D. M. & T. K. BRAZIL. 2005. Ocorrência de *Rhopalurus debilis* (C.L. Koch, 1840) (Scorpiones, Buthidae) no estado da Bahia, Brasil. *Biota Neotropica*, 5(1a): 1-3.
- LÖNNBERG, E. 1897. Om Skorpionernas och Pedipalpernas geografiska utbredning. *Entomologisk Tidskrift*, 18 (1-4): 193-211.
- LOURENÇO, W. R. 1979. A propos de la véritable identité des genres *Rhopalurus* Thorell, 1879 et *Centruroides* Marx, 1889 (Scorpiones, Buthidae). *Revue Arachnologique*, 2 (5): 213-219.
- LOURENÇO, W. R. 1981. Estudo da variabilidade do caráter número de dentes dos pentes nos escorpiões *Tityus cambridgei* Pocock 1897 e *Rhopalurus laticauda* Thorell, 1876. *Revista Brasileira de Biologia*, 41 (3): 545-548.
- LOURENÇO, W. R. 1982a. Révision du genre *Rhopalurus* Thorell, 1876 (Scorpiones, Buthidae). *Revue Arachnologique*, 4: 107-141.
- LOURENÇO, W. R. 1982b. La véritable identité de *Tityus bahiensis* (Perty, 1834). Description de *Tityus eickstedtae* n. sp. (Scorpiones, Buthidae). *Revue Arachnologique*, 4: 93-105.
- LOURENÇO, W. R. 1984a. Complementary notes on the systematics of the genus *Rhopalurus* for the Caribbean area (Scorpiones, Buthidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 44 (2): 169-170.
- LOURENÇO, W. R. 1984b. La biogéographie des Scorpions sud-américains (problèmes et perspectives). *Spixiana*, 7 (1): 11-18. 1984.
- LOURENÇO, W. R. 1986a. Biogéographie et phylogénie des Scorpions du genre *Rhopalurus* Thorell, 1876 (Scorpiones, Buthidae). *Mémoires de la Société Royale Belge d'Entomologie*, 33: 129-137.
- LOURENÇO W. R., 1986b. La vicariance biogéographique chez les scorpions néotropicaux. *Bulletin d'Écologie*, 17 (3): 161-172.
- LOURENÇO W. R., 1988. Sinopse da fauna escorpiônica do estado do Pará, especialmente as regiões de Carajás, Tucuruí, Belém e Trombetas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia*, 4 (2): 155-173.
- LOURENÇO, W. R. 1990. Caractérisation biogéographique de la caatinga brésilienne. Associations avec le chaco et d'autres formations végétales d'Amérique du Sud.

- L'exemple des Scorpions. *Comptes Rendus Sommaire des Séances de la Société de Biogéographie*, 66 (4): 149-169.
- LOURENÇO, W. R. 1991a. Les scorpions de Colombie. II. Les faunes des régions de Santa Marta et de la Cordillère orientale. Approche biogéographique (Arachnida: Scorpiones). *Senckenbergianan Biologica*, 71 (4/6): 275-288.
- LOURENÇO, W. R. 1991b. La province biogéographique guyanaise; étude de la biodiversité des centres d'endémisme en vue de la conservation des patrimoines génétiques. *Comptes Rendus Sommaire des Séances de la Société de Biogéographie*, 67 (2): 113-131.
- LOURENÇO, W. R. 1992. Les peuplements des scorpions des Antilles; facteurs historiques et écologiques en association avec les stratégies démographiques. *Studies of Neotropical Fauna Environment*, 27 (1): 43-62.
- LOURENÇO, W. R. 1994. Diversity and endemism in tropical versus temperate scorpion communities. *Biogeographica*, 70 (3): 155-160.
- LOURENÇO, W. R. 1997a. Additions à la faune de scorpions néotropicaux (Arachnida). *Revue Suisse Zoologie*, 104 (3): 587-604.
- LOURENÇO, W. R. 1997b. Synopsis de la faune de scorpions de Colombie avec des considérations sur la systématique et la biogéographie des espèces. *Revue Suisse de Zoologie*, 104 (1): 61-94.
- LOURENÇO, W. R. 1999. Origines et affinités des scorpions des Grandes Antilles: le cas particulier des éléments de la famille des Buthidae. *Biogeographica*, 75(3):131-144.
- LOURENÇO, W. R. 2002. *Scorpions of Brazil*. Les Éditions de l'If. 306 pp.
- LOURENÇO, W. R. 2007. New considerations on the taxonomic status of the genus *Physoctonus* Mello-Leitão, 1934 (Scorpiones, Buthidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 40:359-365.
- LOURENÇO, W. R. 2008. The geographic pattern of distribution of the genus *Rhopalurus* Thorell, 1876 in the Guayana-Amazon region (Scorpiones: Buthidae). *Euscorpius*, 73: 1-14.
- LOURENÇO, W.R. & FLOREZ, E. 1990. Scorpions (Chelicerata) de Colombie. IV. Biogéographie et diversité biologique des Scorpions de Colombie, avec des commentaires sur les refuges quaternaires. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biogéographie*, 66 (2): 65-74.

- LOURENÇO, W. R. & J. L. CLOUDSLEY-THOMPSON. 1995. Stridulatory apparatus and the evolutionary significance of sound production in *Rhopalurus* species (Scorpiones: Buthidae). *Journal of Arid Environments*, 31: 423-429.
- LOURENÇO, W. R. & M. VACHON. 1996. Compléments à la phylogénie et à la biogéographie des genres *Alayotityus* Armas et *Tityopsis* Armas (Scorpiones, Buthidae). *Biogeographica* 72(1): 33-39.
- LOURENÇO, W. R. & R. PINTO-DA-ROCHA. 1997. A reappraisal of the geographic distribution of the genus *Rhopalurus* Thorell (Scorpiones, Buthidae) and description of two new species. *Biogeographica*, 73(4): 181-191.
- LOURENÇO, W. R., HUBER, D. & J. L. CLOUDSLEY-THOMPSON. 2000. Description of the stridulatory apparatus in some species of the genus *Rhopalurus* Thorell (Scorpiones: Buthidae). in: Gajdo. P., Pekár S. (eds). *Proceedings of the 18th European Colloquium of Arachnology, Stará Lesná, 1999. Ekológia (Bratislava)*, 19(3): 141-144.
- LOURENÇO, W. R., BAPTISTA, R. L. C. & A. P. L. GIUPPONI. 2004. Troglobitic scorpions: a new genus and species from Brazil. *Comptes Rendus Biologies*, 327: 1151-1156.
- LUCAS, H. 1851. Crustacea et Insecta, Atlas Anim. Artic. in: *Ramon de la Sagra, Historia física, política y natural de la Isla de Cuba*, volume 5, Paris, A. Bertrand.
- LUCAS, S. & W. BÜCHERL. 1971. Aparelhos estridulatórios do escorpião *Rhopalurus iglesias dorsomaculatus* (Prado) 1938 e da aranha caranguejeira *Theraphosa blondi* (Latreille) 1804. *Ciência e Cultura*, 23(5): 635-637.
- LUCAS, S., CIRELLI, A., KNYSACK, I. & L. F. ZVEILBIL. 1981. Aracnídeos coletados no Piauí durante a realização do Projeto Rondon 22. *Memórias do Instituto Butantan*, 42-43: 127-138.
- LUTZ, A. 1928. Escorpiones observados en Venezuela in: A. Lutz (ed.). *Estudios de Zoología y Parasitología Venezolanas*, pp 71-74. Rio de Janeiro.
- LUTZ, A. & O. de MELLO. 1922a. Cinco novos escorpiões brasileiros dos gêneros *Tityus* e *Rhopalurus*. *Folha Médica Anales*, 3 (4): 25-26.
- LUTZ, A. & O. de MELLO. 1922b. Contribuição para o conhecimento dos escorpiões brasileiros. *Folha Médica Anales*, 3 (6): 25.
- MANZANILLA, J. & L. SOUSA. 2003. Ecología y distribución de *Rhopalurus laticauda* Thorell, 1876 (Scorpiones: Buthidae) en Venezuela. *Saber*, 15(1): 3-14.

- MARX, G. 1890. Arachnida. *in*: L. O. Howard (eds.). Scientific results of the exploration by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross. nº V. – Annotated Catalogue of the insects collected in 1887-88. *Proceedings of the United States National Museum*, 12 (1) (1889): 207-211.
- McCORMICK, S. J. & G. A. POLIS. 1990. Prey, predators and parasites. *in*: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.
- MEISE, W. 1934. Scorpiones. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne*, 72: 25-43.
- MELLO CAMPOS, O. de. 1924. Os escorpiões brasileiros. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 17 (2): 237-369.
- MELLO-LEITÃO, C. F. de. 1932. Notas sobre escorpiões sul-americanos. *Arquivos do Museu Nacional*, 34: 9-46.
- MELLO-LEITÃO, C. F. de. 1934. A propósito de um novo Vejovida do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 6: 75-82.
- MELLO-LEITÃO, C. F. de. 1940. Um pedipalpo e dois Escorpiões da Colômbia. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo*, 1: 51-56.
- MELLO-LEITÃO, C. F. de. 1942. Los alacranes y la zoogeografía de Sudamérica. *Revista Argentina de Zoogeografía*, 2(3): 125-131.
- MELLO-LEITÃO, C. F. de. 1945. Escorpiões SulAmericanos. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 40: 1-468.
- MICKEVICH, M. F. & J. S. FARRIS. 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Systematic Zoology*, 30(3): 351-370.
- MORENO B., A. 1939. Contribución al estudio de los escorpiónidos cubanos. Part II. Superfamilia Buthoidea. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural*, 13 (2): 63-75.
- MORENO B., A. 1940. Scorpiología Cubana (cont.). *Revista "Universidad de la Habana"*, 26-27: 91-113.
- MUELLER, R. L. 2006. Evolutionary rates, divergence dates, and the performance of mitochondrial genes in bayesian phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 55(2): 289-300.

- OCHOA, J. A., BOTERO-TRUJILLO, R. & L. PRENDINI. 2010. On the troglomorphic scorpion *Troglotayosicus humiculum* (Scorpiones, Troglotayosicidae), with first description of the adults. *American Museum Novitates*, 3691: 1-12.
- OUTEDA-JORGE, S., MELLO, T. & R. PINTO-DA-ROCHA. 2009. Litter size, effects of maternal body size, and date of birth in South American scorpions (Arachnida: Scorpiones). *Zoologia*, 26 (1):43-53.
- PAGE, R. D. M. 2001. Nexus Data Editor for Windows, ver. 0.5.0. Computer software. Published by the author. Available at <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>
- PARMAKELIS, A., STATHI, I., SPANOS, L., LOUIS, C. & M. MYLONAS. 2006. Phylogeography of *Iurus dufourei* (Brullé, 1832) (Scorpiones, Iuridae). *Journal of Biogeography*, 33: 251-260.
- PAVLOVSKI, E. N. 1924. On the morphology of the male genital apparatus in scorpions. *Trudy Leningradskogo Obshchestva Yestestvoispytatelei (Transactions of the Leningrad Society of Naturalists)*, 53 (2): 17-86.
- PENTHER, A. 1913. Beiträge zur Kenntnis amerikanischer Skorpione. *Annalen des Kaiserlich-Königlichen Naturhistorischen Hofmuseums in Wien*, 27 (3): 239-252.
- POCOCK, R. I. 1890. A revision of the genera of scorpions of the family Buthidae, with description of some South-African species. *Proceedings of the Zoological Society*, 1890: 114-141.
- POCOCK, R. I. 1893. Contribution to our knowledge of the Arthropod fauna of the West Indies. Part I. Scorpiones and Pedipalpi, with a supplementary note upon freshwater Decapoda of St. Vincent. *Journal of the Linnaean Society*, 24: 374-409.
- POCOCK, R. I. 1902. Arachnida. Scorpiones, Pedipalpi, and Solifugae. *Biologia Centrali-Americana*. Taylor & Francis, London, 71 pp.
- POCOCK, R. I. 1904. On a new stridulating-organ in scorpions discovered by W. J. Burchell in Brazil in 1828. *Annals and Magazine of Natural History (Ser. 7)*, 13 (73): 56-62.
- POLIS, G. 1990. Introduction. in: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.

- POSADA, D. & K. A. CRANDALL. 1998. ModelTest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14 (9): 817-818.
- POSADA, D. & T. R. BUCKLEY. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of the AIC and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology*, 53: 793-808.
- PRADO, A. 1938. Sôbre uma nova espécie de escorpião do gênero *Rhopalurus*. *Annaes Paulistas de Medicina e Cirurgia*, 35 (4): 347-349.
- PRADO, A. 1939a. Contribuição ao conhecimento dos escorpiões sul-americanos. Sinopse das espécies de *Rhopalurus*. *Memórias do Instituto Butantan*, 13: 25-36.
- PRADO, A. 1939b. Notas sobre o *Rhopalurus dorsomaculatus* Prado. *Memórias do Instituto Butantan*, 12: 5-6.
- PRADO, A. 1940. Contribuição ao conhecimento dos Escorpiões Sul-Americanos. Sinopse das espécies de *Rhopalurus*. *Mémorias do Instituto Butantan*, 13: 25-36.
- PRADO, A. & J. L. RIOS-PATINO. 1940. Contribución al estudio de los escorpiones de Colombia. *Memórias do Instituto Butantan*, 13: 41-45.
- PRENDINI, L. 2000. Phylogeny and classification of the superfamily Scorpionoidea Latreille 1802 (Chelicerata, Scorpiones): an exemplar approach. *Cladistics*: 16, 1-78.
- PRENDINI, L. 2004. The systematics of Southern African *Parabuthus* Pocock (Scorpiones, Buthidae): revisions to the taxonomy and key to the species. *The Journal of Arachnology*, 32: 109-186.
- PRENDINI, L. & W. C. WHEELER. 2005. Scorpion higher phylogeny and classification, taxonomic anarchy, and standards for peer review in online publishing. *Cladistics*, 21 (5): 446-494.
- PRENDINI, L., HANNER R. & R. DeSALLE. 2002. Obtaining, storing and archiving specimens and tissue samples for use in molecular studies. *in*: R. Desalle, G. Giribet & W. Wheeler (eds.). *Techniques in Molecular Systematics and Evolution (MTBM)*, Birkhauser. 407 pp.
- PRENDINI, L., CROWE, T. M. & W. C. WHEELER. 2003. Systematics and biogeography of the family Scorpionidae (Chelicerata; Scorpiones), with a discussion on phylogenetic methods. *Invertebrate Systematics*, 17: 185-259.

- PRENDINI, L., WEYGOLDT, P. & W. C. WHEELER. 2005. Systematics of the *Damon variegates* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms, Diversity & Evolution*, 5: 203-236.
- PRENDINI, L., ESPOSITO, L. A., HUFF, J. C. & E. S. VOLSCHENK. 2009. Redescription of *Rhopalurus abudi* (Scorpiones, Buthidae), with first description of the male and first record from mainland Hispaniola. *The Journal of Arachnology*, 37: 206-224.
- REIN, J. O. 2006. *The Scorpion Files*. Norwegian University of Science and Technology, online at <http://www.ub.ntnu.no/scorpion-files/>
- ROEWER, C. F. 1943. Über eine neuerworbene Sammlung von Skorpionen des Natur-Museums Senckenberg. *Senckenbergiana*, 26 (4): 205-244.
- ROIG-JUÑENT, S., DOMÍNGUEZ, M. C., FLORES, G. E. & C. MATTONI. 2006. Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments* 66: 404-420.
- ROJAS-RUNJAIC, F. J. M. & L. de SOUSA. 2007. Catálogo de los escorpiones de Venezuela (Arachnida: Scorpiones). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 40: 281-307.
- RUDLOFF, J.-P. 1994. Die Skorpionsfauna der Antillen (Arachnida: Scorpiones). Teil I. *Arthropoda*, 2: 3-12.
- SCORZA, J. V. 1954a. Contribución al estudio de los escorpiones venezolanos. Clave para la identificación de especies y consideraciones generales sobre los escorpiones domiciliarios. *Archivos Venezolanos de Patología Tropical y Parasitología Médica*, 2 (2): 157-165.
- SCORZA, J. V. 1954b. Expedición Franco-Venezolana del Alto Orinoco. Publicaciones zoológicas. Escorpiones del Alto Orinoco. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 15 (82): 163-175.
- SCORZA, J. V. 1954c. Sistemática, distribución geográfica y observaciones ecológicas de algunos alacranes encontrados en Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales "La Salle"*, 14 (38): 179-214.
- SISSOM, W. D. 1990. Systematics, biogeography and paleontology. in: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.
- SOLEGLAD, M. E. & V. FET. 2003. High-level systematics and phylogeny of the extant scorpions (Scorpiones: Orthosterni). *Euscorpius*, 11: 1-175.

- SOUZA, C. A. 2009. Revisão taxonômica das espécies sulamericanas de *Rhopalurus* Thorell e morfologia comparativa dos hemiespermatóforos de Buthidae (Scorpiones). Dissertação de mestrado, *Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ*. xiii + 87pp.
- STAHNKE, H. L. 1970. Scorpion nomenclature and mensuration. *Entomological News*, 81: 297-316.
- STAHNKE, H. L. 1974. Revision and keys to the higher categories of Vejovidae (Scorpionida). *The Journal of Arachnology*, 1 (2): 107-141.
- STAHNKE, H. L. & M. CALOS. 1977. A key to the species of the genus *Centruroides* Marx (Buthidae, Scorpionida). *Entomological News*, 88 (5-6): 111-120.
- STOCKMAN, R. & E. YTHIER. 2010. *Scorpions of the world*. N.A.P. Editions. 572pp.
- STOCKWELL, S. A. 1989. Revision of the phylogeny and higher classification of scorpions (Chelicerata). Tese de doutorado, *University of California, Berkeley*. 413 pp.
- STOCKWELL, S. A. 1996. Scorpiones. Scorpions. Version 01 January 1996 (under construction). <http://tolweb.org/Scorpiones/6009/1996.01.01> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- TECHNELYSIUM PTY LTD. 2003-2008. ChromasPro Version 1.42. Disponível em: www.technelysium.com.au/ChromasPro.html
- TERUEL, R. 2005. Nuevos datos sobre la taxonomía, distribución geográfica y ecología de los escorpiones de la República Dominicana (Scorpiones: Liochelidae, Scorpionidae, Buthidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 36: 165-176.
- TERUEL, R. 2006. Apuntes sobre la taxonomía y biogeografía del género *Rhopalurus* Thorell 1876 (Scorpiones: Buthidae), con la descripción de dos nuevas especies de Cuba. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 38: 43-56.
- TERUEL, R. & A. K. TIETZ. 2008. The true identity of *Rhopalurus pinto* Mello-Leitão, 1932, with notes on the status and distribution of *Rhopalurus crassicauda* Caporiacco, 1947 (Scorpiones: Buthidae). *Euscorpius*, 70: 1-14.
- TERUEL, R., FET, V. & M. R. GRAHAM. 2006. The first mitochondrial DNA phylogeny of Cuban Buthidae (Scorpiones: Buthoidea). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 39: 219-226.

- THORELL, T. 1876a. On the classification of scorpions. *Annals and Magazine of Natural History*, 4 (17): 1-15.
- THORELL, T. 1876b. Études scorpiologiques. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, 19 (1): 75-272.
- THORELL, T. 1893. Scorpiones exotici R. *Musei Historiea Naturalis Florentini. Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 25 (4): 356-387.
- VACHON, M. 1963. De l'utilité, en systématique, d'une nomenclature des dents de chelicères chez les Scorpions. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 2*, 35 (2): 161-166.
- VACHON, M. 1973 (1974). Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides). 1. La trichobothriotaxie en arachnologie. Sigles trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris 3è sér.*, 104: 857- 958.
- VACHON, M. 1975. Sur l'utilisation de la trichobothriotaxie du bras des pédipalpes des Scorpions (Arachnides) dans le classement des genres de la famille des Buthidae Simon. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 281 (D): 1597-1599.
- VACHON, M. 1977. Contribution à l'étude des Scorpions Buthidae du nouveau monde. 1. Complément à la connaissance de *Microtityus ricky* Kj.-W. 1956 de l'île de la Trinité. 2. Description d'une nouvelle espèce et d'un nouveau genre mexicains: *Darchenia bernadettae*. 3. Clé de détermination des genres de Buthidae du nouveau monde. *Acta Biológica Venezuelica*, 9 (3): 283-302.
- VARÓN, A., VINH, L. S., BOMASH, I. & W. C. WHEELER. 2009. POY 4.1.1. *American Museum of Natural History*. Disponible en: <http://research.amnh.org/scicomp/projects/poy.php>
- VOLSCHENK, E. S. & L. PRENDINI. 2008. *Aops oncodactylus*, gen. et sp. nov., the first troglobitic urodacid (Urodacidae: Scorpiones), with a re-assessment of cavernicolous, troglobitic and troglomorphic scorpions. *Invertebrate Systematics*, 22: 235-257.
- VOLSCHENK, E. S., MATTONI, C. I. & L. PRENDINI. 2008. Comparative anatomy of the mesosomal organs of scorpions (Chelicerata, Scorpiones), with implications for the phylogeny of the order. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154: 651-675.

- WATERMAN, J. A. 1950. Scorpions in the West Indies with special references to *Tityus trinitatis*. *Caribbean Medical Journal*, 12 (5): 167-177.
- WERNER, F. 1927. Über einige Skorpione aus Brasilien. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 40 (3): 355-358.
- WERNER, F. 1934. Scorpiones, Pedipalpi. in: H. G. Bronns *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. AkademischeVerlaggesellschaft, Leipzig. 5, IV, 8, Lief. 1-2 (Scorpiones), pp. 1-316.
- WHEELER, W. C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity and phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology*, 44(3): 321-331.
- WHEELER, W. C. 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics*, 12: 1-9.
- WHEELER, W. C. 2003. Iterative pass optimization of sequence data. *Cladistics*, 19: 254-260.

ANEXOS

Tabela I. Matriz de caracteres morfológicos utilizados na análise cladística. Os estados inaplicáveis estão marcados com (-) e os estados desconhecidos estão marcados com (?). Os nomes dos gêneros estão seguindo a nova proposta de classificação.

	PROSSOMA								APÊNDICES																				
	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	26	27	28	29
<i>I. maculatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Z. fuscus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Z. birabeni</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	1	1	0	1	1	0
<i>Ti. atriventer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	0	-	0	0	0	0	0	0
<i>Ti. bahiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Ti. clathratus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ti. metuendus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>Ti. michelii</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	0	3	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Ti. p. microdon</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. bani</i>	0	0	1	1	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. exilicauda</i>	1	1	1	1	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. gracilis</i>	0	1	1	1	-	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. i. ornatus</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. margaritatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. schmidtii</i>	0	1	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. debilis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. sp 1</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tr. translucidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	?	0	0	0	0	0	0
<i>Tr. lacrau</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	1	-	-	-	-	-	-
gên. A <i>guanambiensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	0	0
gên. A sp 1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	1	0	0	0	0
<i>R. laticauda</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>R. amazonicus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>R. caribensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>R. crassicauda</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
gên. B <i>agamemnon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	0	0	0
gên. B <i>rochae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	0	1	0
gên. B <i>pintoii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3	0	1	2	2	0	0	0	0
<i>H. abudi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>H. bonetii</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
<i>H. garridoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>H. juncus</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	2	1	0	0	0
<i>H. princeps</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	2	2	1	0	1	0

	APÊNDICES									MESOSSOMA																			
	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
<i>I. maculatus</i>	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	5	0	0	0	0	2	2	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Z. fuscus</i>	0	3	0	2	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	5	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Z. birabeni</i>	0	3	0	2	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	5	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Ti. arriventer</i>	1	0	2	2	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	?	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Ti. bahiensis</i>	1	0	2	2	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Ti. clathratus</i>	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	2	2	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Ti. metuendus</i>	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Ti. michelli</i>	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	2	2	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Ti. p. microdon</i>	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>C. bani</i>	1	0	2	2	1	0	2	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>C. exilicauda</i>	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	5	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>C. gracilis</i>	1	0	2	2	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>C. i. ornatus</i>	1	0	2	2	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>C. margaritatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>C. schmidtii</i>	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	1
<i>P. debilis</i>	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	1	0	5	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>P. sp 1</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	0	5	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Tr. translucidus</i>	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	1	2	0	2	0	0	1	1	1	1	1	0	2	?	0	0	1	1	1
<i>Tr. lacrau</i>	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	2	0	0	1	0	-	-	2	0	0	-	0	0	1	1	1
gên. A <i>guanambiensis</i>	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1	0
gên. A sp 1	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	2	0	2	0	1	0	1	1	0
<i>R. laticauda</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	2	0	2	2	0	0	0	0	1	1
<i>R. amazonicus</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	2	0	2	2	0	0	0	0	1	1
<i>R. caribensis</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	2	0	2	2	0	0	0	0	1	1
<i>R. erassicauda</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	2	0	2	2	0	0	0	0	1	1
gên. B <i>agamemnon</i>	1	2	1	0	1	1	0	1	0	2	2	2	0	0	3	0	2	1	0	2	1	2	1	0	0	0	0	1	1
gên. B <i>rochae</i>	1	2	1	0	1	1	0	1	0	2	2	1	0	0	3	0	1	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	1	1
gên. B <i>pintoi</i>	1	2	1	0	1	1	0	1	0	2	2	2	0	0	4	0	2	1	0	2	1	2	1	0	0	0	0	1	1
<i>H. abadi</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0	4	0	2	0	0	0	1	2	2	0	1	1	0	1	1
<i>H. bonetii</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	0	0	4	0	2	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	1
<i>H. garridoi</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	0	2	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	1	1
<i>H. juncus</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	2	1	0	0	3	0	2	0	0	0	1	2	2	0	1	1	0	1	0
<i>H. princeps</i>	1	0	2	0	1	0	1	0	1	2	2	2	0	0	3	0	1	0	0	0	1	2	2	0	0	1	0	1	1

	MESOSSOMA						METASSOMA										TELSON											
	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
<i>I. maculatus</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0
<i>Z. fuscus</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	-	0
<i>Z. birabeni</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	-	?
<i>Ti. arriventer</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	?
<i>Ti. bahiensis</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Ti. clathratus</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0
<i>Ti. metuendus</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Ti. michellii</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	-	0
<i>Ti. p. microdon</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>C. bani</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>C. exilicauda</i>	1	0	0	0	1	1	0	2	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	2	-	0
<i>C. gracilis</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>C. i. ornatus</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>C. margaritatus</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>C. schmidtii</i>	1	0	1	0	2	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	2	0	1	1	0	0	0
<i>P. debilis</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>P. sp 1</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Tr. translucidus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?
<i>Tr. lacrau</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	?
gên. <i>A guanambiensis</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	2	2	1	1	0	0	0
gên. <i>A sp 1</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	2	2	1	1	0	0	?
<i>R. laticauda</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>R. amazonicus</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>R. caribensis</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>R. erassicauda</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0
gên. <i>B agamemnon</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1
gên. <i>B rochae</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1
gên. <i>B pintoii</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>H. abudi</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	-	0
<i>H. bonetii</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	-	0
<i>H. garridoi</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	-	0
<i>H. juncus</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	2	-	1
<i>H. princeps</i>	1	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	2	-	0

Fig. 1. Hipótese de relacionamento mais parcimoniosa e com menor ILD encontrada na análise de evidência total (matriz de custos 1:1:1; 2 árvores com 8066 passos). Os números acima dos ramos representam os valores de suporte de Bremer, e os números abaixo dos ramos são as porcentagens relativas em relação ao comprimento total da árvore.

Fig. 2. Hipótese de relacionamento da fig. 1 com os caracteres morfológicos nos ramos onde eles ocorrem. Os ramos não sustentados por nenhum caráter morfológico foram colapsados para simplificação. Os quadrados pretos são transformações únicas e os brancos são transformações homoplásticas.

Fig. 3. Hipótese de relacionamento simplificada, mostrando a relação entre os gêneros. Os números nos ramos são para a identificação dos clados no texto e na análise de sensibilidade. Em negrito estão assinalados os gêneros derivados de *Rhopalurus*.

<i>Rhopalurus</i>			Clado 1			Clado 2			Clado 3		
1:1:1	1:1:2	1:2:1	1:1:1	1:1:2	1:2:1	1:1:1	1:1:2	1:2:1	1:1:1	1:1:2	1:2:1
2:1:1	2:1:2	2:2:1	2:1:1	2:1:2	2:2:1	2:1:1	2:1:2	2:2:1	2:1:1	2:1:2	2:2:1
4:1:1	4:1:2	4:2:1	4:1:1	4:1:2	4:2:1	4:1:1	4:1:2	4:2:1	4:1:1	4:1:2	4:2:1

Clado 4			Clado 5			Clado 6			Clado 7		
1:1:1	1:1:2	1:2:1	1:1:1	1:1:2	1:2:1	1:1:1	1:1:2	1:2:1	1:1:1	1:1:2	1:2:1
2:1:1	2:1:2	2:2:1	2:1:1	2:1:2	2:2:1	2:1:1	2:1:2	2:2:1	2:1:1	2:1:2	2:2:1
4:1:1	4:1:2	4:2:1	4:1:1	4:1:2	4:2:1	4:1:1	4:1:2	4:2:1	4:1:1	4:1:2	4:2:1

Fig. 4. Análise de sensibilidade testando o monofiletismo do gênero *Rhopalurus* e outros clados nas árvores de consenso com os diferentes parâmetros de matrizes de custos (*gap*: transversão: transição). Os clados estão indicados na fig. 3. As quadriculas representam os parâmetros utilizados: em cinza são parâmetros onde o clado foi monofilético; em branco os parâmetros onde o clado resultou poli/parafiletico.

Fig. 5. Hipótese de relacionamento encontrada para as espécies do gênero *Rhopalurus*, baseada apenas em dados morfológicos. Consenso de 2 árvores mais parcimoniosas (L=370; I.C.=0,31). Os nomes dos gêneros já seguem a nova classificação proposta.

Fig. 6. Mapa da América do Sul com a distribuição conhecida das espécies sul-americanas de *Rhopalurus*, *Troglorhopalurus*, *Physoctonus* e gêneros novos A e B.

Legenda

- = *R. laticauda*; ○ = *R. caribensis*; ● = *R. crassicauda*;
- = *P. debilis*; ● = *P. sp. nov. 1*;
- = gên. nov. *B pinto*; ■ = gên. nov. *B agamemnon*; □ = gên. nov. *B rochae*;
- ▲ = gên. nov. *A guanambiensis*; ▲ = gên. nov. *A sp. nov. 1*;
- ▲ = *Tr. translucidus*; ▲ = *Tr. lacrau*.

Fig. 7. Mapa das Grandes Antilhas (Cuba, Jamaica, Hispaniola e Porto Rico), com a distribuição das espécies do gênero *Heteroctenus* e a hipótese de relacionamento entre elas proposta nesse trabalho.

Legenda

▲ = *H. junceus*; ● = *H. garridoi*; ▲ = *H. princeps*; ■ = *H. bonettii*; ● = *H. abudi*;
 ● = *H. granulimanus*; ● = *H. gibarae*; ● = *H. melloleiaoi*.

Fig. 8A

Fig. 8B

Fig. 8A. Parte da hipótese de relacionamento encontrada nesse trabalho, detalhando os dois clados encontrados dentro de gên. *B. rochae*. **Fig. 8B.** Mapa dos biomas vegetais do nordeste brasileiro, com a distribuição das duas populações de gên. *B. rochae* encontradas nas análises desse projeto. Os números ao lado dos registros se referem aos números dos terminais indicados na figura 8.

Legenda

- = *R. rochae* clado NE; ■ = *R. rochae* clado SE
- = Caatinga
- = Cerrado
- = Mata de Cocais
- = Mata Atlântica
- = Floresta Amazônica

Fig. 9. Árvores individuais de genes: **A.** 12S mitocondrial; **B.** 16S mitocondrial; **C.** COI mitocondrial (extAB); **D.** 18S nuclear; **E.** 28S nuclear; **F.** COI mitocondrial (LCO)

Fig. 10. Hipótese de relacionamento encontrada com a análise de máxima verossimilhança utilizando-se um modelo para cada uma das partições de dados.

0.2

Figs. 11-16. Exemplares representativos dos gêneros relacionados a *Rhopalurus*: **11.** gên. *A guanambiensis*; **12.** gên. *B agamemnon* (foto por T. Porto); **13.** gên. *B pintoii*. **14.** gên. *B rochae*; **15.** *Trogloorhopalurus translucidus* (foto por F. Yamamoto); **16.** *Trogloorhopalurus lacrau*.

Figs. 17-22. Exemplares representativos dos gêneros relacionados a *Rhopalurus*: **17.** *Rhopalurus amazonicus*; **18.** *Rhopalurus crassicauda*; **19.** *Heteroctenus abudi*. **20.** *Heteroctenus bonettii* (foto por L. Esposito); **21.** *Physoctonus debilis*; **22.** *Physoctonus* sp. 1 **sp. nov.**

Fig. 23. Disposição dos tricobótrios *db*, *dt*, *est* e *et* no dedo fixo do pedipalpo (modificado de Vachon 1974). **Fig. 24.** Esquema do pedipalpo mostrando as carenas de acordo com Prendini (2000): **a.** dorsal marginal; **b.** dorsal acessória; **c.** digital; **d.** mediana; **e.** ventral acessória; **f.** ventral externa; **g.** internovental; **h.** internomediana; **i.** internodorsal. **Fig. 25.** Pedipalpo de macho de *Heteroctenus princeps*. **Fig 26.** Gume do dedo fixo do pedipalpo, mostrando as fileiras de grânulos: **a.** gên. *B. rochae*, com a presença dos grânulos supranumerários grandes e numerosos; **b.** *Tityus serrulatus*, com a ausência dos grânulos supranumerários; **c.** *Physoctonus debilis*, mostrando os grânulos supranumerários pequenos e espaçados. **Fig. 27.** Tarso da perna I de gên. *B. pintoii*, mostrando o espinho pedal prolateral bifurcado.

23

24

25

27

26a

26b

26c

Figs. 28-29. Quelíceras em vista dorsal, mostrando a granulação na superfície: **28.** gên. *B pintoi*, mostrando a organização em uma fileria transversal mediana; **29.** *Tiyus serrulatus*, mostrando a ausência da fileira transversal. **Figs. 30-33.** Quela do pedipalpodireito dos machos: **30.** gên. *B rochae*, vista dorsal, mostrando a dilatação da mão; **31.** *Physoctonus debilis*, vista lateral (externa), mostrando os dedos retos; **32.** gên. *A guanambiensis*, vista lateral (externa), mostrando os dedos fortemente curvados; **33.** gên. *B rochae*, vista lateral (externa), mostrando os dedos levemente curvados, assim como a preseça dos lobos basais dos dedos móvel e fixo.

Fig. 34. Esquema do prossoma, mostrando as carenas e sulcos: **A.** carena anterior mediana; **B.** carena lateral ocular; **C.** carena central mediana; **D.** carena central lateral; **E.** carena posterior mediana; **F.** sulco anterior mediano; **G.** sulco central mediano; **H.** sulco posterior mediano. **Figs. 35-39.** Detalhe do prossoma: **35.** gên. *B. agamemnon*, com todas as carenas e sulcos presentes e individualizados; **36.** gên. *A. guanambiensis*, com as carenas lateral ocular, central mediana e posterior mediana unidas, formando uma linha quase contínua; **37.** *Rhopalurus laticauda*, mostrando as carenas central mediana e posterior mediana fundidas, e os sulcos formando quase uma linha contínua; **38.** *Heteroctenus bonettii* (foto por L. Esposito), com as carenas individualizadas e os sulcos muito fortes, formando quase uma linha contínua; **39.** *Physoctonus debilis*, mostrando as carenas quase indistinguíveis, com a quilha baixa, apenas os grânulo evidentes.

34

Figs. 40-43 Esquemas dos segmentos do mesossoma, mostrando as carenas – **A.** carena mediana; **B.** carena submediana; **C.** carena lateral: **40.** Tergito VI, com 5 carenas; **41.** Esternito VI, com 4 carenas; **42.** Tergito VII, com 5 carenas; **43.** Esternito VII, com 4 carenas. **Figs. 44-45.** Mesossoma, vista ventral, mostrando a presença da região mais clara elevada no esternito V: **44.** *Physoctonus debilis*, sem a presença da região clara; **45.** gên. *B pinto*i, com a presença da região clara elevada.

40

41

42

43

Fig. 46. Segmentos I-IV do metassoma, mostrando os nomes das carenas segundo Ochoa *et al.* (2010) – **DL.** dorsal lateral; **DSM.** Dorsal submediana; **ML.** mediana lateral; **VSM.** ventral submediana; **LSM.** lateral supramediana; **LIM.** lateral inframediana; **VL.** ventral lateral: **a.** vista dorsal; **b.** vista ventral; **c.** vista lateral. **Fig. 47.** Segmento V do metassoma e telson, mostrando os nomes das carenas – **VM.** ventral mediana; **VL.** ventral lateral; **VSM.** ventral submediana; **DL.** dorsal lateral: **a.** vista ventral: **b.** vista lateral. **Figs. 48-49.** Metassoma de gên. *B pintoï*: **48.** Segmentos III-IV em vista lateral, mostrando os grânulos distais mais desenvolvidos; **49.** Vista dorsal, mostrando a dilatação dos segmentos, com o segmento V tão largo quanto longo. **Figs. 50-51.** Metassoma de gên. *A guanambiensis*: **50.** Segmentos II-V e telson, vista lateral, mostrando os grânulos distais mais desenvolvidos e a curvatura posterior dos segmentos III-IV, bem como os segmentos IV-V mais escuros; **51.** Vista dorsal, mostrando os segmentos alargando distalmente.

Fig. 52. Telson de gên. *B pintoi* em vista lateral, mostrando o telson de formato semi-esférico, e também o grânulo subaculear como uma leve protuberância. **Fig. 53.** Segmentos IV-V do metassoma e telson de *Heteroctenus abudi* em vista lateral, mostrando o telson com tubérculo subaculear ausente. **Fig. 54.** Telson de gên. *A guanambiensis* em vista lateral, mostrando o tubérculo subaculear acuminado. **Fig. 55.** Detalhe do tubérculo subaculear de *Tityus serrulatus*, vista lateral, mostrando a presença dos grânulos dorsais. **Fig. 56.** Telson de gên. *A guanambiensis* em vista dorsal, mostrando o achatamento lateral. **Fig. 57.** Metassoma de *Rhopalurus crassicauda*, mostrando a faixa ventral longitudinal e a coloração mais escura dos segmentos IV-V.

Figs. 58-60. Sensilas dos dentes dos pentes: **58.** *Trogloorhopalurus translucidus*, com sensilas longas e acuminadas; **59.** gên. *B. agamemnon*, com sensilas curtas e rombas; **60.** *Tityus asthenens* (foto por L. Esposito), com sensilas longas e achatadas. **Figs. 61-63.** Esternito III e região dos pentes: **61.** gên. *A. guanambiensis*: **a.** papilas genitais, **b.** sulco na borda anterior da placa pectinal; **c.** duas depressões laterais na placa pectinal; **d.** espiráculos curtos; **62.** gên. *B. agammnon* mostrando a granulação das áreas deprimidas; **63.** *Heteroctenus junceus* (foto por L. Esposito), mostrando a granulação fina presente na depressão.

CAPÍTULO 2

Evolução do aparelho estridulatório nos Buthidae Neotropicais

Índice

1. Introdução.....	173
1.1. A estridulação na ordem Scorpiones.....	173
1.2. O aparelho estridulatório de <i>Rhopalurus</i>	174
2. Material e Métodos	176
3. Resultados.....	177
4. Discussão	180
5. Conclusão	183
Referências bibliográficas.....	184
ANEXOS.....	187

1. Introdução

1.1. A estridulação na ordem Scorpiones

Estridulação é a “emissão de som por fricção de regiões diferenciadas” do corpo de um animal (Dumortier 1964a), com objetivos de comunicação intraespecífica (como comportamentos de corte) e / ou interespecífica (como comportamentos de defesa) (Acosta & Maury 1990). Segundo Dumortier (1964a), o aparelho estridulatório dos aracnídeos é composto por duas partes: *pars stridens*, que se refere a uma região modificada do corpo do animal, e *plectrum*, que se refere a alguma estrutura, apêndice ou projeção. A distinção entre essas duas partes, no entanto, nem sempre é evidente (Acosta & Mary 1990).

A estridulação é conhecida em escorpiões há muito tempo, sendo inicialmente registrada por W. J. Burchell durante uma visita ao Brasil em 1828 para uma espécie posteriormente determinada por Pocock (1904) como *Rhopalurus borelli*, atual sinônimo-junior de *R. agamemnon* (Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995). Foi descrita primeiramente para três gêneros da família Scorpionidae, *Heterometrus*, *Opisthophtalmus* e *Pandinus* (Pocock 1896), sendo que posteriormente foi registrada para diversos gêneros de diferentes famílias, como *Scorpio* (Scorpionidae), *Oiclus* (Diplocentridae, *sensu* Prendini & Wheeler 2005), *Timogenes*, *Brachistosternus* (Bothriuridae), *Androctonus*, *Parabuthus* e *Rhopalurus l. s.* (Buthidae) (modificado de Acosta & Maury 1990).

Dumortier (1964a) define quatro tipos diferentes de aparelho estridulatório em escorpiões, de acordo com as estruturas que o compõem: pedipalpo-perna, quelícera-cefalotórax, aguilhão da cauda e pente-esternito. Acosta & Maury (1990) descrevem um quinto tipo de aparelho estridulatório, presente em representantes do gênero *Timogenes* (Bothriuridae), onde o

som é produzido pela fricção dos tergitos III a VI, e fazem uma síntese da estridulação em escorpiões. Um aparelho estridulatório similar (chamado de tipo 5) foi encontrado posteriormente em *Brachistosternus ehrenbergii*, também pertencente à família Bothriuridae (Ochoa & Ojanguren-Affilastro 2007).

A estridulação em escorpiões vem sendo associada a comportamentos de defesa (Dumortier 1964b, McCormick & Polis 1990, Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995). Alexander (1958) realizou diversos testes com *Opisthophthalmus latimanus* e observou que a estridulação não evita a predação na maioria dos casos, sendo devorado por sete das 10 espécies diferentes de mamíferos testados. No entanto, a autora conclui que a estridulação tem função no comportamento de defesa contra predadores interespecíficos, já que indivíduos da mesma espécie nunca reagem à estridulação.

1.2. O aparelho estridulatório de *Rhopalurus l. s.*

A estridulação em *Rhopalurus l. s.* se dá pelo atrito de estrias presentes na superfície dorsal dos dentes dos pentes (*plectrum*) com grânulos presentes no esternito III (*pars stridens*), sendo classificado como tipo 4 (*sensu* Dumortier 1964a). Apesar de nunca ter sido testada com base em uma análise cladística (Prendini *et al.* 2009), a presença do aparelho estridulatório nos pentes e esternito III foi constantemente considerada como um caráter compartilhado por todos os atuais representantes do gênero *Rhopalurus l. s.* (Lourenço 1982, Lourenço *et al.* 2000, Fet *et al.* 2000). Além disso, vem sendo utilizado como principal característica para diferenciar os gêneros *Rhopalurus l. s.* e *Centruroides* (p. ex. Sissom 1990, Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995).

Um estudo mais adequado mostra que a estridulação não ocorre em todas as espécies do gênero (p. ex. Lourenço 2007, Stockmann & Ythier 2010), como *Tr. lacrau* e gên. nov. *A. guanambiensis*, e, mesmo dentre as espécies onde ocorre, o aparelho estridulatório possui variações da morfologia (Prendini *et al.* 2009).

Pocock (1904) foi o primeiro autor a descrever o aparelho estridulatório de espécies do gênero *Rhopalurus* l. s.. Ele descreveu, com bastante precisão, os aparelhos de gên. nov. *B. agamemnon*, *H. junceus* e *R. laticauda*. Lucas & Bücherl (1971) descreveram o aparelho estridulatório de *R. iglesiasi dorsomaculatus* (também sinônimo-júnior de gên. nov. *B. agamemnon*). Eles também descrevem o movimento dos pentes durante a estridulação como “movimentos muito rápidos de vai-e-vem, vibráteis quase, friccionando o campo granular por meio das lamelas sobrepostas dos dentes pectíneos”. Os autores ainda observaram que quanto mais rápido o movimento dos pentes, mais alto e agudo o ruído se torna.

A estridulação também já foi registrada para as espécies brasileiras gên. nov. *B. pinto* e gên. nov. *B. rochae* (p. ex. Stockmann & Ythier 2010), e para as espécies antilhanas *H. abudi*, *H. bonettii* e *H. princeps* (p. ex. Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995, Prendini *et al.* 2009). Por outro lado, para as espécies *R. caribensis*, *R. gibarae*, *R. granulimanus* e *R. laticauda* não existe informação sobre a estridulação audível e o aparelho estridulatório é reduzido (Pocock 1904, Teruel 2006, Teruel & Roncallo 2008).

Uma nova caracterização e delimitação do aparelho estridulatório das espécies do gênero *Rhopalurus* s. s. e gêneros relacionados (*Heteroctenus*, *Physoctonus*, *Troglorhopalurus*, gên. nov. A e gên. nov. B) é apresentada, bem como a descrição dos diferentes tipos de aparelho encontrados nesses grupos.

2. Material e Métodos

A nomenclatura utilizada segue a nova classificação proposta no primeiro capítulo dessa tese. Foram analisados exemplares de 17 espécies disponíveis de *Rhopalurus s. s.* e gêneros relacionados: *Rhopalurus laticauda*, *R. caribensis*, *R. crassicauda*, *Heteroctenus junceus*, *H. abudi*, *H. bonettii*, *H. garroidi*, *H. princeps*, gên. nov. *A. guanambiensis*, gên. nov. *A. sp. nov. 1*, gên. nov. *B. agamemnon*, gên. nov. *B. pintoii*, gên. nov. *B. rochae*, *Troglophopalus translucidus*, *Tr. lacrau*, *Physoctonus debilis* e *P. sp. nov. 1*.

Foi estudado o material disponível nas coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e do American Museum of Natural History (Nova Iorque, EUA), bem como espécimes obtidos em coletas.

Para as imagens de MEV, o material fixado em álcool 70% foi limpo com aparelho de ultra-som e posterior desidratação com acetona. A seguir, foram fixados no *stub* e mantidos em estufa por cerca de 8 horas. O material foi coberto com ouro através do *Sputter Coater Balzer SCD 50*, e as imagens dos pentes foram feitas no microscópio eletrônico *ZEISS DSM 940*, ambos os equipamentos do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Os aparelhos foram manipulados pelo técnico Ênio Matos. As imagens do esternito foram feitas em laboratório, iluminadas com luz ultra-violeta, que faz com que o tegumento dos escorpiões fique fluorescente (Polis 1990), facilitando a visualização de estruturas.

Foram listadas e descritas as modificações dos pentes e esternito III que pudessem estar relacionadas à estridulação (tabela I). Durante as coletas desse projeto, pudemos analisar o comportamento das seguintes espécies enquanto vivas: *R. crassicauda*, *H. abudi*, gên. nov. *A. guanambiensis*, gên. nov. *B. agamemnon*, gên. nov. *B. pintoii*, gên. nov. *B. rochae*, *Tr. translucidus*, *Tr. lacrau*, *P. debilis* e *P. sp. nov. 1*. Foram feitas observações sobre a estridulação

tanto em campo, no momento da captura, como posteriormente no alojamento e em laboratório (com pelo menos três indivíduos de cada espécie, quando disponível).

3. Resultados

Das espécies analisadas vivas, não foi possível ouvir a estridulação de *R. crassicauda*, *H. abudi*, *P. debilis*, *P. sp. nov. 1*, *Tr. lacrau*, *Tr. translucidus* e gên. nov. *A. guanambiensis*. Em nenhuma dessas espécies se observou a movimentação dos pentes característica do comportamento estridulatório (Lucas & Bücherl 1971, Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995). Destas, apenas *H. abudi* possui registros de estridulação (Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995, Prendini *et al.* 2009). Já as para as três espécies do gên. nov. B foi possível escutar a estridulação com muita clareza e observar a movimentação dos pentes. As diferenças de morfologia entre as estruturas relacionadas à estridulação estão detalhadas na Tabela I.

Com base nas observações das características listadas (Tabela I), podemos considerar o aparelho estridulatório presente para as espécies que possuem tanto as depressões granuladas no esternito III (*pars stridens*) como as estrias regulares (contínuas e aproximadamente paralelas) na superfície dorsal dos dentes dos pentes (*plectrum*). Assim, o aparelho estridulatório pode ser considerado ausente nas espécies dos gêneros *Trogloorhopalurus*, *Physoctonus* e gên. nov. A, pela ausência de uma ou ambas as características.

Dentre as espécies que possuem aparelho estridulatório, podemos reconhecer três tipos básicos, diretamente relacionados aos gêneros onde ocorrem.

Tipo A (figs. 2, 8, 14, 21) – Ocorre no gên. nov. B e é o tipo de aparelho estridulatório mais desenvolvido. É caracterizado principalmente por possuir as depressões do esternito bem evidente (fig. 8), com superfície plana, e granulação forte, com grânulos grandes e acuminados

(visíveis a olho nu), espalhados por toda a área. Os dentes dos pentes apresentam uma grande elevação única, onde as estrias se concentram, dando um formato sinuoso à superfície dorsal (fig. 21). Os pentes são bastante alargados em sua porção proximal (fig. 14), com mais de 2x a largura da porção mediana, o que poderia estar relacionado à intensidade da estridulação (Pocock 1904, Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995, Prendini *et al.* 2009). As três espécies do gênero estridulam.

Tipo B (figs. 3, 9, 15) – Ocorre no gênero *Heteroctenus*. A granulação nas depressões do esternito é muito fina (fig. 15), com grânulos muito pequenos, que somente podem ser vistos em aumentos maiores (p. ex. Pocock 1904). Algumas espécies, como *H. princeps*, possuem o esternito apenas levemente deprimido, com granulação bastante irregular (fig. 9). Porém, a estriação da superfície dorsal dos dentes dos pentes é tão desenvolvida quanto a encontrada no tipo A (fig. 3). Os pentes possuem o alargamento na porção basal (fig. 15), com níveis variáveis de desenvolvimento entre as espécies (tabela I). Pode-se destacar a presença de dobras na superfície estriada dos dentes dos pentes (também encontradas em gên. nov. *B. rochae* e gên. nov. *A. guanambiensis* – figs. 20-21), ausentes em *H. princeps*, que já haviam sido observadas por outros autores (Pocock 1904, Lourenço *et al.* 2000). Essas dobras supostamente aumentariam a área estriada, o que contribuiria para uma estridulação mais audível (Lourenço *et al.* 2000). Porém, o fato de serem encontradas também em gên. nov. *A. guanambiensis* (espécie aqui considerada sem aparelho estridulatório) pode ser um indício de que sua presença não esteja diretamente relacionada à estridulação. Existem registros na literatura de estridulação audível para todas as espécies desse grupo.

Tipo C (figs. 4, 10, 16) – Ocorre no gênero *Rhopalurus s. s.*, sendo o tipo de aparelho estridulatório menos desenvolvido, como já foi observado por outros autores (Pocock 1904,

Teruel 2006, Teruel & Roncallo 2008). Possui granulação fina no esternito (fig. 10) e ausência de elevação ou dobras nos dentes dos pentes, ou seja, os dentes possuem superfície dorsal plana. As depressões granuladas no esternito são menos profundas que as encontradas nos tipos A e B (fig. 10), e as estrias nos dentes, apesar de bem definidas, são menos desenvolvidas (fig. 4). Os pentes possuem apenas um alargamento leve na sua porção basal, cerca de 1,5x a largura da porção mediana (fig. 16). Não existem registros na literatura e não foi observada estridulação de nenhum dos espécimes coletados desse grupo quando perturbados, inclusive sem a movimentação característica dos pentes. No entanto, o fato de possuírem as depressões granuladas (fig. 16) e as estrias regulares na superfície dorsal dos dentes dos pentes (fig. 4) nos leva a considerar o aparelho estridulatório como presente no gênero *Rhopalurus* s. s., mas talvez com função apenas vestigial.

Esses três tipos já haviam sido descritos sucintamente por Pocock (1904), curiosamente referente às três únicas espécies de *Rhopalurus* l. s. que o autor conhecia à época: *R. laticauda*, *H. junceus* e gên. nov. *B. agamemnon*.

No gênero *Troglohopalurus*, existe apenas uma granulação fina e irregular, grânulos de tamanhos diferentes e concentrados de maneira não uniforme no esternito III (fig. 11). O mesmo tipo de granulação também está presente nos segmentos posteriores, principalmente no esternito IV, o que pode ser um indício de que não está relacionado à estridulação. Os dentes dos pentes possuem estrias irregulares na superfície, não contínuas, não paralelas e muito reduzidas (fig. 5). Além disso, elas estão espalhadas por toda a superfície do dente. Nas espécies onde ocorre o aparelho estridulatório, as estrias ficam apenas na superfície dorsal do dente, que é a parte que entra em contato com a superfície das áreas granuladas do esternito. Os pentes possuem leve alargamento basal (fig. 17)

Nas espécies do gên. nov. A também ocorre o mesmo tipo de granulação no esternito III, fina e irregular (fig. 12), muito semelhante ao que ocorre em *Trogloorhopalurus*. Não existem estrias nos dentes do pente, mas a superfície inteira é coberta de pequenos denticulos (fig. 6). Esses denticulos são o mesmo tipo de ornamentação presente nos dentes de todas as espécies analisadas, com exceção do gênero *Trogloorhopalurus*. Os pentes não possuem alargamento basal (fig. 18). Além disso, estão presentes as dobras na superfície dorsal, como encontrado em *Heteroctenus* e gên. B *rochae*, mas com dimensões reduzidas (fig. 20).

O gênero *Physoctonus* não apresenta nenhum indício de modificações relacionadas à estridulação, como já havia sido observado por Lourenço (2007). O esternito III é liso e sem depressões (fig. 13), e os dentes dos pentes possuem uma ornamentação uniforme por toda a superfície, também formada por pequenos denticulos (fig. 7). Os pentes possuem leve alargamento basal (fig. 19)

4. Discussão

Com exceção do gênero *Trogloorhopalurus*, a ornamentação dos dentes dos pentes das espécies analisadas é composta por minúsculos denticulos (figs. 4, 6-7), que recobrem toda a superfície do dente. No entanto, nas espécies onde ocorre o aparelho estridulatório (gên. nov. B, *Heteroctenus* e *Rhopalurus s. s.*), a superfície dorsal, que entra em contato com a superfície do esternito, é recoberta pelas estrias.

As depressões granuladas no esternito III ocorrem, em diferentes graus de desenvolvimento, nos gêneros *Rhopalurus s. s.*, *Heteroctenus*, gên. nov. A, gên. nov. B e também em *Tr. translucidus* (tabela I). No entanto, a granulação presente nessas áreas varia bastante, como detalhado anteriormente.

O alargamento basal leve dos pentes (tabela I, figs. 14-19) também ocorre nos gêneros *Physoctonus* e *Troglohopalurus* (tabela I), aqui considerados como não possuindo aparelho estridulatório, o que demonstraria que não tem relação direta com a estridulação. No entanto, a presença do alargamento basal acentuado (base cerca de 2x mais larga que a região mediana) ocorre apenas no gên. nov. B (fig. 14) e em algumas espécies de *Heteroctenus*, onde já foi relacionado diretamente com a intensidade da estridulação (Prendini *et al.* 2009), ou seja, espécies com pentes mais alargados estridulam a um volume maior que espécies com pentes menos alargados. Já *Rhopalurus s. s.*, que possui aparelho estridulatório, mas sem registros de estridulação, possui apenas alargamento leve nos pentes.

Da mesma forma, a presença de uma elevação dorsal nos dentes dos pentes (fig. 20) parece não ter relação com a ocorrência de estridulação, mas sim com a intensidade da estridulação. Ocorre nas três espécies do gên. nov. B, em *H. junceus* e *H. bonettii* (tabela I), sendo ausente nas duas espécies que possuem apenas um alargamento basal leve dos pentes (*H. abudi* e *H. princeps*). Não ocorre em *Rhopalurus s. s.*, gên. nov. A e *Physoctonus*.

Já em relação à presença das dobras na superfície dorsal dos dentes, que ocorre em *Heteroctenus* (exceto *H. princeps*), gên. nov. A (fig. 20) e gên. nov. B *rochae* (fig. 21), não se pode afirmar o mesmo. As dobras teoricamente aumentam a área estridulante dos dentes dos pentes (Lourenço *et al.* 2000), mas as espécies gên. nov. B *agamemnon* e gên. nov. B *pintoi*, que estridulam em um volume muito alto, não as possuem. As dobras estão presentes, embora em tamanho reduzido, no gên. nov. A, que não possui as estrias nos dentes dos pentes. Sendo assim, não se pode afirmar que há alguma relação entre a presença dessas dobras e a estridulação.

A presença do aparelho estridulatório sempre foi historicamente utilizada para diagnosticar o gênero *Rhopalurus l. s.* (Lourenço 1982, Sissom 1990, Lourenço & Cloudsley-

Thompson 1995, Lourenço *et al.* 2000, Fet *et al.* 2000). No entanto, pelos resultados da análise de evidência total (ver capítulo 1) resumida na fig. 1, os três gêneros onde ele ocorre não formam um grupo monofilético. Assim, possivelmente o aparelho estridulatório não possui uma origem única, e pode ter surgido independentemente nos gêneros *Rhopalurus s. s.*, *Heteroctenus* e gên. nov. B. Mas, por se tratar de modificações de duas estruturas, a evolução do aparelho estridulatório é mais complexa (fig. 1), sendo que a reversão de apenas um desses caracteres já seria suficiente para o aparelho deixar de funcionar. Os dois caracteres que indicam a presença do aparelho estridulatório parecem se comportar de maneira independente na análise (fig. 1).

De acordo com a distribuição dos caracteres (fig. 1), podemos dizer que houve dois surgimentos independentes, um no gênero *Heteroctenus* e outro no clado ((*Physoctonus*, *Rhopalurus s. s.*), gên. nov. B), revertendo posteriormente no gênero *Physoctonus*. No entanto, existe uma possibilidade de um surgimento único e posterior redução em alguns gêneros. Embora menos parcimoniosa, existem modificações morfológicas que poderiam ser consideradas reduções do aparelho nos gêneros onde ele não ocorre.

O gênero *Centruroides* (grupo-irmão de *Heteroctenus*), gên. nov. A e *Tr. translucidus* apresentam depressões no esternito III, embora fracas (pouco profundas) e com granulação fina. O gênero *Zabius* possui concavidades leves no esternito, mas sem granulação diferenciada (apenas os grânulos que também estão presentes no resto do corpo). Embora a presença de estrias regulares nos dentes dos pentes só ocorra nos três gêneros que possuem aparelho estridulatório, a estriação irregular nos dentes dos pentes (fig. 5) ocorre também nos gêneros *Zabius*, *Centruroides* e *Trogloorhopalurus*. Embora seja acentuado somente no gên. nov. B e em algumas espécies de *Heteroctenus*, o alargamento basal leve dos pentes também ocorre nos gêneros *Trogloorhopalurus* e *Physoctonus*.

Basicamente, de todos os gêneros utilizados na análise, apenas *Tityus* e *Physoctonus* não apresentam nenhuma modificação relacionada à presença do aparelho estridulatório. Sendo assim, uma hipótese alternativa seria de que o aparelho estridulatório teria surgido uma única vez, na base do grupo formado pelos gêneros de Buthidae neotropicais, sofrendo reduções de diversos níveis nos diferentes gêneros, e se manteve completo apenas nos gêneros *Heteroctenus*, *Rhopalurus s. s.* e gên. nov. B.

5. Conclusão

A evolução do aparelho estridulatório nos gêneros de Buthidae neotropicais aparentemente possui uma história mais complexa do que se costumava propor (Lourenço 1982, Sissom 1990, Lourenço & Cloudsley-Thompson 1995, Lourenço *et al.* 2000). Através do conhecimento de que *Rhopalurus l. s.* não é um gênero monofilético, a presença do aparelho pode ser estudada com mais detalhes.

A partir de uma caracterização mais precisa do aparelho estridulatório, consideramos que ele não está presente em todas as espécies de *Rhopalurus l. s.*. Além disso, dentre as espécies que possuem o aparelho, existem três tipos morfológicos básicos, diretamente relacionados aos três gêneros onde eles ocorrem, *Rhopalurus s. s.*, *Heteroctenus* e gên. nov. B, sugerindo surgimentos ou reversões independentes.

Ainda são necessários estudos mais dedicados acerca das funções do aparelho estridulatório nesses três gêneros para entender os motivos que levam tanto à manutenção do aparelho, como à redução e perda do mesmo.

Referências bibliográficas

- ACOSTA, L. E. & E. A. MAURY. 1990. Estridulacion em *Timogenes elegans* (Mello-Leitão) (Scorpiones, Bothriuridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 61: 29-37.
- ALEXANDER, A.J. 1958. On the stridulation of scorpions. *Behaviour*, 12(4): 339-352.
- DUMORTIER, B. 1964a. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. in: Busnel, R.-G. (ed.). *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier. xx + 933pp.
- DUMORTIER, B. 1964b. Ethological and physiological study of sound emissions in Arthropoda. in: Busnel, R.-G. (ed.). *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier. xx + 933pp.
- FET, V., SISSOM, W. D., LOWE, G. & M. E. BRAUNWALDER. 2000. *Catalog of the scorpions of the world (1758 – 1998)*. The New York Entomological Society. vi + 690 pp.
- LOURENÇO, W. R. 1982. Révision du genre *Rhopalurus* Thorell, 1876 (Scorpiones, Buthidae). *Revue Arachnologique*, 4: 107-141.
- LOURENÇO, W. R. 2007. New considerations on the taxonomic status of the genus *Physoctonus* Mello-Leitão, 1934 (Scorpiones, Buthidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 40:359-365.
- LOURENÇO, W. R. & J. L. CLOUDSLEY-THOMPSON. 1995. Stridulatory apparatus and the evolutionary significance of sound production in *Rhopalurus* species (Scorpiones: Buthidae). *Journal of Arid Environments*, 31: 423-429.
- LOURENÇO, W. R., HUBER, D. & J. L. CLOUDSLEY-THOMPSON. 2000. Description of the stridulatory apparatus in some species of the genus *Rhopalurus* Thorell (Scorpiones:

- Buthidae). in: Gajdo. P., Pekár S. (eds). *Proceedings of the 18th European Colloquium of Arachnology, Stará Lesná, 1999. Ekológia (Bratislava)*, 19(3): 141-144.
- LUCAS, S. & W. BÜCHERL. 1971. Aparelhos estridulatórios do escorpião *Rhopalurus iglesias dorsomaculatus* (Prado) 1938 e da aranha caranguejeira *Theraphosa blondi* (Latreille)1804. *Ciência e Cultura*, 23(5): 635-637.
- McCORMICK, S. J. & G. A. POLIS.1990. Prey, predators and parasites. in: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.
- OCHOA, J. A. & A. A. OJANGUREN-AFFILASTRO. 2007. Systematics and distribution of *Brachistosternus* (*Brachistosternus*) *ehrenbergii* (Gervais, 1841), with the first record of stridulation in this genus *Brachistosternus* (Scorpiones: Bothriuridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 42(1): 61–69.
- POCOCK, R. I. 1896. How and why scorpion hiss? *Natural Science*, 9: 17-25.
- POCOCK, R. I. 1904. On a new stridulating-organ in scorpions discovered by W. J. Burchell in Brazil in 1828. *Annals and Magazine of Natural History (Ser.7)*, 13(73): 56-62.
- POLIS, G. 1990. Introduction. in: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.
- PRENDINI, L. & W. C. WHEELER. 2005. Scorpion higher phylogeny and classification, taxonomic anarchy, and standards for peer review in online publishing. *Cladistics*, 21(5): 446-494.
- PRENDINI, L., ESPOSITO, L. A., HUFF, J. C. & E. S. VOLSCHENK. 2009. Redescription of *Rhopalurus abudi* (Scorpiones, Buthidae), with first description of the male and first record from mainland Hispaniola. *The Journal of Arachnology*, 37: 206-224.
- SISSOM, W. D. 1990. Systematics, biogeography and paleontology. in: Polis, G. (ed.). *The biology of scorpions*. Stanford University Press. 594 pp.

STOCKMAN, R. & E. YTHIER. 2010. *Scorpions of the world*. N.A.P. Editions. 572pp.

TERUEL, R. 2006. Apuntes sobre la taxonomía y biogeografía del género *Rhopalurus* Thorell 1876 (Scorpiones: Buthidae), con la descripción de dos nuevas especies de Cuba. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 38: 43-56.

TERUEL, R. & C. A. RONCALLO. 2008. Rare or poorly known scorpions from Colombia. III. On the taxonomy and distribution of *Rhopalurus laticauda* Thorell, 1876 (Scorpiones: Buthidae), with description of a new species of the genus. *Euscorpius*, 68: 1-12.

ANEXOS

Tabela I. Características morfológicas dos dentes dos pentes e esternito III das espécies dos gêneros *Rhopalurus*, *Heteroctenus*, *Physoctonus*, *Troglohopalurus*, gên. nov. A e gên. nov. B. Em negrito estão marcadas as características que determinam a presença do aparelho estridulatório. Os números entre parênteses se referem ao respectivo caráter na matriz morfológica (capítulo 1, Tabela II).

	espécie	<i>pars stridens</i>	<i>plectrum</i>		
		esternito depressões (52)	pentos alargamento (46)	dentes estrias (40)	dentes elevação (39) dobras (41)
A	gên. nov. B <i>agamemnon</i>				Ausentes
	gên. nov. B <i>pintoi</i>	Presente grân. grandes	Acentuado	Regular	Presente Ausentes
	gên. nov. B <i>rochae</i>				Presentes
B	<i>H. abudi</i>		Leve		Ausente Presentes
	<i>H. bonettii</i>		Acentuado		Presente Presentes
	<i>H. junceus</i>	Presente grân. pequenos	Acentuado	Regular	Presente Presentes
	<i>H. princeps</i>		Leve		Ausente Ausentes
	<i>H. garridoii</i>		Acentuado		Ausente Presentes
C	<i>R. laticauda</i>				
	<i>R. caribensis</i>	Presente grân. pequenos	Leve	Regular	Ausente Ausentes
	<i>R. crassicauda</i>				
	<i>Tr. lacrau</i>	Presente			
	<i>Tr. translucidus</i>	grân. pequenos			
-	gên. nov. A <i>guanambiensis</i>	Presente grân. pequenos	Ausente	Ausente	Ausente Presentes
	gên. nov. A sp. nov. 1				
	<i>P. debilis</i>				
	<i>P. sp. nov. 1</i>	Ausente	Leve	Ausente	Ausente Ausentes

Fig. 1. Hipótese filogenética simplificada mostrando os caracteres relacionados com as modificações das estruturas relacionadas ao aparelho estridulatório, otimizadas por ACCTRAN. Em negrito estão gêneros onde o aparelho estridulatório foi considerado presente. Os quadrados pretos representam transformações únicas, e os brancos representam transformações homoplásticas. Caráter 40 – presença de estrias regulares nos dentes do pedipalpo; Caráter 52 – presença de depressões granuladas no esternito III.

Figs. 2-7. Dentes dos pentes mostrando a ornamentação da superfície dorsal: **2.** gên. *B agamemnon* **gen. nov.**, com as estrias regulares na superfície dorsal e dentículos no resto da superfície; **3.** *Heteroctenus princeps* (foto por L. Esposito), com estrias regulares na superfície dorsal e dentículos no resto da superfície; **4.** *Rhopalurus crassicauda*, com estrias regulares na superfície dorsal e dentículos no resto da superfície; **5.** *Trogloorhopalurus lacrau*, com as estrias irregulares por toda a superfície; **6.** gên. *A guanambiensis*, sem estrias, com dentículos por toda a superfície; **7.** *Physoctonus debilis*, sem estrias, com dentículos por toda a superfície.

Figs. 8-13. Esternito III, mostrando a granulação da superfície ventral: **8.** gên. *B. agamemnon*, áreas deprimidas bem definidas, com granulação bem forte, grânulos regulares espalhados uniformemente pela depressão; **9.** *Heteroctenus princeps* (foto por L. Esposito), áreas deprimidas fracas, com granulação fina, grânulos pequenos e irregulares; **10.** *Rhopalurus crassicauda*, áreas deprimidas fracas, grânulos espalhados irregularmente na depressão; **11.** *Troglorhopalurus lacrau*, depressões ausentes, granulação bastante irregular, presente também nos esternitos posteriores; **12.** gên. *A. guanambiensis*, áreas deprimidas fracas, com granulação fina, grânulos pequenos e distribuídos de maneira bem irregular; **13.** *Physoctonus debilis*, depressões ausentes, esternito liso, sem granulação.

Figs. 14-19. Pentes, evidenciando a dilatação basal: **14.** gên. *B. agamemnon*, com alargamento basal bem forte, largura da base cerca de duas vezes a largura da região mediana; **15.** *Heteroctenus junceus* (foto por L. Esposito), alargamento basal bem forte, largura da base cerca de duas vezes a largura da região mediana; **16.** *Rhopalurus crassicauda*, alargamento basal leve, largura da base cerca de uma vez e meia a largura da região mediana; **17.** *Troglorhopalurus lacrau*, alargamento basal leve, largura da base cerca de uma vez e meia a largura da região mediana; **18.** gên. *A. guanambiensis*, sem alargamento basal, largura da base aproximadamente igual à largura da região mediana; **19.** *Physoctonus debilis*, alargamento basal leve, largura da base cerca de uma vez e meia a largura da região mediana.

Figs. 20-21. Detalhe do dente dos pentes, mostrando a presença das dobras na superfície dorsal:
20. gên. *A. guanambiensis*; **21.** gên. *B. rochae*, mostrando também a presença da elevação conferindo o formato sinuoso à superfície dorsal do dente.