João Paulo Peixoto Pena Barbosa

Revisão taxonômica e análise cladística do gênero
Odontopeltis Pocock, 1894 (Diplopoda,
Polydesmida, Chelodesmidae)

São Paulo

2011

João Paulo Peixoto Pena Barbosa

Revisão taxonômica e análise cladística do gênero
Odontopeltis Pocock, 1894 (Diplopoda,
Polydesmida, Chelodesmidae)

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de Título
de Mestre em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientador: Antonio D. Brescovit

São Paulo

2011

Pena-Barbosa, João Paulo Peixoto

Revisão taxonômica e análise cladística do gênero *Odontopeltis* Pocock, 1894 (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae).

123 p.: 46 il.

Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Revisão taxonômica. 2. Análise cladística. 3. Diplopoda. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Antonio D. Brescovit
Orientador

Dedicatória

Dedico a todos aqueles que, em algum momento, me perguntaram o que era um diplópodo e o que eram aqueles simpáticos telhadinhos.

Epígrafe

“I know, honey. Look at the map. We go your way, that's about four inches.
We go my way, it's an inch and a half.
You wanna pay for the extra gas?”

Steve Zissou (Bill Murray), 2004.
A Vida Marinha com Steve Zissou.

Agradecimentos

No decorrer destes dois anos, diversas pessoas estiveram, de alguma forma, presentes na minha vida, me ajudando em todos os momentos dessa conturbada caminhada, rumo ao conhecimento de Diplopoda.

Desta forma, começo este curto espaço de agradecimentos, clamando por aquelas pessoas que significaram alguma coisa em minha vida e, destas, quero levar sempre boas recordações.

Inicialmente, me desculpem os próximos nesta lista de agradecimentos, mas preciso agradecer àqueles que, de fato, se sacrificaram para que eu chegasse neste lugar: meus pais, Marcos e Cristina. Não fosse por eles, nada disto teria sido feito. Não menos importante, agradeço à minha avó, D. Lourdes, a quem sempre carregarei a estima e o carinho, mas não os conselhos de nunca beber.

Já que começo agradecendo à família, como poderei deixar de fora minha amada e única Mariana Kolos Galuppo? De fato, estes sobrenomes por si só já a tornam única, mas nada se compara a todos os momentos com ela vividos até o momento de encerramento desta dissertação, momentos nossos e tão únicos que mereceriam um livro a parte. Portanto, dedico um especial “Muito Obrigado” a esta que sempre me apoiou em tudo. Em tudo.

Dado o lugar ao agradecimento de minha família, sinto-me no direito de, aqui, agradecer às demais pessoas sob uma forma mais descontraída. Direito este alcançado depois destes últimos meses dedicados à falta de sono, rancor na hora dos cafezinhos e brutalidades sem motivo descontadas nos amigos (dois últimos motivos reclamados por todos).

Queria, portanto, agradecer àquele que, inicialmente tive como apenas alguém a se tratar profissionalmente, mas que se tornou um grande amigo destes dois anos: meu orientador Antonio Domingos Brescovit. A este, dedico um especial obrigado por me apoiar no desafio em trabalhar com um grupo complicado e, desta forma, tornar essa caminhada mais divertida, principalmente quando meu time ganhava do dele ou o dele ganhava do Colorado.

Agradeço, também, a Petra Sierwald, por tudo que se dispôs a fazer por mim. Toda a paciência em me ensinar muito de Diplopoda e pelos divertidos momentos proporcionados por ela e seu marido no período que estive em Chicago. Aproveitando

a deixa internacional, agradeço a Sid Staubach, a quem se dispôs a me ensinar como sobreviver em tal cidade e me levou pra conhecer a melhor comida indiana que já pude comer. Agradeço, por fim a Dana (desta não sei o sobrenome) que teve extrema paciência em me ajudar em Washington, e a John Coddington, quem permitiu que eu conhecesse sua coleção, me hospedou, me ensinou a beber whiskey e aprimorou meu gosto por blues.

Voltando a terras tupiniquins, gostaria de dedicar um especial obrigado a Daniele Polotow, amiga, companheira de laboratório e sempre com a extrema paciência em me ensinar cladística e, nos churrascos, por nunca criticar minha carne mal-passada. Valeu Daninha!

Gostaria, também, de agradecer bastante a Bruno (de Medeiros, como ele se intitula na internet), a quem aprendi bastante sobre besouros e pesagem implícita. À Lina Silva, por toda a amizade, companheirismo e excelente culinária. Ao Cláudio (Claudião) que, mesmo distante, mantenho das mais saudáveis amizades. Ao Éwerton (Pãozinho) que, além da amizade, teve paciência em dividir casa durante um bom tempo e me hospedou nos primeiros dias. Aos moleques Flávio Yamamoto (Japa) e Rafael Indicatti a quem muito me divirto e a quem credito os melhores momentos dentro de laboratório. Um adendo ao Japa, a quem agradeço também à sua esposa, Carol Yamamoto, pelo apoio em nos ajudar a conseguir uma casa. Muitíssimo obrigado ao casal!

Já que falo de casais, gostaria de agradecer a José Natali (Zé) e Caroline Fernandes (Carol), dois dos mais importantes amigos que esta vida paulistana pôde me oferecer. A vocês dois, um eterno obrigado! Outro adendo: Zé foi responsável por me ajudar em muitas coletas e a me proporcionar momentos hilários durante elas.

Ainda na terra da garoa, agradeço ao André Nogueira (França) a quem sempre me fez rir e cuja parceria resultou num dos mais belos trabalhos que tratam de aranhas, montanhas e homenagens. Aos amigos do LAL/FiliLAL: Humberto (Teté), Sabrina (Timão), Rafael (Patrão) e ao eterno membro do LAL: José Ochoa, a quem a ausência faz falta! E, for fim, ao orientador de todos eles: Ricardo Pinto da Rocha, a quem me permitiu visitar a fantástica coleção de Diplopoda do Museu de Zoologia, cujo material foi base para este estudo.

Gostaria de agradecer àqueles que me foram apresentados nesta terra gelada e cuja amizade eu agradeço por ter: Raphael (Pigozzo), Agustin, Arthur (Foca), Laura, Renato (Recoder), Mauro, Leonardo (Caqui), Alex, Olívia, Renata (Renatinha), David

(Travolta), Nancy e a toda a turma do futebol de terça (que acontece às segundas).

Agradeço ao eterno amigo Alípio Benedetti pelos anos de amizade e companheirismo, deste remotos tempos de UFMG. Aproveitando o momento Minas, agradeço à excelente culinária, à cachaça e à turma do Laboratório de Aracnologia: Guilherme (Doug), Ivan (na minha época você não tinha apelido), Bárbara, Ubirajara (Bira), Thadeu (Marcos), Paulo (Rony, sim ele já foi do meu laboratório) e, em especial, à Karina (Pikitita) quem muito me ajudou e com quem conto com uma forte amizade. Ao Ivo Senna, por todo o apoio em me ajudar a encontrar meus bichos. Agradeço, também, a duas pessoas que muito me ajudaram e me formaram: Mário De Maria e Adalberto Santos. Graças a estes dois, hoje posso me considerar uma pessoa melhor.

Rumando a terras fluminenses, gostaria de agradecer a toda a turma de Adriano Kury, em especial ao Amazonas Chagas, que, juntamente do Adriano, me ofereceu toda a estrutura para olhar o material e a quem expresso minha confiança ao convidá-lo para esta banca.

Gostaria de agradecer a todos os responsáveis dos parques os quais eu pude visitar, graças à boa vontade deles, bem como a todos os funcionários que nos receberam.

Agradeço aos curadores dos museus que me receberam ou enviaram material, confiando que estes não seriam perdidos (e não foram): a Irene Knysak (IBSP), Ricardo Pinto da Rocha (MZSP), Adalberto Santos (UFMG), Petra Sierwald (FMNH), Janet Beccaloni (BMNH), Alberto Chiarle (MRSN) e Peter Schwendinger (MHNG).

Ao Pedro Gnaspini, meu muito obrigado, pelo espaço e a paciência em nos receber após o incêndio. Ao CNPq pela bolsa de estudo (processo nº 130380/2009) e à FAPESP (processo nº 2009/10343-7) pelo projeto que auxiliou, em muito, este trabalho.

Por fim, gostaria de deixar o meu muito obrigado a todos vocês.

Índice

Resumo.....	11
Abstract.....	12
Introdução.....	13
A classe Diplopoda.....	13
A ordem Polydesmida.....	18
A família Chelodesmidae.....	20
A classificação em tribos e Telonychopodini.....	22
O gênero <i>Odontopeltis</i>	24
A terminologia da genitália masculina.....	25
Objetivos.....	31
Materiais e Métodos.....	33
Material.....	33
Taxonomia.....	33
Escolha dos táxons terminais.....	33
Análise cladística.....	36
Terminologia utilizada.....	38
Resultados.....	40
Análise cladística.....	40
Descrição dos caracteres.....	45
Taxonomia.....	68
<i>Odontopeltis</i> Pocock.....	68
<i>Odontopeltis conspersus</i> (Perty).....	73
<i>Odontopeltis anchisteus</i> Hoffman.....	76
<i>Odontopeltis clarazianus</i> (Humb. & Sauss.).....	78
<i>Odontopeltis giganteus</i> (Schubart).....	81
<i>Odontopeltis</i> sp. nov. 1.....	83
<i>Odontopeltis</i> sp. nov. 2.....	86
<i>Odontopeltis</i> sp. nov. 3.....	88
<i>Odontopeltis</i> sp. nov. 4.....	90
Discussão.....	93

Conclusão.....	102
Referências bibliográficas.....	103
Anexo A – Classificação dos Diplopoda (Shelley, 2003).....	114
Anexo B – Matriz de caracteres.....	115
Anexo C – Lista da classificação aceita para os grupos de Diplopoda (Shelley, 2003).....	119

Resumo

Uma análise cladística baseada em parcimônia é utilizada para testar o monofiletismo do gênero *Odontopeltis* e suas relações com outras espécies de gêneros anteriormente relacionados. A matriz de dados compreende 15 terminais e 47 caracteres. A análise cladística com pesagem implícita de caracteres de concavidade igual a 2,012 resultou em uma árvore mais parcimoniosa com 99 passos (IC = 58; IR = 73). As seguintes sinapomorfias sustentam o clado *Odontopeltis* e são propostas como diagnoses para o gênero: (1) Formato do órgão de Tömösvary sub-oval; (2) borda do ozóporo simples; (3) dobras retrolaterais no acropódito; e (4) presença de um par de macro-cerdas delimitando o fim da região pré-femoral e o início da região femoral, no gonopódio. Para padronização das descrições de genitália, foi analisada toda a terminologia do gonopódio dos machos da família Chelodesmidae. O gonopódio dos machos é, então, formado por peças cujas homologias às peças das pernas é incerta: coxa, cânula, região pré-femoral, processo pré-femoral, região femoral e solenômero. Para o gênero *Odontopeltis* é proposta uma terminologia da genitália à parte, devido às modificações no gonopódio. O gênero é composto por 13 espécies, sendo oito espécies válidas e cinco *insertis sedis*, sendo elas: *Odontopeltis conspersus*, *O. anchisteus*, *O. clarazianus*, *O. giganteus*, *O. sp. nov. 1*, *O. sp. nov. 2*, *O. sp. nov. 3* e *O. sp. nov. 4*, e as espécies *insertis sedis* são: *O. proxima*, *O. gracilipes*, *O. decoloratus*, *O. borellii* e *O. balzanii*. A tribo Macrocoxodesmini se mostrou parafilética e, portanto, foi desmembrada. A tribo Telonychopodini se manteve monofilética e o gênero *Odontopeltis* de fato não pertence a esta tribo.

Abstract

A cladistic analysis based on parsimony is used to test the monophyly of the genus *Odontopeltis* and its relationship with related genera. The data matrix comprises 15 terminal taxa and 47 characters. The implied weighted analysis, with concavity 2,012, resulted in a 99 steps most parsimonious tree (CI = 58; RI = 73). The following sinapomorphies supports the clade *Odontopeltis* and are proposed as diagnosis characters for the genus: (1) Tömösvary organ sub-oval shaped; (2) ozopores edge simple; (3) retrolateral rims on acropodite; and (4) presence of macrobristles delimiting the end of the prefemoral region and the beginning of the femoral region, on the gonopods. To standardize the genitalia description, the terminology for the gonopods of the family Chelodesmidae was reviewed. Then, the male gonopods are composed by: coxae, cannula, prefemoral region, prefemoral process, femoral region and solenomere. There is no attempt to relate the homology of legs pieces with gonopod pieces. It's proposed a terminology for the gonopods of the genus *Odontopeltis* due to the modifications on the gonopods. The genus comprises 13 species, where eight are valid species and five are *insertis sedis*: *Odontopeltis conspersus*, *O. anchisteus*, *O. clarazianus*, *O. giganteus*, *O. sp. nov. 1*, *O. sp. nov. 2*, *O. sp. nov. 3* and *O. sp. nov. 4*, and the *insertis sedis* species are: *O. proxima*, *O. gracilipes*, *O. decoloratus*, *O. borellii* and *O. balzanii*. The Macrocoxodesmini tribe showed as a paraphyletic group and, therefore, was dissolved. The Telonychopodini tribe is monophyletic and the genus *Odontopeltis*, indeed, do not belong to this tribe.

Introdução

A classe Diplopoda

Os diplópodes pertencem ao sub-filo dos Myriapoda, formado por quatro classes de animais caracterizados pelo corpo alongado e com muitos pares de pernas: os Chilopoda (centopeias), Diplopoda (piolhos-de-cobra), Pauropoda e Symphyla (os dois últimos formando o grupo dos micro-miriápodos). Vulgarmente, os diplópodes são conhecidos como gongolôs ou piolhos-de-cobra, animais caracterizados pela presença de um diplosegmento e dois pares de perna por segmento (com exceção dos quatro primeiros que apresentam zero, um, um e um, respectivamente). Habitam todos os ambientes do planeta, com exceção da Antártida, vivendo principalmente em florestas tropicais, locais onde apresentam maior diversidade (Hopkin & Read, 1992). Apresentam importante papel biológico, sendo responsáveis pela fragmentação da serrapilheira, facilitando a colonização e fungos e bactérias decompositores (Hopkin & Read, 1992). Portanto, são espécies fundamentais no ciclo dos nutrientes e na manutenção de florestas.

Atualmente, Diplopoda apresenta 12.351 espécies descritas (Sierwald, 2007) distribuídas em 16 ordens, 144 famílias, e cerca de 2950 gêneros (Shelley, 2003; Observação pessoal). A classificação dos diplópodes tem início pelas mãos de Linnaeus (1758), quando este descreveu oito espécies colocadas no único gênero *Julus* Linnaeus, 1758, pertencente ao grupo Aptera, de Insecta. Posteriormente, a classificação passou pelas mãos de Lamarck (1801) e Latreille (1804), considerando os diplópodes como um grupo dentro de Arachnida, ou como chamado pelos naturalistas até então, “Insectes Aptères”. Porém, foi Latreille (1810) quem propôs a primeira divisão dos Aptera (hoje parte desta em Myriapoda) em dois grupos: Chilognatha e Chilopoda, sendo Chilognatha englobando diplópodes. Leach (1814) então retira os grupos Chilognatha e Chilopoda e propõe o grupo dos Myriapoda, discutido por ele como intermediários entre os Crustacea e os Arachnida. Leach (1814) também propõe a primeira divisão em Chilognatha em dois subgrupos: *Glomerides* e *Iulides*.

Posteriormente, Brandt (1840) sugeriu uma classificação baseada em características do corpo, tais como capacidade de enrolar, presença de paranota e corpo longo e cilíndrico, propostas inicialmente em Brandt (1833).

Gervais (1847) publicou o primeiro trabalho onde apresentava todas as espécies de Diplopoda até então descritas e acrescentando outras 260 espécies, propondo, também, uma classificação considerada mais conservadora que a apresentada por Brandt (1840). Após a classificação de Gervais (1847), cinquenta anos se passam até que algum outro pesquisador possa sugerir um novo sistema de classificação. Apenas em Latzel (1884) e Pocock (1887) que surgem refinamentos das antigas classificações, seguindo ordenações linneanas. Bollman (1893), seguindo os passos de Latzel e Pocock, propõe uma classificação considerada, até os dias atuais, como uma transição filosófica na taxonomia, mas que foi considerada obsoleta por manter tradições com a taxonomia do início do século 19. Desta forma, o trabalho de Latzel (1884) é considerado o plano de fundo para diversos naturalistas que viriam a surgir logo em seguida: Cook (EUA), Pocock (Inglaterra), Brolemann (França), Verhoeff (Alemanha), Attems (Áustria) e Silvestri (Itália), todos apresentando suas classificações que, mesmo feitas separadamente, apresentavam características muito semelhantes entre elas, como a divisão em ordens e subordens. De acordo com Hoffman (1980) estes seis pesquisadores foram responsáveis por revolucionar todo o estudo em Diplopoda, influenciando consideravelmente muitos dos estudos realizados atualmente.

As classificações foram revisadas por Hoffman (1980), onde foram apresentadas hipóteses de relacionamento entre as ordens de Diplopoda (Fig. 1A). Enghoff (1984) propõe uma hipótese cladística de classificação e de relacionamento, baseado em uma matriz de caracteres morfológicos, seguindo alguns conceitos propostos para relações entre grupos, que são posteriormente discutidos em Enghoff *et al.* (1993) (Fig. 1B). Enghoff *et al.* (1993) ainda discute a necessidade de se realizar uma análise cladística, já que não se pode confiar plenamente na classificação proposta por Hoffman (1980). Importante, porém, notar que alguns grupos criados por Hoffman (1980) (maiores informações em Anexo C) se mantêm na análise feita por Enghoff (1984) e Enghoff *et al.* (1993), como Pentazonia e a separação dos Chilognatha se sustenta (Fig. 1A, B).

A classificação dos diplópodes foi revisada por Shelley (2003) cuja

simplificação pode ser observada no Anexo A. A hipótese de relação para tal classificação pode ser observada em Sierwald *et al.* (2003), cuja relação foi baseada em dados morfológicos a partir da matriz proposta por Enghoff (1984), para as ordens dentro de Diplopoda, incluindo a até então, enigmática ordem Siphoniulida, não incluída em nenhuma outra análise anterior. Cabe lembrar que Siphoniulida foi proposta por Pocock em 1894, sendo, desde então, sua relação com os demais grupos incerta, devido, principalmente, pela ausência de machos para o grupo (Hoffman, 1980). Interessante notar que, novamente, grupos como Pentazonia e Colobognatha se mantêm monofiléticos e, por último, o clado Juliformia se mantém como proposto por Enghoff *et al.* (1993) (Fig. 2A).

Fig. 1. A. Hipótese de relação entre as ordens de Diplopoda, proposta por Hoffman (1980). B. Hipótese de relação entre as ordens de Diplopoda resultante da análise cladística de Enghoff *et al.* (1993).

Fig. 2. A. Hipótese de relação entre as ordens de Diplopoda proposta por Sierwald *et al.* (2003). B. Hipótese de relação de consenso estrito entre as ordens de Diplopoda, a partir de dados moleculares, proposta por Regier *et al.* (2005).

Regier *et al.* (2005) partindo das conclusões anteriores (Hoffman, 1980; Enghoff *et al.*, 1993; Sierwald *et al.*, 2003) propõe uma hipótese para as ordens de Diplopoda e Chilopoda, onde, novamente, temos a permanência de grupos como Pentazonia, Colobognatha e Juliformia. Porém, diferentemente das análises anteriores, esta conta apenas com dados moleculares, a partir de três genes nucleares codificantes. Nesta análise, no entanto, não há a inclusão de Siphoniulida que, de acordo com o autor, carece de mais estudos. Como resultado, Regier *et al.* (2005) apresentam duas possíveis topologias, sendo uma com análise bayesiana e outra de consenso estrito. Como a árvore de consenso estrito apresenta uma resolução maior (menos politomias), esta é usada para discussão (Fig. 2B).

As topologias apresentadas por Rieger *et al.* (2005) apresentam Chilopoda como grupo irmão de Diplopoda, um resultado conflitante com todas as topologias já propostas, onde Pauropoda sempre foi tido como o grupo-irmão de Diplopoda (há oito topologias que suportam isto e podem ser vistas em Edgecombe & Giribet, 2010; Sierwald, 2007; Sierwald & Bond, 2007; e Rieger & Shultz, 2001 discutem quatro topologias).

Tentando elucidar todas as relações de uma maneira mais robusta, Sierwald & Bond (2007) refinaram a matriz morfológica proposta por Sierwald *et al.* (2003) e a uniram com a matriz molecular proposta por Regier *et al.* (2005), realizando uma análise de evidência total, através de análise bayesiana (Fig. 3). Inclusive inclui a ordem Siphonocryptida, descrita em por Cook, 1895 e não mencionada posteriormente.

Fig. 3. Hipótese de relação filogenética entre as ordens de Diplopoda, através de uma matriz de evidência total (Sierwald *et al.*, 2003; Regier *et al.*, 2005), extraído de Sierwald & Bond (2007).

Importante notar que, nestas cinco hipóteses discutidas anteriormente, a ordem Polydesmida nunca apresentou a mesma posição nas diferentes topologias. Em Hoffman (1980) e Sierwald *et al.* (2003) Polydesmida encontra-se em politomia, enquanto que em Enghoff *et al.* (1993) aparece como grupo irmão de Nematophora e, em Regier *et al.* (2005) surge como grupo irmão de Colobognatha. Em Sierwald &

Bond (2007) há a sustentação de Polydesmida como grupo irmão de Colobognatha, sendo este último acrescido da ordem Siphonocryptida.

Quanto a ordem Polydesmida, Sierwald *et al.* (2003) mostram algumas sinapomorfias para o grupo: (1) ausência de olhos; (2) presença de uma cavidade sinovial; (3) pleura dos esternitos fundida e sem sutura; (4) glândulas de defesa bicompartimentadas e (5) número de anéis corporais sub-constante, variando de 18 a 29.

A ordem Polydesmida

A ordem Polydesmida Leach, 1814 é a mais rica e mais bem estudada ordem em Diplopoda, compreendendo animais que variam de 10mm (*Cryptodesmus* Peters, 1864) até 140mm (*Odontopeltis* Pocock, 1894). Atualmente a ordem apresenta aproximadamente 5480 espécies, 1437 gêneros e 30 famílias descritas, distribuídas por todo o mundo, com exceção da Antártica (Hoffman *et al.* 2002; Shelley, 2003). É uma ordem de fácil reconhecimento, principalmente pelas estruturas reprodutivas (gonopódios) evidentes e de fácil interpretação (Schubart, 1949; Hoffman, 1980). A ordem Polydesmida, segundo Sierwald *et al.* (2003) apresenta as seguintes sinapomorfias: (1) ausência de olhos; (2) presença de uma cavidade sinovial; (3) pleura dos esternitos fundida e sem sutura; (4) glândulas de defesa bicompartimentadas e (5) número de anéis corporais sub-constante, variando de 18 a 29.

Tentando organizar a ordem Polydesmida em famílias, Pocock (1895) reconheceu três delas: Polydesmidae Leach 1815, Platyrrhacidae Pocock, 1895 e Cryptodesmidae Karsch, 1879. Cook (1895) apresentou uma nova classificação, onde a ordem passou a apresentar 16 famílias, sendo duas destas Chelodesmidae Cook, 1895 e Paradoxosomatidae Daday, 1889, atualmente as maiores famílias de Polydesmida. Silvestri (1896) desenvolveu uma classificação mais detalhada para Polydesmida, independente do trabalho de Cook (1895), baseado apenas em morfologia corporal, sem utilizar as estruturas reprodutivas. Apresentou diagnoses de apenas sete famílias, excluindo Chelodesmidae e Paradoxosomatidae, colocando seus representantes sob a família Polydesmidae. Um ano depois, Silvestri (1897) apresentou uma nova classificação, baseado em Cook (1895) e Verhoeff, sendo que

este último começava seus estudos em Diplopoda. Até este ponto, a ordem Polydesmida apresentava 29 famílias e 176 gêneros, ao contrário das 16 utilizadas até então.

Attems (1898; 1899) publicou um novo sistema de classificação para Polydesmida, apresentando apenas Polydesmidae com 13 subfamílias. Porém, sua classificação não foi aceita por outros autores da mesma época e o próprio Attems considerava sua classificação preliminar, ou até mesmo insatisfatória. Este sistema era fortemente baseado em estruturas não reprodutivas, porém, alguns detalhes das estruturas reprodutivas (gonopódios) foram apresentados, para alguns gêneros, sem muita função diagnóstica. Entretanto, sua classificação foi questionada por Brolemann (1902), que sugeriu que as classificações iriam refletir melhor os grupos naturais se fossem baseadas nas estruturas reprodutivas dos machos. Brolemann (1902) propôs, então, o reconhecimento de três subfamílias dentro de Polydesmidae: Eupolydesminae, Leptodesminae e Strongylosominae, onde cada uma das subfamílias foi descrita baseada em gonopódios e na abertura do 7º segmento. Com base nestas idéias, Attems (1914) apresentou uma nova classificação para Polydesmida, onde propôs a divisão da ordem em duas subordens: Polydesmidea, com sete famílias; e Strongylosomidea, com nove famílias. Brolemann (1916), independentemente da classificação de Attems (1914), apresentou outra nova classificação, compreendendo três superfamílias (chamadas de Phylum) e 11 famílias.

Attems (1926) elaborou uma chave para as famílias propostas por ele em 1914, com exceção da família Leptodesmidae, considera por ele como “pouco conhecida”. Posteriormente, Attems (1937; 1938; 1940) propõe uma nova classificação para Polydesmida, onde a subordem Strongylosomidea compreendia apenas a família Strongylosomidae, e a subordem Polydesmidea compreendia 13 famílias.

Verhoeff (1941) propôs uma classificação para Polydesmida baseado na capacidade volvocional do corpo (de se enrolar em forma de esfera), gonopódios e caracteres corporais não reprodutivos, dividindo, assim, a ordem em duas subordens: Sphaerosomita, com duas famílias; e Orthosomita, com 17 famílias. Entretanto, Hoffman (1980) diz: “His 1941 ‘revision’ however managed to violate virtually every principle of logical systematics procedure (...) completely ignoring the concept of convergent evolution and random adaptive evolutionary trends”, sendo, então, desmerecida para classificações posteriores.

Após uma conturbada história de classificação para Polydesmida, alguns poucos autores tentaram organizar os grupos em uma lista. A primeira tentativa veio de Jeekel (1970) com uma listagem de gêneros, compilando trabalhos desde 1758 até 1957. Para tal lista, Jeekel (1970) baseou-se na classificação de Brolemann (1916), apresentando o trabalho dividido em três subordens: Paradoxosomatidea (antiga Strongylosomidi), Sphaeriodesmidea (Leptodesmidi) e Polydesmidea (Polydesmidi).

Com esta nova classificação, Hoffman (1980) apresenta uma classificação, onde ele modifica o nome da subordem Leptodesmidi (Sphaeriodesmidea) para Chelodesmidea, contendo 10 famílias. Além disto, ele apresenta uma nova subordem: Dalodesmidea Hoffman 1980. As outras duas ordens se mantêm e têm apenas modificações quanto a composição de famílias. Posteriormente, Shelley *et al.* (2000) sugeriu uma nova listagem, baseado, principalmente, nos princípios de Jeekel (1970) e Hoffman (1980), compreendendo, então, trabalhos de 1958 até 1999.

A última grande classificação foi feita por Shelley (2003), baseando-se fortemente nas idéias propostas por Brolemann (1916), Jeekel (1970) e Hoffman (1980) (Anexo C). Quanto aos Polydesmida, as mudanças mais radicais foram alterações dos nomes Chelodesmidea para Leptodesmidea e Paradoxosomatidea para Strongylosomatidea. Esta classificação é largamente utilizada atualmente, sendo que, a ordem Polydesmida, passa a apresentar quatro subordens (Leptodesmidea, Strongylosomatidea, Dalodesmidea e Polydesmidea).

Mesmo com toda essa classificação, pouquíssimos trabalhos visaram testar as relações dos grupos propostos, ou até mesmo a sustentação, através da sistemática filogenética. Simonsen (1990) apresenta uma monografia onde discute a filogenia e biogeografia das subordens da ordem Polydesmida, com uma especial ênfase na subordem Polydesmidea. Como resultado final, ele mostra que a subordem Chelodesmidea é sustentada pelo caráter apomórfico “coxa do gonopódio externa à abertura”, sendo grupo irmão de Polydesmidea + Dalodesmidea. Porém, o trabalho apenas analisa as relações entre famílias de Polydesmidea, dando apenas um aspecto geral da relação entre as subordens.

A família Chelodesmidae

A família Chelodesmidae foi proposta por Cook (1895) na qual incluiu os gêneros: *Chelodesmus* Cook, 1895, *Leptodesmus* Saussure, 1859, *Odontopeltis* Pocock, 1894, *Odontotropis* Humbert & Saussure, 1869, *Priodesmus* Cook, 1895,

Rhacodesmus Cook, 1895 e *Strongylodesmus* Saussure, 1869. Para a espécie-tipo, *Chelodesmus marxi* Cook, 1895, o autor apresentou uma breve descrição: “Pores 13, on segmentos 5, 7, 9, 10-19, latero-inferior; sternum of fifth segment of male with four processes, that of the sixth with two; male legs with a large process from the apex of the penultimate joint. Type *Chelodesmus marxi*, U. S. National Museum.”. Porém, são caracteres tão gerais que se aplicam a dezenas de gêneros existentes de Polydesmida e não estão acompanhados de nenhuma ilustração.

Attems (1898) subdividiu Polydesmidae em 13 subfamílias, dentre as quais Leptodesminae engloba *Leptodesmus*, *Odontotropis*, *Acutangulus* Attems, 1899, *Centrogaster* Attems, 1898 e *Rhachidomorpha* Saussure, 1860; e a subfamília Eurydesminae, para os gêneros *Eurydesmus* Saussure, 1860, *Harmodesmus* Cook, 1896, *Dodekaporus* Attems, 1899, *Marptodesmus* Cook, 1895, *Euryurus* Koch, 1847 e *Pachyurus* Humbert & Saussure, 1869. Attems (1914) e Brolemann (1916) elevaram, independentemente, Leptodesminae ao status de família (Leptodesmidae).

De acordo com Hoffman (1982), há vários problemas referentes à família Chelodesmidae: “the family is extremely large and diverse, and difficult to define succinctly”. Brolemann (1916) ao elevar Leptodesmidae apresentou uma diagnose para a família:

“Primeira direção: uma tendência à torção posterior do telopódito, que resulta no ramo seminal na região posterior desviando-se em direção ao sulco lateral, e, simultaneamente, uma tendência à condensação do telopódito dos gonopódios e, conseqüentemente, uma profunda divisão dos ramos, que são altamente desenvolvidos.”

Posteriormente, Attems (1926) apresenta outra diagnose para a família Leptodesmidae:

“Coxa do gonopódio grande e em formato de balão, unida por uma pequena ponte, região distal da coxa alargado lateralmente, telopódito inserido medianamente, região femoral e tibial do telopódito distinta, processo femoral grande que pode ser maior e mais comprido que o tibiotarso. Processo tibial curto e robusto, nunca flageliforme. Collum largo como os anéis corporais, paranota bem desenvolvido, borda do paranota com costura (peritremata), peritremata inchado e ao redor do ozóporo. Maioria com 20 segmentos (exceto *Devillea*)”. Attems também apresenta uma distribuição para a família: maioria na América do Sul, algumas espécies na América do Norte e África.

Porém, as duas diagnoses apresentadas servem, atualmente, se aplicam a diversas famílias, como, por exemplo, Chelodesmidae, Xystodesmidae, Oxydesmidae e Rhacodesmidae. Hoffman (1950a), então, faz uma síntese da família e uma redescrição da espécie-tipo *Eurydesmus marxi*, de Chelodesmidae.

Posteriormente, Hoffman (1950a) revelou a prioridade do nome ‘Chelodesmidae’, deixando ‘Leptodesmidae’ como sinônimo júnior. Hoffman (1950a) ainda transfere *Chelodesmus marxi* para o gênero *Eurydesmus*, baseado na análise dos gonopódios. Hoffman (1950a) refaz a lista, dizendo que os gêneros *Rhacodesmus* e *Strongylodesmus* pertencem à atual família Rhacodesmidae. Hoffman (1950a) ainda diz que a listagem de Cook (1895) está incompleta, por não acrescentar o gênero *Eurydesmus*, atual gênero-tipo de Chelodesmidae.

Após o trabalho de Hoffman (1950a) nenhum outro foi feito visando elucidar a diagnose da família Chelodesmidae. Hoffman *et al.* (2002) apresentam uma chave das famílias de Polydesmida que ocorrem nos Neotrópicos, onde dizem que a família Chelodesmidae se diferencia das demais pela ausência de projeção pontiaguda na face ventral das pernas, porém presente em alguns gêneros; pelo paranota normalmente separado no meio do corpo; e ocorrendo ao sul do Panamá até a América Central rumo à América do Norte.

Chelodesmidae possui, atualmente, cerca de 790 espécies (obs. Pessoal), divididas em duas grandes subfamílias: Chelodesminae, predominante Neotropical e Prepodesminae, ocorrendo apenas na região Africana. A grande composição da família se deve a autores como Chamberlin (p. ex., 1922a; 1922b; 1923; 1940; 1950 - descrevendo espécies da região da América do Sul e Norte), Loomis (p. ex., 1964; 1970; 1972 - região das Antilhas), Schubart (p. ex., 1943; 1944; 1945; 1946; 1948; 1951 - região brasileira) e, atualmente, a Hoffman (p. ex., 1967; 1969; 1975; 1977a; 1977b; 1979 - América do Sul e África).

A classificação em tribos e a tribo Telonychopodini

Hoffman (1980) divide Chelodesmidae em 11 tribos, todas pertencentes a Chelodesminae. A classificação ainda traz a listagem de gêneros pertencentes às tribos, que, posteriormente, foi ampliada e modificada para 18 tribos dentro de Chelodesminae e uma tribo proposta para Prepodesminae (Hoffman, 1981a, 1981b, 1982, 1990a, 1990b, 1995, 2009).

Dentre as tribos estudadas por Hoffman, Telonychopodini Verhoeff, 1951 é talvez a tribo que mais tenha sofrido alterações dentre todas de Chelodesmidae. Inicialmente proposta como família Telonychopidae por Verhoeff (1951), para abrigar *Telonychopus meyeri* Verhoeff, 1951, antes em Rhachodesmidae, pelo fato de Verhoeff (1951) ter dissecado erroneamente o exemplar, eliminando a cânula, ausente nos Rachodesmidae (Hoffman, 1965b) mas considerado por Verhoeff (1951) como uma forma muito distinta, mesmo sendo similar a diversas espécies de Chelodesmidae (Hoffman, 1965b). Hoffman (1965b) discute, portanto, que as suposições de Verhoeff (1951) estavam erradas e, através de espécimes do mesmo gênero, elucida a situação taxonômica de Telonychopodinae. Para isso propõe um novo status para Telonychopodinae, rebaixando para tribo Telonychopodini, a qual passa a conter os gêneros *Telonychopus*, *Catharodesmus* Silvestri, 1897, *Euthydesmus* Silvestri, 1902 e *Manfrediodesmus*, Schubart, 1948.

Na classificação proposta por Hoffman (1980), acrescenta aos Telonychopodini, os gêneros *Odontopeltis* Pocock, 1894, *Leiodesmus* Silvestri, 1897, *Brachyurodesmus* Silvestri, 1902, *Eucampesmella* Schubart, 1955 e *Macrocoxodesmus* Schubart, 1947. No entanto, Hoffman (1980) não justifica tais transferências, uma vez que sua diagnose para a tribo (Hoffman, 1965b) não se aplica a todos estes gêneros, principalmente a *Odontopeltis*, pelos seguintes caracteres: (1) não apresenta um esterno proeminente e esclerotizado (presente na diagnose da tribo); (2) projeção espiniforme na coxa do gonopódio presente (ausente na diagnose da tribo); e (3) ausência de processo pré-femoral (presente na tribo, mesmo sob a forma rudimentar).

Posteriormente, Hoffman (1981c; 2000) re-analisa sua classificação da tribo, proposta em Hoffman (1980), concluindo que esta está equivocada, apresentando, então, uma sinopse para Telonychopodini. Exclui os gêneros *Odontopeltis* (não realocado em nenhuma outra tribo), *Macrocoxodesmus* e *Eucampesmella* (os dois transferidos para tribo Macrocoxodesmini Hoffman, 1990), *Leiodesmus* (antigo *Catharodesmus*) e *Brachyurodesmus*, sendo estes dois na mesma situação de *Odontopeltis*, mas inclui o gênero *Pantanalodesmus* Hoffman, 2000, descrito neste trabalho.

Hoffman (2002; 2005) propõe dois novos gêneros, *Vanzolegulus* e *Dioplosternus*, respectivamente, e os inclui em Telonychopodini. Neste momento

apresenta modificações na diagnose para acomodar os gêneros, cujas características principais são: (1) cifopódio das fêmeas alongados e bem projetados ventralmente; (2) esterno dos gonopódios dos machos esclerotizado e grande; (3) paranota sem projeções, de formato arredondado; e (4) processo pré-femoral presente ou ausente. Hoffman (2002) ainda apresenta um histórico da tribo declarando que o gênero *Odontopeltis* fora colocado em Telonychopodini devido à sua inexperiência com o grupo, deixando a correta realocação para posteriori, até então nunca proposta.

O gênero *Odontopeltis*

O gênero *Odontopeltis* foi proposto por Pocock (1894) para substituir *Rhacophorus*, pré-ocupado por um sapo (Amphibia: Anura). Posteriormente, Attems (1899) considerou *Odontopeltis* como um subgênero de *Leptodesmus*, e considerou *Odontotropis* um gênero válido, tido, anteriormente, como um subgênero de *Polydesmus*. Attems (1938) revisou *Odontotropis* e percebeu que este era pré-ocupado por um peixe e sugeriu o nome *Storhotropis*. Hoffman (1981c) revalidou *Odontopeltis*, sinonimizando os gêneros *Storhotropis*, *Odontotropis* e *Rhacophorus*.

O gênero *Odontopeltis* tem uma história taxonômica complicada. Trinta e uma espécies sul-americanas de Polydesmida foram incluídas no gênero: 19 espécies originalmente descritas em *Odontopeltis*, nove espécies por Silvestri (1895; 1897), seis espécies por Pocock (1894; 1899; 1900), três espécies por Attems (1898) e uma espécie cada por Hoffman (1981c). Doze espécies foram transferidas, das quais dez de *Polydesmus*, uma espécie de *Rhacophorus* e uma de *Storhotropis*. Vinte das espécies descritas em *Odontopeltis* foram, subsequentemente, transferidas para outros gêneros da família, sendo *O. michaelsoni* a única espécie transferida para Dalodesmidae.

A história nominal do gênero foi revista por Hoffman (1981c). Ele incluiu quatro espécies no gênero, redescrevendo duas destas: *O. clarazianus* (Humbert & Saussure, 1869), *O. giganteus* (Schubart, 1949) e descrevendo *Odontopeltis anchisteus*. A espécie *O. conspersus* (Perty, 1833) é apresentada no trabalho e, de acordo com Hoffman (1981c), deve pertencer ao gênero baseado no desenho corporal feito por Perty (1833). No entanto, cinco espécies adicionais não foram mencionadas no trabalho de Hoffman (1981c), mas se mantêm nos elenques do gênero até o

momento: *Odontopeltis balzanii* Silvestri, 1895, *O. borelli* Silvestri, 1895, *O. decoloratus* Koch, 1847, *O. gracilipes* (Humbert & Saussure, 1870), e *O. proxima* Silvestri, 1895. O elenco de *Odontopeltis* hoje agrupa 13 espécies.

A terminologia da genitália masculina

A problemática diagnose para Chelodesmidae deve-se muito ao problema de uma padronização da terminologia utilizada nas descrições da genitália masculina. Desde os primeiros trabalhos em Chelodesmidae até os trabalhos contemporâneos, houve uma grande variação na nomenclatura do gonopódio. A terminologia sempre seguiu a opinião do autor, nunca dando espaço para discussões de homologia, sendo que termos idênticos em grupos diferentes levam a se questionar se houve ou não tentativa de homologia primária. A hipótese dos gonopódios como sendo derivados de pernas foi reconhecida pelos primeiros diplopodólogos e é discutida por Latzel (1884). Portanto, a terminologia para várias partes dos gonopódios foi derivada da terminologia dos podômeros, utilizando termos como fêmur, tíbia e tibiotarso para as peças do gonopódio. O primeiro segmento do gonopódio apresenta grande semelhança com a coxa das pernas e, por isto, sua homologia nunca foi questionada. A coxa do gonopódio, chamada de “coxite” (Verhoeff, 1928, fig. 5A) (o termo “coxite” quando empregado por Shear, 2000, denota qualquer projeção oriunda da coxa) apresenta uma grande variedade de formatos nos Chelodesmidae, desde o formato oval, presente na maioria das espécies, até o formato com longas projeções, como observado em *Macrocoxodesmus* Schubart, 1947. Da coxa do gonopódio emerge a cânula, presente apenas nos Polydesmida (Fig. 4), e cuja função é desconhecida, mas acredita-se que seja utilizada para canalizar o esperma pelo sulco espermático. Jeekel (1982) propôs que o sulco espermático (Fig. 4) é homólogo em todos os Polydesmida e, por esta razão, a localização de cada processo em relação ao canal define sua identidade morfológica.

A sessão do gonopódio distal à coxa é chamada de telopódito, sendo que a cânula se conecta ao sulco espermático sua base. A terminologia para as regiões do gonopódio sofreram mudanças (Figs. 5-6), porém seguem sempre o padrão de se referirem aos podômeros das pernas. O componente basal do telopódito, normalmente com muitas cerdas, foi chamado de fêmur por Attems (1894), sendo posteriormente chamado de região pré-femoral por Brolemann (1929 – Fig. 5B) e Verhoeff (1938 –

Fig. 5A), designação esta que persisti nos trabalhos de Schubart e Hoffman. Porém, sua homologia com o pré-fêmur das pernas é incerta. Mapeando o padrão de cerdas dos gonopódios de Polydesmida, em estágios ontogenéticos primários, Petit (1976, fig. 6B) propôs que todo o telopódito dos Polydesmida é homólogo apenas ao pré-fêmur. Tal fato é utilizado por Simonsen (1990), em seu trabalho “Phylogeny of the Polydesmidea”, sendo o primeiro a examinar este conceito e aceitar tal hipótese. Simonsen ainda descarta as hipóteses apresentadas por Hoffman (1965 – Fig. 6D) e Jeekel (1982), dizendo que estas são apenas suposições e nada foi feito para provar tais teorias.

Fig. 4. Esquema da genitália masculina a partir de *Eucampesmella* sp., evidenciando as estruturas do gonopódio de Chelodesmidae. As cerdas foram retiradas para facilitar a interpretação da estruturas, sendo estas localizadas na região tuberculada (Pf). Legenda: C – cânula, Cx – coxa; Pf – região pré-femoral; PPf – processo pré-femoral; S – solenômero; SE – sulco espermático.

Em muitos gêneros de Chelodesmidae e em outras famílias, como Xystodesmidae, o telopódito porta um processo basal, muitas vezes chamado de processo pré-femoral (Fig. 4) (Attems, 1938), sendo extremamente variável em forma e tamanho. Apesar de ser uma estrutura comumente encontrada, sua função é incerta. Em *Lithobiodesmus xenoporus* Hoffman 2006, por exemplo, o processo pré-femoral apresenta uma longa projeção que parece proteger o solenômero. Entretanto, a

homologia dos vários processos chamados de processo pré-femoral entre as diferentes famílias de Polydesmida é desconhecida.

Todos os elementos distais ao pré-fêmur do telopódito são chamados de acropódito (Ribaut, 1920; Verhoeff, 1928; Hoffman, 1982). Em muitos grupos de Polydesmida, a região distal do pré-fêmur é claramente marcada por uma faixa esclerotizada, ou por uma constrição, chamada “cingulum” (Hoffman, 2000b). Schubart (1949) e Hoffman (1965) descrevem a região logo após a pré-femoral como sendo o fêmur, ou região femoral, caracterizada pela ausência de cerdas. O número de processos no acropódito pode variar entre um e três, sendo o principal chamado de solenômero, inicialmente designado como *Rinnenast* por Attems (1938) e, posteriormente, como *Solenomerite* por Verhoeff (1938). Tradicionalmente, o solenômero é tido como a estrutura que porta o sulco espermático até a região apical do gonopódio e é responsável pela introdução do esperma nas fêmeas. Hoffman (1965) discute que a região distal do solenômero pode ser uma indicação ao tarso, baseado em sua posição apical. Desta forma, Hoffman considera, em seus trabalhos, o solenômero como apenas a região apical do gonopódio, provida de sulco espermático. Esta idéia foi difundida por Mauries & Geoffroy (2000), onde o acropódito é formado pelo tíbio-tarso de onde surge o solenômero, sendo sua porção mais apical o tarso.

Para Hoffman (1965), as partes posteriores à região pré-femoral são difíceis de identificar adequadamente, onde alguns processos estão presentes ou ausentes, ou ocorrem sob diversas formas. Hoffman (1990) discute que existem muitas possíveis homologias para o solenômero, sendo por vezes associado ao tarso, tíbio-tarso e, em alguns casos, diz-se que se trata de uma nova estrutura (Attems, 1938). Jeekel (1968) e Rowe & Sierwald (2006), em seus trabalhos com a família Paradoxosomatidae (Polydesmida), apresentam que o solenômero é toda a porção logo acima da inserção da cânula. Desta forma, pode-se dizer que dos variáveis 10 componentes que formam o gonopódio, apenas seis podem apresentar hipóteses de homologia primária, principalmente pela posição e pela função (coxa, cânula, sulco espermático, pré-fêmur, processo pré-femoral e solenômero).

Seguindo o padrão definido por Brolemann (1929) e Verhoeff (1938) de que a região com cerdas do gonopódio (Fig. 4) se refere ao pré-fêmur, Schubart (1949, fig. 6A) propõe, para *Odontopeltis* que a região cheia de cerdas do gonopódio deve ser chamada de pré-fêmur. Ainda de acordo com Schubart (1949), acima da região pré-femoral, há a região femoral, caracterizada pela ausência de cerdas. A região femoral

apresenta três processos em seu ápice, aos quais Schubart (1949) denomina que o processo proximal é o processo femoral; o processo medial seria o tíbio-tarso e o distal (mais externo) seria o solenômero (Fig. 6A).

Partindo do pressuposto apresentado por Attems (1938) e Verhoeff (1938), o único ramo apical do gonopódio com terminologia definida é o solenômero. Hoffman (1981c) apresenta uma terminologia que concorda, parcialmente, com Schubart (1949). Para os processos apicais, Hoffman (1981c) não faz menção à terminologia, com exceção do solenômero, chamando os outros dois de “processos apicais” (*apical processes*). Brolemann (1900) apresenta nota sobre dois milípedes do Brasil, sendo um destes *Odontopeltis clarazianus*. Apesar de sua terminologia ser diferente das outras propostas, Brolemann (1900), assim como Hoffman (1981c), não apresenta uma nomenclatura para os três processos apicais, nomeando-os como 'A', sendo aquele que carrega o sulco espermático (ou solenômero); e os outros dois ramos como 'B' e 'C'.

Desde Hoffman (1981c), nenhum outro trabalho foi feito para tentar elucidar a homologia das estruturas em Chelodesmidae e, por conta do tempo e a falta de material disponível, este tópico não se torna um objetivo deste trabalho.

Fig. 5. Três hipóteses para a terminologia do gonopódios para a família Chelodesmidae. A, hipótese de Verhoeff (1928, 1938); B, hipótese de Brolemann (1929); C, hipótese de Attems (1894, 1938).

Fig. 6. Quatro hipóteses para a terminologia do gonopódios para a família Chelodesmidae. A, hipótese de Schubart (1949); B, hipótese de Petit (1976); C, hipótese de Mauries & Geoffroy (2000); D, hipótese de Hoffman (1965, 1982). Legenda: Tp, *tibial process*; Tt, *tibiotarso*.

Objetivos

- 1- Revisar e redescrever as espécies de *Odontopeltis*;
- 2- Apresentar uma hipótese filogenética, baseada em caracteres morfológicos, para as espécies de *Odontopeltis*;
- 3- Rever e ampliar a distribuição das espécies;
- 4- Propor neótipos para o tipo perdido de *Odontopeltis conspersus*.

Fig. 7. Espécime macho de *Odontopeltis* sp.2, evidenciando a coloração apozemática presente no gênero. Coletado na Estação Ecológica de Peti, CEMIG, São Gonçalo do Rio Abaixo, Minas Gerais, Brasil. Foto de Rafael P. Indicatti.

Material e Métodos

Material

Este estudo foi baseado em material depositado nas seguintes instituições (abreviações e curadores em parênteses):

Instituto Butantan, São Paulo, Brasil (**IBSP** – I. Knysak);

Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Itália (**MRSN** – A. Chiarle);

Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (**MNRJ** – A. B. Kury);

Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (**MZSP** – R. Pinto-da-Rocha);

Museum d'Historie Naturelle, Geneve, Suíça (**MHNG** – P. Schwendinger);

The Natural History Museum, Londres, Reino Unido (**BMNH** – J. Beccaloni);

Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil (**UFMG** – A. J. Santos).

Taxonomia

Os gonopódios foram extraídos do sétimo segmento e ilustrados nas posições ventral, prolateral e retrolateral. Os gonóporos das fêmeas foram dissecados do terceiro segmento e estão desenhados nas vistas posterior, retrolateral e prolateral. As ilustrações foram feitas utilizando-se um estereomicroscópio Leica MZ 12.5 com câmara-clara. As imagens de microscopia eletrônica de varredura foram feitas com o microscópio Zeiss DSM940 do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Todas as medidas apresentadas estão em milímetros. Descrições foram baseadas em Rowe & Sierwald (2006).

Escolha dos táxons terminais usados na análise

A amostra taxonômica utilizada na análise cladística se compôs de 15 espécies. Para a escolha das espécies do grupo externo, partiu-se do conhecimento taxonômico que reunia as espécies de Chelodesmidae em tribos (Hoffman, 1980). Considerado por Hoffman (1981b, 2002) com características que o aproximavam dos

representantes da tribo Telonychopodini foram, então selecionadas as espécies disponíveis que compõem a tribo, bem como espécies que outrora ocuparam a tribo (Tabela 1).

O gênero *Eucampesmella* Schubart, 1955 apresenta sete espécies e, de acordo com Golovatch & Hoffman (2004) compõem a tribo Macrocoxodesmini, juntamente com *Macrocoxodesmus* Schubart, 1947, monotípico.

Os gêneros de Telonychopodini *Pantanalodesmus* e *Manfrediodesmus* Schubart, 1949 são monotípicos e foram utilizadas as espécies-tipo. O gênero *Telonychopus* Verhoeff, 1951 apresenta duas espécies onde *Telonychopus klossae* Hoffman, 1965 foi utilizada no lugar de *T. meyeri* (espécie-tipo do gênero) por sua disponibilidade.

A espécie *Rondonaria schubarti* Hoffman, 2006 foi adicionada à matriz por apresentar algumas características semelhantes às presentes em *Odontopeltis*: ausência de projeção da genitália das fêmeas, e, nos machos, papila genital de formato cônico, ausência de dobras na abertura do gonopódio e margem posterior da abertura do gonopódio não ultrapassando as coxas do nono par de pernas. De todas as espécies de Chelodesmidae analisadas durante o mestrado, apenas os gêneros *Rondanaria* e *Odontopeltis* apresentam tais características.

A espécie *Leiodesmus major* Silvestri, 1897 foi selecionada, dentre oito espécies, por, em um dado momento, ter composto a tribo Telonychopodini e, atualmente, encontra-se sem designação tribal sendo considerado distante das demais espécies que foram ou ainda estão em Telonychopodini.

Nenhuma espécie fora de Chelodesmidae foi utilizada devido a grande complexidade em se definir homologias primárias entre as genitálias dos machos.

O grupo interno contou com oito espécies, sendo quatro previamente descritas e quatro espécies consideradas novas. As demais cinco espécies não foram utilizadas na análise por serem, quando disponíveis, consideradas externas para *Odontopeltis* o que dificultaria a homologia das estruturas (vide Taxonomia – espécies mal posicionadas).

As espécies *Odontopeltis gracilipes*, *O. balzanii* e *O. decoloratus* não foram inseridas na análise devido a indisponibilidade dos espécimes-tipo (maiores

informações Taxonomia – Espécies mal posicionadas). As espécies *O. borellii* e *O. proxima* foram analisadas e, no entanto, não foram inseridas na análise pelo fato de *O. borellii* apresentar um gonopódio que foge do diagnosticado para *Odontopeltis* e apresentar estruturas no gonopódio que não foram capazes de serem identificadas e, por isto, propor homologias primárias se tornou extremamente complicado. A não utilização de *O. proxima* não foi possível pelo fato de não ser possível examinar o gonopódio do macho, uma vez que ainda estava preso ao corpo e o MRSN não permitiu a dissecação do espécime.

Por não existir uma filogenia dentro de Chelodesmidae e toda sua classificação estar baseada em observações pessoais de antigos pesquisadores, tentou-se, neste trabalho, examinar o maior número de indivíduos possíveis a fim de determinar um padrão morfológico dos Chelodesmidae para que, assim, fosse possível definir grupos externos. Portanto, as espécies aqui utilizadas foram ou baseadas na literatura ou por apresentarem diversas características que as “aproximasse” de *Odontopeltis*.

Espécie	Autor	Ano	Tribo	Local
<i>Eucampesmella ferri</i>	Schubart		Macrocoxodesmini	Brasil
<i>Leiodesmus major</i>	Silvestri	1897	-	Brasil
<i>Macrocoxodesmus marculi</i>	Schubart	1947	Macrocoxodesmini	Brasil
<i>Manfrediodesmus passarelii</i>	Schubart	1949	Telonychopodini	Brasil
<i>Pantanalodesmus marinezae</i>	Hoffman	2003	Telonychopodini	Brasil
<i>Rondonaria schubarti</i>	Hoffman	2006	-	Brasil
<i>Telonychopus klosae</i>			Telonychopodini	Brasil

Tabela. 1. Espécies utilizadas como grupo externo da análise filogenética.

Espécie	Autor	Ano	Sexo	Local
<i>Odontopeltis anchisteus</i>	Hoffman	1981	1#m	Brasil
<i>Odontopeltis clarazianus</i>	Humbert & Saussure	1869	1#m, 1#f	Argentina (?)
<i>Odontopeltis conspersus</i>	Perty	1833	1#m	Brasil
<i>Odontopeltis giganteus</i>	Schubart	1949	1#m/1#f	Brasil
<i>Odontopeltis</i> sp. 1	-	-	1#m	Brasil
<i>Odontopeltis</i> sp. 2	-	-	1#m	Brasil
<i>Odontopeltis</i> sp. 3	-	-		Brasil
<i>Odontopeltis</i> sp.4	-	-		Brasil

Tabela 2. Espécies utilizadas como grupo interno da análise cladística.

Análise cladística

A matriz de dados compreende 47 caracteres (Anexo B), editada no programa Mesquite, versão 2.0 (Maddison & Maddison, 2010). Pode-se perceber que a matriz apresenta os caracteres 21, 28, 33, 36, 37, 40, 41 e 44 com diversas células com a opção “não-aplicável” utilizada. Os caracteres foram codificados sob a forma de codificação redutiva (Maddison, 1994), que trata a codificação de caracteres sob forma binária (ausente/presente). Desta maneira, evita-se que caracteres tenham muitos estados, como no caso dos caracteres 39, 40 e 41 que remetem ao mesmo caráter (longas cerdas do acropódito). Se tais caracteres tivessem sido trabalhados sob a condição de multi-estado, teríamos um único caráter com seis estados.

A utilização de caracteres multi-estado, mesmo após o exposto acima, se torna necessária a fim de se evitar, em alguns casos, a presença de autapomorfias, que, neste tipo de análise, não se fazem necessárias. Apesar deste cuidado, ainda sim apresentamos caracteres multi-estado (p. ex., caráter 18) que sustentam, a partir de um estado, a autapomorfia de uma espécie. Topologicamente, não há mudanças quando autapomorfias são apresentadas, aumentando, porém, o número de passos para a árvore mais parcimoniosa.

As análises foram feitas com o programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003-2004) os dados foram analisados com busca exata utilizando 10.000 réplicas iniciais. A técnica

de pesagem implícita foi empregada partindo do pressuposto de que os caracteres apresentam taxas de evolução diferenciadas (Goloboff, 1993). A pesagem implícita compreende o cálculo de peso dos diferentes caracteres simultaneamente à busca das árvores, sendo a topologia avaliada de acordo com os pesos dos caracteres que são definidos pelas próprias topologias. Árvores que atribuem maior peso aos caracteres não-homoplásticos, ou seja, apresentam maior *fit*, são selecionadas. O *fit* de uma árvore é calculado a partir da fórmula: $f = k / (e + k)$, onde k é uma constante de concavidade e e é o número de passos extras de um caráter. Não existe padrão ou critério para a escolha do valor da constante de concavidade (k), que varia de 1 a infinito (Fig. 8). Portanto, neste trabalho utilizou-se o script proposto por Mirande (2009) para a escolha do valor de k baseado no valor de distorção da árvore.

Mirande (2009) apresenta um modelo inicial para encontrar o valor de k baseado no valor de distorção da árvore. Desta forma, é possível observar quais os valores de distorção podem apresentar valores de k que expressem as árvores mais parcimoniosas. Análises feitas com valores de k entre 0,007 a 1,912 apresentarão árvores sub-ótimas, enquanto que os resultados de análises feitas sob um valor de k superior a 2,012 passam a apresentar a mesma árvore com 99 passos. Portanto, o valor de k utilizado nesta análise foi o de 2,012.

Fig. 8. Gráfico mostrando a função hiperbólica ($k/e+k$) sob diferentes valores de k .
(Extraído de De Laet, 1997).

O suporte de Bremer (Bremer, 1994) foi calculado a partir da árvore gerada pela pesagem implícita.

O conjunto de caracteres utilizados conta com três caracteres da cabeça, um da antena, nove dos segmentos corporais, quatro das pernas, 28 dos gonopódios dos machos e dois da vulva das fêmeas. Todos os caracteres foram analisados e otimizados sob o critério *fast* (ACCTRAN) através do programa Winclada, versão 10.00.08 (Nixon, 2002).

Terminologia utilizada

A terminologia aqui utilizada para o gonopódio seguiu Brolemann (1900), Schubart (1949) e Hoffman (1981c) (para maiores detalhes, vide Introdução – Terminologia aplicada ao gênero *Odontopeltis*). As demais estruturas do corpo não apresentam ambiguidade quanto ao nome, seguindo, portanto, o padrão da literatura (Attems, 1898; Brolemann 1900):

A	Acropódito
BP	Borda posterior da abertura do gonopódio
BS	Base do solenômero
C	Cânula
Cp	Ponta da coxa
Cx	Coxa
CA	Cerdas do acropódito (macro-cerdas)
DA	Dobras do acropódito
OT	Órgão de Tömösvary
Oz	Ozóporo
PrA	Processo A do gonopódio
PrB	Processo B do gonopódio
Pf	Região pré-femoral
Ppf	Processo pré-femoral
PBPf	Projeção basal da região pré-femoral

PE	Processo espiniforme da coxa do gonopódio
PI	Projeção interna da coxa do gonopódio
PMS	Processo mediano do solenômero
RF	Região femoral
S	Solenômero
SC	Suporte central da abertura do gonopódio
SE	Sulco espermático
T	Telopódito
Tp	<i>Tarsal process</i>
Tt	Tibiotarso

Resultados

Análise cladística

A análise cladística de parcimônia, utilizando pesos iguais, da matriz de 15 táxons e 47 caracteres (Anexo B) resultou em 4 árvores mais parcimoniosas de 99 passos cada (IC=58; IR=73). O consenso estrito (Fig. 10) resultou em uma árvore de 105 passos (IC=55; IR=70), com uma politomia dentro de *Odontopeltis* e outra dentro de Telonychopodini. A técnica de pesagem implícita foi utilizada em comparação à árvore consenso, feita a partir de pesos iguais aos caracteres. Foi então utilizada concavidade 2,012 ($k=2,012$) resultando em uma árvore com 99 passos (IC=58; IR=73), sendo esta idêntica a uma das quatro árvores apresentadas na busca exata (Fig. 9).

A família Chelodesmidae é reconhecida, atualmente, por três apomorfias putativas: (1) presença de um processo pré-femoral logo acima da inserção da cânula no telopódito, no gonopódio dos machos; (2) presença de peritrema nos ozóporos e (3) télson com formato triangular apresentando cinco pares de longas cerdas na região dorsal e dois pares na região posterior. Porém, a família Xystodesmidae Cook, 1895 também apresenta um processo pré-femoral cuja homologia com o processo pré-femoral presente em Chelodesmidae é incerta. No entanto, o processo pré-femoral parece ter sido perdido por alguns gêneros de Chelodesmidae, entre eles *Odontopeltis*, sendo que, neste caso, ocorreu uma perda posterior, sendo também observada em alguns gêneros da tribo Telonychopodini utilizados nesta análise. No entanto, Hoffman (2000a; 2002) argumenta que o processo pré-femoral foi perdido em alguns gêneros e está sob forma rudimentar em outros.

Fig. 9. Hipótese utilizada neste trabalho com a utilização de pesagem implícita de caracteres.

Fig. 10. Árvore consenso, sem pesagem de caracteres, gerada a partir de quatro árvores ótimas.

Os resultados obtidos nesta análise confirmam o monofiletismo da tribo Telonychopodini. O gênero *Eucampesmella* apresenta relação próxima da tribo Telonychopodini (Fig. 11) sustentada por duas sinapomorfias exclusivas (caracteres 21 e 43) e duas sinapomorfias homoplásticas (caracteres 28 e 42), tornando equivocada a relação com *Macrocoxodesmus* (Fig. 11, SB = 0,20).

Fig. 11. Clado Telonychopodini + *Eucampesmella*.

O gênero *Macrocoxodesmus*, por sua vez, aparece como grupo-irmão do clado *Rondonaria* + *Odontopeltis* (Fig. 9, SB = 0,45), sustentado por quatro sinapomorfias exclusivas (caracteres 12, 16, 22 e 46). Desta forma, se faz necessário mais estudos para que a tribo Macrocoxodesmini possa ser desmembrada.

O gênero *Rondonaria* surge, então, como grupo-irmão de *Odontopeltis* (Fig. 9, SB = 1,50), sustentado por quatro sinapomorfias exclusivas (caracteres 19, 20, 23 e 31) e por seis sinapomorfias ambíguas (caracteres 9, 11, 17, 26, 30 e 44).

O gênero *Odontopeltis* se apresenta monofilético (Fig. 9, SB = 1,80), tanto na análise com pesagem quanto na árvore de consenso estrito, sendo sustentado por quatro sinapomorfias exclusivas (caracteres 3, 15, 25 e 39) e oito sinapomorfias homoplásticas (caracteres 5, 6, 8, 18, 24, 32, 42 e 47). Desta forma, *Odontopeltis* pode ser definido pelas seguintes sinapomorfias exclusivas: (1) Formato do órgão de Tömösvary sub-oval; (2) borda do ozóporo simples; (3) dobras retrolaterais no acropódito; e (4) presença de um par de macro-cerdas delimitando o fim da região pré-femoral e o início da região femoral.

Internamente, *Odontopeltis giganteus* é grupo irmão das demais espécies do gênero, que juntas formam o clado A, sendo sustentado por duas sinapomorfias

exclusivas (caracteres 14 e 38) e uma sinapomorfia ambígua (caráter 27). O clado A (Fig. 9, SB = 0,20) apresenta, internamente, uma politomia basal para *O. conspersus* e clados B (Fig. 9, SB = 0,05) e C (Fig. 9, SB = 0,02). As espécies *Odontopeltis anchisteus* e *O. clarazianus* formam o clado B, sustentado por uma sinapomorfia exclusiva (caráter 40) e por três sinapomorfias ambíguas (caracteres 7, 36 e 37).

O clado C é sustentado por duas sinapomorfias exclusivas (caracteres 33 e 35) e uma sinapomorfia homoplástica (caráter 1). O clado C é composto por dois clados irmãos, clado D (Fig. 9, SB = 0,07) e clado E (Fig. 9, SB = 0,02). O clado D, sustentado por uma sinapomorfia exclusiva (caráter 38) e uma sinapomorfia ambígua (caráter 14) é formado pelas espécies *Odontopeltis* sp. 2 e *O.* sp. 4, enquanto que o clado E, sustentado por três sinapomorfias ambíguas (caracteres 4, 18 e 34) é formado pelas espécies *O.* sp. 1 *O.* sp. 3.

Descrição dos caracteres

Cabeça

1. Fileira 1 de cerdas: ausente (0); presente (1).

C = 3; IC = 33; IR = 33.

Os Polydesmida, em geral, apresentam uma série de fileiras de cerdas presentes na face dorsal da cabeça. A fileira 1 de cerdas está localizada entre as antenas (Fig. 10). Nesta análise há perda secundária em *Rondonaria schubarti*, no clado C com um reaparecimento posterior em *Odontopeltis* sp. 1.

2. Número de fileiras logo abaixo da fileira 1: duas fileiras (0); três fileiras (1).

C = 2; IC = 50; IR = 0.

Todos os Chelodesmidae apresentam uma série de cerdas logo abaixo da fileira 1. A presença da fileira 3 surge independentemente em *Manfrediodesmus passarelii* e *Macrocoxodesmus marcus* (Fig. 12).

Fig. 12. Face dorsal de *Odontopeltis giganteus*, evidenciando as fileiras de cerda presentes nos Polydesmida. 1 – primeira fileira; 2 – segunda fileira; 3 – terceira fileira.

3. Formato do órgão de Tömösvary: suboval (0); circular (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

O estado suboval (Fig. 13A) surge como uma apomorfia exclusiva para

Odontopeltis.

Fig. 13. Esquema da cabeça de um Chelodesmidae, vista lateral, com dois dos padrões básicos do órgão de Tömösvary (OT). A, formato sub-oval; B, formato circular.

Antena

4. Número de invaginações entre as glândulas da antena: 2 divisões (0); 3 divisões (1); 4 divisões (2).

C = 4; IC = 50; IR = 33.

Quase todos os táxons usados nesta análise apresentam um par de invaginações entre as glândulas das antenas (Fig. 14A). O surgimento da terceira invaginação (Fig. 14B) ocorre independentemente em *Rondonaria schubarti* e no clado E (*Odontopeltis* sp. 1 + *Odontopeltis* sp. 3). A quarta invaginação (Fig. 14C) surge independentemente nas espécies *Telonychopus klossae* e *Odontopeltis giganteus*.

Fig. 14. Região apical da antena dos Chelodesmidae, evidenciando os quatro cones apicais. A, Invaginação dupla; B, Invaginação tripla; C, Invaginação quádrupla.

Corpo

5. Limite posterior do collum: reto (0); arqueado (1).

C = 2; IC = 50; IR = 80.

O estado arqueado (Fig. 15B) está presente em grande número das espécies de Chelodesmidae, sendo que, nesta análise, o estado reto (Fig. 15A) surge independentemente nos gêneros *Eucampesmella* e *Odontopeltis*.

Fig. 15. Esquema do collum dos Chelodesmidae, evidenciando as bordas posteriores. A, Reto; B, Arqueado.

6. Coloração da ponta dos paranota: ausente (0); presente (1).

C = 2; IC = 50; IR = 80.

A característica apozemática dos Polydesmida é uma das mais interessantes dentro do grupo (Fig. 7). Analisada em detalhe para Xystodesmidae por Marek & Bond (2009), esta característica está presente em alguns gêneros de Chelodesmidae como *Odontopeltis* e *Eucampesmella*.

7. Formato da mancha de coloração do 7º paranota: sub-retangular (0); subtriangular (1); semi-circular (2).

C = 3; IC = 66; IR = 0.

O estado plesiomórfico sub-retangular (Fig. 16A) está presente em *Eucampesmella ferri* e se mantém em algumas espécies de *Odontopeltis*. O clado B apresenta a maior série de transformações para esse caráter, sendo neste clado, o estado subtriangular (Fig. 16B) plesiomórfico em *Odontopeltis*

anchisteus e o estado semi-circular (Fig. 16C) tido como apomórfico para *Odontopeltis clarazianus*. O estado subtriangular surge novamente em *Odontopeltis* sp. 3.

Fig. 16. Ponta do 7º paranota em espécies de *Odontopeltis*, evidenciando o formato da mancha amarelada (linha descontinua). A, sub-retangular, *O. anchisteus*; B, subtriangular, *O. sp.2*; C, semi-circular, *O. clarazianus*.

8. Número de projeções no esternito do 5º segmento: duas (0); quatro (1).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

Machos das espécies de Chelodesmidae apresentam projeções no 5º esternito, muitas vezes com a função de ancorar a fêmea para o acasalamento. O estado apomórfico de quatro processos (Fig. 17A) aparece independentemente por duas vezes: uma em *Pantanalodesmus marinezae* e no gênero *Odontopeltis*.

9. Par de projeções no 6º esternito: ausente (0); presente (1).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

O clado (*Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*) apresenta o estado apomórfico de ter duas projeções no sexto esternito (Fig. 17B), bem como há um surgimento secundário em *Pantanalodesmus marinezae*.

10. Projeções no 7º esternito: ausente (0); presente (1).

C = 2; IC = 50; IR = 66.

Algumas poucas espécies de Chelodesmidae apresentam um par de projeções

logo abaixo da abertura do gonopódio, no 7º segmento. Neste caso, o caráter se comporta de forma homoplástica, surgindo independentemente em *Leiodesmus major* e no clado da tribo Telonychopodini.

Fig. 17. Projeções do 5º esternito. A, quatro projeções; B, duas projeções.

11. Posição do ozóporo nos paranota: anterior (0); mediano (1); distal (2).

C = 4; IC = 50; IR = 33.

A posição do ozóporo na borda do paranota varia entre as espécies de Chelodesmidae. O estado posterior (Fig. 18C) surge duas vezes na árvore, de forma independente na raiz (*Leiodesmus major*) e em *Pantanalodesmus marinezae*. O estado mediano (Fig. 18B) surge duas vezes também, em *Eucampesmella ferrii* e no clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*. O estado anterior (Fig. 18A) aparece independentemente no clado *Telonychopus klosae* + *Manfrediodesmus passarelii* e em *Macrocoxodesmus marcusii*.

Fig. 18. Posição do ozóporo (Oz) no paranota. A, tipo anterior; B, tipo mediano; C, tipo posterior.

12. Projeções na borda do paranota: ausente (0); presente (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

Projeções na borda (Fig. 14A-C) do paranota não são tão frequentes em espécies de Chelodesmidae, sendo frequentemente encontradas em espécies de Platyrrhacidae. Aqui, a presença de projeção no paranota surge como uma sinapomorfia para o clado *Macrocoxodesmus marcus* + *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

13. Alinhamento do paranota em vista anterior: rebaixado (0); reto (1); elevado (2).

C = 2; IC = 100; IR = 100.

O paranota dos Polydesmida, em geral, pode refletir muito sobre seu modo de vida. Espécies arbóreas tendem a apresentar paranota elevados, enquanto espécies estritamente fossoriais tendem a apresentar paranota rebaixados. O paranota reto (Fig. 19B) é plesiomórfico para esta análise ocorrendo duas mudanças de estados independentes: em Telonychopodini encontramos o estado rebaixado (Fig. 19C), enquanto que em *Macrocoxodesmus marcus* temos o estado elevado (Fig. 19A).

Fig. 19. Alinhamento dos paranota em Polydesmida. A, tipo elevado, *Macrocoxodesmus marcus*; B, tipo reto, *Odontopeltis giganteus*; C, tipo rebaixado, *Telonychopus klosae*.

14. Número de projeções na ponta do 7º paranota: uma (0); duas (1); três (2).

C = 4. IC = 50; IR = 50.

Como visto no caráter 12, as projeções no paranota estão presentes no clado *Macrocoxodesmus marcus* + *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*. Porém, o número de projeções varia entre as espécies, bem como os momentos de surgimento. O estado plesiomórfico de apresentar apenas uma projeção é perdido em *Macrocoxodesmus marcus* que apresenta duas projeções, porém, tal estado se mantém em *Rondonaria schubarti* e em *Odontopeltis giganteus*. No clado A três projeções, tido como uma sinapomorfia, havendo duas reversões, independentes, para o estado de duas projeções: um em *Odontopeltis anchisteus*; e outro no clado D.

15. Borda do ozóporo: não-elevada (0); elevada (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A borda do ozóporo nos Chelodesmidae normalmente apresenta um bordeamento (Fig. 120A). A perda deste bordeamento é uma sinapomorfia para *Odontopeltis* (Fig. 20B).

Fig. 20. Microscopia eletrônica de varredura do paranota mostrando os dois tipos de ozóporos encontrados nos Chelodesmidae. A. *Manfrediodesmus passarelii*. B. *Odontopeltis* sp.2.

16. Pré-femur da 5ª perna: dorsalmente globoso (0); dorsalmente reto (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

O pré-fêmur da perna dos Chelodesmidae, em geral, apresenta-se dorsalmente reto (Fig. 21B). Nesta análise, ele surge como apomórfico para o clado *Macrocoxodesmus marcus* + *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

Fig. 21. Pernas em Chelodesmidae. A, pré-fêmur globoso dorsalmente; B, pré-fêmur reto dorsalmente.

17. Cerdas ventrais das pernas: finas e pequenas (0); grossas e grandes (1).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

Os Polydesmida em geral podem apresentar diversas modificações nas cerdas das pernas. Nesta análise, o estado de cerdas grossas e grandes (Fig. 22A) aparece como plesiomórfico havendo duas mudanças, independentes, para o estado de finas e pequenas (Fig. 22B): uma em *Eucampesmella ferrii* e outra no clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

Fig. 22. Microscopia eletrônica de varredura exibindo os tipos de cerdas ventrais presentes nos Chelodesmidae. A, cerdas robustas, *Manfrediodesmus passarelii*. B, cerdas simples, *Odontopeltis* sp. 2.

18. Dimensões da papila genital (gonapófise, Fig. 23): altura igual à base (0); base duas vezes maior que altura (1); altura maior que base (2).

C = 5; IC = 40; IR = 50.

A papila genital apresenta diversas dimensões nos Polydesmida, sendo o estado de altura igual à base surgindo três vezes nesta análise: uma na raiz (*Leiodesmus major*), outra em *Pantanalodesmus marinezae* e por último em *Odontopeltis*. Porém, em *Odontopeltis* há duas mudanças de estado. Em *Odontopeltis clarazianus* há o estado autapomórfico onde a altura é maior que a base e, no clado E há o retorno ao estado da base ser duas vezes maior que a altura, anteriormente tido em *Eucampesmella ferrii*, *Telonychopus klosae*, *Manfrediodesmus passarelii*, *Macrocoxodesmus marcusii* e *Rondonaria schubarti*.

19. Formato da papila genital: cônico (0); retangular (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A papila genital apresenta dois formatos básicos em Chelodesmidae. O formato cônico (Fig. 23A) é sinapomórfico para o clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis* e o retangular (Fig. 23B) plesiomórfico para as espécies do grupo externo.

Fig. 23. Papilas genitais de Chelodesmidae. A, formato cônico, *Odontopeltis* sp. 1. B. Formato retangular, *Manfrediodesmus passarelii*.

Gonopódios

20. Dobras laterais na margem posterior da abertura do gonopódio: ausente (0); presente (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A abertura do gonopódio nos Polydesmida apresenta um padrão ovalado, com variações peculiares em cada família (Hoffman, 1980). Em Chelodesmidae a abertura apresenta, em alguns casos, uma série de dobras laterais (Fig. 24A) plesiomórficas nesta análise, presente na raiz, *Eucampesmella ferrii*, *Macrocoxodesmus marcus* e nos integrantes de Telonychopodini. A ausência (Fig. 24B) é uma sinapomorfia para o clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

Fig. 24. Abertura do gonopódio. A, presença de dobras laterais (DL), *Telonychopus klossae*; B, ausência de dobras laterais, *Odontopeltis giganteus*.

21. Número de dobras laterais da margem posterior da abertura do gonopódio: igual ou menor que 3 (0); maior que 5 (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A quantidade de dobras maior que cinco surge como uma sinapomorfia que sustenta o clado *Eucampesmella ferrii* + Telonychopodini, enquanto que o estado igual ou menor que três se mantem em *Leiodesmus major* e em *Macrocoxodesmus marcus*.

22. Suporte central, na abertura do gonopódio: membranoso (0); esclerotizado (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

Na abertura dos gonopódios dos Polydesmida, há uma região destinada ao suporte do gonopódio que varia em dois estados: membranoso (Fig. 25A) uma sinapomorfia para o clado *Macrocoxodesmus marcusii* + *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*; e esclerotizado (Fig. 25B), que aparece aqui como a forma plesiomórfica, presente em *Leiodesmus major*, *Eucampesmella ferrii* e *Telonychopodini*.

23. Margem posterior côncava da abertura do gonopódio: não alcançando as coxas do 9º par de pernas (0); alcançando apenas a metade das coxas do 9º par de pernas (1); ultrapassando a metade das coxas do 9º par de pernas (2).

C = 2; IC = 100; IR = 100.

Como discutido por Simonsen (1990), a subordem Chelodesmidea pode ser sustentada por possuírem uma coxa protuberante, saindo quase por completo da abertura do gonopódio. Em Chelodesmidae há uma grande variação no formato da coxa dos gonopódios comportada por uma abertura do gonopódio adaptada. Desta forma, espécies que possuem coxas grandes tendem a apresentar a margem posterior da abertura bem projetada posteriormente. Nesta análise, o estado que ultrapassa a metade das coxas do nono par de pernas (Fig. 25A) apresenta-se como uma plesiomorfia presente em *Leiodesmus major*, *Eucampesmella ferrii*, *Pantanalodesmus marinezae* e *Macrocoxodesmus marcusii*, coincidentemente as espécies que possuem as maiores coxas dos gonopódios. Dentro de *Telonychopodini* temos uma transformação para o estado de alcançar apenas metade das coxas (Fig. 25B) para o clado *Telonychopus klosae* + *Manfrediodesmus passarelii*. O estado de não alcançar as coxas do nono par de pernas (Fig. 24B) surge como uma sinapomorfia para o clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

Fig. 25. Abertura dos gonopodios evidenciando a consistência do suporte central (SC), bem como a borda posterior da abertura (BP). A, *Macrocoxodesmus marcus*; suporte central do gonopódio membranoso e borda posterior ultrapassando a metade das coxas (Cx); B, *Telonychopus klossae*: suporte central esclerotizado e borda posterior alcançado metade das coxas.

24. Processo pré-femoral: ausente (0); presente (1).

C = 2; IC = 50; IR = 66.

O processo pré-femoral (Fig. 4) é talvez a mais enigmática das estruturas do gonopódio. Presente em quase todos os Chelodesmidae, apresenta formas que variam entre espécies. Nesta análise considerou-se que os gêneros *Odontopeltis*, *Telonychopus*, *Manfrediodesmus* e *Pantanalodesmus* não apresentam o processo pré-femoral, diferente do dito por Hoffman (2000a; 2002). Portanto, ainda nesta análise, a presença do processo aparece como plesiomórfico sofrendo duas perdas independentes: em *Telonychopodini* e outra em *Odontopeltis*.

25. Dobras retrolaterais do acropódito: ausente (0); presente (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A presença de dobras na face retrolateral do acropódito (Fig. 35B) é uma sinapomorfia exclusiva de *Odontopeltis*, não sendo observado em nenhum outro Polydesmida até então.

26. Posição do solenômero em relação aos demais processos do acropódito:

distal (0); mesal (1).

C = 3; IC = 33; IR = 33.

O solenômero nos Chelodesmidae apresenta diversas formas, porém, duas posições básicas: distal (Fig. 35A), quando o solenômero não está protegido por nenhum outro processo; e mesal (Fig. 4), quando há um processo protegendo o solenômero. O estado distal surge independentemente por duas vezes nesta análise: uma plesiomórficamente para *Telonychopodini*, com posterior regressão ao estado medial em *Telonychopus klosae* (este último estado tido como plesiomórfico nesta análise); e o outro surgimento no clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

27. Processo espiniforme na coxa do gonopódio: ausente (0); presente (1).

C = 2; IC = 50; IR = 83.

Os processos espiniformes na coxa do gonopódio (Fig. 26) são frequentes entre os Polydesmida, principalmente em Chelodesmidae. Nesta análise, a ausência do processo é plesiomórfico, sendo que ocorre duas vezes independentemente, uma em *Telonychopus klossae* e outra no clado A, sendo ausente apenas em *Odontopeltis giganteus*.

28. Tamanho do processo espiniforme da coxa do gonopódio: curto: metade do comprimento do estado longo (0); longo (1).

C = 3; IC = 33; IR = 0.

O estado longo (Fig. 26B) aparece três vezes, independentemente nesta análise: uma no ramo que sustenta o clado *Eucampesmella ferrii* + *Telonychopodini*, onde está presente apenas em *Telonychopus klosae*; uma segunda vez dentro do clado B, em *Odontopeltis clarazianus*; e uma terceira no clado D, em *Odontopeltis* sp. 2. Em *Odontopeltis* o estado curto (Fig. 26A) apresenta-se como plesiomórfico em relação ao longo.

Fig. 26. Processos espiniformes (PE) da coxa (Cx) do gonopódio. A, metade do comprimento do estado longo; B, longo.

29. Formato do solenômero: sub-oval (0); foiceforme (1); sinuoso (2).

C = 4; IC = 50; IR = 0.

O foiceforme (Fig. 27B) aparece como uma sinapomorfia na raiz e sofre três mudanças, independentes, de estado: uma em *Eucampesmella ferrii* para o estado de sub-oval (Fig. 27A); e duas para o estado sinuoso (Fig. 27C) em *Pantanalodesmus marinezae* e *Macrocoxodesmus marcusii*.

Fig. 27. Região femoral do gonopódio com três tipos de solenômeros (S) caracterizados nesta análise. A, *Leiodesmus major*: formato sub-oval; B, *Telonychopus klossae*: formato foiciforme; C, *Pantanalodesmus marinezae* formato sinuoso.

30. Espinhos no solenômero: interno ao sulco espermático (0); recobrindo o solenômero (1).

C = 2; IC = 50; IR = 50.

O sulco espermático dos Chelodesmidae apresenta, em seu interior, uma série de projeções espiniformes que podem recobrir o solenômero. Espinhos recobrindo o solenômero (Fig. 28B) aparecem como plesiomórfico nesta análise, sofrendo duas mudanças independentes, para o mesmo estado: uma em *Telonychopodini* e a outra no clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*, ambos apresentando o solenômero liso com projeções apenas no interior do sulco espermático (Fig. 28A).

Fig. 28. Tipos de solenômeros encontrados em Chelodesmidae. A, interno ao sulco espermático, *Odontopeltis* sp.; B, externo ao sulco espermático e recobrindo o solenômero, *Leiodesmus major*.

31. Espessura do solenômero: achatado (0); espesso (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

O solenômero apresenta dois estados básicos, sendo o estado espesso plesiomórfico e o estado achatado surgindo uma única vez para o clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

32. Projeção mediana no solenômero: ausente (0); presente (1).

C = 4; IC = 25; IR = 50.

A projeção mediana do solenômero (Fig. 29) surge duas vezes independentemente, uma em *Telonychopus klossae* e outra em *Odontopeltis*,

sendo neste último havendo duas regressões posteriores para a ausência da projeção, uma em *Odontopeltis anchisteus* e outra em *Odontopeltis* sp. 1.

33. Formato da projeção mediana do solenômero: arredondada (0); pontiaguda (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A projeção mediana apresenta dois formatos básicos: arredondado e pontiagudo. O estado arredondado surge como uma plesiomorfia presente em *Telonychopus klossae* e nas espécies *Odontopeltis giganteus*, *Odontopeltis conspersus* e *Odontopeltis clarazianus*. Em *Odontopeltis*, porém, há o surgimento do estado pontiagudo como uma sinapomorfia para o clado C.

34. Relação de tamanho entre solenômero e projeção mediana: solenômero menor que projeção mediana (0); solenômero igual à projeção mediana (1); solenômero maior que projeção mediana (2).

C = 3; IC = 66; IR = 0.

Nesta análise, o estado do solenômero ser maior que a projeção mediana (Fig. 26C) é plesiomórfico, presente em *Telonychopus klossae* e se mantendo em *Odontopeltis*. Porém, em *Odontopeltis* há três mudanças, independentes, de estado, em *O. conspersus* e no clado E temos o solenômero igual à projeção mediana (Fig. 29B), em *O. sp. 2* temos o solenômero menor que a projeção mediana (Fig. 29A), sendo, portanto, uma autapomorfia desta espécie.

Fig. 29. Solenômeros (S) de *Odontopeltis*, vista ventral. A, processo mediano (PMS) do solenômero maior que o próprio solenômero; B, mesma dimensão para as mesmas estruturas; C, solenômero maior que o processo mediano do solenômero.

35. Prolongamento da base do solenômero: não além da metade da largura do processo A (0); metade da largura do processo A (1); além da metade do processo A (2).

C = 2; IC = 100; IR = 100.

A base do solenômero em *Odontopeltis* apresenta inserções variadas, podendo ser descritas como não atingindo a metade da largura do processo A, alcançando metade da largura do processo A e ultrapassando metade da largura do processo A (Fig. 30A-C, respectivamente). Nesta análise, o estado que não atinge a metade da largura aparece plesiomórficamente, se mantendo nas espécies *O. giganteus*, *O. conspersus* e nas espécies do clado B. O estado que atinge metade da largura aparece como uma sinapomorfia para o clado C, havendo em *O. sp. 3*, uma mudança para o estado que ultrapassa a metade da largura.

Fig. 30. Prolongamentos da base do solenômero (BS) em *Odontopeltis*. A, estado não além da metade da largura do processo A (PrA); B, estado metade da largura do processo A; C, estado além da metade do processo A.

36. Corcova no processo A do gonopódio, ventral: ausente (0); presente (1).

C = 2; IC = 50; IR = 50.

O processo A no gonopódio das espécies de *Odontopeltis* apresenta formas variadas, muito eficientes para a diagnose das espécies. Nesta análise, a presença de corcova no processo A (Fig. 31B) se dá como um estado apomórfico, surgindo independentemente para o clado B e para *Odontopeltis* sp. 2.

Fig. 31. Processo A em vista ventral, de *Odontopeltis*. A, processo A (PrA) sem corcova apical; B, processo A com corcova apical.

37. Dobra no processo A do gonopódio, prolateral: ausente (0); presente (1).

C = 3; IC = 33; IR = 33.

A presença de dobra no processo A (Fig. 38A - seta) aparece três vezes, nesta

análise, de forma independente e apomórfica: no clado A, em *Odontopeltis* sp. 4 e em *O. sp. 3*, enquanto nas outras espécies está ausente e este estado é considerado plesiomórfico.

38. Direção do processo B: posterior (0); retrolateral (1); dorsal (2).

C = 2; IC = 100; IR = 100.

O processo B (Fig. 35A) no gênero *Odontopeltis* pode apresentar três direções básicas, baseado em sua ponta. Nesta análise, apenas *Odontopeltis giganteus* apresenta o estado de direção retrolateral (Fig. 40C), surgindo, posteriormente, para o clado A o estado sinapomórfico de direção dorsal (Fig. 35A), havendo, porém, no clado D, o surgimento do estado posterior (Fig. 42A, C).

39. Par de macro-cerdas delimitando o fim da região pré-femoral e o início da região femoral no gonopódio: ausência (0); presença (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A presença do par de macro-cerdas (Fig. 35B) é uma sinapomorfia para *Odontopeltis*.

40. Relação de distância entre as macro-cerdas: menor que a metade da macro-cerda (0); maior que a metade da macro-cerda (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

O estado de distância menor que a metade da macro-cerda é tido nesta análise, como plesiomórfico em *Odontopeltis*. O estado de distância maior que a metade da macro-cerda surge apenas uma vez, sustentando o clado B.

41. Posição das macro-cerdas: mesmo plano (0); inclinadas (1).

C = 3; IC = 33; IR = 0.

O fato do par de macro-cerdas encontrar-se inclinado surge, aqui, como uma plesiomorfia para o gênero *Odontopeltis*, havendo três mudanças, independentes, posteriores, em *Odontopeltis conspersus*, *O. sp. 4* e *O. sp. 3*.

42. Caminho do sulco espermático até o solenômero: reto (0); curvado (1).

C = 3; IC = 33; IR = 33.

O caminho por onde passa o sulco espermático pode definir a homologia das estruturas do gonopódio (Jeekel, 1982), bem como identificar torções no gonopódio (Hoffman, 1990c). Nesta análise pode-se evidenciar os princípios de torção a partir do caminho feito pelo sulco espermático. O princípio da torção aparece, então, plesiomorficamente, sofrendo duas mudanças de estado independentes: no clado *Eucampesmella ferrii* + Telonychopodini e em *Odontopeltis* temos o surgimento do estado reto (Fig. 33B), ou seja, o sulco espermático se dirige diretamente para o solenômero. Em *Manfrediodesmus passarelii*, Telonychopodini, temos uma regressão ao estado curvado (Fig. 33A).

43. Ponta da coxa do gonopódio em vista retrolateral: não projetada (0); projetada (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A ausência de projeção na ponta da coxa (Fig. 32A) aparece como uma sinapomorfia exclusiva do clado *Eucampesmella ferrii* + Telonychopodini. Todas as outras espécies da análise apresentam a ponta projetada (Fig. 32B) em diferentes graus de comprimento.

Fig. 32. Esquema da coxa do gonopódio dos Chelodesmidae, vista retrolateral. A, Coxa sem projeção; B, Coxa com uma projeção ovalada.

44. Formato da ponta da coxa em vista retrolateral: oval (0); pontiaguda (1).

C = 2; IC = 50; IR = 0.

O caráter pontiagudo surge como uma sinapomorfia para todas as espécies da análise, com exceção da raiz. No clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis* temos o reaparecimento do estado oval, observado apenas em *Leiodesmus major* (raiz).

45. Projeção da coxa do gonopódio em vista prolateral: ausente (0); presente (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

A presença de projeção na coxa do gonopódio, em vista prolateral (Fig. 33A), surge como uma sinapomorfia exclusiva de Telonychopodini.

Fig. 33. Projeção da coxa, vista prolateral. A, *Manfrediodesmus passarelii*; presença de projeção (PI); B, *Odontopeltis giganteus* ausência de projeção interna (flexa).

Cifopódios (vulvas)

46. Relação apical da vulva das fêmeas: curta (0); alongada (1).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

O estado alongado da vulva das fêmeas (Fig. 34B) aparece como uma caráter plesiomórfico, sendo que a perda das projeções sustentam o clado *Macrocoxodesmus marcus* + *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*. Porém, em *Macrocoxodesmus marcus* não há conhecimento da genitália da fêmea e, portanto, o estado curto da vulva engloba tal espécie pelo simples fato de otimização *fast*. Com otimização *slow* temos o estado curto da vulva sustentando apenas o clado *Rondonaria schubarti* + *Odontopeltis*.

Fig. 34. Cifopódios evidenciando as projeções apicais. A, *Odontopeltis giganteus*: estado curto da vulva, vista posterior; B, *Eucampesmella* sp.: estado alongado da vulva, vista retrolateral.

47. Direção da abertura da vulva: posterior (0); retrolateral (1).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

A abertura da vulva retrolateral surge, nesta análise, como plesiomórfica havendo duas transformações independentes para o mesmo estado: em *Eucampesmella ferrii* e *Odontopeltis*.

Taxonomia

Odontopeltis Pocock, 1894

Rhacophorus Koch, 1847, 59: 137. Espécie-tipo: *Polydesmus conspersus* Perty, 1833, designada por Pocock, 1909: 168. (Pré-ocupado por *Rhacophorus* Kuhl & van Hasselt, 1822, Amphibia). Neave, 4: 30; Jeekel, 1970: 284; Hoffman, 1981c: 151.

Odontotropis Humbert & Saussure, 1869: 152. Espécie-tipo: *Polydesmus (Odontotropis) clarazianus* Humbert & Saussure, 1869. (Pré-ocupado por *Odontotropis* Agassiz, 1846, Mollusca.) Attems, 1898: 408. Neave 3: 389, Neave 5: 180; Jeekel, 1970: 276; Hoffman, 1981c: 151.

Odontopeltis Pocock, 1894: 509. Nome novo para *Rhacophorus*. Silvestri, 1895: 769; Silvestri, 1895: 3; Pocock, 1909: 168; Neave 3, 386; Jeekel, 1970: 275; Hoffman, 1980: 151; Hoffman, 1981c: 55 (revalidação do gênero).

Storthotropis Attems, 1938: 200. Nome novo para *Odontotropis* Humbert & Saussure, 1869; espécie-tipo: *Polydesmus clariazianus*, por substituição direta; Hoffman, 1981c: 151 (sinonimizado com *Odontopeltis*); Neave 5: 259; Schubart, 1949: 18; Jeekel, 1970: 289.

Diagnose. Em relação ao corpo, tanto macho quanto fêmea de *Odontopeltis* diferem dos demais gêneros pelo formato sub-oval do órgão de Tömösvary e pela borda do ozóporo sem elevação. O gonopódio dos machos de *Odontopeltis* difere de outros gêneros de Chelodesmidae pelo solenômero em formato de foice (Fig. 35B), em posição ventral, com espessura laminar em posições prolateral e retrolateral; processo B duas vezes mais longo que processo A (Fig. 35A); final da região pré-femoral com duas macro-cerdas (Fig. 35A, B); região pré-femoral duas ou três vezes mais longo que a região femoral; sulco espermático reto (Fig. 35A), em posição prolateral, desde seu começo na cânula até o solenômero, onde se curva para a posição retrolateral (Fig. 35A)

As fêmeas diferem das demais espécies dos demais gêneros pela vulva curta

(Fig. 34A). Esta mesma característica as aproxima de fêmeas do gênero *Rondonaria*, das quais difere pela abertura posterior da vulva.

Descrição. Maiores Polydesmida conhecidos, comprimento entre 80 mm (*O. conspersus*) e 107 mm (*O. giganteus*). **Cabeça:** simples, sem ocelos. Face com três fileiras de cerdas. **Antena:** dividida em oito segmentos onde, último segmento, com cones apicais. Base da antena (1º antenômero) simples, sem projeções, sub-retangular com uma depressão distal e uma dobra na região posterior. Exceto a base da antena e o último antenômero, os demais antenômeros têm praticamente o mesmo tamanho, recobertos por diversas cerdas. Último antenômero apresenta cerdas modificadas (Fig. 36B-b) com projeção mediana, cuja função está relacionada às tricobótrias (Fig. 36B-a). Último antenômero com uma série de pequenos espinhos na face retrolateral; ápice com quatro cones apicais. **Dorso dos segmentos:** tegumento com pequenos tubérculos no metazonito, aspecto de couro e sem cerdas. Coloração: em álcool varia do preto, passando pelo vermelho até o esbranquiçado. No animal vivo a coloração é enegrecida com forte coloração amarela nos paranota (Fig. 36A). **Collum:** margem anterior arqueada e margem posterior reta. **Esternito:** segmentos 5 e 6 com quatro e duas projeções ventrais, respectivamente; segmentos 11 ao 19 com quatro projeções pontiagudas, apontando para região posterior, sendo uma para cada perna. **Ozóporos:** disposição: 5, 7, 9, 10, 12, 13, 15-19; cercado por um peritrema. **Paranota:** proeminente e comprido, projetado lateralmente e medianamente, cobrindo metade das pernas. Primeiros quatro segmentos com paranota simples e segmentos 18, 19 e télson sem projeções laterais. Apresentam algumas projeções (“dentes”) a partir do quinto segmento, com número variável entre as espécies. Segmentos com coloração amarelada na ponta. Segmentos com ozóporos apresentam dentição proeminente, devido à presença do peritrema. Dentição dos segmentos segundo Schubart (1949): 0-0-0-0-2-2-3-2-3-3-2-3-3-2-3-3-0-0, sendo que cada número denota a quantidade de projeções em cada paranota. **Pernas:** pré-gonopoidais sem modificações, com uma concentração de cerdas maior que a observada nas pernas posteriores. **Abertura do gonopódio:** localizada no sétimo segmento nos machos, com cerca de 4mm de largura e 2,5mm de comprimento, trapezoidal, com uma depressão na margem posterior e base de suporte membranosa. **Télson:** triangular, medindo cerca de 1,4 mm, apresentando cinco pares de macro-cerdas na fase dorsal e dois pares na região apical. **Gonóporo (Machos):** coxa do segundo par de pernas ventralmente alongadas, esclerotizadas, cônicas e com poro apical. **Gonopódios:** cilíndricos, projetados

anteriormente; Coxa com ou sem processo espiniforme. Sulco espermático sempre na face prolateral do gonopódio. Região pré-femoral coberta de cerdas, com uma projeção angular basal. Processo pré-femoral ausente. Região femoral sem cerdas, apresentando três projeções apicais. Região pré-femoral normalmente duas a três vezes mais longas que a região femoral. Processo B direcionado dorsalmente; processo A podendo variar em direcionamento. Solenômero com aspecto foiciforme, com uma projeção mediana voltada retrolateralmente, em vista ventral. Abertura espermática com muitas projeções espiniformes internamente. **Cifopódio (Fêmeas):** a vulva, ou gonóporo, está localizada logo atrás do par de pernas do segundo segmento e consiste em duas valvas unidas por uma membrana fendida no meio. O gonóporo apresenta formato oval quando ainda anexado à fêmea, cuja abertura se dá posteriormente.

Distribuição geográfica: registro para os estados do Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro.

Composição: Apresenta nove espécies descritas. Porém, deste número total, apenas quatro pertencem ao gênero *stricto sensu*, como definido por Hoffman (1981) e revisto neste trabalho: *Odontopeltis conspersus* (Perty, 1833); *O. anchisteus* Hoffman, 1981; *O. clarazianus* (Humbert & Saussure, 1869); *O. giganteus* (Schubart, 1949). As outras cinco espécies são considerada têm o posicionamento duvidoso e são discutidas para cada caso.

Espécies insertae sedis:

Odontopeltis gracilipes (Humbert & Saussure, 1870). Tipo não examinado, holótipo de sexo e localidade de coleta desconhecidos, está depositado no Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Áustria).

Nota: Segundo a curadora do museu, Verena Stagl, o tipo está depositado no referido museu, mas esta não permitiu o empréstimo.

Odontopeltis balzanii Silvestri, 1895a: 769, fig.1. Holótipo macho, de Missiones Mosetenes, Bolívia, devia estar depositado em Museo Civico di Storia Naturale, Gênova, perdido).

Nota: O tipo estava depositado no Museu de Gênova e foi emprestado com outros tipos, em 10 de setembro de 1902 para Filippo Silvestri em Portici, Itália (Jeekel, 1965: 122). Em 2005, o Museu de Gênova recebeu o empréstimo de volta, mas o tipo de *O. balzanii* não foi devolvido (Dr. Giuliano Doria, comunicação pessoal). O desenho do gonopódio feito por Silvestri apresenta processo pré-femoral reduzido,

mas presente, e um acropódito com três projeções apicais. Pelas características gerais, parece se aproximar do gênero *Leiodesmus*.

Odontopeltis decoloratus (Koch, 1847). Holótipo de sexo e localidade de coleta desconhecidos, não localizado, deveria estar em museus da Alemanha, **não examinado**.

Nota: De acordo com Sierwald & Reft (2004), C. L. Koch depositou animais em cinco museus entre os países da Alemanha (museus de Berlim e Munique), Inglaterra (BMNH), Rússia (museu de São Petersburgo) e Suíça (museu de Zurique), os quais entrou-se em contato para confirmar a presença de *O. decoloratus*.

Odontopeltis borellii Silvestri, 1895b: 3, fig 2. Holótipo macho, do Paraguai, depositado no MSRN, **examinado**.

Nota: Há uma pequena confusão taxonômica envolvendo esta espécie. Esta espécie foi descrita por Silvestri (1895: 3) acompanhado pela figura 2, sob o nome de *Odontopeltis borellii*, oriunda do Paraguai. Silvestri também descreveu a espécie *Strongylosoma borellii*, na página 5, figura 7, oriunda da Argentina. Em 1897, Silvestri moveu *S. borellii* para o gênero *Mestosoma* Silvestri 1897, citando erroneamente a página 3 como descrição original, mas indicando claramente que a intenção era mover a argentina *S. borellii* e não *O. borellii* para *Mestosoma*. Buscas na literatura não encontraram nenhuma outra menção para o nome *Odontopeltis borellii*. O espécime-tipo que não pertence ao gênero *Odontopeltis*, mas se assemelha aos gêneros *Henrisaussia* Hoffman 1971, *Camptomorpha* Silvestri 1897, *Guyapeltis* Verhoeff 1938 e *Leptodesmus* de Saussure, 1859.

Odontopeltis proxima Silvestri, 1895b: 5, fig. 6. Holótipo macho, da Argentina, depositado no MRSN, **examinado**.

Nota: A ilustração do gonopódio apresentada por Silvestri é de um Chelodesmidae, com processo pré-femoral desenvolvido e acropódito. Além disto, seu desenho mostra uma torção do acropódito que é menor que o processo pré-femoral. Entretanto, o espécime-tipo possibilita uma interpretação diferente: o gonopódio ainda segue um padrão da família, mas parece não haver torção do acropódito. O processo pré-femoral é projetado ventralmente, recobrando o acropódito, portanto, não pertence ao gênero *Odontopeltis*.

Fig. 36. A, tubérculos no dorso dos paranota, *O. sp.2*. B, pequenos espinhos (a) e cerdas com projeção mediana (b) nos último e penúltimo antenômeros.

***Odontopeltis conspersus* (Perty, 1833)**

Figuras 37A-C, 45

Polydesmus conspersus Perty, 1833: 210, Tab XL, fig. 8. Holótipo macho, de Minas Gerais, Brasil, deveria estar depositado no ZSM, perdido. Neótipo: Macho de Betim (19°58'04"S 44°11'52"O), Minas Gerais, Brasil, sem dados de coletor e data (IBSP 2852); Gervais, 1836: 378; Gervais, 1837: 44; Brandt, 1839: 310; Lucas, 1840: 525; Gervais, 1847: 112; Hoffman, 1981;

Rhacophora conspersus: -- Koch, 1847: 137, pl. 86, fig. 175. (Comb n.)

Rhacophorus conspersus: -- Koch, 1863: 53, tab. LXXXVI, fig. 175.

Odontopeltis conspersus: -- Pocock, 1894: 509, (Comb n.); Pocock, 1909: 168; Hoffman, 1981: 56.

Nota: O neótipo é proposto com base na descrição original de Perty (1833) e de Koch (1863), em especial aqueles estruturas relacionados às ilustrações do corpo. A localidade-tipo do espécime descrito por Perty (1833) é “montanhas de Minas Gerais”.

Diagnose: Machos de *Odontopeltis conspersus* são similares a *Odontopeltis* sp.1 pelo formato do processo A em vista retrolateral. Diferem, porém, pelo formato do mesmo processo em vista prolateral e, em vista ventral, apresenta um formato ovalado. Diferem, ainda, pela ausência de qualquer constrição no solenômero, característico apenas de *O. sp.1*, em vista ventral. Diferem de todas as outras espécies do gênero pela ponta do processo B ser arredondada e não pontiaguda como nas demais espécies, em vistas prolateral e retrolateral.

Redescrição. Macho (Neótipo, IBSP 2852): Cabeça avermelhada. Coloração corporal de amarelo pálido, esbranquiçado, com diversos pontos vermelhos espalhados pelo dorso. Pontas dos paranota com coloração branca ou amareladas, com o sétimo segmento apresentando formato sub-retangular. Pernas amarelas. Télson amarelado. Fórmula da dentição do paranota: 0-0-0-0-2-2-3-2-3-3-2-3-3-2-3-3-3-0-0. Comprimento total 90mm. Collum 5mm de comprimento, 13mm de largura. Segmentos da antena: 2.2, 2.3, 2.3, 2.4, ?. Abertura genital 3.4 de largura, 2.1 de comprimento. Télson quebrado. Coxas dos gonopódios com um processo espiniforme. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Macro-cerdas alinhadas verticalmente e com separação menor que o comprimento da própria macro-cerdas. Região pré-femoral 3x mais comprido que a região femoral. Processo B apontado dorsalmente, em vistas retrolateral e prolateral.

Em vistas prolateral e retrolateral, processo B apresenta um formato subtriangular. Processo A com um formato oval em vista ventral, sem projeções, com cerca da metade do comprimento do solenômero. Solenômero com uma projeção mediana pequena, quase imperceptível.

Fêmea: desconhecida.

Distribution: Minas Gerais.

Material examinado: BRASIL. *Minas Gerais:* Viçosa (20°45'14"S 42°52'55"O), Campus da Escola Superior de Agricultura, 1 macho, 1940 (MZSP).

Fig. 37. *Odontopeltis conspersus* (Perty, 1833). Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

***Odontopeltis anchisteus* Hoffman, 1981**

Figuras 38 A-C, 45

Odontopeltis anchisteus Hoffman, 1981: 58, figs. 4-6, 10, 11. Holótipo macho de Minas Gerais, Brasil, A. Fry col., depositado no BMNH 1873.30, examinado.

Diagnose: Machos diferem de todas as outras espécies pela ausência de um processo mediano no solenômero; presença de uma única corcova (projeção arredondada) no processo A, em vista ventral e, quando observado em posição prolateral, apresenta uma dobra apical.

Redescrição. Macho (Holótipo, BMNH 1873.30): Cabeça avermelhada. Ponta dos paranota amarelos. Pernas amarronzadas. Télson amarelo. Fórmula da dentição do paranota: 0-0-0-0-2-2-2-4-5-4-6-4-3-7-4-3-3-1-1. Comprimento total: 90mm. Collum 4.5mm de comprimento, 13.9mm de largura. Segmentos das antenas: 2.2, 2.4, 2.5, 2.3, 2.1. Papila genital 0.4mm de altura, 0.68 largura. Sétimo segmento 8.9mm de largura, 4.1mm de comprimento. Abertura genital 3.8mm de largura, 2.0mm de comprimento. Télson quebrado. Coxas do gonopódio com pequeno processo espiniforme na região dorsal. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Região pré-femoral três vezes mais longa que a região femoral. Macro-cerdas, inclinadas, com distância entre elas igual ao comprimento da cerda. Processo B projetado dorsalmente, em vistas retrolateral e prolateral, com a metade distal levemente curvado, em vista retrolateral. Processo A com uma dobra quando observado nas posições retrolateral e prolateral. Solenômero, em vista ventral, com ponta projetada. Sem projeção mediana.

Fêmea: Desconhecida.

Material examinado: BRASIL: *Minas Gerais*: Juiz de Fora, (21°45'50"S 43°21'00"W), um macho, 10.IX.2009 (IBSP 2874); Santa Fé de Minas, (16°41'24"S 45°24'50"W), um macho, Koch col. (BMNH).

Fig. 38. *Odontopeltis anchisteus* Hoffman, 1981, Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral, seta: dobra no processo A; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

***Odontopeltis clarazianus* (Humbert & Saussure)**

Figuras 39 A-C, 45

Polydesmus (Odontotropis) clarazianus Humbert & Saussure, 1869: 152. (Holótipo fêmea de La Plata, Argentina, depositados no MHNG, examinado); Saussure & Humbert, 1872 (macho); Brolemann, 1900: 65 (macho = sp.1).

Odontotropis clarazianus: -- Attems, 1898: 408;

Storthotropis clarazianus: -- Attems, 1938: 200; (comb. n.), Schubart, 1949: 20, figs. 1, 2 (descr. macho, ident. Errônea, ver sp.1 deste trabalho); Schubart, 1954: 141 .

Odontopeltis clarazianus: -- Hoffman, 1981: 57, figs 1-3, 7, 9. (n. comb.).

Nota. A espécie foi descrita com base em uma fêmea (Humbert & Saussure, 1869), oriunda de La Plata, Argentina. Saussure & Humbert (1872) apresentam notas sobre um macho, mas sem designar o espécime ou mesmo o desenho. Brolemann (1900) publica dois desenhos do macho, sob o nome *Odontopeltis clarazianus* baseado em espécimes coletados por Emílio Goeldi, na Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro (estes espécimes estão perdidos). Schubart (1949) apresenta um desenho para o macho de *O. clarazianus* oriundo de Matipó, Minas Gerais, considerado co-específico com os espécimes desenhados por Brolemann (1900) (as notas de Schubart, 1949, foram baseadas nos desenhos feitos por Brolemann (1900), uma vez que os espécimes estavam perdidos). No entanto, Hoffman (1981) analisa a fêmea-tipo oriunda de La Plata e analisa um macho que estava junto. Hoffman (1981) conclui que o macho comentado por Saussure & Humbert (1872) é o possivelmente o mesmo em presença da fêmea-tipo. Desta forma, Hoffman (1981) considera que a designação do macho feita por Brolemann (1900) e corroborada por Schubart (1949) está errada, onde designa um novo macho para *O. clarazianus*, baseado em similaridades corporais entre o macho e a fêmea-tipo. Portanto, o macho descrito por Schubart (1949) é considerado uma espécie-nova (= *O. sp.1*).

Diagnose. Machos de *Odontopeltis clarazianus* diferem das outras espécies do gênero pela presença de três projeções apicais no processo A, em vistas retrolateral e ventral.

Redescrição. Macho (MHNG): Coloração avermelhada. Ponta dos paranota amarelado. Cabeça amarronzada. Pernas marrom. Telson amarelado. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-3-5-4-7-5-6-6-3-3-4-4-3-3-1-1. Comprimento total 98mm. Collum 5.0mm de comprimento, 14.0mm de largura. Antenas ausentes. Papila

genital 0.9mm de altura, 0.66 de largura. Sétimo segmento 9.9mm de largura, 4.4mm de comprimento. Abertura genital 3.25mm de largura, 1.0mm de comprimento. Telson 2.5mm. Coxa dos gonopódios com processo espiniforme na região dorsal. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Macrocerdas, inclinadas, com distância entre elas igual ao tamanho da própria cerda. Região pré-femoral 2.5x mais longa que a região femoral. Processo B é levemente torcido em sentido horário quando observado em vistas ventral e prolateral. Processo A com formato sub-retangular e com três processos apicais, na posição ventral, retrolateral e prolateral. Solenômero com projeção mediana pequena, quase imperceptível.

Fêmea (holótipo, MHNG): Coloração como no macho. Fórmula dos dentes do paranota: 0-0-0-0-3-3-2-3-2-3-3-2-2-3-4-2-2-1-1. Comprimento total: 96 mm. Collum 4.7mm de comprimento, 13.1 mm de largura. Antenas ausentes. Telson 2.1mm. Cifopódio como em *O. giganteus* (Figs. 40D-F).

Material examinado: BRASIL: *Rio de Janeiro*: Trajano de Moraes, Povoado das Almas, (22°03'46"S 42°03'57"W), um macho, 02.I.2010, P. D. P. Pinheiro col. (IBSP). ARGENTINA: *Departamento de Buenos Aires*: La Plata, macho (exemplar designado por Hoffman, 1981: 57).

Fig. 39. *Odontopeltis clarazianus* (Humbert & Saussure, 1863), Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

***Odontopeltis giganteus* (Schubart, 1949)**

Figuras 40 A-F, 45

Storhtotropis giganteus Schubart, 1949: 22, figs. 3-4. Holótipo macho do Espírito Santo, Brasil, II.1911, E. Garbe col., depositado no MZSP 100, examinado.

Odontopeltis giganteus: -- Hoffman, 1981: 60, figs 8, 12.

Diagnose: Machos de *Odontopeltis giganteus* diferem de todas as outras espécies do gênero pela ponta do processo B ser curvada para a direção retrolateral. Processo B bem evidente, não recoberto pelo solenômero, quando visto ventralmente, além de evidenciar, nesta posição, a curvatura retrolateral. Comparado com as demais espécies, o processo B é levemente elevado. Única espécie que não apresenta a região femoral estrangulada. Coxa sem processo espiniforme.

Descrição. Macho (Holótipo, MZSP 100): Coloração avermelhada. Ponta dos paranota com coloração amarelada. Cabeça avermelhada. Pernas alaranjadas. Télson amarelo. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-1-2-2-3-3-3-2-3-3-2-2-2-1-0-0. Comprimento total 107mm. Collum 5.1mm de comprimento, 15.6mm de largura. Espécime sem antenas. Abertura genital 4.08mm de largura, 2.5mm de comprimento. Télson 1.4mm. Gonopódios compridos, cilíndricos, sem nenhuma constrição na região femoral. Marco-cerdas, inclinadas, e com distâncias entre elas menor que a metade da cerda. Região pré-femoral 2,5x mais longa que a região femoral. Processo A triangular e comprido, quase do tamanho do solenômero, sem nenhuma projeção, em vista ventral. Solenômero com uma projeção mediana pequena, quase imperceptível. Em vista prolateral, o solenômero apresenta uma corcova.

Fêmea: Corpo como no macho. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-2-3-2-3-2-2-3-3-2-2-2-1-1-1. Comprimento total 89 mm. Collum 5.0 mm de comprimento, 14 mm de largura. Télson 2.0 mm. Cifopódio da fêmea curto e ovalado, recoberto por cerdas. A valva retrolateral é ligeiramente maior que a valva prolateral conectadas por uma região membranosa fundida ao meio. Valva prolateral apresenta formato sub-retangular, em vista prolateral, enquanto que a valva retrolateral, em vista retrolateral, apresenta formato losangonal. Valva superior evidentemente menor que as demais valvas e de abertura diferente: enquanto as valvas prolateral e retrolateral se abrem em sentidos opostos, a valva superior se abre em sentido perpendicular ao sentido de abertura das demais valvas.

Material examinado: BRASIL: um macho (sem outros dados) (MZSP);

Espírito Santo: Santa Teresa, (19°56'09"S 40°36'00"W), um macho e uma fêmea, 19.I.1964 (MZSP 564); Linhares, (19°23'27"S 40°04'19"W), dois machos, 1981, B. Kuth coll. (MNRJ 11950).

Fig. 40. *Odontopeltis giganteus* (Schubart, 1949), Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Cifopódio da fêmea em três posições básicas: D, ventral; E, retrolateral; F, prolateral. Escalas: A-C, 0,5mm; D-F, 0,1mm.

***Odontopeltis* sp.1**

Figuras 41 A-C, 46

Storhtotropis clarazianus: Brolemann, 1903: (indet. Errônea); Schubart, 1949: 20, figs. 1-2 (descr. macho, de MZSP, ident. Errônea).

Nota: Os machos propostos por Brolemann (1900) e Schubart (1949) como *O. clarazianus* pertencem a uma espécie distinta, sendo aqui descrita como nova. A figura de Brolemann (1900) representa a sp. 1 e o macho proposto por Schubart (1949), do qual restam apenas os gonopódios, também pertencem à espécie 1. O fato do espécime proposto por Schubart (1949) estar completo o descarta como tipo.

Tipo. Holótipo macho de Viçosa, (20°45'14"S 42°52'55"W), Minas Gerais, Brasil, 1947, depositado no MZSP.

Nota. Esta nova espécie é descrita com base no macho de *Odontopeltis clarazianus* descrito por Schubart (1949), como mencionado por Hoffman (1981). O referido espécime, cujo corpo foi perdido, restando apenas os gonopódios em lâminas, foi comparado com outros indivíduos rotulados como *O. clarazianus*, sendo um designado como *O. conspersus* e outro designado como pertencente à espécie desenhada por Brolemann (1900) e Schubart (1949). Como o espécime original utilizado por Brolemann está perdido bem como o corpo do descrito por Schubart, utilizou-se, então, nesta descrição as características extraídas do exemplar identificado.

Diagnose. Machos de *Odontopeltis* sp.1 são similares a *O. giganteus* pela ponta do processo B levemente curvada para a região retrolateral, em vista prolateral. Diferem de *O. giganteus* pelo formato mais alargado do processo A, em vista ventral, pela ausência, em *O. sp.1*, de uma corcova no solenômero, em vista prolateral. Diferem de outras espécies do gênero por uma constrição na base do solenômero, em vista ventral.

Descrição. Macho (Holótipo, MZSP). Coloração avermelhada. Ponta dos paranota exibe uma coloração amarelada. Cabeça avermelhada. Pernas alaranjadas. Telson amarelo. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-4-3-4-3-3-5-3-3-4-3-3-3-1-1. Comprimento total 90mm. Collum 5mm de comprimento, 14mm de largura. Antena: 2.4, 2.0, 2.0, 2.1, 2.1. Abertura genital 3.9mm de largura, 2.4mm de comprimento. Telson 2.0mm. Coxa dos gonopódios com processo espiniforme pequeno na região dorsal. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Região pré-femoral 3x mais comprida que a região femoral. Macro-

cerdas inclinadas e com distância entre elas menor que a metade da cerda. Processo B com a ponta levemente curvada para a vista retrolateral, em vista porlateral. Processo A alongado, em vista retrolateral, e sem projeções, nas vistas ventral e prolateral. Solenômero com projeção média bem evidente.

Fêmea: Desconhecida.

Material examinado. BRASIL: *Minas Gerais*: Matipó, Fazenda Floresta, (20°16'S 42°21'O), apenas os gonopódios do macho estudados por Schubart, VIII.1919, P. da Fonseca col. (MZSP).

Fig. 41. *Odontopeltis* sp. 1. Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

***Odontopeltis* sp.2**

Figuras 42 A-C, 46

Tipo. Holótipo macho da Estação Ecológica de Peti – CEMIG, São Gonçalo do Rio Abaixo, (19°49'33"S 43°21'43"O), Minas Gerais, Brasil, 03-05.X.2008, I. S. Oliveira col., depositado no IBSP 1668.

Parátipo: Fêmea da mesma localidade, 05-08/I/2010, J. P. P. Pena-Barbosa *et al.* col. (IBSP 3618).

Diagnose: Machos de *Odontopeltis* sp.2 se assemelham a *O.* sp.4 pelo processo B apresentar a ponta virada para baixo, em vista retrolateral. Difere, porém, no fato de que *O.* sp.4 apresenta uma curvatura muito mais acentuada, em vistas retrolateral e prolateral. Difere, ainda, no fato do processo B, em *O.* sp.2 o processo B ser subtriangular, enquanto que em *O.* sp.4, este se apresente mais arredondado. Diferem de todas as outras espécies do gênero pelo processo mediano do solenômero ser extremamente bem evidente e postado de maneira posterior à ponta do solenômero.

Descrição. Macho (Holótipo, IBSP 1668). Coloração enegrecida. Ponta dos paranota com coloração amarela bem evidente. Cabeça enegrecida. Pernas amarronzadas. Têlson amarelo. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-2-3-2-3-3-2-4-3-2-3-3-3-1-1. Comprimento total 87mm. Collum 5mm de comprimento, 13mm de largura. Antena: 2.3, 2.2, 1.9, 2.0, 2.3. Abertura genital 3.5mm de largura, 2.0mm de comprimento. Têlson 1.9mm. Coxa dos gonopódios com processo espiniforme grande na região dorsal. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Região pré-femoral 2.5x mais comprida que a região femoral. Macrocerdas inclinadas e com distância entre elas menor que a metade da cerda. Processo A com uma depressão, em vista ventral. Processo B subtriangular e levemente curvado para baixo.

Fêmea (parátipo, IBSP 3618). Corpo como no macho. Fórmula dos dentes do paranota como no macho. Comprimento total 80mm. Collum 4mm de comprimento, 12mm de largura. Antena: 2.1, 1.7, 1.9, 2.1, 2.0. Cifopódio da fêmea como em *O. giganteus* (Figs. 40D-F).

Material examinado. BRASIL: Minas Gerais: São Gonçalo do Rio Abaixo, (19°49'33"S 43°21'43"O), Estação Ambiental de Peti – CEMIG, sete machos e quatro fêmeas, 05-08/I/2010, J. P. P. Pena-Barbosa *et al.* col. (IBSP 3617 (1 fêmea), 3620-3621 (2 fêmeas), 3622-3625 (4 machos), 3626 (1 fêmea), 3627 (1 macho), 3629 (1

macho), 3693(1 macho)).

Distribuição: conhecido apenas para a localidade-tipo.

Fig. 42. *Odontopeltis* sp. 2. Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

***Odontopeltis* sp.3**

Figuras 43 A-C, 46

Tipo. Holótipo macho do Parque Estadual do Rio Doce, Timóteo (19°34'58"S 38°38'O), Minas Gerais, Brasil, 17-21.XI.2008, I. S. Oliveira col., depositado no IBSP 1542.

Parátipo: Um macho (IBSP 2853) e uma fêmea (IBSP) da mesma localidade.

Diagnose: Machos de *Odontopeltis* sp.3 são similares a *O. anchisteus* pelo processo A apresentar uma dobra, porém, em *O. anchisteus* esta dobra está para cima, enquanto que em *O. sp.3* está para baixo. É também similar a *O. sp.1* pelo formato do Processo A em vista ventral, onde este apresenta um formato sub-retangular, com algumas ondulações no topo. Difere-se de *O. sp.1* e demais espécies pela ponta do processo B apresentar uma pequena projeção arredondada, em vistas prolateral e retrolateral.

Descrição. Macho (holótipo, IBSP 1542). Coloração enegrecida. Ponta dos paranota apresenta coloração amarela. Collum enegrecido. Cabeça enegrecida. Pernas enegrecidas. Télson amarelo. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-2-3-3-3-3-5-3-3-3-4-3-3-1-1. Comprimento total 86mm. Collum 4mm de comprimento, 13mm de largura. Antena: 2.3, 2.0, 2.0, 2.0, 2.5. Abertura genital 3.3mm de largura, 1.9mm de comprimento. Télson 1.8mm. Coxa dos gonopódios com processo espiniforme grande e bem evidente. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Região pré-femoral 3x mais comprida que a região femoral. Macrocerdas no mesmo plano e com distância entre elas menor que a metade da cerda. Processo A, em vista ventral, sem nenhum processo apical, apresentando pequenas ondulações. Processo mediano do solenômero bem evidente, projetado retrolateralmente, não ultrapassando a ponta do solenômero.

Female (paratype, IBSP XXX). Coloração corporal como no macho. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-2-3-2-3-3-2-3-3-2-3-3-2-1-1. Comprimento total 87mm. Collum 5mm de comprimento, 12mm de largura. Antena: 2.2, 2.0, 2.0, 1.9, 1.9. Télson 1.8mm. Cifopódio da fêmea como em *O. giganteus* (Figs. 40D-F).

Distribuição: conhecido apenas para a localidade-tipo.

Fig. 43. *Odontopeltis* sp. 3. Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

***Odontopeltis* sp. 4**

Figuras 44 A-C, 46

Tipo. Holótipo macho do Parque Nacional da Serra do Cipó, Santana do Bárbara, (19°57'52"S 43°24'54"O), Minas Gerais, Brasil, depositado no IBSP 1562.

Diagnose. Machos de *Odontopeltis* sp.4 diferem de todas as espécies do gênero pelo processo A reduzido, em vista prolateral; pela ponta do processo B ser curvada para baixo, em vistas retrolateral e prolateral; e pelo solenômero apresentar uma aparência mais robusta em vistas retrolateral e prolateral.

Descrição. Macho (Holótipo, IBSP 1562). Coloração enegrecida. Ponta dos paranota com coloração amarela. Cabeça enegrecida. Pernas enegrecidas. Télson amarelo. Fórmula dos dentes dos paranota: 0-0-0-0-2-2-3-2-3-3-2-4-3-2-3-3-1-0-0. Comprimento total 86mm. Collum 4mm de comprimento, 13mm de largura. Antena: 2.3, 2.0, 2.0, 2.0, 2.5. Abertura genital 3.3mm de largura, 1.9mm de comprimento. Télson 1.8mm. Gonopódios compridos, cilíndricos, com uma constrição na região femoral. Região pré-femoral 3x mais comprida que a região femoral. Macro-cerdas no mesmo plano e com distância entre elas menor que a metade da cerda. Coxa dos gonopódios com processo espiniforme pequeno. Processo A, em vista ventral, sem nenhum processo apical, sendo sub-oval. Processo mediano do solenômero bem evidente, projetado apicalmente, não ultrapassando a ponta do solenômero.

Fêmea: Desconhecida.

Distribuição: Conhecido apenas para a localidade-tipo.

Fig. 44. *Odontopeltis* sp. 4. Gonopódio do macho em três posições básicas: A, prolateral; B, ventral; C, retrolateral. Escala: 0,5mm.

Fig. 45. Mapa de distribuição para as espécies de *Odontopeltis anchisteus* (círculo), *O. clarazianus* (cruz), *O. conspersus* (triângulo) e *O. giganteus* (quadrado).

Fig. 46. Mapa de distribuição para as espécies de *Odontopeltis*: *O. sp.1* (triângulo), *O. sp.2* (círculo), *O. sp.3* (cruz) e *O. sp.4* (quadrado).

Discussão

A terminologia para o gonopódio nos Chelodesmidae e sua relação com a homologia das estruturas das pernas ambulatórias

O estudo dos Chelodesmidae sempre apresentou problemas em relação à falta de padronização de nomenclatura para as estruturas do gonopódio dos machos. No decorrer deste estudo, foram revistas sete hipóteses de nomenclatura a fim de padronizar os nomes. Os representantes de Chelodesmidae são os que apresentam a maior diversidade de elementos (ou estruturas) no gonopódio. Isto parece refletir na diversidade do grupo, que hoje apresenta cerca de 5500 espécies nominais. A ausência de uma nomenclatura padronizada para os representantes da família proporcionou trabalhos incompreensíveis entre si (Attems, 1898, 1899; Brolemann, 1916; Verhoeff, 1937; 1938; 1940).

Attems (1894) foi o primeiro a tentar padronizar os nomes e propor homologias entre as estruturas dos gonopódios dos Chelodesmidae. Posteriormente, em Attems (1938), há uma complementação destes nomes. Inicialmente, Attems (1894; 1898; 1899) apresentou nomes genéricos para as estruturas, sendo o telopódito dividido em *Nebenast* (ramo arterial = processo pré-femoral) e *Hauptast* (ramo principal = acropódito). A maneira como Attems descreve as estruturas é simples e parece visar manter o mesmo padrão para as estruturas em diversas famílias. No entanto, o acropódito em diversos gêneros apresenta mais de uma estrutura apical, sendo, nomeada por Attems (1898) como desmembramentos do *Hauptast* (*Hauptast* 1, *Hauptast* 2, etc.). Com os trabalhos de Verhoeff (1928) e Brolemann (1929), que foram base para diversas hipóteses de nomes (Verhoeff, 1938; Schubart, 1949; Hoffman, 1965, 1982; Maurie & Geoffroy, 2000), há uma complementação dos nomes dados por Attems (1938), onde este adota nomes propostos como “*praefemoralfortsatz*” ao se referir ao processo pré-femoral. Para a região pré-femoral, Attems (1938) modifica sua hipótese anterior de dizer que se trata do fêmur e adota a idéia de Brolemann (1929), adotando, portanto, o nome “*praefemur*”. No entanto, Attems (1938) questiona a presença de tibia, proposta por Brolemann (1929), e passa a se referir à mesma sessão do acropódito como “*femur*”, o que corrobora, em parte, com Verhoeff (1928) que acreditava na presença do fêmur no gonopódio. Para a

região apical do acropódito, tanto Attems (1938) quanto Brolemann (1929) concordam que esta região seja o tarso. Apesar de grande divergência inicial nas hipóteses, é importante notar a certeza da presença de uma estrutura responsável pela inserção do espermatozoário na fêmea: o solenômero. Passando por nomes como “Rinnenast”, “Samenrinnenast”, “Solenomerite” e “Solenomere” cabe ressaltar que tal estrutura é considerada nova (não recebendo nomes que façam menção a nenhuma outra estrutura do corpo).

Posteriormente a Attems (1938) e Verhoeff (1938), surgiram quatro hipóteses visando nomear as estruturas, sendo que destas, apenas uma testou, de fato, a homologia das estruturas. Schubart (1949) sugere uma hipótese para o gonopódio, que na realidade é um “agrupamento” das hipóteses de Attems (1938) e Brolemann (1929). Desta forma, para o acropódito, Schubart (1949) reconhece o fêmur proposto por Attems (1938) descartando, no entanto, que a parte apical seria formada unicamente pelo tarso (Brolemann, 1929; Attems, 1939), propondo, então, que esta região é uma junção entre a tíbia e o tarso. Mauries & Geoffroy (2000), no entanto, questionam que o tibiotarso esteja logo após a região pré-femoral, como a base do acropódito, e que a região apical é apenas um prolongamento do tarso.

Apesar de todas estas teorias discutidas até o momento tratarem a homologia apenas com base em nomes idênticos (fêmur da perna = região femoral do gonopódio, p. ex.), nenhuma delas tenta provar tal hipótese. Desta forma, Petit (1976) e Hoffman (1965; 1982) apresentam hipóteses mais “sensatas”. Hoffman em alguns trabalhos (1971; 1975; 1976, p. ex.) chama a região logo após a região pré-femoral de região femoral, como sustentado por Schubart (1949). No entanto, Hoffman (1982) declara desconhecer a real relação entre acropódito e pernas, evitando, então, propor nomes para as peças.

Petit (1976) apresenta uma hipótese anterior, baseada em testes, para a origem do acropódito, de acordo com o mapeamento das cerdas das estruturas das pernas e o mapeamento das cerdas do gonopódio em diferentes estágios de desenvolvimento do órgão. Petit (1976) concluiu que a coxa dos gonopódios é, de fato, homóloga às coxas das pernas. Concluiu, também, que todas as estruturas que formariam o telopódito são homólogas ao pré-fêmur das pernas. Desta forma, o processo pré-femoral se manteria e formaria um par de processos pré-femorais com o acropódito. Apesar deste trabalho ter sido publicado em 1976 e apresentar argumentos contundentes, seus resultados

não foram bem aceitos pela comunidade, uma vez que apenas um trabalho posterior (Simonsen, 1990) faz uso destes resultados.

No histórico de nomes para as estruturas que compõem o gonopódio dos *Odontopeltis*, figuram as hipóteses de Brolemann (1900) e Schubart (1949). Brolemann (1900) apresenta uma hipótese que foi modificada posteriormente, em diversos trabalhos com a família. Nota-se que Brolemann (1900) já demonstra uma preocupação com a genitália dos Diplopoda, que seria base para as descrições que viria a fazer em Brolemann (1902). Brolemann (1900) divide o telopódito de *Odontopeltis clarazianus* em três regiões, sendo a mais basal o fêmur, a mediana a tibia e a apical o tarso. Para Brolemann (1900) o tarso seria dividido em três processos apicais, os quais nomeou A, B e C. No entanto, Brolemann (1900) equivocadamente considera o processo A como sendo o “que leva a fenda seminal”, mesma estrutura que, aqui, é chamada de Processo B (PrB). Brolemann (1929) apresenta uma hipótese para o gonopódio dos Chelodesmidae que refuta, em parte, o proposto anteriormente para *Odontopeltis*. Desta maneira, Brolemann (1929) mantém a divisão do acropódito em três partes, modificando apenas a nomenclatura da região do fêmur, chamada, agora, de pré-fêmur.

O processo pré-femoral, presente em grande parte das espécies de Chelodesmidae, é, para *Odontopeltis*, considerado como ausente, corroborando com Brolemann (1900) e Hoffman (1981c). No entanto, Schubart (1949) apresenta uma hipótese onde o gonopódio dos *Odontopeltis* teria um processo pré-femoral. Não se sabe se houve, entretanto, um erro na montagem das pranchas, que trazem a sigla “prf” cuja legenda lê-se “processo pré-femoral” enquanto que, nas descrições dos gonopódios de *O. clarazianus* e *O. giganteus*, não há menção alguma ao processo pré-femoral, apenas ao pré-fêmur. Se levar em consideração que se trata de um erro, então o gênero *Odontopeltis* não teria processo pré-femoral. Desta forma, o gonopódio de *Odontopeltis* seria formado por uma região pré-femoral, seguida de um fêmur com seus três processos apicais. No entanto, diferentemente de Brolemann (1900), Schubart (1949) nomeia todos os três processos, sendo solenômero (= processo B de Brolemann, 1900), tibiotarso (= processo C de Brolemann, 1900) e processo femoral (= processo A de Brolemann, 1900). Contudo, Schubart (1949) não justifica o motivo dos nomes para “processo femoral” e “tibiotarso” sendo que ambas são estruturas originadas do fêmur e a relação entre um pequeno processo apical e o tibiotarso é

duvidosa.

Uma vez que a nomenclatura básica para o gonopódio já aparentava uma resolução permanente através dos inúmeros trabalhos de Schubart (p. ex., 1955; 1960; 1962) e Hoffman (p. ex., 1967; 1969; 1971), Hoffman (1981c) apresenta sua revalidação do gênero sem, no entanto, nomear nenhum dos processos apicais. Mesmo que Hoffman (1981c) tenha descrito uma nova espécie para o gênero e tenha apresentado notas sobre o gonopódio para as espécies *O. clarazianus* e *O. giganteus*, não há proposta de um nome novo para qualquer estrutura, mantendo, portanto o que foi proposto por Brolemann (1900), principalmente relacionado à nomenclatura dos processos apicais do telopódito. No entanto, é possível perceber que Hoffman (1981c) mantém os mesmos nomes propostos anteriormente para outros gêneros, como “região pré-femoral”, destinada à região com cerdas do gonopódio.

Todas as regiões do gonopódio de *Odontopeltis* receberam de algum modo, algum nome diferente entre si, com exceção da coxa e da cânula. Pode-se questionar o fato desta dissertação manter nomes como, p. ex., “região pré-femoral” e “região femoral” mesmo após a hipótese de Petit (1976) apresentar de que tudo não passaria do pré-fêmur. No entanto, a ideia básica deste trabalho foi reorganizar os nomes propostos, sem implicar em homologias, a fim de facilitar o processo de descrição de determinadas regiões do gonopódio. Como descrever o estreitamento da aqui chamada “região femoral” em algumas espécies de *Odontopeltis* e o seu alargamento em *O. giganteus* se todo o telopódito recebesse o nome de “pré-femur”? Desta maneira, manter nomes anteriormente propostos para as peças facilita a identificação da região a ser descrita.

No entanto, como decidir os nomes a serem utilizados em *Odontopeltis* perante o grande leque de nomes propostos, uma vez que o gênero parece “fugir” do padrão dos Chelodesmidae? A padronização observada para alguns nomes em trabalhos da família Chelodesmidae serviu como um princípio. A coxa, bem como a cânula não foram alvos de dúvida quanto a sua nomenclatura, seguindo apenas a tradução. No entanto, a região básica do gonopódio, a região pré-femoral, em *Odontopeltis*, recebeu duas hipóteses diferentes: região pré-femoral (Schubart, 1949; Hoffman, 1981c) e fêmur + tíbia (Brolemann, 1900). Mesmo que este trabalho não vise propor homologia entre o gonopódio e as pernas, manter uma sequência de nomes que faça sentido foi levado em consideração. Desta forma, quando Brolemann

(1929) modifica sua hipótese do gonopódio de que o fêmur seria o pré-fêmur, o que modificaria o dito em Brolemann (1900), ele mantém a estrutura seguinte como a tibia. Todavia, sabe-se que a perna dos Diplopoda apresenta, logo depois do pré-fêmur, um fêmur, o que leva a descartar, em parte, a hipótese para nomes de Brolemann (1900; 1929) e a assumir as hipóteses Schubart (1949) e Hoffman (1981c). No entanto, Hoffman (1981c) não nomeia em *Odontopeltis* nenhuma estrutura acima da região pré-femoral. Como questionado acima, definir um nome para a região sem cerdas logo após a região pré-femoral se tornou necessária. Schubart (1949) propõe que a região seja o fêmur e, desta forma, torna-se mais lógica que o apresentado por Brolemann (1900) que diz que, logo após o pré-fêmur, viria a tibia.

Apesar de Hoffman (1981c) não seguir o proposto por Schubart (1949) ele, no entanto, segue a idéia básica proposta por Brolemann (1900) para os processos apicais. Uma vez que o solenômero seja indiscutivelmente a estrutura que carrega o sulco espermático até sua porção final, esta se torna a única estrutura apical nomeada por Hoffman (1981c). As duas projeções apicais recebem apenas o nome de “processos apicais”, sem distinção entre si. No entanto, Brolemann (1900) nomeia, as estruturas como “processos A, B e C” a fim de identificar a região a ser descrita. Desta maneira, seguir Hoffman (1981c) e Brolemann (1900) quanto ao estilo de nomeação dos processos apicais pareceu mais sensato do que o proposto por Schubart (1949).

Definiu-se, portanto, que o gonopódio dos *Odontopeltis* é dividido em coxa, cânula e telopódito. O telopódito é dividido em região pré-femoral, delimitado pela presença de cerdas, e acropódito. O acropódito apresenta a região femoral (sem cerdas) e os três processos apicais, sendo o solenômero aquele que carrega o sulco espermático até a sua porção final. Os outros dois processos apicais receberam os nomes de “processo A” e “processo B”, seguindo a terminologia proposta por Brolemann (1900) e Hoffman (1981c).

*As relações entre as espécies de **Odontopeltis** e espécies do grupo externo*

A filogenia baseada em parcimônia utilizada neste trabalho forneceu ferramentas para testar as relações entre grupos tratados anteriormente como naturais. A tribo Telonychopodini, proposta por Verhoeff (1951), apresentava, como um de

seus membros, espécies de *Odontopeltis*. Hoffman (2000a) questiona a posição de *Odontopeltis* em relação aos outros gêneros e coloca este gênero em uma espécie de “limbo” dentro de um grupo de gêneros que não puderam ser associados a nenhuma tribo vigente (Hoffman, 1980). No entanto, as classificações tribais de Hoffman (1980) são arbitrárias, seguindo características selecionadas para sustentar seus grupos. Desta forma, a análise filogenética baseada em caracteres morfológicos foi utilizada para testar as relações entre as espécies de *Odontopeltis* e suas relações supra-genéricas e discutir os resultados com as propostas de Hoffman (1980; 1990; 2000a).

A tribo Macrocoxodesmini Hoffman, 1990 foi descrita para englobar apenas o gênero *Macrocoxodesmus* e, posteriormente (Golovatch & Hoffman, 2004), englobando o gênero *Eucampesmella*, retirado da tribo Telonychopodini. No entanto, Hoffman (1990) apresenta uma diagnose para Macrocoxodesmini que pode ser, em parte, aplicada a *Eucampesmella*, uma vez que estes gêneros, aparentemente, só se aproximam pela grande abertura do gonopódio que, no entanto, é observada nos integrantes da tribo Telonychopodini. Hoffman (1990) ainda discute que *Macrocoxodesmus* e *Eucampesmella* se aproximam pelo gonopódio especializado, baseado na distinção entre o solenômero e o acropódito desde sua base, tal característica é observada não somente em Macrocoxodesmini, mas em diversos outros gêneros, como os da tribo Arthrosolaenomeridini Hoffman, 1976. A incerteza das relações entre *Macrocoxodesmus* e *Eucampesmella* se confirma na análise filogenética desta dissertação, onde *Eucampesmella* aparece como grupo-irmão da tribo Telonychopodini, sustentando pelo número de dobras laterais na abertura do gonopódio maiores que cinco e ausência de projeção na ponta da coxa (sendo que a presença de projeção na ponta da coxa é último utilizado como caráter diagnóstico para Macrocoxodesmini em Hoffman, 1990). O gênero *Macrocoxodesmus*, por sua vez, aparece como grupo-irmão do clado *Rondonaria* + *Odontopeltis* sustentado pela presença de projeção no paranota, pré-fêmur das pernas dorsalmente reto, suporte central da abertura do gonopódio membranoso e prolongamento apical curto da vulva das fêmeas. Desta forma, desmembrar a tribo Macrocoxodesmini se mostrou necessária, uma vez que não se sustentou como um grupo natural. No entanto, mais análises serão necessárias para saber a real relação entre *Eucampesmella* e Telonychopodini, uma vez que a análise foi feita apenas com parte das espécies que compõem a tribo.

A tribo Telonychopodini, dentre as de Chelodesmidae, foi a que sofreu mais modificações em sua composição. Dentre os gêneros que estiveram dentro da tribo, *Odontopeltis* é talvez o mais intrigante quanto a sua posição. Juntamente de parte dos membros de Telonychopodini, *Odontopeltis* não apresenta processo pré-femoral no gonopódio e um solenômero exposto, sem proteção, diferente de todas as outras espécies desta análise. No entanto, apesar de compartilhar uma estrutura de gonopódio similar à observada em Telonychopodini, *Odontopeltis* apresenta modificações corporais que os distanciam, como projeções no paranota, formato do collum, presença de coloração apozemática, dentre outras. Portanto, o pressuposto de Hoffman (1981c; 2000a) de que *Odontopeltis* não pertença aos Telonychopodini é confirmado nesta análise.

Apesar de não ter sido associado à tribo Telonychopodini, o gênero *Odontopeltis* apresentou, como grupo-irmão, o gênero *Rondonaria*, o qual não está associado a nenhuma tribo. A opção de incluir este gênero na análise partiu da relação entre as genitálias das fêmeas, que não apresentam projeções apicais, mas formato oval. No entanto, este caráter sustenta o clado *Macrocoxodesmus* + *Rondonaria* + *Odontopeltis*, devido à otimização *fast* dos caracteres, já que a genitália das fêmeas de *Macrocoxodesmus* é desconhecida. Apesar do clado *Rondonaria* + *Odontopeltis* ser sustentado por quatro sinapomorfias exclusivas, a distribuição do gênero parece não contribuir para esta relação. *Rondonaria* parece ser restrito à região amazônica enquanto que *Odontopeltis* parece ser restrito às matas do sudeste. Possivelmente, com um universo de terminais maior, essa relação possa ser desfeita. No entanto, é interessante comprovar que *Odontopeltis* não faz parte de Telonychopodini e apresenta relação com gêneros tidos como distantes.

O gênero *Odontopeltis* se manteve monofilético neste trabalho, sustentado por quatro sinapomorfias exclusivas. O fato de *Odontopeltis giganteus* ser o grupo-irmão das demais espécies é interessante por ser a única espécie oriunda de matas de baixada litorânea do Espírito Santo. As demais são majoritariamente de matas de altitude com transição entre cerrado e mata atlântica ou da mata-atlântica de altitude, como *O. clarazianus*, p. ex.. Além disso, *O. giganteus* se distancia das outras espécies pela presença de apenas uma projeção no paranota do sétimo segmento, enquanto que as outras espécies apresentam duas ou três projeções.

Internamente, *Odontopeltis* apresenta dois clados bem sustentados,

apresentados em politomia com *O. conspersus*, os clados B e C. Interessante notar que a relação entre *O. anchisteus* e *O. clarazianus*, clado sustentado pela distância entre as macrocerdas do telopódito maior que a metade da macrocerda, como suposto por Hoffman (1981c) ao apresentar que talvez *O. clarazianus* e *O. anchisteus* eram espécies próximas a ponto de, num futuro, dividi-las em sub-espécies. Se comparado com as demais espécies que formam o clado C, *Odontopeltis clarazianus* é a única espécie do clado A fora do estado de Minas Gerais, ocorrendo em regiões montanhosas do Rio de Janeiro.

Pode-se questionar a distribuição de *O. clarazianus* uma vez que a localidade-tipo é incerta, trazendo na etiqueta o topônimo de La Plata, a qual Hoffman (1981) supõe ser a cidade de La Plata na Argentina ou Rio da Prata, em Minas Gerais. Schubart (1949) e Hoffman (1981c) questionam a distribuição argentina para o gênero, supondo que talvez a etiqueta tentasse indicar a cidade mineira de Prata. No entanto, talvez por desconhecimento das cidades brasileiras, Hoffman (1981c) descarta duas possibilidades cariocas: a região de Prata, nos arredores de Teresópolis (atualmente tido como bairro) e o pequeno vilarejo de Prata (também conhecido como Santa Rita do Prata, 20°51'S 41°45'W), localizado na divisa do Rio de Janeiro com o Espírito Santo. As duas localidades são distantes entre si, sendo, no entanto, a localidade dos arredores de Teresópolis mais condizente com a realidade, uma vez que Emílio Goeldi coletou exemplares de *Odontopeltis* neste município. Além disso, coletas recentes financiadas pela Fapesp mostraram que as espécies deste gênero ocorrem apenas em regiões de Mata Atlântica e de transição entre os biomas Mata Atlântica e Cerrado.

Outro ponto para discussão é a distribuição de *Odontopeltis anchisteus*, que ocorre em região de Cerrado, em Santa Fé de Minas, no norte de Minas Gerais, e região de Mata Atlântica, em Juiz de Fora, extremo sul de Minas Gerais. Muito provavelmente esta estranha distribuição se deve à escassez de coletadas na região entre Belo Horizonte e Santa Fé de Minas, uma vez que as espécies do gênero parecem ser sazonais, ocorrendo no início das estações chuvosas.

As espécies do clado C (*Odontopeltis* sp. 1, sp. 2, sp. 3 e sp. 4) são sustentadas pelo projeção mediana do solenômero pontiaguda e pelo prolongamento da base do solenômero indo até a metade do processo A, sendo que este estado é perdido em *O.* sp.3 para o aparecimento do prolongamento ultrapassando a metade do processo A. A

divisão do clado C em dois clados distintos pode estar associada à mudança de ambiente ocupado pelas espécies. O clado D, formado por *O. sp.1* e *O. sp.3*, apresenta espécies ocorrendo predominantemente em regiões de transição entre Mata Atlântica e Cerrado. As espécies do clado E correspondem a espécies que ocorrem exclusivamente em regiões de Mata Atlântica.

Como nenhuma hipótese anterior para a relação das espécies de *Odontopeltis* foi feita, o resultado encontrado é inédito. No entanto, como observado pelo clado C, a necessidade de coletas se torna evidente, uma vez que um clado inteiro foi formado pelas espécies novas. Contudo, a necessidade de coletas em território nacional visa apenas ampliar o número de espécies ou a distribuição destas, uma vez que as espécies tidas aqui como *insertis sedis* não ocorrem no Brasil.

Conclusão

Uma terminologia mais uniforme para a genitália dos machos de Chelodesmidae e para o machos do gênero *Odontopeltis* é aqui proposta, com base em hipóteses anteriores (Brolemann, 1900; Schubart, 1949; Hoffman, 1981c).

Através da definição da terminologia do gonopódio, concluiu-se que apenas oito espécies são válidas para o gênero *Odontopeltis*, e cinco são colocadas como *insertis sedis*.

Quatro espécies novas são descritas, ampliando a diversidade do gênero em 100%.

O gênero *Odontopeltis* é monofilético, sustentado por quatro sinapomorfias exclusivas e oito caracteres homoplásticos.

O gênero *Rondonaria* é grupo-irmão de *Odontopeltis*.

A tribo Macrocoxodesmini foi desmembrada, antes formada pelos gêneros *Macrocoxodesmus* e *Eucampesmella*, sendo atualmente formada apenas pelo gênero *Macrocoxodesmus*.

A tribo Telonychopodini se manteve monofilética, corroborando com as hipóteses de Hoffman (2000a). A hipótese de não-relação entre os membros da tribo e as espécies de *Odontopeltis* (Hoffman, 1981c; 2000a) foi corroborada neste trabalho.

Referências Bibliográficas

- Attems, C. G. 1894. Die Copulationsfüsse der Polydesmiden. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, 103: 39-54.
- Attems, C. G. 1898. System der Polydesmiden I. Theil. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klassen*, 67: 221-482.
- Attems, C. G. 1899. System der Polydesmiden. II. Theil. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klassen*, 68: 251-436.
- Attems, C. G. 1914. Die indo-australischen Myriapoden. *Archiv für Naturgeschichte A*, 80(4): 1-398.
- Attems, C. G. 1926. Myriapoda. In: Kükenthal & Krumbach (eds.) *Handbuch der Zoologie*, 4: 1-402.
- Attems, C. G. 1937. Myriapoda 3; Polydesmoidea I; Family Strongylosomatidae. *Das Tierreich*, 68: 1-300.
- Attems, C. G. 1938. Polydesmoidea II; Families Leptodesmidae, Platyrhacidae, Oxydesmidae, Gomphodesmidae. *Das Tierreich*, 69: 1-487.
- Attems, C. G. 1940. Polydesmoidea III; Families Polydesmidae, Vanhoeffenidae, Crysptodesmidae, Oniscodesmidae, Sphaerotrichopidae, Peridontodesmidae, Rhachidesmidae, Macellophoridae, Pandirodesmidae. *Das Tierreich*, 70: 1-577.
- Bollman, C. H. 1893. The Myriapoda of North America. *Bulletin of the United States National Museum*, 46: 1-210.
- Brandt, J. F. 1840. Generis Juli specierum enumeratio, adjectis plurium, quae hucusque nondum innotuerunt specierum brevibus descriptionibus ad Musei Academiae Scientifiarum Petropolitanae specimina factis. *Bulletin Scientifique publié par l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 8 (7): 97 -128.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Brolemann, H. 1900. Dous myriapodos notaveis do Brazil, Notas Myriapodologicas. *Boletim do Museu Paraense*, :65-71.

- Brolemann, H. 1902. Le genre *Paraiulus* (Myriapodes – Diplopodes). *Annales de la Société Entomologique de France*, 71: 440-447.
- Brolemann, H. 1916. Essai de classification de Polydesmiens (Myriapodes). *Annales de la Société Entomologique de France*, 84: 523-608.
- Brolemann, H. 1929. Myriapodes recueillis au Brésil par M. le Professeur Caullery, membre de L'Institut. *Mémoires de la Société Zoologique de France*, 29(1): 21-27.
- Chamberlin, R. V. 1922a. Notes on West Indian millipeds. *Proceedings of the United States National Museum*, 61 (2431): 1-19.
- Chamberlin, R. V. 1922b. The millipeds of Central America. *Proceedings of the United States National Museum*, 60 (2403): 1-75.
- Chamberlin, R. V. 1923. XVIII Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. On chilopods and diplopods from islands in the Gulf of California. *Proceedings of the California Academy of Science*, 4th series, 12 (18): 389-407.
- Chamberlin, R. V. 1940. Four new polydesmoid millipeds from North Carolina (Myriapoda). *Entomological News*, 51 (10): 282-284.
- Chamberlin, R. V. 1950. Some Diplopods from Puerto Rico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 63: 147-154.
- Cook, O. F. 1895. Introductory note on the families of Diplopoda, in: Cook & Collins (Ed.). *The Craspedosomatidae of North America. Annals of the New York Academy of Science*, 9: 1-7.
- Cook, O. F. 1896. African Diplopoda of the family Gomphodesmidae. *Proceedings of the United States National Museum*, 21 (1170): 677-739.
- Daday, J. 1889. A Magyar nemzeti muzeum indegenföldi Myriopodái - Myriapoda extranea musaei nationalis hungarici. *Természetrázi Füzetek*, 12: 115-156.
- De Laet, J. 1997. A reconsideration of three-item analysis, the use of implied weight in cladistics, and a practical application in Gentianaceae. *Tese de doutorado*.
- Edgecombe, G. D. & G. Giribet. 2010. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda. 143-168.
- Engelhof, H. 1984. Phylogeny of millipedes – a cladistic analysis. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 22(1): 8-26.
- Engelhof, H.; W. Dohle & J. G. Blower. 1993. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) – the present state of knowledge with some developmental and

- phylogenetic considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109: 103-234.
- Gervais, P. 1847. Myriapodes, in: Walckenaer & Gervais (Ed.). *Histoire naturelle des Insectes Aptères*, Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 4: 1-333.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.
- Goloboff, P. A.; J. S. Farris & K. Nixon. 2003-2004. TNT: Tree analysis using new technology. Version 1.0. Program and documentation available from the authors at <http://www.zmuk.dk/public/phylogeny>.
- Golovatch, S. I. & R. L. Hoffman. 2004. On two new chelodesmid millipedes from Amapá, Brazil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae). *Amazoniana*, 18(1-2): 49-55.
- Hoffman, R. L. 1950a. The status of the milliped *Chelodesmus marxi* Cook, and of the family name Chelodesmidae. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 63: 185-188.
- Hoffman, R. L. 1950b. Systematic notes on some Central American millipedes. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 63: 69-71.
- Hoffman, R. L. 1961. Systematic and morphological notes on north american conotyloid Diplopoda. *Transactions of the American Entomological Society* 87: 259-272.
- Hoffman, R. L. 1965a. Systematic studies in the Oxydesmidae, an African family of polydesmoid Diplopoda (Myriapoda). *Annals of the Royal Museum for Central Africa, Ser. Zool.*, 143: 1-94.
- Hoffman, R. L. 1965b. Chelodesmid studies II The status of the milliped *Telonychopus meyeri* Verhoeff, and of the family name Telonychopidae. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 17: 243-253.
- Hoffman, R. L. 1967. Chelodesmid Studies III Notes on the status of *Gonioleptodesmus*, the description of a new species from Minas Gerais, and a key to the presently known members of the genus (Diplopoda, Polydesmida). *Papéis avulsos do Departamento de Zoologia*, 21 (4): 33-42.
- Hoffman, R. L. 1969. Chelodesmid studies. IV. A summary of the tribe Batodesmini, with the description of a new species of *Biporodesmus* from northwestern Brasil. *Papéis avulsos do Departamento de Zoologia*, 22 (25): 263-28.
- Hoffman, R. L. 1971. Chelodesmid studies V. Some new, redefined, and resurrected

- Brasilian genera. *Arquivos de Zoologia*, 20: 225-277.
- Hoffman, R. L. 1975. Chelodesmid Studies VI A synopsis of the tribe Trachelodesmini (Diplopoda: Polydesmida). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 10: 127-144.
- Hoffman, R. L. 1976. Chelodesmid studies. IX. A synopsis of the new Brazilian tribe Arthrosolaenomeridini (Diplopoda, Polydesmida). *Papéis avulsos do Departamento de zoologia*, 30 (12): 171-183.
- Hoffman, R. L. 1977a. Chelodesmid studies X A synopsis of the tribe Priodesmini (Diplopoda: Polydesmida). *Revue Suisse de Zoologie*, 84 (2): 349-359.
- Hoffman, R. L. 1977b. East African prepodesmid millipeds (Chelodesmidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 91 (1): 69-82.
- Hoffman, R. L. 1978. On the classification and phylogeny of chelodesmoid Diplopoda. *Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, Herausgegeben von dem naturwissenschaftlichen Verein in Hamburg*, 21/22: 21-31.
- Hoffman, R. L. 1979. Chelodesmid studies XIV On the systematic status of the genera *Caraibodesmus* and *Platyurodesmus*, and the proposal of the new tribe Caraibodesmini. *Myriapodologica*, (2): 9-18.
- Hoffman, R. L. 1980. Classification of the Diplopoda. Muséum D'Histoire Naturelle, Genève +237p.
- Hoffman, R. L. 1981a. Chelodesmid studies XIII A synopsis of the Brazilian tribe Strongylomorphini. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 16: 169-184.
- Hoffman, R. L. 1981b. Chelodesmid studies XVII Synopsis of the tribe Platinodesmini, with the proposal of two new genera. *Acta Zoologica Lilloana*, 36(2): 85-95.
- Hoffman, R. L. 1981c. Chelodesmid studies. XVII. Revalidation of the generic name *Odontopeltis* Pocock 1894, with the description of a new species and notes on other members of the group. *Myriapodologica*, 1(9): 55-62.
- Hoffman, R. L. 1982a. Diplopoda, In: Parkei, S. P. (Ed.) *Synopsis and Classification of Living Organisms*, McCiaw-Hill Book Company, 2: 689-724.
- Hoffman, R. L. 1982b. Chelodesmid studies XVIII A synopsis of the genus *Sandalodesmus* Silvestri, 1902, and the proposal of the new tribe

- Sandalodesmini. *Spixiana*, 5(3): 247-259.
- Hoffman, R. L. 1990a. Chelodesmid studies XX Millipeds of the new Brazilian tribe Cornalatini. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(2): 23-37.
- Hoffman, R. L. 1990b. Chelodesmid studies XXIII Proposal of a new tribe for the disjunct Brazilian genus *Macrocoxodesmus* (Diplopoda: Polydesmida: Chelodesmidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(11): 167-172.
- Hoffman, R. L. 1990c. Myriapoda 4. Polydesmida: Oxydesmidae. *Das Tierreich*, 107: 1-512
- Hoffman, R. L. 1995. A disjunct new tribe, genus, and species of chelodesmid millipeds from Paraguay (Polydesmida: Chelodesmidae). *Myriapodologica*, 3(9): 79-84.
- Hoffman, R. L. 2000a. A synopsis of the Telonychopodini, a tribe of Pantanalian chelodesmid millepedes (Polydesmida: Chelodesmidae). *Myriapodologica*, 7(1): 1-13.
- Hoffman, R. L. 2000b. Two new genera of chelodesmid millipeds from southeastern Brazil (Polydesmida; Chelodesmidae). *Myriapodologica*, 6(12): 101-113.
- Hoffman, R. L. 2002. A new genus of telonychopodine millipeds from Brazil (Polydesmida: Chelodesmidae). *Myriapodologica*, 7(12): 113-121.
- Hoffman, R. L. 2005. Another new telonychopine genus from western Brazil (Polydesmida; Chelodesmidae). *Myriapodologica*, 8(6): 59-65.
- Hoffman, R. L. 2006. Diplopoda from Rondônia, Brazil. II. Three new genera in the family Chelodesmidae (Polydesmida). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 46(5): 43-55.
- Hoffman, R. L. 2009. Chelodesmidae studies XXVI A new genus and tribe of chelodesmid millipedes from Ecuador (Polydesmida, Chelodesmidae). *International Journal of Myriapodology*, 2(2): 149-154.
- Hoffman, R. L.; S. I. Golovatch; J. Adis & J. W. de Moraes. 2002. Diplopoda, in: J. Adis (Ed.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda*, 505-533.
- Hopkin, S. P. & H. J. Read. 1992. General introduction. In: S. P. Hopkins & H. J. Read (ed.), *Biology of Millipedes*, Oxford, 1-7.
- Humbert, A. & H. L. F. Saussure. 1869. Description de divers Myriapodes du Musée de Vienne. *Verhandlungen der Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 19: 669-692.

- Humbert, A. & H. L. F. Saussure. 1870. Myriapoda Nova Americana. *Revue et Magasin de Zoologie pure et appliquée*. 2 (22): 172-177.
- Jeekel, C. A. W. 1965. A revision of the South American Paradoxosomatidae in the Museo Civico di Storia Naturale di Genova (Diplopoda, Polydesmida). *Annali del Museo civico di storia naturale di Genova*, 75: 99-125.
- Jeekel, C. A. W. 1968. On the classification and geographical distribution of the family Paradoxosomatidae (Diplopoda, Polydesmida). *Thesis, (Bronder-Offset); Rotterdam*: 1-162.
- Jeekel, C. A. W. 1970. Nomenclator generum et familiarum Diplopodorum: A list of the genus and family-group names in the Class Diplopoda from the 10th edition of Linnaeus, 1758, to the end of 1957. *Monog. Nederl. Entom. Vereng.* 5: I-XII, 1-42.
- Jeekel, C. A. 1982. Millipedes from Australia, 4: A new genus and species of the family Dalodesmidae from Tasmania. (Diplopoda, Polydesmida). *Bulletin Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam*, 9(2): 9-15.
- Karsch, F. 1879. Westafrikanische Myriopoden und Arachniden, gesammelt von Herrn Stabsarzt Dr. Falkenstein. *Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften*, 52: 825-837.
- Koch, C. L. 1847. System der Myriapoden mit den Verzeichnissen und Berichtigungen zu Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden, in: Panzer & Herrich-Schäffer (Ed.). *Kritische Revision der Insectenfauna Deutschlands, III. Bändchen, Regensburg*: 1-196.
- Koch, C. L. 1863. Die Myriapoden. *Getreu nach der Natur abgebildet und beschrieben. Bd. I*: 1-134.
- Kuhl, H. & J.C. Van Hasselt. 1822. Uittreksels uit breieven van de Heeren Kuhl en van Hasselt, aan de Heeren C. J. Temminck, Th. van Swinderen en W. de Haan. *Algemeene Konst-en Letter-Bode*, 7: 99-104.
- Lamarck, J. B. 1801. Système des animaux sans vertèbres, ou tableau gen. des classes, des ordres et des genres des ces animaux. - Paris.
- Latreille, P. A. 1804. Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes. Paris, 7: 467pp.
- Latreille, P. A. 1810. Considerations Generales sur l'Ordre Naturel des Animaux Composant les Classes des Crustaces, des Arachnides, et des Insectes avec un Tableau Methodique de leurs Genres Disposes en Familles. - Paris;

444pp.

- Latzel, R. 1884. Die Myriopoden der Österreichisch-Ungarischen Monarchie. *Alfred Hölder, K.K. Hof- und Universitäts-Buchhändler, Wien*, 2: pp 414.
- Leach, W. E. 1814. Myriapoda, in: Brewster (ed.). *The Edinburgh Encyclopaedia*, 7: 387.
- Leach, W. E. 1815. A tabular view of the external characters of four classes of animals, which Linné arranged under Insecta; with the Distribution of the genera composing three of these classes into orders, and descriptions of several new genera and species. *Transactions of the Linnean Society of London*, 11 (2): 306-400.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae*. Ed. 10. Julus: 639.
- Loomis, H. F. 1964. The millipeds of Panama (Diplopoda). *Fieldiana, Zoology*, 47 (1): 1-136.
- Loomis, H. F. 1970. Millipeds of St. John, U. S. Virgin Islands, and a new species from Puerto Rico. *Florida Entomologist*, 53 (3): 129-134.
- Loomis, H. F. 1972. Millipeds from the atlantic lowlands of Costa Rica. *Florida Entomologist*, 55 (3): 185-206.
- Maddison, D. R. 1994. Phylogenetic methods for inferring the evolutionary history and processes of change in discretely valued characters. *Annual Review of Entomology*, 39: 267-292.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 2010. *Mesquite: a molecular system for evolutionary analysis*. Version 2.73, disponível em <http://mesquiteproject.org>
- Marek, P. E. & J. E. Bond. 2009. A Müllerian mimicry ring in Appalachian millipedes. *Proceedings of the National Academy of Science*, 106(24): 9755-9760.
- Mauriès, J. P. & J. J. Geoffroy. 2000. Nouvelle description, classification, répartition et variations morphologiques interpopulations d'un diplopode troglobie du sud-est du Brésil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae). *Zoosystema*, 22(1): 153-168.
- Mirande, J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25: 574-613.
- Neave, S. A. 1939. *Nomenclator Zoologicus*. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of Linnaeus 1758 to the end of

1935. *Zoological Society of London*. - London, 1A-C: 957 pp.
- Nixon, K. C. 2002. *Winclada (BETA) ver. 10.00.08*. Published by the author, Ithaca, NY.
- Perty, M. 1833. Delectus Animalium Articulorum, quae collegit Spix et Martius. Monachae. *Monachii Impresis Editoris*: 54.
- Petit, G. 1976. Developments compares des appendices copulateurs (gonopodes) chez *Polydesmus angustus* Latzel et *Brachydesmus superus* Latzel (Diplopodes: Polydesmidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 5: (4/5): 261-272.
- Pocock, R. I. 1887. On the classification of the Diplopoda. *Annals and Magazine of Natural History*, 20 (5): 283-295.
- Pocock, R. I. 1894. Contributions to our knowledge of the arthropod fauna of the West-Indies. *Journal of the Linnean Society of London*, 24: 454-473.
- Pocock, R. I. 1895. Supplementary note upon Herr Verhoeff's subdivisions of the so-called genus *Iulus*. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 6 15: 369-372.
- Pocock, R. I. 1899. The expedition to Sokotra. Description of the new species of Scorpion, Centipedes and Millipedes. *Bulletin of Liverpool Museums*, 2: 7-9.
- Pocock, R. I. 1900. Myriapoda and Arachnida in report on a collection made by Messrs F. V. McConnell and J. J. Quelch at Mount Roraima in British Guiana. *Transactions of the Linnean Society of London*, 8(2): 64-71.
- Pocock, R. I. 1909. Chilopoda and Diplopoda. - In: *Biologia centrali-americana*, Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America, edited by F. Ducane Godman and Osbert Salvin: 1-217.
- Regier, J. C. & J. W. Shultz. 2001. A phylogenetic analysis of Myriapoda (Arthropoda) using two nuclear protein-encoding genes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 132: 469-486.
- Regier, J. C.; H. M. Wilson & J. W. Shultz. 2005. Phylogenetic analysis of Myriapoda using three nuclear protein-encoding genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 147-158.
- Remane, A. 1952. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. In: *Theoretische Morphologie und Systematik* (I. Geest & K.-G. Portig ed.), Leipzig.
- Ribaut, H. 1920. Notes sur les Chordeumoides de France. *Bulletin de la Société*

- d'histoire naturelle de Toulouse*, 48: 18-34.
- Rowe, M. & P. Sierwald. 2006. Morphological and systematic study of the tribe Australiosomatini (Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidea: Paradoxosomatidae) and a revision of the genus *Australiosoma* Brölemann. *Invertebrate Systematics*, 20: 527–556.
- Saussure, H. L. F. 1859. Note sur la famille des Polydesmides, principalement au point de vue des espèces américaines. *Linnaea entomologica*, 13: 318-327.
- Saussure, H. L. F. 1860. Essai d'une faune des Myriapodes du Mexique avec la description de quelques espèces des autres parties de l'Amérique. *Mémoires de la Société de Physiques et d'Histoire naturelle de Genève*, 15 (2): 1-135.
- Saussure, H. L. F. & A. Humbert. 1872. Études sur les Myriapodes. *Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique centrale. Zool. VI*, 2: 1-211.
- Shear, W. A. 2000. On the milliped family Heterochordeumatidae, with comments on the higher classification of the order Chordeumatida (Diplopoda). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 363-376.
- Shelley, R. M. 2003. A revised, annotated, family-level classification of Diplopoda. *Arthropoda Selecta*, 11(3): 187-207.
- Shelley, R. M.; P. Sierwald; S. B. Kiser; S. I. Golovatch. 2000. *Nomenclator generum et familiarum Diplopodorum II, Pensoft Series Faunistica*: 1-167.
- Schubart, O. 1943. Espécies novas das famílias Strongylosmidae e Leptodesmidae da ordem Proterospermophora do interior dos estados de Sao Paulo e de Mato-Grosso. *Papéis avulsos do Departamento de Zoologia*, 3 (8): 127-164.
- Schubart, O. 1944. Os Diplopodos de Pirassununga. *Acta Zoologica Lilloana*, 2: 321-440.
- Schubart, O. 1945. Os Proterospermophora do Distrito Federal (Myriapoda, Diplopoda). *Arquivos do Museu Nacional*, 38: 1-156.
- Schubart, O. 1946. Contribuição ao conhecimento do gênero *Leptodesmus* (Família Leptodesmidae, Diplopoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18: 165-202.
- Schubart, O. 1947. Um novo representante da família "Leptodesmidae", "*Macroxenodesmus marcus*" n. g., n. sp. - Diplopoda). *Revista brasileira de biologia*, 7(1): 109-112.
- Schubart, O. 1948. Diplópodos nordestinos. II. Família "Leptodesmidae". *Revista Brasileira de Biologia*, 8 (1): 87-92.

- Schubart, O. 1949. Sobre os maiores proterospermophora do Brasil (Leptodesmidae, Diplopoda). *Revista Brasileira de Biologia*, 9(1): 17-24.
- Schubart, O. 1951. Sôbre alguns Leptodesmidae do Distrito federal do Brasil e do Estado do Rio de Janeiro. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Zoologia*, 101: 1-15.
- Schubart, O. 1954. Diplopodos Argentinos del Museo de la Ciudad Eva Perón. I. Familia Leptodesmidae. *Ministerio de educación de la nacion. Universidad nacional de Eva Perón. Notas del Museo*, 17: 113-146.
- Schubart, O. 1955. Materiais para uma fauna do Estado de Sao Paulo - os Leptodesmidae. *Arquivos do Museu Nacional*, 42: 507-540.
- Schubart, O. 1960. Leptodesmidae brasileiras. VIII. Novas espécies do estado de São Paulo (Diplopoda; Proterospermophora). *Revista Brasileira de Biologia*, 20(4): 453-464.
- Schubart, O. 1962. Leptodesmidae brasileiras. IX. Sobre algumas espécies do gênero *Camptomorpha* (Proterospermophora; Diplopoda). *Revista Brasileira de Biologia*, 22(3): 251-261.
- Sierwald, P. 2007. The Milli-Peet website. Disponível em <http://archive.fieldmuseum.org/millipeet/>.
- Sierwald, P. & A. J. Reft. 2004. The millipede collections of the world. *Fieldiana, Zoology, New Series*, 103 (1532): 1-100.
- Sierwald, P.; W. A. Shear; R. M. Shelley & J. E. Bond. 2003. Milliped phylogeny revisited in the light of the enigmatic order Siphoniulida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutional Research*, 41: 87-99.
- Sierwald, P. & J. E. Bond. 2007. Current status of the Myriapod class Diplopoda (Millipedes): taxonomic diversity and phylogeny. *The Annual Review of Entomology*, 52: 401-420.
- Silvestri, F. 1895a. Diplopodi dell'America Meridionale. 769.
- Silvestri, F. 1895b. Viaggio del dottor Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. *Bulletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata*, 10 (203): 1-6.
- Silvestri, F. 1896. I Diplopodi. Parte I, Sistemática. *Annali del Museo civico di storia naturale di Genova*, 16(2): 121-254.
- Silvestri, F. 1897. Systema Diplopodum. *Annali del Museo civico di storia naturale di Genova*, 18(2): 644-651.

- Silvestri, F. 1902. Viaggio del Dr. A. Borelli nel Matto Grosso. VII. Diplopodi. - Bollettino del musei di zoologia e di anatomia comparata della Reale Università di Torino 17 (432): 1-25.
- Simonsen, A. 1990. Phylogeny and biogeography of the millipede order Polydesmida, with special emphasis on the suborder Polydesmidea. *Museum of Zoology, University of Bergen, Norway*: 1-114.
- Verhoeff, K. W. 1928. Klasse Diplopoda. In: H. G. Bronn (Ed.) *Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft* 5. 2. II, vol I.
- Verhoeff, K. W. 1938. Über Diplopoden des Zoologischen Museums in München. *Zoologische Jahrbücher, Systematik*, 71(1/2): 1-54.
- Verhoeff, K. W. 1941. Über Gruppen der Leptodesmiden und neues System der Ordo Polydesmoidea. *Arch. Naturg., N.F.*, 10: 399-415.
- Verhoeff, K. W. 1951. Eine neue, aberrante Form der Rhachidesmidae und die Familien Rhachidesmidae. *Zool. Anz.*, 146: 81-88.

Anexo A - Classificação dos Diplopoda baseado em Shelley (2003)

Classe	Subclasse	Infraclasse	Subterclasse	Superordem	Ordem
Diplopoda	Penicillata				Polyxenida
	Chilognatha	Pentazonia		Limacomorpha	Glomeridesmida
				Oniscomorpha	Glomerida
					Sphaeroteriida
		Helmintomorpha	Colobognatha		Platydesmida
					Polyzoniida
					Syphonocryptida
					Siphonophorida
			Eugnatha	Juliformia	Julida
					Spirobolida
					Spirostreptida
				Nematophora	Callipodida
					Chordeumatida
					Stemmiulida
				Merocheta	Polydesmida
				?	Siphoniulida

Anexo B – Matriz de caracteres

	1	2	3	4	5
Leiodesmus major	?	?	?	0	1
Rondonaria schubarti	0	0	1	1	1
Pantanalodesmus marinezae	?	?	1	0	1
Macrocoxodesmus marcusii	1	1	1	0	1
Eucampesmella ferri	1	0	1	0	0
Telonychopus klossae	1	0	1	2	1
Manfrediodesmus passarelii	1	1	1	0	1
Odontopeltis giganteus	1	0	0	2	0
Odontopeltis anchisteus	?	?	0	0	0
Odontopeltis clarazianus	?	?	0	?	0
Odontopeltis conspersus	1	0	0	0	0
Odontopeltis sp. 1	1	0	0	1	0
Odontopeltis sp. 2	0	0	0	0	0
Odontopeltis sp. 3	0	0	0	1	0
Odontopeltis sp. 4	0	0	0	0	0

	6	7	8	9	10
Leiodesmus major	0	0	0	0	1
Rondonaria schubarti	0	0	0	1	0
Pantanalodesmus marinezae	0	0	1	1	1
Macrocoxodesmus marcusii	0	0	?	0	0
Eucampesmella ferri	1	0	0	0	0
Telonychopus klossae	0	0	0	0	1
Manfrediodesmus passarelii	0	0	0	0	1
Odontopeltis giganteus	1	0	1	1	0
Odontopeltis anchisteus	1	1	1	1	0
Odontopeltis clarazianus	1	2	1	1	0
Odontopeltis conspersus	1	0	1	1	0
Odontopeltis sp. 1	1	0	1	1	0
Odontopeltis sp. 2	1	0	1	1	0
Odontopeltis sp. 3	1	1	1	1	0
Odontopeltis sp. 4	1	0	1	1	0

	11	12	13	14	15
Leiodesmus major	2	0	?	0	1
Rondonaria schubarti	1	1	1	0	1
Pantanalodesmus marinezae	2	0	0	0	1
Macrocoxodesmus marcusii	0	1	2	1	1
Eucampesmella ferri	1	0	1	0	1
Telonychopus klossae	0	0	0	0	1
Manfrediodesmus passarelii	0	0	0	0	1
Odontopeltis giganteus	1	1	1	0	0
Odontopeltis anchisteus	1	1	1	1	0
Odontopeltis clarazianus	1	1	1	2	0
Odontopeltis conspersus	1	1	1	2	0
Odontopeltis sp. 1	1	1	1	2	0
Odontopeltis sp. 2	1	1	1	1	0
Odontopeltis sp. 3	1	1	1	2	0
Odontopeltis sp. 4	1	1	1	1	0

	16	17	18	19	20
Leiodesmus major	0	1	0	?	1
Rondonaria schubarti	1	0	1	0	0
Pantanalodesmus marinezae	0	1	0	1	1
Macrocoxodesmus marcusii	1	1	1	1	1
Eucampesmella ferri	0	0	1	1	1
Telonychopus klossae	0	1	1	1	1
Manfrediodesmus passarelii	0	1	1	1	1
Odontopeltis giganteus	1	0	0	0	0
Odontopeltis anchisteus	1	0	0	0	0
Odontopeltis clarazianus	1	0	2	0	0
Odontopeltis conspersus	1	0	0	0	0
Odontopeltis sp. 1	1	0	1	0	0
Odontopeltis sp. 2	1	0	0	0	0
Odontopeltis sp. 3	1	0	1	0	0
Odontopeltis sp. 4	1	0	0	0	0

	21	22	23	24	25
Leiodesmus major	0	1	2	1	0
Rondonaria schubarti	0	0	0	1	0
Pantanalodesmus marinezae	1	1	2	0	0
Macrocoxodesmus marcusii	0	0	2	1	0
Eucampesmella ferri	1	1	2	1	0
Telonychopus klossae	1	1	1	0	0
Manfrediodesmus passarelii	1	1	1	0	0
Odontopeltis giganteus	0	0	0	0	1
Odontopeltis anchisteus	0	0	0	0	1
Odontopeltis clarazianus	0	0	0	0	1
Odontopeltis conspersus	0	0	0	0	1
Odontopeltis sp. 1	0	0	0	0	1
Odontopeltis sp. 2	0	0	0	0	1
Odontopeltis sp. 3	0	0	0	0	1
Odontopeltis sp. 4	0	0	0	0	1

	26	27	28	29	30
Leiodesmus major	1	0	0	0	1
Rondonaria schubarti	0	0	0	1	0
Pantanalodesmus marinezae	0	0	0	2	0
Macrocoxodesmus marcusii	1	0	0	2	1
Eucampesmella ferri	1	0	0	0	1
Telonychopus klossae	1	1	1	1	0
Manfrediodesmus passarelii	0	0	0	1	0
Odontopeltis giganteus	0	0	0	1	0
Odontopeltis anchisteus	0	1	0	1	0
Odontopeltis clarazianus	0	1	1	1	0
Odontopeltis conspersus	0	1	0	1	0
Odontopeltis sp. 1	0	1	0	1	0
Odontopeltis sp. 2	0	1	1	1	0
Odontopeltis sp. 3	0	1	0	1	0
Odontopeltis sp. 4	0	1	0	1	0

	31	32	33	34	35
Leiodesmus major	1	0	0	0	0
Rondonaria schubarti	0	0	0	0	0
Pantanalodesmus marinezae	1	0	0	0	0
Macrocoxodesmus marcusii	1	0	0	0	0
Eucampesmella ferri	1	0	0	0	0
Telonychopus klossae	1	1	0	2	0
Manfrediodesmus passarelii	1	0	0	0	0
Odontopeltis giganteus	0	1	0	2	0
Odontopeltis anchisteus	0	0	0	0	0
Odontopeltis clarazianus	0	1	0	2	0
Odontopeltis conspersus	0	1	0	1	0
Odontopeltis sp. 1	0	0	0	0	1
Odontopeltis sp. 2	0	1	1	0	1
Odontopeltis sp. 3	0	1	1	1	2
Odontopeltis sp. 4	0	1	1	2	1

	36	37	38	39	40
Leiodesmus major	0	0	0	0	0
Rondonaria schubarti	0	0	0	0	0
Pantanalodesmus marinezae	0	0	0	0	0
Macrocoxodesmus marcusii	0	0	0	0	0
Eucampesmella ferri	0	0	0	0	0
Telonychopus klossae	0	0	0	0	0
Manfrediodesmus passarelii	0	0	0	0	0
Odontopeltis giganteus	0	0	1	1	0
Odontopeltis anchisteus	1	1	2	1	1
Odontopeltis clarazianus	1	1	2	1	1
Odontopeltis conspersus	0	0	2	1	0
Odontopeltis sp. 1	0	0	2	1	0
Odontopeltis sp. 2	1	0	0	1	0
Odontopeltis sp. 3	0	1	2	1	0
Odontopeltis sp. 4	0	1	0	1	0

	41	42	43	44	45
Leiodesmus major	0	1	1	0	0
Rondonaria schubarti	0	1	1	0	0
Pantanalodesmus marinezae	0	0	0	0	1
Macrocoxodesmus marcusii	0	1	1	1	0
Eucampesmella ferri	0	0	0	1	0
Telonychopus klossae	0	0	0	0	1
Manfrediodesmus passarelii	0	1	0	0	1
Odontopeltis giganteus	1	0	1	0	0
Odontopeltis anchisteus	1	0	1	0	0
Odontopeltis clarazianus	1	0	1	0	0
Odontopeltis conspersus	0	0	1	0	0
Odontopeltis sp. 1	1	0	1	0	0
Odontopeltis sp. 2	1	0	1	0	0
Odontopeltis sp. 3	0	0	1	0	0
Odontopeltis sp. 4	0	0	1	0	0

	46	47
Leiodesmus major	1	1
Rondonaria schubarti	0	1
Pantanalodesmus marinezae	1	1
Macrocoxodesmus marcusii	?	?
Eucampesmella ferri	1	0
Telonychopus klossae	1	1
Manfrediodesmus passarelii	1	1
Odontopeltis giganteus	0	0
Odontopeltis anchisteus	0	0
Odontopeltis clarazianus	0	0
Odontopeltis conspersus	0	0
Odontopeltis sp. 1	0	0
Odontopeltis sp. 2	0	0
Odontopeltis sp. 3	0	0
Odontopeltis sp. 4	0	0

**Anexo C – uma lista da classificação atualmente aceita para os grupos de
Diplopoda (Shelley, 2003)**

Classe Diplopoda de Blainville in Gervais, 1844

SubClasse Penicillata Latreille, 1831

Ordem Polyxenida Verhoeff, 1934

SuperFamília Polyxenoidea Lucas, 1840

Família Hypogexenidae Schubart, 1947

Família Lophoproctidae Silvestri, 1897

Família Polyxenidae Lucas, 1840

SuperFamília Synxenoidea Silvestri, 1923

Família Synxenidae Silvestri, 1923

SubClasse Chilognatha Latreille, 1802/1803

InfraClasse Pentazonia Brandt, 1833

SuperOrdem Limacomorpha Pocock, 1894

Ordem Glomeridesmida Cook, 1895

Família Glomeridesmidae Latzel, 1884

SuperOrdem Oniscomorpha Pocock, 1887

Ordem Glomerida Brandt, 1833

Família Doderiidae Silvestri, 1904

Família Glomeridae Leach 1815

Família Glomeridellidae Cook, 1896b

Ordem Sphaerotheriida Brandt, 1833

Família Sphaerotheriidae C.L. Koch, 1847

Família Zephroniidae Gray in Jones, 1843

InfraClasse Helminthomorpha Pocock, 1887

SubterClasse Colobognatha Brandt, 1834

Ordem Platydesmida Cook, 1895

Família Andrognathidae Cope, 1869

Família Platydesmidae DeSaussure, 1860

Ordem Polyzoniida Cook, 1895

Família Hirudisomatidae Silvestri, 1896

Família Polyzoniidae Newport, 1844

Família Siphonotidae Cook, 1895

Ordem Siphonocryptida Cook, 1895

Família Siphonocryptidae Pocock, 1894

Ordem Siphonophorida Hoffman, 1980

Família Siphonophoridae Newport, 1844

Família Siphonorhinidae Cook, 1895

SubterClasse Eugnatha Attems, 1898

SuperOrdem Juliformia Attems, 1926

Ordem Julida Brandt

SuperFamília Blaniuloidea C. L. Koch, 1847

Família Blaniulidae C. L. Koch, 1847

Família Galliobatidae Brolemann, 1921

Família Okeanobatidae Verhoeff, 1942

Família Zosteractinidae Loomis

SuperFamília Julioidea Leach, 1814

Família Julidae Leach, 1814

Família Rhopaloiulidae Attems, 1926
 Família Trichoblaniulidae Verhoeff, 1911
 Família Trichonemasomatidae Enghoff, 1991
 SuperFamília Nemasomatoidea Bollman, 1893
 Família Cheljudidae Enghoff, 1991
 Família Nemasomatidae Bollman, 1893
 Família Pseudonemasomatidae Enghoff, 1991
 Família Telsonemasomatidae Enghoff, 1991
 SuperFamília Paeromopodoidea Cook, 1895
 Família Aprophylosomatidae Hoffman, 1961
 Família Paeromopidae Cook, 1895
 SuperFamília Parajuloidea Bollman, 1893
 Família Mongoliulidae Pocock, 1903
 Família Parajulidae Bollman, 1893

Ordem Spirobolida Cook, 1895

SubOrdem Spirobolidea Cook, 1895

Família Allopocockiidae Keeton, 1960
 Família Atopetholidae Chamberlin, 1918a
 Família Floridobolidae Keeton, 1959
 Família Hoffmanobolidae Shelley, 2001
 Família Messicobolidae Loomis, 1968
 Família Pseudospirobolellidae Brölemann, 1913
 Família Rhinocricidae Brölemann, 1913
 Família Spirobolellidae Brölemann, 1913
 Família Spirobolidae Bollman, 1893
 Família Typhlobolellidae Hoffman, 1969

SubOrdem Trigoniulidea Brölemann,

Família Pachybolidae Cook, 1897
 Família Trigoniulidae Attems, 1909

Ordem Spirostreptida Brandt, 1833

SubOrdem Cambalidea Cook, 1895

Família Cambalidae Bollman, 1893
 Família Cambalopsidae Cook, 1895
 Família Glyphiulidae Chamberlin, 1922
 Família Pericambalidae Silvestri, 1909

SubOrdem Epinannolenidea Chamberlin, 1922

Família Choctellidae Chamberlin and Hoffman,

1950

Família Iulomorphidae Verhoeff, 1924
 Família Pseudonannolenidae Silvestri, 1895

SubOrdem Spirostreptidea Brandt, 1833

SuperFamília Odontopygoidea Attems, 1909
 Família Atopogestidae Hoffman, 1980
 Família Odontopygidae Attems, 1909

SuperFamília Spirostreptoidea Pocock, 1894
 Família Adiaphorostreptidae Hoffman, 1977
 Família Harpagophoridae Attems, 1909
 Família Spirostreptidae Pocock, 1894

SuperOrdem Nematophora Verhoeff, 1913

Ordem Callipodida Pocock, 1894

SubOrdem Callipodidea Pocock, 1894

Família Callipodidae Bollman, 1893
 SubOrdem Schizopetalidea Hoffman, 1973
 Família Abacionidae Shelley, 1979
 Família Caspiopetalidae Lohmander, 1931
 Família Dorypetalidae Verhoeff, 1900
 Família Paracortinidae Wang and Zhang, 1993
 Família Schizopetalidae Verhoeff, 1909
 SubOrdem Sinocallipodidea Shear, 2000
 Família Sinocallipodidae Zhang, 1993
Ordem Chordeumatida Pocock, 1894
 SubOrdem Chordeumatidea Pocock, 1894
 SuperFamília Chordeumatoidea C. L. Koch, 1847
 Família Chordeumatidae C. L. Koch, 1847
 ?Família Speophilosomatidae Takakuwa, 1949
 SubOrdem Craspedosomatidea Cook, 1895
 SuperFamília Anthroleucosomatoidea Verhoeff, 1899
 Família Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899
 Família Haasiidae Hoffman, 1980
 Família Origmatogonidae Verhoeff, 1914
 Família Vandeumatidae Mauriès, 1970
 SuperFamília Brannerioidea Cook, 1896a
 Família Brachychaeteumatidae Verhoeff, 1911
 Família Branneriidae Cook, 1896a
 Família Chamaesomatidae Verhoeff, 1913
 Família Golovatchiidae Shear, 1992
 Família Heterolatzeliidae Verhoeff, 1899
 Família Kashmireumatidae Mauriès, 1982
 Família Macrochaeteumatidae Verhoeff, 1914
 Família Microlympiidae Shear and Leonard, 2003
 Família Niponiosomatidae Verhoeff, 1941
 Família Tinguipidae Loomis, 1966
 Família Trachygonidae Cook, 1896
 SuperFamília Cleidogonoidea Cook, 1896
 Família Biokoviellidae Mr_i, 1992
 Família Cleidogonidae Cook, 1896
 Família Entomobielziidae Verhoeff, 1899
 Família Lusitaniosomatidae Schubart, 1953
 Família Opisthocheiridae Ribaut, 1913
 Família Trichopetalidae Verhoeff, 1914
 SuperFamília Craspedosomatoidea Gray in Jones, 1843
 Família Attemsiidae Verhoeff, 1899
 Família Craspedosomatidae Gray in Jones, 1843
 Família Haplobainosomatidae Verhoeff, 1909
 SuperFamília Haaseoidea Attems, 1899
 Família Haaseidae Attems, 1899
 SuperFamília Neoatractosomatoidea Verhoeff, 1901
 Família Altajellidae Mikhaljova and Golovatch,

2000

Família Faginidae Attems, 1926
 Família Hoffmaneumatidae Golovatch, 1978
 Família Mastigophorophyllidae Verhoeff, 1899

- Família Neoatractosomatidae Verhoeff, 1901
- SuperFamília Verhoeffioidea Verhoeff, 1899
- Família Verhoeffiidae Verhoeff, 1899
- SubOrdem Heterochordeumatidea Shear, 2000
- SuperFamília Conotyloidea Cook, 1896
- Família Adritylidae Shear, 1971
- Família Conotylidae Cook, 1896
- SuperFamília Diplomaragnoidea Attems, 1907
- Família Diplomaragnidae Attems, 1907
- SuperFamília Heterochordeumatoidea Pocock, 1894
- Família Eudigonidae Verhoeff, 1914
- Família Heterochordeumatidae Pocock, 1894
- Família Megalotylidae Golovatch, 1978
- Família Metopidiotrichidae Attems, 1907
- ?Família Peterjohnsiidae Mauriès, 1987
- SuperFamília Pygmaeosomatoidea Carl, 1941
- Família Lankasomatidae Mauriès, 1978
- Família Pygmaeosomatidae Carl, 1941
- SubOrdem Striarioidea Cook, 1896
- SuperFamília Striarioidea Bollman, 1893
- Família Apterouridae Loomis, 1966
- Família Rhiscosomididae Silvestri, 1909
- Família Striariidae Bollman, 1893
- Ordem Stemmiulida** Cook, 1895
- Família Stemmiulidae Pocock, 1894
- SuperOrdem Merocheta Cook, 1895
- Ordem Polydesmida** Pocock, 1887
- SubOrdem Leptodesmidea Brölemann, 1916
- SuperFamília Chelodesmoidea Cook, 1895
- Família Chelodesmidae Cook, 1895
- SuperFamília Platyrrhacoidea Pocock, 1895
- Família Aphelidesmidae Brölemann, 1916
- Família Platyrrhacidae Pocock, 1895
- SuperFamília Rhachodesmoidea Carl, 1903
- Família Rhachodesmidae Carl, 1903
- Família Tridontomidae Loomis and Hoffman,
- 1962
- SuperFamília Sphaeriodesmoidea Humbert &
- DeSaussure, 1869
- Família Campodesmidae Cook, 1896
- Família Holistophallidae Silvestri, 1909
- Família Sphaeriodesmidae Humbert &
- DeSaussure, 1869
- SuperFamília Xystodesmoidea Cook, 1895
- Família Eurymerodesmidae Causey, 1951
- Família Euryyuridae Pocock, 1909
- Família Gomphodesmidae Cook, 1896
- Família Oxydesmidae Cook, 1895
- Família Xystodesmidae Cook, 1895
- SubOrdem Dalodesmidea Hoffman, 1980
- Família Dalodesmidae Cook, 1896

Família Vaalagonopodidae Verhoeff, 1940
 SubOrdem Strongylosomatidea Brölemann, 1916
 Família Paradoxosomatidae Daday, 1889
 SubOrdem Polydesmidea Pocock, 1887
 InfraOrdem Oniscodesmoides Simonsen, 1990
 SuperFamília Oniscodesmoidea DeSaussure, 1860
 Família Dorsoporidae Loomis, 1958
 Família Oniscodesmidae DeSaussure, 1860
 SuperFamília Pyrgodesmoidea Silvestri, 1896
 Família Ammodesmidae Cook, 1896
 Família Cyrtodesmidae Cook, 1896
 Família Pyrgodesmidae Silvestri, 1896
 InfraOrdem Polydesmoides Pocock, 1887
 SuperFamília Haplodesmoidea Cook, 1895
 Família Doratodesmidae Cook, 1896a
 Família Haplodesmidae Cook, 1895
 SuperFamília Opisotretoidea Hoffman, 1980
 Família Opisotretidae Hoffman, 1980
 SuperFamília Polydesmoidea Leach, 1815
 Família Cryptodesmidae Karsch, 1880
 Família Polydesmidae Leach, 1815
 SuperFamília Trichopolydesmoidea Verhoeff, 1910
 Família Fuhrmannodesmidae Brölemann, 1916
 Família Macrosternodesmidae Brölemann, 1916
 Família Nearctodesmidae Chamberlin &
 Hoffman, 1950
 Família Trichopolydesmidae Verhoeff, 1910
 Helminthomorpha incertae sedis
 Ordem Siphoniulida Cook, 1895
 Família Siphoniulidae Pocock, 1894