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

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 macro-bristles 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 linenianas. 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 inclusa 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).

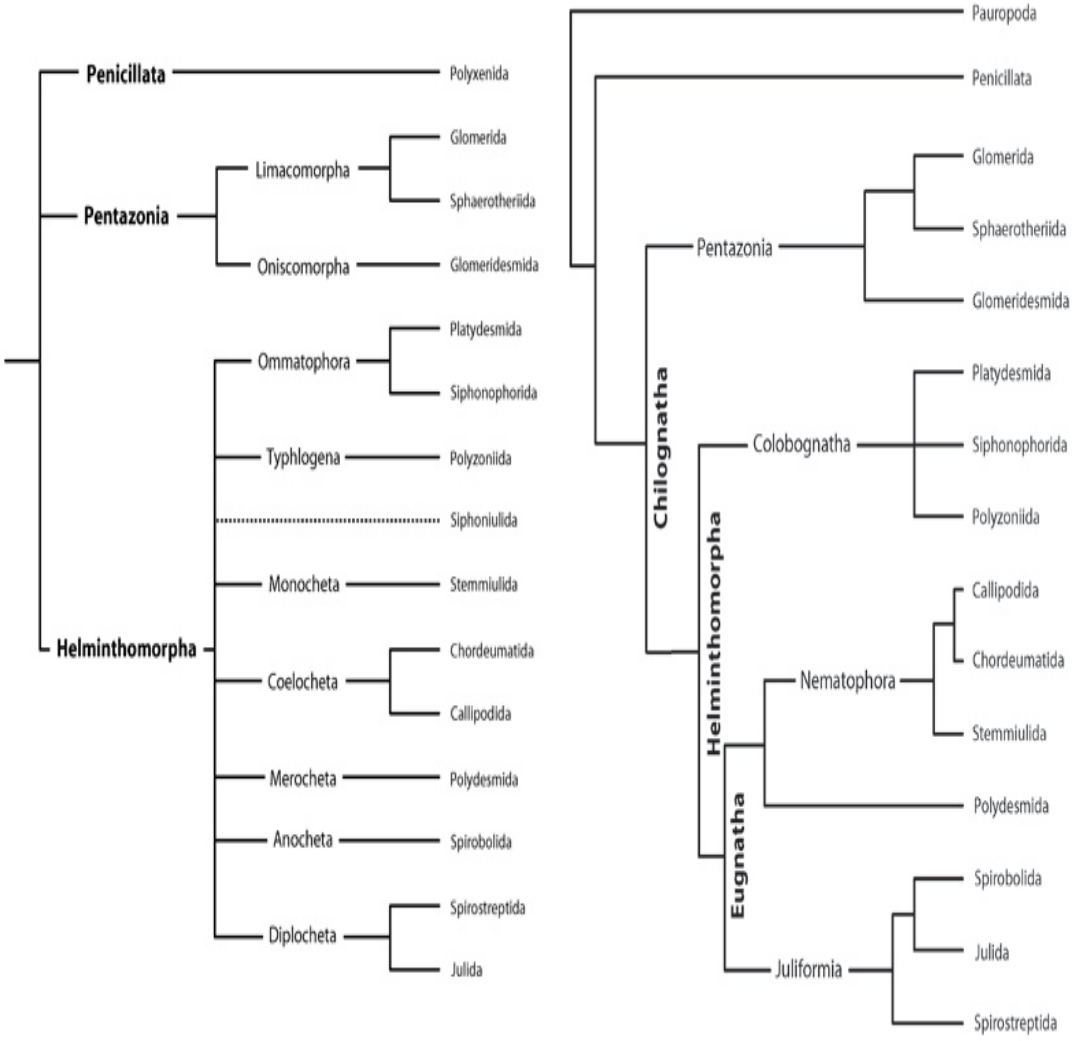

Fig. 1. A. Hipótese de relação entre as ordens de Diplopoda, proposta por Hoffman (1980). B. Hipótese de relação entre as ordens de Diplopoda resultante da análise cladística de Enghoff *et al.* (1993).

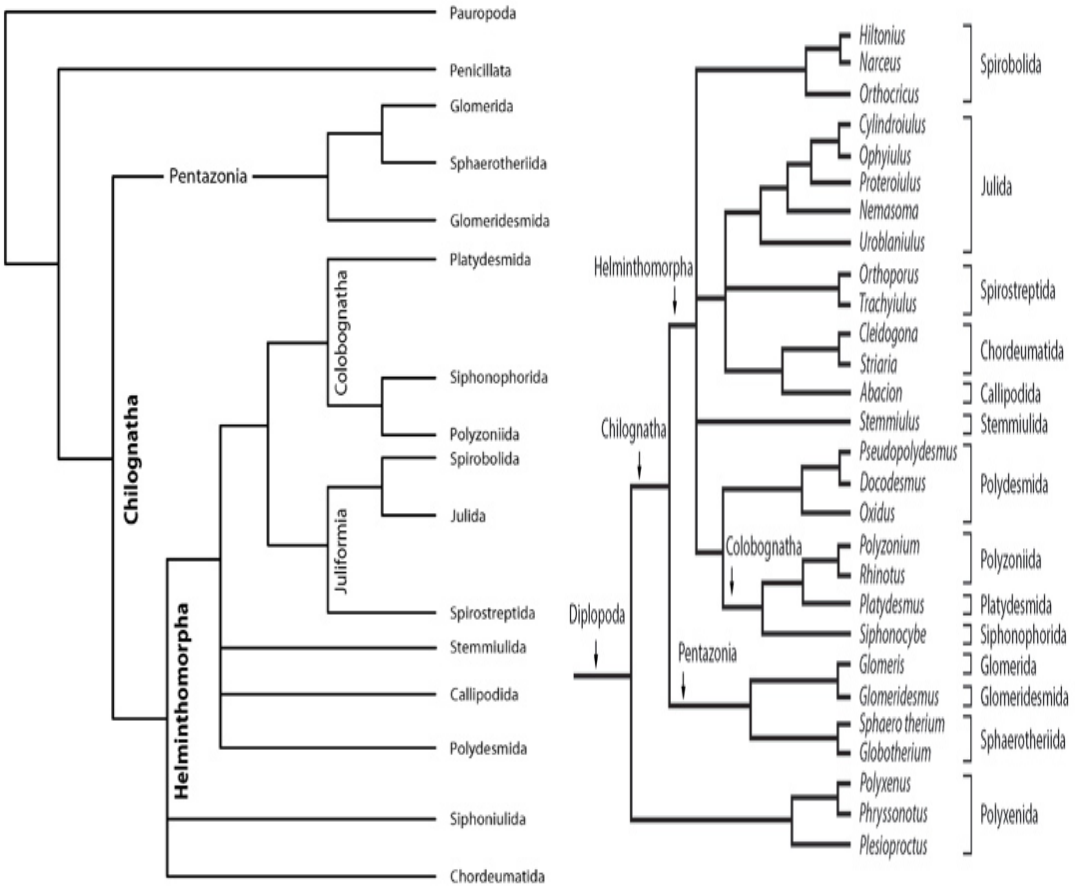

Fig. 2. A. Hipótese de relação entre as ordens de Diplopoda proposta por Sierwald *et al.* (2003). B. Hipótese de relação de consenso estrito entre as ordens de Diplopoda, a partir de dados moleculares, proposta por Regier *et al.* (2005).

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.

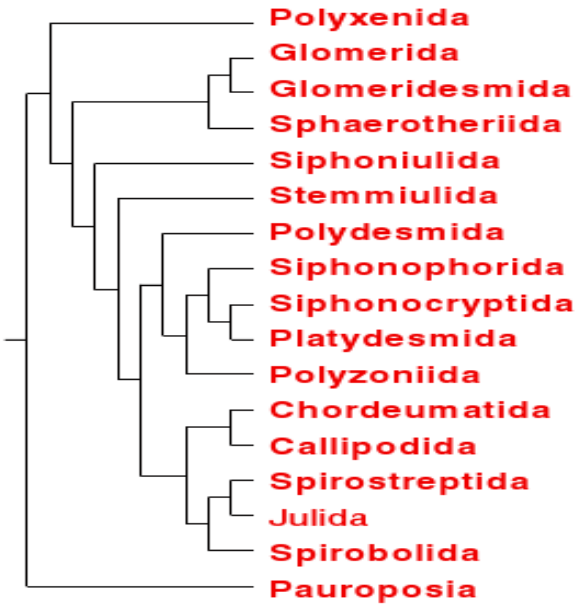

Fig. 3. Hipótese de relação filogenética entre as ordens de Diplopoda, através de uma matriz de evidência total (Sierwald *et al.,* 2003; Regier *et al.,* 2005), extraído de Sierwald & Bond (2007).

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) apesenta 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 Phyllum) 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 volvacional 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 vistually 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 segmentes 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, consequentemente, 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 Storthotropis. Hoffman (1981c) revalidou *Odontopeltis*, sinonimizando os gêneros *Storthotropis, Odontotropis* e *Rhacophorus.*

O gênero *Odontopeltis* tem uma história taxonômica complicada. Trinta e uma espécies sul-americanas de Polydesmida foram incluidas 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 *Storthotropis*. Vinte das espécies descritas em *Odontopeltis* foram, subsequentemente, transferidas para outros gêneros da família, sendo *O. michaelseni* 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 elenco do gênero ate 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.

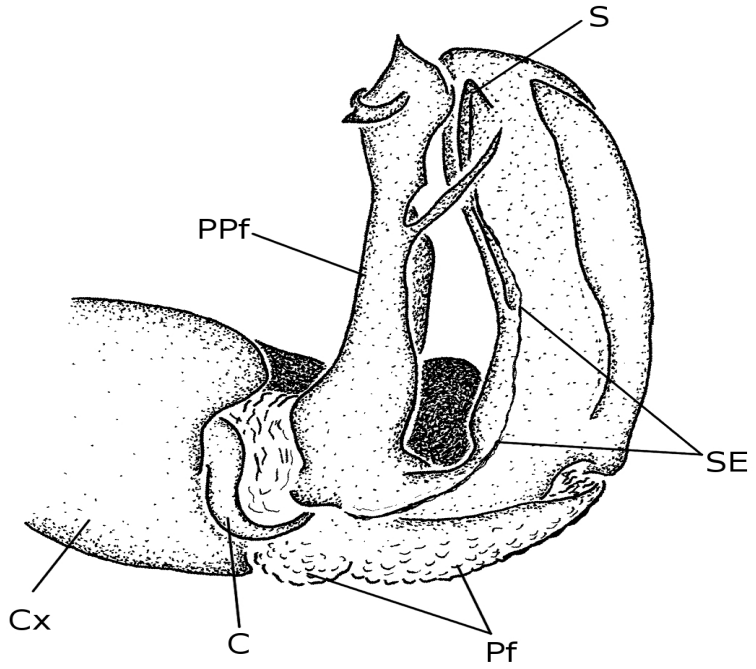

Fig. 4. Esquema da genitália masculina a partir de *Eucampesmella* sp., evidenciando as estruturas do gonopódio de Chelodesmidae. As cerdas foram retiradas para facilitar a interpretação da estruturas, sendo estas localizadas na região tuberculada (Pf). Legenda: C – cânula, Cx – coxa; Pf – região pré-femoral;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

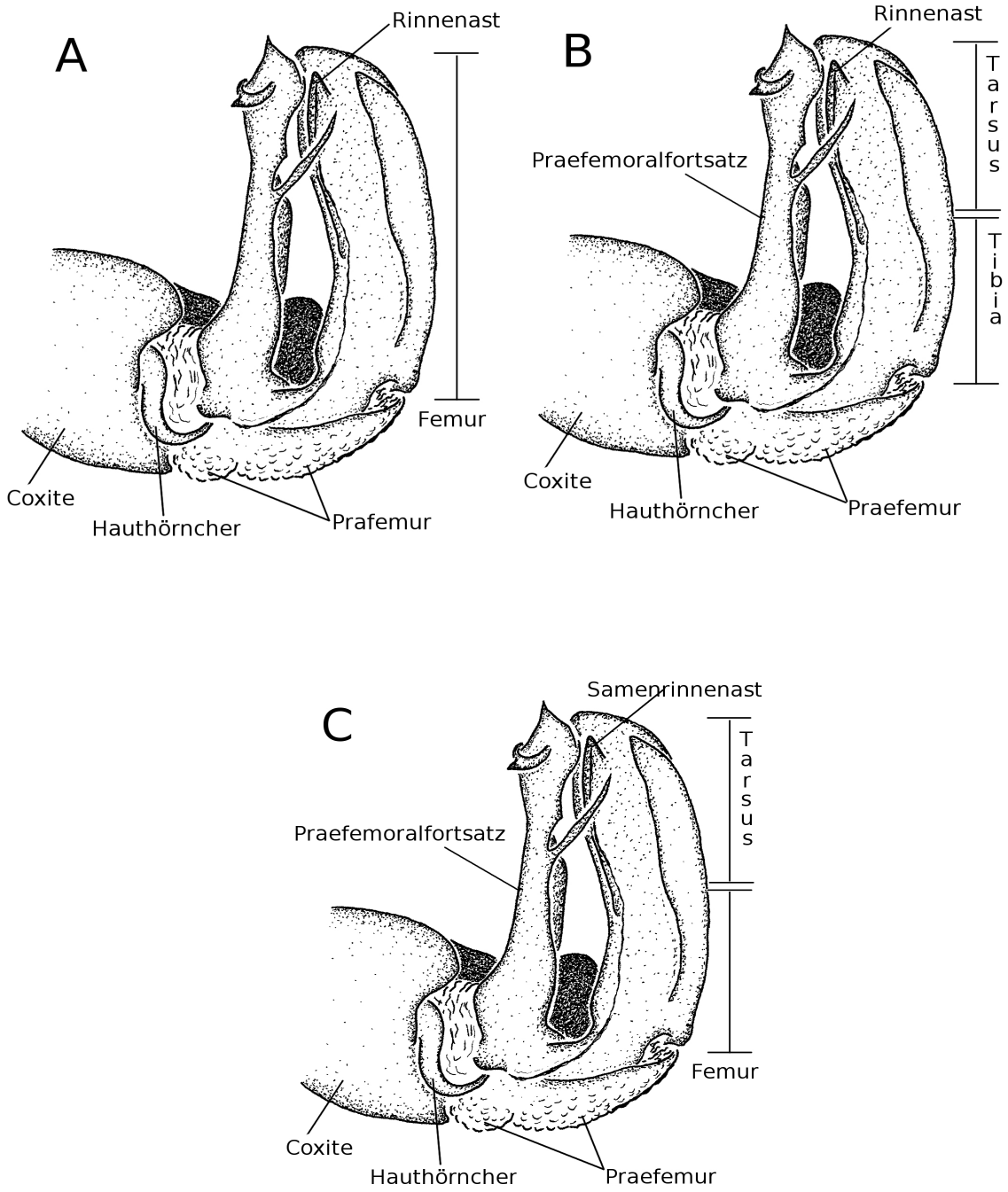

Fig. 5. Três hipóteses para a terminologia do gonopódios para a família Chelodesmidae. A, hipótese de Verhoeff (1928, 1938); B, hipótese de Brolemann (1929); C, hipótese de Attems (1894, 1938).

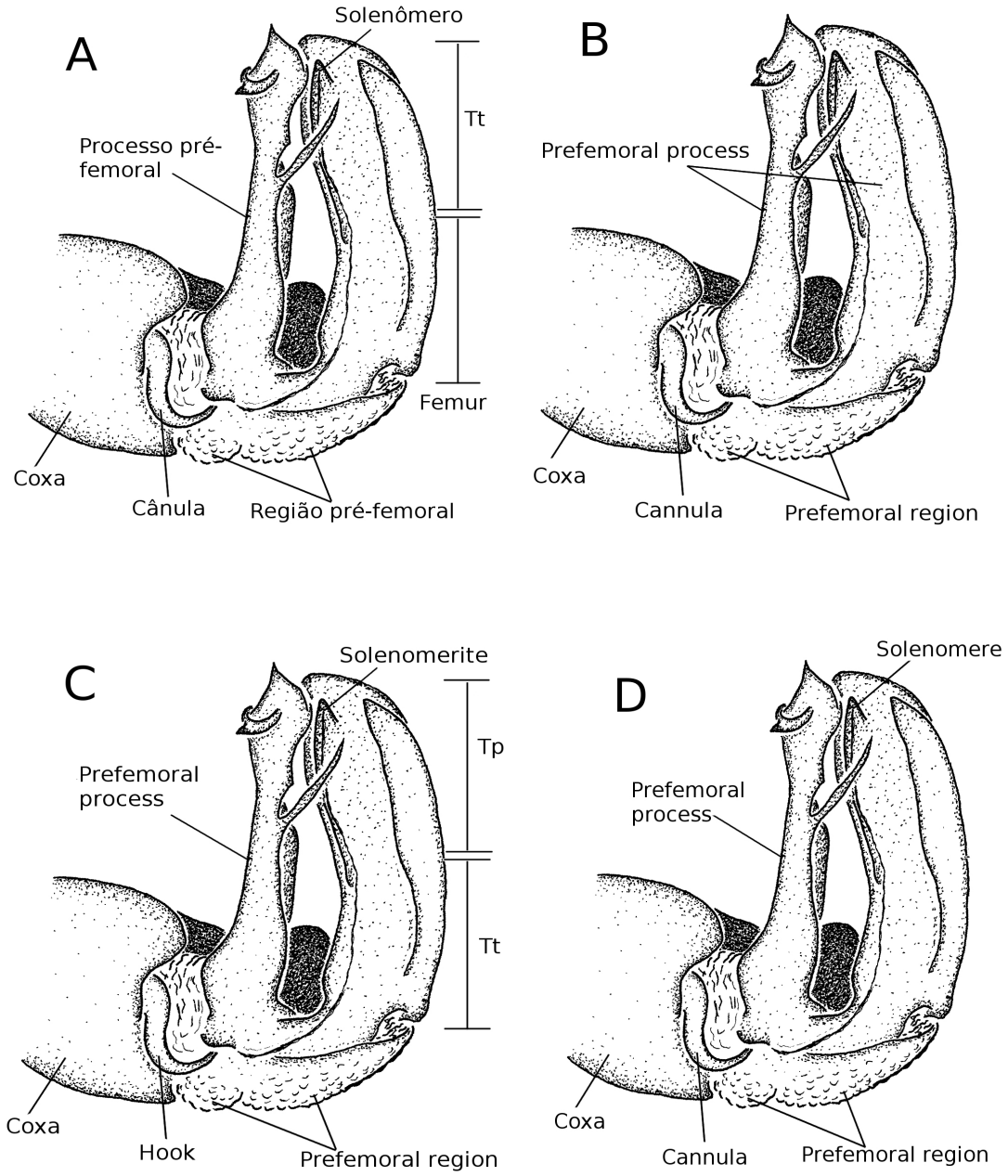

Fig. 6. Quatro hipóteses para a terminologia do gonopódios para a família Chelodesmidae. A, hipótese de Schubart (1949); B, hipótese de Petit (1976); C, hipótese de Mauries & Geoffroy (2000); D, hipótese de Hoffman (1965, 1982). Legenda: Tp, *tibial process;* Tt, tibiotarso.

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, Macellolophidae, 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 Societé 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. *Természentrajzi 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.

Enghoff, H. 1984. Phylogeny of millipedes – a cladistic analysis. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung,* 22(1): 8-26.

Enghoff, 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, Genéve +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 Morais. 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. Westafricanische 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 Insectenfaune Deutschlands, III. Bändchen, Regensburg*: 1-196.

Koch, C. L. 1863. Die Myriapoden. *Getreu nach der Natur abgebildet und beschrieben. Bd. 1:* 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. Systême 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. Geoffory. 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 Articulatorum, 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, principalment 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. Contribuiçao 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 marcusi" 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 Annuel Review of Entomology,* 52: 401-420.

Silvestri, F. 1895a. Diplopodi dell'America Meridionale. 769.

Silvestri, F. 1895b. Viagio 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, Sistematica. *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 nue, aberrante Form der Rhachidesmidae und die Familien Rhachidesmidae. *Zool. Anz.,* 146: 81-88.