



Universidade Federal da Paraíba
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
Departamento de Sistemática e Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)

TESE DE DOUTORADO

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS EM CRINCHETA (ISOPODA, ONISCIDEA)

Joafrâncio Pereira de Araújo

João Pessoa-PB

2017

JOAFRÂNCIO PEREIRA DE ARAÚJO

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS EM CRINOCHEETA (ISOPODA,
ONISCIDEA)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do departamento de Sistemática e Ecologia CCEN/UFPB, como critério básico para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Martin Lindsey
Christoffersen

João Pessoa-PB

2017

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

A663r Araujo, Joafrancio Pereira de.
Relações Filogenéticas em Crinocheta (Isopoda,
Oniscidea) / Joafrancio Pereira de Araujo. - João
Pessoa, 2017.
121 f. : il.

Orientação: Martin Lindsey Christoffersen.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Análise filogenética. 2. Hennig. 3. Philosciidae. 4.
isópodes terrestres. I. Christoffersen, Martin Lindsey.
II. Título.

UFPB/

JOAFRÂNCIO PEREIRA DE ARAÚJO

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS EM CRINCHETA (ISOPODA, ONISCIDEA)

Tese de Doutorado

BANCA EXAMINADORA

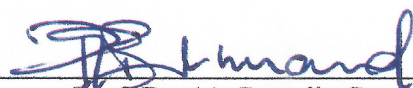


Prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen
UFPB (Orientador)

Prof. (a). Dr (a). Leila Aparecida Souza
UECE (Titular externo)

Prof. Dr. Silvio Felipe Barbosa de Lima
UFCG (Titular externo)

Prof. Dr. Antônio Creão-Duarte
UFPB (Titular interno)



Prof. Dr. (a). Pamella Gusmão de Góes Brennand
FPB (Titular)

Prof. Dr. Miodeli Nogueira Junior
UFPB (Suplente)



Prof. Dr. (a). Anne Isabelley Gondim de Farias
UFPB (Suplente)

Aos meus pais, irmãs e amigos.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Martin Christoffersen, por ter assumido o leme quando o barco passava por ondas turbulentas em meio à escuridão. Obrigado por tudo!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo de doutorado, as quais me permitiram desenvolver este trabalho.

À Universidade Federal da Paraíba (UFPB) por fornecer a estrutura para o desenvolvimento do presente estudo.

À minha amiga L. A. Souza por ter sido minha ancora psicológica nesse mundo frenético da academia. Obrigado!

À banca examinadora pelas suas contribuições para o melhoramento deste trabalho. Acredito que todos ajudarão a me enriquecer com seus conhecimentos.

Aos meus pais e minhas irmãs pelo apoio incondicional em todos os momentos e situações. Posso garantir que sem vocês eu não estaria escrevendo estes agradecimentos.

Aos meus amigos mais próximos, que me acompanham nessa jornada, sempre me dando apoio e amparo psicológico. Queria poder escrever algo especial para cada um de vocês, mas o tempo não me deixa. Meus sinceros agradecimentos.

A todos os médicos e outros profissionais da saúde que me atenderam e trataram nesses últimos anos. Sei que é um agradecimento um tanto inusitado, mas eles contribuíram bastante durante esta etapa de minha vida.

À família Girassol por me fazer sentir em casa nos breves momentos na hora do almoço e por me propiciar mais uma expertise de vida, a de crítico gastronômico, ainda que seja só no Girassol.

As boas ideias ignoram os catecismos das pós-graduações, segundo os quais, tudo acontece pela combinação de teoria e método... A única coisa que se pode fazer para ter boas ideias é não tentar ter boas ideias. As boas ideias fogem de alçapões teóricos e metodológicos.

Rubem Alves (*In: Ostra feliz não faz pérola*, 2008)

RESUMO

Os isópodes terrestres (Crustacea, Oniscidea) formam o grupo mais bem-sucedido entre os crustáceos que colonizaram o meio terrestre. Atualmente há cerca de 3.700 espécies conhecidas. Somente três propostas, diretamente e indiretamente, buscaram compreender os padrões evolutivos dentro de Crinocheta (um grupo monofilético de Oniscidea com aproximadamente 2.750 espécies). Os resultados destas propostas mostraram-se pouco conclusivos, levando os autores a assumirem que as relações de parentesco apresentadas são fracamente suportadas. Pretendeu-se refinar e buscar novas evidências evolutivas para as relações filogenéticas em Crinocheta, avaliando as filogenias já propostas na literatura. Foi utilizada toda literatura taxonômica disponível referente aos táxons de Oniscidea e de assuntos afins, principalmente para Crinocheta. Foram montadas fichas pictóricas para análise comparativa das estruturas ilustradas. A partir deste processo foi possível enxergar algumas estruturas as quais se tentou colocar dentro de um contexto evolutivo junto com os táxons detentores destes caracteres. Inicialmente concluiu-se que existem poucos grupos em Crinocheta que são unidades monofiléticas fortemente suportadas. As famílias são na maioria grupos parafiléticos, tendo sido este um dos principais problemas por utilizarem este nível taxonômico como táxons terminais das análises filogenéticas já publicadas. Por isso, este trabalho é o início de uma pesquisa laboriosa que tem a pretensão de propor grupos monofiléticos consistentes para a linhagem dos Crinocheta. Não seguir os procedimentos normalmente utilizados para uma análise cladística deve-se ao fato de que as tentativas anteriores não alcançaram muito êxito nos seus resultados.

Palavras-chaves: Análise filogenética, Hennig, isópodes terrestres.

ABSTRACT

Terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea) constitute the most successful group among the crustaceans that colonized the terrestrial environment. Actually, there are about 3,700 known species. Only three proposals, directly and indirectly, sought to understand the evolutionary patterns within Crinocheta (a monophyletic group of Oniscidea with approximately 2,750 species). The results of these proposals were inconclusive, leading the authors to assume that the phylogenetic relationships presented are weakly supported. It was intended to refine and seek new evolutionary evidence for the phylogenetic relationships in Crinocheta, evaluating the phylogenies already proposed in the literature. All available taxonomic literature was used referring to the taxa of Oniscidea and related subjects, mainly for Crinocheta. Pictorial cards were constructed for comparative analysis of the illustrated structures. From this process it was possible to see some structures that were tried to place within an evolutionary context along with the taxa that hold these characters. Initially it was concluded that there are few groups in Crinocheta that are strongly supported monophyletic units. The families are mostly paraphyletic groups, this being one of the main problems to use this taxonomic level as terminal taxa of the phylogenetic analyzes already published. Therefore, this work is the beginning of a laborious research that intends to propose consistent monophyletic groups for the Crinocheta lineage. Failure to follow the procedures normally used for cladistic analysis is due to the fact that previous attempts have not been very successful in their results.

Key words: Phylogenetic analysis, Hennig, terrestrial isopods

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
1.1. Conhecendo os isópodes terrestres.....	1
1.2. Histórico sistemático de Oniscidea.....	11
2. Objetivos.....	17
3. Metodologia.....	18
4. Resultados e discussão.....	22
4.1. Validade filogenética dos táxons considerados famílias de Crinocheta.....	22
4.2. O estado real das relações filogenéticas na linhagem dos Crinocheta.....	58
5. Considerações gerais.....	79
5.1. Sobre a metodologia.....	79
5.2. Sobre os táxons.....	81
5.3. Sobre os caracteres.....	82
5.4. Conclusões.....	85
6. Referências.....	87

Anexos

Lista de figuras

Figura 1. Exemplares de isópodes terrestres.....	2
Figura 2. Estruturas morfológicas de um isópode terrestre.....	6
Figura 3. Cefalotórax de <i>Chaetophiloscia elongata</i> (Dollfus, 1884).....	7
Figura 4. Peças bucais de <i>Neosanfilippia venezuelana</i> Brian, 1957.....	8
Figura 5. A) Adulto e manca; B) Marsúpio intumescido por mancas.....	9
Figura 6. Troca de ecdise em <i>Oniscus asellus</i> Linnaeus, 1758.....	10
Figura 7. Cladograma proposto por Wägele (1989) das relações filogenéticas em Crinocheta.....	14
Figura 8. Relações filogenéticas dentro de Oniscidea, propostas por Erhard (1996).....	14
Figura 9. Cladograma proposto por Schmidt (2002) com as hipóteses filogenéticas para Crinocheta.....	16
Figura 10. Modelo de ficha da espécie <i>Erophiloscia longistyla</i> Vandel 1972.....	19
Figura 11. Ficha pictórica.....	19
Figura 12. Modo de organização das fichas montadas.....	20
Figura 13. Fichas dispostas para observação.....	21
Figura 14. Ilustrações de Olibrinidae.....	23
Figura 15. Ilustrações de Scyphacidae.....	26
Figura 16. Ilustrações de Detonidae	28
Figura 17. Ilustrações de Alloniscidae.....	30
Figura 18. Ilustrações de Philosciidae.....	32
Figura 19. Ilustrações de Halophilosciidae.....	33
Figura 20. Ilustrações de Scleropactidae.....	34
Figura 21. Ilustrações de Stenoniscidae.....	36
Figura 22. Ilustrações de Rhyscotidae.....	37
Figura 23. Ilustrações de Balloniscidae.....	39

Figura 24. Ilustrações de Dubioniscidae.....	40
Figura 25. Ilustrações de Platyarthridae.....	41
Figura 26. Ilustrações de Paraplatyartridae.....	42
Figura 27. Ilustrações de Spelaeoniscidae.....	44
Figura 28. Ilustrações de Eubelidae.....	46
Figura 29. Ilustrações de Armadillidae.....	47
Figura 30. Ilustrações de Bathytropidae.....	49
Figura 31. Ilustrações de Tendosphaeridae.....	50
Figura 32. Ilustrações de Oniscidae.....	51
Figura 33. Ilustrações de Trachelipodidae.....	52
Figura 34. Ilustrações de Agnaridae.....	54
Figura 35. Ilustrações de Cylisticidae.....	55
Figura 36. Ilustrações de Porcellionidae.....	56
Figura 37. Ilustrações de Armadillidiidae.....	57
Figura 38. Estruturas morfológicas de <i>Oxalaniscus ctenoscioides</i> (Mulaik, 1960) e <i>Quintanoscia contoyensis</i> (Mulaik, 1960).....	61
Figura 39. <i>Noduli laterales</i> em <i>Quintanoscia contoyensis</i>	66
Figura 40. Endito lateral da maxílula de <i>Pseudophiloscia inflexa</i> Budde-Lund, 1904, <i>Papuaphiloscia minima</i> Vandel, 1973 e <i>Leucophiloscia endogaea</i> Vandel, 1973.....	66
Figura 41. Exópode do pleópode 1 de <i>Congophiloscia longiantennata</i> Schmalfuss & Ferrara, 1978, <i>Aphiloscia annulicornis</i> (Budde-Lund, 1885) e <i>Pulmoniscus insularuminfraventum</i> (Vandel, 1952).....	67
Figura 42. Parte do pereópode 7 do macho de <i>Anchiphiloscia suarezi</i> (Dollfus, 1895), <i>Androdeloscia formosa</i> (Mulaik, 1960), <i>Scleropactes colombiensis</i> e <i>Caraiboscia microphthalma</i> Leistikow, 2001.....	67
Figura 43. Urópodes de <i>Gabunoscia feai</i> Schmalfuss & Ferrara, 1978, <i>Congophiloscia longiantennata</i> Schmalfuss & Ferrara, 1978 e <i>Halophiloscia couchii</i>	70
Figura 44. Flagelo da antena 2.....	69

Figura 45. Cladograma da filogenia de Philosciidae da América do Sul.....	103
Figura 46. Cladograma do Táxon B da filogenia de Philosciidae da América do Sul.....	104
Figura 47. Cladograma do Táxon F da filogenia de Philosciidae da América do Sul.....	105
Figura 48. Cladograma de Ischiosciini da filogenia de Philosciidae da América do Sul.....	106

1. INTRODUÇÃO

1.1. Conhecendo os isópodes terrestres

Com base na riqueza de espécies e na diversidade de ambientes, Oniscidea (ordem Isopoda) é o grupo mais bem-sucedido entre os crustáceos que colonizaram o meio terrestre, atualmente (Fig. 1). São conhecidas cerca de 3.710 espécies para esta subordem (SFENTHOURAKIS & TAITI, 2015). Os isópodes terrestres estão distribuídos em diferentes ecossistemas, desde as zonas de supralitoral até ambientes secos, do nível do mar às altas montanhas, dulcícolas em cavernas, ou marinhas, como espécies de Olibrinidae. Todas tendo retornado secundariamente à água (GORDON & OLSON, 1995; SOUZA *et al.*, 2015)

Em contraste a muitos outros táxons terrestres modernos, como os Hexapoda, os isópodes terrestres têm sua descendência atribuída diretamente a ancestrais marinhos, em vez de intermediários de água doce (JASS & KLAUSMEIER, 2006). A substituição das brânquias das espécies marinhas por pulmões pleopodais foi uma das diferenças morfológicas e fisiológicas dentro de Oniscidea que refletem suas adaptações a vários aspectos da vida terrestre. As 38 famílias, em senso taxonômico, ilustram a extensa radiação adaptativa que este grupo tem sofrido (ver Lista 1).

Os oniscídeos têm o corpo dividido em três partes distintas: cabeça, pereon e pleon (VANDEL, 1960) (Fig. 2). A cabeça e o primeiro segmento do tórax são fundidos formando o cefalotórax (Fig. 3). O vértex é a parte dorsal do cefalotórax. Na cabeça estão inseridos dois pares de antenas. A primeira antena ou antênula é unirreme e curta. Na maioria das espécies é triarticulada, com estetascos (sensilas) inseridos no artículo apical. A segunda antena é um apêndice fino e longo, com cinco artículos no pedúnculo proximal e um flagelo distal multiarticulado. Podem ser distinguidas no cefalotórax uma linha frontal separando o vértex e a parte frontal ou pós-fronte (superfície acima das antenas), e uma linha supra-antenal que se estende acima das antenas. A região abaixo da linha supra-antenal é conhecida

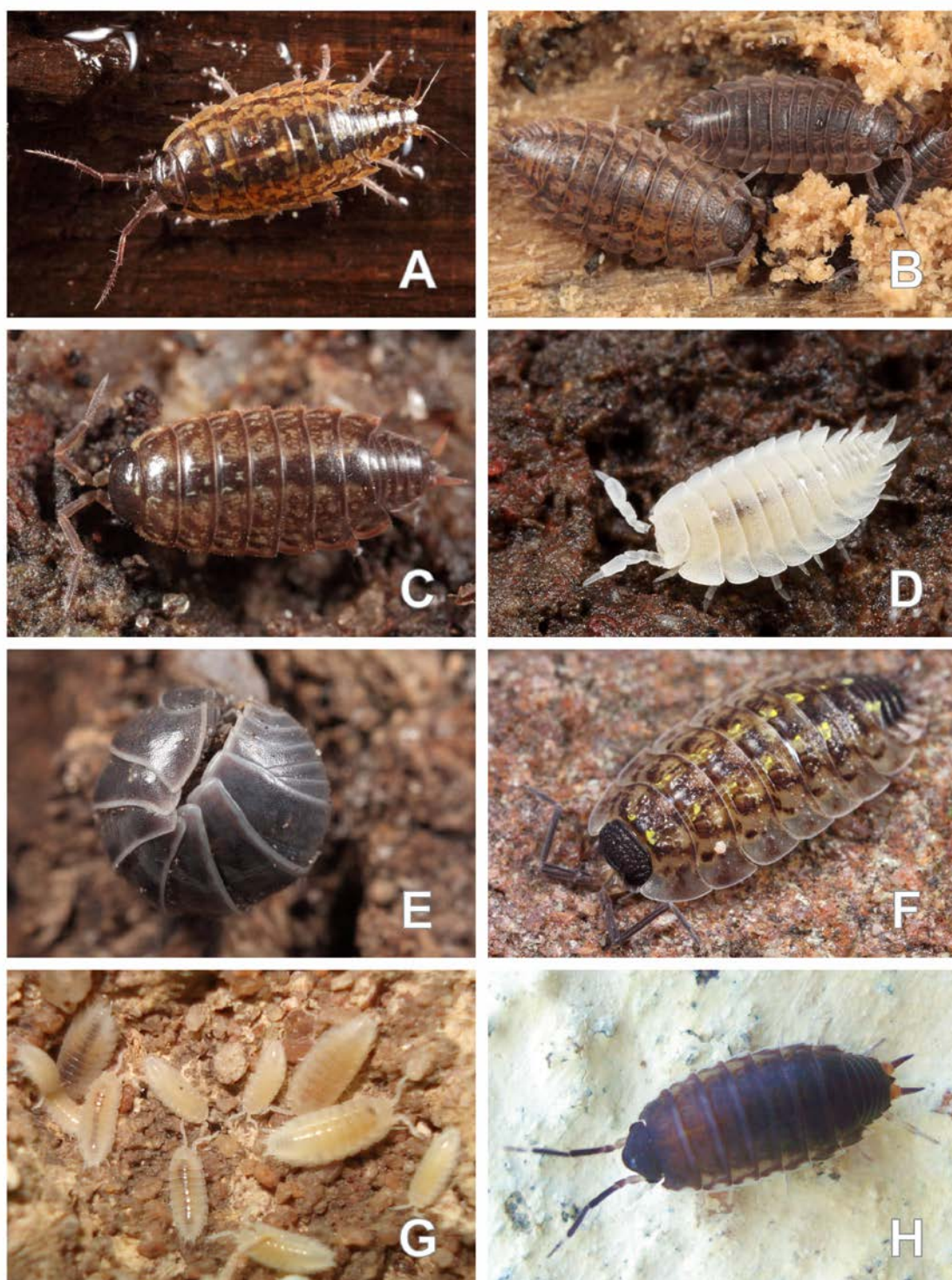


Figura 1. Exemplos de isópodes terrestres. **A)** *Ligidium hypnorum* (Cuvier, 1972); **B)** *Trachelipus rathkii* (Brandt, 1833); **C)** *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763); **D)** *Platyarthrus hoffmannseggii* Brandt, 1833; **E)** *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804); **F)** *Porcellio spinicornis* Say, 1818; **G)** *Trichorhina heterophthalma* Lemos de Castro, 1964; **H)** *Rhyscotus* sp. Fonte: A a F, retiradas de <<http://www.janvanduinen.nl/isopoda.php>>, Acessado em 20 de fevereiro de 2014.

Lista 1. Classificação de Oniscidea, baseada em Schmalfuss (1989), Erhard (1998b) e Schmidt (2002, 2003). *Fonte:* Extraída e modificada de Quadros (2009).

Subordem Oniscidea Latreille, 1829

- Diplocheta Vandel, 1957
- Família LIGIIDAE Brandt & Ratzenburg, 1831 **
- Holovericata Erhard, 1996
 - Tylida Erhard, 1998
 - Família TYLIDAE Milne-Edwards, 1840 *
- Orthogonopoda Tabacaru & Danielopol, 1996
 - Microcheta Schmalfuss, 1989
 - Família MESONISCIDAE Verhoeff, 1908
- Euoniscoidea Vandel, 1943
 - Synocheta Legrand, 1946
 - Família SCHOEBLIIDAE Verhoeff, 1938
 - Família STYLONISCIDAE Vandel, 1952 *
 - Família TITANIDAE Verhoeff, 1938
 - Família TRICHONISCIDAE Sars, 1899 *
 - Família TURANONISCIDAE Borutzky, 1969
 - Crinocheta Legrand, 1946
 - Família AGNARIDAE Schmidt, 2003
 - Família ALLONISCIDAE Schmidt, 2003
 - Família ARMADILLIDAE Brandt & Ratzenburg, 1831 *
 - Família ARMADILLIDIIDAE Brandt, 1833 **
 - Família BALLONISCIDAE Vandel, 1963 *
 - Família BATHYTROPIDAE Vandel, 1952 *
 - Família BERYTONISCIDAE Vandel, 1955
 - Família BISILVESTRIIDAE Verhoeff, 1938
 - Família CYLISTICIDAE Verhoeff, 1949
 - Família DELATORREIDAE Verhoeff, 1938
 - Família DETONIDAE Budde-Lund, 1906
 - Família DUBIONISCIDAE Schultz, 1995 *
 - Família EUBELIDAE Budde-Lund, 1899 **
 - Família HALOPHILOSCIDAE Kasselyák, 1930 **
 - Família HEKELIDAE Ferrara, 1977
 - Família IRMAOSIDAE Ferrara & Taiti, 1984
 - Família OLIBRINIDAE Budde-Lund, 1913 **
 - Família ONISCIDAE Latreille, 1806 **
 - Família PHILOSCIIDAE Kinahan, 1857 *
 - Família PLATYARTHRIIDAE Verhoeff, 1949 *
 - Família PARAPLATYARTHRIIDAE Javidkar & King, 2015
 - Família PORCELLIONIDAE Brandt & Ratzenburg, 1831 **
 - Família PUDEONISCIDAE Lemos de Castro, 1973 *
 - Família RHYSCOTIDAE Budde-Lund, 1904 *
 - Família SCYPHACIDAE Dana, 1852
 - Família SCLEROPACTIDAE Verhoeff, 1938 *
 - Família SPELAEONISCIDAE Vandel, 1948
 - Família STENONISCIDAE Budde-Lund, 1904
 - Família TENDOSPHAERIDAE Verhoeff, 1930
 - Família TRACHELIPODIDAE Strouhal, 1953 **

* Famílias com registro no Brasil;

** Famílias com registro para o Brasil (espécies exóticas apenas).

por frente. O pereon é constituído pelos sete segmentos livres remanescentes do tórax dos Malacostraca, chamados pereonitos; cada pereonito porta um par de pernas unirremes, que são os pereópodes. O pleon (abdome) é curto e consiste de cinco segmentos livres (pleonitos) e de mais um incorporado por fusão ao télson (porção distal do corpo) formando o pleotélson. Cada pleonito tem um par de pleópodes birremes. Inseridos no télson há um par de apêndices chamados urópodes, que correspondem aos apêndices modificados do sexto segmento abdominal.

As peças bucais compõem-se de: mandíbulas, que são assimétricas (Figs. 4A-B); primeiras maxilas ou maxílulas, que são compostas de um endito interno e outro externo (Fig. 4C); segundas maxilas, que são distalmente bilobadas, com sensilas no lobo interno e finas cerdas no lobo externo (Fig. 4D), um par de maxilípedes. Cada maxilípede está composto por uma pequena coxa, uma base larga formada por um endito, um palpo (reduzido a três artículos na seção Crinocheta infraordem Holoverticata) e um epipodito (SCHMIDT, 2002) (Fig. 4E).

Os oniscídeos são onívoros. Alimentam-se, na maioria das vezes, de folhíço, madeira em decomposição, plantas vivas e fungos (MONTESANTO & CIVIDINI, 2017). Deste modo, exercem um papel importante na dinâmica trófica do solo, acelerando a decomposição da vegetação (NAIR & ATTIA, 1997; NAIR *et al.*, 2002; NAIR *et al.*, 2003; SCHMIDT & LEISTIKOW, 2005; ABD EL-WAKEIL, 2015). Também possuem bactérias endossimbiontes no hepatopâncreas, que auxiliam na digestão (WANG *et al.*, 2007). Além de serem saprófagos, eles podem ser coprófagos (PAOLETTI & HASSALL, 1999; KAUTZ *et al.*, 2002; ZIMMER, 2002) complementando suas necessidades nutricionais. O hábito de granivoria é também encontrado nos oniscídeos (SASKA, 2008; SINGER *et al.*, 2012).

Uma das principais modificações que ocorreram entre os oniscídeos em virtude da adaptação para a independência da água refere-se ao marsúpio (HOESE, 1984). O marsúpio

é formado por oosteogitos no pereon ventral (Fig. 2B). Como em outros Peracarida, abriga os ovos e um estágio de jovem prematuro, manca, este diferenciado do adulto pela ausência do último par de pereópodes ainda não desenvolvido (Fig. 5A). Durante todo o período intramarsupial os ovos são nutridos e oxigenados por um fluido que preenche o marsúpio, secretado pelos cotilédones (HOESE & JANSSEN, 1989; SURBIDA & WRIGHT, 2001) (Fig. 5A). Este tipo de estratégia na reprodução provê um cuidado maternal à prole com um grande gasto energético para a fêmea (LARDIES *et al.*, 2004).

Os isópodes terrestres são fáceis de capturar em campo e de manter em laboratório, favorecendo o seu uso como ferramenta de avaliação toxicológica para ambientes contaminados (HASSALL *et al.*, 2005). Eles respondem rapidamente à contaminação e impacto ambiental com aumento de mortalidade, perda de biomassa e diminuição do número de espécies quando ocorrem altos níveis de poluição (JONES & HOPKIN, 1996). Podem acumular metais pesados, especialmente cobre (Cu) e outros como zinco (Zn), chumbo (Pb) e cádmio (Cd), que são armazenados nos lisossomas (Prosi & Dallinger, 1988). O cobre atua em diversos processos fisiológicos nos isópodes terrestres, como na respiração, sistema imune e processos digestivos; mas em altas concentrações pode interferir na sobrevivência e na reprodução (WEISSENBURG & ZIMMER, 2003). Como adotam uma estratégia de imobilizar e armazenar os metais pesados, mais do que prevenir a absorção ou aumentar a eficiência da excreção, eles agem como bioacumuladores de metais pesados.

Nos isópodes terrestres o processo de muda é bifásico (Fig. 6). A ecdise da região posterior e anterior do corpo ocorrem independentemente uma da outra (STEEL, 1982). Durante o processo de muda, eliminam parte dos metais pesados, retornando ao ambiente tanto os benéficos aos organismos, como cobre (Cu) e zinco (Zn), como os tóxicos para o ambiente, como o cádmio (Cd) e o chumbo (Pb) (UDOVIC *et al.*, 2009).

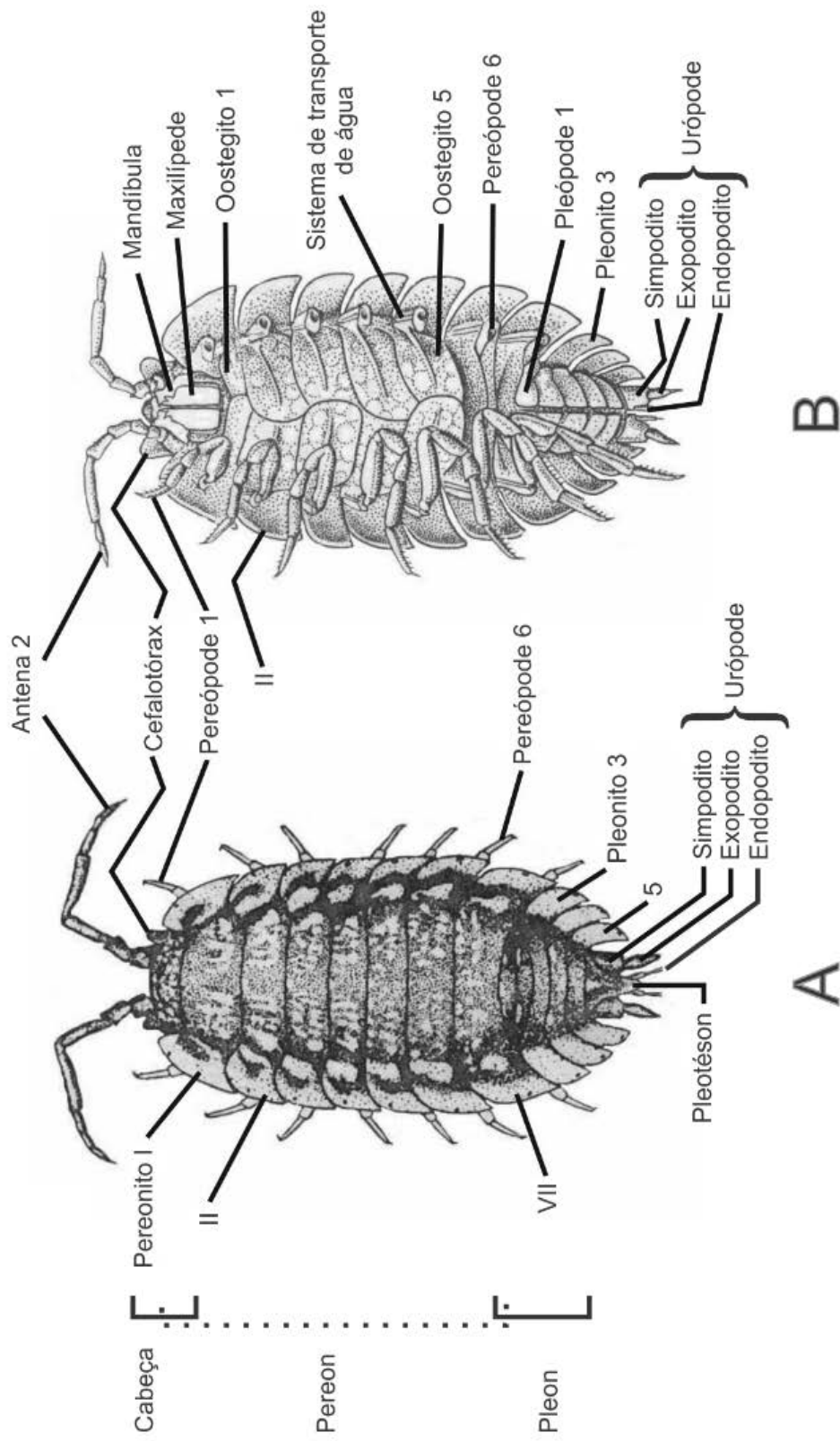


Figura 2. Estruturas morfológicas de isópode terrestre. **A)** Vista dorsal de *Oniscus asellus* Linnaeus, 1758; **B)** Vista ventral de *Porcellio scaber* Latreille, 1804. Fonte: modificado de: Kaestner (1970).

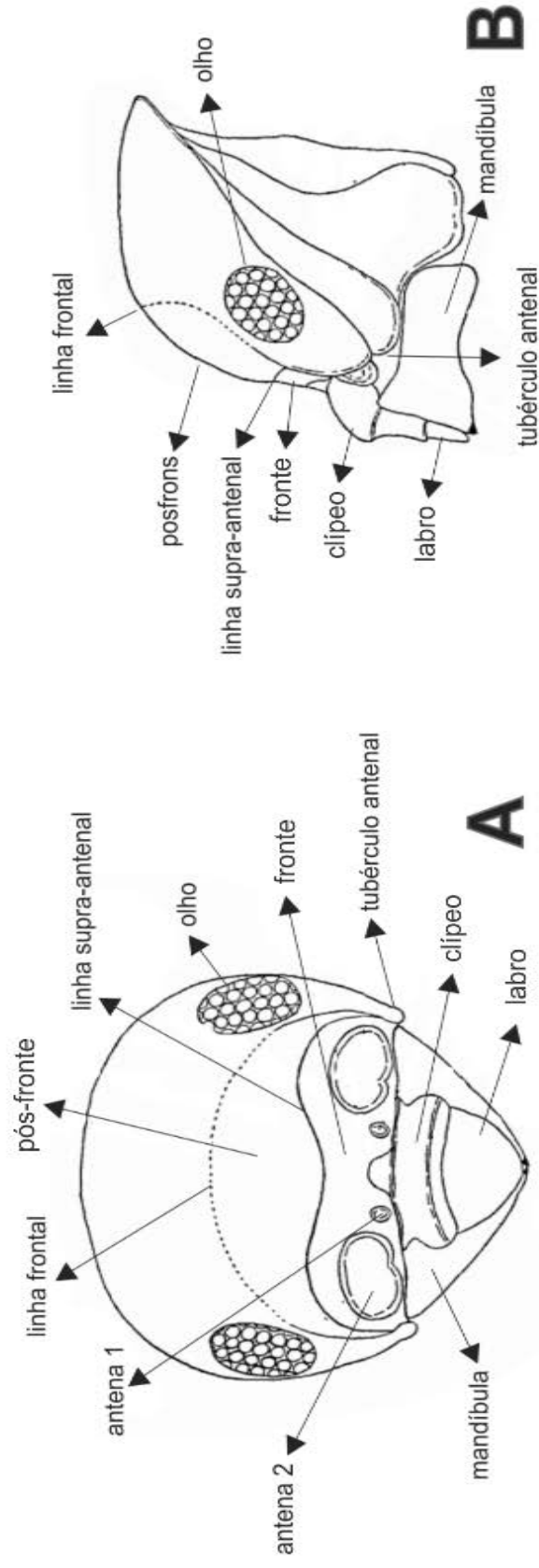


Figura 3. Cefalotórax de *Chaetophiloscia elongata* (Dollfus, 1884). **A)** Vista frontal; **B)** Vista lateral. Fonte: modificado de Vandel (1960).

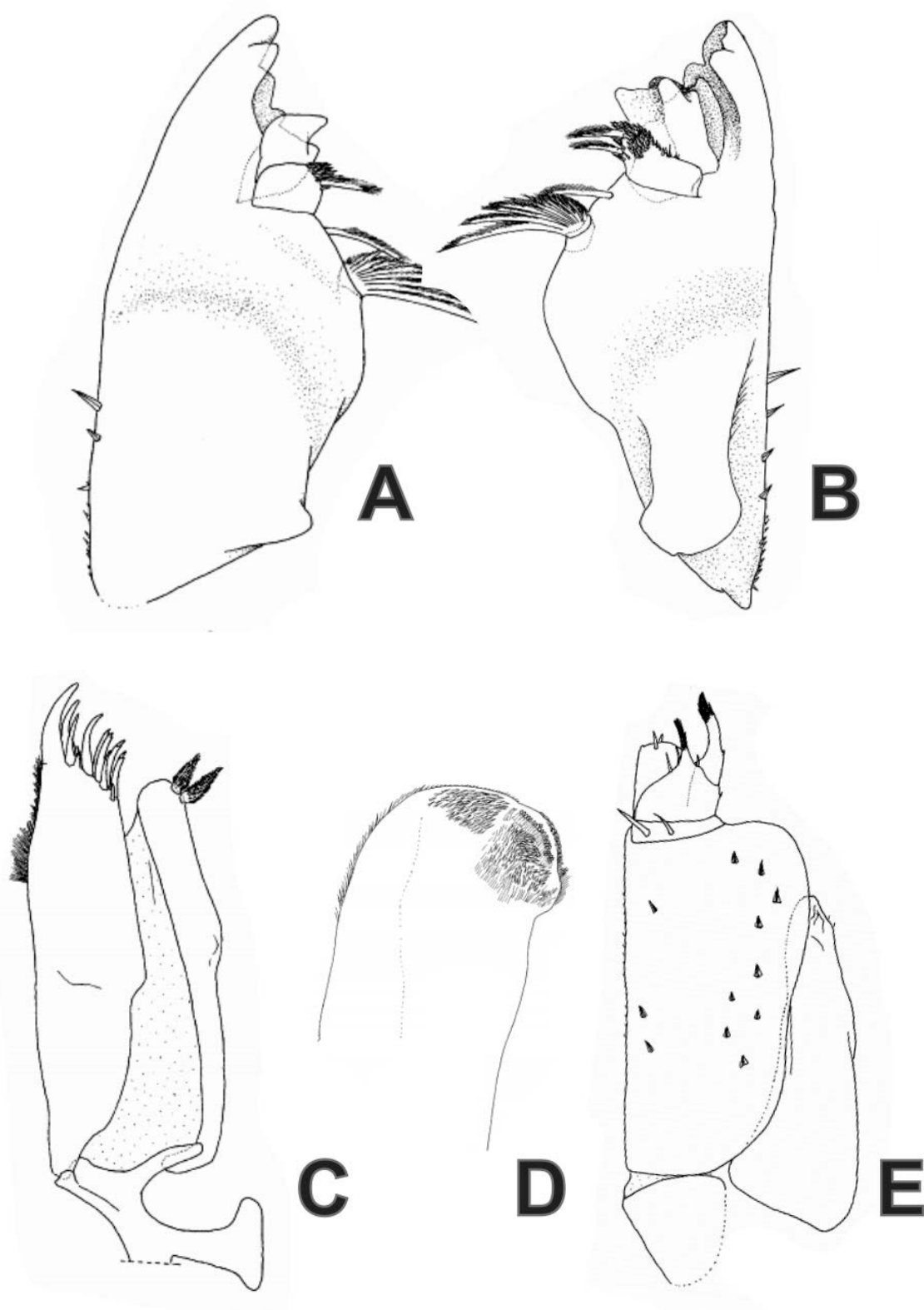


Figura 4. Peças bucais de *Neosanfilippia venezuelana* Brian, 1957. **A)** Mandíbula direita; **B)** Mandíbula esquerda; **C)** Maxílula, endito externo (ou lateral) à esquerda e endito interno (ou medial) à direita; **D)** Maxila; **E)** Maxilípede. Fonte: modificado de Schmidt (2007).

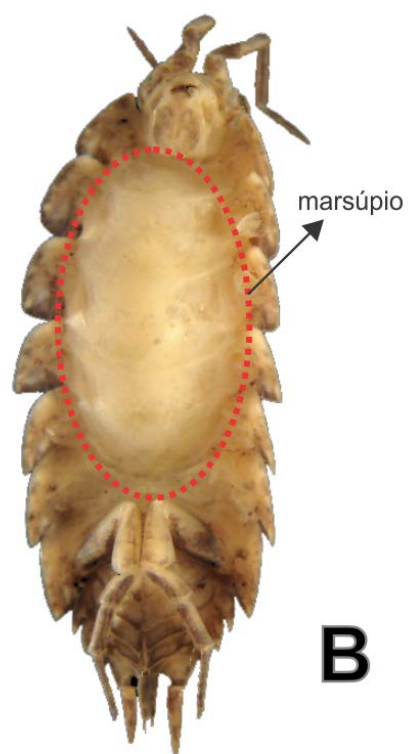


Figura 5. A) Adulto e manca; **B)** Marsúpio intumescido por mancás. Fonte: modificado de, A - <http://www.janvanduinen.nl/isopoda.php>, Acessado em 18/11/2017; B - Appel *et al.* (2011).



Figura 6. Ecdise em *Oniscus asellus* Linnaeus, 1758. **A)** Muda posterior; **B)** Muda anterior. Fonte: < <http://www.janvanduinen.nl/isopoda.php>>, Acessado em 18/11/2017.

Nos últimos anos foram publicados muitos trabalhos sobre os oniscídeos, a respeito de diversos aspectos, como por exemplo: **nutrição** (ZIMMER & TOPP, 2000; ZIMMER, 2002; CATALÁN *et al.*, 2007; SASKA, 2008; SINGER *et al.*, 2012), **taxonomia** (SOUZA *et al.*, 2015; TAITI & WYNNE, 2015; KARASAWA, 2016; BASTOS-PEREIRA *et al.*, 2017; CAMPOS-FILHO *et al.*, 2017; JAVIDKAR *et al.*, 2017; LÓPEZ-OROZCO *et al.*, 2017), **filogenia** (KLOSSA-KILIA *et al.*, 2006; POULAKAKIS & SFENTHOURAKIS, 2008; SCHMIDT, 2008; ZIMMERMANN *et al.*, 2015; LINS *et al.*, 2017), **inventários faunísticos** (KULA *et al.*, 2011; MESSINA *et al.*, 2012; KHEMAISSIA *et al.*, 2013; TABACARU & GIURGINCA, 2013; GIURGINCA *et al.*, 2014; REBOLEIRA *et al.*, 2015; KHEMAISSIA *et al.*, 2016), **biogeografia de populações** (HURTADO *et al.*, 2013; JAVIDKAR, 2014; LEE *et al.*, 2014; NIIKURA *et al.*, 2015; GREENAN *et al.*, 2017), **reprodução e desenvolvimento** (SOUSA *et al.*, 1998; KIGHT & OZGA, 2001; KIGHT & NEVO, 2004; CASTAÑEDA *et al.*, 2005; BRUM & ARAUJO, 2007; SANTHANAKUMAR *et al.*, 2014), **ecologia e comportamento** (ACHOURI & CHARFI-CHEIKHROUHA, 2005; DEIDUN *et al.*, 2011; KASHANI *et al.*, 2011; DRAHOKOUPILOVÁ & TUF, 2012; KHISAMETDINOVA & SCHMALFUSS, 2012; FARKAS *et al.*, 2013; MESSINA *et al.*, 2014) e **fisiologia e estruturas da anatomia** (GLÖTZNER & ZIEGLER, 2000; LEISTIKOW & ARAUJO, 2001; ŠUSTR *et al.*, 2005; LOMBARDO *et al.*, 2006; WRIGHT & TING, 2006; CSONKA *et al.*, 2013; DIAS *et al.*, 2013).

1.2. Histórico sistemático de Oniscidea

A descrição do histórico da sistemática de Oniscidea descrita a seguir foi baseada principalmente em Schmidt (2002), com acréscimos que remetem a trabalhos posteriores.

O primeiro a considerar o nome “Oniscides” como uma seção que corresponde à subordem atual de Oniscidea foi Latreille (1829). Brandt (1833) foi o primeiro a apresentar uma classificação que dividiu o grupo em ‘Ligieae’ e ‘Oniscinea’, e o último foi subdividido

em ‘Porcellionea’ e ‘Armadilina’. Em ‘Porcellionea’ estavam incluídos *Triconiscus* Brandt, 1833, *Platyarthrus* Brandt, 1833 e outras espécies não volvacionais, e em ‘Armadilina’, as espécies volvacionais.

Posteriormente, Milne-Edwards (1840), Koch (1844), Dana (1853) e Stebbing (1893) propuseram táxons adicionais e classificações alternativas para Oniscoidea. Vandel (1925), Arcangeli (1927), Verhoeff (1936) e Verhoeff (1938) classificaram os isópodes terrestres com base na papila genital do macho. Legrand (1946) a partir da análise detalhada da papila genital do macho e do endópode do pleópode 1, utilizou os nomes *Synocheta* e *Crinocheta* em substituição, respectivamente, aos termos *Endophora* e *Embolophora* propostos anteriormente por Verhoeff (1938) e posteriormente unidos em *Euoniscoidea* por Vandel (1943). O termo *Oniscoidea* foi utilizado anteriormente por outros autores para referir-se a todos os isópodes terrestres. O nome foi mudado para *Oniscoidea* por Kaestner (1970). Autores subsequentes (SCHMÖLZER, 1965; VANDEL, 1965; MORRIS, 1979; BOWMAN & ABELE, 1982) passaram a utilizar a classificação proposta por Legrand (1946). Holdich *et al.* (1984) propuseram uma nova classificação, mantendo as “seções” *Synocheta*, *Crinocheta* e *Diplocheta*, esta última proposta por Bowman & Abele (1982). Entretanto, Bowman & Abele (1982) dividem *Crinocheta* em *Oniscoidea* e *Armadilloidea*. Holdich *et al.* (1984) segue a classificação de Bowman & Abele (1982), porém substituem *Armadilloidea* por *Porcellionidea*, conforme utilizou Morris (1979), por acreditarem que este último teria precedência sobre *Armadilloidea*.

Subsequentemente, outros importantes trabalhos foram publicados abordando a classificação e também focados na filogenia. Wägele (1989) propôs um cladograma que inclui várias famílias de *Oniscoidea* (Fig. 7). Ele sugeriu que *Diplocheta* seria grupo irmão de *Synocheta* + *Crinocheta*. Tabacaru & Danielopol (1996) analisaram os *Crinocheta* e enumeraram algumas sinapomorfias para o grupo. Outros trabalhos foram publicados

tratando da filogenia em Crinocheta: 1 - enfatizando as relações entre as cinco principais linhagens de Oniscidea (ERHARD, 1995a, b, 1996, 1997, 1998a, b); 2 - tratando especificamente do subgrupo Crinocheta (Schmidt, 2002, 2003); 3 - estabelecendo relações filogenéticas dentro de táxons menores (e.g. *Orthometopon* Verhoeff, 1917: SCHMALFUSS (1993); *Ischioscia* Verhoeff, 1928: LEISTIKOW e SCHMIDT (2002); *Androdeloscia* Leistikow, 1999: SCHMIDT e LEISTIKOW (2005); 4 - apresentando filogenias baseadas em dados moleculares (MICHEL-SALZAT & BOUCHON, 2000; MATTERN & SCHLEGEL, 2001; MATTERN, 2003).

Atualmente, para Oniscidea, são consideradas cinco linhagens principais (Fig. 8) — Crinocheta (2.750 espécies), Synocheta (630 espécies), Ligiidae (80 espécies), Tylidae (22 espécies) e Mesoniscidae (2 espécies) (SCHMIDT, 2008). Crinocheta agrupa o maior número de famílias, seguido por Synocheta.

Schmalfuss (1989) apresentou uma classificação para Oniscidea baseada em interpretações filogenéticas. Em parte, foi uma modificação da lista classificatória de subordens de Oniscidea proposta por Holdich *et al.* (1984). Schmalfuss proveu algumas autapomorfias para Oniscoidea, considerando este táxon como unidade monofilética subordinada a Crinocheta, não incluindo Scyphacoidea, táxon que ele criou para unir Scyphacidae, posteriormente dividido por Schmidt (2002) em três grupos monofiléticos: Olibrinidae, Detonidae e Scyphacidae s.str. Actaeciidae foi reduzido a *Actaecia* Dana, 1853 por Schmidt (2002) e incluído em Scyphacidae s.str., e Tylidae foi excluído de Crinocheta por Erhard (1995b).

O monofiletismo de Crinocheta e suas relações dentro de Oniscidea foram discutidos ao longo da década de 90. Tabacaru & Danielopol (1996) apresentaram as seguintes sinapomorfias para Crinocheta: (1) Mandíbula sem *pars molaris* (processo molar), (2) endito interno da primeira maxila portando apenas 2 penicílios, (3) estômago sem a válvula do

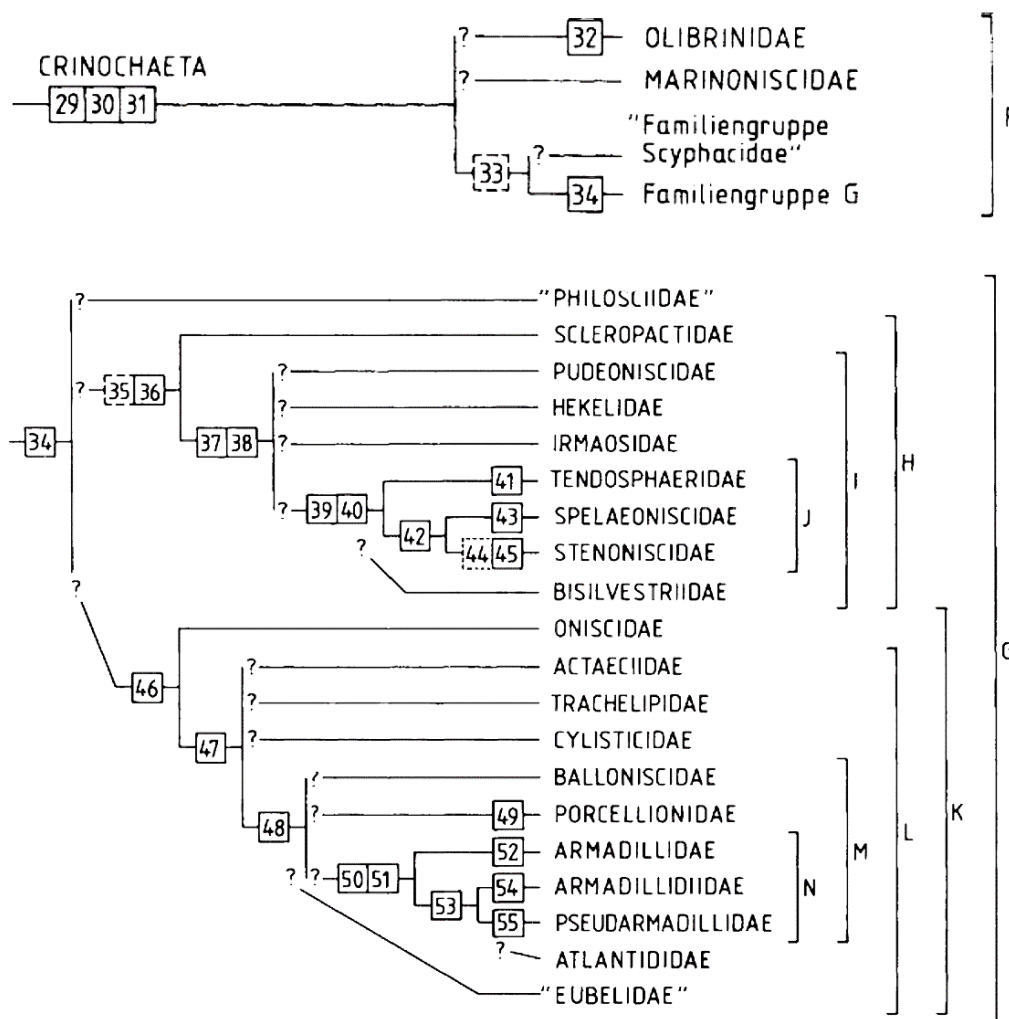


Figura 7. Cladograma proposto por Wägele (1989) das relações filogenéticas em Crinocheta. Fonte: modificado de: Wägele (1989).

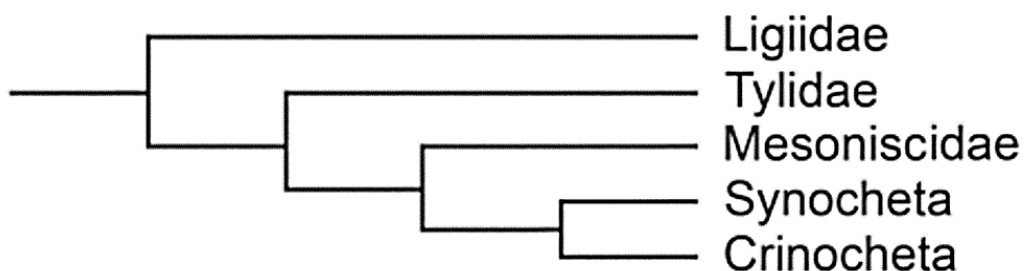


Figura 8. Relações filogenéticas dentro de Oniscidea, propostas por Schmidt (2008).

esôfago (*superomedianum*), (4) Endópodes do pleópode 1 do macho com funil espermático, (5) tendência a redução da fileira de setas condutoras de água nos pereópodes 6 e 7, (6) cotilédones, (7) tendência à formação de órgãos respiratórios com orifícios dorsais. A maioria destes caracteres foi posteriormente considerada não aplicável. Publicações seguintes, focadas na morfologia de estruturas (ERHARD, 1996, 1997, 1998b) e na biologia molecular (MICHEL-SALZAT & BOUCHON, 2000; MATTERN, 2003) suportaram a monofilia de Crinocheta. Entretanto, hipóteses de grupos monofiléticos em Crinocheta, até aquele momento, eram quase inexistentes. Schmidt (2002) examinou 73 espécies de Crinocheta, classificadas em diferentes famílias. Ele aplicou o método filogenético e apresentou hipóteses de parentesco que podem ser consideradas as primeiras tentativas de cursar as relações naturais entre os táxons de Crinocheta (Fig. 9). Schmidt (2008) sumarizou todas as hipóteses pra relações internas e externas de Oniscidea, tanto pré-filogenéticas como filogenéticas.

Schmidt (2008) deu várias sinapomorfias para Crinocheta, por exemplo:

- (1) Endópodes do pleópode 1 do macho lanceolado, com funil espermático dorsomedial;
- (2) Lamelas medianas do endópodes do primeiro par de pleópodes abrigam a parte distal da papila genital;
- (3) Papila genital com escudo ventral fortemente esclerotizado;
- (4) Fêmeas ovadas portando “cotilédones” no marsúpio;
- (5) Processo molar substituído por um tufo de cerdas plumosas.

Outros trabalhos posteriores discutiram as relações filogenéticas entre os subgrupos de Crinocheta, mas em categorias infragenéricas, utilizando análise molecular (ex.: POULAKAKIS & SFENTHOURAKIS, 2008 – *Orthometopon*; LEE *et al.*, 2014 – *Spherillo*

Dana, 1853; ZIMMERMANN *et al.*, 2015 – *Atlantoscia* Ferrara & Taiti, 1981; KARASAWA, 2016 – *Burmoniscus* Collinge, 1914).

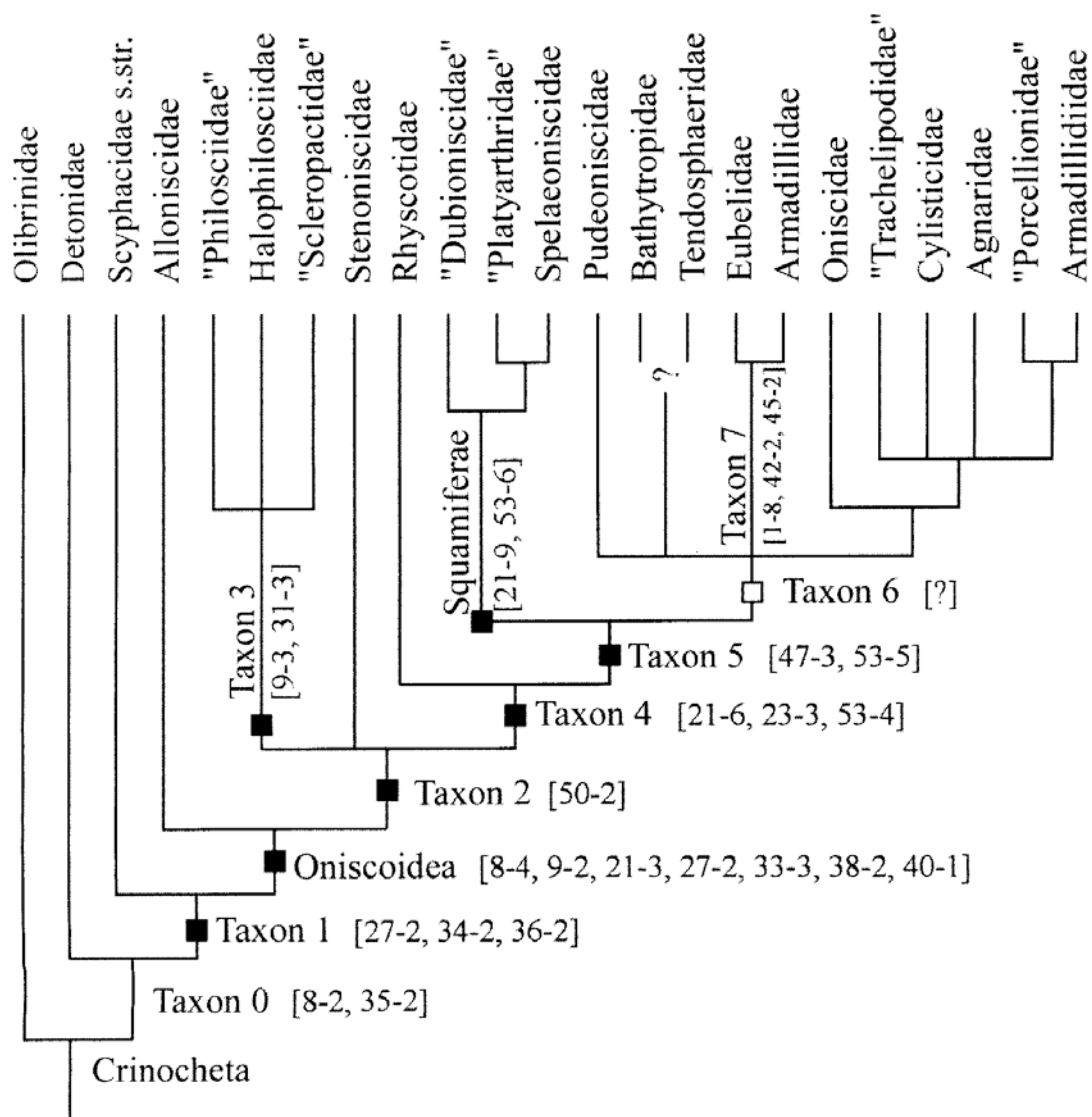


Figura 9. Cladograma proposto por Schmidt (2002) com as hipóteses filogenéticas para Crinocheta. Ver descrição dos caracteres nos anexos.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Avaliar a consistência dos caracteres e das relações filogenéticas propostos para os táxons de Crinocheta.

2.2. Objetivos específicos

- Revisar criticamente os grupos monofiléticos propostos em Crinocheta;
- Reavaliar os caracteres que foram utilizados para dar suporte aos agrupamentos monofiléticos em Crinocheta;
- Indicar novos caracteres consistentes para as análises filogenéticas de Crinocheta;
- Propor possíveis sinapomorfias para os táxons de Crinocheta.

3. METODOLOGIA

Tentou-se conseguir toda a literatura possível referente aos táxons de Oniscidea, com foco nos grupos referentes a Crinocheta. A princípio, foram buscados os trabalhos que contivesse qualquer ilustração da morfologia das estruturas de isópodes terrestres, principalmente as incluídas em trabalhos taxonômicos.

Google Acadêmico, Portal de Periódicos CAPES, Scielo, Biodiversity Heritage Library, Gallica e o buscador do Google foram consultados para um levantamento bibliográfico exaustivo.

Quando necessário, foram solicitadas bibliografias a bibliotecas de instituições superiores, a especialistas ou aos autores dos trabalhos.

Toda literatura conseguida foi cadastrada no Endnote X7, um software gerenciador de referências desenvolvida pela Clarivate Analytics.

Concomitante com a busca por bibliografia foi realizada a montagem das fichas pictóricas. A montagem consistiu em preparar fichas ou pranchas com o indicativo do nome da espécie (e suas sinonímias) e da referência que a figura foi extraída (Fig. 10) e das figuras das espécies em estudo, extraídas de trabalhos de cunho taxonômico, principalmente (Fig. 11). As fichas montadas eram agrupadas por espécies e classificadas por famílias, independente se as imagens eram de diferentes fontes. Também, as pranchas foram duplicadas e agrupadas por estrutura morfológica, seguindo também a classificação por família (Fig. 12). A classificação das espécies em famílias seguiu a proposta de Schmalzfuss (2004) e trabalhos relevantes subsequentes.

Com as fichas prontas, elas foram espalhadas sobre uma ampla superfície, lado a lado, seguindo a classificação das famílias (Fig. 13). Esta disposição das fichas permitiu a visualização da imagem das estruturas e simultaneamente realizar uma comparação cognitiva entre as espécies. Neste método, quando um caráter se mostra putativo, é possível

Erophilsocia Vandel, 1972
Crinocheta: family Philosciidae

***Erophilsocia longistyla* Vandel, 1972**

BIBL. – #366 VANDEL 1972g (figs.); #36 LEISTIKOW & WAGELE 1999; #32 LEISTIKOW 2001i (figs.).

DISTR. – Colombia: regions of Bogotá and Montserrate.

Figura 10. Modelo de ficha da espécie *Erophilsocia longistyla* Vandel 1972.

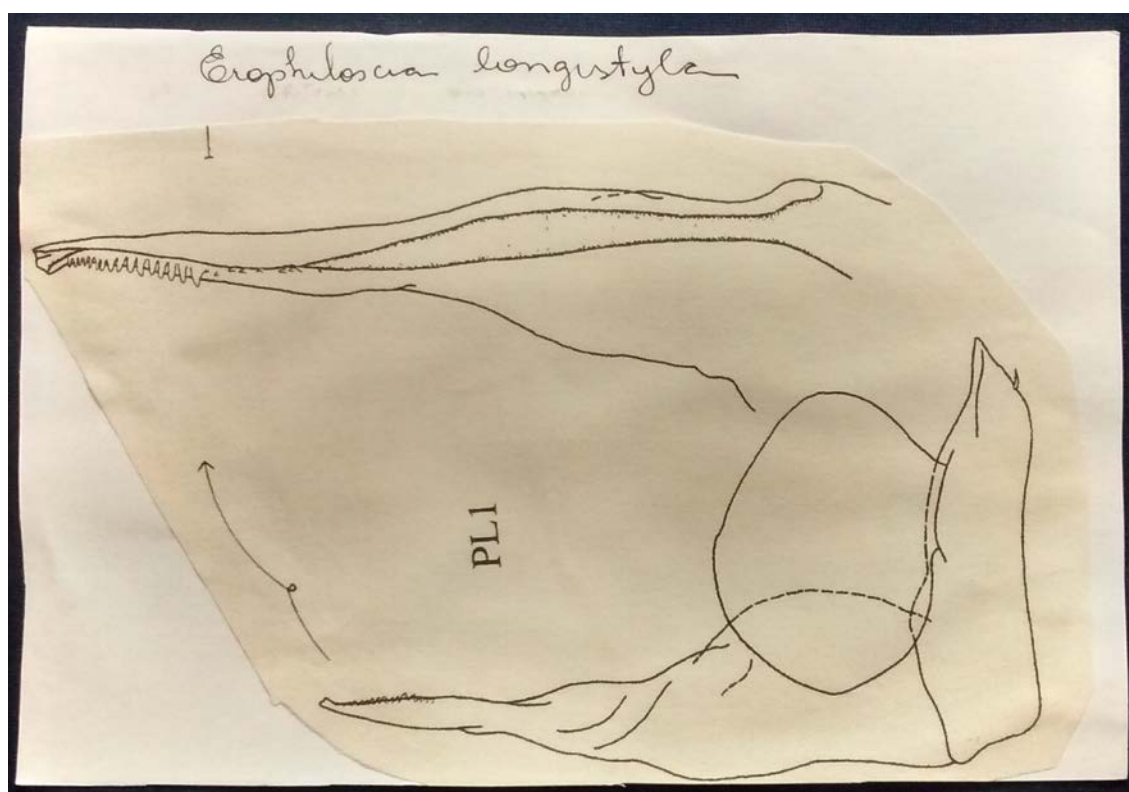


Figura 11. Ficha pictórica do pleópode 1 do macho de *Erophilsocia longistyla*. Fonte: Leistikow (2001b).



Figura 12. Modo de organização das fichas montadas.

a verificação de sua abrangência dentro do táxon estudado, assim como suas variações e possíveis estruturas homólogas.

Uma das desvantagens, é que dependendo da quantidade de informação sobre o táxon, o volume de fichas produzidas será maior, necessitando assim de um espaço amplo para espalhar as fichas. Como o espaço utilizado era de uso comum, as salas de aula com bancada, sempre ao fim do trabalho diário as fichas eram recolhidas.

Comparar as fichas requer uma atenção cuidadosa e criteriosa. É um processo investigativo, prolongado, que muitas vezes demoram alguns dias observando apenas uma estrutura. Isso porque é necessária uma adaptação visual para começar a enxergar os caracteres ocultos nas estruturas.

O acervo bibliográfico era consultado sempre que um desenho continha informações não discerníveis. A interação entre a literatura e a visualização das imagens permitiu uma melhor correlação entre os caracteres e os grupos taxonômicos analisados.



Figura 13. Fichas dispostas para observação.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Validade filogenética dos táxons considerados famílias de Crinocheta

Em Crinocheta, atualmente são reconhecidas 30 famílias (SCHMALFUSS, 1989; QUADROS, 2009; JAVIDKAR *et al.*, 2015) (ver Lista 1) que reúnem aproximadamente 2750 espécies de isópodes terrestres (JAVIDKAR, 2014).

As famílias de Oniscidea foram estabelecidas principalmente durante os séculos XIX e XX, período em que os estudos taxonômicos tiveram alto alcance com a publicação de volumosos estudos faunísticos de áreas geográficas particulares. As famílias foram constituídas sem embasamento filogenético. Representam agrupamentos de organismos com base nas semelhanças fenotípicas observadas.

Os estudos filogenéticos em Crinocheta são ainda bastante incipientes. Poucos táxons tiveram seu monofiletismo testado. Schmidt (2002, 2003, 2007) e Leistikow (2001g) avançaram bastante na tentativa de resolver a situação filogenética entre os táxons de Crinocheta e testaram a monofilia de algumas famílias.

Das famílias pertencentes a Crinocheta, somente algumas mostram-se monofiléticas, e ainda assim as sinapomorfias não são em geral fortes o suficiente para sustentação da sua monofilia.

O status filogenético destas famílias encontra-se assim:

- **OLIBRINIDAE** (Figs. 14A-C)

É constituído por quatro (4) gêneros: *Olibrinus* Budde-Lund, 1913, *Adoniscus* Vandel, 1955, *Namiboniscus* Schmidt, 2001 e *Paradoniscus* Taiti & Ferrara, 2004. Schmidt (2002) analisou apenas duas espécies, *Olibrinus truncatus* Taiti & Ferrara, 1991 e *O. kushimotoensis* Nunomura, 1992. Espécies de *Adoniscus* não foram consideradas na análise por falta de material, e a literatura com as descrições das espécies do gênero não permitiu a obtenção de informações suficientemente detalhadas para uso filogenético.

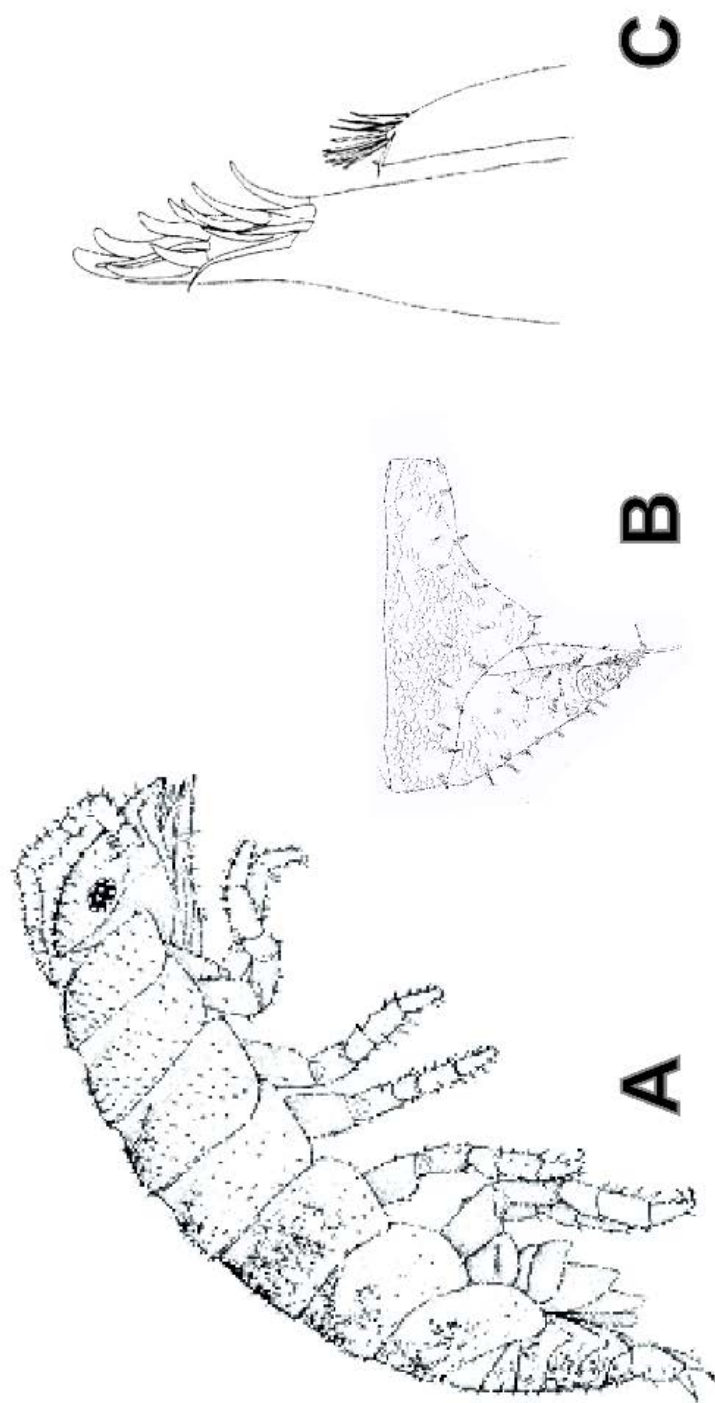


Figura 14. Olibrinidae. *Nambioniscus brevicornis* Schmidt, 2001: **A)** Habitus lateral; **B)** Pleotelson e urópode; *Olibrinus truncatus*: **C)** Endito externo e interno, respectivamente, da maxílula. Fonte: A e C- Schmidt (2001) e B - Schmidt (2002).

Schmidt (2002) aponta as seguintes sinapomorfias para Olibrinidae, baseadas nas espécies analisadas de *Olibrinus*: (1) Simpodito do urópode alongado, cilíndrico, maior que o endopodito e muito maior que o pleotelson (Fig. 14B); (2) Endito interno da primeira maxila com um ápice agudo coberto com cerdas (Fig. 14C); (3) Endito externo da primeira maxila com o número de dentes/setas como presente nos Oniscidea “superiores” (Fig. 14C); estes dentes são todos simples, não havendo distinção entre eles, exceto pela “*slender stalk*”. A margem apical é fortemente oblíqua. (4) Papila genital com um escudo ventral ultrapassado por um lobo arredondado e orifícios genitais na posição subapical e lateral deste lobo.

Com a inclusão dos gêneros *Namiboniscus* e *Paradoniscus*, as sinapomorfias para Olibrinidae foram reconsideradas por Schmidt (2008). As sinapomorfias citadas anteriormente 1 e 4 foram excluídas, as sinapomorfias 2 e 3 foram alteradas e uma nova sinapomorfia foi acrescentada. Deste modo, foram dadas as seguintes sinapomorfias: (1) Endito medial da primeira maxila com um ápice agudo coberto com cerdas, e dois muito pequenos, representando penicílios vestigiais; (2) Endito lateral da primeira maxila com 13 dentes e uma “*slender stalk*”. O fato de que 13 dentes são simples e não haver diferenciação entre eles é apomórfico. Margem apical fortemente oblíqua; margem lateral sem granja de cerdas; (3) Endito do maxilípode proximamente mais afastado da margem mesal do basepodito.

Olibrinidae aparentemente é um táxon não monofilético. Os caracteres 1 e 2 citados por Schmidt (2008) são de difícil entendimento. O endito medial apresenta-se comumente em Oniscidea possuindo dois penicílios com o canto em forma de um pequeno tubérculo pontiagudo. Entretanto, a quantidade de penicílios é variante dentro de Oniscidea. Nos representantes de Ligiidae formas com três penicílios estão presentes. Em Olibrinidae o

endito medial é descrito com o ápice coberto por cerdas e dois penicílios vestigiais, mas o entendimento desta estrutura ainda não está claro.

Apesar de Schmidt (2008) se referir aos dentes do endito da maxila 1 todos simples como apomórfico, esta condição está presente também em espécies de *Tylos* Audouin, 1826 e *Synocheta*, táxons externos ao grupo em questão. Estes dentes podem ser encontrados em diversos estados, como pectinados, fendidos com o ápice formando duas ou mais pontas, com cerdas etc.

Percebe-se que ao se considerar três novas espécies (*Namiboniscus brevicornis* Schmidt, 2001, *Paradoniscus aquaticus* Taiti & Ferrara, 2004 e *P. degeesti* Taiti & Ferrara, 2004) após a primeira análise em Schmidt (2002) as relações filogenéticas existentes tomaram um novo arranjo. Isso corrobora que, quanto maior o universo considerado na análise, tanto de táxons do grupo-interno como também de caracteres, respostas mais concretas podem ser obtidas.

- **SCYPHACIDAE** (Figs. 15A e B)

A família foi fragmentada em prováveis grupos monofiléticos por Schmidt (2002). A divisão resultou em Scyphacidae, constituída pelos gêneros *Scyphax* Dana, 1853 e *Actaecia*, Detonidae que inclui os gêneros *Detonella* Budde-Lund, 1904, *Deto* Guérin-Méneville, 1836 e *Armadilloniscus* Uljanin, 1875 e Alloniscidae pelo gênero *Alloniscus* Dana, 1854.

Para Scyphacidae são consideradas as seguintes sinapomorfias, segundo Schmidt (2008): (1) Olhos compostos seleniformes de cerca de 80 omatídeos (ou mais) (Fig. 15A) e mudanças na morfologia do cefalotórax relacionadas ao formato do olho; (2) A primeira antena tem o segundo artículo mais longo e o artículo distal é muito curto (Fig. 15B).

A presença de grande quantidade de omatídeos no olho dos Oniscidea (mais de 100) é considerada uma condição plesiomórfica. Nos grupos mais derivados dentro de Crinocheta percebe-se claramente a redução na quantidade de omatídeos. Essa redução a números

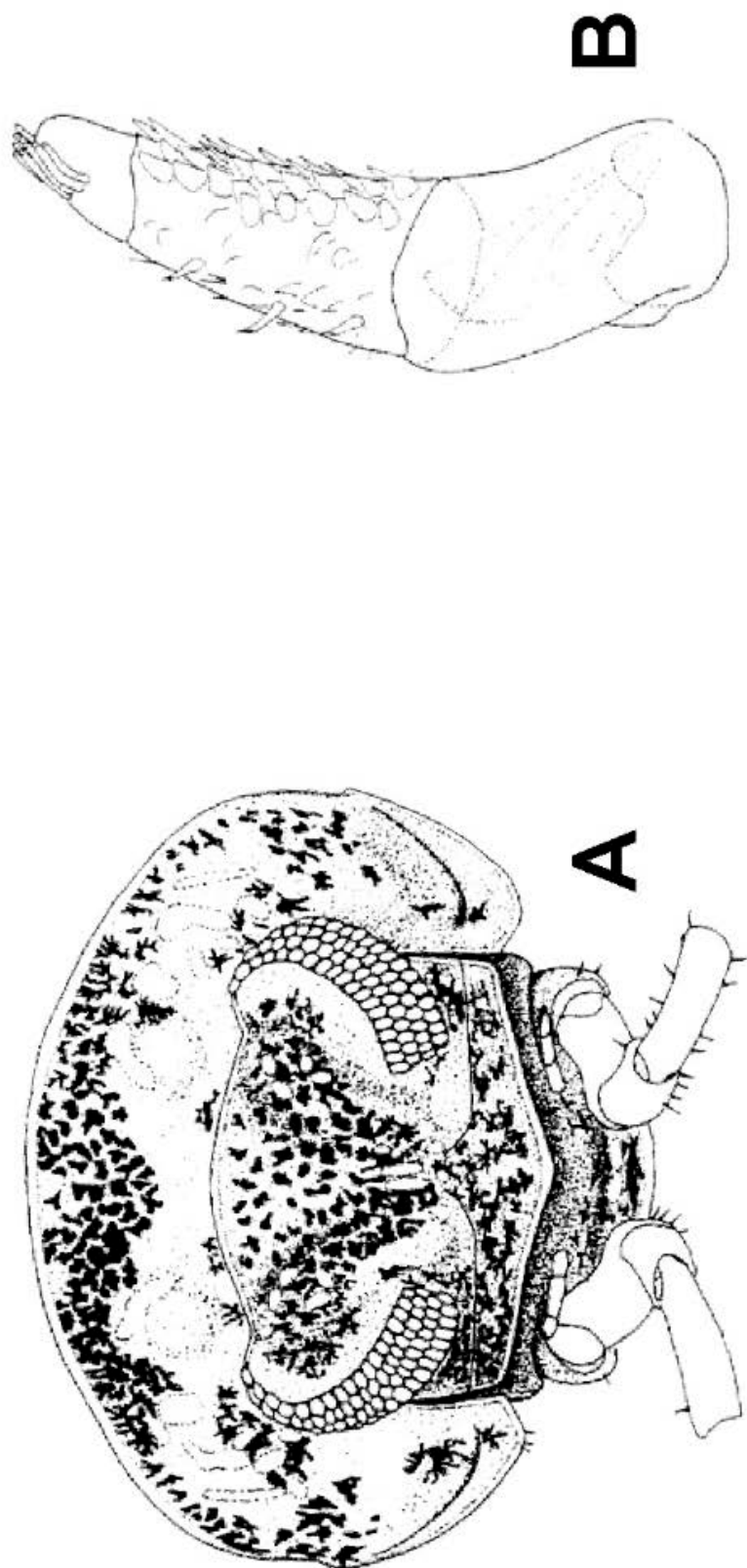


Figura 15. Scyphacidae. *Actaecia euchroa* Dana, 1853: **A)** Cefalotórax, vista frontal; **B)** Primeira antena ou anténula. Fonte: Schmidt (2002).

mínimos (menor que 5) pode ter acontecido várias vezes ao longo da evolução. Entretanto se ocorreu alteração na organização dos omatídeos e/ou na estrutura deles, são necessários estudos para averiguar os estados presentes nos diversos Oniscidea. Em *Trichorhina heterophthalma* há a presença de dois omatídeos, porém um omatídeo se destaca por ser maior que o outro. Assim, a redução no número de omatídeos, evento comum dentro de Crinocheta pode não necessariamente ter ocorrido independentemente nas diferentes espécies. Pode-se tratar de diferentes tipos de redução e, portanto, de caracteres distintos.

A forma do caráter 2, referente aos artículos da primeira antena, também é uma condição encontrada em *Ligia* Fabricius, 1798. Deste modo, não seria um caráter exclusivo para este grupo.

- **DETONIDAE** (Figs. 16A-C)

Táxon não monofilético. Schmidt (2008) dá as seguintes sinapomorfias para a família: (1) Superfície tergal tuberculada (Figs. 16A-B); (2) Cefalotórax com lobos laterais distintos delimitados pela linha supra-antenal (Fig. 16C).

Os dois caracteres apresentados não sustentam a família Detonidae. As linhas transversais, como a linha supra-antenal, são normalmente codificadas nas análises filogenéticas como presentes ou ausente. Entretanto, estas estruturas são mais informativas que este tipo de codificação binária. Diversas transformações independentes precisariam ser levadas em consideração. As linhas frontal e supra-antenal e os lobos laterais são estruturas que necessitam de um estudo aprofundado para que os reais estados possam ser descritos e entendidos. Métodos de análise de ultraestrutura podem ser úteis para obter este tipo de informação, desde que sejam aplicados em um número suficiente de espécimes, que possibilitem a comparação entre eles.

A ornamentação do tegumento está presente em todo o grupo Oniscidea. A presença de tubérculos pode ser encontrada em diversas espécies de Synocheta e outros Crinocheta,

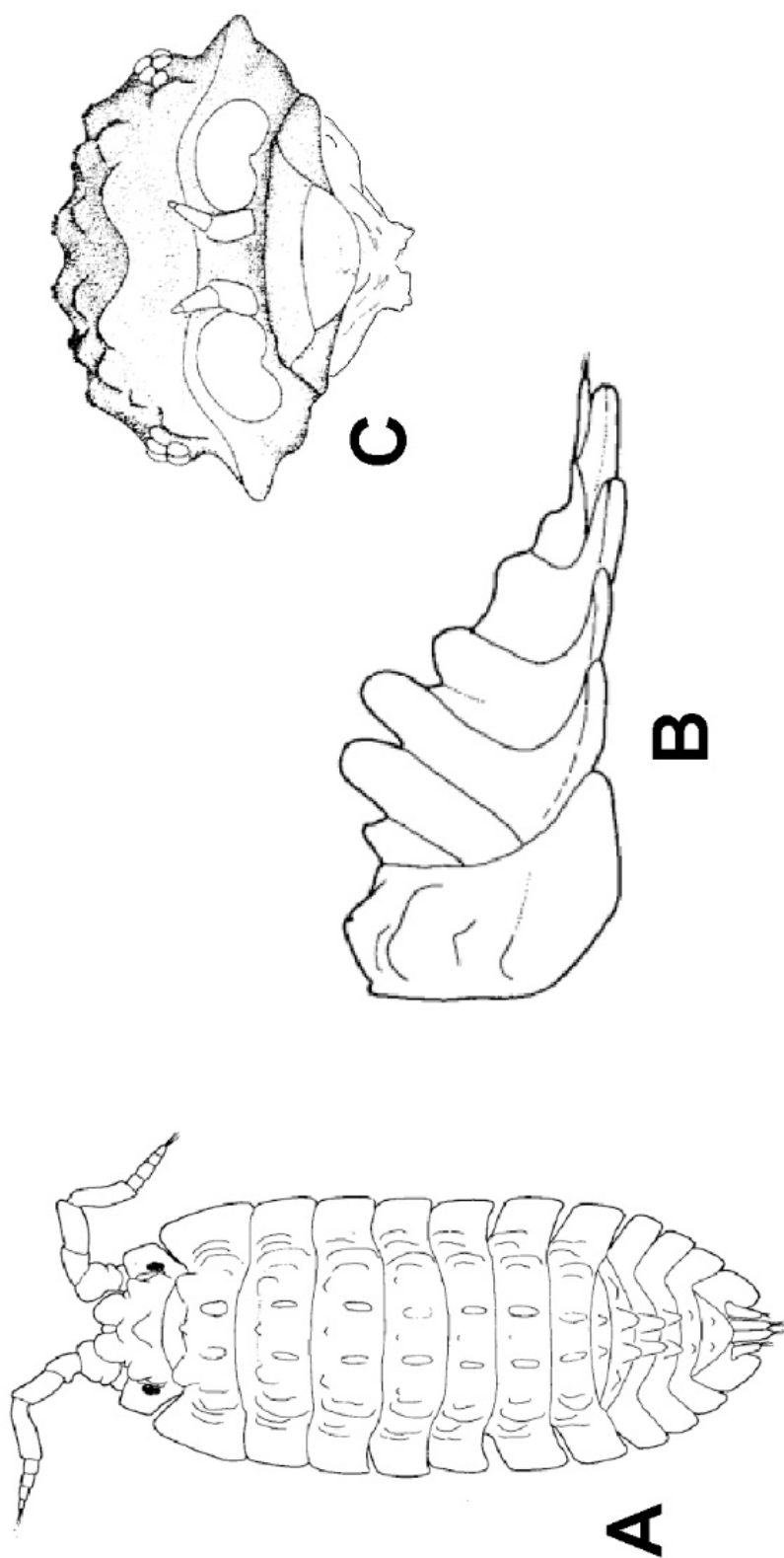


Figura 16. Detonidae. *Armadilloniscus hoonsooi* Kwon & Wang, 1996: **A)** Habitus dorsal; **B)** Vista lateral do pereonito 7 e do pleotelson; *Detonella papillicornis* (Richardson, 1905): **C)** Cefalotórax, vista frontal. Fonte: A e B - Kwon & Wang (1996), C - Schmidt (2002).

como representantes dos gêneros *Bathytropa* Budde-Lund, 1885, *Pseudarmadillo* Saussure, 1857 e da família Armadillidae.

Há muitos caracteres presentes nos representantes do antigo grupo Scyphacidae que requerem uma análise mais minuciosa. Provavelmente os grupos derivados da divisão de Schmidt (2002) possam ser redefinidos em grupos menores mais consistentes. O compartilhamento de caracteres desses grupos considerados mais basais com outros táxons que se encontram em uma posição mais derivada exige uma análise mais acurada para melhor definir se esses caracteres são homólogos ou não, como nas espécies de *Armadilloniscus*, gênero considerado monofilético por Taiti & Ferrara (1989) e Schmidt (2002). Este gênero tem características comuns com grupos mais basais, porém também possui caracteres apomórficos que os aproximam dos armadilídeos.

- **ALLONISCIDAE** (Figs. 16A-D)

A família foi determinada por Schmidt (2003) para abrigar apenas o gênero *Alloniscus* (Fig. 17A), que foi separado de Scyphacidae. As sinapomorfias descritas para o gênero (e consequentemente para a família) não são consistentes para tornar a família Alloniscidae monofilética. As sinapomorfias são: (1) Campo respiratório dorsal nos exópodes dos pleópodes 1-5 (Figs. 17 C-D); (2) Seta dactilar com o ápice alargado, aparentando a forma de uma faca (Fig. 17B).

A presença de campos respiratórios no exópode dos cinco pares de pleópodes (caráter 1) é encontrado também em outras espécies, como *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833). Os pulmões pleopodais ainda são um enigma à luz da filogenia dos oniscídeos. Um tipo de seta dactilar muito parecida com a descrita no caráter 2 pode ser observada em algumas espécies de *Ischioscia*. Leistikow & Schmidt (2002) denominam este tipo de seta como tendo a forma de uma espátula.

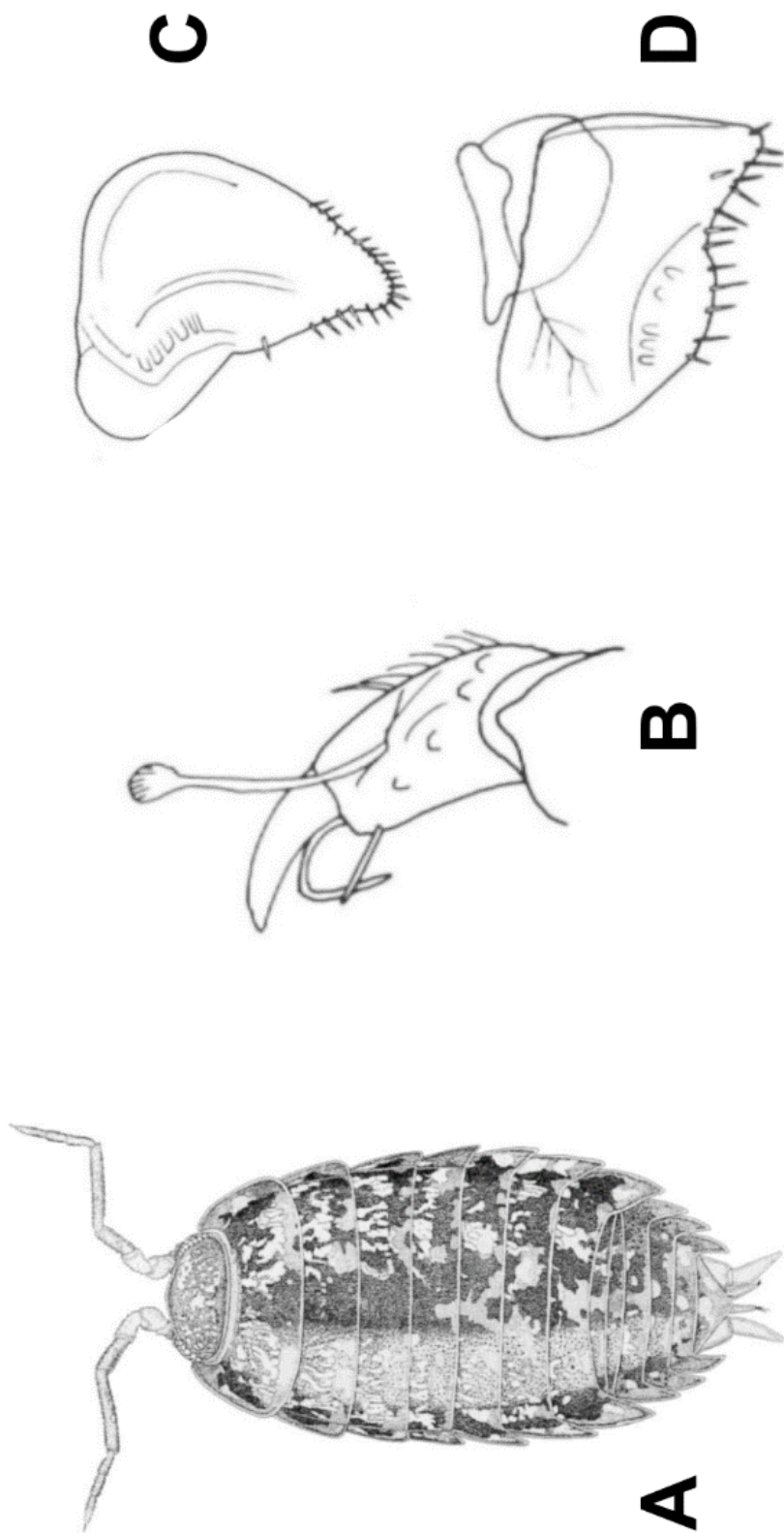


Figura 17. Alloniscidae. *Alloniscus pigmentatus* Budde-Lund, 1885: **A)** Habitus dorsal; *Alloniscus oahuensis* Budde-Lund, 1885: **B)** Dáctilo do pereópode 7; *Alloniscus perconvexus* Dana, 1856: **C)** Exópode do pereópode 1 ♂; **D)** Exópode do pereópode 5 ♂. Fonte: A - Schmidt (2003); B a D - Schultz (1984).

- **PHILOSCIIDAE** (Fig. 18A-D)

Historicamente sempre se suspeitou que esta família não fosse monofilética. Leistikow (2001g) confirmou este fato ao realizar a análise filogenética entre os táxons de Philosciidae da América do Sul. Os representantes desta família provavelmente devem se diluir em diversas unidades monofiléticas de Crinocheta. As características que permitirão associá-los a estes táxons, frequentemente em posição basal, ainda precisam ser definidas.

Alguns táxons da família Scleropactidae possuem sinapomorfias putativas compartilhadas com táxons de Philosciidae, reveladas em análises filogenéticas já realizadas para estas duas famílias. Porém é necessária uma análise mais ampla que englobe todo o grupo de representantes excluídos quando tais análises foram realizadas. No caso da família Philosciidae foram consideradas apenas as espécies da América do Sul, e no caso de Scleropactidae, somente as espécies da Região Neotropical.

- **HALOPHILOSCIIDAE** (Fig. 19A-C)

Contém dois gêneros *Halophiloscia* Verhoeff, 1908 (13 espécies atlânticas) e *Littorophiloscia* Hatch, 1947 (26 espécies de larga distribuição nas zonas litorâneas do mundo), unidos por uma morfologia única do vaso deferente que se dobra duas vezes ao longo do percurso. Há um terceiro gênero, *Stenophiloscia* Verhoeff, 1908 (3 espécies mediterrâneas), que não foi mencionado por Leistikow (2001g) e Schmidt (2003, 2008), mas não há detalhes suficientes para confirmar seu parentesco com os outros dois gêneros, tornando a monofilia desta família indeterminada.

- **SCLEROPACTIDAE** (Fig. 20A e B)

As relações filogenéticas entre os táxons de Scleropactidae foram verificadas por Schmalfuss (1980), Taiti *et al.* (1986) e Schmidt (2007), que também testaram a monofilia da família. Os autores não encontraram sinapomorfias que sustentassem o grupo. Portanto, Scleropactidae é um táxon parafilético.

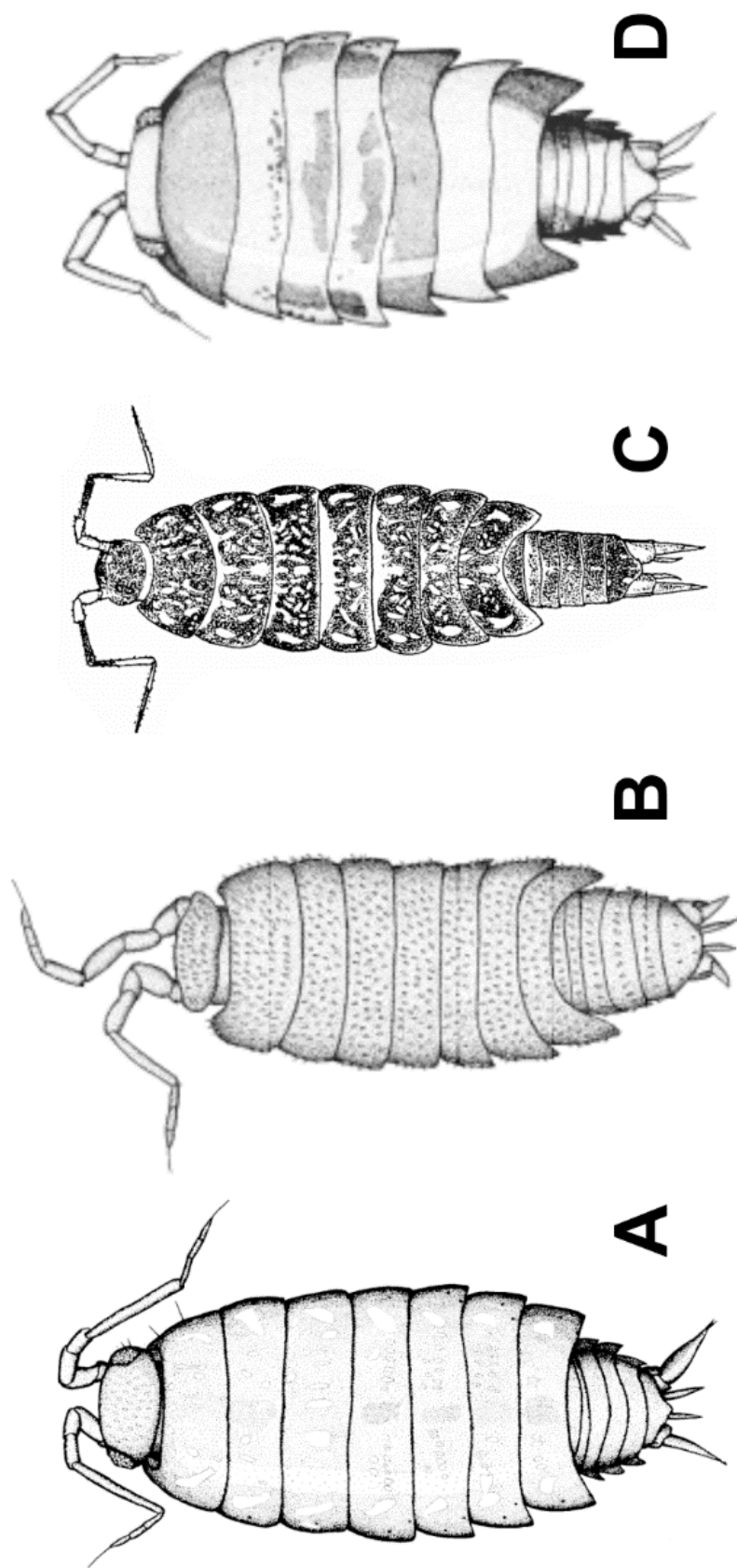


Figura 18. Philosciidae. Habitus dorsal: **A)** *Tropiscia flagellata* Vandel, 1968; **B)** *Caraiiboscia christiani* Leistikow, 2001; **C)** *Philoscia lodnensis* Ramakrishna, 1969; **D)** *Ischioscia zebricolor* Leistikow, 1999. Fonte: A - Leistikow (2001f), B - Leistikow (2001e), C - Ramakrishna (1995), D - Leistikow (2001c).

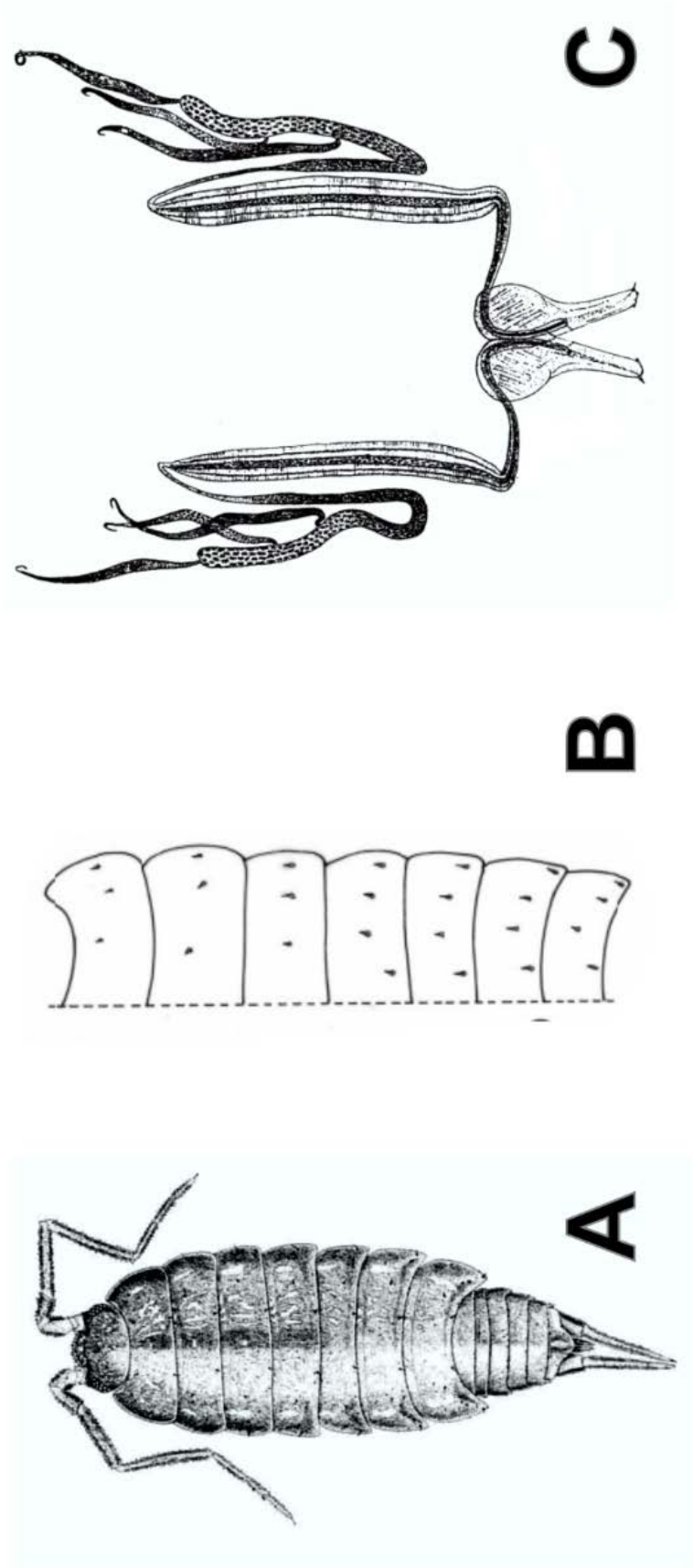


Figura 19. Halophilosciidae. *Halophiloscia couchii* (Kinahan, 1858): **A)** Habitus dorsal; *Halophiloscia rodriguezi* Taiti & López, 2008: **B)** Pereonitos com disposição dos noduli laterales; *Halophiloscia* sp.: **C)** Aparato genital masculino. Fonte: A - Schmidt (2003), B - Taiti & López (2008), C - Schmidt (2008).

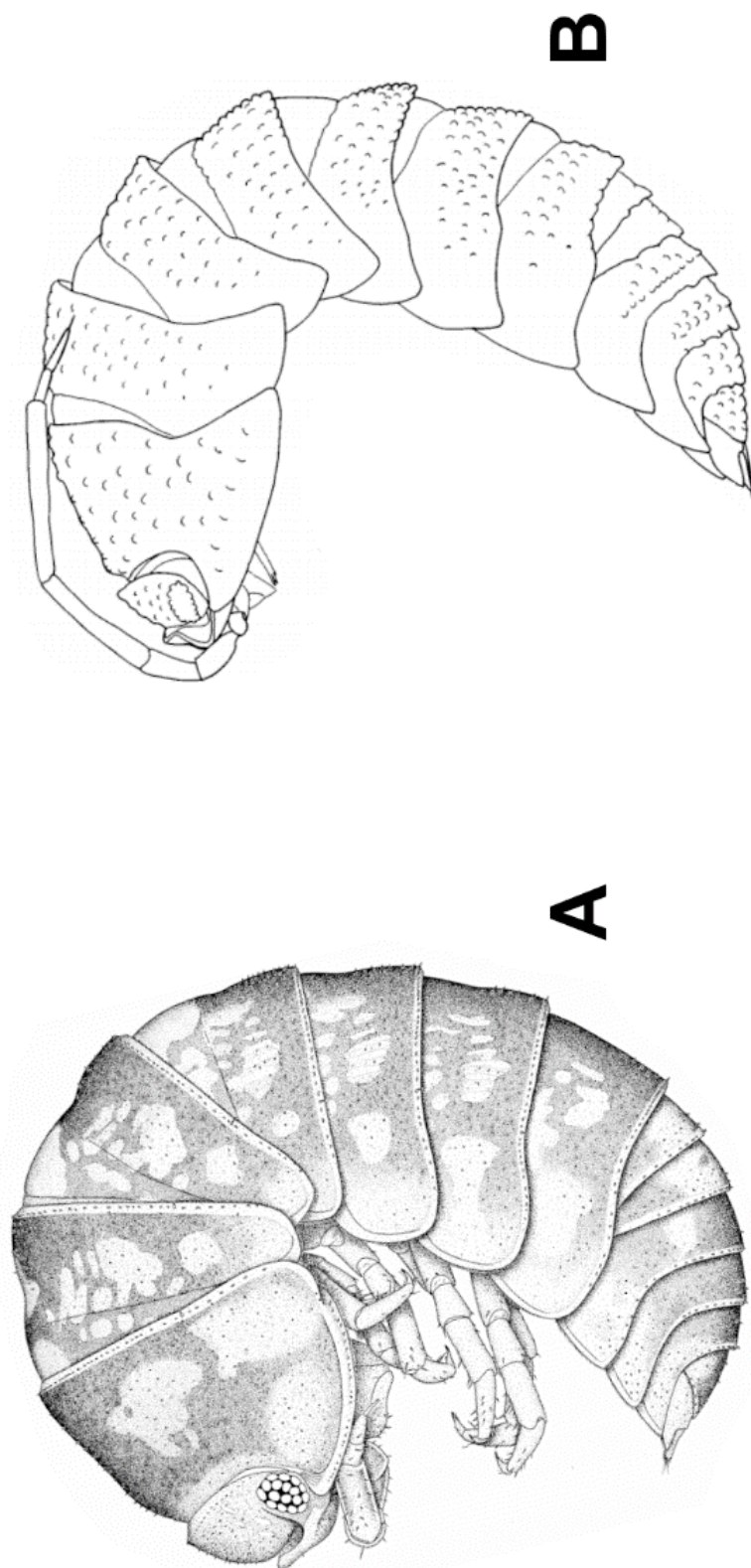


Figura 20. Scleropactidae. Habitus lateral. **A)** *Circoniscus hirsutus* Schmidt, 2007; **B)** *Adinda stebbingi* (Collinge, 1914). Fonte: A - Schmidt (2007), B - Ferrara *et al.* (1995).

- **STENONISCIDAE** (Figs. 21A-F)

Schmidt (2003, 2008) citam 7 (sete) espécies pertencentes a dois gêneros, *Stenoniscus* Aubert & Dollfus, 1890 e *Metastenoniscus* Taiti & Ferrara, 1982 (Fig. 21A), todas habitantes da região litorânea. Porém, Schmalfuss (2004) e Taiti & Schotte (2016c) listam somente 6 (seis) espécies para a família.

Schmidt (2008) acredita na monofilia do táxon e apresenta as seguintes sinapomorfias: (1) Corpo alongado, placas coxais separadas dos tergitos por ranhuras (Fig. 21D); (2) Primeira antena com dois artículos (Fig. 21F); (3) Esternitos do pereon com sulcos para o basepodito e, basepoditos com sulcos para o mero e carpo; (4) Primeiro tergito do pleon ausente (Fig. 21B); (5) Primeiro pleópode da fêmea ausente (Fig. 21C); (6) Endópode do urópode cônico, exópode cônico e menor que o endópode (Fig. 21E); (7) Pleotelson em vista dorsal completamente cobrindo os urópodes (Fig. 21B). Parte destas sinapomorfias Schmidt (2008) discute como não sendo exclusivas para Stenoniscidae, como o caráter 2, que pode ser encontrado em outros Crinocheta.

Algumas estruturas nos representantes de Stenoniscidae parecem ser bastante modificadas. Assim, consideramos a família como monofilética, mas as autapomorfias necessitam ter um melhor entendimento dentro do contexto de Oniscidea.

- **RHYSCOTIDAE** (Figs. 22A-E)

Um táxon monofilético com as seguintes sinapomorfias, segundo Schmidt (2008): (1) hermafroditismo; (2) Fronte inflada, com músculos vindos da parede dorsal do esôfago (Figs. 22A-B); (3) Segunda maxila: lobo medial articulado com parte basal e lobo lateral reduzido em tamanho (Fig. 22D); (4) Artículo basal do palpo do maxilípede lateralmente confluyente com a base (Fig. 22C); (5) Os dois artículos do palpo do maxilípede carregam uma lâmina flexível na margem frontal; (6) Seta ungueal vestigial ou modificada em uma estrutura semelhante a um saco (Fig. 22E); (7) Endópode do pleópode 1 do macho com um

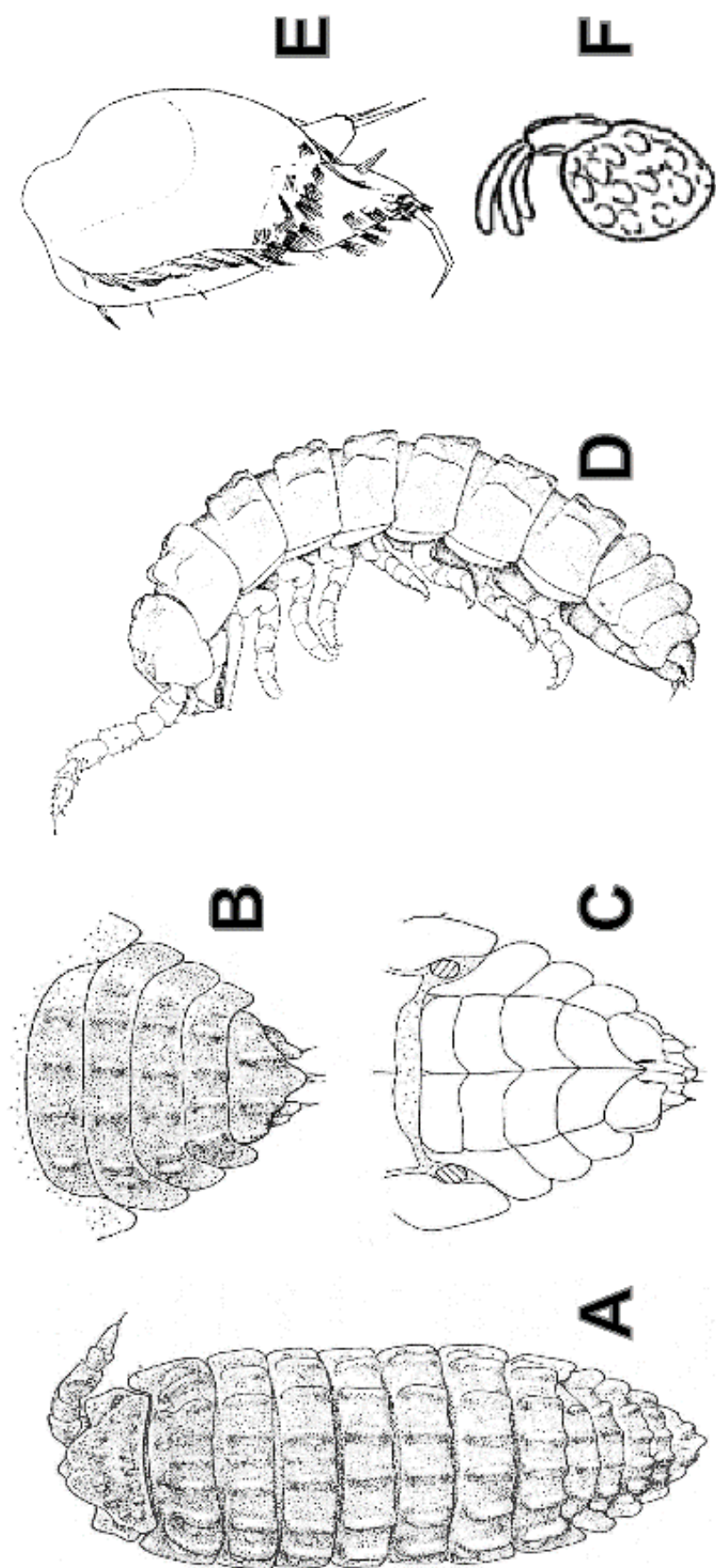


Figura 21. Stenoniscidae. *Metastenoniscus osellai* Taiti & Ferrara, 1982: **A)** Habitus dorsal; **B)** Pleon e télson, vista dorsal; **C)** Pleon e urópodes, vista ventral; *Stenoniscus carinatus* Silvestri, 1897: **D)** Habitus lateral; **E)** Urópode; *Stenoniscus pleonalis* Aubert & Dollfus, 1890: **F)** Antênula. Fonte: A a C - Ferrara & Taiti (1982), D e E - Schmidt (2003), F - Vandel (1962).

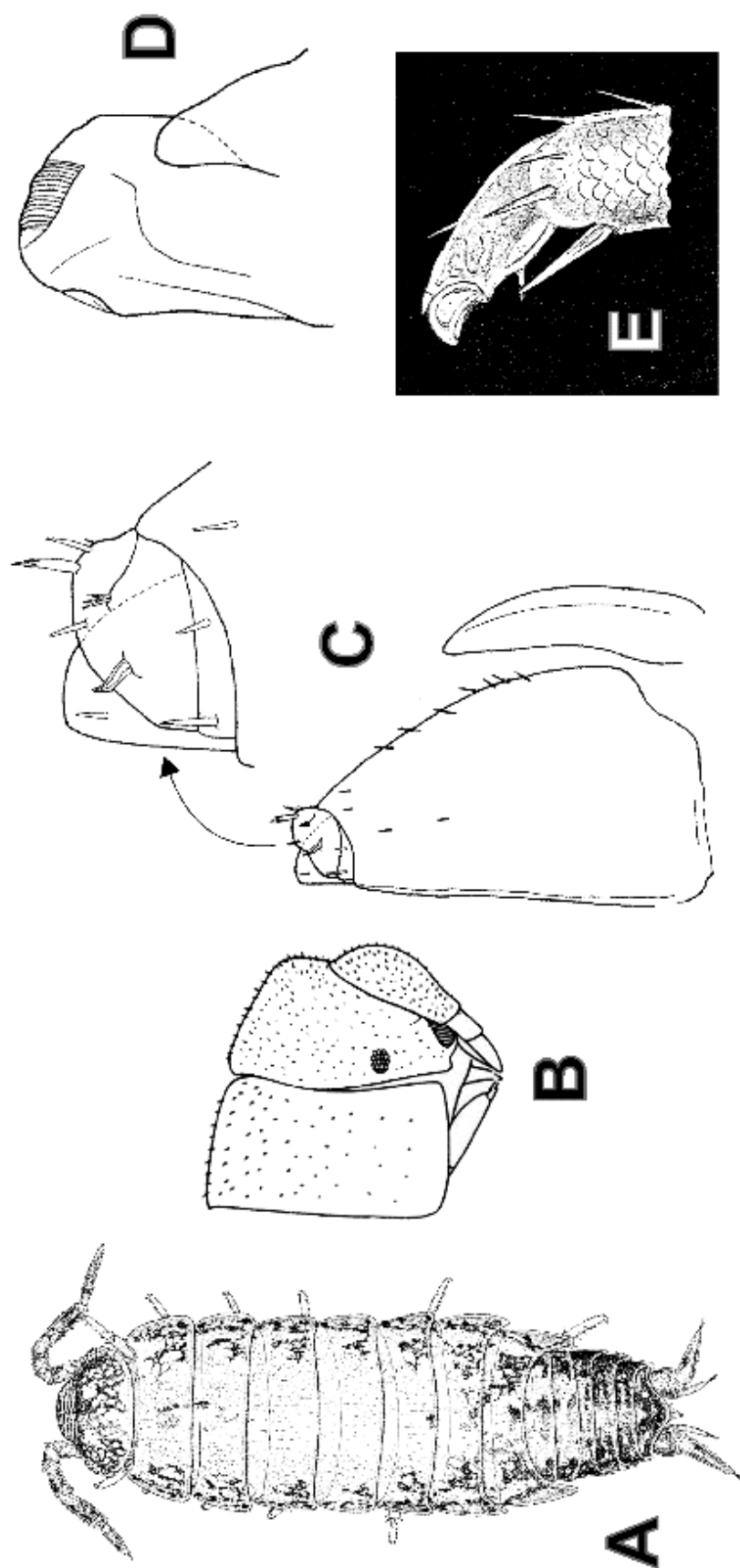


Figura 22. Rhyscotidae. *Rhyscotus sphaerocephalus* Budde-Lund, 1893: **A)** Habitus dorsal; *Rhyscotus rotundatus* Schmalfuss & Ferrara, 1978: **B)** Cefalotórax e pereonito 1, vista lateral; *Rhyscotus texensis* (Richardson, 1905): **C)** Maxilípede, detalhe do palpo e endito; **D)** Maxila; *Rhyscotoides moandae* Arcangeli, 1950: **E)** Dáctilo do pereópode. Fonte: A - Schmidt (2003), B - Schmalfuss & Ferrara (1978), C e D - Schultz & Johnson (1984), E - Arcangeli (1950).

processo distal estreito de pelo menos a metade do comprimento da parte restante do endópode; a fileira de pequenas setas não se estendem para este processo; (8) Endópode dos pleópodes 3-5 reduzidos em tamanho; (9) Campos respiratórios nas faces ventral e dorsal dos exópodes dos pleópodes; (10) Número de ovos e embriões fixados de 2 a 4; (11) Larva marsupial estreita, como um bastão, com longos botões de apêndices protuberantes; seu tamanho é grande em relação aos ovos.

- **BALLONISCIDAE** (Figs. 23A-E)

A família possui dois gêneros, *Balloniscus* Budde-Lund, 1908 e *Plataoniscus* Leistikow, 2001 (Fig. 23A). Ela teve sua monofilia testada por Leistikow (2001g), que concluiu ser um táxon não-monofilético, apesar de indicar um possível sinapomorfia comum aos dois gêneros. (1) Redução dos espinhos sensoriais ornamentais no carpo do pereópode 1 do macho (Fig. 23B). Este tipo de espinho ornamental, segundo Leistikow (2001g), difere dos outros por ter a cutícula do ápice achatada e em forma de serrilhado duplo ou como uma mão (Fig. 23C).

- **DUBIONISCIDAE** (Fig. 24A-C)

Esta família é um táxon não-monofilético criada por Schultz (1995). Está baseada em caracteres plesiomórficos ou duvidosos Schmidt (2008).

- **PLATYARTHRIIDAE** (Fig. 25A-C)

Táxon também não-monofilético (MATTERN, 2003, SCHMIDT, 2003, 2008).

- **PARAPLATYARTHRIIDAE** (Figs. 26A-C)

A família é considerada monofilética e foi descrita recentemente por Javidkar *et al.* (2015). Compreende o gênero *Paraplatyarthrus* Javidkar & King, 2015 (Fig. 26A), cujos representantes são associados a aquíferos subterrâneos em caliche da Austrália. A família

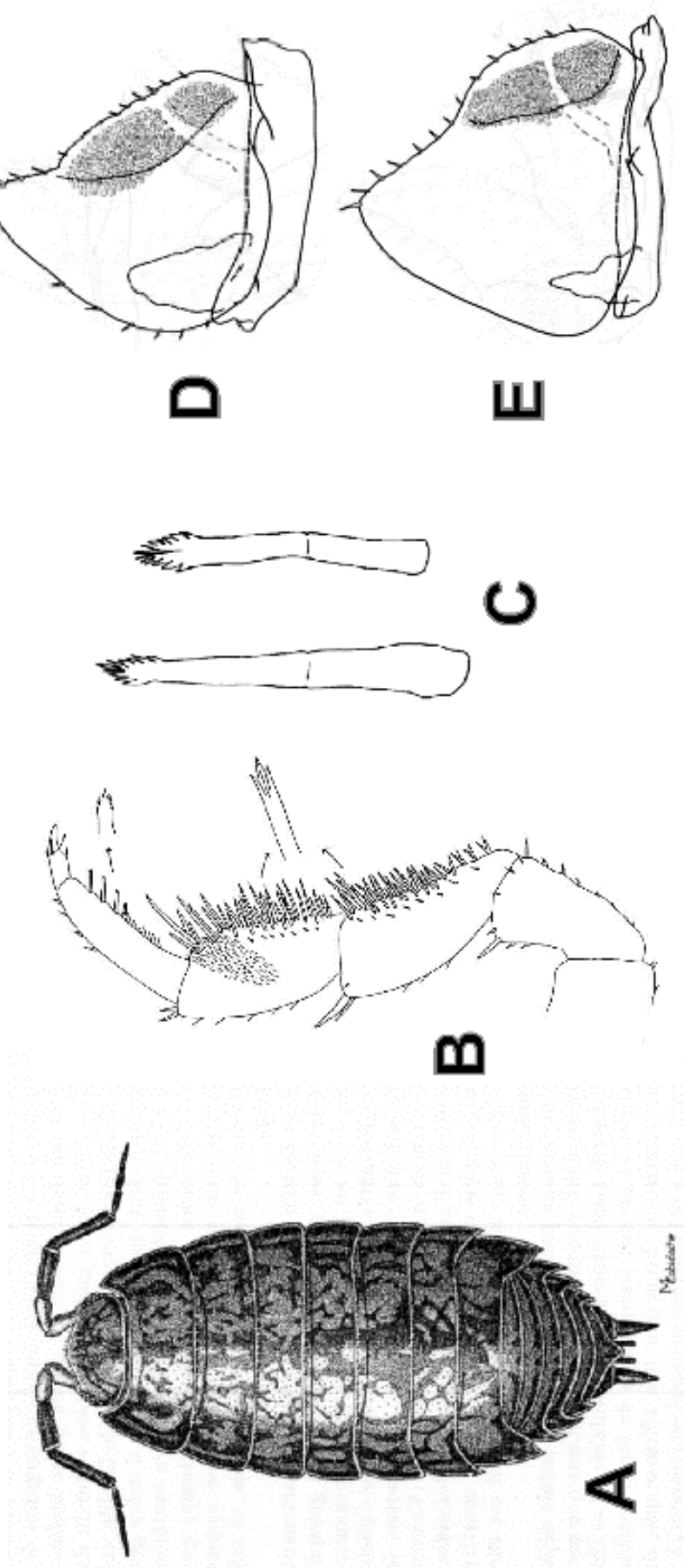


Figura 23. Balloniscidae. *Plataoniscus borellii* (Dollfus, 1897): **A)** Habitus dorsal; *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833): **B)** Pereópode 1 ♂; **C)** Espinhos sensoriais do pereópode 1, mero (esquerda) e carpo (direita); **D)** Pleópode 1 ♂; **E)** Pleópode 2 ♂. Fonte: A - Vandel (1963), B - Araujo et al. (1996), C a E - Araujo & Leistikow (1999).

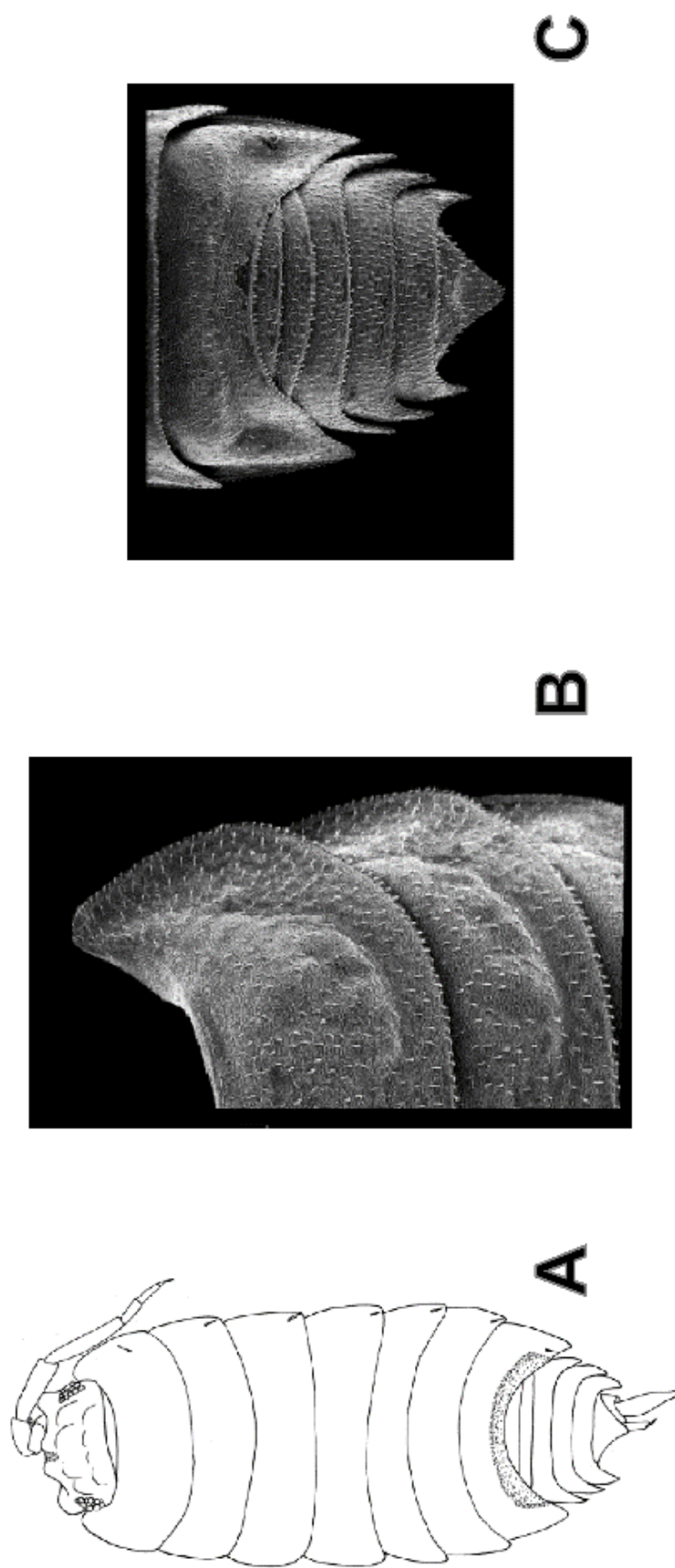


Figura 24. Dubioniscidae. *Dubioniscus marmoratus* Lemos de Castro, 1970: **A)** Habitus dorsal; *Dubioniscus depressus* Cardoso, Campos-Filho & Araujo, 2016: **B)** Margem dos pereonitos 1 a 3; **C)** Pereonitos 6 e 7, pleon e télson. Fonte: Cardoso *et al.* (2016).

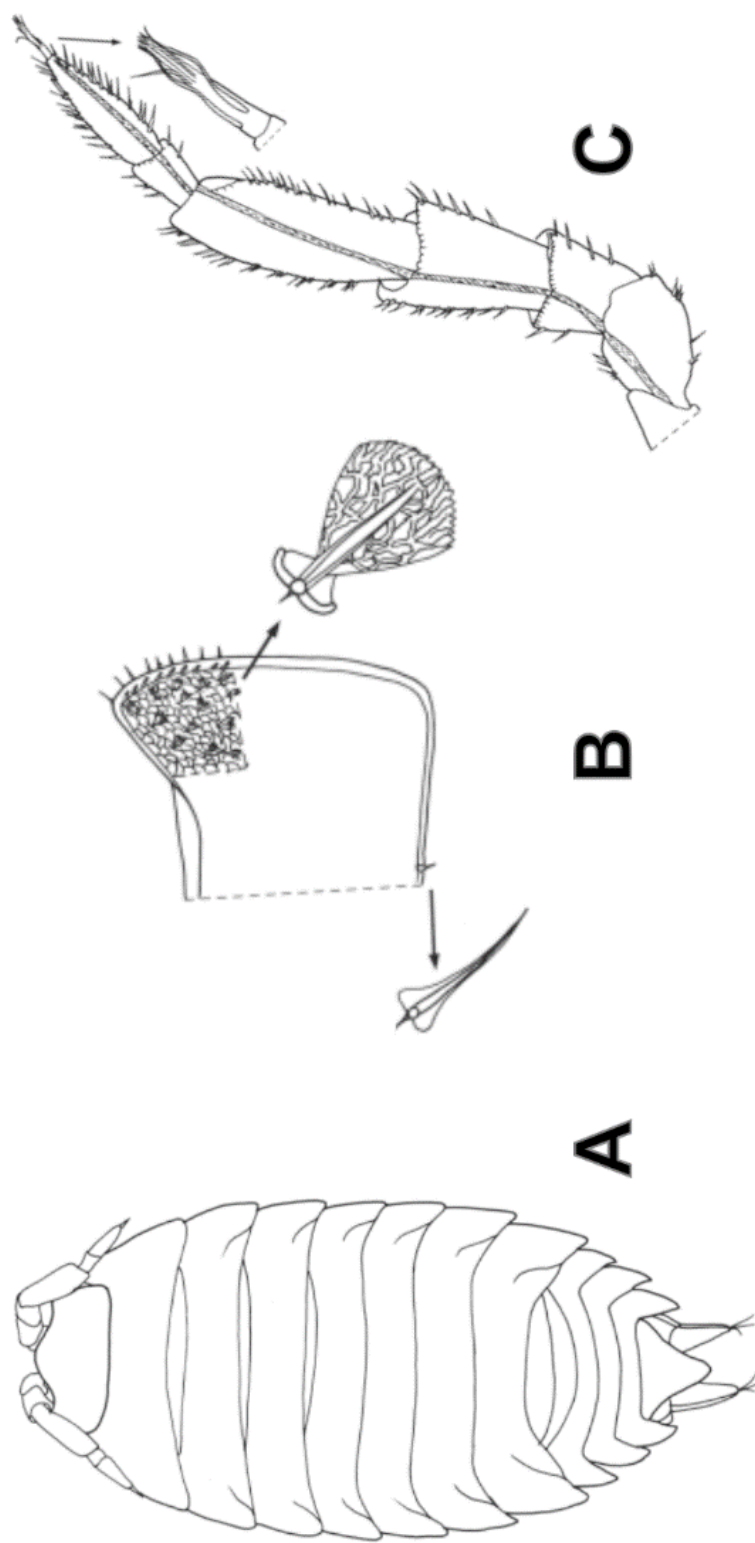


Figura 25. Platyarthridae. *Trichorhina kaingangi* Campos-Filho, 2015: **A)** Habitus dorsal; **B)** Pereonito 1, nodulus lateralis (esquerda) e seta escamosa (direita); **C)** Antena 2. Fonte: Campos-Filho et al. (2015).

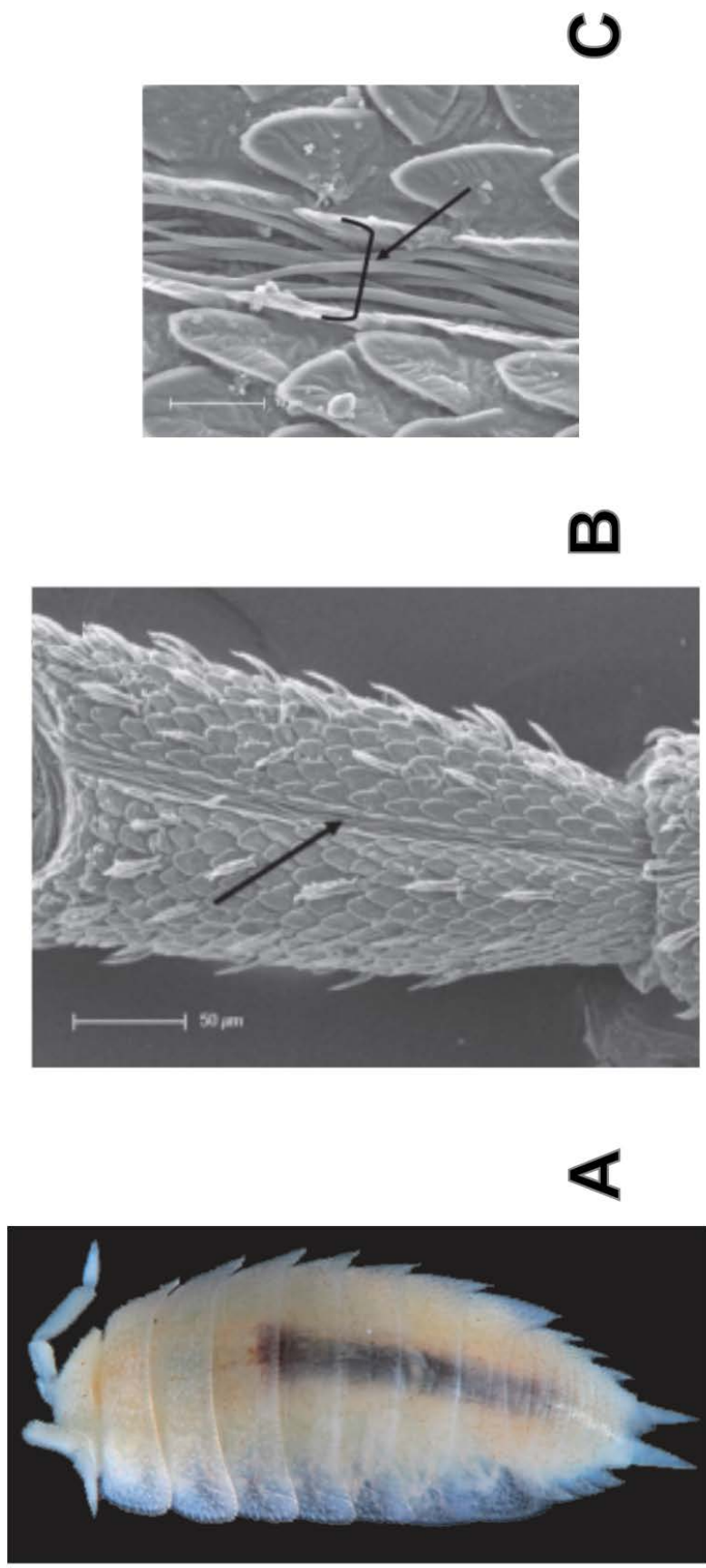


Figura 26. Paraplatyartridae. *Paraplatyarthritis subterraneus* Javidkar & King, 2015: **A)** Habitus dorsal; **B)** Artículo peduncular da antena 1 com canal capilar; **C)** Detalhe das cerdas (setae) do canal capilar. Fonte: Javidkar *et al.* (2015).

seis espécies no gênero *Paraplatyarthus*, e transferida uma espécie antes pertencente ao gênero *Trichorhina* Budde-Lund, 1908, da família Platyarthridae. Acredita-se que outras espécies de *Trichorhina* possam pertencer a *Paraplatyarthus*. O caráter morfológico que sustenta a família não possui consistência forte o suficiente para mantê-lo, porque táxons semelhantes não foram descritos em detalhe suficiente para sabermos sequer se estas estruturas estão presentes ou ausentes. Portanto, o caráter deve ser revisto e comparado detalhadamente com as outras formas semelhantes existentes.

- **SPELAEONISCIDAE** (Figs. 27A-C)

Considerada monofilética por Schmidt (2008), atualmente compreende 9 gêneros segundo Caruso et al. (2017). Os representantes desta família (Fig. 27A) ocorrem em terras banhadas pelo mar Mediterrâneo, como o norte da África e ilhas ao largo da Itália. São dadas as seguintes sinapomorfias para suportar este táxon: (1) Endópode do urópode dorsalmente achatado, margem mesal sem espinhos ou setas (Fig. 27B); (2) Olhos compostos, com mais que 3 omatídeos; (3) Margem lateral do endito do maxilípede em forma de um amplo lobo convexo; exceto por uma seta na face caudal, setas ou espinhos são ausentes do endito; (4) Artículo do meio do palpo do maxilípede com duas setas largas e outra estrutura do mesmo tamanho e forma entre eles. O último pode ser uma seta ou um lobo em forma de seta; (5) Setas no pereópodes mais ou menos serrados; (6) Seta dactilar do dátilo do pereópode distintamente mais curta que a garra externa; (7) Mandíbulas: lobo basal da *lacinia mobilis* sem espinhos.

Algumas dessas sinapomorfias são compartilhadas com *Chileoniscus* Taiti, Ferrara & Schmalzfuss, 1986. O gênero foi excluído de Scleropactidae por Schmidt (2007) e encontra-se como *incertae sedis*.

Caruso et al. (2017) revisaram as espécies do gênero *Spelaeoniscus* Racovitza, 1907. Sua análise foi estritamente taxonômica, apresentando diferenças entre os nove gêneros da

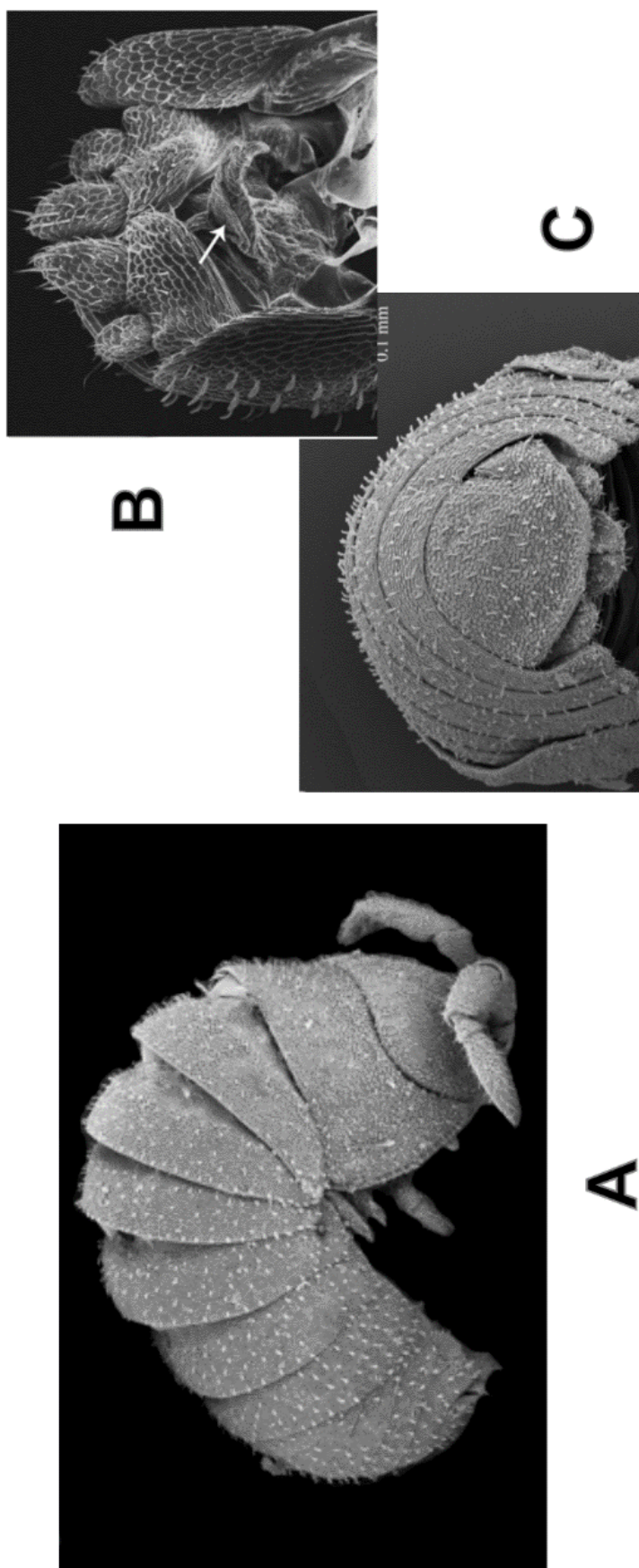


Figura 27. Spelaeoniscidae. *Hybleoniscus vittoriensis* (Caruso, 1975): **A)** Habitus lateral; *Uncuniscus hamatus* (Caruso & Lombardo, 1978): **B)** Vista dorsal do pleon e do telson; *Spelaeoniscus akfadouensis* Caruso et al., 2017: **C)** Pleon, vista ventral. Fonte: Caruso et al. (2017).

família, incluindo duas novas descritas no trabalho citado. Entretanto, para as novas espécies, são dadas descrições somente de algumas estruturas consideradas como as mais importantes para distinguir uma das outras. Com isso, informações das peças bucais, por exemplo, são desconhecidas para estas espécies.

Spelaeoniscidae mais Dubioniscidae e Platyarthridae estão inclusos em um táxon mais amplo, Squamiferae, considerado por Schmidt (2003, 2008) como monofilético. Paraplatyarthridae provavelmente também pertence a Squamiferae. Acreditamos que os caracteres definidos para Spelaeoniscidae devem ser revistos, considerando que este táxon está imerso em uma grande quantidade táxons de relações ainda desconhecidas.

- **EUBELIDAE** (Fig. 28A-D)

A família compreende mais de 240 espécies e supostamente é considerada um táxon monofilético, baseado em duas sinapomorfias (SCHMIDT, 2008): (1) Presença de uma ranhura curvada (*Sulcus arcuatus*) na face frontal da primeira placa coxal, equidistante da margem lateral; (2) Simpoditos dos urópodes alargados e achatados, com o exopodito reduzido em tamanho e inserido na margem posterior.

Schmidt (2008) discute estes dois caracteres e demonstra que eles não são exclusivos para Eubelidae, assim representa um táxon parafilético. O gênero *Xeroniscus* Ferrara e Taiti, 1990 o *sulcus arcuatus* está ausente e o exopodito não é reduzido como descrito.

- **ARMADILLIDAE**(Figs. 29A-C)

Este táxon compreende a maioria das espécies de Oniscidea, possuindo cerca de 590 espécies (SCHMIDT, 2008). Não existe uma análise filogenética que tenha testado a monofilia desta família, mas são indicadas as seguintes sinapomorfias por (SCHMIDT, 2008): (1) Margem medial do urópode profundamente côncavo, exopodito reduzido no

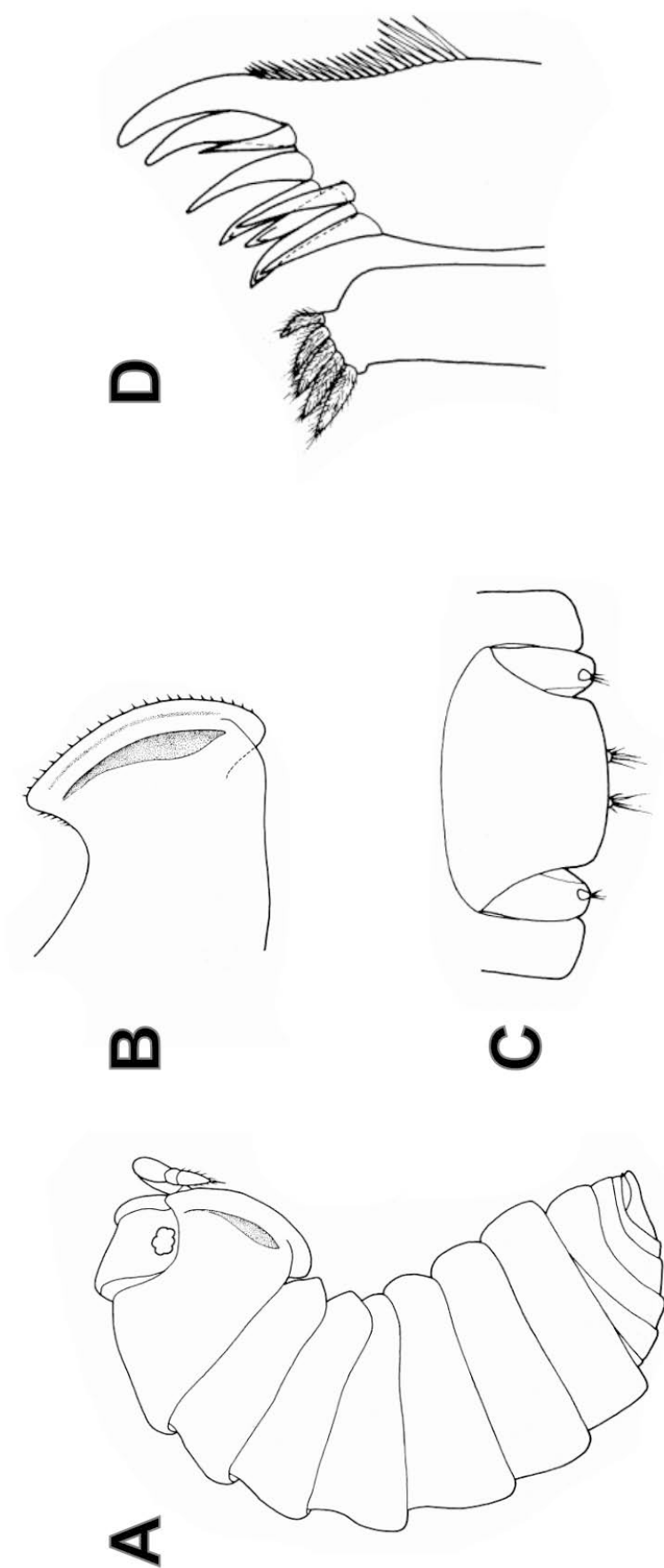


Figura 28. Eubelidae. *Lobethelum congolense* Ferrara & Taiti, 1989: **A)** Habitus lateral; **B)** Placa coxal do pereonito 1, seta indicando o sulcus arcuatus; **C)** Telson e urópodes, dorsal; **D)** Maxílula, endito interno a direita, e endito externo a esquerda. Fonte: Ferrara & Taiti (1989).

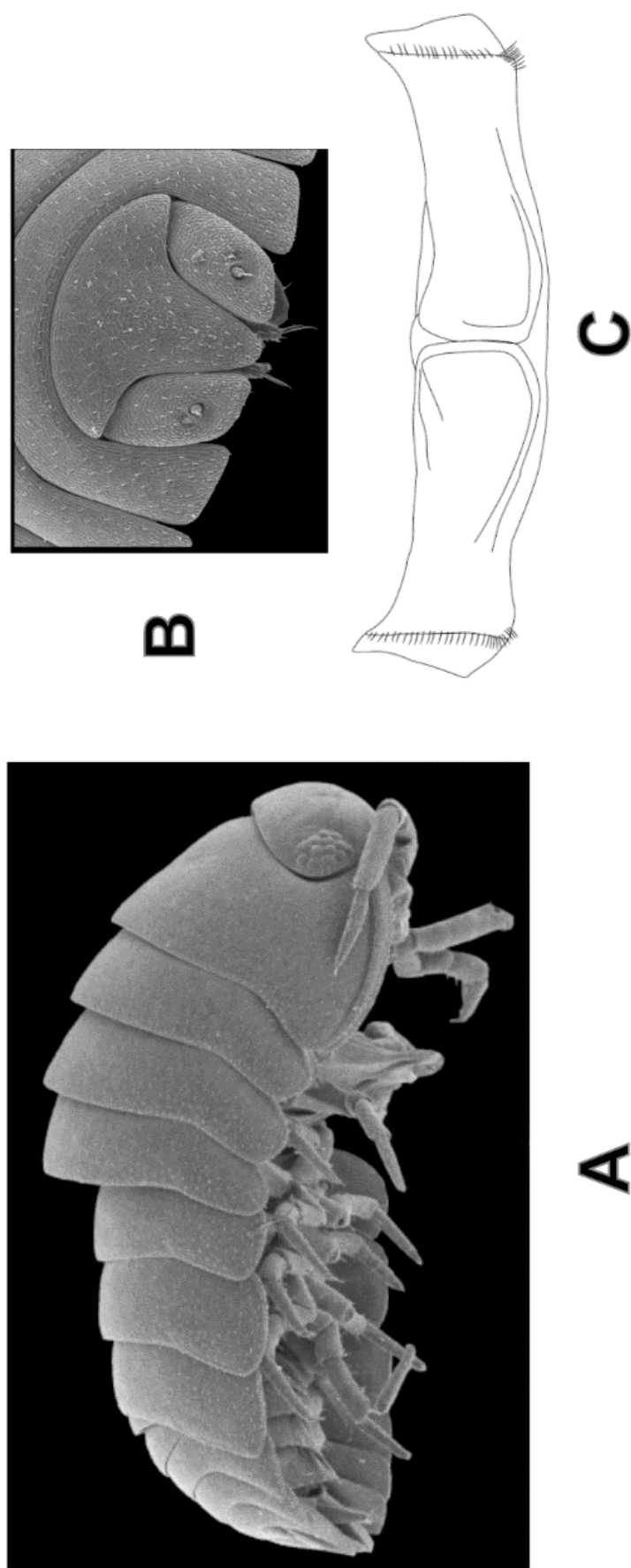


Figura 29. Armadillidae. *Gabunillo aridicola* Souza, Senna & Kury, 2010: **A)** Habitus lateral; **B)** Pleonito 7, télson e urópodes; **C)** Esternito 7.
 Fonte: Souza *et al.* (2010).

bilobado; (3) Parte molar da mandíbula substituída por um tufo de cerdas: cerdas densamente espaçadas sobre um soquete em forma de caule; (4) Exópode do pleópode 5 com parte distal delimitada por uma fenda e voltado para trás em um ângulo de 90°.

Provavelmente Armadillidae é um táxon não-monofilético. As sinapomorfias destacadas são discutíveis, havendo uma necessidade de serem testadas filogeneticamente. Por exemplo, o exopodito do urópode também é reduzido em Eubelidae.

- **BATHYTROPIDAE** (Fig. 30A e B)

Táxon parafilético que compreende cerca de 10 gêneros e 25 espécies (SCHMIDT, 2008).

- **TENDOSPHAERIDAE** (Fig. 31A e B)

Táxon não-monofilético que inclui 3 gêneros e 4 espécies, restritas à Europa Central. Schmidt (2008) provê sinapomorfias para o gênero *Tendosphaera* Verhoeff, 1930, o qual considera ser monofilético.

- **ONISCIDAE** (Fig. 32A-C)

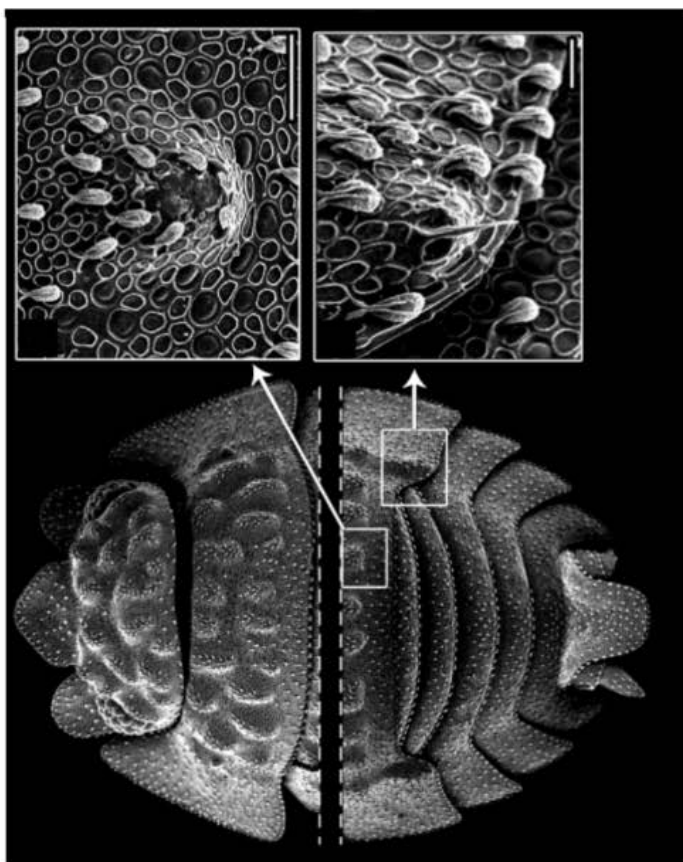
Táxon não-monofilético, com representantes restritos a 3 gêneros ocorrendo na Europa Ocidental e Central.

- **TRACHELIPODIDAE** (Fig. 33A-C)

Este táxon não possui caracteres que suportam a sua monofilia. Lins *et al.* (2017) verificaram a monofilia de Oniscidea através de métodos moleculares. Utilizaram na análise 4 (quatro) espécies descritas em Trachelipodidae. *Trachelipus ratzeburgii* (Brandt, 1833) e *Trachelipus kytherensis* (Strouhal, 1929) (= *Trachelipus aegaeus* (Verhoeff, 1907)) uniram-se em um clado, mostrando terem uma relação de parentesco próxima. *Protracheoniscus politus* (C. Koch, 1841) e *Porcellium conspersum* (C. Koch, 1841) uniram-se em um outro



A

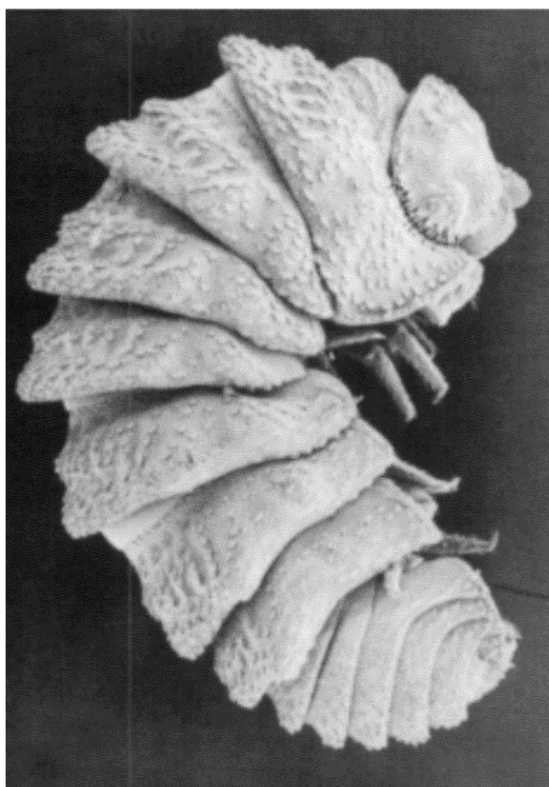


B

Figura 30. Bathytropidae. *Neotroponiscus daguerrii* (Giambiagi de Calabrese, 1939): **A)** Habitus dorsal; **B)** Cefalotórax, pereonito 1 e pleotelson.
 Fonte: Cardoso *et al.* (2017).



B



A

Figura 31. Tendosphaeridae. *Thrakosphaera schawalleri* Schmalfuss, 1998: **A)** Habitus lateral; *Tendosphaera verrucosa* Verhoeff, 1930: **B)** Cefalotórax, vista frontal. Fonte: Schmalfuss (1998).

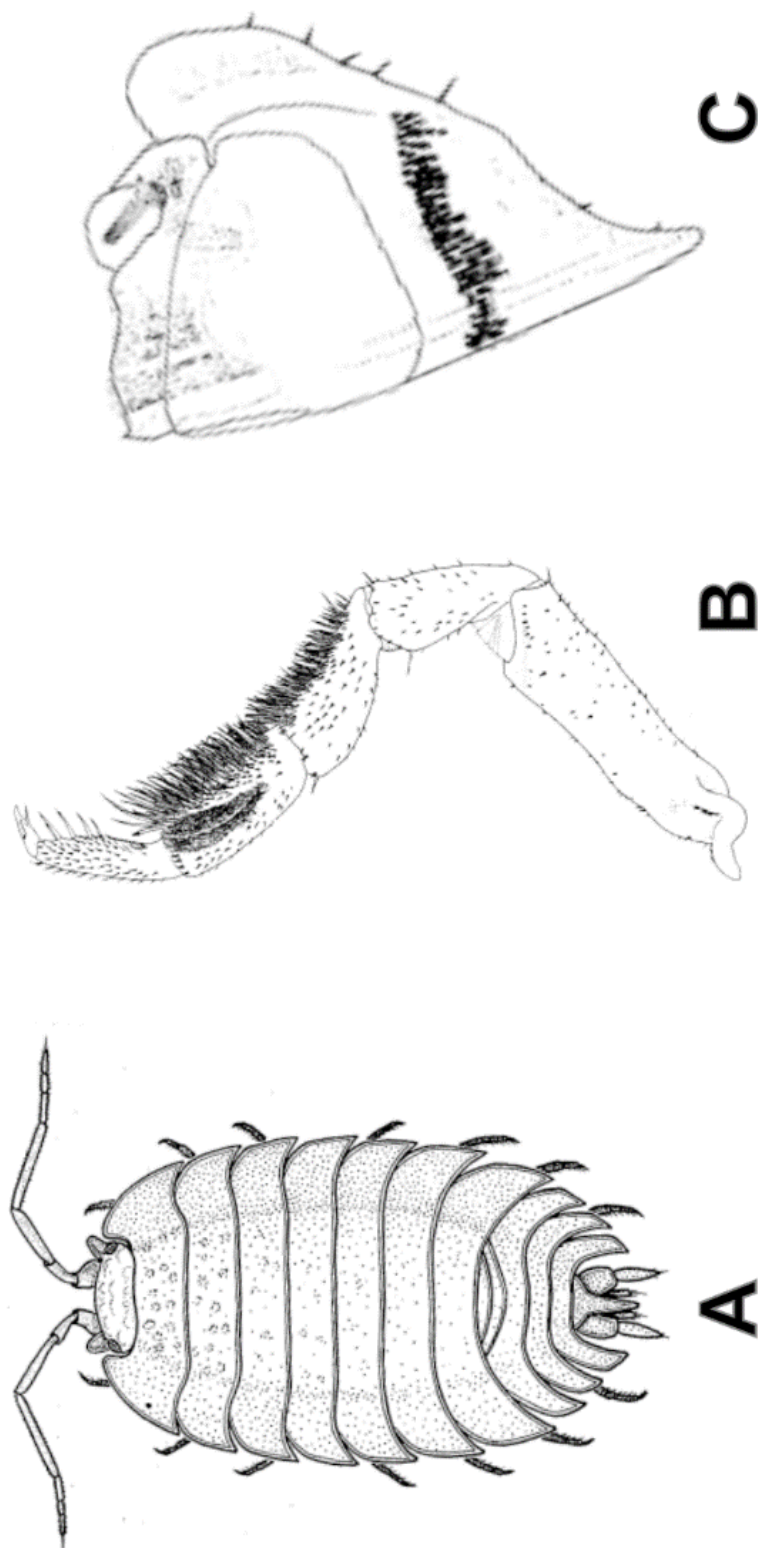


Figura 32. Oniscidae. *Oniscus asellus*, Linnaeus, 1758): **A)** Habitus lateral; **B)** Pereópode 1 ♂; **C)** Pleópode 5 ♂. Fonte: Gruner (1966).

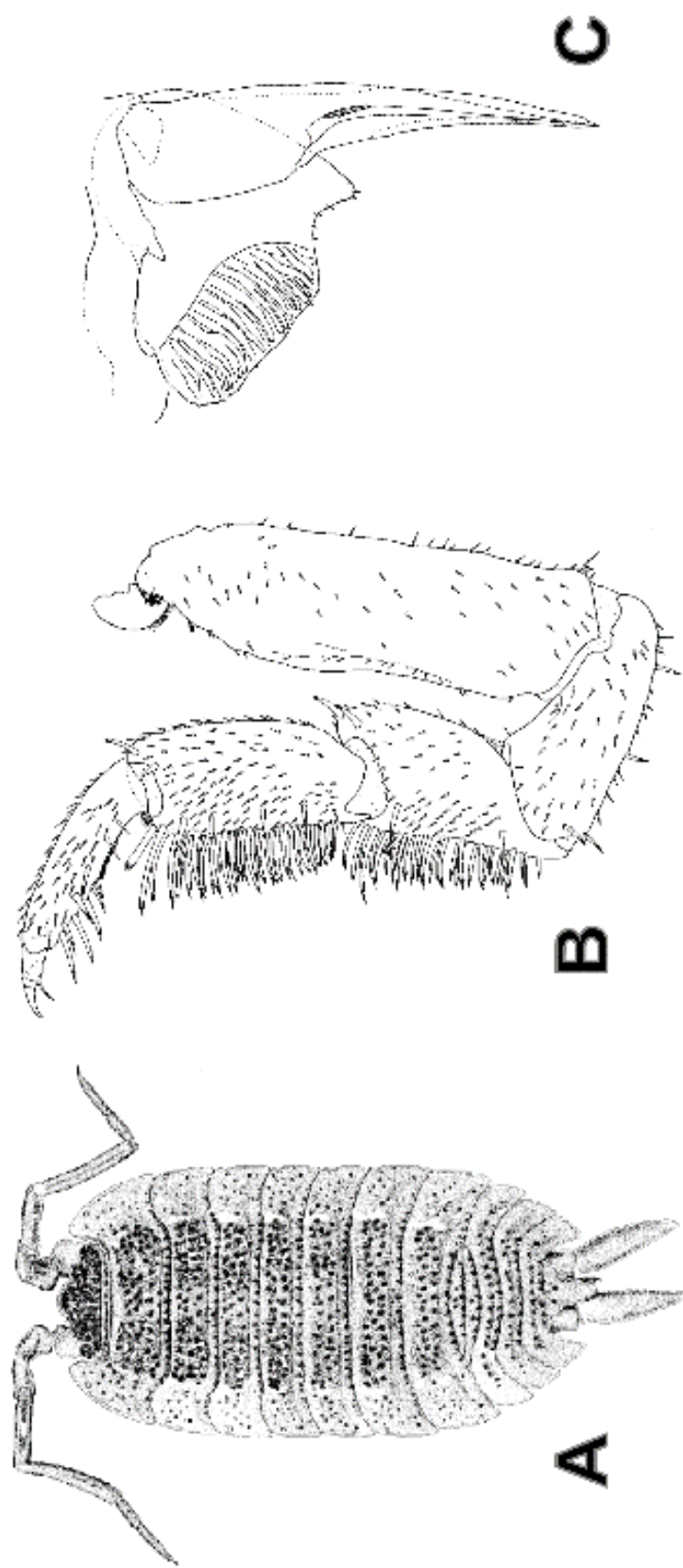


Figura 33. Trachelipodidae. *Trachelipus rhinoceros* (Budde-Lund, 1885): **A)** Habitus dorsal; **B)** Pereópode 1 ♂; **C)** Pleópode 1. Fonte: Schmidt (1997).

- **AGNARIDAE** (Fig. 34A-G)

Schmidt (2008) descreve uma sinapomorfia para este táxon: (1) Espiráculos dos pulmões internos localizados no canto lateral dos exópodes dos pleópodes, área perispiracular pequena (Figs. 34C-G). A falta de uma análise das cerca de 80 espécies que compõem a família Agnaridae conduz à falta de caracteres que possam ser utilizados na resolução filogenética destes táxons. Por não haver informações suficientes da generalidade da sinapomorfia apresentada entre as espécies de Agnaridae, ela se baseia em um caráter que não suporta a monofilia da família.

- **CYLISTICIDAE** (Fig. 35A-D)

Assim como outras famílias citadas, Cylisticidae é um táxon que tem sua situação filogenética não resolvida.

- **PORCELLIONIDAE** (Fig. 36 A-E)

Morfológicamente é um táxon não-monofilético. Entretanto, análises moleculares têm demonstrado ser um grupo monofilético, com base apenas nos gêneros *Porcellio* Latreille, 1804 e *Porcellionides* Miers, 1877. Porcellionidae possui cerca de 19 gêneros e aproximadamente 340 espécies.

As análises moleculares são restritas à sequência genética de uma pequena representatividade dos táxons analisados. No caso de Porcellionidae, são utilizadas somente as sequências de *Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) e mais umas 4 espécies, no máximo.

- **ARMADILLIDIIDAE** (Fig. 37 A e B)

A família compreende cerca de 300 espécies que são restritas à Região do Mediterrâneo, exceto por duas sinantrópicas Schmidt (2008). As sinapomorfias apresentadas são: (1) Habilidade de conglobação endoantenal, cefalotórax com lobos antenais; (2) Exopoditos dos urópodes fortemente achatados, em forma de placa, preenchendo todo o

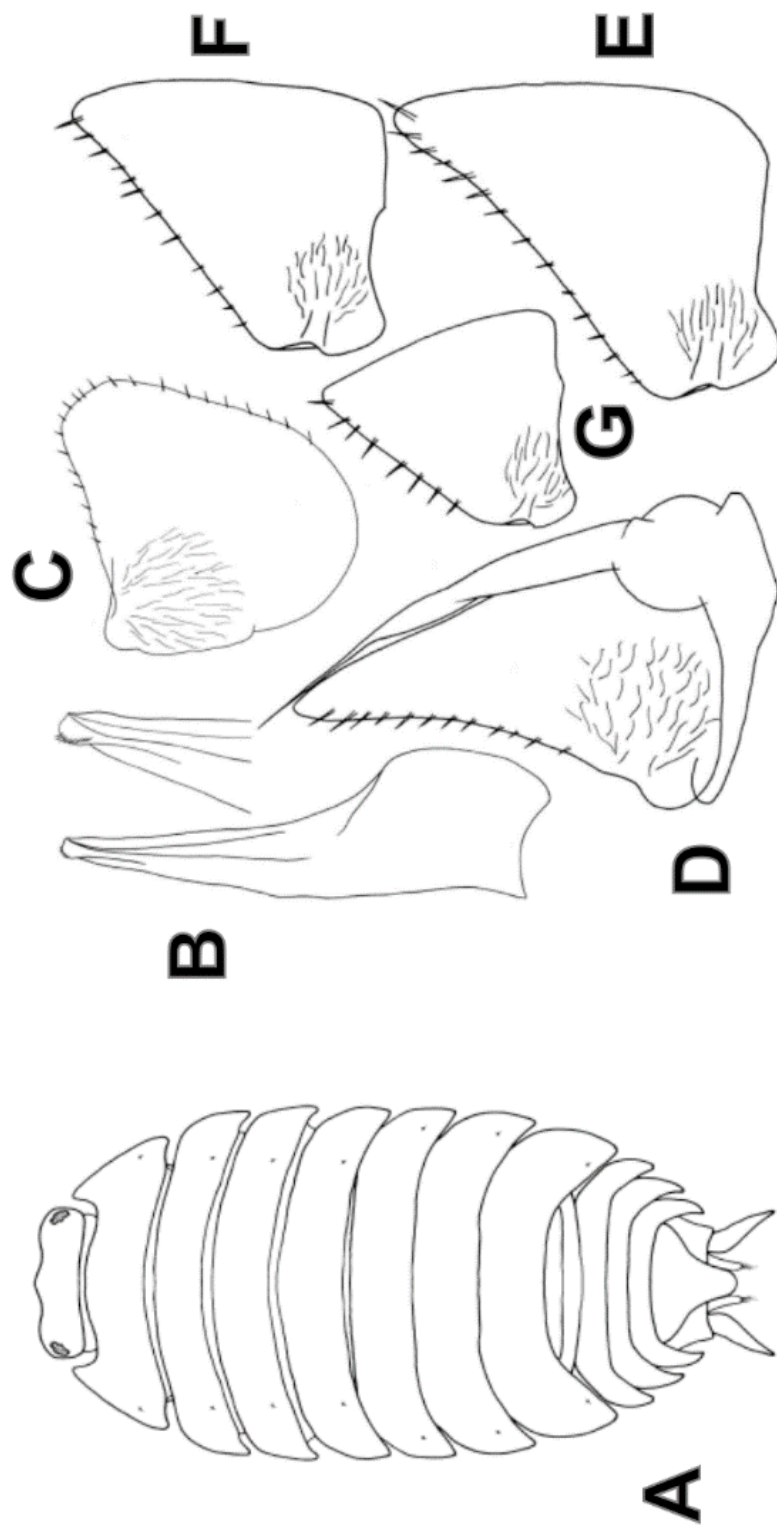


Figura 34. Agnaridae. *Lucasioioides nudus* Li, 2017: **A)** Habitus dorsal; *Agnara haselli* Kashani, 2016: **B)** Endópode do pleópode 1 ♂; **C)** Exópode do pleópode 1 ♂; **D)** Pleópode 2 ♂; **E-F)** Pleópodes 3-5 ♂. Fonte: A - Li (2017), B a G - Kashani (2016a).

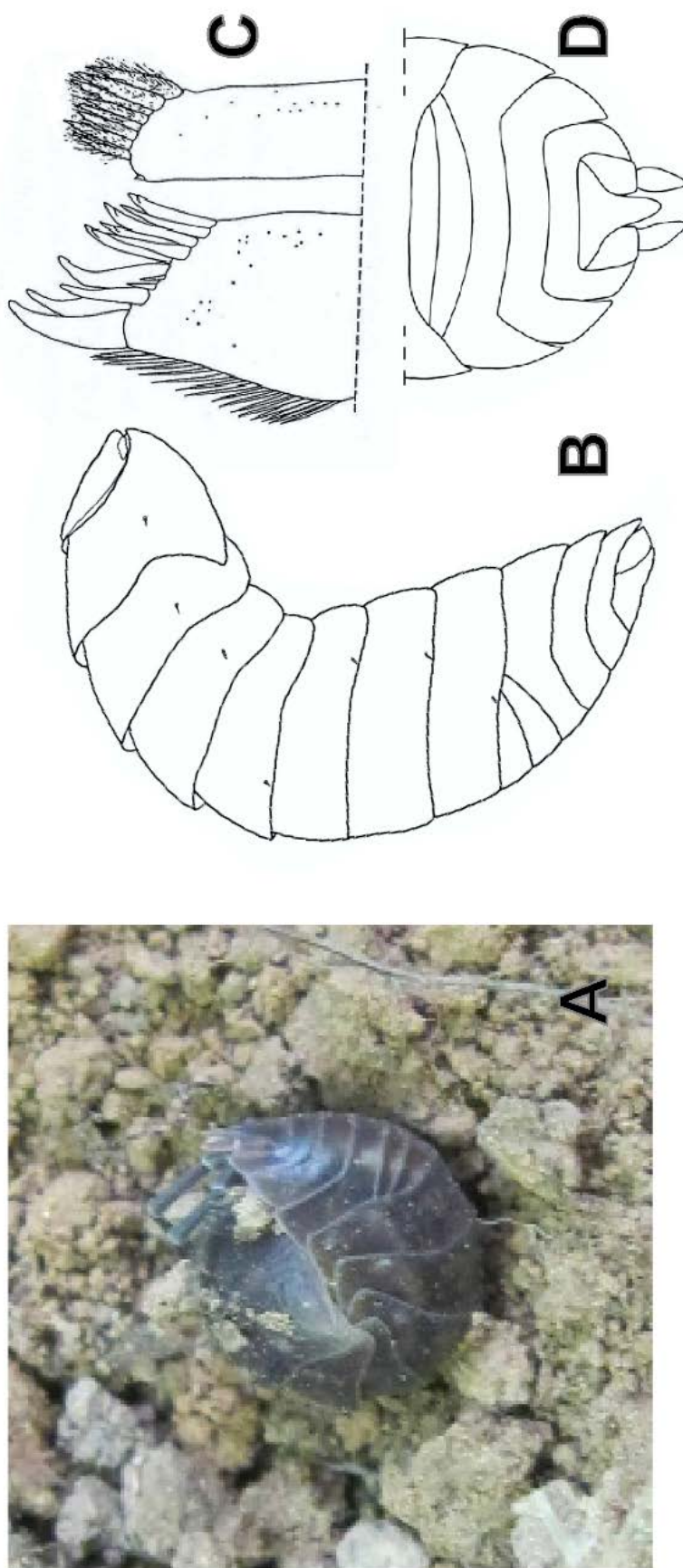


Figura 35. Cylisticidae. *Cylisticus masalicus* Kashani, 2016 **A - B)** Habitus lateral; *Troglodylisticus cyrnensis* Taiti & Ferrara, 1983: **C)** Maxílula, endito externo a direita e endito interno a esquerda; **D)** Pleon e urópodes. Fonte: A e B - Kashani (2016b), C e D - Ferrara & Taiti (1983).

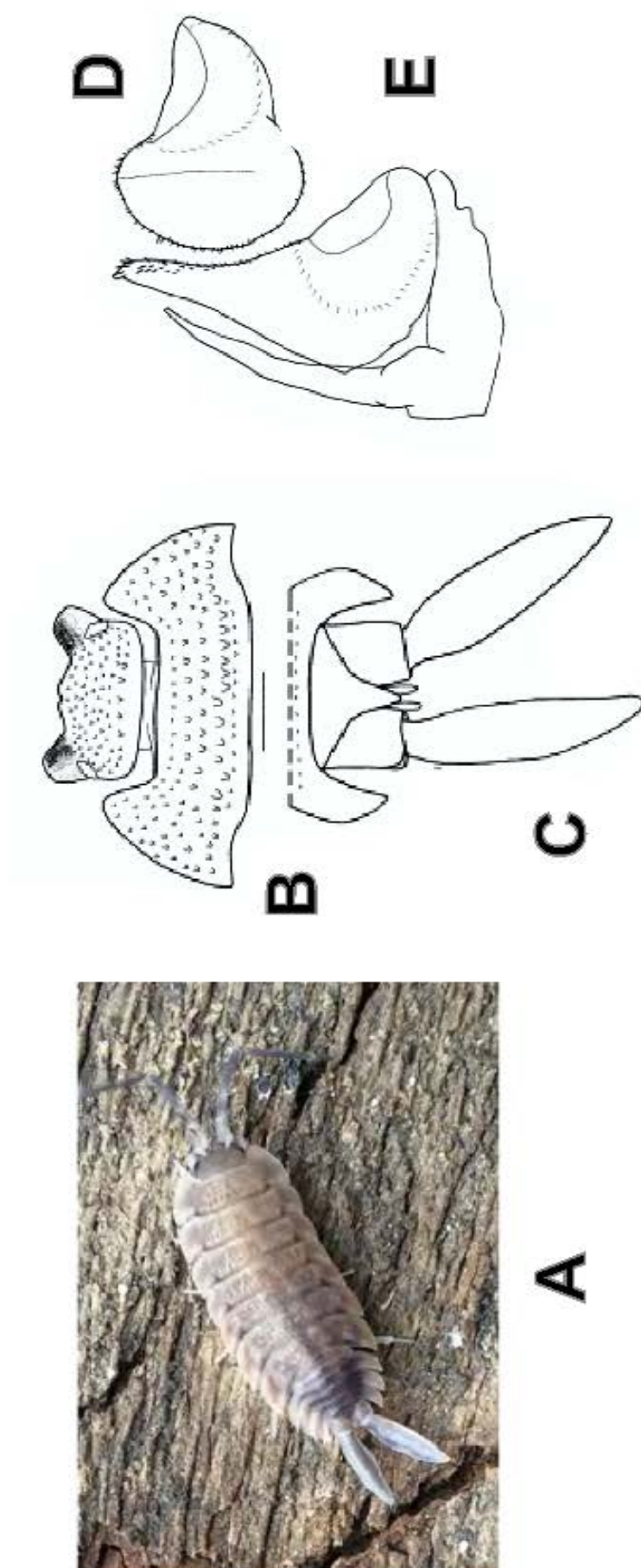
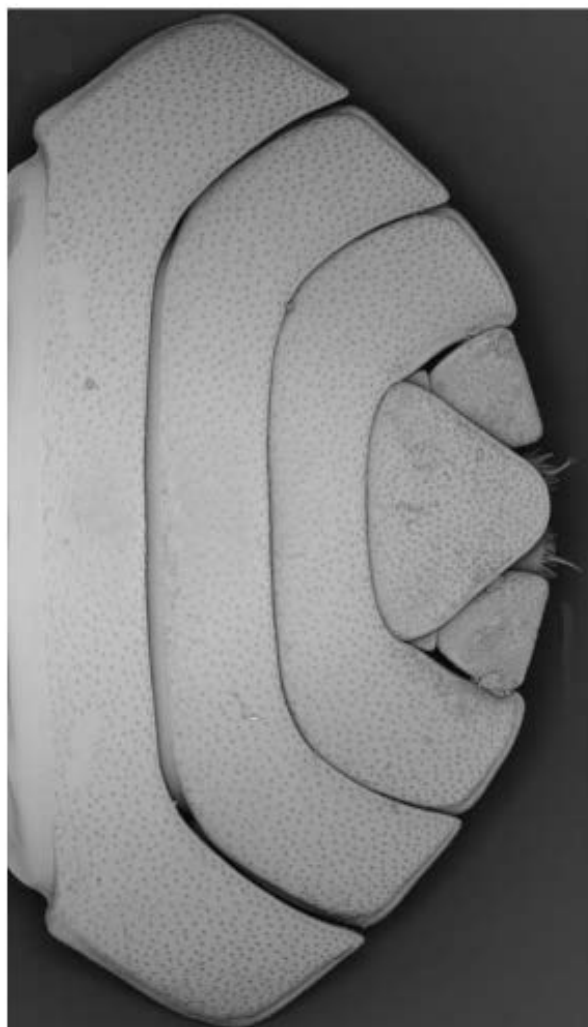


Figura 36. Porcellionidae. *Porcellio mehrdadi* Kashani, Ahdiyeh & Zahra, 2017: **A)** Habitus dorsal; **B)** Cefalotórax e Pereonito 1; **C)** Pleon 7 e urópodes; **D)** Exópode do pleópode 1♂; **E)** Pleópode 2 ♂. Fonte: Kashani *et al.* (2017).



A



B

Figura 37. Armadillidiidae. *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804): **A)** Exemplar em conglobação; *Armadillidium flavoscutatum* Strouhal, 1927: **B)** Pleonitos 3-5, télson e urópodes. Fonte: Schmalfuss (2013).

espaço entre o pleotelson e o epímero do quinto pleonito; (3) Pleotelson sem a porção distal estreita.

Apesar de ser um táxon monofilético, algumas das sinapomorfias são questionáveis, como a 1 e 3. A forma do exopodito dos urópodes é um bom caráter que dá suporte à monofilia da família.

Segundo Schmidt (2008) as seguintes famílias não possuem informações suficientes para contextualizá-las filogeneticamente: BERYTONISCIDAE, BISILVESTRIDAE, DELATORREIDAE, PUDEONISCIDAE, HEKELIDAE e IRMAOSIDAE. Portanto, a monofilia delas é indeterminada.

4.2. Interpretação das relações filogenéticas na linhagem dos Crinocheta

As primeiras tentativas de busca do conhecimento das relações entre os táxons de Crinocheta foram realizadas indiretamente. A princípio tentava-se entender os parentescos que existiam entre Oniscidea e as outras subordens de Isopoda, como também entre as subdivisões de Oniscidea, que eram consideradas pela literatura como “seções”, infraordens ou linhagens. Atualmente, Oniscidea está subdividida em linhagens.

Schmalfuss (1989) utilizou o método filogenético para rever a situação de Oniscidea. Ele tanto se debruçou sobre a relação de Oniscidea com as outras subordens de Isopoda, como sobre as relações dentro de Oniscidea. Deste modo, a posição de alguns táxons de Crinocheta foi alterada, como Olibrinidae, que foi removido de Crinocheta e colocado em Synocheta; e Tylidae, que antes integrava a infraordem Tylomorpha, mas foi unida às famílias Scyphacidae e Actaeciidae, na superfamília Scyphacidae (Crinocheta).

Wägele (1989) avaliou as relações em Oniscidea e incluiu várias famílias de Crinocheta na análise. Porém, as relações encontradas foram baseadas principalmente na presença de áreas respiratórias ou pulmões nos pleópodes. O resultado das relações entre os táxons examinados mostrou-se com baixa resolução, o que já era esperado pelo autor, que não

pretendia resolver as relações entre os táxons, mas encontrar as lacunas em que estudos futuros poderiam ser focados.

As relações entre Crinocheta e as outras linhagens foram bastante discutidas durante a década de 90. Trabalhos como Lewis (1991), Tabacaru & Danielopol (1996) e Erhard (1995a, 1995b, 1996, 1997) proveram sinapomorfias que suportam a monofilia de Crinocheta, e a relação entre as outras linhagens, principalmente entre Crinocheta e Synocheta.

Dentro de Crinocheta não há agrupamentos filogeneticamente resolvidos com fortes indícios de sua monofilia. Alguns gêneros e relações destes com táxons próximos são as evidências mais robustas dentro de Crinocheta.

As hipóteses de filogenia morfológica de Schmidt (2002, 2008) são as principais que buscaram o entendimento das relações dentro de Crinocheta.

Como visto na seção anterior, a maioria das famílias em Crinocheta são agrupamentos parafiléticos, e comumente estas são utilizadas como táxons terminais das análises filogenéticas já propostas.

Leistikow (2001g) verificou a filogenia dos táxons conhecidos de Philosciidae da América do Sul. Ele também incluiu no grupo interno representantes de outras famílias, como Balloniscidae (*Balloniscus sellowii*, *Plataoniscus borellii*) e Halophilosciidae (*Halophiloscia couchii*, *Littorophiloscia denticulata* (Ferrara & Taiti, 1982), *L. insularis* (Lemos de Castro & Souza, 1986)). As famílias Rhyscotidae e Scleropactidae aparecem nos cladogramas da análise de Leistikow (2001g), indicando algum tipo de relação com os táxons de Philosciidae.

Mencionamos a seguir as principais relações filogenéticas existentes para os táxons de Crinocheta e fazemos as nossas considerações:

- **Relações entre os táxons de Philosciidae e táxons pertencentes a outras famílias com base na filogenia de Leistikow (2001g) - Ver Anexo 2.**

Dentre os isópodes terrestres, os representantes de Philosciidae ocorrem em alta abundância na Região Neotropical, mas sua distribuição é mundial.

Leistikow (2001g) analisou os táxons de Philosciidae provenientes da América do Sul. Ele realizou uma análise filogenética para testar a monofilia da família e buscar as relações de parentescos existentes entre esses táxons. O autor, neste trabalho, reuniu todo o conhecimento publicado anteriormente por ele sobre os Philosciidae, como Leistikow (1998a, 1998b, 1999, 2000b, 2000c, 2000d, 2001b, 2001c, 2001d, 2001f).

Embora o trabalho de Leistikow (2001g) tenha sido publicado antes da filogenia de Crinocheta de Schmidt (2002), os resultados das relações de parentesco em Leistikow (2001g) são baseados na filogenia de Schmidt, nos resultados obtidos em seu trabalho de tese de 1999. As posições de alguns grupos mudam, mas a essência é a mesma, principalmente para os grupos sugeridos. Em parte, isso explica a aparição de Rhyscotidae em um clado com relações próximas a táxons de Philosciidae. Leistikow (2001g) não justificou a inclusão de Rhyscotidae na análise.

A primeira relação de Crinocheta a surgir na filogenia de Leistikow (2001g) é entre os gêneros *Oxalaniscus* Leistikow, 2000 e *Quintanoscia* Leistikow, 2000, ambos contendo uma espécie cada, provenientes do México. Este autor sugere quatro apomorfias (referente ao “caráter 4” no cladograma) para criar um clado contendo estes dois gêneros. Entretanto, opinamos que a generalidade não é estabelecida suficientemente para estes quatro caracteres (1 – redução da linha frontal (Figs. 38A-D); 2 – penicílio molar da mandíbula subdividido em três penicílios (Figs. 38C-F); 3 – endito lateral da primeira maxila com 4+6 dentes, um dente da série interna reduzida ou ausente; 4 – dentes simples (Figs. 38B-E), para garantir que representam apomorfias neste nível da análise.

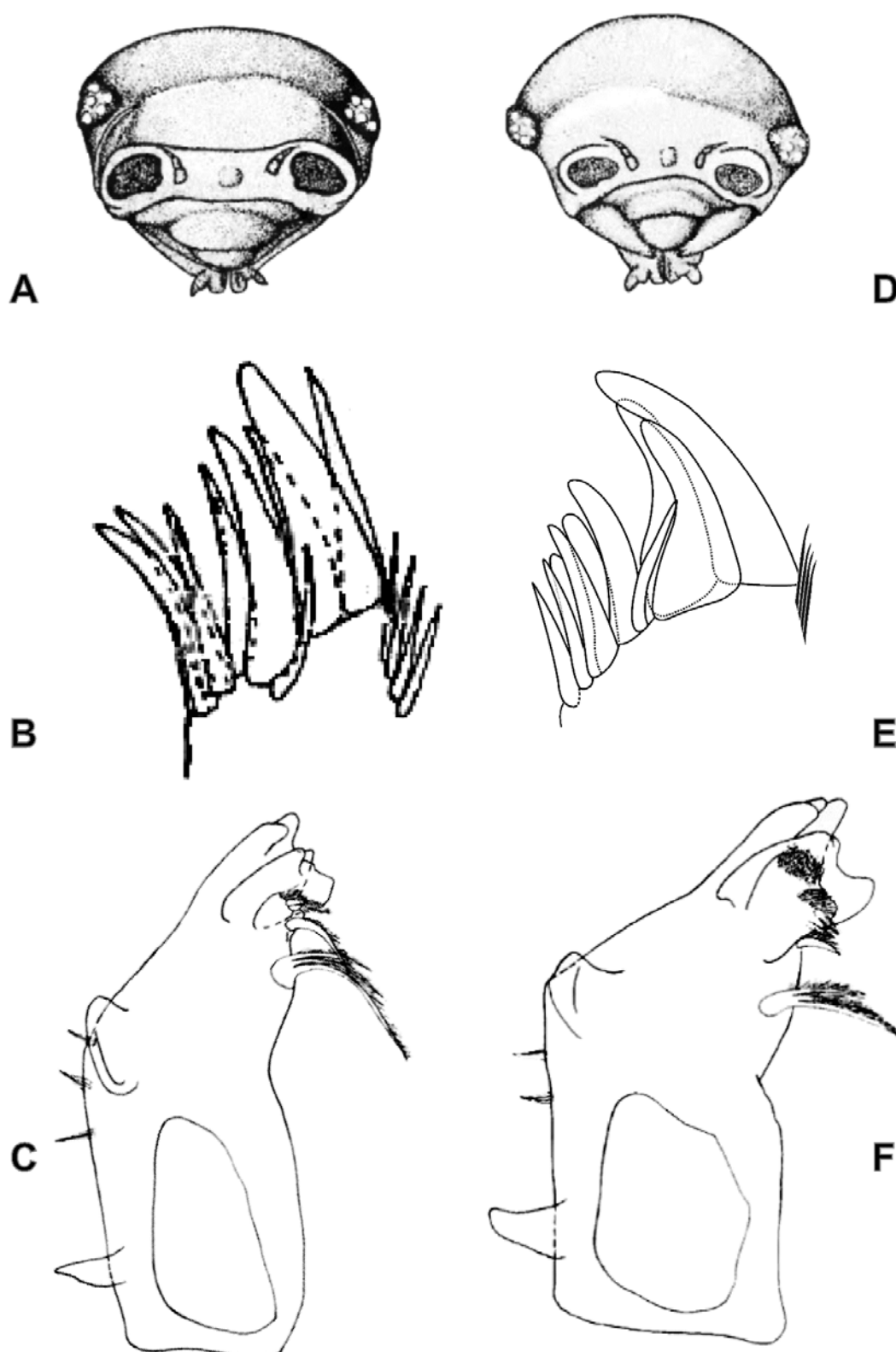


Figura 38. Estruturas morfológicas de: *Oxalaniscus ctenoscioides* (Mulaik, 1960): **A)** Cefalotórax, **B)** Endito lateral da maxílula, **C)** Mandíbula esquerda; *Quintanoscia contoyensis* (Mulaik, 1960): **D)** Cefalotórax, **E)** Endito lateral da maxílula, **F)** Mandíbula esquerda. Fonte: Leistikow (2000d).

Schmidt (2002) definiu o táxon 2 em Crinocheta com base na presença de *noduli laterales*, excluindo os representantes dos táxons Olibrinidae, Detonidae, Scyphacidae e Alloniscidae. Leistikow (2001g), em sua análise, inclui o táxon 2, denominado de Nodilateralia, porém exclui dois táxons antes pertencentes a Philosciidae, *Quintanoscia* e *Oxalaniscus*, por não possuírem *noduli laterales*. Entretanto, no trabalho de descrição para estes táxons, Leistikow (2000d) cita a presença de *noduli laterales* para *Quintanoscia* (Fig. 36). Aparentemente, este pelo sensorial não difere muito de outros encontrados na superfície do corpo, mas é discernível pelo comprimento, que é um pouco mais longo. Leistikow & Schmidt (2002) também não distinguiram a presença de *noduli laterales* no gênero *Ischioscia*, que se ausente, seria então uma perda secundária. Apesar de outras sinapomorfias terem sido consideradas para o clado *Quintanoscia* e *Oxalaniscus*, não há evidências suficientes para a exclusão deste clado de Nodilateralia.

A redução da linha frontal não se sustenta, por não haver compreensão do surgimento das linhas no cefalotórax e seu desenvolvimento na evolução dos grupos em Oniscidea. *Ligia* é considerado por muitos autores como o grupo mais basal dos Oniscidea. Portanto, este gênero tem servido para comparação para o ordenamento dos caracteres dentro dos outros Oniscidea, principalmente para os Crinocheta. Deste ponto de vista, como a linha frontal está presente em *Ligia*, a redução é considerada como novidade evolutiva, mas não se conhece a generalidade desta novidade para ser utilizado neste nível da filogenia. O grupo que está sendo testado, parte dos Philosciidae, representa menos de 1/3 de todos os Oniscidea.

Por não se compreender como aconteceu a substituição do processo molar da mandíbula, presente ainda em *Ligia* e *Synocheta*, por um penicílio, descrever estados desta estrutura com base na quantidade de ramos do penicílio é inconsistente para uso em uma análise filogenética. *Littorophiloscia denticulata* (Ferrara & Taiti 1982) possui no processo

molar a mesma quantidade de penicílios descritos para *Quintanoscia* e *Oxalaniscus*. Alguns Synocheta, como *Mexiconiscus laevis* (Rioja, 1956), *Alpioniscus thanit* Taiti & Argano 2009, *Styloniscus maculosus* Green 1961 e outros, além do processo molar, possuem um penicílio, normalmente restritos à mandíbula direta ou, em alguns casos, em ambas. Deste modo, podemos interpretar que os penicílios surgiram antes da perda do processo molar. É necessário buscar o entendimento da origem destes penicílios, e se a variação de seus ramos indica um direcionamento evolutivo dentro dos grupos em que esta estrutura está presente.

Leistikow (2001g: 15) escreve que “O tufo de setas no palpo do maxilípede são simplificados em diferentes táxons e, então, pode ser usado para a reconstrução da filogenia: nos táxons basais como *Quintanoscia*, o tufo de setas são muitos proeminentes, carregando mais de 20 sensilas”. Se realmente *Quintanoscia* estiver na base dos Philosciidae, considerar a quantidade de sensilas como uma condição plesiomórfica seria equivocado, quando não se entende nem a própria estrutura onde esses tufos estão inseridos (algumas vezes descritas como surgindo de um pedúnculo). Como são estas estruturas nos outros grupos?

O clado TÁXON 0: (*Adeloscia* [uma espécie; Nova Zelândia] + (*Araucoscia* + *Pseudophiloscia* [11 espécies; Chile]) + TÁXON A (TÁXON B + (*Benthana* [30 espécies; Brasil e Paraguai] + *Atlantoscia* [sete espécies; Argentina, Brasil, Flórida e Ilhas de Ascensão e Santa Helena] + RHYSCOTIDAE))) (Apomorfia do Táxon 0: cerdas limpadoras da antena no carpo situadas transversalmente, com redução do número de cerdas).

Atualmente, *Araucoscia* é considerado sinônimo de *Pseudophiloscia*. Este último gênero pode ser identificado pela presença de uma apomorfia única: duas fileiras de *noduli laterales* de cada lado do corpo. O clado *Adeloscia* [com uma espécie conhecida da Nova Zelândia] + *Pseudophiloscia* foi estabelecida (LEISTIKOW, 2001g) com base na presença de três fileiras de espinhos sensoriais no carpo e com base no dente externo da primeira maxila de tamanho enorme relativamente aos demais dentes (Fig. 40). O último caráter

ocorre em outros três gêneros de Philosciidae: *Leucophiloscia* [uma espécie; da Papua-Nova Guiné], *Sechelloscia* [uma espécie; Ilhas Seychelles], e *Papuaphiloscia* [nove espécies; do Japão à Nova Zelândia]. Hipotetizamos que este clado é mais extensamente distribuído no Oceano Pacífico do que originalmente sugerido por Leistikow (2001g).

O TÁXON A, excluindo TÁXON B, foi estabelecido com base na ausência de cerdas distais no endito do maxilípede Leistikow (2001g). Discordamos, entretanto, da posição atribuída a Rhyscotidae dentro do TÁXON A. Schmidt (2008), na última síntese da filogenia dos Crinocheta publicado, colocou Rhyscotidae mais próximo dos “Crinocheta superiores”. *Rostrophiloscia* [uma espécie; República Dominicana], gênero de Philosciidae, parece compartilhar um bulbo projetado frontalmente na cabeça: *Rostrophiloscia* possui cone apical longo. Portanto, (Rhyscotidae + *Rostrophiloscia*) pertencem ao táxon C de Leistikow (2001g), caracterizado por esta apomorfia. Além disto, Rhyscotidae compartilha com uma parte dos Scleropactidae a redução de três para dois artículos no flagelo da antena 2. Este subgrupo apomórfico de Scleropactidae também avançou na evolução da conglobação, atingindo uma redução dos urópodes e uma proteção maior das antenas durante a dita conglobação parcial. Estas tendências também ocorreram numa parte dos ditos Crinocheta superiores (Eubelidae + Armadillidae + Armadillidiidae). Sugerimos que este clado também dever ser incluído no Táxon B. Os demais crinochetas, que se caracterizam pelo fortalecimento dos urópodes, o exopodito se articulando num côndilo formado com o simpodito do urópode (e.g., Oniscidae + “Trachelipodidae” + “Cylisticidae” + Agnaridae + “Porcellionidae”) (vide em parte SCHMIDT, 2008), fariam parte do táxon *Pulmoniscus*+ dentro dos Nodolateralia.

Pulmoniscus [uma espécie; Venezuela] + (*Balloniscus* + *Plataoniscus*) + (*Oniscophiloscia* [três espécies; Chile] + *Philoscia* [74 espécies; Europa] + “CRINOCHETA superiores” (Apomorfias dos “Philosciidae superiores”: cerdas sensoriais tricornes com base

alargada, dando o formato de um Y invertido; mais de cinco espinhos sensoriais ao longo da margem lateral do ísquio do pereópode 7 do macho).

Balloniscus + *Plataoniscus* foram reunidos por Leistikow (2001g) pela redução do espinho ornamental sensorial no carpo do pereópode 1 do macho (Figs. 23B-C). Ao verificar em outros táxons a ocorrência dos espinhos sensoriais no carpo do pereópode 1, não foi possível enxergar critérios para definir a redução destas estruturas.

Pulmoniscus, *Balloniscus* e *Plataoniscus*, os dois últimos ainda classificados formalmente em Balloniscidae (TAITI & SCHOTTE, 2016a), e *Philoscia*, além de *Atlantoscia*, pelo menos duas espécies de *Benthana*, uma espécie de *Burmoniscus*, *Heroldia* [seis espécies; Nova Caledônia], *Nesoniscus* [duas espécies; Nova Caledônia], *Anchiphiloscia* [25 espécies; da África e Madagascar], *Cubanophiloscia* [uma espécie; Cuba], *Aphiloscia* [23 espécies; Oceano Índico] e *Congophiloscia* [seis espécies; África] possuem superfícies respiratórias dorsais nos pleópodes em algum estágio de desenvolvimento (Fig. 41). Neste estágio do conhecimento filogenético dos Crinocheta, consideramos prematuro descartar a possibilidade de tais táxons de filosciídeos representarem, conjuntamente com os Crinocheta superiores, um clado. Consideramos possível que a evolução de pulmões possa ter ocorrido independentemente na linhagem (Rhyscotidae + Scleropactidae + Eubelidae + Armadillidae + Armadillidiidae). *Loboscia* [uma espécie; Malásia] e *Heroldia* (com pulmões) compartilham com *Philoscia* (também com pulmões) e pelo menos algumas espécies de *Anchiphiloscia*, a presença de um dente basal no ísquio do pereópode 7. Chegamos agora ao ápice da diversificação dos filosciídeos, o Táxon B de Leistikow (2001g) (Apomorfias: escovas carpais formadas por escamas cuticulares; carpo, pelo menos no macho, achatado, às vezes mesialmente alargado). Por este caráter, presença de uma densa camada de escamas no carpo, *Anchiphiloscia* deve pertencer ao Táxon B também (Fig. 42).

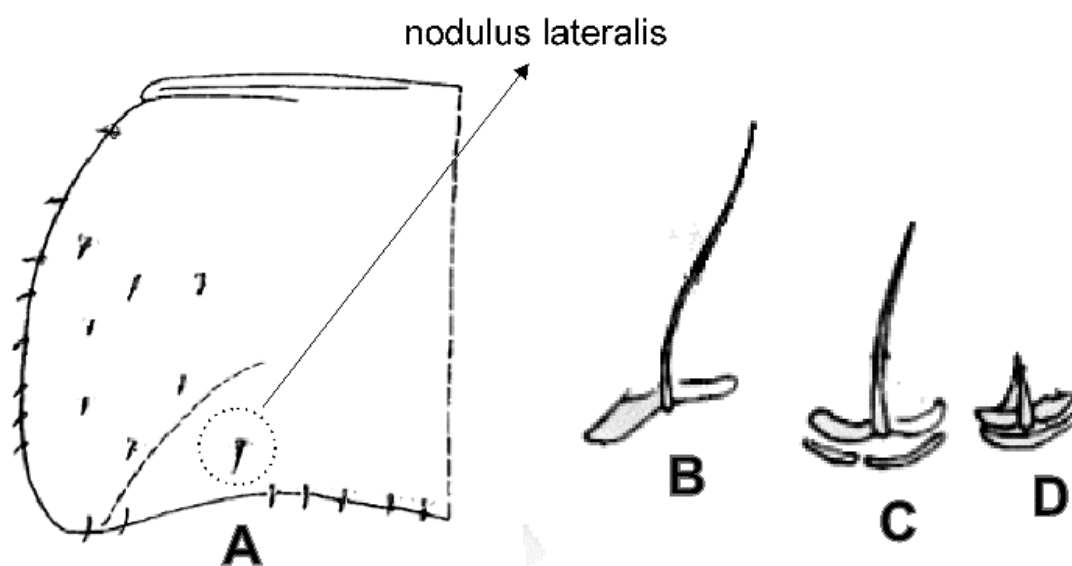


Figura 39. *Quintanoscia contoyensis*: **A)** Placa coxal do pereonito 4, **B)** *nodulus lateralis* do pereonito 7, **C)** *nodulus lateralis* do pereonito 4; **D)** seta tricorne do pereonito 4. Fonte: Leistikow (2000d).

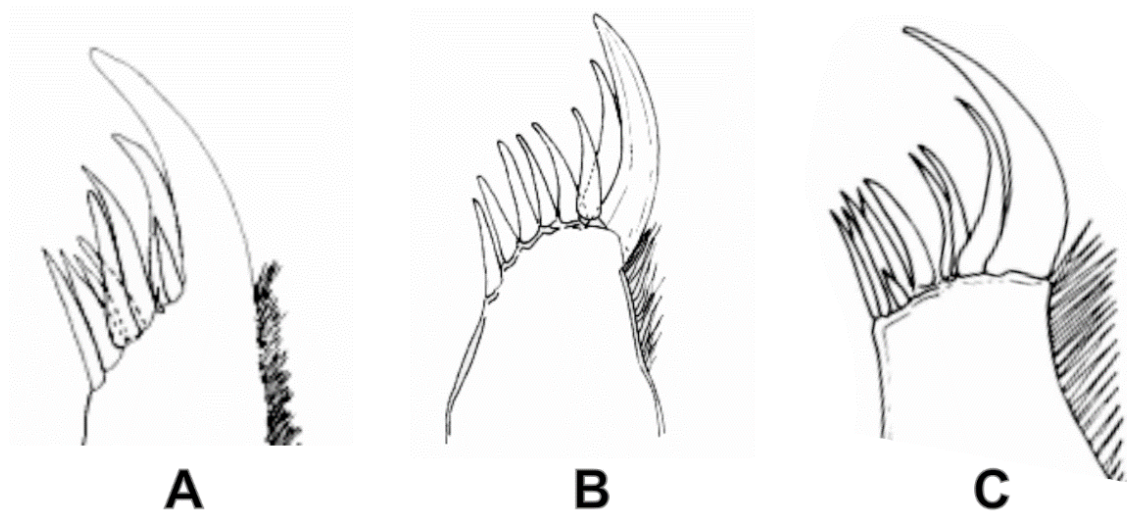


Figura 40. Endito lateral da maxílula: **A)** *Pseudophiloscia inflexa* Budde-Lund, 1904, **B)** *Papuaphiloscia minima* Vandel, 1973, **C)** *Leucophiloscia endogea* Vandel, 1973. Fonte: A - Leistikow (2001a), B e C - Vandel (1973a).

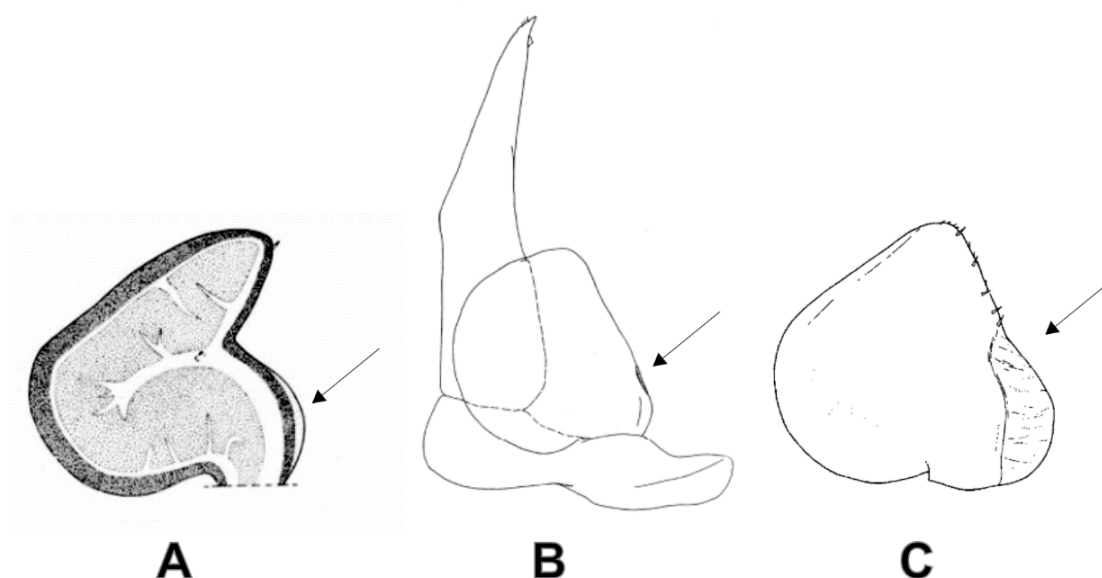


Figura 41. Exópodes do pleópode 1, seta apontando para as áreas respiratórias. **A)** *Congophiloscia longiantennata* Schmalfuss & Ferrara, 1978, **B)** *Aphiloscia annulicornis* (Budde-Lund, 1885), **C)** *Pulmoniscus insularuminfraventum* (Vandel, 1952). Fonte: A - Schmalfuss & Ferrara (1978), B - Ferrara *et al.* (1994), C - Leistikow (2001g).

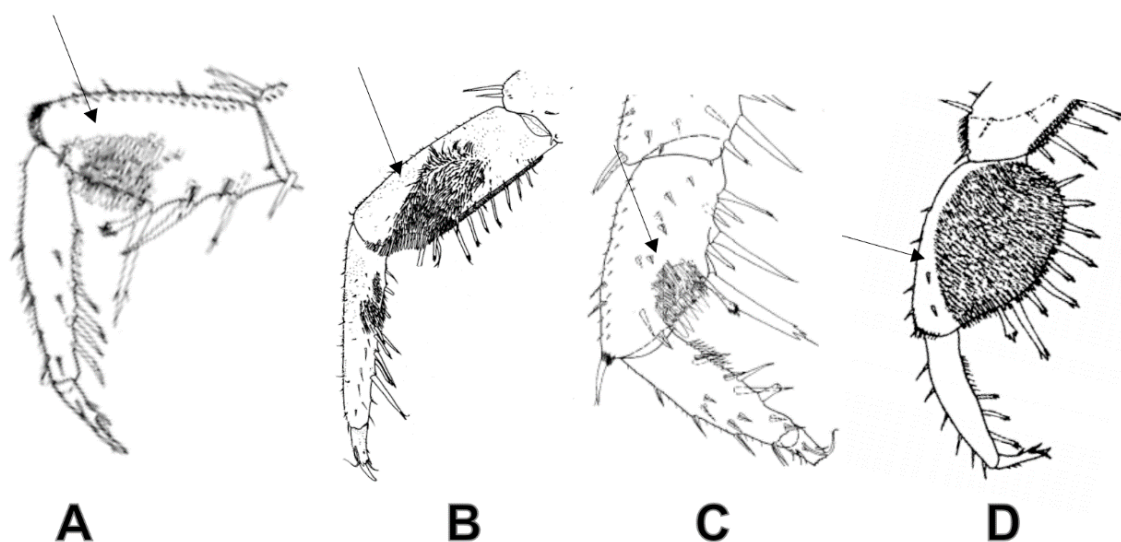


Figura 42. Pereópode 7, carpo, própodo e dácilo. Setas indicando a escova-carpal. **A)** *Anchiphiloscia suarezi* (Dollfus, 1895), **B)** *Androdeloscia formosa* (Mulaik, 1960), **C)** *Scleropactes colombiensis*, **D)** *Caraiboscia microphthalma* Vandel, 1968. Fonte: A - Ferrara & Taiti (1986), B - Leistikow (2000d), C - Schmidt (2007), D - Leistikow (2001e).

Os Halophilosciidae contêm dois gêneros em Leistikow (2001g): *Halophiloscia* [13 espécies atlânticas] e *Littorophiloscia* [26 espécies de larga distribuição nas zonas litorâneas do mundo], unidas por uma morfologia única do vaso deferente, que se dobra duas vezes ao longo do seu percurso (Fig. 19C). O terceiro gênero de Halophilosciidae listado em Taiti & Schotte (2016b), *Stenophiloscia* [com três espécies mediterrâneas], não é mencionado por Leistikow (2001g) e não há detalhes suficientes para confirmar sua inclusão no presente clado. Percebe-se incerteza de autores quando à inclusão de *Littorophiloscia* na família Halophilosciidae. Schmalfuss (2004), Kim & Kwon (2002) e Araujo & Taiti (2007) posicionam o gênero na família Philosciidae; Taiti & Checcucci (2009) e Taiti & López (2008) parecem concordar com a colocação de Leistikow (2001g) e deixar *Littorophiloscia* em Halophilosciidae; e há autores que preferem não entrar na questão, deixando a posição em aberto, como Naser *et al.* (2015). Enquanto *Littorophiloscia* possui uma única fileira de *noduli laterales* próximos às margens dos segmentos torácicos, *Halophiloscia* é único na presença de três *noduli laterales* nos pereonitos 1-3 e quatro *noduli* nos pereonitos 4-7, por lado (Fig. 19B).

Archaeoscia [uma espécie; Cuba], *Congophiloscia* [seis espécies, África] e *Gabunoscia* [uma espécie, África] parecem compartilhar com os Halophilosciidae a presença de um exopodito do urópode muito longo, mais de duas vezes o comprimento deste (Fig. 43). Mas ainda tendemos a considerar esta uma semelhança como sendo plesiomórfica.

Os Halophilosciidae são o grupo irmão do Táxon C de Leistikow (2001g). O Táxon C possui o cone apical tão ou mais longo que o terceiro artículo do flagelo da antena 2 (Fig. 44). O par de cerdas livres sensitivas são sempre curtas. O outro caráter indicado por Leistikow (2001g), lobo mediano do palpo do maxilípede alongado, nos parece corresponder ao estado plesiomórfico do caráter.

Alguns gêneros aparentam ter os cones apicais subiguais ao comprimento do terceiro segmento do flagelo da antena 2 (Fig. 44), como *Pseudotyphloscia* [uma espécie; Sulawesi, Java e Taiwan], *Laevophiloscia* [16 espécies; Austrália], *Perinetia* [uma espécie; Madagascar], e *Paraphiloscia* [12 espécies; Papua-Nova Guiné, Samoa e Ilha Soloman] e *Tenebrioscia* [uma espécie; Java], levando-nos a hipotetizar que estes gêneros poderiam ser proximamente relacionados ao Táxon C (Anexo 2). Infelizmente, os detalhes descritivos não são suficientes para esclarecer se as cerdas sensitivas externas ao cone são curtas, como sempre ocorre nas espécies do Táxon C.

TÁXON C: (SCLEROPACTIDAE + TÁXON D).

Os Scleropactidae permanecem parafiléticos depois das tentativas de reconstruir suas relações filogenéticas (SCHMALFUSS, 1980, TAITI *et al.*, 1986, FERRARA *et al.*, 1995, SCHMIDT, 2002, 2007). Na nossa opinião, isto ocorre porque o clado Eubelidae + Armadillidae + Armadillidiidae descendem deste grupo, tendo sido excluídos nas análises indicadas.

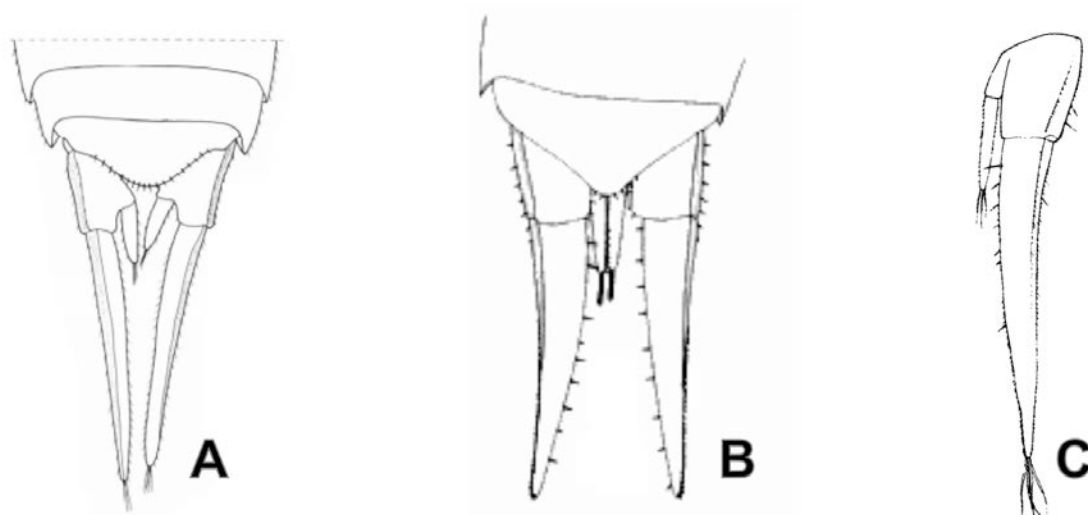


Figura 43. Urópodes. **A)** *Gabunoscia feai* Schmalfuss & Ferrara, 1978, **B)** *Congophiloscia longiantennata* Schmalfuss & Ferrara, 1978, **C)** *Halophiloscia couchii* (Kinahan, 1858). Fonte: A e B - Schmalfuss & Ferrara (1978), C - Taiti & López (2008).

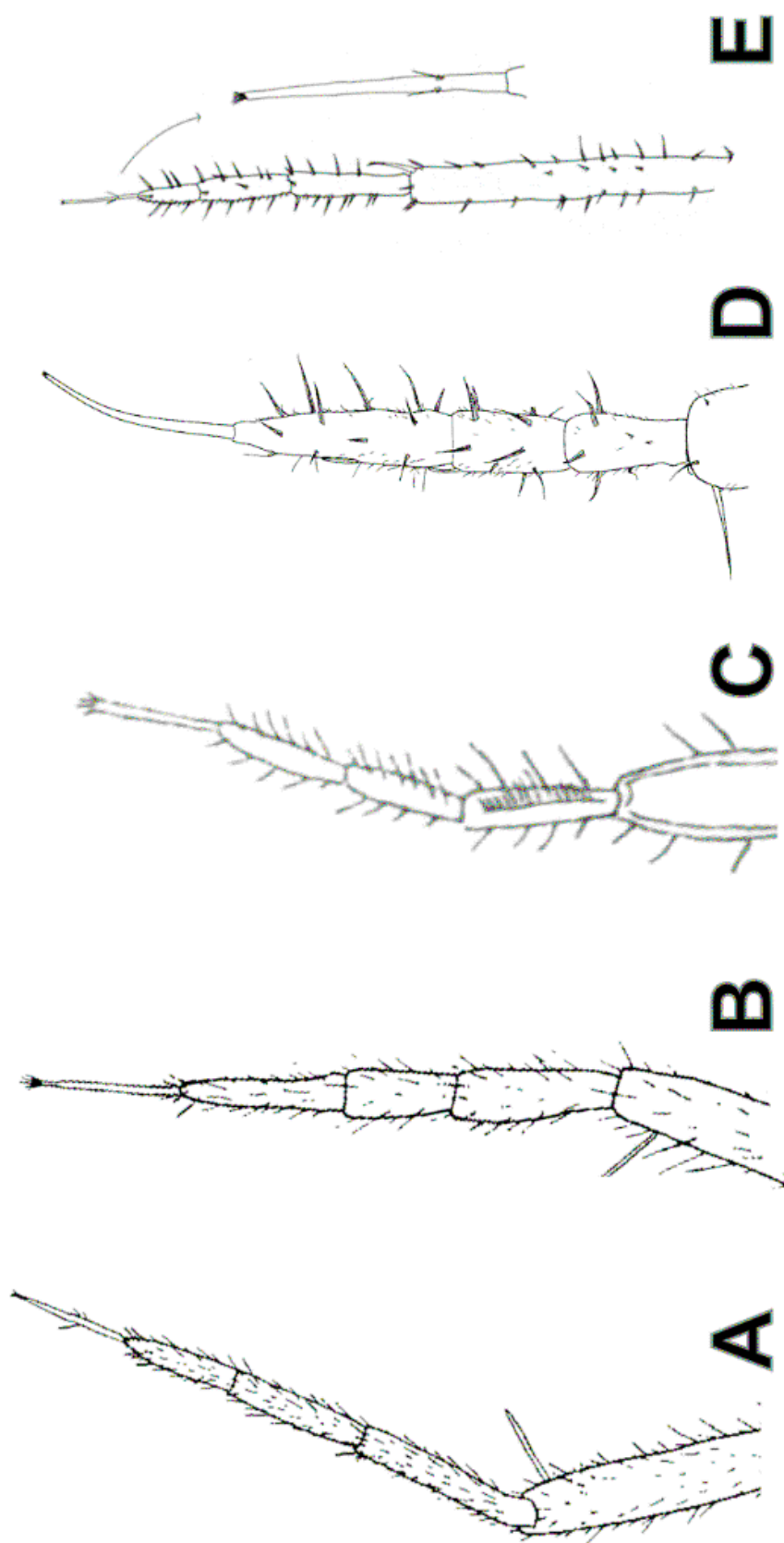


Figura 44. Quinto artículo peduncular da antena 2 e flagelo com órgão apical. **A)** *Burmoniscus schultzi* Taiti, Ferrara & Kwon, 1992, **B)** *Tenebrioscia antennuata* Schultz, 1985, **C)** *Laevophiloscia hamiltoni* Vandel, 1973, **D)** *Scleropactes ecuadoriensis* Schmidt, 2007, **E)** *Ischioscia bolivari* Vandel, 1968. Fonte: A e B - Schultz (1985), C - Vandel (1973b), D - Schmidt (2007), E - Leistikow & Schmidt (2002)

TÁXON D: (TÁXON E + TÁXON F). Apomorfia indicada para o Táxon D: Escova limpadora da antena 2 no carpo alargada e aprofundada, terminando em escamas marginais Leistikow (2001g).

Abebaioscia [uma espécie; Sul da Austrália] é única dentre os Philosciidae por possuir antenas muito longas, atingindo o pereonito 7. Entretanto, esta deve ser uma retenção plesiomórfica.

Os seguintes táxons possuem cone apical longo, e, portanto, pertencem ao clado Táxon D. Por falta de informações mais detalhadas, não puderam ser atribuídas a subgrupos específicos: *Parischioscia* [uma espécie; Guiana Francesa e Brasil], *Platycystoniscus* [duas espécies; Indonésia e Sri Lanka], listados com dúvidas para Philosciidae (SCHMALFUSS, 2004), *Plumasicola* [uma espécie; Cuba], *Tropicana* [uma espécie; Indo-Pacífico], *Floridoscia* [uma espécie; Flórida], *Javanoscia* [uma espécie; Java].

TÁXON E: (*Pentoniscus* + (*Yaerikima* [uma espécie; Guiana] + grupo-*Roraimoscia*). A apomorfia indicada para o Táxon E, de três fileiras transversais de cerdas no exópode do pleópode 5 (LEISTIKOW, 2001g) é difícil de entender no contexto evolutivo, já que foram observadas a presença de 1-5 fileiras em diferentes Philosciidae como, *Atlantoscia* [sete espécies; Flórida e Brasil], *Bardanoscia* [duas espécies; África], *Caraiboscia* [duas espécies; Venezuela e Ilha Guadalupe], *Papuaphiloscia* [15 espécies; Japão a Nova Zelândia e Hawaii] e *Uluguroscia* [sete espécies; África e Ilhas Comoro, Madagascar e Socotra].

GRUPO-*Roraimoscia*: (*Roraimoscia* [uma espécie, Venezuela] + *Formicascia* [uma espécie; Guiana]) + (*Portoricoscia* [uma espécie; Costa Rica] + (*Parischioscia* [uma espécie; Guiana]) + ISCHIOSCIINI). As apomorfias para este grupo referem-se a caracteres da cabeça (1 – Nível do profrons sem nenhuma depressão para encaixe das antenas, 2 – lobo lateral e linha frontal reduzidos). Como mencionado anteriormente para família Detonidae,

essas estruturas necessitam um estudo mais detalhado e abrangente no número de espécies, para determinar de que forma se dá a origem e as variações dessas estruturas.

ISCHIOSCIINI: (*Oreades* [uma espécie; Equador] + (*Ecuadoroniscus* [uma espécie; Equador]+ (*Mirtana* [uma espécie; Costa Rica] + (*Tropiscia* [uma espécie; Equador] + *Ischioscia* [28 espécies; América Central e do Sul])))).

Para Ischiosciini foram fornecidas as seguintes sinapomorfias: (1) Antena 1 com artículo proximal portando uma protrusão como um escudo na parte distal; (2) Pleotelson com uma escavação ventral semicircular na parte apical. À exceção de *Ischioscia*, todos os gêneros em Ischiosciini são monotípicos. Leistikow & Schmidt (2002) fizeram uma análise cladística para as espécies de *Ischioscia*, e o cladograma resultante foi insuficientemente resolvido. Entretanto, a monofilia do gênero foi atestada com apomorfias referentes ao dimorfismo sexual, principalmente dos pereópodes. Os autores acreditam que uma análise em um contexto mais amplo de espécies melhore as relações dentro do táxon.

TÁXON F: (*Caraiboscia* [duas espécies; Venezuela, Galápagos, Guadalupe] + *Colombophiloscia* [quatro espécies; Cuba, Equador] + (*Chaetophiloscia* [30 espécies; Mediterrâneo] + *Burmoniscus* [80 espécies; Indo-Pacífico] + Prosekiini).

O caráter compartilhado pelos grupos (Prosekiini + *Burmoniscus* + *Chaetophiloscia*) e (*Caraiboscia* + *Colombophiloscia*) também não se sustenta, pois é possível encontrar outras espécies com o *noduli laterales* mais distante da margem lateral que não pertencem a este grupo em questão. O autor parece ter incerteza ao colocar uma interrogação ao lado do caráter.

PROSEKIINI: (*Prosekia* [sete espécies; Venezuela] + (*Metaprosekia* [três espécies; Venezuela] + (*Xiphoniscus* [uma espécie; Equador] + (*Andenoniscus* [três espécies; Peru, Panamá] + (*Androdeloscia* [15 espécies; América tropical]+ *Erophiloscia* [cinco espécies;

Colômbia, Peru, Equador]]]])). Apomorfia de Prosekiini (LEISTIKOW, 2001g): Artículos medianos do artículo distal da antena 1 agregados em um tufo separado do tufo apical.

As sinapormorfias apontadas para Prosekiini não são fortes o suficiente para sustentar este táxon. A forma da antênula em ter dois tufos de estetascos, o mais apical com dois e um subapical com alguns outros, podem ser encontrados em outras espécies não incluídos neste táxon. O tufo subapical varia bastante na quantidade de estetascos nos Crinocheta. Uma outra característica da antena 1 de Prosekiini é uma depressão entre estes tufos, mas nem todas as espécies incluídas em Prosekiini possuem esta formação no terceiro artículo da antena 1. Talvez a compreensão da origem desse segundo tufo subapical ainda seja inconclusivo, mas possuir dois estetascos no ápice do último artículo é plesiomórfico, quando comparado a *Olibrinus*, por exemplo. A sinapormorfia que se refere à lamela hialina no pleópode 1 do macho também não está presente em todos os integrantes de Prosekiini, como afirma Leistikow (2001g), e é encontrada em outras espécies não foram consideradas na análise.

Leonardoscia [uma espécie; de cavernas brasileiras] e *Ctenoscia* [uma espécie; mediterrâneo], têm os estetascos da antena 1 em 2 grupos. Podem pertencer, portanto, aos Prosekiini.

Dentre os Prosekiini, apenas *Xiphoniscus* possui os *noduli laterales* formando uma fileira sempre próxima da margem ventral dos pereonitos. Nos demais Prosekiini, o *nodulus lateralis* do pereonito 4 é sempre significativamente distante da margem do pereonito. A distribuição deste caráter sugere a posição alternativa de *Xiphoniscus* na base de Prosekiini.

Nesophiloscia (um gênero monotípico de Galápagos), e *Baconaoscia* (um gênero monotípico de Cuba), ambos com informação morfológica disponível insuficiente, devem pertencer a um subgrupo de Prosekiini, devido ao número baixo de omatídeos, apenas 3 e 4, respectivamente. Notamos que *Caraiboscia* também tem 4 omatídeos nos olhos compostos, o que aumentaria a generalidade previamente estabelecida para o caráter ou indicaria que

Caraiboscia deveria fazer parte de um subgrupo de Prosekiini. Entretanto, *Hawaiioscia* [seis espécies; Ilhas Havaí], um gênero de cone apical curto, também possui oito omatídeos, o que coloca em dúvida a atual interpretação evolutiva deste caráter.

O subgrupo de Prosekinni formado por (*Xiphoniscus* + (*Andenoniscus* + (*Androdeloscia* + *Erophiloscia*))) foram agrupados devido às seguintes sinapomorfias: (1) *Noduli laterales* extremamente longo; (2) exópodes do pleópode do macho arredondado. Considerando o último caráter relacionado ao exópode do pleópode do macho, podemos incluir outros táxons com o exópode nesta mesma forma, como *Papuaphiloscia*, *Prosekia lejeunai*, *Sulesoscia epigea*. Excluindo o gênero *Xiphoniscus* desse subgrupo, os gêneros restantes formam um clado caracterizado pelo endópode do pleópode 2 flageliforme. Considerando esta sinapomorfia, podem ser inclusos neste clado *Papuaphiloscia parkeri*, *Chaetophiloscia hastata*, *Natalsia longistylata* e *Leucophiloscia endogea*, que também apresentam este tipo de endópode.

- **Relações entre os táxons de Crinocheta de acordo com a filogenia de Schmidt 2002 – Ver figura 9 e Anexo 1.**

(Olibrinidae + Detonidae + (Scyphacidae + Oniscoidea)): Estes táxons compõem os Crinocheta. Schmidt (2002) estabeleceu Olibrinidae como o táxon mais basal entre os Crinocheta, seguido de Detonidae e Scyphacidae. Porém, na revisão de 2008, Schmidt colocou Olibrinidae e Detonidae em uma politomia com (Scyphacidae + Oniscoidea). A tentativa de Schmidt (2002) de subdividir Scyphacidae em grupos mais consistentes para resolver as relações basais de Crinocheta, não foi suficiente. Acreditamos que esses táxons ainda devem ser repartidos em unidades menores. A difícil resolução na base dos Crinocheta pode dever-se à presença de caracteres comuns com os táxons mais basais de Oniscoidea e com os táxons mais derivados de Crinocheta. Até que se encontrem sinapomorfias consistentes entre os Oniscoidea que permitam direcionar a polarização dos caracteres

flutuantes na base dos Crinocheta, o entendimento das relações entre estes táxons se faz difícil.

Oniscoidea: (Alloniscidae + (*Quintanoscia* + *Oxalaniscus*) + Nodilateralia): Schmidt (2008) aponta aproximadamente 10 apomorfias para Oniscoidea. Algumas destas são controversos, assim como a discussão que o autor faz sobre eles. Um dos caracteres considerado consistente por Schmidt (2003, 2008) para Oniscoidea é o flagelo da antena 2 com 3 artículos (ou menos). Campos-Filho *et al.* (2014) descreveram a espécie cavernícola *Xangoniscus aganju* com flagelo da antena 2 dividida em três artículos bem-definidos. A espécie foi alocada na linhagem dos Synocheta, considerada até o momento como grupo-irmão de Crinocheta. É preciso entender melhor a redução dos artículos do flagelo da antena 2. Provavelmente a redução de 3 para 2 artículos ocorra distintamente dentro de Crinocheta. A fusão pode acontecer entre os artículos terceiro e segundo ou entre os artículos o segundo e o primeiro. Os estetascos presentes no segundo e terceiro artículos parecem ser estruturas interessantes para entender a fusão entre os artículos do flagelo da antena 2.

Órgão apical da segunda antena com envelopamento da bainha e duas sensilas livres laterais: Apontado por Schmalfuss (1980) como um caráter comum entre alguns Philosciidae e outros táxons. Leistikow, (2001g) e Schmidt (2002, 2008) reafirmaram que este caráter une um grupo de alguns Scleropactidae e alguns Philosciidae.

(Stenoniscidae + (Rhyscotidae + (Squamiferae + Crinocheta “superiores”))): Este clado foi apresentado por Schmidt (2008). O equivalente a ele em Schmidt (2002) é (Táxon 3 + Stenoniscidae + Táxon 4), excluindo o Táxon 3. Stenoniscidae em Schmidt (2002) aparece em uma tricotomia com o Táxon 3 e o restante dos Crinocheta (Táxon 4). Nesta filogenia integrativa de Leistikow (2001g) e Schmidt (2002), Stenoniscidae é posicionado como grupo-irmão do Táxon 4, porém esta decisão não é justificada no trabalho.

Rhyscotidae foi incluído por Leistikow (2001g) em um clado subordinado ao que seria o equivalente ao Táxon 3 de Schmidt (2002). Ele está unido por uma tricotomia aos gêneros de Philosciidae *Atlantoscia* e *Benthana*. Para união deste clado, a sinapomorfia apresentada por Leistikow (2001g) foi [Mp3-4] endito do maxilípede sem setação, margem distal transversa. O próprio autor põe este caráter em questionamento ao escrever, “Em *Philoscia* e Porcellionidae, o endito é livre de setação, mas sua margem distal é transversa” (Leistikow, 2001g: 15-16). Schmidt (2007) uniu os gêneros neotropicais de Scleropactidae *Colomboniscus*, *Neosanfilippia*, *Troglopactes* e *Spherarmadillo* com base também nesta condição supostamente derivada. Deste modo, não há suporte para este clado e Rhyscotidae parece ter mais proximidade com os “Crinocheta superiores”, como estabeleceu Schmidt (2002).

Squamiferae: Este táxon foi criado por Vandel (1946) para os representantes das famílias Dubioniscidae e Platyarthridae. Schmidt (2003) julgou que deveria incluir Spelaeoniscidae para que Squamiferae tornasse-se um grupo monofilético. Vandel (1943) considera as duas primeiras famílias como não-monofiléticas e Spelaeoniscidae como monofilética. As três famílias compartilham as seguintes sinapomorfias, segundo Schmidt (2008): (1) Setas do tegumento em forma de concha com base estreita, distalmente alargada e margem serradas; (2) endito lateral da primeira maxila com o grupo de dentes lateral mais amplo que a metade da margem apical; (3) dois artículos distais do palpo do maxilípede fundidos, número de setas reduzidos.

O caráter 1 também é conhecido como cerdas escamosas. Este tipo de cerda pode representar uma vantagem evolutiva para as espécies endógeas, assim como são a maioria dos representantes destas famílias. A margem serrada das cerdas deve facilitar a entrada das espécies nas camadas abaixo da superfície do solo. O gênero *Caraiboscia* possui cerdas com a margem serrada, como as espécies de Squamiferae. A cerdas ou setas presentes no

tegumento dos Oniscidea ainda não são compreendidas. Observa-se uma dificuldade em definir as estruturas que ocorrem no tegumento dos Oniscidea, havendo a necessidade de uma verificação ampla para padronizar os termos existentes. O caráter 2 não é determinante. Em alguns táxons é possível encontrar esta mesma condição do endito da primeira maxila, como em *Atlantoscia ituberasensis* e *Scleropactes pilosus*. A fusão entre os artículos do palpo do maxilípede é uma das modificações que ocorre nesta estrutura, mas não há esclarecimento suficiente para usá-la em uma análise filogenética.

Paraplatyarthridae possui as sinapomorfias apresentadas para Squamiferae e provavelmente tem uma relação próxima com Platyarthridae, Dubioniscidae e Spelaeoniscidae. Entretanto a proposta deve ser revista por completo e deve-se verificar se Squamiferae é um grupo monofilético válido, assim também como as famílias inclusas nele.

Crinocheta “superiores”: (Pudeoniscidae + (Bathytropidae + Tendosphaeridae) + (Eubelidae + Armadillidae) + Oniscidae + Trachelipodidae + Cylisticidae + Agnaridae + Porcellionidae + Armadillidiidae): Grupo instituído por ausência de autapomorfias encontradas em Squamiferae. Schmidt (2002) denominou este grupo de Táxon 6. No cladograma apresentado por ele, Bathytropidae é agrupado com Tendosphaeridae, mas não é mencionada nenhuma autapomorfia para esta relação.

Outro clado apresentado é formado por Eubelidae e Armadillidae. As sinapomorfias dadas por Schmidt (2008) para esta relação são: (1) Habilidade de conglobação endoantenal; (2) simpodito do urópode dorsalmente achatado, o exopodito reduzido em tamanho; (3) Seta “*slender stalk*” do endito lateral da primeira maxila muito mais curta que outros dentes; (4) Exópodes dos pleópodes 1-5 cada um com campos respiratórios dorsais parcialmente internalizados.

A habilidade de conglobação está contemplada no caráter 1. Tem-se especulado que o surgimento da capacidade de se enrolar apareceu mais de uma vez ao longo da evolução dos

Oniscidea. Entretanto, como os pulmões pleopodais, acreditamos que o mecanismo de conglobação pode variar entre os grupos que apresentam esta condição, ainda que a finalidade seja a mesma. A conglobação é classificada em endoantenal, quando a antena é inserida dentro do corpo animal, e em exoantenal, quando a antena fica para fora.

O simpodito achatado dorsalmente (caráter 3) pode ser uma condição relacionada à conglobação. Deste modo, *Armadillidiidae* também se uniria ao clado *Eubelidae* + *Armadillidae*, e também estaria correlacionada aos *Scleropactidae*.

A posição do exopodito do urópode deve ser tratado como um caráter independente ao achatamento do simpodito. Tanto a forma quanto a posição dos urópodes devem ser analisados cuidadosamente, para buscar uma interpretação coerente para os diversos estados dessas estruturas que ocorrem entre os Crinocheta.

Schmidt (2003, 2008) afirmam não haver caracteres fortes o suficiente para sustentação deste clado. Acredita na obviedade de existir alguma relação deste clado com qualquer outro grupo.

Armadilloniscus está posicionado na base dos Crinocheta. Os representantes deste táxon possuem uma relação próxima com os grupos mais derivados de Crinocheta, pelo compartilhamento de caracteres como o simpodito achatado e o exopodito do urópode reduzido. A forma do télson, quase triangular e não participando do contorno do corpo, é uma das estruturas que os diferenciam dos táxons volvacionais mais derivados.

5. CONSIDERAÇÕES GERAIS

5.1. Sobre a metodologia

No início do desenvolvimento deste trabalho tínhamos a intenção de apresentar uma nova configuração das relações filogenéticas entre os Crinocheta através de um cladograma. Obviamente, estas relações não estariam completamente resolvidas devido à dificuldade de gestão da quantidade de táxons classificados em Crinocheta, porém acreditamos que alguns grupos monofiléticos confiáveis poderiam ser propostos. Para produzir um cladograma é necessária uma matriz de caracteres, que pretendíamos extrair da maioria dos trabalhos já realizados a respeito dos quais foram despendidos esforços para a escolha desses caracteres. Entretanto, ao revisarmos os trabalhos na busca de caracteres consistentes nos deparamos com o fato de que muitos deles não se enquadram em um formato que permita proceder com uma análise filogenética excluída de ruídos. Explica-se abaixo:

Um dos principais problemas detectados foi a complexidade descritiva dos caracteres. Os autores, como Leistikow (2001g) e Schmidt (2002), descreveram caracteres que podem envolver mais de um caráter. Por exemplo: Leistikow (2001g) descreveu os seguintes caracteres: (Ct-2) Cefalotórax com linha frontal e lobos laterais presentes e linha supra-antenal ausente. As linhas e os lobos são estruturas distintas que devem ser avaliadas separadamente. (Mml-2) Endito medial maxilular com dois penicílios e uma extremidade pontiaguda. A quantidade de penicílios é aleatório em Oniscidea (p. 68). Essa informação deve ser tratada independentemente em relação ao formato da extremidade do endito lateral da maxílula, que pode se apresentar pontiagudo ou arredondado. (PE6-2) Carpo e própodo do pereópode 1 do macho alargados. O carpo e o própodo são artículos distintos. Schmidt (2002) descreve: (9-3) Artículo apical da antena 2 com um tufo de cerdas sensoriais envoltos por uma bainha formando um cone apical; dois longos cerdas sensoriais livres presentes nas laterais. A formação do cone apical é uma condição que deve ser interpretada separadamente

da presença de cerdas sensoriais livres e do seu comprimento. (19-2) Segunda maxila apicalmente truncado, lobo interno mais amplo que o lobo externo. A segunda maxila pode apresentar-se apicalmente arredondado ou truncado. A diferença entre os tamanhos dos lobos é distinta à condição anterior. Deste modo, observa-se que há a necessidade de reinterpretação de parte de caracteres já propostos.

Ainda em relação aos caracteres da literatura, muitos são de difícil compreensão. Mesmo que a descrição das estruturas morfológicas venha algumas acompanhadas de uma ilustração, observar na figura o que foi descrito é difícil e/ou incompreensível.

Assim como já mencionado, os caracteres requerem uma nova abordagem, mas fazê-lo a partir dos trabalhos publicados não seria o suficiente, pois estes caracteres representam apenas formas das estruturas que foram observadas na limitada amostragem de táxons utilizados em cada um deles. Este tipo de prática restringe o conhecimento da abrangência dos caracteres tratados, ainda mais quando os táxons da amostragem têm sua monofilia indefinida. Percebe-se que é comum nos trabalhos sobre isópodes terrestres apontar que o surgimento de alguns caracteres ocorreu de forma independente em diversos táxons em que estão presentes, como por exemplo os tipos de áreas respiratórias nos pleópodes ou ausência de *noduli laterales*. Mas acreditamos que falta clareza quanto à ocorrência dessas estruturas dentro dos Oniscidea (por isso a necessidade de utilizar o maior número de representantes de Oniscidea, visto que há poucos grupos monofiléticos definidos dentro deste táxon) que permita entender como se dá a evolução dos diversos estados ocorrentes dentro do grupo.

Dessa maneira, justificamos a ausência neste trabalho de um cladograma, pois introduzir essas informações dentro dessa nova perspectiva exige um procedimento metodológico de execução mais delongada, que não se ajusta a prazos definidos.

O que é apresentado neste trabalho vem a ser resultado do início dessa abordagem metodológica na tentativa de resolver a filogenia dos Oniscidea.

Ao longo dos últimos anos os pesquisadores não tiveram coragem de fazer propostas que fossem contrários ao conhecimento secular da taxonomia tradicional.

5.2. Sobre os táxons

Uma das dificuldades encontradas na reconstrução de grupos parafiléticos é que a exclusão de descendentes do grupo dificulta a compreensão da direção evolutiva dos caracteres. Uma análise cladística dos “Philosciidae”, a rigor, envolve uma reconstrução filogenética dos Crinocheta, porque o nome “Philosciidae” equivale e deve ser substituído pelo clado Crinocheta.

Os Philosciidae possuem representantes que vão desde a base dos Crinocheta até a base dos “Crinocheta superiores”. Por ser definida por caracteres plesiomórficos, a família representa um táxon parafilético, que deve ser revisado e desmembrado em unidades monofiléticas num sistema filogenético. A evolução de várias séries de transformação envolvidos na conquista cada vez maior do ambiente terrestre (evolução de superfícies respiratórias dorsais nos pleópodes, e capacidade crescente de conglobação) começa, assim, ao longo de vários pontos da “facies Philosciidae”. O maior esforço no sentido de chegar a um sistema filogenético dos Philosciidae foi realizado por Leistikow (2001g), que propôs uma análise cladística dos representantes sul-americanos da família. Entretanto, ele selecionou apenas 30 gêneros para a sua análise, sendo que destes analisou apenas espécies disponíveis para observação.

A partir de Schmalfuss (2004), Schmidt & Leistikow (2004), há 108 gêneros nominais em Philosciidae.

Destes, *Oniscomorphus* [três espécies da Polynésia] foi listado em Philosciidae com dúvidas por Schmidt & Leistikow (2004), mas se encaixa no habitus plesiomórfico da família. *Platycytoniscus* [com duas espécies, da Indonésia e Sri Lanka], foi listado com dúvidas para a família no catálogo de Schmalfuss (2004), mas foi aceito em Schmidt &

Leistikow (2004). Embora único pela presença de cerdas ao longo das margens mediais dos urópodes internos, as duas espécies deste último gênero também possuem o “habitus Philosciidae”. Estes dois gêneros parecem compartilhar um cone apical longo (mais longo que o artículo 3 do flagelo antenal (Acredito não haver relação entre o tamanho do órgão apical em referência ao tamanho dos artículos do flagelo). O importante é como se deu a formação do tubo que envolve os estetascos e as diferentes formas que ocorrem dentro dos Oniscidea) com um grupo diverso de espécies sul-americanas (o táxon B de Leistikow (2001g) (Fig. 44), que inclui os Scleropactidae). Outros dois gêneros talvez não pertençam a Philosciidae: *Paractenoscia* [uma espécie, Marrocos], não parece possuir cone apical na antena 2. *Pleopodoscia* [uma espécie, África Oriental] possui simpodito do urópode retangular, como em Armadillidiidae.

Infelizmente, a compreensão das séries evolutivas de caracteres em Philosciidae está no limite de resolução das descrições disponíveis. Agravando o quadro das informações disponíveis para análise, alguns autores, como (VANDEL, 1955, 1960, 1962, 1968), acreditavam que era suficiente descrever apenas as estruturas de reprodução das espécies nas descrições originais, o que limita a informação morfológica conhecida de muitas espécies. Autores mais antigos muitas vezes não forneciam a resolução necessária para a observação de caracteres importantes para a reconstrução filogenética do grupo.

5.3. Sobre os caracteres

Alguns caracteres e levantadas a partir da nossa interpretação:

- 1) Quanto à redução dos artículos do flagelo da antena 1: os estetascos nos artículos podem indicar a redução de 3 para 2 artículos. Observa-se que no primeiro artículo, ou o basal, estes estetascos não estão presentes. Como no flagelo antenal com dois artículos o mais distal contém os estetascos, muito provavelmente houve uma fusão do segundo

com o terceiro artículo, ou um destes reduziram-se até não mais ser discernível. Como esta estrutura, os estetascos, passou e ainda passa despercebida pela maioria dos taxonomistas, não foi o suficiente assegurar este apontamento. Entretanto, é uma ideia a ser desenvolvida futuramente.

2) O envelopamento dos estetascos no ápice do último artículo do flagelo da antena 2 pode-se dar pela invaginação dos estetascos no artículo no qual estão inseridos. Isto pode ser decorrente da redução dos artículos do flagelo nas formas que tem o flagelo multiarticulado, como em *Ligia*. Corte anatômico do órgão apical e do último artículo do flagelo poderia ajudara entender este processo.

3) O botão de cerdas presente no endito do maxilípede tende a perder as cerdas no sentido das formas mais derivadas, tornando-se um espinho nu e robusto.

4) O epipodito do maxilípede pode estar envolvida em uma série de transformação de uma forma (1) lamelar arredondada a uma forma mais (2) alongada rígida (?) a uma forma (3) alongada lamelar. Esta estrutura serve, como suporte lateral para as peças bucais mais internas, como as maxilas.

5) Em *Crinocheta*, a antena 1 pode possuir três (condição comum) ou dois artículos. O último artículo que normalmente carrega alguns estetascos tende a reduzir, mas ao longo das linhagens dos Oniscidea os artículos da antena 1 aparecem de diversas formas. Em *Ligia* e *Detonella papillicornis*, o terceiro artículo (ou apical) é reduzido, seguindo a largura do segundo artículo. Em *Ligidium* e *Typhloligidium* o artículo distal da antena 1 é reduzido, cilíndrico, e inserido lateralmente sobre o artículo medial, como se fosse um apêndice inserido independente dos outros artículos. Em *Mesoniscus* o artículo distal parece estar invaginado apicalmente no artículo medial.

6) Em *Armadillioniscus* (Detonidae) está presente a antena 1 com três artículos e com dois artículos. Os representantes que possuem 3 artículos na antena 1 são de espécies que

ocorrem no Novo Mundo (Belize e Venezuela), as com dois artículos tem uma distribuição mais ampla. Em *A. caribicus*, a antena 1 tem 3 artículos, e o artículo distal parece ser dividido por um aprofundamento da região medial, tornando o artículo aparentemente bifurcado. No ápice das projeções formadas pela bifurcação há dois estetascos na projeção mais elevada e na outra mais rebaixada há um tufo de alguns estetascos. Esta pode ser uma condição plesiomórfica (ou compartilhada) para a forma apomórfica utilizada por Leistikow (2000a) para definir Prosekiini.

7) O endito interno da maxila 1 possui na maioria dos grupos de Crinocheta dois penicílios. O penicílio pode variar na sua forma pela quantidade de cerdas, parecendo algumas vezes mais delgado e em outras mais robusto. Nas linhagens externas a Crinocheta ocorrem três penicílios, o que indicaria quem Crinocheta há uma redução para dois penicílios. Porém, em táxons mais derivados de Crinocheta, como Eubelidae e alguns Scleropactidae, o endito interno apresenta mais de dois penicílios (Fig. 32C). Em Olibrinidae o endito interno não é compreendido, apenas descrito com tufo de pelos presentes.

8) *Armadilloniscus* e *Scyphoniscus* parecem compartilhar a presença de densas cerdas na parte laterodistal do endito externo da maxila 1. *Armadilloniscus* e alguns gêneros de Philosciidae possuem dentes do endito externo com cerdas espessadas e pectinadas.

9) Na parte intermediária da mandíbula de Ligiidae e Tylidae há vários penicílios inseridos independentemente um do outro. Esta condição não foi observada nos Synocheta e alguns Crinocheta. Estas estruturas parecem ressurgir em Armadillidae, Armadillidiidae e Cylisticidae.

10) A formação do escudo frontal presente em algumas formas de Crinocheta que tendem à conglobação pode ser resultado da extensão da profrons. Não é possível observar a

linha frontal nestas formas. Assim, necessita-se de estudos que descrevam as estruturas homólogas às linhas frontal e supra-antenal.

5.4. Conclusões

Por fim, considero a proposta de pensar melhor os caracteres que são utilizados em análises filogenéticas um trabalho teórico fundamental, de base, porque são as boas hipóteses de homologias primárias e a melhor interpretação possível de caracteres que geram filogenias bem sustentadas. Sendo assim, esta tese apresenta um bom exercício neste sentido, e, certamente, uma contribuição, porque futuros desdobramentos deste seu trabalho, vão conduzir à melhores conclusões a respeito das relações entre os Crinocheta. Construir matrizes de caracteres contendo codificações de presenças ou ausências de estruturas observadas, sem um entendimento mais detalhado das séries de transformações ligando estes estados observados, levam a cladogramas (1) com baixos índices de consistência, (2) com enormes níveis de ruído produzidos por caracteres inexistentes no contexto evolutivo, e (3) a resultados basicamente irrelevantes. Em se tratando de sistemática filogenética, não existem atalhos metodológicos que substituam uma interpretação sólida dos dados disponíveis.

Uma árvore filogenética dos Crinocheta eventualmente será produzida a partir deste trabalho, mas somente após a elaboração de hipóteses sólidas de homologias e da obtenção de topologias congruentes entre a melhor evidência disponível. Avaliamos que, no mínimo, uma década será necessária para isto.

Mais da metade da antiga família Philosciidae foi redirecionada, mas o que resta (um táxon sem nome, porque *Philoscia* foi retirada e dever ser sinonimizada com Oniscidea) continua sendo um agregado basal não-monofilético de Crinocheta.

Os dados referentes aos *noduli laterales* poderão ser analisados através de morfometria geométrica comparativa para verificar se há correlação entre as espécies e a distância dos

noduli laterales em relação à margem do pereonito e sua parte posterior. Pode-se verificar se há a formação de clusters entre os táxons analisados e integrá-los em uma análise filogenética.

6. REFERÊNCIAS

- Abd El-Wakeil, K. F. 2015. Effects of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea) on leaf litter decomposition processes. **The Journal of Basic & Applied Zoology** 69: 10-16.
- Achouri, M. S. & Charfi-Cheikhrouha, F. 2005. Stratégie de reproduction et de croissance de deux espèces sympatriques du genre *Porcellionides* (Isopoda, Oniscidea) de Tunisie. **Crustaceana** 79 (7): 843-864.
- Appel, C.; Quadros, A. F. & Araujo, P. B. 2011. Marsupial extension in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Nauplius** 19 (2): 123-128.
- Araujo, P. B.; Buckup, L. & Bond-Buckup, G. 1996. Isópodos terrestres (Crustacea, Oniscidea) de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** 81: 111-138.
- Araujo, P. B. & Leistikow, A. 1999. Philosciids with pleopodal lungs from Brazil, with description of a new species (Crustacea, Isopoda). **Contributions to Zoology** 68 (2): 109-141.
- Araujo, P. B. & Taiti, S. 2007. Terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea) from Rocas atoll, northeastern, Brazil. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro** 65 (3): 347-355.
- Arcangeli, A. 1927. Revisione dei generi degli isopodi terrestri. 1ª Nota. Sopra alcuni generi di Africa e di America. **Atti della Società Italiana di Scienze Naturali** 66: 126-141.
- Arcangeli, A. 1950. **Exploration du Parc National Albert, Mission H. DAMAS, fascicule 15, Isopodi terrestri**. Brussels: 80 pp.
- Bastos-Pereira, R.; Souza, L. A. & Ferreira, R. L. 2017. A new amphibious troglobitic styloniscid from Brazil (Isopoda, Oniscidea, Synocheta). **Zootaxa** 4294 (2): 292-300.
- Bowman, T. E. & Abele, L. G. 1982. Classification of the recent Crustacea. In: Abele, L. G. (Ed.^Eds.). **The biology of Crustacea: Systematics, the fossil record and biogeography**. New York: Academic Press Inc., p. 1-27.
- Brandt, J. F. 1833. Conspectus monographiae crustaceorum oniscodorum latreillei. **Bulletin de la Société Impériale des naturalistes de Moscou** 6: 171-193.
- Brum, P. E. D. & Araujo, P. B. 2007. The manca stages of *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Revista brasileira de Zoologia** 24 (2): 493-502.
- Campos-Filho, I. S. *et al.* 2014. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. **Zoological Journal of the Linnean Society** 172 (2): 360-425.
- Campos-Filho, I. S.; Mise, K. M. & Sessegolo, G. C. 2015. A new species of *Trichorhina* Budde-Lund, 1908 (Isopoda: Oniscidea: Platyarthridae) from Paraná caves, southern Brazil. **Nauplius** 23 (2): 112-119.

Campos-Filho, I. S. *et al.* 2017. New species and new records of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazil. **Iheringia. Série Zoologia** 107: 1-30.

Cardoso, G. M.; Araujo, P. B. & Bichuette, M. E. 2017. Two new species of *Neotroponiscus* Arcangeli, 1936 (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazilian caves. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**: 1-9.

Cardoso, G. M.; Campos-Filho, I. S. & Araujo, P. B. 2016. The genus *Dubioniscus* Vandel, 1963 (Oniscidea, Dubioniscidae) with descriptions of two new species from Brazil. **Tropical Zoology** 29 (3): 111-133.

Caruso, D. *et al.* 2017. Revision of the genus *Spelaeoniscus* Racovitza, 1907 with description of two new genera and four new species (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **The European Zoological Journal** 84 (1): 334-355.

Castañeda, L. E.; Lardies, M. A. & Bozinovic, F. 2005. Interpopulational variation in recovery time from chill coma along a geographic gradient: A study in the common woodlouse, *Porcellio laevis*. **Journal of insect physiology** 51 (12): 1346-1351.

Catalán, T. P.; Lardies, M. A. & Bozinovic, F. 2007. Food selection and nutritional ecology of woodlice in Central Chile. **Physiological Entomology** 33 (1): 89-94.

Csonka, D. *et al.* 2013. Eco-morphological studies on pleopodal lungs and cuticle in *Armadillidium* species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Arthropod structure & development** 42 (3): 229-235.

Dana, J. D. 1853. **United States Exploring Expedition. During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of Charles Wilkes, U.S.N.: Crustacea. Part 2. Isopoda.** Philadelphia: C. Sherman,

Deidun, A.; Galea Bonavia, F. & Schembri, P. J. 2011. Distribution of *Tylos* spp. in the Maltese Islands and population dynamics of *Tylos europaeus*. **Journal of Coastal Research** 64: 369-372.

Dias, A. T. C. *et al.* 2013. Traits underpinning desiccation resistance explain distribution patterns of terrestrial isopods. **Oecologia** 172 (3): 667-677.

Drahokoupilová, T. & Tuf, I. H. 2012. The effect of external marking on the behaviour of the common pill woodlouse *Armadillidium vulgare*. **ZooKeys** (176): 145.

Erhard, F. 1995a. Untersuchungen am Skelet-Muskel-System des Landassel-Pleon (Isopoda, Oniscidea). Ein Beitrag zur phylogenetisch-systematischen Stellung der Familie Mesoniscidae. **Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft** 88: 1-144.

Erhard, F. 1995b. Vergleichend-und funktionell-anatomische Untersuchungen am Pleon der Oniscidea (Crustacea, Isopoda): zugleich ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Landasseln. **Zoologica** 145: 1-114.

Erhard, F. 1996. Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)** 538: 1-40.

Erhard, F. 1997. Das pleonale Skelet-Muskel-System von *Titanethes albus* (Synocheta) und weiterer Taxa der Oniscidea (Isopoda): Mit Schlußfolgerungen zur Phylogenie der Landasseln. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)** 550: 1-70.

Erhard, F. 1998a. Morphological and phylogenetical studies in the Isopoda (Crustacea). Part 1: The pleon trunk in the Phreatoicidea. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)** 582: 1-42.

Erhard, F. 1998b. Phylogenetic relationships within the Oniscidea (Crustacea, Isopoda). **Israel Journal of Zoology** 44 (3-4): 303-309.

Farkas, S. *et al.* 2013. Isopod communities of Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) plantations in Transdanubia (Hungary). **Natura Somogyiensis** 23: 125-134.

Ferrara, F.; Meli, C. & Taiti, S. 1995. Taxonomic revision of the subfamily Toradjiinae (Crustacea: Oniscidea: Scleropactidae). **Zoological journal of the Linnean Society** 113 (4): 351-459.

Ferrara, F.; Paoli, P. & Taiti, S. 1994. Philosciids with pleopodal lungs? The case of the genus *Aphiloscia* Budde-Lund, 1908 (Crustacea: Isopoda: Oniscidea), with a description of six new species. **Journal of Natural History** 28 (6): 1231-1264.

Ferrara, F. & Taiti, S. 1982. Ricerche zoologiche della 'REEF 78' alle Andamane. VIII. Isopodi terrestri delle Isole Andamane. **Bollettino del Museo civico di Storia naturale di Verona** 8: 459-492.

Ferrara, F. & Taiti, S. 1983. *Troglocylisticus cyrnensis* n. gen. n. sp. di isopodo terrestre della Corsica (Cylisticidae). **Redia** 66: 485-490.

Ferrara, F. & Taiti, S. 1986. Validity of the genus *Anchiphiloscia* Stebbing, 1908 (Crustacea Isopoda Oniscidea). **Monitore Zoologico Italiano** 21 (9): 149-167.

Ferrara, F. & Taiti, S. 1989. Description of two new genera and species of terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea, Eubelidae) from Africa. **Crustaceana** 57 (1): 88-96.

Giurginca, A.; Munteanu, C. M. & Vlaicu, M. 2014. An inventory of the caves of Romania inhabited by Oniscidea **SpeoTravaux** 53: 7-40.

Glötzner, J. & Ziegler, A. 2000. Morphometric analysis of the calcium-transporting sternal epithelial cells of the terrestrial isopods *Ligia oceanica*, *Ligidium hypnorum*, and *Porcellio scaber* during molt. **Arthropod structure & development** 29 (3): 241-257.

Gordon, M. S. & Olson, E. C. 1995. **Invasions of the land: the transitions of organisms from aquatic to terrestrial life**. New York: Columbia University Press, 312 pp.

Greenan, T. M.; Griffiths, C. L. & Santamaria, C. A. 2017. Phylogeography and cryptic diversity of intertidal *Ligia* isopods (Crustacea, Isopoda, Ligiidae) across the southern Africa coastline. **PeerJ Preprints** 5: e3332v1.

Gruner, H. E. 1966. **Die Tierwelt Deutschlands. 53. Teil. Krebstiere oder Crustacea V. Isopoda, 2. Lieferung.** Fischer Verlag, Jena,

Hassall, M.; Zimmer, M. & Loureiro, S. 2005. Questions and possible new directions for research into the biology of terrestrial isopods. **European Journal of Soil Biology** 41 (3): 57-61.

Hoese, B. 1984. The marsupium in terrestrial isopods. **Symposia of the Zoological Society of London** 53: 65-76.

Hoese, B. & Janssen, H. H. 1989. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. **Symposium on the biology of terrestrial isopods** 4: 153-173.

Holdich, D. M.; Lincoln, R. J. & Ellis, J. P. 1984. The biology of terrestrial isopods: terminology and classification. **Symposia of the Zoological Society of London** 53: 1-6.

Hurtado, L. A.; Lee, E. J. & Mateos, M. 2013. Contrasting phylogeography of sandy vs. rocky supralittoral isopods in the megadiverse and geologically dynamic Gulf of California and adjacent areas. **PloS one** 8 (7): e67827.

Jass, J. & Klausmeier, B. 2006. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) of the West Indies. **Insight, a Milwaukee Public Museum series in natural history** 3: 1-36.

Javidkar, M. 2014. **Molecular systematics and biogeographic history of oniscidean isopod troglofauna in groundwater calcretes of Central Western Australia.** Adelaide: University of Adelaide. p. 249.

Javidkar, M. *et al.* 2015. Molecular phylogenetic analyses reveal a new southern hemisphere oniscidean family (Crustacea : Isopoda) with a unique water transport system. **Invertebrate Systematics** 29 (6): 554-577.

Javidkar, M. *et al.* 2017. Taxonomy of *Paraplatyarthus* Javidkar and King (Isopoda: Oniscidea: Paraplatyarthridae) with description of five new species from Western Australia, and comments on Australian *Trichorhina* Budde-Lunde, 1908 (Platyarthridae). **Zootaxa** 4243 (3): 401-431.

Jones, D. T. & Hopkin, S. P. 1996. Reproductive allocation in the terrestrial isopods *Porcellio scaber* and *Oniscus asellus* in a metal-polluted environment. **Functional Ecology**: 741-750.

Kaestner, A. 1970. **Invertebrate Zoology: Crustacea.** New York: Interscience Publishers, 523 pp.

- Karasawa, S. 2016. Eleven nominal species of *Burmoniscus* are junior synonyms of *B. kathmandius* (Schmalfuss, 1983) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **ZooKeys** 607: 1-24.
- Kashani, G. M. 2016a. First record of the genus *Agnara* (Isopoda: Oniscidea) from Iran with descriptions of two new species. **Journal of Natural History** 50 (33-34): 2143-2152.
- Kashani, G. M. 2016b. Iranian terrestrial isopods of the family Cylisticidae Verhoeff, 1949 with a description of a new species (Isopoda, Oniscidea). **ZooKeys** (582): 157-165.
- Kashani, G. M.; Ahdiyeh, A. & Zahra, H. 2017. Terrestrial isopods of the genus *Porcellio* Latreille, 1804 (Isopoda; Oniscidea) in Iran, with a description of a new species. **Zootaxa** 4311 (1): 129-136.
- Kashani, G. M.; Wägele, J. W. & Schmalfuss, H. 2011. Redescription of *Porcellio brevicaudatus* Brandt, 1833 (Isopoda: Oniscidea); with some notes on other synonyms of *Hemilepistus reaumurii* (Milne-Edwards, 1840). **Zootaxa** 2924: 63-67.
- Kautz, G.; Zimmer, M. & Topp, W. 2002. Does *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea) gain from coprophagy? **Soil Biology and Biochemistry** 34 (9): 1253-1259.
- Khemaissia, H. *et al.* 2013. Diversity of terrestrial isopods in the supralittoral zone of Ghar El Melh lagoon (Tunisia). **African Journal of Ecology** 51 (2): 348-357.
- Khemaissia, H. *et al.* 2016. Diversity of terrestrial isopods in the northern Tunisian wetlands. **African Journal of Ecology** 5 (2): 176-187.
- Khisametdinova, D. D. & Schmalfuss, H. 2012. Three new species of *Porcellium* (Isopoda: Oniscidea) from the Caucasus region. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)** 5: 103-113.
- Kight, S. L. & Nevo, M. 2004. Female terrestrial isopods, *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea) reduce brooding duration and fecundity in response to physical stress. **Journal of the Kansas Entomological Society** 77 (3): 285-287.
- Kight, S. L. & Ozga, M. 2001. Costs of reproduction in the terrestrial isopod *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea): Brood-bearing and locomotion. **Journal of the Kansas Entomological Society** 74 (3): 166-171.
- Kim, M. H. & Kwon, D. H. 2002. Two new species of the genus *burmoniscus* Collinge, 1914 (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Palawan island, the Philippines. **Korean Journal of Biological Sciences** 6 (1): 35-40.
- Klossa-Kilia, E. *et al.* 2006. Molecular phylogeny of the Greek populations of the genus *Ligidium* (Isopoda, Oniscidea) using three mtDNA gene segments. **Zoologica Scripta** 35 (5): 459-472.
- Koch, C. L. 1844. **Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden: ein Beitrag zur deutschen Fauna, [mit Erläuterungsbl.]**. Pustet: Regensburg,

Kula, E.; Lazorík, M. & Tuf, I. H. 2011. Contribution to the knowledge of centipedes and terrestrial isopods of the Moravskoslezské Beskydy Mts. . **Acta Musei Beskidensis** 3: 55-63.

Kwon, D. H. & Wang, C. H. 1996. Two New Species of *Armadilloniscus* Uljanin, 1875 (Isopoda, Oniscidea, Scyphacidae) from Taiwan. **Animal Systematics, Evolution and Diversity** 12 (1): 83-89.

Lardies, M. A.; Cotoras, I. S. & Bozinovic, F. 2004. The energetics of reproduction and parental care in the terrestrial isopod *Porcellio laevis*. **Journal of Insect Physiology** 50 (12): 1127-1135.

Latreille, P. A. 1829. Crustacés, arachnides et partie des insectes. In: Cuvier, G. (Ed.^Eds.). **Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée**. Paris: Chez Déterville et Chez Crochard, p.

Lee, T. R. C. *et al.* 2014. Phylogeography and diversity of the terrestrial isopod *Spherillo grossus* (Oniscidea: Armadillidae) on the Australian East Coast. **Zoological Journal of the Linnean Society** 170 (2): 297-309.

Legrand, J. J. 1946. Les coaptations sexuelles des Oniscoidea. **Bulletin biologique de la France et de la Belgique** 53: 240-388.

Leistikow, A. 1998a. The genus *Pseudophiloscia* Budde-Lund, 1904 (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in South America. **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe** 74 (2): 233-241.

Leistikow, A. 1998b. Redescriptions of terrestrial Isopoda from Chile and Peru (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Spixiana** 21 (3): 215-225.

Leistikow, A. 1999. *Androdeloscia* gen n, a new genus of South American terrestrial isopods with description of 13 new species (Crustacea: Oniscidea: "Philosciidae"). **Revue suisse de Zoologie** 106 (4): 813-904.

Leistikow, A. 2000a. A new genus of Oniscidea from South America and a phylogenetic analysis of related genera (Crustacea: Isopoda: Philosciidae). **Contributions to Zoology** 69 (3): 179-196.

Leistikow, A. 2000b. Phylogeny and biogeography of "philosciid"terrestrial Isopoda from South America (Crustacea: Oniscidea: Crinocheta). **Zoology** 103.

Leistikow, A. 2000c. The terrestrial isopod genus *Ischioscia* in Costa Rica: New species and records, and an analysis of its phylogeny (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Zoosystematics and Evolution** 76 (1): 19-49.

Leistikow, A. 2000d. Terrestrial Isopoda from Guatemala and Mexico (Crustacea: Oniscidea: Crinocheta). **Revue suisse de Zoologie** 107 (2): 283-324.

Leistikow, A. 2001a. *Araucoscia* Verhoeff, 1939 is a junior synonym of *Pseudophiloscia* Budde-Lund, 1904 (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Spixiana** 24 (3): 231-233.

Leistikow, A. 2001b. The genus *Erophiloscia* Vandel, 1972 - its phylogeny and biogeography, with description of three new species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Spixiana** 24 (1): 29-51.

Leistikow, A. 2001c. The genus *Ischioscia* Verhoeff, 1928 in Venezuela, with the description of six new species (Crustacea, Oniscidea, Philosciidae). **Bulletin of the natural History Museum of London, Zoology** 67 (2): 137-168.

Leistikow, A. 2001d. New genera of terrestrial isopods (Oniscidea: Philosciidae) from South America, with remarks on some species. In: Kensley, B. & Brusca, R. (Ed.^Eds.). **Isopod Systematics and Evolution**. Rotterdam: Balkema, p. 19-49.

Leistikow, A. 2001e. A new species of *Caraiboscia* Vandel, 1968 from South America, and a type species for *Colombophiloscia* gen. n. (Crustacea: Oniscidea: Crinocheta). **Journal of Natural History** 35 (4): 497-514.

Leistikow, A. 2001f. The phylogenetic relationships of the genus *Tropiscia* Vandel, 1968 (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Zoosystematics and Evolution** 77 (1): 111-117.

Leistikow, A. 2001g. Phylogeny and biogeography of South American Crinocheta, traditionally placed in the family "Philosciidae" (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **Organisms Diversity & Evolution** 1 (3): 239-240.

Leistikow, A. & Araujo, P. B. 2001. Morphology of respiratory organs in South American Oniscidea (Philosciidae). In: Kensley, B. & Brusca, R. (Ed.^Eds.). **Isopod Systematics and Evolution**. Rotterdam: Balkema, p. 329-336.

Leistikow, A. & Schmidt, C. 2002. The phylogeny of the genus *Ischioscia* Verhoeff, 1928, with redescription of three species (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **Organisms Diversity & Evolution** 2 (2): 139-178.

Lewis, F. 1991. A new species of *Tylos* Audouin (Isopoda: Oniscidea: Tylidae) from Western Australia. **Records of the Western Australian Museum** 15 (1): 109-116.

Li, W. 2017. A new species of *Lucasioides* Kwon (Isopoda: Oniscidea: Agnaridae) from China. **Zootaxa** 4216 (5): 495-500.

Lins, L. S. F.; Ho, S. Y. W. & Lo, N. 2017. An evolutionary timescale for terrestrial isopods and a lack of molecular support for the monophyly of Oniscidea (Crustacea: Isopoda). **Organisms Diversity & Evolution**: 1-8.

Lombardo, B. M. *et al.* 2006. Fine structure of the secretory and sensory organs on the cephalon and the first pereonite of *Trichoniscus alexandrae* Caruso (Crustacea, Isopoda). **Tissue and Cell** 38 (2): 99-110.

López-Orozco, C. M. *et al.* 2017. A new species and first record of *Pulmoniscus* Leistikow, 2001 (Isopoda, Oniscidea, Philosciidae) from Colombia. **Nauplius** 25 (e2017014): 1-9.

Mattern, D. 2003. New aspects in the phylogeny of the Oniscidea inferred from molecular data. In: Sfenthourakis, S.; Araujo, P. B.; Hornung, E.; Schmalfuss, H.; Taiti, S. & Szlavecz, K. (Ed. ^ Eds.). **The Biology of Terrestrial Isopods, V**: Brill, p. 23-37.

Mattern, D. & Schlegel, M. 2001. Molecular evolution of the small subunit ribosomal DNA in woodlice (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) and implications for oniscidean phylogeny. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 18 (1): 54-65.

Messina, G. *et al.* 2014. Plant communities preferences of terrestrial crustaceans (Isopoda: Oniscidea) in a protected coastal area of southeastern Sicily (Italy). **Biologia** 69 (3): 354-362.

Messina, G. *et al.* 2012. The diversity of terrestrial isopods in the natural reserve “Saline di Trapani e Paceco” (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in northwestern Sicily. **ZooKeys** (176): 215-230.

Michel-Salzat, A. & Bouchon, D. 2000. Phylogenetic analysis of mitochondrial LSU rRNA in oniscids. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie** 323 (9): 827-837.

Milne-Edwards, H. 1840. **Histoire naturelle des crustacés: comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux**. Paris: Librairie encyclopédique de Roret,

Montesanto, G. & Cividini, S. 2017. A crossover design to assess feeding preferences in terrestrial isopods: A case study in a Mediterranean species. **Biologia** 72 (2): 194-203.

Morris, S. F. 1979. A new fossil terrestrial isopod with implications for the East African Miocene land form. **Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology** 32 (1): 71-75.

Nair, A. A. & Attia, F. A. 1997. Effects of temperature on transpiration, behavior and feeding of *Porcellio scaber* Latreille, 1804 (Isopoda, Oniscidea) in Benghazi, Libya. **Ecology, Environment and Conservation** 3: 151-155.

Nair, A. A. *et al.* 2002. Food preference and breakdown of *Citrus limonia* and *Punica granatum* dry leaves by *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 and *Porcellio scaber* Latreille, 1804 (Isopoda, Oniscidea) in Benghazi, Libya. **Ecology, Environment and Conservation** 8 (3): 223-226.

Nair, G. A. *et al.* 2003. Cuticular transpiration in woodlice (Isopoda, Oniscidea) inhabiting Benghazi, Libya. **African Journal of Ecology** 41 (3): 283-286.

Naser, M. D.; Khalaf, T. A. & Yasser, A. G. 2015. First record of the terrestrial isopod *Littorophiloscia culebrae* (H. F. Moore, 1901) (Isopoda, Oniscidea) from Khor Al-Zubair, Iraq and the Persian Gulf. **Crustaceana** 88 (5): 611-615.

Niikura, M.; Honda, M. & Yahata, K. 2015. Phylogeography of Semiterrestrial Isopod, *Tylos granuliferus*, on East Asian Coasts. **Zoological science** 32 (1): 105-113.

Paoletti, M. G. & Hassall, M. 1999. Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. **Agriculture, Ecosystems & Environment** 74 (1): 157-165.

Poulakakis, N. & Sfenthourakis, S. 2008. Molecular phylogeny and phylogeography of the Greek populations of the genus *Orthometopon* (Isopoda, Oniscidea) based on mitochondrial DNA sequences. **Zoological Journal of the Linnean Society** 152 (4): 707-715.

Prosi, F. & Dallinger, R. 1988. Heavy metals in the terrestrial isopod *Porcellio scaber* Latreille. I. Histochemical and ultrastructural characterization of metal-containing lysosomes. **Cell biology and toxicology** 4 (1): 81-96.

Quadros, A. F. 2009. **Ecologia populacional, estratégias reprodutivas e uso de recursos por isópodos terrestres neotropicais (Crustacea, Isopoda)**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. p. 278.

Ramakrishna, G. 1995. Crustacea: Oniscidae. In: Ghosh, A. K. (Ed.^Eds.). **The fauna of India and the adjacent countries**. Calcutta: Zoological Survey of India, p. 1-130.

Reboleira, A. S. P. S. *et al.* 2015. The cavernicolous Oniscidea (Crustacea: Isopoda) of Portugal. **European Journal of Taxonomy** 161: 1-61.

Santhanakumar, J. *et al.* 2014. Mate guarding behaviour in the supralittoral isopod, *Ligia dentipes* (Oniscidea) from the Andaman and Nicobar Islands. **Invertebrate Reproduction & Development**: 1-10.

Saska, P. 2008. Granivory in terrestrial isopods. **Ecological Entomology** 33 (6): 742-747.

Schmalfuss, H. 1980. Die ersten Landasseln aus Dominikanischem Bernstein mit einer systematisch-phylogenetischen Revision der Familie Sphaeroniscidae (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)** 61.

Schmalfuss, H. 1989. Phylogenetics in Oniscidea. **Monitore zoologico italiano** 4: 3-27.

Schmalfuss, H. 1998. Die Land-Isopoden Griechenlands. 18. Beitrag: Gattung *Thrakosphaera* gen. n. (Crustacea: Isopoda: Tendorosphaeridae). **Annalen des naturhistorischen Museums (Wien)** 100 B: 595-604.

Schmalfuss, H. 2004. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)** (654): 341.

Schmalfuss, H. 2013. Revision of the *Armadillidium klugii*-group (Isopoda: Oniscidea). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)** 6: 1-12.

Schmalfuss, H. & Ferrara, F. 1978. Terrestrial isopods from West Africa: Part 2: Families Tylidae, Ligiidae, Trichoniscidae, Styloniscidae, Rhyscotidae, Halophilosciidae, Philosciidae, Platyarthridae, Trachelipidae, Porcellionidae, Armadillidiidae. **Monitore Zoologico Italiano** 11 (2): 15-97.

Schmidt, C. 1997. Revision of the European species of the genus *Trachelipus* Budde-Lund, 1908 (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **Zoological Journal of the Linnean Society** 121 (2): 129-244.

Schmidt, C. 2001. Description of a new genus and species of littoral Crinocheta (Isopoda, Oniscidea) from Namibia, with discussion of its phylogenetic position. **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe** 77 (1): 119-130.

Schmidt, C. 2002. Contribution to the phylogenetic system of the Crinocheta (Crustacea, Isopoda). Part 1.(Olibrinidae to Scyphacidae s. str.). **Zoosystematics and Evolution** 78 (2): 275-352.

Schmidt, C. 2003. Contribution to the phylogenetic system of the Crinocheta (Crustacea, Isopoda). Part 2.(Oniscoidea to Armadillidiidae). **Zoosystematics and Evolution** 79 (1): 3-179.

Schmidt, C. 2007. Revision of the Neotropical Scleropactidae (Crustacea: Oniscidea). **Zoological Journal of the Linnean Society** 151 (s1): 1-339.

Schmidt, C. 2008. Phylogeny of the terrestrial Isopoda (Oniscidea): a review. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 66 (2): 191-226.

Schmidt, C. & Leistikow, A. 2004. Catalogue of genera of the terrestrial Isopoda (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **Steenstrupia** 28 (1): 1-118.

Schmidt, C. & Leistikow, A. 2005. Review of the genus *Androdeloscia* Leistikow, with description of four new species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Entomologische Abhandlungen** 62 (2): 117-163.

Schmölzer, K. 1965. **Ordnung Isopoda (Landasseln)**. Berlin: Akademie-Verlag, 468 pp.

Schultz, G. A. 1984. Four species of *Alloniscus* Dana, 1854, from the West Coast of North America and Hawaii (Isopoda, Oniscoidea). **Crustaceana** 47 (2): 149-167.

Schultz, G. A. 1985. Three terrestrial isopod crustaceans from Java, Indonesia (Oniscoidea: Philosciidae). **Journal of Natural History** 19 (2): 215-223.

Schultz, G. A. 1995. Terrestrial isopod crustaceans (Oniscidea) from Paraguay with definition of a new family. **Revue suisse de Zoologie** 102 (2): 387-424.

Schultz, G. A. & Johnson, C. 1984. Terrestrial isopod crustaceans from Florida (Oniscoidea). Tylidae, Ligiidae, Halophilosciidae, Philosciidae, and Rhyscotidae. **Journal of Crustacean Biology** 4 (1): 154-171.

Sfenthourakis, S. & Taiti, S. 2015. Patterns of taxonomic diversity among terrestrial isopods. **ZooKeys** 515: 13-25.

Singer, C.; Bello, N. M. & Snyder, B. A. 2012. Characterizing prevalence and ecological impact of non-native terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea) in tallgrass prairie. **Crustaceana** 85 (12/13): 1409-1420.

Sousa, J. P. *et al.* 1998. Effects of introduced exotic tree species on growth, consumption and assimilation rates of the soil detritivore *Porcellio dilatatus* (Crustacea: Isopoda). **Applied Soil Ecology** 9 (1): 399-403.

Souza, L. A.; Ferreira, R. L. & Senna, A. R. 2015. Amphibious shelter-builder Oniscidea species from the New World with description of a new subfamily, a new genus and a new species from Brazilian cave (Isopoda, Synocheta, Styloniscidae). **PloS one** 10 (5): e0115021.

Souza, L. A.; Senna, A. R. & Kury, A. B. 2010. A new species and first record of *Gabunillo* Schmalfuss & Ferrara, 1983 (Isopoda, Oniscidea, Armadillidae) from the Neotropics. **Zootaxa** 2677: 1-14.

Stebbing, T. R. R. 1893. **A history of Crustacea: recent Malacostraca**. New York: D. Appleton and Company, 466 pp.

Steel, C. G. H. 1982. Stages of the intermoult cycle in the terrestrial isopod *Oniscus asellus* and their relation to biphasic cuticle secretion. **Canadian Journal of Zoology** 60 (3): 429-437.

Surbida, K. L. & Wright, J. C. 2001. Embryo tolerance and maternal control of the marsupial environment in *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). **Physiological and Biochemical Zoology** 74 (6): 894-906.

Šustr, V. *et al.* 2005. Ecophysiology of the cave isopod *Mesoniscus graniger* (Frivaldszky, 1865) (Crustacea: Isopoda). **European Journal of Soil Biology** 41 (3): 69-75.

Tabacaru, I. & Danielopol, D. L. 1996. Phylogénie des Isopodes terrestres. **Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie** 319 (1): 71-80.

Tabacaru, I. & Giurginca, A. 2013. Cavernicolous Oniscidea Of Romania. **Travaux de l'Institut de spéologie Emile Racovitza** 52: 3-26.

Taiti, S. & Checcucci, I. 2009. New species and records of terrestrial Isopoda (Crustacea, Oniscidea) from Socotra Island, Yemen. **ZooKeys** 31: 73-103.

Taiti, S. & Ferrara, F. 1989. New species and records of *Armadilloniscus* Uljanin 1875 (Crustacea Isopoda Oniscidea) from the coasts of the Indian and Pacific oceans. **Tropical Zoology** 2 (1): 59-88.

Taiti, S.; Ferrara, F. & Schmalfuss, H. 1986. *Chileoniscus marmoratus* gen. et sp. n. from Chile (Oniscidea, Scleropactidae). **Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici** 78: 63-69.

Taiti, S. & López, H. 2008. New records and species of Halophilosciidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from the Canary Islands (Spain). In: Zimmer, M.;Charfi-Cheikhrouha, F. & Taiti, S. (Ed.^Eds.), Proceedings of the International Symposium of Terrestrial Isopod Biology – ISTIB-07, Aachen, Tunisia: Shaker Verlag. p. 37-52.

Taiti, S. & Schotte, M. **Balloniscidae Vandel, 1963**. World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database. Boyko, C. B.;Bruce, N. L.;Hadfield, K. A.;Merrin, K. L.;Ota, Y.;Poore, G. C. B.;Taiti, S.;Schotte, M. & Wilson, G. D. F. 2016a.

Taiti, S. & Schotte, M. **Halophilosciidae Verhoeff, 1908**. World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database. Boyko, C. B.;Bruce, N. L.;Hadfield, K. A.;Merrin, K. L.;Ota, Y.;Poore, G. C. B.;Taiti, S.;Schotte, M. & Wilson, G. D. F. 2016b.

Taiti, S. & Schotte, M. **Stenoniscidae Budde-Lund, 1904**. World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database. Boyko, C. B.;Bruce, N. L.;Hadfield, K. A.;Merrin, K. L.;Ota, Y.;Poore, G. C. B.;Taiti, S.;Schotte, M. & Wilson, G. D. F. 2016c.

Taiti, S. & Wynne, J. 2015. The terrestrial Isopoda (Crustacea, Oniscidea) of Rapa Nui (Easter Island), with descriptions of two new species. **ZooKeys** 515: 27-49.

Udovic, M.; Drobne, D. & Lestan, D. 2009. Bioaccumulation in *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda) as a measure of the EDTA remediation efficiency of metal-polluted soil. **Environmental Pollution** 157 (10): 2822-2829.

Vandel, A. 1925. Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. **Bulletin biologique de la France et de la Belgique** 59 (3): 317-371.

Vandel, A. 1943. **Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres)**. Suppléments au Bulletin Biologique de France et de Belgique,136 pp.

Vandel, A. 1946. La répartition géographique des Oniscoidea (Crustacés Isopodes terrestres). **Bulletin biologique de la France et de la Belgique** 79: 221-272.

Vandel, A. 1955. Mission Henri Coiffait au Liban (1951). 8. Isopodes terrestres. **Archives de Zoologie expérimentale et générale** 91: 455-531.

Vandel, A. 1960. **Isopodes terrestres**. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles,86-99 pp.

Vandel, A. 1962. **66. Isopodes terrestres (Deuxième Partie)**. Paris: Lechevalier, 417-931 pp.

Vandel, A. 1963. **Isopodes terrestres recueillis en Amérique du sud par Claude Delamare Deboutteville**. Paris: Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique,63-100 pp.

Vandel, A. 1965. La faune isopodique de L'Île de Chypre. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2^e Série** 36 (6): 818-830.

Vandel, A. 1968. Mission zoologique belge aux Iles Galapagos et en Ecuador (N. et J. Leleup, 1964-1965j. **Isopodes terrestres** 1: 37-168.

Vandel, A. 1972. Les isopodes terrestres de la Colombie. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 7 (2): 147-172.

Vandel, A. 1973a. Les isopodes terrestres (Oniscoidea) de la Mélanésie. **Zoologische Verhandelingen** 125: 1-160.

Vandel, A. 1973b. Les isopodes terrestres de l'Australie. Étude systématique et biogéographique. **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle Série, Série A** 82: 1-171.

Verhoeff, K. W. 1936. Studien über Isopoda terrestria. 51. Isopoden-Aufsatz. **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin** 21 (1): 79-163.

Verhoeff, K. W. 1938. Weltstellung der Isopoda terrestria, neue Familien derselben und neues System. **Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere** 71 (3): 253-264.

Wägele, J. W. 1989. **Evolution und phylogenetisches System der Isopoda: Stand der Forschung und neue Erkenntnisse**. Stuttgart: Zoologica (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung), 262 pp.

Wang, Y.; Brune, A. & Zimmer, M. 2007. Bacterial symbionts in the hepatopancreas of isopods: diversity and environmental transmission. **FEMS microbiology ecology** 61 (1): 141-152.

Weissenburg, M. & Zimmer, M. 2003. Balancing nutritional requirements for copper in the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). **Applied Soil Ecology** 23 (1): 1-11.

Wright, J. C. & Ting, K. 2006. Respiratory physiology of the Oniscidea: Aerobic capacity and the significance of pleopodal lungs. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology** 145 (2): 235-244.

Zimmer, M. 2002. Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): an evolutionary-ecological approach. **Biological Reviews** 77 (4): 455-493.

Zimmer, M. & Topp, W. 2000. Species-specific utilization of food sources by sympatric woodlice (Isopoda: Oniscidea). **Journal of Animal Ecology** 69 (6): 1071-1082.

Zimmermann, B. L. *et al.* 2015. Taxonomy and molecular phylogeny of the Neotropical genus *Atlantoscia* (Oniscidea, Philosciidae): DNA barcoding and description of two new species. **Zoological Journal of the Linnean Society** 174 (4): 702-717.

ANEXOS

Anexo 1. Descrição dos caracteres utilizados no cladograma da filogenia de Schmidt 2002 (ver Fig. 9)

TÁXON 0

(8-2) Flagelo da antena 2 com no máximo 4 artículos

(35-2) Endópode do pleópode 1 do macho apicalmente agudo, com uma fileira de pequenas setas em forma de espinhos ao longo da margem interna do sulco espermático dorsal

TÁXON 1

(34-2) Lamela medioventral do endopodito do pleópode 1 do macho está permanentemente fixo em um entalhe (groove) lateral da papila genital, o qual se estende ao longo de quase todo o comprimento da papila

(36-2) Lamela dorsomedial do endópode do pleópode 1 do macho reduzida

(37-2) Exópode dos pleópodes com setas simples na margem

ONISCOIDEA

(8-4) Flagelo da antena 2 com 3 artículos (ou menos)

(9-2) Órgão apical da antena 2 encoberto por uma bainha e 2 sensilas livres lateral

(21-3) Palpo do maxilípede com 3 tufos de setas sensoriais

(23-2) Endito do maxilípede amplo, arredondado, com uma pequena seta de pelo (penicílio)

(27-2) Pereópode 1 com escova carpal densa e longitudinal, ‘para tratar’ a antena 2

(33-3) Orifícios genitais na posição lateral subapical na papila genital do macho, extremado por um lobo arredondado

(38-2) Margem ventromedial do exópode do pleópode 2 do macho com um sulco com cerdas

(40-1) Margem medial do exópode do pleópode 5 com um sulco margeado de cerdas para encaixe do pleópode 2

TÁXON 2

(50-2) Presença de *noduli laterales*

TÁXON 3

(9-3) Cone apical da antena 2 muito estreito, frequentemente mais longo que o artículo flagelar apical, e provido lateralmente com um pequeno par de pequenas cerdas sensoriais

(31-3) Pereópodes (1-4, ou menos), com um largo campo de setas na face ventral do mero e carpo

TÁXON 4

(21-6) Articulo medial do palpo do maxilípede com 2 tufos compostos de uma seta grande e algumas outras pequenas

(23-3) Endito do maxilípede ausente de setação (nu), e de um penicílio

(53-4) Setas dorsais com dois lobos laterais na base (presente em alguns Philosciidae)

TÁXON 5

(47-3) Pleotelson com parte distal constricta

(53-5) Cerda sensorial da superfície dorsal do tegumento coberta por uma bainha e basalmente alargada formando dois lobos laterais

SQUAMIFERAE:

(21-9) Palpo do maxilípede com dois artículos fundidos, ou seja, sem delimitação discernível

(53-6) Cerdas em forma de concha com base estreita, alargada distalmente e margens serradas

TÁXON 7

(1-8) Conglobação endoantenal, face frontal do cefalotórax plano

(42-5) Exópode dos pleópodes com 5 pares de campos respiratórios cobertos parcialmente

(45-2) Simpodito do urópode achatado, os exopoditos estão inseridos medialmente na sua margem distal

Anexo 2. Cladogramas resultantes da filogenia de Leistikow (2001g)

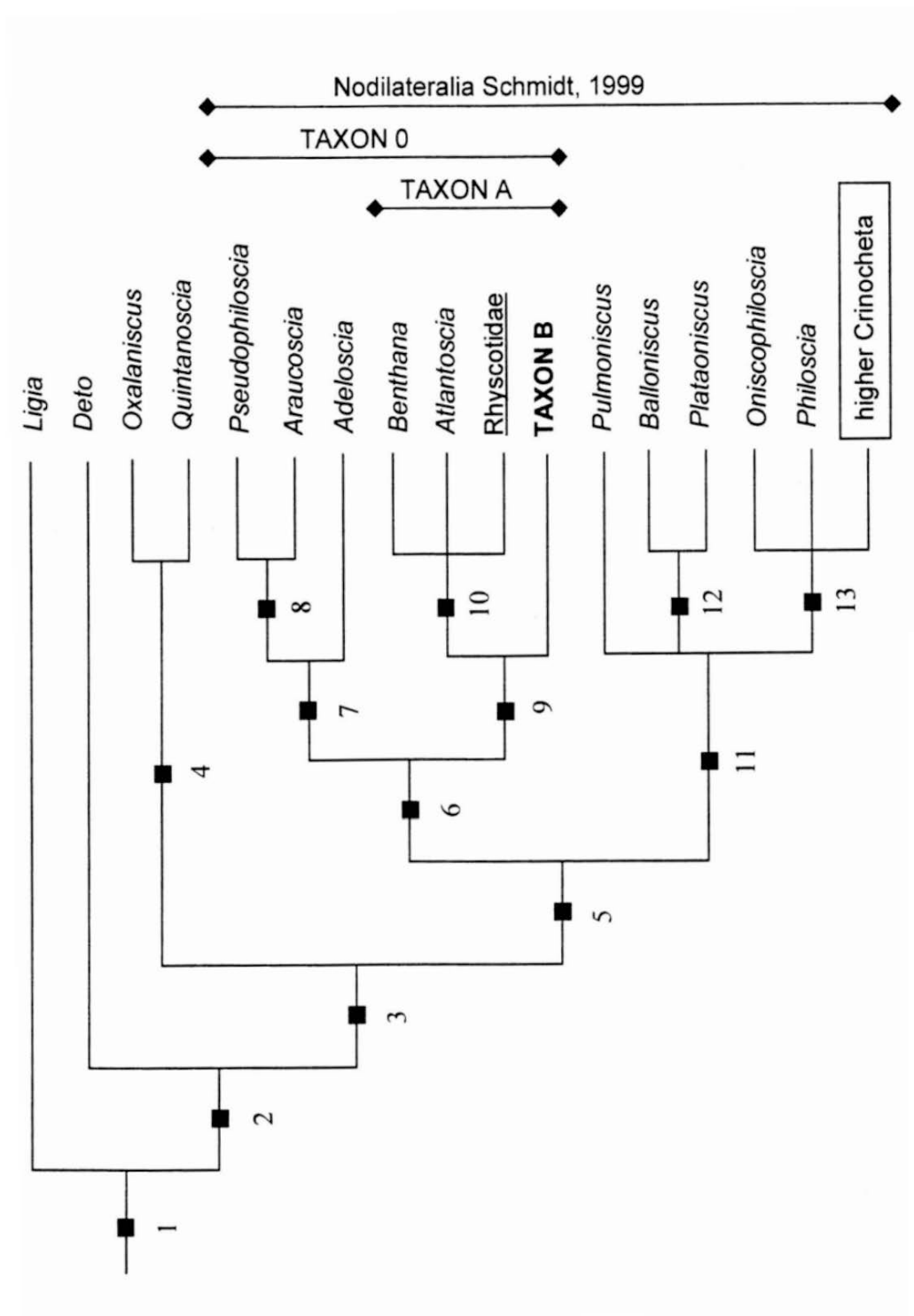


Figura 45. Cladograma da filogenia de Philosciidae da América do Sul.

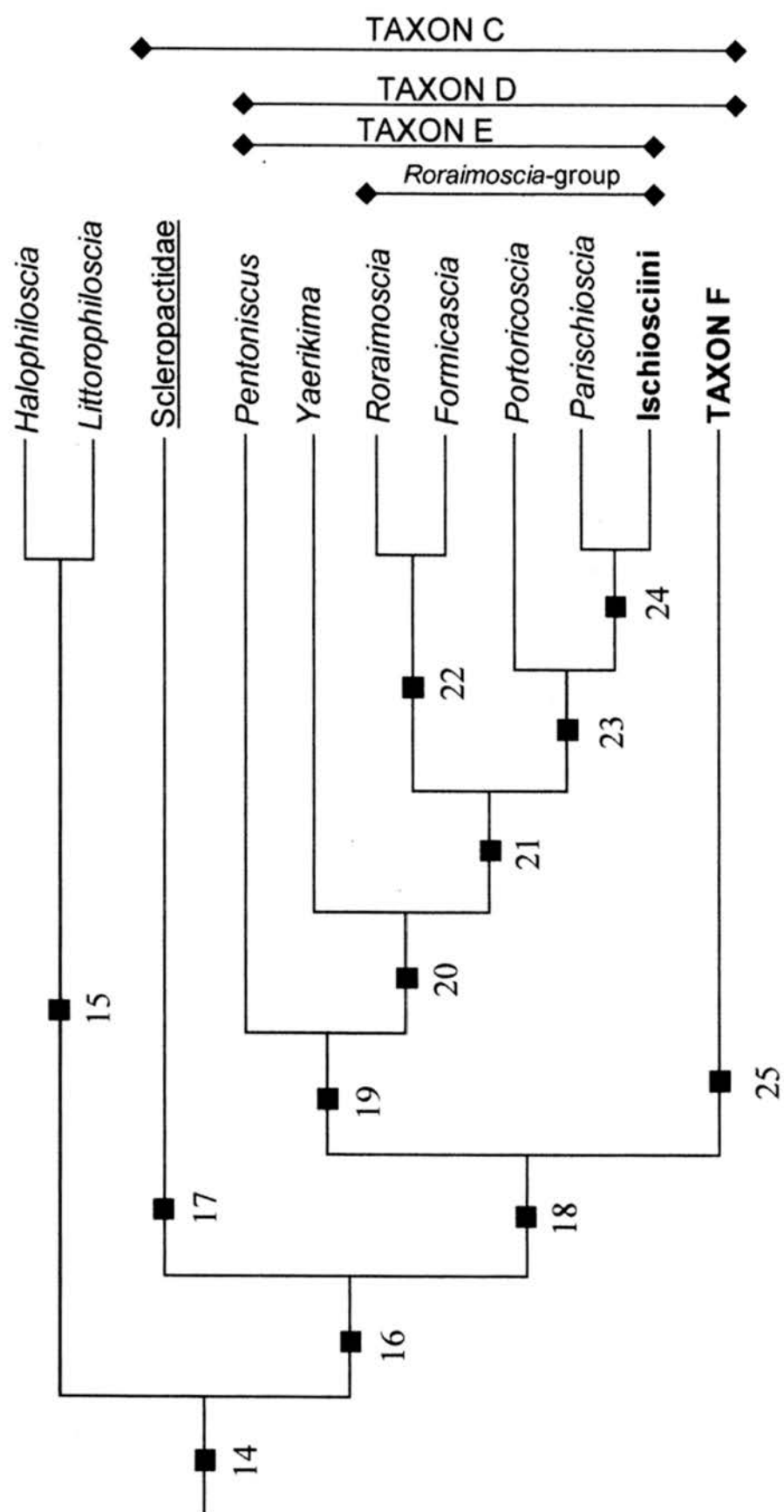


Figura 46. Cladograma do Táxon B da filogenia de Philosciidae da América do Sul.

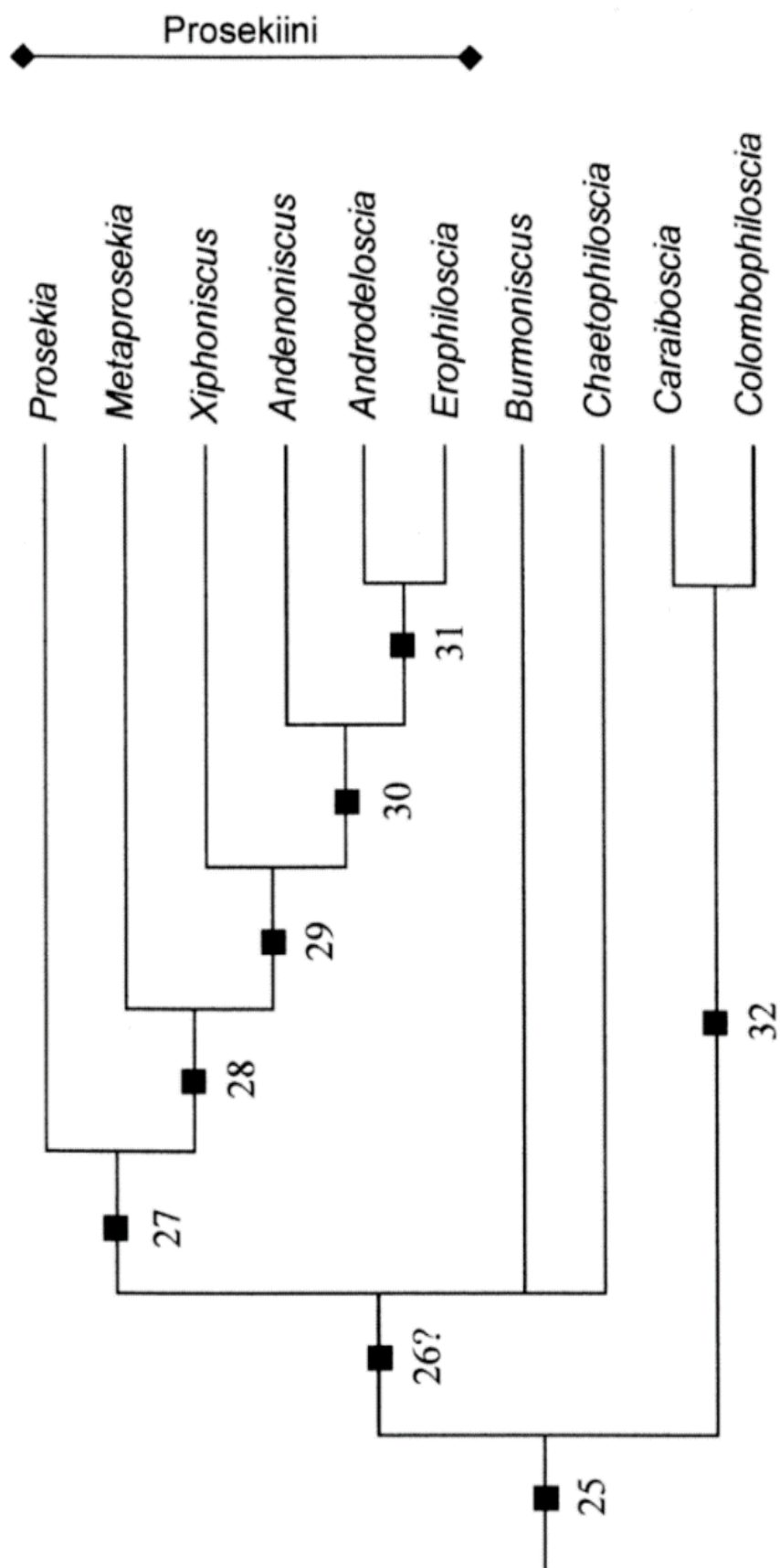


Figura 47. Cladograma do Táxon F da filogenia de Philosciidae da América do Sul.

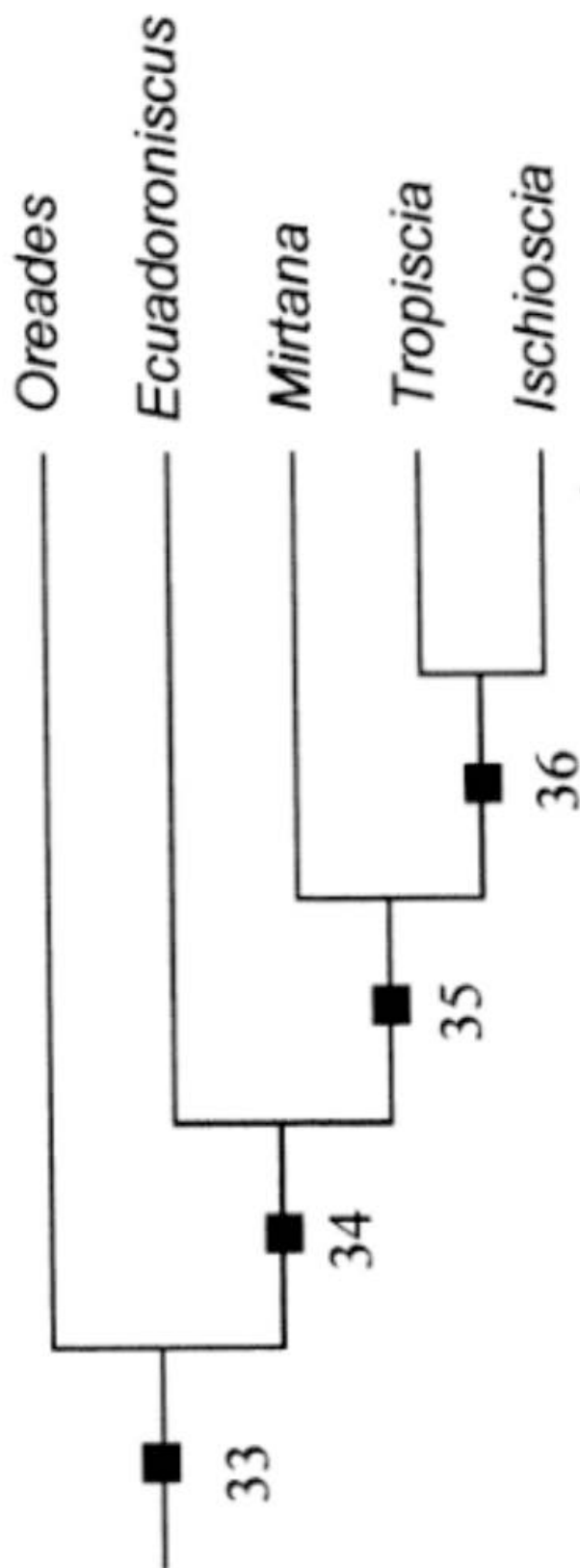


Figura 48. Cladograma de Ischiosciini da filogenia de Philosciidae da América do Sul.

Anexo 3. Descrição dos caracteres utilizados no cladograma da filogenia de Leistikow (2001g). Os números inteiros 1 a 36 referem à numeração das figuras do Anexo 2.

1.
 - 1.1. Redução do palpo da mandíbula;
 - 1.2. Antênula composta de 3 artículos
2.
 - 2.1. Parte molar da mandíbula substituída por um penicílio
 - 2.2. Endito lateral da maxílula portando dois penicílios
 - 2.3. Endopodito do pleópode 1 do macho com um sulco para o endopodito estiliforme do pleópode 2
 - 2.4. Endopoditos dos pleópodes com músculos M49, 74, 84, 92 (Erhard 1997)
 - 2.5. Marsúpio da fêmea com cotilédones (Wägele 1989)
3.
 - 3.1. Escudo ventral da papila ventral esclerotizada
 - 3.2. Flagelo antenal com 3 artículos
 - 3.3. Órgão apical com bainha cuticular
4.
 - 4.1. Cefalotórax com linha frontal reduzida
 - 4.2. Penicílio molar da mandíbula composto por 3 ramos
 - 4.3. Endito lateral da maxílula com 4+6 dentes, um da parte interna está ausente ou é vestigial
 - 4.4. Dentes do endito lateral da maxila 1 simples
5. NODILATERALIA
 - 5.1. Placas coxais com *noduli laterales*
 - 5.2. Setas tricornes especializadas
6. TÁXON 0
 - 6.1. Escova antenal dos pereópodes transversa
 - 6.2. Redução no número de espinhos sensoriais nos pereópodes
7.
 - 7.1. Espinhos sensoriais dos pereópodes arranjados em 3 fileiras de 4 espinhos
 - 7.2. Espinhos inseridos em pequenas protuberâncias, no carpo subquadrangular
 - 7.3. Dente mais lateral do endito da primeira maxila extremamente grande
8.
 - 8.1. Duas fileiras de *noduli laterales* em cada lado do pereonito
 - 8.2. Placas coxais muito estreito

- 8.3. Placas coxais sem sulcus marginalis
- 9. TÁXON A
 - 9.1. Franja hialina fundidas às escalas rostro-ventral do carpo dos pereópodes
 - 9.2. Canto latero-distal do carpo e mero com tufo de setas
 - 9.3. Espátula terminal da papila genital truncada
- 10. Endito do maxilípede sem setas, margem distal transversa
- 11.
 - 11.1. Cerdas tricornes com a base ampla, aparentando forma de um 'Y' invertido
 - 11.2. Mais de 5 espinhos sensoriais no canto lateral do ísquio do pereópode 7 do macho
- 12. Redução do espinho sensorial ornamental no carpo de pereópode 1 do macho
- 13. Pleotelson com parte distal triangular
- 14.
 - 14.1. Escova carpal formada por escalas cuticulares
 - 14.2. Superfície rostral do carpo do pereópode 1 do macho achatada, algumas vezes medialmente alargado
- 15. Vaso diferencia estende-se da papila genital no pereonito 7 ao pereonito 3, então volta-se para trás no pereonito 6 e corre rostralmente até o segmento 4, onde os testículos estão localizados.
- 16. TÁXON C
 - 16.1. Órgão apical da antena 2 no mínimo tão longo quanto artículo flagelar distal
 - 16.2. Sensilas livres curtas no órgão apical
 - 16.3. Tufo de setas medial do palpo do maxilípede inseridos em uma protuberância como um talo do artículo medial
- 17.
 - 17.1. Neuropleura proeminente
 - 17.2. Contorno corporal oval
 - 17.3. Pereonitos muito convexo
- 18. TÁXON D
 - 18.1. Escova antenal distalmente alargadas e aprofundadas, delimitada por um conjunto de franjas de setas
- 19. TÁXON E
 - 19.1. Exópode do pleópode 5 com um entrelaçado caudal composto de 3 sinuosas fileiras de setas pectinadas
- 20. Cefalotórax sem lobos laterais

21. GRUPO-*Roraimoscia*

21.1. Níveis do profrons sem depressão para agarrar as antenas, Lobos laterais reduzidos, Linha frontal reduzida

22.

22.1. Parte medial do exópode do pleópode 3 da fêmea alongado, ultrapassando o exopodito

22.2. Pleotelson com margem carregando 2 concavidades

23. Penicílio molar parcialmente fundido e consistindo de maximamente 7 ramos

24.

24.1. Primeiro artículo da antena 1 com um lobo como um leve escudo

24.2. Espinhos sensoriais ornamentais com ápice em formato de mão

25. TÁXON F

25.1. Margem medial do carpo do pereópode 1 com um ângulo entre a parte da escova antenal e parte dos espinhos sensoriais

25.2. Duas fileiras de 3 espinhos e uma fileira de 3 setas tricornes ao longo da margem medial do carpo 1

26. *Nodulus lateralis* da placa coxal 4 inserido mais distalmente da margem lateral

27. PROSEKIINI

27.1. Antena 1 com os estetascos medial agregados em um tufo, direcionados mais ou menos mediodistalmente, não conectado ao artículo 3 -

27.2. Entre o tufo estetascos e o par distal de estetascos no ápice da antena 1 há uma concavidade transversa

27.3. Pleópode 1 do macho com lamela hialina próximo ao ápice

28.

28.1. Comprimento do corpo menos de 6mm

28.2. Cutícula do tegumento lisa

28.3. Olhos consistindo de até 10 omatídeos não arrumados em fileiras

29.

29.1. *Noduli laterales* extremamente longos

29.2. Exópodes dos pleópodes do macho arredondados

30. Endópode do pleópode 2 do macho flageliforme

31.

31.1. Palpo do maxilípede com redução de um tufo de setas na parte proximal

31.2. Endito do maxilípede sem setação

31.3. Pleópode 5 do macho distalmente pontiagudo, com margem medial reta um pouco prolongado proximamente

- 32.
 - 32.1. Setas tricornes modificadas nos pereonitos: escamas folhadas (Schmalfuss 1977)
 - 32.2. Olhos compostos reduzidos até 4 omatídeos
 - 32.3. Antena 1 com uma única fileira de estetascos eretos
 - 32.4. Endito lateral da maxílula portando a maioria dentes simples
- 33. ISCHIOSCIINI
 - 33.1. Antena 1 com o artículo proximal portando uma protuberância distal como um escudo
 - 33.2. Ápice do pleotelson portando um corte semicircular ventral
- 34. Maxila com clasps cuticulares esclerotizados proximamente ao lobo medial
- 35.
 - 35.1. Cefalotórax lateralmente expandido
 - 35.2. Exópode do pleópode 1 do macho com uma leve incisão
- 36.
 - 36.1. Cefalotórax com vértice achatado
 - 36.2. Olhos compostos lateralmente protuberantes, aparentando formato de um 'T' visto frontalmente
 - 36.3. Exópode do pleópode 1 do macho com protrusão lateral bulbosa