

**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

EMERSON DE AZEVEDO SILVA BEZERRA

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS GLOSSOSCOLECIDAE
(ANNELIDA, EUCLITELLATA)**

JOÃO PESSOA - PB

2013

EMERSON DE AZEVEDO SILVA BEZERRA

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS GLOSSOSCOLECIDAE
(ANNELIDA, EUCLITELLATA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Concentração em Zoologia) do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba, como requisito para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen.

JOÃO PESSOA - PB

2013

B574a Bezerra, Emerson de Azevedo Silva.
Análise filogenética dos Glossoscolecidae (Annelida, Euclitellata) / Emerson de Azevedo Silva Bezerra.-- João Pessoa, 2013.
68f. : il.
Orientador: Martin Lindsey Christoffersen
Dissertação (Mestrado) – UFPB/CCEN
1. Ciências Biológicas. 2. Glossoscolecidae - relações filogenéticas. 3. Clitellata. 4. Lumbricina. 5. Oligochaeta. 5. Minhocas.

UFPB/BC

CDU: 57(043)

EMERSON DE AZEVEDO SILVA BEZERRA

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS GLOSSOSCOLECIDAE
(ANNELIDA, EUCLITELLATA)**

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen

Universidade Federal da Paraíba
(Orientador)



Prof. Dr. Marcio Bernardino da Silva

Universidade Federal da Paraíba
(Membro Interno)



Prof. Dr. Douglas Zeppelini Filho

Universidade Estadual da Paraíba
(Membro Externo)

Aos meus pais, Edvaldo e Edileuza, bem como
a minha irmã, Elidiane.

AGRADECIMENTOS

Desejo, por meio destas sinceras frases, expor meus agradecimentos:

Ao meu Prof. Dr. Martin L. Christoffersen pela orientação, disponibilização de suas referências bibliográficas, espaço cedido em sua sala e pelos constantes incentivos, críticas e sugestões ao meu trabalho.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos, indispensável para minha estadia em João Pessoa e desenvolvimento do meu projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas pela oportunidade.

A banca: Prof. Dr. Douglas Zeppelini Filho, Prof. Dr. Marcio Bernardino da Silva e os suplentes Prof. Dr. Sávio Torres de Farias e Prof. Dr. Antonio José Creão Duarte. Fico grato por prontamente aceitarem o meu convite.

Aos meus colegas de sala: Silvio e Eriberto e ao pessoal do Laboratório de Invertebrados Paulo Young: Jéssica, Anne, Joafrâncio, André e Rudá pela amizade.

Aos meus amigos que dividiram apartamento comigo: Rafael, Adriano, Cristiano e Patrícia, bem como aos demais colegas de mestrado e doutorado que vieram nos visitar durante esses dois anos e trouxeram-me momentos prazerosos de descontração.

A todos os professores que me incentivaram na pesquisa e apoiaram meu trabalho.

A minha namorada, Ruth, pela companhia, carinho e o mais importante: pelo amor. Obrigado por ser tão compreensiva na etapa final desta dissertação em que tive que passar horas e horas trabalhando.

Aos meus pais por sempre se orgulharem de mim e por respeitarem minhas escolhas. Sem eles, eu não conseguiria chegar onde cheguei nem onde pretendo chegar.

Por fim, a todos que não citei o nome aqui, mas que de alguma forma contribuiu para que eu subisse mais um degrau em minha vida acadêmica.

RESUMO

Realizou-se um estudo das relações filogenéticas de Glossoscolecidae através do método hennigiano de tratamento de dados. Foram utilizados caracteres morfológicos obtidos em bibliografias e através da observação de animais depositados em coleções. Um total de 45 caracteres foram selecionados, e 61 táxons terminais. Múltiplos grupos-externo foram selecionados (Alluroididae, Haplotaxidae, *Hrabeiella periglandulata*, Lumbriculidae, Moniligastridae, Monotesticulata e Syngenodrilidae). A análise filogenética foi realizada com o uso dos softwares Mesquite (versão 2.75) e TNT (versão 1.1). Os caracteres foram codificados em multiestados sempre que possível e ausências como apomorfias. Os dados foram tratados como não-ordenados e ordenados. No TNT, comparou-se os resultados de dois algoritmos (*Traditional Search* e *New Technology Search*). As árvores de consenso estrito com caracteres ordenados não sustentou a monofilia de Glossoscolecidae. Apenas com os caracteres não-ordenados, o táxon foi sustentado pela presença de esfíncter nos nefrídios. Em geral, não houve diferenças nos resultados entre o uso do software Mesquite e TNT e entre o uso do algoritmo *Traditional Search* e *New Technology Search*. Propomos o seguinte posicionamento de Glossoscolecidae entre os Euclitellata: Lumbricina: (Hormogastridae (Microchaetidae + Glossoscolecidae)) + Megascolecoida + Lumbricidae + Kynotidae + (Sparganophilidae (Almidae + Criodrilidae)).

Palavras-chave: Clitellata, Lumbricina, Oligochaeta, minhocas.

ABSTRACT

We conducted a study on the phylogenetic relationships of Glossoscolecidae through the hennigian method of data processing. We used morphological characters obtained from references and through observation of animals deposited in collections. A total of 45 characters were selected from 61 terminal taxa. Multiple outgroups were selected (Alluroididae, Haplotaxidae, *Hrabeiella periglandulata*, Lumbriculidae, Moniligastridae, and Monotesticulata Syngenodrilidae). The phylogenetic analysis was performed using the software Mesquite (version 2.75) and TNT (version 1.1). The characters were coded, whenever possible, as multistates and absences as apomorphies. The data were treated as unordered and ordered. At TNT, we compared the results of two algorithms (Traditional Search and New Technology Search). The strict consensus trees with ordered characters not supported the monophyly of Glossoscolecidae. Only with characters unordered, the taxon was supported by the presence of sphincter in nephridia. In general, there were no differences in outcomes between the use of software Mesquite and TNT and the use of the algorithm Traditional Search and New Technology Search. We propose the following positioning Glossoscolecidae between the Euclitellata: Lumbricina: (Hormogastridae (Microchaetidae + Glossoscolecidae)) + Megascolecoidea + Lumbricidae + Kynotidae + (Sparganophilidae (Almidae + Criodrilidae)).

Keywords: Clitellata, Lumbricina, Oligochaeta, earthworms.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Cladograma representando as relações filogenéticas entre famílias de Oligochaeta. Extraído de Jamieson (1988).....13
- Figura 2. Relações entre famílias de Lumbricina e megadrilos, primariamente aquáticos, relacionados. (1) ovários múltiplos; (2) ovários em forma de frasco, receptáculo ovariano presente, últimos corações laterais em 11; (3) diferenciação incompleta das estruturas intestinais; (4) diferenciação completa dos derivados intestinais, clitelo em forma de sela; (5) redução no tamanho das cerdas; (6) grande desenvolvimento das glândulas calcíferas, cerda copulatória presente; (7) reformulação do aparato copulatório; (8) poros celômicos dorsais presentes. Extraído de Omodeo (1998).14
- Figura 3. Alguns glossoscolecídeos. (A) *Andiorrhinus* sp. da Colômbia (Jiménez, Decaëns, Mariani, e Lavelle, 2007); (B) *Martiodrilus (Cordilleroscolex) columbianus* (Michaelsen, 1900) do Equador (Zicsi e Csuzdi, 2007); (C) *Fimoscolex sporadochaetus* Michaelsen, 1918 de Ouro Preto, MG (Brown e James, 2007); (D) *Pontocolex corethrurus* (Müller, 1857) de Bananeiras, PB (Foto: Emerson Bezerra).15
- Figura 4. Dendrograma das relações entre os gêneros de Glossoscolecidae. 1, *Aicodrilus*; 2, *Inkadrilus*; 3, *Quimbaya*; 4, *Martiodrilus*; 5, *Thamnodrilus*; 6, *Atatina*; 7, *Aymara*; 8, *Eudevosclex*; 9, *Goiascolex*; 10, *Andiorrhinus*; 11, *Andiodrilus*; 12, *Rhinodrilus*; 13, *Alexidrilus*; 14, *Periscolex*; 15, *Onychochaeta*; 16, *Opisthodrilus*; 17, *Meroscolex*; 18, *Anteoides*; 19, *Diachaeta*; 20, *Pontoscolex*; 21, *Holoscolex*; 22, *Andioscolex*; 23, *Diaguia*; 24, *Glossoscolex*; 25, *Fimoscolex*; 26, *Enantiodrilus* (Christoffersen, 2008).....18
- Figura 5. Cladograma de consenso estrito de 100 árvores geradas em busca heurística no software Mesquite. Caracteres não-ordenados, CI = 0.54, RI = 0.82. Numerações nos ramos indicam apomorfias.....36
- Figura 6. Cladograma de consenso estrito de 100 árvores geradas em busca heurística no software Mesquite. Caracteres ordenados, CI = 0.50, RI = 0.80.37

Figura 7. Cladograma de consenso estrito de 3890 árvores geradas através do algoritmo <i>Traditional Search</i> (1000 réplicas com 10 árvores cada) no software TNT. Caracteres não-ordenados.....	38
Figura 8. Cladograma de consenso estrito de 7 árvores geradas através do algoritmo <i>New Technology Search</i> (configurações padrão) no software TNT. Caracteres não-ordenados.....	38
Figura 9. Cladograma de consenso estrito de 5160 árvores geradas através do algoritmo <i>Traditional Search</i> (1000 réplicas com 10 árvores cada) no software TNT. Caracteres ordenados.....	39
Figura 10. Cladograma de consenso estrito de 7 árvores geradas através do algoritmo <i>New Technology Search</i> (configurações padrão) no software TNT. Caracteres ordenados.....	39
Figura 11. Cladograma com valores de <i>Bootstrap</i> a partir de 1000 réplicas, utilizando o algoritmo <i>Traditional search</i> em caracteres não-ordenados (TNT).	40
Figura 12. Cladograma com valores de <i>Bootstrap</i> com 1000 réplicas, utilizando o algoritmo <i>New Technology Search</i> em caracteres não-ordenados (TNT).	40
Figura 13. Cladograma com valores de <i>Bootstrap</i> a partir de 1000 réplicas, utilizando o algoritmo <i>Traditional Search</i> em caracteres ordenados (TNT).	41
Figura 14. Cladograma com valores de <i>Bootstrap</i> com 1000 réplicas, utilizando o algoritmo <i>New Technology Search</i> em caracteres ordenados (TNT).	41
Figura 15. Espermateca sem anexo desenvolvido de <i>Glossodrilus yuko</i> , Righi, 1996. Extraído de Righi (1996).....	48
Figura 16. Espermateca com bolsas laterais de <i>Martiodrilus murindo</i> Righi, 1996. Extraído de Righi (1996).....	48
Figura 17. Espermateca com divertículo de <i>Amynthas gracilis</i> (Kinberg, 1867). Extraído de Blakemore (2010).....	48
Figura 18. Glândula prostática encontrada em táxons basais de Euclitellata, composta de algumas poucas células. Extraído de Brinkhust (1982).	50
Figura 19. Esquema de glândula prostática tubular. Extraído de Blakemore (2010).	50

Figura 20. Esquema de glândula prostática racemosa. Extraído de Blakemore (2010).	50
Figura 21. Esquema de glândulas calcíferas formado por projeções membranosas ou tubos. Extraído de Righi (1996).	50
Figura 22. Esquema de glândula calcífera com cavidade primária e secundárias. Extraído de Righi (1996).	50
Figura 23. Disposição dos testículos em Moniligastridae. Extraído de Jamieson (1977).	51
Figura 24. Nefrídios com alças simples. Extraído de Blakemore (2010).	52
Figura 25. Nefrídio com alongamento da parede da bexiga formando um ceco. Extraído de Righi (1996).	52
Figura 26. Estrutura muscular associadas ao poros masculinos de <i>Goiascolex</i> . Extraído de Righi (1990).	52
Figura 27. Esquema mostrando dois tipos de nefrídios. Extraído de Blakemore (2010).	53
Figura 28. Clássper de <i>Alma millsoni</i> (Beddard, 1891). Extraído de Blakemore (2010).	55
Figura 29. Parte posterior de <i>Eudrilus eugeniae</i> (Kinberg, 1867). Segmentos reduzindo gradativamente. Extraído de Blakemore (2010).	56
Figura 30. Parte posterior de <i>Glossodrilus unguis</i> Righi, 1996. Últimos segmentos achatados. Extraído de Righi (1996).	56
Figura 31. <i>Glossodrilus mahnerti</i> Zicsi, 1989. Ih = Coração intestinal, Ch = glândula calcífera, DB = vaso sanguíneo dorsal, S = Vesícula seminal. Extraído de Zicsi (1995b).	57

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Táxons e referências utilizadas na análise.	22
Tabela 2. Lista de espécies observadas em laboratório. CIPY = Laboratório de Invertebrados Paulo Young; MZUSP = Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.....	24
Tabela 3. Lista de caracteres analisados. "0" = estado plesiomórfico; "1, 2, 3..." = estados apomórficos.	31
Tabela 4. Matriz de caracteres. "0" = estado plesiomórfico; "1, 2, 3..." = estados apomórficos; "?" = caracteres com informação ausente ou incerta; "-" = caracteres não comparáveis.....	33

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	12
1.1. Posição filogenética dos Glossoscolecidae entre os Euclitellata	12
1.2. Aspectos taxonômicos da família Glossoscolecidae	15
1.3. Relações filogenéticas entre os membros de Glossoscolecidae	17
1.4. Objetivo geral.....	19
1.5. Objetivos específicos	19
2. MATERIAL E MÉTODOS	20
3. RESULTADOS	26
3.1. Análise filogenética	26
3.2. Evidências de monofiletismo	27
4. DISCUSSÃO.....	42
4.1. Análise filogenética	42
4.2. Sistematização.....	43
4.3. Discussão dos caracteres	45
5. CONCLUSÕES.....	58
6. REFERÊNCIAS	59

1. INTRODUÇÃO

Nas últimas três décadas drilólogos tem buscado classificar as minhocas em um contexto filogenético. As principais propostas foram apresentadas por Brinkhurst e Jamieson (1971), Brinkhurst (1982, 1992), Jamieson (1980, 1981, 1988), Sims (1980) e Omodeo (1998, 2000) com base em dados morfológicos e por Erséus e Källersjö (2004), Jamieson et al. (2002), Erséus (2005) e James e Davidson (2012) com dados moleculares. Porém, muitos desses resultados ainda se mostram inconclusivos para diversos táxons, pois de acordo com Brinkhurst (1999) as filogenias morfológicas de oligoquetas enfrentam um problema devido ao grande número de homoplasias encontrado entre as estruturas. As conclusões de filogenias moleculares, por sua vez, apontam que apenas com a adição de mais informações moleculares será possível obter melhores hipóteses filogenéticas (Erséus, 2005).

1.1. Posição filogenética dos Glossoscolecidae entre os Euclitellata

De acordo com Brinkhurst e Jamieson (1971) os Glossoscolecidae apresentam afinidade com os Lumbricidae, sendo ambos provavelmente derivados de um ancestral Haplotaxidae. Os haplotaxídeos apresentam uma anatomia equivalente a dos glossoscolecídeos e lumbricídeos, como, por exemplo, a presença de espermatecas pré-testiculares (Brinkhurst e Jamieson, 1971). Sims (1980), baseando-se em dados biogeográficos, sugere uma relação alternativa em que, ao invés dos Lumbricidae seria Megascolecoida (Ocnodrilidae + Megascolecidae + Acanthodrilidae + Octochaetidae + Eudrilidae) o táxon mais próximo dos Glossoscolecidae, o qual é classificado pelo autor como pertencente à superfamília Glossoscolecoida (Kynotidae + Microchaetidae + Glossoscolecidae + Almidae). Em uma análise posterior realizada por Jamieson (1988), os Microchaetidae +

Hormogastridae são colocados como grupo-irmão dos Glossoscolecidae, e Lumbricidae como grupo-irmão dos três táxons anteriores, como mostrado no cladograma da Figura 1.

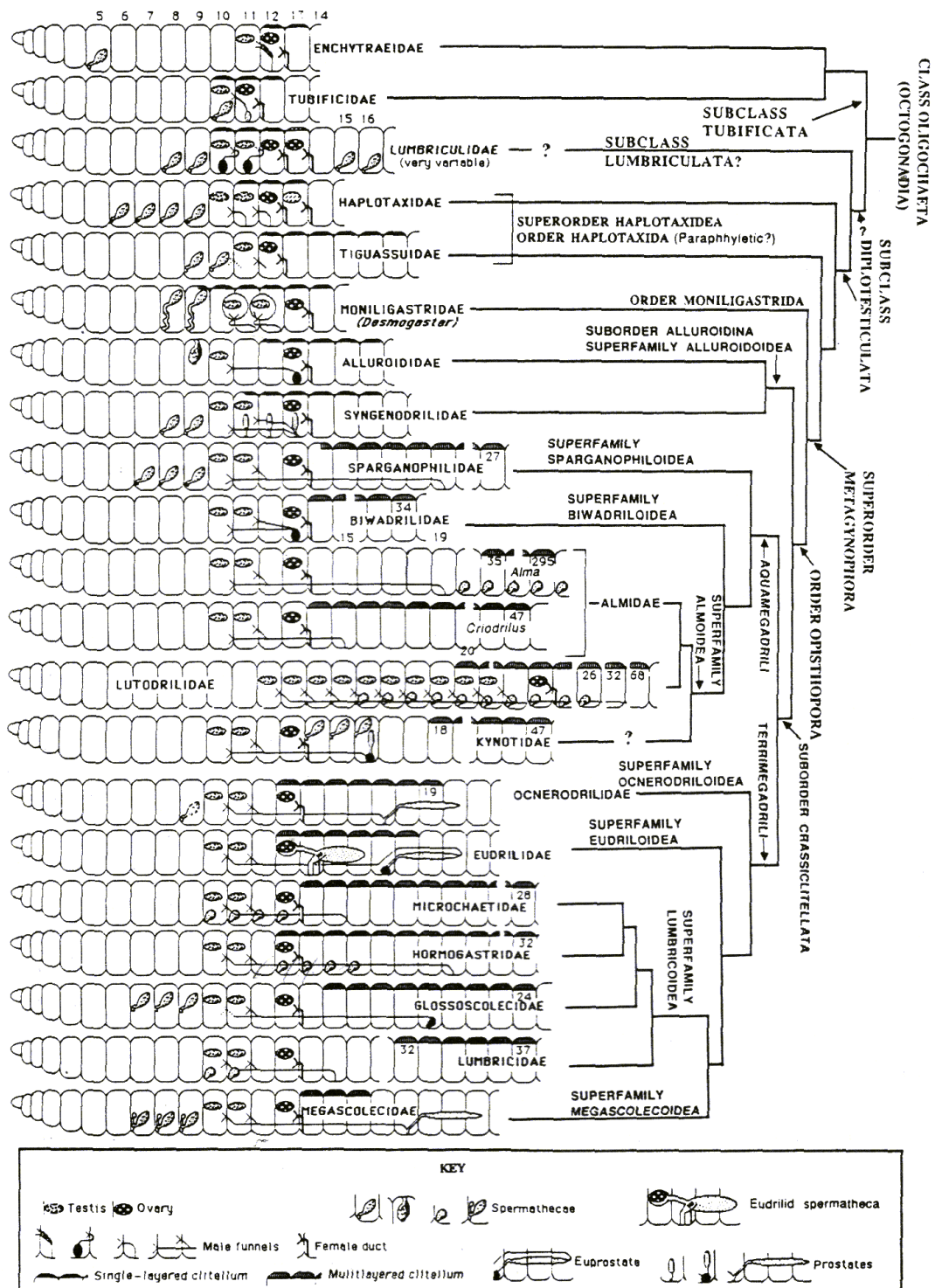


Figura 1. Cladograma representando as relações filogenéticas entre famílias de Oligochaeta. Extraído de Jamieson (1988).

Omodeo (1998) posiciona Lumbricidae + Hormogastridae como grupo-irmão de Glossoscolecidae + Microchaetidae. Nessa sua revisão, o autor separa esses dois táxons baseando-se na morfologia ovariana. Lumbricidae e Hormogastridae apresentam ovários do tipo megascolecíneo sem receptáculos, enquanto que Glossoscolecidae e Microchaetidae ovários em forma de frasco com a presença de receptáculos (Omodeo, 1998). Omodeo (1998), assim como Brinkhurst e Jamieson (1971), propõe que os glossoscolecídeos, mais os táxons relacionados de acordo com sua proposta, como descendentes diretos de um ancestral haplotaxídeo. Seu esquema pode ser visualizado na Figura 2.

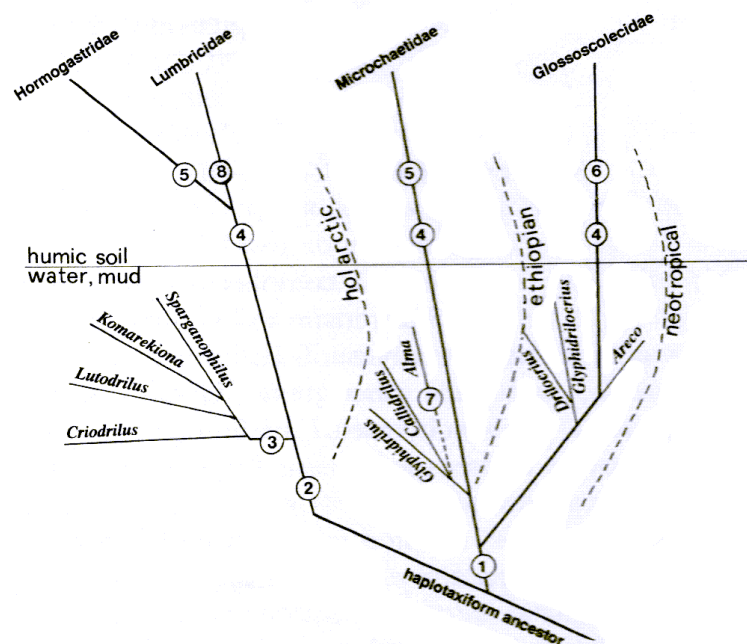


Figura 2. Relações entre famílias de Lumbricina e megadrilos, primariamente aquáticos, relacionados. (1) ovários múltiplos; (2) ovários em forma de frasco, receptáculo ovariano presente, últimos corações laterais em 11; (3) diferenciação incompleta das estruturas intestinais; (4) diferenciação completa dos derivados intestinais, clitelo em forma de sela; (5) redução no tamanho das cerdas; (6) grande desenvolvimento das glândulas calcíferas, cerda copulatória presente; (7) reformulação do aparato copulatório; (8) poros celômicos dorsais presentes. Extraído de Omodeo (1998).

1.2. Aspectos taxonômicos da família Glossoscolecidae

A família Glossoscolecidae é representada por minhocas endêmicas da região Neotropical (Righi, 1971; Christoffersen, 2008). É encontrada da costa Atlântica à Pacífica das Américas e do México até o Rio Prata, na Argentina (Righi, 1997, 1999) (Figura 3). Apenas uma espécie é encontrada fora dessa área, a *Pontocolex corethrurus* (Müller, 1857), que é considerada cosmopolita e provavelmente “a minhoca mais amplamente distribuída” segundo Blakemore (2010).



Figura 3. Alguns glossoscolecídeos. (A) *Andiorrhinus* sp. da Colômbia (Jiménez, Decaëns, Mariani, e Lavelle, 2007); (B) *Martiodrilus (Cordilleroscolex) columbianus* (Michaelson, 1900) do Equador (Zicsi e Csuzdi, 2007); (C) *Fimoscolex sporadochaetus* Michaelson, 1918 de Ouro Preto, MG (Brown e James, 2007); (D) *Pontocolex corethrurus* (Müller, 1857) de Bananeiras, PB (Foto: Emerson Bezerra).

Além de nativa, a família Glossoscolecidae também é a mais diversa do Neotrópico. De acordo com um levantamento realizado por Fragoso e Brown (2007) há 464 espécies nomeadas, distribuídas em 42 gêneros. Os membros dessa família são diferenciados das demais por apresentarem oito cerdas por segmento, raramente mais (*Periscolex*), sigmoides e com extremidade pontiaguda; clitelo começando em ou próximo ao segmento 15, ocupando até 15 segmentos; poros dorsais ausentes; poros genitais microscópicos; uma moela esofágica em 6; glândulas calcíferas extramurais em um a oito segmentos entre 7 e 15; corações do tipo lateral e intestinal; vasos

supra-esofágico e sub-neural geralmente presentes; um par de holonefrídios vesiculados por segmento; testículos e funis masculinos em 10 e/ou 11, com ou sem sacos testiculares; vasos deferentes supra-parietais; próstatas ausentes; câmaras copulatórias presentes ou não; poros masculinos intraclitelaes, raramente pós-clitelar (*Opisthodrilus*), geralmente um par, ocasionalmente há apenas um (*Fimoscolex*, *Goiascolex*) ou dois pares (*Eudevoscolex*, *Tuiba*); ovários em 13, ocasionalmente em 12 e 13 (*Enantiodrilus*), laminar ou em forma de leque, sendo que os ovos são geralmente não alinhados; poros femininos pré ou intraclitelar; espermateca localizadas nos segmentos pré-testiculares, eventualmente nos segmentos testiculares ou pós-testiculares ou ausente (*Glossoscolex*, *Fimoscolex*, *Goiascolex*), possuindo estrutura simples ou com câmaras seminais, esporadicamente com divertículo (Gates, 1972; Righi, 1996).

A família Glossoscolecidae foi estabelecida há mais de um século por Michaelsen (1900) ao serem agrupados diversos táxons numa ampla revisão realizada. Concomitantemente, foram designadas quatro subfamílias: Glossoscolecinae, Hormogastrinae, Microchaetinae e Criodrilinae. Alguns anos mais tarde o mesmo autor divide a subfamília Criodrilinae em Criodrilinae e Sparganophilinae e reúne estas cinco subfamílias mais Lumbricinae unicamente na família Lumbricidae (Michaelsen, 1918). Posteriormente, Michaelsen (1928) eleva as seis subfamílias à categoria de famílias. Porém, Stephenson (1930) separa novamente as famílias Lumbricidae e Glossoscolecidae, mantendo como subfamílias desta última as Glossoscolecinae, Sparganophilinae, Microchaetinae, Homorgastrinae e Criodrilinae (Avel, 1959; Righi, 1971). Righi (1971) argumenta que de acordo com a diagnose fornecida por Michaelsen (1928) o ranqueamento das subfamílias para o nível de família é válido, apesar de serem muito próximas, adotando a antiga subfamília Glossoscolecinae como único grupo pertencente aos Glossoscolecidae.

Beddard (1895) afirma que não há um único caráter que seja exclusivo dos glossoscolecídeos, apenas um conjunto deles pode fazer com que os Glossoscolecidae sejam distinguidos. Porém, desde a revisão realizada por Michaelsen (1900), não houve nenhuma discordância acerca do conteúdo da família, apenas sobre o status hierárquico e relações com outros táxons (Gates, 1972). A união dessa família através de uma distribuição numa porção definida das Américas (exceto uma espécie), ao invés da anatomia, é apontada por Gates (1972) como uma situação bastante incomum.

1.3. Relações filogenéticas entre os membros de Glossoscolecidae

Algumas hipóteses de parentesco entre gêneros de Glossoscolecidae, principalmente por similaridades morfológicas, têm sido demonstradas em trabalhos como Michaelsen (1903, 1918), Stephenson (1930) e Cordero (1945). Michaelsen (1918) acredita que as relações entre os Glossoscolecidae estão fundamentalmente ligadas às glândulas calcíferas. Porém, o autor não estabelece como a variação desses órgãos deve ser interpretada, por exemplo, se um simples ou vários pares, ou uma posição mais anterior ou mais posterior no esôfago é(são) considerado(s) primitivo(s) e ainda se a simplicidade possa ser uma regressão (Stephenson, 1930).

A última tentativa para estabelecer uma relação entre os gêneros foi proposta por Righi (1971), onde organizou em um dendrograma uma possível relação de 26 gêneros, a qual foi também mais recentemente discutida por Christoffersen (2008) (Figura 4). Essa sistematização levou ao reconhecimento de três grandes grupos. O primeiro inclui os gêneros *Inkadrilus*, *Quimbaya*, *Martiodrilus*, *Thamnodrilus* e *Atatina*; o segundo, *Eudevosclex*, *Goiasclex*, *Andiorrhinus*, *Andiodrilus*, *Rhinodrilus*, *Alexidrilus*, *Perisclex*, *Onychochaeta*, *Opisthodrilus*, *Merosclex*, *Anteoides*, *Diachaeta*, *Pontosclex*; o terceiro, *Holosclex*, *Andiosclex*, *Diaguita*, *Glossosclex*,

Fimoscolex e *Enantiodrilus*. Essa organização dos gêneros obedecem os critérios estabelecidos por Michaelsen (1903, 1918), que também é seguido e discutido por Cordero (1945).

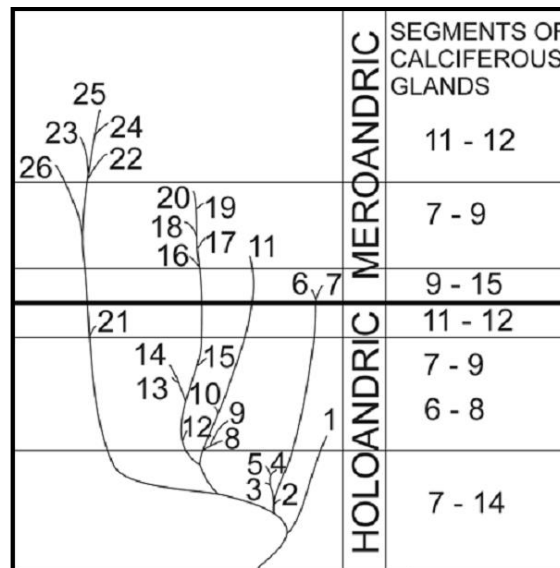


Figura 4. Dendrograma das relações entre os gêneros de Glossoscolecidae. 1, *Aicodrilus*; 2, *Inkadrilus*; 3, *Quimbaya*; 4, *Martiodrilus*; 5, *Thamnodrilus*; 6, *Atatina*; 7, *Aymara*; 8, *Eudevosclex*; 9, *Goiascolex*; 10, *Andiorrhinus*; 11, *Andiodrilus*; 12, *Rhinodrilus*; 13, *Alexidrilus*; 14, *Periscolex*; 15, *Onychochaeta*; 16, *Opisthodrilus*; 17, *Meroscolex*; 18, *Anteoides*; 19, *Diachaeta*; 20, *Pontoscolex*; 21, *Holoscolex*; 22, *Andioscolex*; 23, *Diaguita*; 24, *Glossoscolex*; 25, *Fimoscolex*; 26, *Enantiodrilus* (Christoffersen, 2008).

1.4. Objetivo geral

- ❖ Apresentar uma hipótese filogenética para os Glossoscolecidae, bem como sua posição geral entre os clitelados.

1.5. Objetivos específicos

- ❖ Analisar os caracteres apresentados para a família, buscando verificar se eles são consistentes e se podem suportar o monofiletismo do táxon.
- ❖ Apresentar os principais caracteres apomórficos em série de transformação.
- ❖ Discutir o tipo de codificação e a direcionalidade dos caracteres, e como estes tópicos foram tratados neste trabalho.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Os dados para realização do presente estudo foram obtidos através de bibliografias (descrições de espécies, revisões taxonômicas e trabalhos de sistemática) e análises de espécimes de coleções. Os animais observados encontram-se depositados na Coleção de Invertebrados Paulo Young da Universidade Federal da Paraíba e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Os 61 táxons estudados tendo como fonte a bibliografia são apresentados na Tabela 1. As espécies observadas em laboratório estão descritas na Tabela 2.

A análise filogenética dos dados segue os princípios hennigianos (Amorim, 2002; Hennig, 1966; Wiley, 1981) juntamente com o método de tratamento dos dados descrito em Christoffersen e Araújo-de-Almeida (1994). A abordagem metodológica no processo de análises de caracteres foi qualitativa e posteriormente avaliados com métodos quantitativos (índice *Bootstrap*). Séries de transformação foram estabelecidas *a priori* a partir das bibliografias descritivas, suas ilustrações e animais observados.

Recomenda-se a utilização do grupo-irmão em uma análise filogenética (Wiley, 1981; Wiley e Lieberman, 2011), porém, como há incerteza do posicionamento da família entre os Clitellata, múltiplos grupos-externos foram adicionados à análise (Donoghue e Cantino, 1984; Maddison, Donoghue, e Maddison, 1984; Watrous e Wheeler, 1981). Os grupos-externos usados na presente análise foram os táxons 02, 06, 08, 11, 14, 15 e 19 presentes na Tabela 1.

Os caracteres foram codificados em multiestados (Pimentel e Riggins, 1987; Rae, 1998) sempre que possível. Foram feitas análises com os estados ordenados e não-ordenados (Hauser e Presch, 1991). Os caracteres que apresentaram ordenação duvidosa foram tratados como não-ordenados, mesmo na análise ordenada

(caracteres 10, 17 e 25, Tabela 3). Alguns caracteres ausentes foram interpretados como perdas no processo de elaboração das séries de transformação (Nelson, 1973).

Na análise de parcimônia, os caracteres foram codificados com “0” para estados plesiomórficos e “1, 2, 3...”, para estados apomórficos. A sequência numérica foi utilizada para representar as séries de transformação na análise com caracteres ordenados. Caracteres que não foram possíveis de serem obtidos ou duvidosos para alguns táxons foram codificados como “?” e os caracteres não comparáveis como “-”.

A matriz de caracteres foi construída no software Mesquite (versão 2.75, build 564) (Maddison e Maddison, 2011). As análises de parcimônia foram conduzidas também pelo Mesquite e através do software TNT (versão 1.1) (*Tree Analysis Using New Technology*) (Goloboff, Farris, e Nixon, 2008).

No software Mesquite, deu-se o comando para serem geradas, no máximo, 100 árvores (MAXTREES) através do algoritmo de busca *Mesquite Heuristic (Add & rearrange)* e com a opção “SPR” (*Subtree Pruning and Regrafting*). Em seguida, conduziu-se uma busca para obtenção de uma árvore de consenso estrito. Por fim, foram solicitados os índices de consistência (CI) e retenção (RI). Estes passos foram os mesmos para o tratamento dos dados ordenados e não-ordenados.

No software TNT, a busca foi conduzida através de dois algoritmos com a finalidade de verificar se há diferenças nos resultados para os dados apresentados. Para o primeiro deles (*Traditional Search*) configurou-se as opções para 1000 réplicas com 10 árvores cada e foi selecionada a opção “SPR”. Para o segundo algoritmo (*New Technology Search*), as configurações padrões foram mantidas. Estes passos foram os mesmos para o tratamento dos dados ordenados e não-ordenados. Para as quatro análises realizadas neste software (Não-ordenado x *Traditional Search*, Não-ordenado x *New Technology Search*, ordenado x *Traditional Search*, ordenado x *New Technology Search*), foram conduzidas buscas pelas árvores de consenso (estrito) de

cada uma delas. Ainda no mesmo software realizou-se uma avaliação estatística dos táxons monofiléticos gerados através do índice *Bootstrap*.

As árvores geradas foram editadas no TreeGraph (versão 2.0.47-206 beta) (Stover e Muller, 2010). Porém, como este software não reconheceu os arquivos exportados do Mesquite e TNT, foi necessário a utilização do TreeView (versão 1.6.6) (Page, 1996) para a conversão dos arquivos e, assim, se tornarem compatíveis.

Tabela 1. Táxons e referências utilizadas na análise.

	Táxon	Referências
01	Acanthodrilidae Claus, 1880	Blakemore (2010), Righi (1990)
02	Alluroididae Michaelsen, 1900	Brinkhurst e Jamieson (1971), Stephenson (1930)
03	Almidae Duboscq, 1902	Blakemore (2010), Brinkhurst e Jamieson (1971), Sims (1980), Stephenson (1930)
04	Criodrilidae Vejdovsky, 1884	Blakemore (2010), Sims (1980), Stephenson (1930)
05	Eudrilidae Claus, 1880	Blakemore (2010), Stephenson (1930)
06	Haplotaxidae Michaelsen, 1900	Brinkhurst and Jamieson (1971), Stephenson (1930)
07	Hormogastridae	Brinkhurst e Jamieson (1971), Sims (1980), Stephenson (1930)
08	<i>Hrabeiella periglandulata</i> Pižl & Chalupský, 1984	Pižl e Chalupský (1984)
09	Kynotidae Jamieson, 1971	Brinkhurst e Jamieson (1971), Sims (1980), Stephenson (1930)
10	Lumbricidae Rafinesque-Schmaltz, 1815	Blakemore (2010), Sims (1980), Stephenson (1930)
11	Lumbriculidae Vejdovský, 1884	Brinkhurst e Jamieson (1971), Stephenson (1930)
12	Megascolecidae Rosa, 1891	Blakemore (2010), Stephenson (1930)
13	Microchaetidae Rapp, 1849	Blakemore (2010), Brinkhurst e Jamieson (1971), Sims (1980), Stephenson (1930)
14	Moniligastridae Claus, 1880	Blakemore (2010), Stephenson (1930)
15	Monotesticulata Yamaguchi, 1953	Brinkhurst e Jamieson (1971), Stephenson (1930), Schmelz e Collado (2010)
16	Ocnerodrilidae Beddard, 1891	Blakemore (2010), Righi (1990)
17	Octochaetidae Michaelsen, 1900	Blakemore (2010), Righi (1990)

18	Sparganophilidae Michaelsen, 1918	Blakemore (2010), Sims (1980), Stephenson (1930)
19	Syngenodrilidae Smith & Green, 1919	Jamieson (1988)
20	<i>Alexidrilus</i> Righi, 1971	Righi (1971)
21	<i>Andiodrilus</i> Michaelsen, 1900	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971), Righi (1996)
22	<i>Andiorrhinus</i> Cognetti, 1908	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971), Righi (1990), Righi (1996)
23	<i>Anteoides</i> Cognetti, 1902	Brinkhurst e Jamieson (1971)
24	<i>Atatina</i> Righi, 1971	Righi (1971), Sims (1980)
25	<i>Aymara</i> Michaelsen, 1935	Michaelsen (1935)
26	<i>Botarodrilus</i> Zicsi, 1990	Zicsi (1990)
27	<i>Bribri</i> Righi, 1984	Righi (1996)
28	<i>Cirodrilus</i> Righi, 1975	Righi (1975)
29	<i>Diachaeta</i> Benham, 1886	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1990)
30	<i>Diaguita</i> Cordero, 1942	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1984a), Righi (1990)
31	<i>Enantiodrilus</i> Cognetti, 1902	Brinkhurst e Jamieson (1971), Zicsi (1995a)
32	<i>Eudevosclex</i> Cordero, 1944	Brinkhurst e Jamieson (1971), Cordero (1945)
33	<i>Fimoscolex</i> Michaelsen, 1900	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971)
34	<i>Glossodrilus</i> Cognetti, 1905	Righi (1990), Righi (1996), Zicsi (1995b)
35	<i>Glossoscolex</i> (<i>Assudrilus</i>) Leuckart, 1835	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971)
36	<i>Glossoscolex</i> (<i>Glossoscolex</i>) Leuckart, 1835	Brinkhurst e Jamieson (1971), Černosvitov (1934), Righi (1971)
37	<i>Goiascolex</i> Righi, 1971	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971), Righi (1990)
38	<i>Hexachyloscolex</i> Zicsi & Csuzdi, 1999	Zicsi e Csuzdi (1999)
39	<i>Holoscolex</i> Cognetti, 1904	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1975), Righi (1990)
40	<i>Inkadrilus</i> Michaelsen, 1917	Brinkhurst and Jamieson (1971)
41	<i>Irewiae</i> Drachenberg, 1992	Drachenberg (1992)
42	<i>Langioscolex</i> Zicsi, 1990	Zicsi (1990)
43	<i>Maipure</i> Rigui, 1996	Righi (1996)
44	<i>Martiodrilus</i> Michaelsen, 1937	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971), Righi (1996)

45	<i>Meroscolex</i> Cernosvitov, 1934	Brinkhurst e Jamieson (1971)
46	<i>Nouraguesia</i> Csuzdi & Pavlicek, 2011	Csuzdi e Pavlicek (2011)
47	<i>Onoreodrilus</i> Zicsi, 1988	Zicsi (1988)
48	<i>Onychochaeta</i> Beddard, 1891	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1971), Righi (1996)
49	<i>Opisthodrilus</i> Rosa, 1895	Brinkhurst e Jamieson (1971), Righi (1984a), Righi (1990)
50	<i>Periscolex</i> Cognetti, 1904	Brinkhurst e Jamieson (1971)
51	<i>Perolofius</i> Righi & Nemeth, 1983	Righi e Nemeth (1983)
52	<i>Pontoscolex</i> Schmarda, 1861	Righi (1971), Righi (1990)
53	<i>Quimbaya</i> Michaelsen, 1895	Righi (1996)
54	<i>Rhinodrilus</i> Perrier, 1872	Righi (1971), Righi (1990)
55	<i>Righiodrilus</i> Zicsi, 1995	Zicsi (1995)
56	<i>Tairona</i> Righi, 1984	Righi (1984b)
57	<i>Tamayodrilus</i> Zicsi, 1995	Zicsi (1995a)
58	<i>Tuiba</i> Righi, Ayres & Bittencourt, 1978	Righi, Ayres, e Bittencourt (1978)
59	<i>Tupinaki</i> Righi, 1996	Righi (1996)
60	<i>Urobenus</i> Benham, 1886	Righi (1990)
61	<i>Zongodrilus</i> Righi, 1996	Righi (1996)

Tabela 2. Lista de espécies observadas em laboratório. CIPY = Laboratório de Invertebrados Paulo Young; MZUSP = Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Espécie	Família	Coleção
<i>Andiorrhinus pauate</i> Righi, 1986	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Glossodrilus antunesi</i> (Righi, 1971)	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Achaeta</i> sp. Vejdvoský, 1878	Enchytraeidae	CIPY
<i>Amyntas gracilis</i> (Kinberg, 1867)	Megascolecidae	CIPY
<i>Amyntas morrisi</i> (Beddard, 1892)	Megascolecidae	CIPY
<i>Amyntas robustus</i> (Perrier, 1872)	Megascolecidae	CIPY
<i>Andiorrhinus gavi</i> Righi & Araujo, 2000	Glossoscolecidae	MZUSP

<i>Andiorrhinus rondoniensis</i> Righi, 1986	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Anteoides pigy</i> Righi, 1982	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Atatina puba</i> Righi, 1971	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Dichogaster bolau</i> (Michaelson, 1891)	Octochaetidae	CIPY
<i>Dichogaster gracilis</i> (Michaelson, 1892)	Octochaetidae	CIPY
<i>Dichogaster saliens</i> (Beddard, 1892)	Octochaetidae	CIPY
<i>Eisenia foetida</i> (Savigny, 1826)	Lumbricidae	CIPY
<i>Enchytraeus</i> sp. Henle, 1837	Enchytraeidae	CIPY
<i>Eudrilus eugeniae</i> (Kinberg, 1867)	Eudrilidae	CIPY
<i>Eukerria emete</i> Righi & Guerra, 1985	Ocnerodrilidae	CIPY
<i>Eukerria mucu</i> Righi, 1988	Ocnerodrilidae	CIPY
<i>Glossoscolex amomee</i> Righi, 1971	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Glossoscolex montagneri</i> Righi, 1972	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Goiascolex cabrelli</i> Righi, 1971	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Goiascolex pepus</i> Righi, 1972	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Hemienchytraeus</i> sp. Cernovitov, 1935	Enchytraeidae	CIPY
<i>Holoscolex caramuru</i> Righi, 1975	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Hyperodrilus africanus</i> Beddard, 1891	Eudrilidae	CIPY
<i>Martiodrilus pano</i> Righi, 1992	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Ocnerodrilus occidentalis</i> Eisen, 1878	Ocnerodrilidae	CIPY
<i>Opisthodrilus adneae</i> Righi, 1984	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Opisthodrilus borellii</i> Rosa, 1895	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Pithemera bicincta</i> (Perrier, 1875)	Megascolecidae	CIPY
<i>Polypheretima elongata</i> (Perrier, 1872)	Megascolecidae	CIPY
<i>Pontoscolex corethrurus</i> (Müller, 1857)	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Pontoscolex marcus</i> Righi & Ayres, 1975	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Pontoscolex nogueirai</i> Righi, 1984	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Pontoscolex pydanieli</i> Righi, 1988	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Pontoscolex roraimensis</i> Righi, 1984	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Rhinodrilus curiosus</i> Righi et al., 1976	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Rhinodrilus elisiana</i> Righi et al., 1976	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Rhinodrilus pitun</i> Righi, 1989	Glossoscolecidae	MZUSP
<i>Rhinodrilus priollii</i> Righi, 1967	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Rhinodrilus torquemada</i> Righi, 1984	Glossoscolecidae	CIPY
<i>Righiodrilus arapaco</i> (Righi, 1982)	Glossoscolecidae	CIPY

3. RESULTADOS

3.1. Análise filogenética

No total foram selecionados 45 caracteres. As hipóteses de série de transformação são apresentados na Tabela 3. A codificação dos estados de cada caráter para os táxons estudados são mostrados em forma de matriz de caracteres (Tabela 4). Dos 45 caracteres, 15 são multiestados e 30 são binários.

O software Mesquite, através do algoritmo *Mesquite Heuristic (Add & rearrange)* com a opção “SPR” gerou 100 árvores a partir de caracteres não-ordenados, onde a consenso estrito é apresentado na Figura 5. Os índices de consistência e retenção foram de 0.54 e 0.82, respectivamente. Na análise de caracteres ordenados, 100 árvores também foram geradas. Os índices de consistência e retenção foram de 0.50 e 0.80, respectivamente. A árvore consenso estrito desta análise é apresentada na Figura 6.

O software TNT, através do algoritmo de busca *Traditional Search*, gerou 3890 árvores para caracteres não-ordenados. O cladograma de consenso estrito desta análise é apresentado na Figura 7. Com o algoritmo *New Technology Search*, 7 árvores foram geradas de caracteres não-ordenados. O cladograma de consenso estrito desta análise é apresentado na Figura 8. Para caracteres ordenados, através do algoritmo *Traditional Search*, 5160 árvores foram obtidas. A árvore consenso estrito é mostrada na Figura 9. Com o algoritmo *New Technology Search*, 7 árvores foram geradas. O consenso estrito destas é apresentado na Figura 10.

Os índices *Bootstrap* com *Traditional Search* e caracteres não-ordenados são apresentados na Figura 11; para *New Technology Search*, na Figura 12; para

Traditional Search e caracteres ordenados, na Figura 13; e para *New Technology Search* e caracteres ordenados, na Figura 14.

3.2. Evidências de monofiletismo

Táxon A: Euclitellata: Abertura dos poros masculinos através de bulbos peniais (Christoffersen, 2011), células clitelares circundando totalmente o corpo (Christoffersen, 2011), corpo com uma camada completa de fibras musculares longitudinais (Christoffersen, 2011; Purschke e Müller, 2006), perda de órgãos nucais quimiossensoriais (Christoffersen, 2011; Rouse e Fauchald, 1995).

Táxon B: Sem nome: Dois pares de gônadas masculinas (Jamieson, 1981; Christoffersen, 2011) e dois pares de poros masculinos (Stephenson, 1930).

Táxon B1: Lumbriculidae: Ductos masculinos abrindo-se no mesmo segmento dos testículos (prosóporo) (Stephenson, 1930; Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon C: Diplostesticulata: Gônadas fixas restritas aos segmentos 10-13, sendo as gônadas masculinas localizadas nos segmentos 10 e 11 e as femininas no segmento 13 (Brinkhurst e Jamieson, 1971), moela presente na região do esôfago (Stephenson, 1930), traves pubertais (Omodeo, 2000).

Táxon D: Metagynophora: Perda do primeiro par de ovários (Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon D1: Moniligastridae: Testículos localizados entre as lamelas dos septos (Stephenson, 1930; Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon E: Opisthopora: Dutos masculinos abrindo-se no mínimo dois segmentos após o último par de testículos (opistóporo) (Stephenson, 1930; Brinkhurst e Jamieson, 1971), ovos relativamente pequenos (oligolécitos) (Jamieson, 1981,

1988; Omodeo, 1998, 2000; Christoffersen, 2011), perda dos poros dorsais (Blakemore, 2008).

Táxon E1: Alluroididae: Dilatação terminal muscular e glandular do vaso deferente remanescente do átrio, formando uma glândula prostática primitiva (Brinkhurst e Jamieson, 1971), um par de testículos ausentes (Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon F: Lumbricina: Alongamento da parede interna do intestino formando o tiflosole alongado (Rota e Omodeo, 1992), aparelho circulatório complexo (Omodeo, 1998, 2000; Christoffersen, 2011), clitelo com múltiplas camadas de células (Jamieson, 1981, 1988; Omodeo, 1998, 2000; Christoffersen, 2011), Gastrulação por embolia (Omodeo, 1998, 2000; Christoffersen, 2011).

Táxon F1: Sem nome: Moela ausente (Brinkhurst e Jamieson, 1971), nefrídios da porção anterior do corpo não desenvolvidos (Brinkhurst e Jamieson, 1971; Blakemore, 2008).

Táxon F2: Sem nome: Capacidade de formar espermatóforos (Brinkhurst e Jamieson, 1971; Blakemore, 2008), corpo ou pelo menos a porção posterior com secção quadrangular (Brinkhurst e Jamieson, 1971; Blakemore, 2008).

Táxon F3: Almididae: Parede da abertura masculina formando um clássper cerdoso (Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon F4: Criodrilidae: Espermatecas perdidas (Blakemore, 2008).

Táxon F5: Lumbricidae: Poros masculinos conspícuos (Blakemore, 2010).

Táxon F6: Megascolecoidea: Abertura dos poros masculinos na região final do clitelo (Blakemore, 2010), espermatecas com divertículos (Sims, 1980), ovários em formato de leque à roseta (Sims, 1980), oócitos formam vários cordões de ovos

(Sims, 1980), poros dorsais presentes (Blakemore, 2010), poros masculinos conspícuos (Blakemore, 2010), traves pubertais ausentes (Blakemore, 2010).

Táxon F7: Eudrilidae: Desenvolvimento de mecanismos para fertilização interna (ligação entre os ovários e espermatecas) (Jamieson, 1980, 1988).

Táxon F8: Acanthodrilidae: Cerdas genitais diferenciadas com leves cicatrizes (Righi, 1990; Blakemore, 2010).

Táxon F9: Sem nome: Vários nefrídios por segmento (meróico) (Sims, 1980; Blakemore, 2010).

Táxon F10: Megascolecidae: Cecos intestinais (Sims, 1980), mais de oito fileiras de cerdas por segmento (arranjo periquetino) (Sims, 1980).

Táxon G: Glossoscolecoidea: Nefrídios com uma dilatação formando um ceco (Stephenson, 1930; Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon H: Sem nome: Aumento da complexidade das glândulas calcíferas (Omodeo, 1998).

Táxon I: Glossoscolecidae: Desenvolvimento de esfíncteres nos nefrídios (Brinkhurst e Jamieson, 1971).

Táxon I1: Sem nome: Cerdas genitais diferenciadas com ornamentação conspícua (Righi, 1971), espermatecas com bolsas laterais (Righi, 1996).

Táxon I2: *Eudevoscolex*: Dois pares de poros masculinos (Cordero, 1945).

Táxon I3: *Onychochaeta*: Arranjo terminal das cerdas em quincunce (Cordero, 1945).

Táxon I4: *Opisthodrilus*: Abertura dos poros masculinos posterior ao clitelo (Righi 1971, 1996).

Táxon I5: Sem nome: Arranjo terminal das cerdas em quincunce (Cordero, 1945).

Táxon I6: Sem nome: musculatura associada aos poros masculino especializada (Righi, 1996).

Táxon J: Sem nome: Parede interna do intestino formando o tiflosole com bolsas (Righi, 1990), glândulas calcíferas com cavidade principal e secundárias e fixas nos segmentos 11-12 (Righi, 1996), musculatura associada aos poros masculinos desenvolvidas formando uma câmara copulatória (Righi, 1996).

Táxon K: Sem nome: um par de testículos ausentes (Yamaguchi, 1953).

Táxon K1: *Enantiodrilus*: Duplicação dos ovários (Cordero, 1945; Brinkhurst e Jamieson, 1971), vesículas seminais ausentes (Zicsi, 1990).

Táxon L: Sem nome: Poros masculinos conspícuos (Righi, 1971), vesículas seminais alongadas (Zicsi, 1995b).

Táxon L1: Sem nome: Região posterior do corpo achatada (Zicsi, 1995b).

Táxon M: Sem nome: Cerdas genitais diferenciadas com leves cicatrizes agudas (Righi, 1990), traves pubertais do clitelo formando sulcos longitudinais (Righi, 1984a, 1996), genitália masculina em um par de bulbos musculares (Righi, 1971).

Táxon N: Sem nome: espermatecas ausentes (Righi, 1990, 1996).

Táxon O: Sem nome: Ductos masculinos desembocando em um único poro (Righi, 1971).

Táxon P: *Fimoscolex*: Genitália masculina em um único bulbo muscular (Righi, 1971).

Tabela 3. Lista de caracteres analisados. "0" = estado plesiomórfico; "1, 2, 3..." = estados apomórficos.

	Caráter	Estados
01	Abertura dos poros masculinos	(0) Em fendas na parede do corpo; (1) Através de bulbos peniais.
02	Abertura dos poros masculinos (posição relativa)	(0) Anterior ou intraclitelar; (1) Na região final do clitelo; (2) Posterior ao clitelo.
03	Alongamento da parede interna do intestino	(0) Não desenvolvido; (1) Desenvolvido formando o tiflosole alongado; (2) Desenvolvido formando o tiflosole compacto com bolsas.
04	Aparelho circulatório	(0) Simples; (1) Complexo.
05	Capacidade de formar espermatóforo	(0) Não; (1) Sim.
06	Ceco intestinal	(0) Não desenvolvido; (1) Desenvolvido.
07	Células clitelares	(0) Em uma região concentrada; (1) Circundando totalmente o corpo.
08	Cerdas	(0) Quatro pares por segmento; (1) Mais de quatro pares por.
09	Cerdas (arranjo terminal)	(0) Alinhadas; (1) Quincunce.
10	Cerdas genitais	(0) Simples; (1) Diferenciadas com leve cicatrizes agudas; (2) Diferenciadas com conspícua ornamentação.
11	Clitelo	(0) Única camada de células; (1) Várias camadas de células.
12	Clitelo (variação)	(0) Em forma de sela sem dobras secundárias; (1) Traves pubertais formando sulcos longitudinais.
13	Ductos masculinos	(0) No segmento seguinte ao testículo; (1) No mesmo segmento do testículo; (2) No mínimo dois segmentos após o testículo.
14	Esfíncter nefridial	(0) Ausente; (1) Presente.
15	Espermateca	(0) Presente; (1) Ausente.
16	Espermateca (anexos)	(0) Não desenvolvido; (1) Bolsas laterais; (2) Divertículo.
17	Estrutura da glândula calcífera	(0) Trabecular; (1) Tubular; (2) Lamelar.
18	Fibras musculares longitudinais	(0) Parcial; (1) Completa.
19	Forma do corpo	(0) Circular; (1) Quadrangular ao menos na parte posterior.
20	Forma do ovário	(0) Sem forma definida ou em forma de fita; (1) Em roseta ou leque.
21	Gastrulação	(0) Epibolia; (1) Embolia.
22	Genitália masculina	(0) Sem musculatura; (1) Em um par de bulbos musculares; (2) Em um único bulbo muscular.
23	Glândula prostática	(0) Algumas células associadas aos testículos; (1) Dilatação terminal muscular e glandular do vaso deferente remanescente do átrio; (2) Tubular;

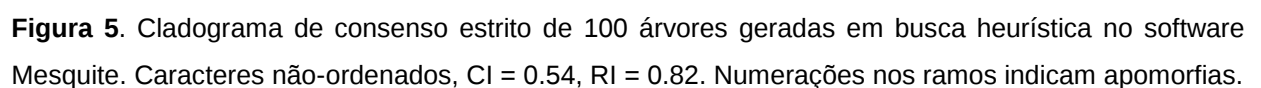
		(3) Racemosa; (4) Ausente.
24	Glândulas calcíferas	(0) Não desenvolvidas; (1) Desenvolvidas; (2) Formado por projeções membranosas ou tubos; (3) Com cavidade principal e secundárias; (4) Ausentes.
25	Glândulas calcíferas (posição)	(0) Variável; (1) Fixas nos segmentos 7-9; (2) Fixas nos segmentos 11-12.
26	Gônadas masculinas	(0) Variável entre os segmentos; (1) Em segmentos fixos.
27	Localização dos testículos	(0) Livres; (1) Entre as lamelas dos septos.
28	Modificação no nefrídio	(0) Canal simples; (1) Com uma dilatação da parede formando um ceco.
29	Moela	(0) Sem muscularização no esôfago; (1) Presente na região do esôfago; (2) Ausente.
30	Musculatura associada aos poro masculinos	(0) Pouco desenvolvida; (1) Musculatura especializada.
31	Nefrídios	(0) Grandes e um par por segmento; (1) Pequenos e numerosos.
32	Nefrídios da porção anterior do corpo	(0) Desenvolvido; (1) Ausente.
33	Organização do aparato feminino	(0) Espermatecas não associadas aos ovários; (1) Espermatecas associadas aos ovários com fertilização interna.
34	Órgãos nucais quimiossensoriais	(0) Presente; (1) Ausente.
35	Ovários	(0) Dois pares; (1) Perda de um par.
36	Ovários (forma)	(0) Não formando cordões de ovócitos ou um cordão simples; (1) Formando cordões de ovócitos.
37	Ovócitos	(0) Telolécitos; (1) Oligolécitos.
38	Parede da abertura masculina	(0) Não desenvolvida; (1) Desenvolvida formando um clássper cerdoso.
39	Poros dorsais	(0) Presentes; (1) Ausentes.
40	Poros masculinos	(0) Um par; (1) Dois pares; (2) Único.
41	Poros masculinos	(0) Conspícuos; (1) Inconspícuos.
42	Região posterior do corpo	(0) Segmentos diminuindo de tamanho gradativamente; (1) Achatada.
43	Testículos	(0) Um par; (1) Dois pares; (2) Um par ausente.
44	Traves pubertais	(0) Não desenvolvidas; (1) Presentes; (2) Ausentes.
45	Vesículas seminais	(0) Curtas; (1) Alongadas; (2) Ausentes.

Tabela 4. Matriz de caracteres. "0" = estado plesiomórfico; "1, 2, 3..." = estados apomórficos; "?" = caracteres com informação ausente ou incerta; "-" = caracteres não comparáveis.

	0 1	0 2	0 3	0 4	0 5	0 6	0 7	0 8	0 9	1 0	1 1	1 2	1 3	1 4	1 5	1 6	1 7	1 8	1 9	2 0	2 1	2 2	2 3	2 4	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9	3 0	3 1	3 2	3 3	3 4	3 5	3 6	3 7	3 8	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	
Acanthodrilidae	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	-	2	0	0	2	-	1	0	1	1	0	2	1	-	1	0	0	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0
Alluroididae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	2	0	0	0	-	1	0	0	0	0	1	0	-	1	0	0	2	-	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	?
Almidae	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	1	0	1	0	2	4	-	1	0	0	2	-	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	?	
Criodrilidae	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	-	2	0	1	-	-	1	1	0	1	0	2	4	-	1	0	0	2	-	0	1	-	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	?	
Eudrilidae	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	1	1	0	2	1	-	1	0	0	1	-	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	
Haplotaxidae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	1	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	-
Hormogastridae	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	0	1	0	4	4	-	1	0	1	1	-	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Hrabeiella periglandulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-
Kynotidae	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	0	1	0	2	4	-	1	0	1	1	-	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	?	0	1	1	?	
Lumbricidae	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	0	1	0	2	1	-	1	0	1	1	-	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	
Lumbriculidae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	-
Megascolecidae	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	-	2	0	0	2	-	1	0	1	1	0	2	1	-	1	0	0	1	-	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0
Microchaetidae	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	0	1	0	4	2	-	1	0	1	1	-	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	
Moniligastridae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	1	-	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	?
Monotesticulata	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-
Ocnodrilidae	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	1	1	0	2	1	-	1	0	0	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0
Octochaetidae	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	2	-	1	0	1	1	0	2	1	-	1	0	0	1	-	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0
Sparganophili- dae	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	2	0	0	0	-	1	0	0	1	0	2	4	-	1	0	0	2	-	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	?	
Syngenodrilidae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	2	0	0	0	-	1	0	0	0	0	2	0	-	1	0	0	1	-	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	?

<i>Alexidrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Andiodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Andiorrhinus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Anteoides</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Atatina</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Aymara</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Botarodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Bribri</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Cirodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Diachaeta</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Diaguita</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	-	1	0	0	1	1	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1
<i>Enantiadrilus</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0	0	-	1	0	0	1	0	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	1	2
<i>Eudevosclex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Fimoscolex</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	1	-	-	1	0	0	1	2	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	2	1	1
<i>Glossodrilus</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	0	-	1	0	0	1	0	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1
<i>Glossoscolex (Assudrilus)</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	1	-	-	1	0	0	1	1	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	2	1	1
<i>Glossoscolex (Glossoscolex)</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	1	-	-	1	0	0	1	1	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1
<i>Goiascolex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Hexachyloscolex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Holoscolex</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0	0	-	1	0	0	1	0	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Inkadrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Irewiae</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0

<i>Langioscolex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Maipure</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Martiodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Meroscolex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Nouraguesia</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Onoreodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Onychochaeta</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Opisthodrilus</i>	1	2	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Periscolex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Perolofius</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Pontoscolex</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Quimbaya</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Rhinodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Righiodrilus</i>	1	0	2	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	0	-	1	0	0	1	0	4	3	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1
<i>Tairona</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Tamayodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Tuiba</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Tupinaki</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Urobenus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Zongodrilus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	1	0	4	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0



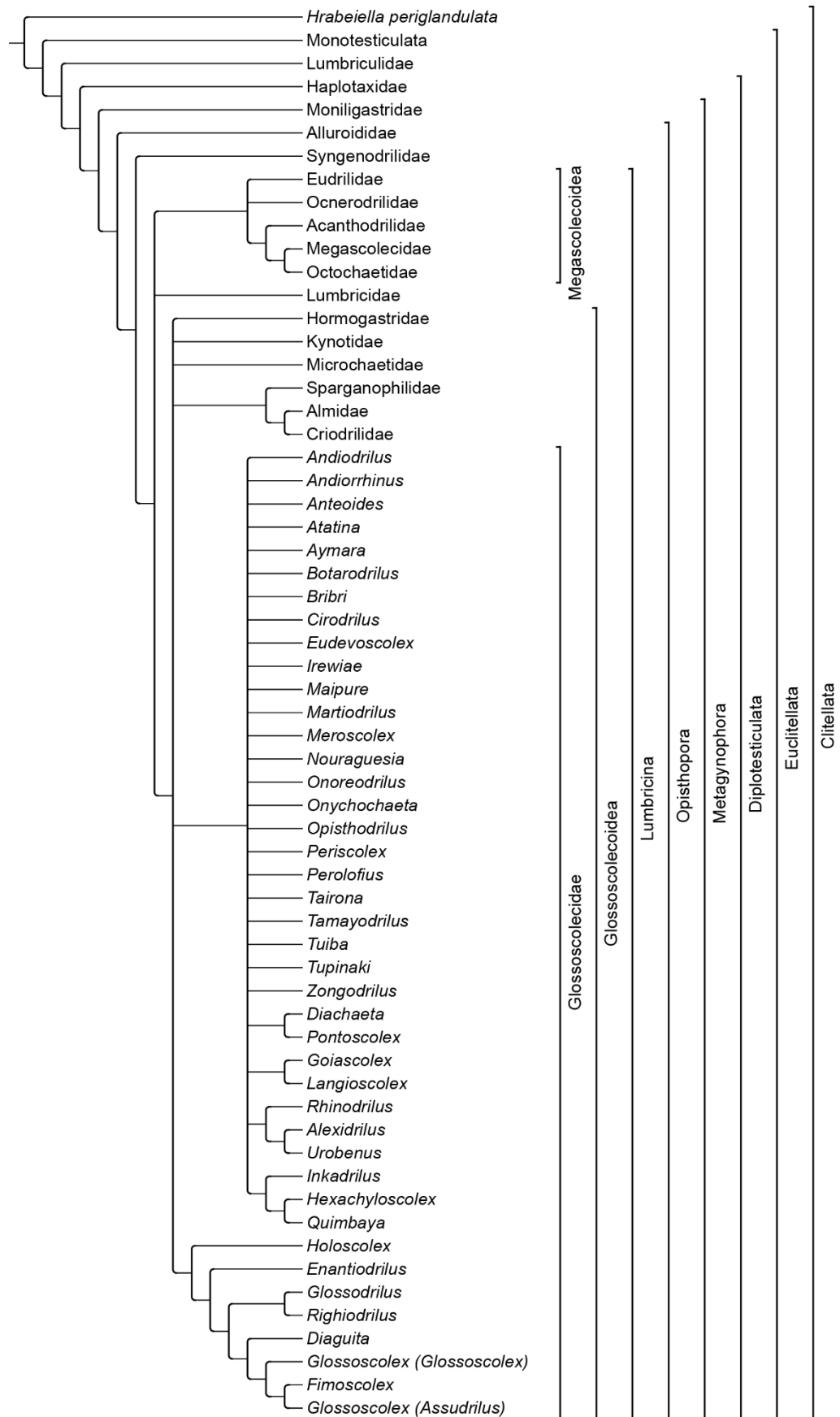


Figura 6. Cladograma de consenso estrito de 100 árvores geradas em busca heurística no software Mesquite. Caracteres ordenados, CI = 0.50, RI = 0.80.

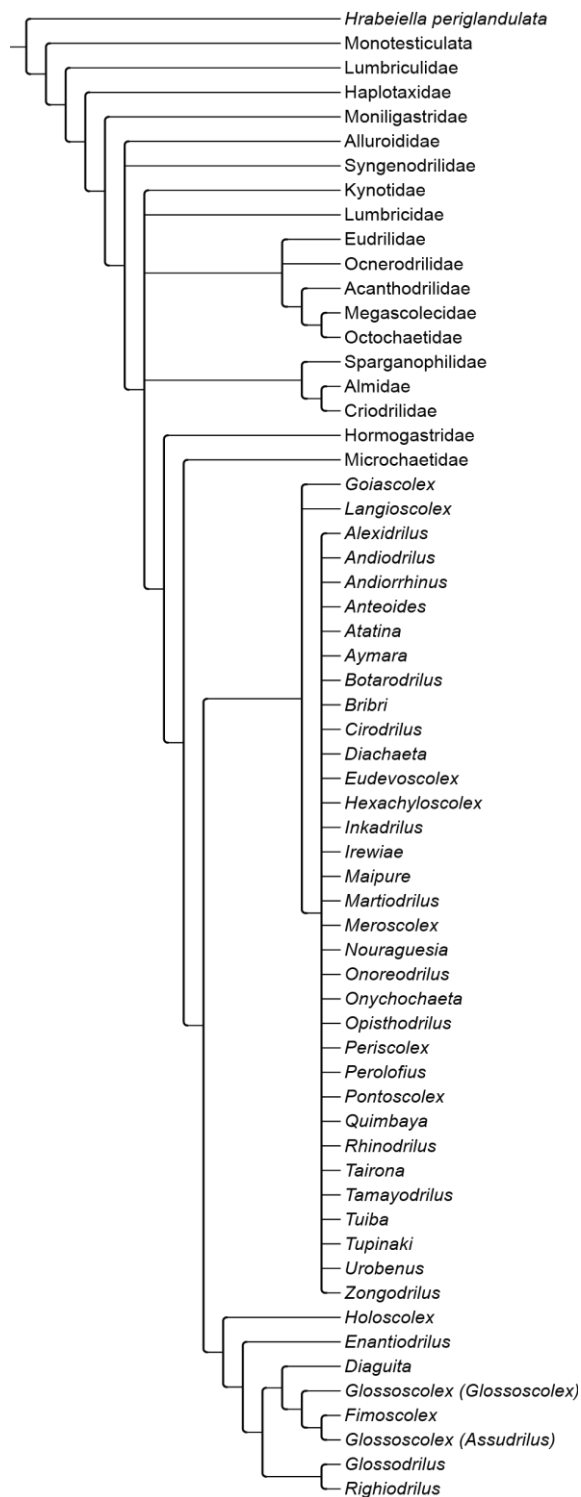


Figura 7. Cladograma de consenso estrito de 3890 árvores geradas através do algoritmo *Traditional Search* (1000 réplicas com 10 árvores cada) no software TNT. Caracteres não-ordenados.

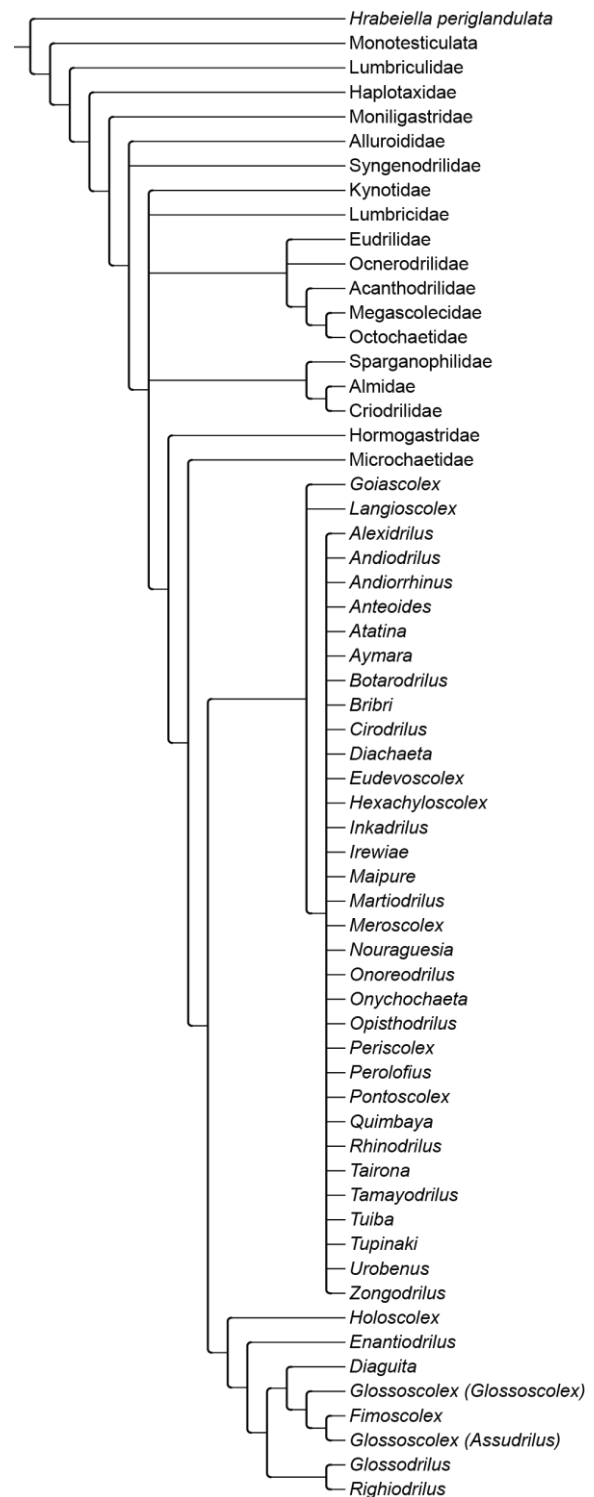


Figura 8. Cladograma de consenso estrito de 7 árvores geradas através do algoritmo *New Technology Search* (configurações padrão) no software TNT. Caracteres não-ordenados.

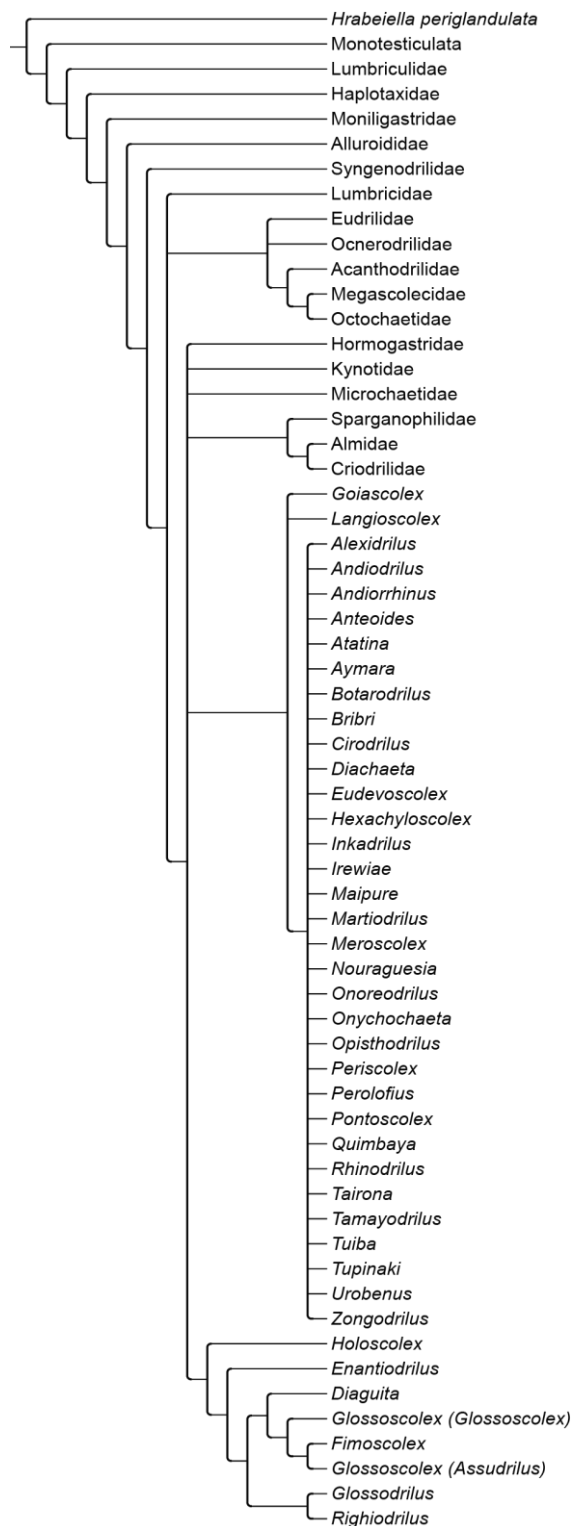


Figura 9. Cladograma de consenso estrito de 5160 árvores geradas através do algoritmo *Traditional Search* (1000 réplicas com 10 árvores cada) no software TNT. Caracteres ordenados.

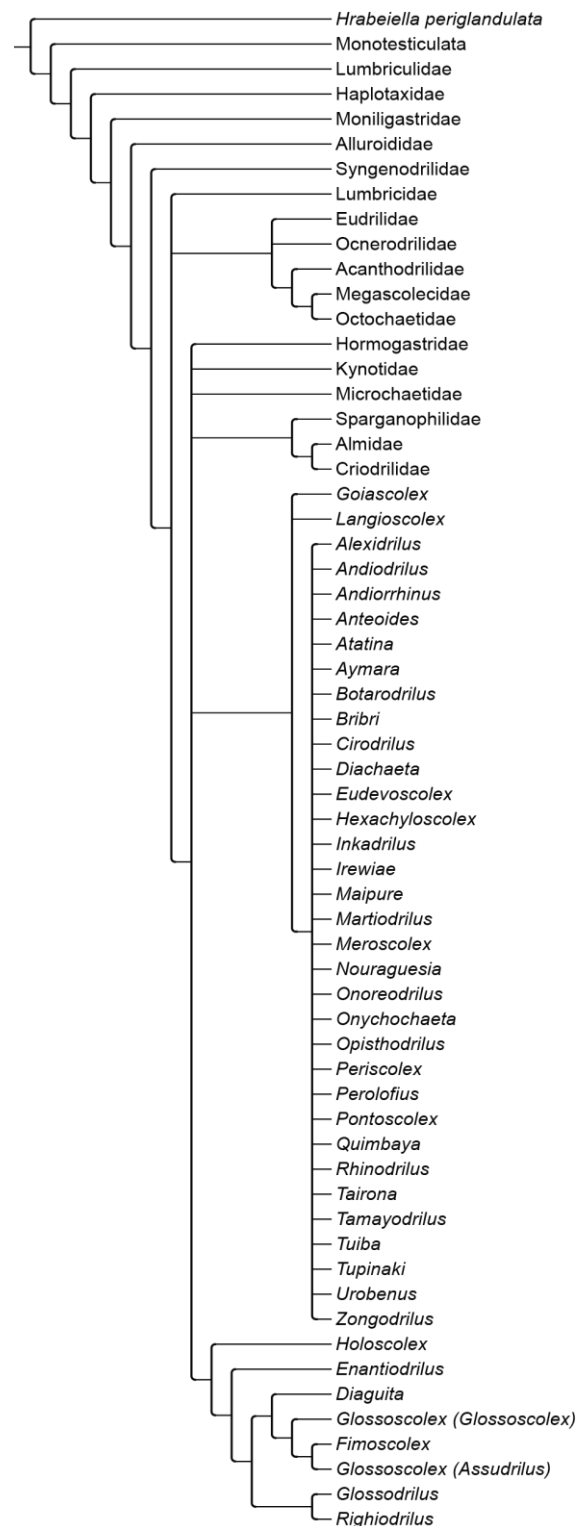


Figura 10. Cladograma de consenso estrito de 7 árvores geradas através do algoritmo *New Technology Search* (configurações padrão) no software TNT. Caracteres ordenados.

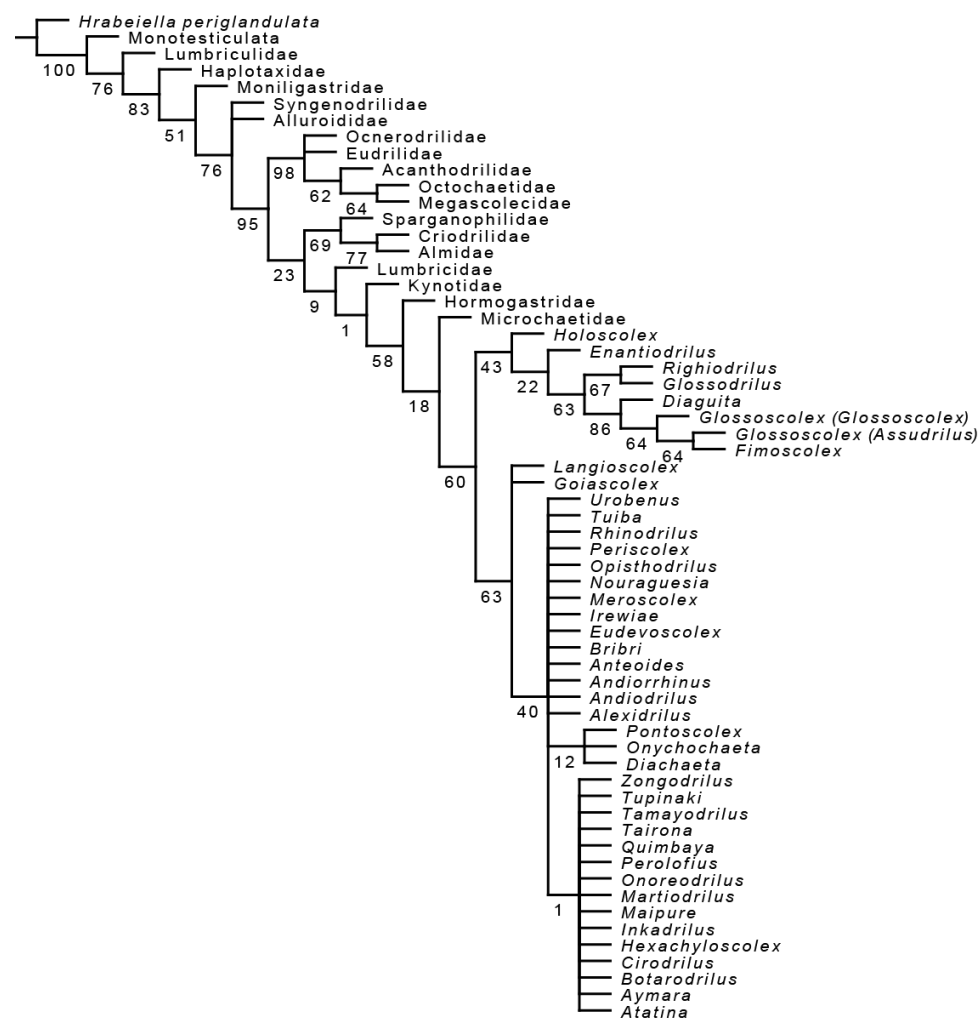


Figura 11. Cladograma com valores de *Bootstrap* a partir de 1000 réplicas, utilizando o algoritmo *Traditional search* em caracteres não-ordenados (TNT).



Figura 12. Cladograma com valores de *Bootstrap* com 1000 réplicas, utilizando o algoritmo *New Technology Search* em caracteres não-ordenados (TNT).

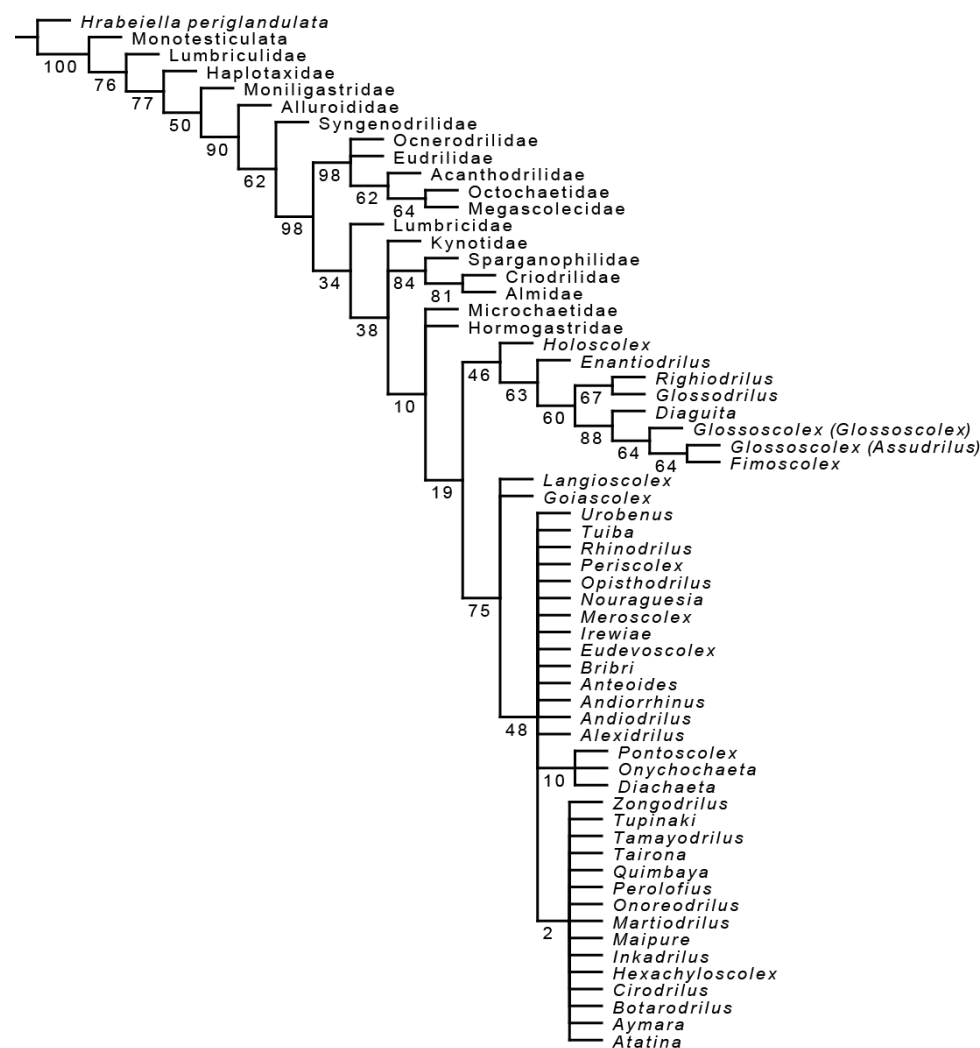


Figura 13. Cladograma com valores de *Bootstrap* a partir de 1000 réplicas, utilizando o algoritmo *Traditional Search* em caracteres ordenados (TNT).

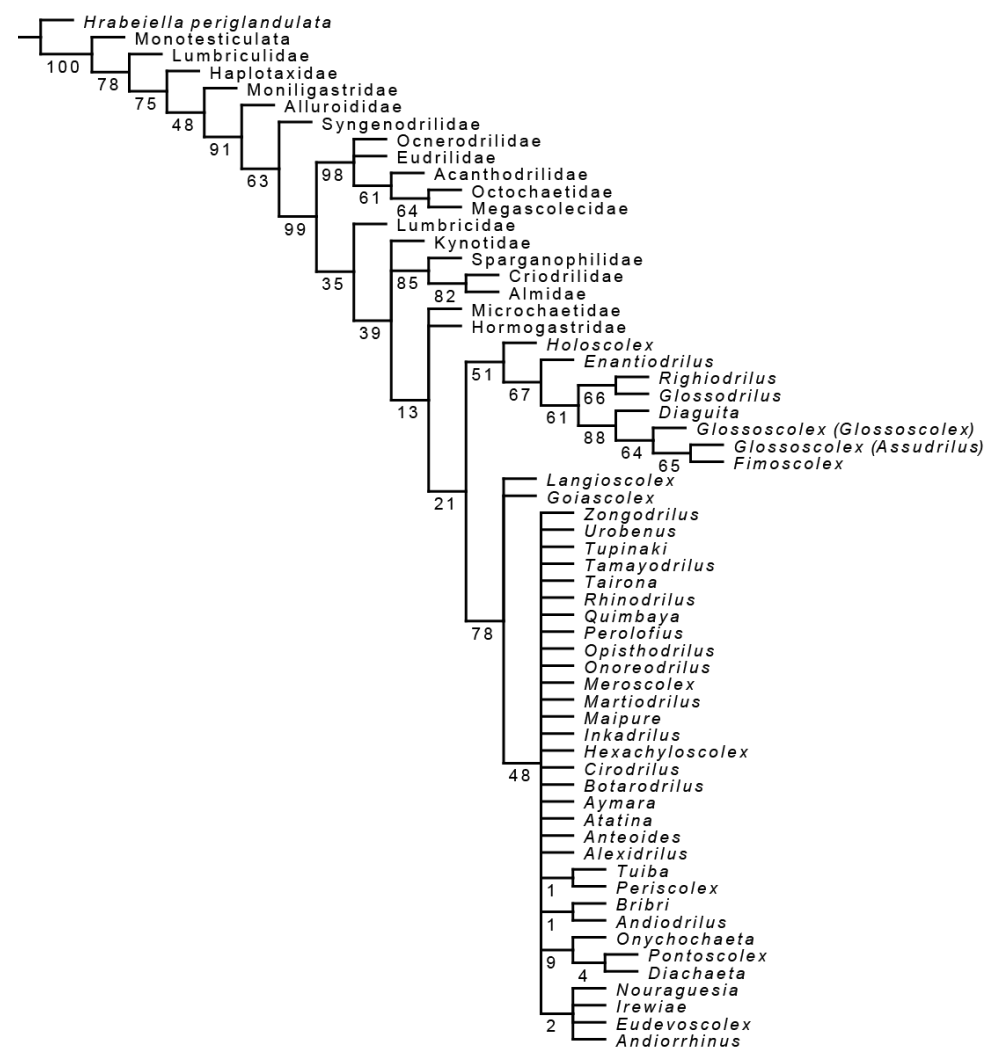


Figura 14. Cladograma com valores de *Bootstrap* com 1000 réplicas, utilizando o algoritmo *New Technology Search* em caracteres ordenados (TNT).

4. DISCUSSÃO

4.1. Análise filogenética

Todas as seis análises de parcimônia (duas no Mesquite e quatro no TNT) resultaram em árvores consenso similares (Figuras 5 a 10). A principal diferença encontrada foi entre as análises de caracteres não-ordenados e ordenados. Com os caracteres ordenados, não ficou explícito o monofiletismo de Glossoscolecidae. Quando não-ordenados, Glossoscolecidae apresentam nefrídios com esfíncter como sinapomorfia.

Não houveram diferenças entre o uso dos algoritmos *Traditional Search* e *New Technology Search*. O algoritmo *Implicit Enumeration*, também presente no TNT, não foi incluído na comparação pelo fato de ser recomendado para análises com até 30 táxons (Goloboff et al., 2008).

O número máximo de árvores a serem geradas no software Mesquite foi ajustado para 100 pelo fato de o algoritmo *Mesquite Heuristic (Add & rearrange)* tomar um elevado tempo de processamento. Este algoritmo implementado no Mesquite segue os padrões do PAUP* (Swofford, 2003).

Os índices de *Bootstrap* foram, para a maioria dos táxons, acima de 50. Valores baixos indicam presença de muitas homoplasias ou poucas sinapomorfias (Wiesemüller e Rothe, 2006). Contudo, nem sempre um valor elevado é sinal de segurança na determinação de grupos monofiléticos através deste índice. Caracteres redundantes também podem elevar o valor do *Bootstrap* para alguns táxons em relação a outros que apresentam monofiletismo mais evidentes, mesmo com poucas sinapomorfias (Wiesemüller e Rothe, 2006). Apenas um único estado apomórfico é necessário para diagnosticar um táxon caso não haja falsa dedução na distribuição

dos caracteres (Wiley e Lieberman, 2011). Porém, análises computacionais como o cálculo do *Bootstrap* exigem, ao menos, três caracteres para demonstrar uma evidência significativa (Felsenstein, 1985).

Ferramentas computacionais são úteis na manipulação e análise de dados filogenéticos. Contudo, é necessário reconhecer as limitações. Com a facilidade de se trabalhar com uma grande quantidade de informação, há uma tendência em carregar o máximo de caracteres possíveis em uma matriz de dados. Esta ação pode acabar gerando grupos não-naturais em uma tentativa de reconstrução filogenética, por agrupar táxons por plesiomorfias. Plesiomorfias são mais numerosas que apomorfias (Ax, 1987), portanto, é necessário atenção durante o processo de seleção de caracteres.

4.2. Sistematização

Ao longo dos últimos 120 anos, várias classificações foram propostas para as minhocas (Michaelson, 1900; Stephenson, 1930; Gates, 1972), algumas delas em um contexto evolutivo. Jamieson (1988), foi o primeiro a propor uma hipótese de parentesco para táxons superiores de minhocas com caracteres morfológicos através de uma análise explícita. Contudo, verificou-se que seu estudo não seguiu os princípios filogenéticos, mas um tratamento fenético dos caracteres apesar de em sua metodologia o autor afirmar tratar de um estudo filogenético. Portanto, *a priori*, não se tinha certeza do posicionamento de Glossoscolecidae entre os Lumbricina (tratados no trabalho de Jamieson, 1988 como Crassiclitellata). A necessidade de incluir diversos táxons como grupo externo diminuem as chances de uma polarização equivocada dos estados dos caracteres (Bryant, 1991, 2001).

Durante a execução deste trabalho James e Davidson (2012) publicaram uma proposta filogenética para os Lumbricina baseado em dados moleculares. James e Davidson (2012) sugeriram que Glossoscolecidae não é monofilético. Glossoscolecidae foi subdividido em Glossoscolecidae *sensu* James e Davidson (2012) e um outro táxon foi ressuscitado: Rhinodrilidae (James, 2012). Além disso, Glossoscolecidae foi apontado como grupo-irmão de Megascolecidea. De acordo com a análise realizada neste trabalho, provavelmente Glossoscolecidae não deu origem aos Megascolecidea. A interpretação dos resultados aqui apresentados sugerem que estes dois táxons compartilham um ancestral comum mais distante que o que foi proposto pela análise molecular. Assumir que Megascolecidea surge de Glossoscolecidae faz com que alguns caracteres morfológicos, ausentes em Glossoscolecidae e táxons próximos (Microchaetidae, Hormogastridae, Almidae, etc.), surgiram independentemente em Megascolecidea, como é o caso das glândulas prostáticas e poros dorsais.

Com relação aos táxons internos, Glossoscolecidae *sensu* James e Davidson (2012) equivale ao táxon L desta análise. O validade deste táxon tem sido proposta de forma intuitiva por vários taxonomistas (Michaelson, 1900; Stephenson, 1930; Cordero, 1945; Righi, 1971) devido a peculiar estrutura da glândula calcífera. Neste trabalho, outras sinapomorfias foram encontradas e os relacionamentos internos deste táxon ficaram bem estabelecidos.

Apesar de maiores investigações serem necessárias em busca de sinapomorfias para Glossoscolecidae, o monofilismo do táxon é sustentado de acordo com o seguinte esquema para os Lumbricina: (Hormogastridae (Microchaetidae + Glossoscolecidae))) + Megascolecidea + Lumbricidae + Kynotidae + (Sparganophilidae (Almidae + Criodrilidae))

4.3. Discussão dos caracteres

01. Abertura dos poros masculinos: (0) Em fendas na parede do corpo; (1) Através de bulbos peniais. Bulbos peniais são musculaturas associadas às aberturas, na parede do corpo, dos ductos masculinos. Em táxons com o estado plesiomórfico, como em *Hrabeiella periglandulata*, o sêmen é liberado através de simples fendas (Pižl e Chalupský, 1984); outros, como em Aeolosomatidae, pelos nefridióporos (Bunke, 1967).

02. Abertura dos poros masculinos (posição relativa): (0) Anterior ou intraclitelar; (1) Na região final do clitelo; (2) Posterior ao clitelo. A abertura dos poros masculinos apresentam uma variação em relação ao clitelo. A localização dos poros estão relacionadas em como os animais depositam os espermatozoides nas espermatecas de outros indivíduos (Cordero, 1945).

03. Alongamento da parede interna do intestino: (0) Não desenvolvido; (1) Desenvolvido formando o tiflosole alongado; (2) Desenvolvido formando o tiflosole compacto com bolsas. O tiflosole é uma prega longitudinal e interna da parede intestinal (Righi, 1990). Blakemore (2010) especula que uma de suas funções estejam relacionadas em manter uma flora microbiana no intestino, impedindo que sejam carregadas para fora do animal juntamente com os resíduos alimentares.

04. Aparelho circulatório: (0) Simples; (1) Complexo. O aumento da complexidade do aparelho circulatório, incluindo o desenvolvimento de corações laterais, parecem estar ligadas ao aumento do tamanho corpóreo e o hábito de vida terrestre (Omodeo, 1998; Rota e Omodeo, 1992).

05. Capacidade de formar espermatóforo: (0) Não; (1) Sim. Espermatóforos são encontrado nas formas de chifre, tubular ou sacular, ligados ou próximos dos poros masculinos. São mais frequentemente observados nos corpos de espécimes maduros

(Blakemore, 2008). Nos táxons que formam espermatóforos, os poros masculinos são em forma de fendas profundas, que provavelmente servem para moldar e posicionar essas estruturas (Blakemore, 2008).

06. Ceco intestinal: (0) Não desenvolvido; (1) Desenvolvido. Cecos intestinais são divertículos cegos (Righi, 1990). Apresentam uma parede mais fina que o intestino, são menos vascularizados e mais largos que o esôfago (Blakemore, 2010). São voltados para a porção anterior do animal e provavelmente têm a função de manter uma cultura microbiana ou protozoários simbióticos (Blakemore, 2010).

07. Células clitelares: (0) Em uma região concentrada; (1) Circundando totalmente o corpo. Células glandulares são encontradas associadas ao poros masculinos em táxons basais de Clitellata. O aumento na distribuição dessas células, circundando totalmente o corpo desses animais é interpretado como uma apomorfia para os Euclitellata, de acordo com Christoffersen (2011).

08. Cerdas: (0) Quatro pares por segmento; (1) Mais de quatro pares por. O padrão de distribuição de quatro pares de cerdas ao longo do segmento é também conhecido como “lumbricina”, enquanto que quando há mais, “periquetina” (Ljungström, 1970). O padrão de muitas cerdas por segmento é majoritariamente encontrado entre os pheretimoides (Blakemore, 2010).

09. Cerdas (arranjo terminal): (0) Alinhadas; (1) Quincunce. Em espécies com organização de cerdas lumbricina, as linhas de séries longitudinais seguem regulares, até, em determinado momento, o padrão tornar-se quincunce (grupo de cinco cerdas, em que quatro ocupam os ângulos de um retângulo, ficando um no centro) (Righi, 1990).

10. Cerdas genitais: (0) Simples; (1) Diferenciadas com leve cicatrizes agudas; (2) Diferenciadas com conspícua ornamentação. Cerdas genitais são cerdas modificadas associadas com áreas diferenciadas do epitélio na região dos poros masculinos ou

das espermatecas (Righi, 1990). A ornamentação destas cerdas variam de pouco a muito evidente. Em geral, as cerdas modificadas são similares em diferentes espécies de uma mesma família.

11. Clitelo: (0) Única camada de células; (1) Várias camadas de células. A mudança na quantidade de camadas de células circundando o clitelo é uma característica amplamente aceita como sinapomorfia dos megadrilos (Omodeo, 1998), também chamados de Lumbricina (Sims, 1980) ou Crassicitellata (Jamieson, 1988).

12. Clitelo (variação): (0) Em forma de sela sem dobras secundárias; (1) Traves pubertais formando sulcos longitudinais. Traves pubertais formando sulcos longitudinais é um padrão encontrado em clitelos especializados de alguns táxons de Glossoscolecidae (Righi, 1990).

13. Ductos masculinos: (0) No segmento seguinte ao testículo; (1) No mesmo segmento do testículo; (2) No mínimo dois segmentos após o testículo. Em várias famílias não-Lumbricina o poro masculino desembola no segmento logo depois dos testículos e dos funis espermáticos que os suportam. Esta condição também é conhecida como “plesiópore”. Nos Lumbricina, o vaso deferente penetra ao menos dois septos antes de atingirem o poro masculino. Esta condição também é conhecida como “opistópore”. Lumbriculidae apresenta o estado exclusivo em que os ductos dos vasos deferentes se abrem nos mesmo segmentos dos testículos, condição conhecida como “prosópore” (Brinkhurst, 1982; Brinkhurst e Jamieson, 1971).

14. Esfíncter nefridial: (0) Ausente; (1) Presente. Uma musculatura associada ao nefridiópodo, também denominada de esfíncter, está presente na maioria dos Glossoscolecidae de acordo com Brinkhurst e Jamieson (1971). Apesar de esta ser uma estrutura aparentemente importante do ponto de vista filogenético, ainda não há uma investigação taxonômica detalhada da sua distribuição neste táxon ou, possivelmente, em outros táxons.

15. Espermateca: (0) Presente; (1) Perdida. São sacos destinados a receber os espermatozoides de outros indivíduos. Na maioria das espécies estão visíveis na cavidade do corpo. Nos outros casos encontram-se mergulhadas na musculatura da parede do corpo (Righi, 1990). Esta estrutura encontra-se presente nos táxons mais basais de Clitellata (Jamieson, 1983) e sua ausência em táxons mais derivados é claramente uma perda secundária .

16. Espermateca (anexos): (0) Não desenvolvido; (1) Bolsas laterais; (2) Divertículo. Os três padrões de espermatecas encontrados foram postos em uma série de transformação, em que bolsas laterais são formadas das paredes dos ductos dessas estruturas e, por conseguinte, os sacos evaginam para formar um divertículo (Figuras 15 a 17).



Figura 15. Espermateca sem anexo desenvolvido de *Glossodrilus yuko*, Righi, 1996. Extraído de Righi (1996).

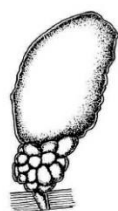


Figura 16. Espermateca com bolsas laterais de *Martiodrilus murindo* Righi, 1996. Extraído de Righi (1996).



Figura 17. Espermateca com divertículo de *Amynthes gracilis* (Kinberg, 1867). Extraído de Blakemore (2010).

17. Estrutura da glândula calcífera: (0) Trabecular; (1) Tubular; (2) Lamelar. A estrutura das glândulas calcíferas possuem forte valor taxonômico para a família Glossoscolecidae (Michaelson, 1900, 1903, 1918, 1928). Vários padrões foram identificados, mas não foi possível determinar uma série de transformação entre eles. Righi (1996) apresenta como o padrão mais simples o trabecular, porém, não houve certeza do estado apomórfico seguinte, se tubular ou lamelar. Os estados foram tratados como não-ordenados em todas as análises. Outros padrões de organização

interna dessas estruturas são descritas, mas foi possível determinar que todos eles derivam do padrão tubular e lamelar.

18. Fibras musculares longitudinais: (0) Parcial; (1) Completa. Em Euclitellata as fibras musculares longitudinais não são dispostas em bandas, formam camadas contínuas. Segundo Purschke e Müller (2006) este arranjo de fibras só se tornou possível pelo fato de o cordão nervoso ventral ter uma posição subepitelial.

19. Forma do corpo: (0) Circular; (1) Quadrangular ao menos na parte posterior. A forma quadrangular do corpo parece ter surgido juntamente com a migração de táxons para o ambiente aquático ou lamacento (Brinkhurst e Jamieson, 1971).

20. Forma do ovário: (0) Sem forma definida ou em forma de fita; (1) Em roseta ou leque. A forma do ovário em roseta ou leque foi descoberto como um padrão nos Megascolecoida por Gates (1976) e posteriormente usado como critério de classificação por Sims (1980).

21. Gastrulação: (0) Epibolia; (1) Embolia. Há uma mudança no padrão de gastrulação nos Lumbricina, passando de epibolia para embolia, a qual é precedida de um achatamento do embrião, denominado “estágio de plácula” (Omodeo, 1998).

22. Genitália masculina: (0) Sem musculatura; (1) Em um par de bulbos musculares; (2) Em um único bulbo muscular. A musculatura associada aos poros masculinos sofreu modificações que fez tornar esta estrutura especializada em alguns táxons. Bulbos musculares derivados são denominados câmaras copulatórias (Righi, 1996).

23. Glândula prostática: (0) Algumas células associadas aos testículos; (1) Dilatação terminal muscular e glandular do vaso deferente remanescente do átrio; (2) Tubular; (3) Racemosa; (4) Perdida. Nos megadrilos são glândulas com dutos musculosos que se abrem na superfície pelos poros prostáticos (Righi, 1990). Porém, em táxons basais já é possível identificar células associadas aos ductos masculinos (Brinkhurst, 1982).

Baseando-se nas observações foi possível identificar uma série de transformação desse caráter, variando de simples células associadas aos ductos masculinos até formas com dobras mais complexas, como mostrado nas Figuras 18 a 20.

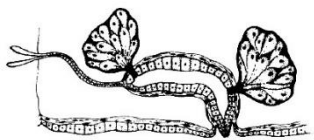


Figura 18. Glândula prostática encontrada em táxons basais de Euclitellata, composta de algumas poucas células. Extraído de Brinkhust (1982).



Figura 19. Esquema de glândula prostática tubular. Extraído de Blakemore (2010).



Figura 20. Esquema de glândula prostática racemosa. Extraído de Blakemore (2010).

24. Glândulas calcíferas: (0) Não desenvolvidas; (1) Desenvolvidas; (2) Formado por projeções membranosas ou tubos; (3) Com cavidade principal e secundárias; (4) Perdidas. Dentre as glândulas calcíferas observadas foram encontradas diferenças no padrão que deu origem ao táxon formado por *Holoscolex*, *Enantiodrilus*, *Glossodrilus*, *Righiodrilus*, *Diaguita*, *Glossoscolex* e *Fimoscolex*. Nestes, a estrutura interna da glândula difere de todas as demais, por ser formada uma cavidade principal e tubos que se enovelam e se abrem independentemente dessa cavidade. Essa diferença pode ser vista nas Figuras 21 e 22.

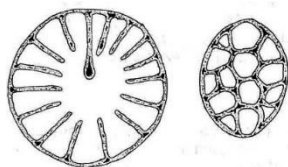


Figura 21. Esquema de glândulas calcíferas formado por projeções membranosas ou tubos. Extraído de Righi (1996).

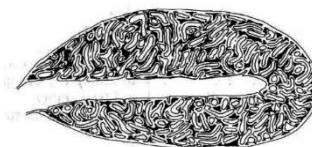


Figura 22. Esquema de glândula calcífera com cavidade primária e secundárias. Extraído de Righi (1996).

25. Glândulas calcíferas (posição): (0) Variável; (1) Fixas nos segmentos 7-9; (2) Fixas nos segmentos 11-12. Outro padrão encontrado nas glândulas calcíferas é a posição dessas estruturas. Em táxons basais de Lumbricina a localização dessas estruturas nos segmentos não são fixas (Righi, 1996; Blakemore, 2010). Em dois casos essas estruturas se dispõem nos mesmos segmentos, quando estão entre 7 e 9 ou em 11 e 12. Contudo, apenas os táxons que apresentavam glândulas fixas entre 11 e 12 este estado foi considerado uma sinapomorfia na análise.

26. Gônadas masculinas: (0) Variável entre os segmentos; (1) Em segmentos fixos. Nos táxons não-Diplotesticulata, como é o caso dos Lumbriculidae. Não só as gônadas masculinas, mas também as femininas, não seguem um padrão de localização nos segmentos. Apenas nos membros de Diplotesticulata, essas estruturas sempre estão localizadas entre os segmentos 10 e 13, estando os testículos nos dois primeiros (Stephenson, 1930).

27. Localização dos testículos: (0) Livres; (1) Entre as lamelas dos septos. Os testículos livres na cavidade interna do corpo do animal é encontrado em todos os clitelados, com exceção dos Moniligastridae (Jamieson, 1977). Segundo Stephenson (1930), os testículos estarem envolvidos em lamelas é a característica mais distinta da família e interpreta tal conformação como uma redução nos segmentos, como esquematizado na Figura 23.

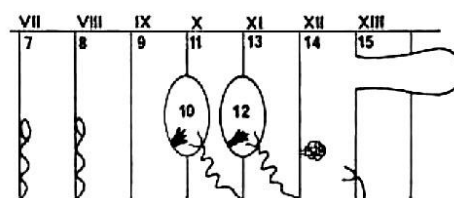


Figura 23. Disposição dos testículos em Moniligastridae. Extraído de Jamieson (1977).

28. Modificação nos nefrídios: (0) Canal simples; (1) Com uma dilatação da parede formando um ceco. Os nefrídios do tipo holonefrídios encontrados em Hormogastridae

+ Microchaetidae + Glossoscolecidae apresentam um alongamento da parede da bexiga formando um ceco (Brinkhust e Jamieson, 1971, Righi, 1990, 1996). A diferença entre os estados desse caráter são mostrados nas Figura 24 e 25.

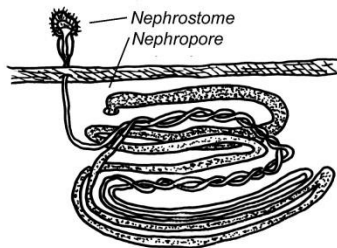


Figura 24. Nefrídios com alças simples. Extraído de Blakemore (2010).

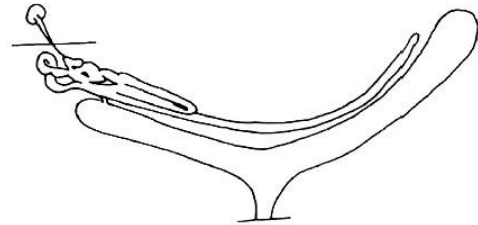


Figura 25. Nefrídio com alongamento da parede da bexiga formando um ceco. Extraído de Righi (1996).

29. Moela: (0) Sem muscularização no esôfago; (1) Presente na região do esôfago; (2) Perdida. A importância da moela para táxons de vida terrestre foi observada por Stephenson (1930) através das deduções feitas por Michaelson (1903). Para este autor, o próximo nível inferior era constituído pelos Lumbriculidae, os quais são essencialmente aquáticos e não possuem uma dilatação no esôfago formando essa estrutura (Stephenson, 1930).

30. Musculatura associada aos poro masculinos: (0) Pouco desenvolvida; (1) Musculatura especializada. Esse tipo musculatura associada aos poros masculinos pode ser observada nos táxons *Goiascolex* + *Langioscolex*, como é ilustrado na Figura 26.

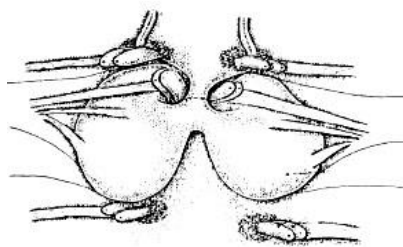


Figura 26. Estrutura muscular associadas ao poros masculinos de *Goiascolex*. Extraído de Righi (1990).

31. Nefrídios: (0) Grandes e um par por segmento; (1) Pequenos e numerosos. Em Megascolecidae + Octochaetidae o padrão nefridial sofre uma modificação em que essas estruturas são reduzidas e numerosas por segmento (Blakemore, 2010). A diferença entre os estados são mostrados na Figura 27.

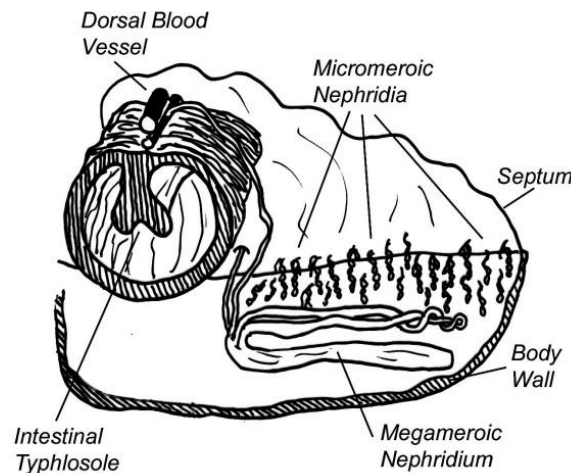


Figura 27. Esquema mostrando dois tipos de nefrídios. Extraído de Blakemore (2010).

32. Nefrídios da porção anterior do corpo: (0) Desenvolvidos; (1) Ausentes. A perda dos nefrídios nos primeiros segmentos é um carácter que também está ligado aos táxons que secundariamente adquiriram um hábito aquático, porém nenhuma inferência foi feita se há uma correlação entre os eventos (Brinkhurst e Jamieson, 1971).

33. Organização do aparato feminino: (0) Spermatecas não associadas aos ovários; (1) Spermatecas associadas aos ovários com fertilização interna. Spermatecas associadas aos ovários é uma peculiaridade de Eudrilidae (Omodeo, 2000). De acordo com Sims (1987), essa modificação ocorreu como um melhoramento da economia da produção de esperma.

34. Órgãos nucais quimiossensoriais: (0) Presentes; (1) Ausentes. Em Polychaeta há uma forte especialização de órgãos nucais, porém, juntamente com a perda dos

parapódios, os Euclitellata também perderam essas estruturas (Christoffersen, 2011), provavelmente como adaptação a uma vida no solo (Rouse e Fauchald, 1995).

35. Ovários: (0) Dois pares; (1) Perda de um par. O padrão contínuo de ovários em 12 e 13 é encontrado em táxons basais de Euclitellata, como em Haplotaxidae. A perda de um dos pares (12) é um padrão observado em todas as minhocas, com exceção de *Enantiodrilus*, o qual é interpretado como uma reversão por Stephenson (1930).

36. Ovários (forma): (0) Não formando cordões de ovócitos ou um cordão simples; (1) Formando cordões de ovócitos. Gates (1976) foi o primeiro a analisar a morfologia ovariana e destacar sua importância na sistemática das minhocas. Estas estruturas, tidas até então como sistematicamente irrelevantes foram levadas em consideração e tratadas em detalhes pelo autor. Posteriormente, Sims (1980) propõe uma classificação baseada nas descrições destas estruturas. O único problema foi que Sims (1980) estabeleceu Lumbricoidea baseado no estado plesiomórfico do carácter. Nesta análise, apenas o estado “formando cordões de ovócitos” é uma apomorfia válida para determinar os Megascolecidea.

37. Ovócitos: (0) Telolécitos; (1) Oligolécitos. Há uma distinta diferença entre os microdriles e os megadriles no que diz respeito ao tamanho dos ovócitos. Os microdriles produzem ovos grandes e ricos em vitelo. Os megadrilos, por outro lado, produzem ovos relativamente pequenos que são depositados em casulos de espessa parede. No processo de formação destes, uma grande quantidade de vitelo extra-ovular (albúmen) é depositada (Omodeo, 1998).

38. Parede da abertura masculina: (0) Não desenvolvida; (1) Desenvolvida formando um cláspers cerdoso. O cláspers cerdoso é uma estrutura que torna os Almidae altamente especializados, de acordo com Brinkhurst e Jamieson (1971). É encontrado em indivíduos maduros e possuem forma de asas (Figura 28) (Blakemore, 2010).

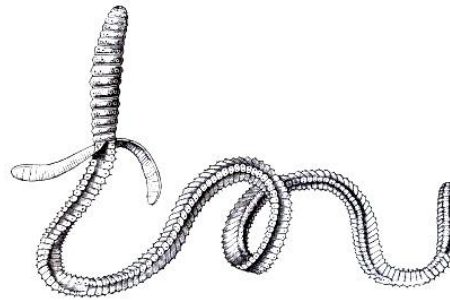


Figura 28. Clásper de *Alma millsoni* (Beddard, 1891). Extraído de Blakemore (2010).

39. Poros dorsais: (0) Presentes; (1) Ausentes. Estruturas possivelmente homólogas aos poros dorsais são encontradas em Enchytraeidae (Schmelz e Collado, 2010). Portanto, a ausência destas estruturas em táxons derivados foi interpretada como uma perda. A perda dos poros dorsais parece estar relacionado ao hábito secundariamente aquático (Sims, 1980).

40. Poros masculinos: (0) Um par; (1) Dois pares; (2) Único. Entre os Lumbricina o estado de dois pares de poros masculinos são encontrados apenas em *Eudevosclex* (Cordero, 1945). Em *Fimoscolex* há uma fusão das aberturas masculinas juntamente com a fusão das câmaras copulatórias (Righi, 1971).

41. Poros masculinos: (0) Conspícuos; (1) Inconspícuos. Na maioria das espécies do táxon formado por Microchaetidae, Hormogastridae e Glossoscolecidae (táxon G) os poros masculinos são microscópicos. A única exceção, o que parece ser uma reversão acontece em *Glossodrilus*, *Righiodrilus*, *Diaguita*, *Glossoscolex* e *Fimoscolex* (táxon L).

42. Região posterior do corpo: (0) Segmentos diminuindo de tamanho gradativamente; (1) Achatada. Na maioria das espécies de *Glossodrilus* há um achatamento dos últimos segmentos do corpo do animal (Righi, 1996; Zicsi, 1995b). A diferença nas formas são mostradas nas Figuras 29 e 30.

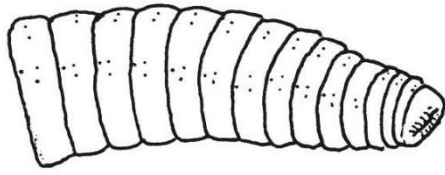


Figura 29. Parte posterior de *Eudrilus eugeniae* (Kinberg, 1867). Segmentos reduzindo gradativamente. Extraído de Blakemore (2010).

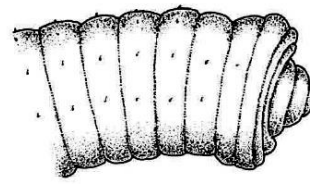


Figura 30. Parte posterior de *Glossodrilus unguis* Righi, 1996. Últimos segmentos achatados. Extraído de Righi (1996).

43. Testículos: (0) Um par; (1) Dois pares; (2) Um par ausente. A duplicação dos testículos é um evento que define o táxon Diplotesticulata estabelecido por Yamaguchi (1953) e Jamieson (1988) confirma a monofilia desse táxon em seu artigo. A presença de táxons mais derivados com apenas um par foi interpretada neste trabalho como uma perda secundária.

44. Traves pubertais: (0) Não desenvolvidas; (1) Presentes; (2) Perdidas. Omodeo (2000) interpretou as traves pubertais encontradas em Lumbricina como homólogas as protuberâncias encontradas em clitelos de Haplotaxidae. Em Megasgolecoidea essas estruturas não são encontradas e essa condição foi interpretada como uma perda.

45. Vesículas seminais: (0) Curtas; (1) Alongadas; (2) Perdidas. As vesículas seminais geralmente estão restritas aos segmentos testiculares, porém, nos táxons *Glossodrilus*, *Righiodrilus*, *Diaguita*, *Glossoscolex* e *Fimoscolex* (táxon L), essa estrutura apresenta um alongamento que atravessa vários segmentos, como mostrado na Figura 31.

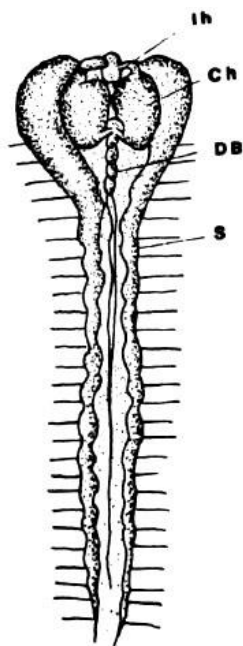


Figura 31. *Glossodrilus mahnerti* Zicsi, 1989. Ih = Coração intestinal, Ch = gândula calcífera, DB = vaso sanguíneo dorsal, S = Vesícula seminal. Extraído de Zicsi (1995b).

5. CONCLUSÕES

- ❖ Não houve diferença entre as árvores de consenso estrito geradas no software Mesquite e TNT, nem entre os diferentes algoritmos deste último. A única diferença encontrada nas árvores finais foi entre as análises de caracteres não-ordenados *versus* ordenados.
- ❖ O estudo sugeriu o monofiletismo de Glossoscolecidae sustentado pela presença de esfíncter nos nefrídios na análise de caracteres não ordenados, sendo Microchaetidae o grupo-irmão da família. Ambos compartilham glândulas calcíferas de estrutura interna complexa.
- ❖ Como os caracteres coletados não foram suficiente para resolver todos os relacionamentos internos de Glossoscolecidae, somente o táxon composto por *Holoscolex*, *Enantiodrilus*, *Glossodrius*, *Righiodrilus*, *Glossoscolex* e *Fimoscolex* tiveram suas relações filogenéticas completamente resolvidas.
- ❖ Diferentemente da última proposta filogenética realizada por James e Davidson (2012), os Megascolecoidea não derivam diretamente dos Glossoscolecidae. Estes táxons compartilham um ancestral comum mais distante.
- ❖ Uma análise mais detalhada dos Glossoscolecidae é necessária para descobrir mais sinapomorfias para o grupo.

6. REFERÊNCIAS

- Amorim, D. S. 2002. ***Elementos da Sistemática Filogenética***. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- Avel, M. 1959. Classe des annélides oligochètes. In P. P. Grassé (Ed.), ***Traité de Zoologie***, Vol. 5: 224-470. Paris: Masson et Cie.
- Ax, P. 1987. ***The Phylogenetic System: a systematization of organisms on the basis of their phylogenesis***. New York: John Wiley & Sons.
- Beddard, F. E. 1895. ***A monograph of order Oligochaeta***. Oxford: Clarendon Press.
- Blakemore, R. J. 2008. Review of Criodrilidae (Annelida: Oligochaeta) including *Biwadrilus* from Japan. ***Opusc. Zool. Budapest***, 37: 11-22.
- Blakemore, R. J. 2010. ***Cosmopolitan earthworms: an eco-taxonomic guide to the peregrine species of the world. 4th Ed.*** Yokohama: VermEcology.
- Brinkhurst, R. O. 1982. Evolution in the Annelida. ***Canadian Journal of Zoology***, 60: 1043-1059.
- Brinkhurst, R. O. 1992. Evolutionary relationships within the Clitellata. ***Soil Biology and Biochemistry***, 24(12): 1201-1205.
- Brinkhurst, R. O. 1999. Retrospect and prospect: reflections on forty years of study of aquatic oligochaetes. ***Hydrobiologia***, 406: 9-19.
- Brinkhurst, R. O., e Jamieson, B. G. M. 1971. ***Aquatic Oligochaeta of the world:*** Oliver and Boyd Edinburgh.

- Brown, G. G., e James, S. W. 2007. Ecologia, biodiversidade e biogeografia das minhocas no Brasil. In G. Brown, & C. Fragoso (Eds.), ***Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia***: 297-353. Londrina: Embrapa Soja.
- Bryant, H. N. 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: role of axiomatic and auxiliary assumptions. ***Systematic Zoology***, 40(4): 433-445.
- Bryant, H. N. 2001. Character polarity and the rooting of cladograms. In G. P. Wagner (Ed.), ***The character concept in evolutionary biology***: 319-338. New York.
- Bunke, V. D. 1967. Zur morphologie und systematik der Aeolosomatidae Beddard 1895 und Potamodrilidae nov. fam. (Oligochaeta). ***Zoologisches Jahrbuch der Systematik***, 94: 187-368.
- Černosvitov, L. 1934. Eine neue *Glossoscolex*-Art aus den Sammlungen des Nationalmuseums in Prag. ***Zoologischer Anzeiger***, 105: 183-185.
- Christoffersen, M. L. 2008. Species catalogue and phylogenetic relations of criodriloids and basal glossoscoleoids (Annelida Clitellata Lumbricina) from South America. ***Tropical Zoology***, 21: 209-226.
- Christoffersen, M. L. 2011. Phylogeny of basal descendants of cocoon-forming annelids (Clitellata). ***Turkish Journal of Zoology***, 35(3): 1-25.
- Christoffersen, M. L., e Araújo-de-Almeida, E. 1994. A phylogenetic framework of the enterocoela (Metameria: Coelomata). ***Revista Nordestina de Biologia***, 9(2): 173-208.

- Cordero, E. H. 1945. Oligoquetos sudamericanos de la familia Glossoscolecidae, VI: Los generos de la subfamilia Glossoscolecinae, sus probables relaciones fileticas y su distribuicion geográfica actual. **Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo**, 1(22): 1-28.
- Csuzdi, C., e Pavlicek, T. 2011. A new earthworm genus *Nouraguesia* gen. nov. from French Guiana with description of two new species (Oligochaeta, Glossoscolecidae). **Journal of Natural History**, 45, 27(28): 1759-1767.
- Donoghue, M. J., e Cantino, P. D. 1984. The logic and limitations of the outgroup substitution approach to cladistic analysis. **Systematic Botany**, 9: 192-202.
- Drachenberg, C. E. 1992. *Irewiae*, um nuevo genero de la familia Glossoscolecidae (Annelida : Oligochaeta) hallado en la amazonia vazezoelana. **Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo**, 13: 1-8.
- Erséus, C. 2005. Phylogeny of oligochaetous Clitellata. **Hydrobiologia**, 535/536: 357–372.
- Erséus, C., e Källersjö, M. 2004. 18S rDNA phylogeny of Clitellata (Annelida). **Zoologica Scripta**, 33(2): 187–196.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, 39(4): 783-791.
- Fragoso, C., e Brown, G. G. 2007. Ecología y taxonomía de las lombrices de tierra en Latinoamérica: El primer Encuentro Latino-Americano de Ecología y Taxonomía de Oligoquetos (ELAETAO1). In G. G. Brown, & C. Fragoso (Eds.), **Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia**: 33-75. Londrina: Embrapa Soja.

- Gates, G. E. 1972. Burmese earthworms: an introduction to the systematics and biology of megadrile oligochaetes with special reference to Southeast Asia. *Transactions of the American Philosophical Society*, 62(7): 1-326.
- Gates, G. E. 1976. On earthworm ovaries and their importance in megadrile systematics. *Megadrilogica*, 2(12): 1-2.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., e Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5): 774-786.
- Hauser, D. L., e Presch, W. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics*, 7(3): 243-265.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- James, S. W. 2012. Re-erection of Rhinodrilidae Benham, 1890, a senior synonym of Pontoscolecidae James, 2012. *Zootaxa*, 3540: 1-2.
- James, S. W., e Davidson, S. K. 2012. Molecular phylogeny of earthworms (Annelida: Crassicitellata) based on 28S, 18S and 16S gene sequences. *Invertebrate Systematics*, 26(2): 213-229.
- Jamieson, B. G. M. 1977. On the phylogeny of the Moniligastridae with description of a new species of *Moniligaster* (Oligochaeta, Annelida). *Evolutionary Theory*, 2: 95-114.
- Jamieson, B. G. M. 1980. Preliminary discussion of an Hennigian analysis of the phylogeny and systematics of opisthoporous Oligochaetes. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 17(2): 261-275.

- Jamieson, B. G. M. 1981. ***The ultrastructure of the Oligochaeta***. London: Academic Press.
- Jamieson, B. G. M. 1983. Spermiogenesis in the oligochaetoid polychaete *Questa* (Annelida, Questidae). ***Zoologica Scripta***, 12: 179-186.
- Jamieson, B. G. M. 1988. On the phylogeny and higher classification of the Oligochaeta. ***Cladistics***, 4(4): 367-401.
- Jamieson, B. G. M., Tillier, S., Tillier, A., Justine, J.-L., Ling, E., James, S. W., McDonald, K., e Hugall, A. F. 2002. Phylogeny of the Megascolecidae and Crassiclitellata (Annelida, Oligochaeta): combined versus partitioned analysis using nuclear (28S) and mitochondrial (12S, 16S) rDNA. ***Zoosystema***, 24(4): 707-734.
- Jiménez, J. J., Decaëns, T., Mariani, L., e Lavelle, P. 2007. Biología y ecología de las lombrices de tierra de las sabanas neotropicales de Colombia. In G. Brown, & C. Fragoso (Eds.), ***Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia***: 297-353. Londrina: Embrapa Soja.
- Ljungström, P.-O. 1970. Introduction to the study of earthworm taxonomy. ***Pedobiologia***, 40: 265-285.
- Maddison, W. P., Donoghue, M. J., e Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. ***Systematic Zoology***, 33(1): 83-103.
- Maddison, W. P., e Maddison, D. R. 2011. ***Mesquite: a modular system for evolutionary analysis***. Version 2.75: <http://mesquiteproject.org>.

- Michaelson, W. 1900. **Das Tierreich 10: Vermes, Oligochaeta**. Berlin: Friedländer & Sohn.
- Michaelson, W. 1903. **Die geographische verbreitung der oligochaeten**. Berlin: R. Friedländer und Sohn.
- Michaelson, W. 1918. Die Lumbriciden, mit besonderer Berücksichtigung der bisher als Familie Glossoscolecidae zusammengefaßten Unterfamilien. **Zool. Jahrb. Syst.**, 41: 1-398.
- Michaelson, W. 1928. Oligochaeta. In W. Kükenthal, & T. Krumbach (Eds.), **Handbuch der Zoologie**, Vol. 2: 1-118. Berlin: Walter de Gruyter.
- Michaelson, W. 1935. Die opisthoporen oligochaeten Westindiens. **Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg**, 45: 51-64.
- Müller, F. 1857. Description of a new earthworm (*Lumbricus corethrurus*). **Annals and Magazine of Natural History**, 20: 13-15.
- Nelson, G. 1973. Negative gains and positive losses: a reply to J. G. Lundberg. **Systematic Biology**, 22(3): 330.
- Omodeo, P. 1998. History of Clitellata. **Italian Journal of Zoology**, 65(1): 51-73.
- Omodeo, P. 2000. Evolution and biogeography of megadriles (Annelida, Clitellata). **Italian Journal of Zoology**, 67: 179-201.
- Page, R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. **Computer Applications in the Biosciences**, 12: 357-358.

- Pimentel, R. A., e Riggins, R. 1987. The nature of cladistic data. ***Cladistics***, 3(3): 201-209.
- Pižl, V., e Chalupský, J. 1984. *Hrabeiella periglandulata* gen. et sp. n. (Annelida) a curious worm from Czechoslovakia. ***Věstník Československé Společnosti Zoologické***, 48: 291-295.
- Purschke, G., e Müller, M. 2006. Evolution of body wall musculature. ***Integrative and Comparative Biology***, 46(4): 497.
- Rae, T. C. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. ***Cladistics***, 14(3): 221-228.
- Righi, G. 1971. Sobre a família Glossoscolecidae (Oligochaeta) no Brasil. ***Arquivos de Zoologia***, 20(1): 1-95.
- Righi, G. 1975. Some Oligochaeta from the Brazilian Amazonia. ***Studies on the Neotropical Fauna***, 10: 77-96.
- Righi, G. 1984a. Oligochaeta megadrili da região Centro-Oeste de Mato Grosso, Brasil. ***Boletim de Zoologia***, 8: 189-213.
- Righi, G. 1984b. On some earthworms (Oligochaeta, Glossoscolecidae) from the Sierra Nevada de Santa Marta (Columbia). ***Studies on Tropical Andean Ecosystems***, 2: 455-468.
- Righi, G. 1990. ***Minhocas de Mato Grosso e de Rondônia***. Brasília: CNPq.
- Righi, G. 1996. Colombian earthworms. In V. der Hammen (Ed.), ***Studies on tropical Andean ecosystems***, Vol. 4: 485-607. Berlin: Cramer.

- Righi, G. 1997. ***Minhocas da América Latina: diversidade, função e valor***. Paper presented at the Congresso Brasileiro de Ciências do Solo, Rio de Janeiro.
- Righi, G. 1999. Oligochaeta (Annelida): Diversidade e agro-ecologia. In C. A. Joly, & C. E. M. Bicudo (Eds.), ***Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX***, Vol. 5. São Paulo: FAPESP.
- Righi, G., Ayres, I., e Bittencourt, E. C. R. 1978. ***Oligochaeta (Annelida) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia***. Manaus: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
- Righi, G., e Nemeth, A. 1983. Alguns Oligochaeta, Glossoscolecidae, da Amazônia venezuelana. ***Papéis Avulsos de Zoologia***, 35: 93-108.
- Rota, E., e Omodeo, P. 1992. Phylogeny of lumbricina: re-examination of an authoritative hypothesis. ***Soil Biology and Biochemistry***, 24(12): 1263-1277.
- Rouse, G. W., e Fauchald, K. 1995. The articulation of annelids. ***Zoologica Scripta***, 24(4): 269-301.
- Schmelz, R. M., e Collado, R. 2010. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). ***Soil Organisms***, 82: 1–176.
- Sims, R. W. 1980. A classification and the distribution of earthworms, suborder Lumbricina (Haplotaxida: Oligochaeta). ***Bulletin of the British Museum Natural History (Zoology)***, 39(2): 103-124.

- Sims, R. W. 1987. A review of the Central African earthworm family Eudrilidae (Oligochaeta). In M. Pagliai, & P. Omodeo (Eds.), **On earthworms: selected symposia and monographs**: 359-388. Mucchi: Modena.
- Stephenson, J. 1930. **The Oligochaeta**. Oxford: Clarendon Press.
- Stover, B. C., e Muller, K. F. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. **BMC Bioinformatics**, 11(7): 1-9.
- Swofford, D. L. 2003. **PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)**. Sunderland: Version 4. Sinauer Associates.
- Watrous, L. E., e Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. **Systematic Biology**, 30(1): 1-11.
- Wiesemüller, B., e Rothe, H. 2006. Interpretation of bootstrap values in phylogenetic analysis. **Anthropologischer Anzeiger**, 64: 161-165.
- Wiley, E. O. 1981. **Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics**. New York: John Wiley & Sons.
- Wiley, E. O., e Lieberman, B. S. 2011. **Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics** (2 ed.). New Jersey: Wiley-Blackwell.
- Yamaguchi, H. 1953. Studies on the aquatic Oligochaeta of Japan VI. A systematic report, with some remarks on the classification and phylogeny of the Oligochaeta. **Journal of Vacuum Science and Technology** 11: 277-342.

- Zicsi, A. 1988. Über eine neue Regenwurm-Gattung aus Ekuador (Oligochaeta: Glossoscolecidae). Regenwürmer aus Südamerika 1. **Acta Zoologica Hungarica**, 34(1): 55-63.
- Zicsi, A. 1990. Zwei neue Regenwurm-Gattungen aus Ekuador (Oligochaeta: Glossoscolecidae). Regenwürmer aus Südamerika 13. **Revue Suisse de Zoologie**, 97(1): 99-106.
- Zicsi, A. 1995a. Regenwürmer aus Bolivien (Oligochaeta): regenwürmer aus Südamerika 23. **Revue Suisse Zoologie**, 102: 585-608.
- Zicsi, A. 1995b. Revision der gattung *Glossodrilus* Cognetti, 1905 auf grund der arten aus dem Andengebiet (Oligochaeta: Glossoscolecidae). Regenwürmer aus Südamerika, 25. **Opuscula Zoologica (Budapest)**, 27-28: 79-116.
- Zicsi, A., e Csuzdi, C. 1999. *Hexachyloscolex* gen. und sp. n. - eine neue Regenwurm-gattung aus Ekuador. Regenwürmer aus Südamerika 31. **Berichte des Naturwissenschaftlich - Medizinischen Vereins in Innsbruck**, 86: 123-126.
- Zicsi, A., e Csuzdi, C. 2007. An annotated checklist of the earthworms of Ecuador (Oligochaeta). Earthworms from South America 42. In G. G. Brown, & C. Fragoso (Eds.), **Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia**: 297-353. Londrina: Embrapa Soja.