

FILOGENIA DE CHILOPODA: COMBINANDO SECUENCIAS DE LOS GENES RIBOSÓMICOS 18S Y 28S Y MORFOLOGÍA

Gregory D. Edgecombe¹, Gonzalo Giribet² y Ward C. Wheeler³

¹ Centre for Evolutionary Research, Australian Museum, 6 College Street, Sydney, NSW 2010, Australia — greged@amsg.austmus.gov.au

² Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY, USA. Dirección actual: Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 16 Divinity Ave., Cambridge, MA 02138, USA. —giribet@oeb.harvard.edu

³ Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY, USA — wheeler@amnh.org

Resumen

Se evalúan las relaciones entre los Chilopoda sobre la base del análisis combinado de datos morfológicos y moleculares. Se revisan 117 caracteres morfológicos, secuencias completas del gen ribosómico 18S en 38 taxones y secuencias del sector D3 del ADNr 28S en 24 taxones, incluyendo representantes de la mayoría de las familias de quilópodos. Los análisis morfológico, molecular y combinado con optimización directa apoyan todos ellos la monofilia de los Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha y Geophilomorpha, así como de los clados Pleurostigmophora, Epimorpha s. lat. y Epimorpha s. str., en toda una gama de costes para las transversiones y transiciones. La optimización de estados fijos resuelve los Lithobiomorpha como parafiléticos en el análisis combinado, pero la incongruencia de caracteres es mayor que en los análisis con optimización directa.

Palabras clave: Myriapoda, Chilopoda, Filogenia, Morfología, ARNr 18S, ARNr 28S.

Phylogeny of Chilopoda: Combining 18S and 28S rRNA Sequences and Morphology

Abstract

Relationships within Chilopoda are assessed based on a combined analysis of morphological and molecular evidence. We survey 117 morphological characters, complete 18S rRNA sequences for 38 taxa, and sequences of the D3 region of 28S rRNA for 34 taxa, with representatives of most chilopod families. Morphological, molecular, and combined analyses using direct optimisation all support the monophyly of Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha, and Geophilomorpha, as well as the clades Pleurostigmophora, Epimorpha s. lat., and Epimorpha s. str., across a range of gap and transversion/transition costs. Fixed-states optimisation resolves Lithobiomorpha as paraphyletic in combined analysis, but character incongruence is greater than in analyses using direct optimisation.

Key words: Myriapoda, Chilopoda, Phylogeny, Morphology, 18S rRNA, 28S rRNA.

INTRODUCCIÓN

Los parentescos entre los cinco órdenes actuales de los Chilopoda (ciempiés) han sido objeto de vigoroso debate sobre la base de datos morfológicos. Muchos estudios han llegado a las mismas conclusiones que Pocock (1902) y Verhoeff (1902-25), es decir, que la división sistemática fundamental de los Chilopoda es en Scutigermorpha (=Notostigmophora) y Pleurostigmophora [Prunescu (1965, 1969, 1996), Shinohara (1970), Dohle (1985), Shear & Bonamo (1988, 1990), Borucki (1996), Kraus (1998)]. Dentro del segundo grupo, el esquema (Lithobiomorpha (Craterostigmomorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha))) ha recibido el apoyo de todos esos trabajos (Fig. 1A). Las clasificaciones que reúnen a Scutigermorpha y

Lithobiomorpha en el grupo de los Anamorpha (e.g. Attems, 1926; Manton, 1965; Lewis, 1981) chocan con la hipótesis de los Pleurostigmophora, según la cual los "Anamorpha" son un grupo parafilético (Fig. 1B). Recientemente, Ax (1999) defendía un esquema de interrelaciones que invierte el orden de ramificación tradicional y reafirma la monofilia de los Anamorpha. Ax creaba una serie de taxones nuevos, Heteroterga, Triakontapoda y Gonopodophora, para grupos que corresponden a grados del esquema Scutigermorpha-/Pleurostigmophora pero que él considera monofiléticos (Fig. 1C). Resumiendo, los análisis morfológicos de los parentescos de los quilópodos no han llegado a un consenso universal.

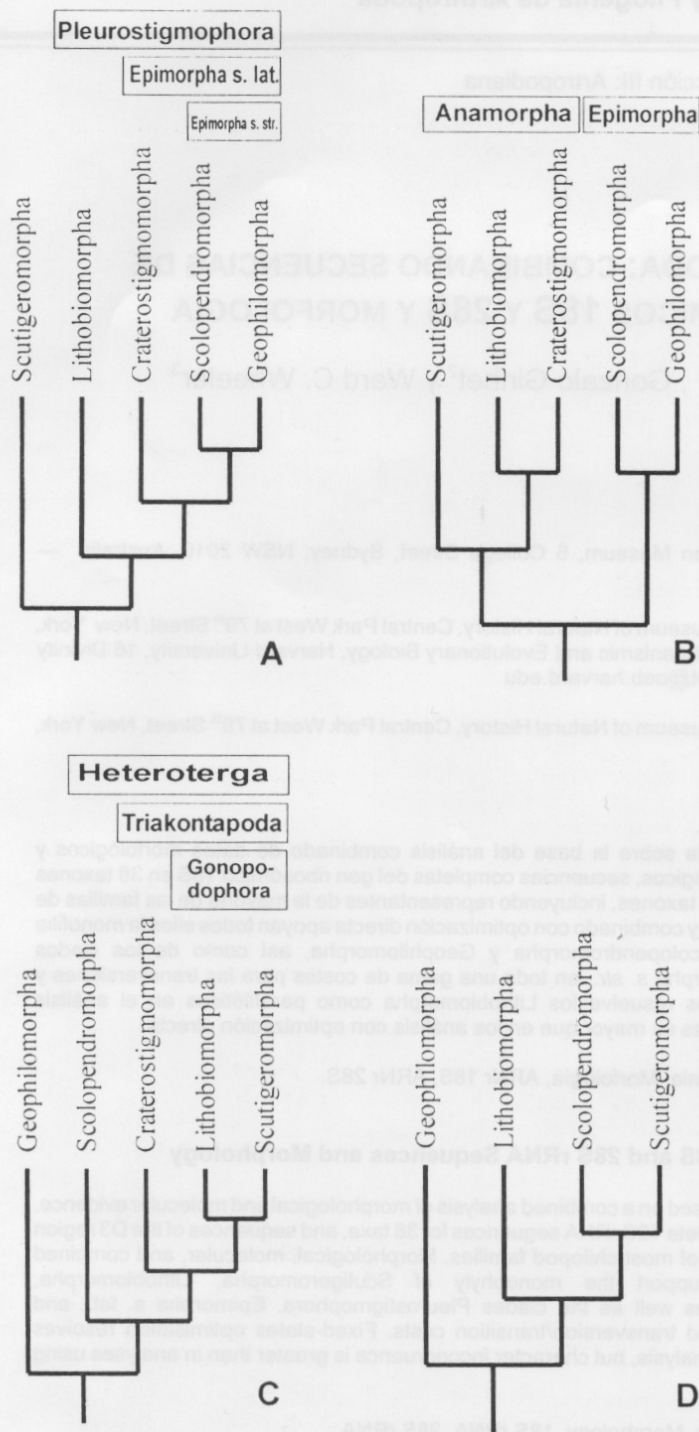


Fig. 1.- Hipótesis de parentescos entre los órdenes de quilópodos. (A) hipótesis de los Pleurostigmophora, con *Craterostigmus* aliado a los Epimorpha s. str. (Dohle, 1985; Shear & Bonamo, 1988; Borucki, 1996; Prunescu, 1996; Giribet et al., 1999); (B) monofilia de los Anamorpha, con *Craterostigmus* aliado a los Lithobiomorpha (Lewis, 1981); (C) cladograma de Ax (1999); (D) cladograma basado en secuencias del factor de elongación 1-alfa (Shultz & Regier, 1997).

Fig. 1.- Hypotheses of relationships between chilopod orders. (A) Pleurostigmophora hypothesis, with *Craterostigmus* allied to Epimorpha s. str. (Dohle, 1985; Shear and Bonamo, 1988; Borucki, 1996; Prunescu, 1996; Giribet et al., 1999); (B) Anamorpha monophyletic, with *Craterostigmus* allied to Lithobiomorpha (Lewis, 1981); (C) cladogram of Ax (1999); (D) cladogram based on elongation factor-1 alpha sequences (Shultz and Regier, 1997).

Hace poco tiempo que se han aplicado los datos moleculares al problema de la filogenia de los quilópodos. Usando datos de secuencias de los loci ribosómicos 18S y 28S, Giribet et al. (1999) obtenían una topología que, como las clasificaciones de base morfológica más extendidas, apuntaba a la monofilia de Pleurostigmophora y Epimorpha y

a una relación de grupos hermanos entre *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str. Los datos de 18S/28S apoyaban la monofilia de todos los órdenes salvo los Lithobiomorpha. Los Lithobiomorpha aparecían como parafiléticos en el análisis de parsimonia, con la siguiente topología: (Scutigermorpha (*Bothropolys* (*Lithobius* (Craterostigmomorpha (Geophilomorpha + Scolopendromorpha))))). Aparte de éste, el único análisis de filogenia molecular de importancia de los parentescos entre los quilópodos hasta la fecha es el de Shultz & Regier (1997), basado en una pequeña muestra taxonómica y sobre secuencias del factor de elongación 1-alfa. Shultz & Regier (1997) llegaban al esquema (Geophilomorpha (Lithobiomorpha (Scolopendromorpha + Scutigermorpha))), que chocha esencialmente con las hipótesis basadas en la morfología (Fig. 1D).

Un objetivo del presente trabajo es reevaluar los parentescos entre los quilópodos. La novedad que aportamos es una muestra taxonómica mucho más exhaustiva que la usada en trabajos moleculares previos sobre quilópodos. En comparación con los 12 taxones de quilópodos considerados por Giribet et al. (1999) y los cinco taxones utilizados por Shultz & Regier (1997), aquí analizamos secuencias completas del 18S y parciales del 28S en 38/34 quilópodos, respectivamente (ver Tabla 1). Además, con los caracteres morfológicos, ultraestructurales y de desarrollo hemos preparado una matriz que utilizamos con los mismos taxones usados en los análisis moleculares. Mientras que los análisis filogenéticos moleculares anteriores discutían la congruencia taxonómica con datos morfológicos, ningún trabajo ha analizado los datos simultáneamente ni ha prestado atención a los diversos grados de apoyo que ofrecían los datos contradictorios procedentes de diferentes fuentes. La amplia muestra taxonómica usada en este trabajo permite examinar un conjunto de hipótesis sistemáticas más completo que los de otros trabajos recientes, que han insistido en la monofilia de los cinco órdenes actuales y sus parentescos.

POLÉMICAS

Giribet et al. (1999) repasaban las principales cuestiones de la filogenia de los quilópodos a nivel orden. Con posterioridad al envío de ese trabajo a imprenta, Hilken (1998) daba apoyo suplementario a la monofilia de los Scutigermorpha, Scolopendromorpha y Geophilomorpha, sobre la base de caracteres traqueales y también defendía la monofilia de los Pleurostigmophora y Epimorpha s. str.

Aparte del estudio de los parentescos entre los órdenes, la expansión de la muestra taxonómica permite abordar las siguientes cuestiones:

Tabla 1

Taxones de quilópodos y grupos externos y datos moleculares usados, con los códigos de acceso del GenBank. Los asteriscos indican secuencias no completas. *Scutigera coleoptrata* BCN y NY se refieren a especímenes de Barcelona y Nueva York, respectivamente.

Table 1

Chilopod and outgroup taxa and molecular data used with GenBank accession codes. Asterisks indicate non-complete sequences. *Scutigera coleoptrata* BCN and NY refer to specimens from Barcelona and New York, respectively.

CLASE/CLASS HEXAPODA		18S ADNr	28S ADNr
Orden/Order Collembola	<i>Podura aquatica</i>	AF005452	AF005468
Orden/Order Protura	<i>Acerentulus traeghardi</i>	AF173233	AF005469
Orden/Order Diplura	<i>Campodea tillyardi</i>	AF173234	
	<i>Catajapyx</i> sp.	AF005456	AF173266
Orden/Order Archaeognatha	<i>Dilta littoralis</i>	AF005457	AF005473
Orden/Order Zygentoma	<i>Lepisma</i> sp.	AF005458	AF005474
CLASE/CLASS DIPLOPODA			
F. Polyxenidae	<i>Polyxenus fasciculatus</i>	AF173235	AF173267
F. Julidae	<i>Cylindroiulus punctatus</i>	AF005448	AF005463
	<i>Proteroiulus fuscus</i>	AF173236	
F. Polydesmidae	<i>Polydesmus coriaceus</i>	AF005449	AF007105
CLASE/CLASS CHILOPODA			
Orden/Order Scutigermorpha			
F. Scutigeridae	<i>Scutigera coleoptrata</i> BCN	AF000772	AF000779
	<i>Scutigera coleoptrata</i> NY	AF173238	AF173269
	<i>Thereuopoda clunifera</i>	AF173239	AF173270
	<i>Allothereua maculata</i>	AF173240*	AF173271
Orden/Order Lithobiomorpha			
F. Lithobiidae	<i>Lithobius variegatus</i>	AF000773	AF000780
	<i>Lithobius forficatus</i>	Tautz	Tautz
	<i>Australobius scabrior</i>	AF173241	AF173272
F. Henicopidae	<i>Anopsobius</i> n. sp.	AF173247	AF173273
	<i>Anopsobius neozelanicus</i>	AF173248	AF173274
	<i>Paralamyctes</i> n. sp.	AF173242	AF173277
	<i>Paralamyctes validus</i>	AF173243	AF173278
	<i>Haasiella trailli</i>	AF173246	AF173279*
	<i>Lamyctes emarginatus</i>	AF173244	AF173276*
	<i>Henicops maculatus</i>	AF173245	AF173275
Orden/Order Craterostigmomorpha			
F. Craterostigmidae	<i>Craterostigmus tasmanianus</i>	AF000774	AF000781
Orden/Order Scolopendromorpha			
F. Scolopendridae	<i>Scolopendra cingulata</i>	U29493	AF000782
	<i>Cormocephalus monteithi</i>	AF173249	AF173280
	<i>Ethmostigmus rubripes</i>	AF173250	AF173281
	<i>Alipes</i> sp.	AF173251	AF173283
	<i>Rhysida nuda</i>	AF173252	AF173282
F. Cryptopidae	<i>Cryptops trisulcatus</i>	AF000775	AF000783
	<i>Theatops erythrocephala</i>	AF000776	AF000784
	<i>Scolopocryptops nigrinus</i>	AF173253	AF173284
Orden/Order Geophilomorpha			
F. Mecistocephalidae	<i>Mecistocephalus</i> sp.	AF173254	AF173285
	<i>Nodocephalus doii</i>	Kim	
F. Himantariidae	<i>Pseudohimantarium mediterraneum</i>	AF000778	AF000786
F. Dignathodontidae	<i>Henia (Chaetechelyne) vesuviana</i>	AF173255	
F. Schendylidae	<i>Pectiniunguis argentinensis</i>	AF173256	AF173293
	<i>Schendylops pampeanus</i>	AF173257	AF173292
F. Ballophilidae	<i>Ballophilus australiae</i>	AF173258	AF173291
F. Geophilidae	<i>Clinopodes</i> cf. <i>poseidonis</i>	AF000777	AF000785
	<i>Tasmanophilus</i> sp.	AF173259	AF173286
	<i>Tuoba sydneyensis</i>	AF173260	
F. Chileneophilidae	<i>Zelanium antipodus</i>	AF173261	
	<i>Zelanium</i> sp.	AF173262	AF173288
	<i>Ribautia</i> n. sp.	AF173263	AF173287*
F. Aphilodontidae	<i>Aphilodon weberi</i>	AF173264	AF173289
F. Linotaeniidae	<i>Strigamia maritima</i>	AF173265	AF173290

1. *Posición de los Anopsobiinae, estatus de los Henicopidae y sus implicaciones en la monofilia de los Lithobiomorpha.*

Tradicionalmente incluidos en los Lithobiomorpha como Henicopidae (Attems, 1928; Eason, 1992), los Anopsobiinae fueron considerados por Prunescu (1992, 1996) como grupo hermano de todos los demás Pleurostigmophora, basándose en la estructura testicular. La topología elegida por Prunescu resuelve los Lithobiomorpha y los Henicopidae como grupos parafiléticos. Dohle (1985) y Borucki (1996) opinaban que la monofilia de los lithobiomorfos estaba menos clara que la de los otros órdenes de quilópodos. Aquí examinamos los Anopsobiinae (dos especies de *Anopsobius*), así como varios taxones de Henicopinae (*Henicops*, *Lamyctes*, dos especies de *Paralamyctes* y *Haasiella*). También hemos expandido la muestra taxonómica al otro gran clado de los Lithobiomorpha, los Lithobiidae; a las especies de *Lithobius* incluidas por Giribet et al. (1999) se añade *Australobius scabrior*.

2. *Monofilia de los Cryptopidae y filogenia interna de los Scolopendromorpha.*

Schileyko (1996) sugirió la posibilidad de que la familia de escolopendromorfos Cryptopidae sensu Attems (1930) fuera un grupo polifilético basado en la falta de ojos laterales debida a evolución convergente. El análisis cladístico de caracteres morfológicos de Schileyko & Pavlinov (1997) es compatible con la polifilia o parafilia de los Cryptopidae. Comprobamos aquí el estatus de los Cryptopidae mediante el examen de miembros de tres subfamilias: Cryptopinae (*Cryptops*), Scolopocryptopinae (*Scolopocryptops*) y Plutoniuminae (*Theatops*). También se incluyen múltiples representantes de cada subfamilia de los Scolopendridae: Scolopendrinae (*Scolopendra* y *Cormocephalus*) y Otostigminae (*Ethmostigmus*, *Rhysida* y *Alipes*). Esto permite comprobar los grupos principales de los Scolopendridae y posiblemente identificar el grupo hermano de los "criptópodos", si la hipótesis de polifilia de Schileyko (1996) se ve respaldada.

3. *Parentescos entre las familias de los Geophilomorpha.*

La bibliografía sistemática no incluye muchos estudios sobre las relaciones entre las familias de los Geophilomorpha. Hasta este momento no hay grupos superfamiliares de geofilomorfos basados en datos morfológicos ampliamente aceptados. Los datos moleculares por lo tanto ofrecen una nueva fuente de información para elucidar los modelos filogenéticos de los Geophilomorpha. Hemos generado secuencias de los genes ribosómicos 18S/28S en nueve familias del grupo, basándonos en representantes de los Aphilodontidae (*Aphilodonta*), Ballophilidae (*Ballophilus*), Chilenophilidae (*Ribautia* y dos especies de *Zelanion*), Dignathodontidae (*Henia*), Geophilidae (*Clinopodes*, *Tasmanophilus* y *Tuoba*), Himantariidae (*Pseudohimantarium*), Linothaeniidae (*Strigamia*), Mecistocephalidae (*Mecistocephalus* y *Nodocephalus*), y Schendylidae (*Pectiniunguis* y *Schendylops*).

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de datos

Datos morfológicos

Los caracteres que tienen relación con los parentescos de los órdenes de quilópodos se han extraído de publicaciones recientes, en especial las síntesis de Dohle (1985), Shear & Bonamo (1988), Borucki (1996), Prunescu (1996, 1997) y Hilken (1997, 1998), así como la clásica revisión de Manton (1965). Los caracteres relevantes para los parentescos dentro de los órdenes se sacaron en su mayoría de trabajos sistemáticos precedentes, i.e., los caracteres usados para establecer los esquemas taxonómicos existentes. Los caracteres relativos a morfología externa y piezas bucales se evaluaron mediante el examen (microscopio óptico, algunos con microscopio de barrido electrónico) de ejemplares seleccionados para análisis molecular, suplementados con descripciones publicadas. Nuestro propio trabajo sistemático sobre los Lithobiomorpha proporcionó algunos nuevos caracteres relevantes para los parentescos entre taxones.

Aunque admitimos las ventajas de la estrategia de codificación basada en ejemplares respecto a la basada en categorías supraespecíficas (Yeates, 1995), i.e., el uso de especies en representación de categorías supraespecíficas, hemos adoptado una estrategia combinada "ejemplares-categorías" para los datos morfológicos. Por ejemplo, se conocen caracteres relativos a ultraestructura espermática y embriología sólo en un pequeño número de taxones terminales y no resulta práctico hacer disección anatómica de todas las especies para estudiar su anatomía interna. De todas formas, nos hemos propuesto indicar de forma explícita qué caracteres se han extrapolado taxonómicamente y en qué ejemplares se conocen los estados.

Datos moleculares

Se analizaron secuencias completas del gen ribosómico 18S de 38 taxones de quilópodos (aproximadamente 1760-2500 bases). La matriz de datos se complementó con 34 secuencias del sector D3 del gen 28S (aproximadamente 300-600 bases).

Obtención del ADN— Se obtuvieron muestras de ADN genómico a partir de tejidos frescos, congelados o conservados en etanol en una solución de tampón homogeneizador de tiocianato de guanidinio, siguiendo un procedimiento modificado de extracción de ARN (Chirgwin et al., 1979). Los tejidos se homogeneizaron en 1 Vol (400 μ L) de tiocianato de guanidinio 4M y 0.1 M de β -mercaptoetanol durante una hora y a continuación se llevó a cabo un proceso estándar de purificación con fenol y precipitación con acetato de sodio 3M.

Amplificación del ADN— Los loci del ARNr 18S se amplificaron mediante la PCR ("Polymerase Chain Reaction") en tres fragmentos de unos 950, 900 y 850¹ bp cada uno, usando los pares de iniciadores ("primers") 1F-5R, 3F-18Sbi y 5F-9R, respectivamente. Los primers usados en la amplificación y secuenciación se describían en Giribet et al. (1996, 1999). El fragmento de ARNr 28S se amplió y secuenció mediante los primers 28Sa y 28Sb (Whiting et al., 1997). La amplificación se llevó a cabo en un volumen de reacción de 50 μ L, con 1.25 unidades de ADN polimerasa AmpliTaq® (Perkin Elmer), 200 μ M de dNTPs y 1 μ M de cada primer. El programa de la PCR constaba de una fase inicial de desnaturalización a 94°C durante 60 segundos, 35 ciclos de amplificación (94°C durante

¹ Este fragmento llegaba a los 1100 bp en algunos ciempiés.

15 segundos, 49°C durante 15 segundos, 72°C durante 15 segundos) y una fase final a 72°C durante 6 minutos en un PCR System 9700 GeneAmp® (Perkin Elmer).

Secuenciación del ADN—Las secuencias amplificadas mediante PCR se purificaron con el equipo GeneClean® III (BIO 101 Inc.) y se secuenciaron directamente con un secuenciador de ADN automatizado ABI Prism 377. Los ciclos de secuenciación se realizaron con ADN polimerasa FS AmpliTaq® (Perkin Elmer), usando finalizadores marcados con fluorescencia (ABI Prism™ BigDye™ Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit) se realizó en un PCR System 9700 GeneAmp® (Perkin Elmer). La reacción de secuenciación se llevó a cabo en un volumen de reacción de 10 µL: 4 µL de Terminator Ready Reaction Mix, 10-30 ng/mL de producto PCR, 5 pmoles de primer y dH₂O hasta 10 µL. El programa de ciclos de secuenciación consistía en una fase inicial a 94°C durante 3 minutos, 25 ciclos de secuenciación (94°C durante 10 segundos, 50°C durante 5 segundos, 60°C durante 4 minutos) y una rampa térmica hasta los 4°C. Los productos de PCR marcados con BigDye se precipitaron con isopropanol, siguiendo las instrucciones del fabricante.

Edición del ADN—Se leyeron los cromatogramas obtenidos del secuenciador automatizado y se unieron las secuencias complementarias mediante el programa informático de edición de secuencias Sequencher™ 3.0. Se editaron las secuencias completas usando el programa GDE. Los *primers* externos 1F y 9R (para los *loci* del ARNr 18S) y 28Sa y 28Sb (para el fragmento del 28S) se excluyeron de los análisis.

Todas las secuencias se han depositado en el GenBank (ver los códigos de acceso en la Tabla 1).

Análisis filogenéticos

Concepto de homología en los datos moleculares—La mayoría de los análisis moleculares usan correspondencias estrictas base-base (alineación fija) como premisa de homología primaria, aunque esto crea ambigüedad y no contempla secuencias de longitud sustancialmente diferente. En contraposición a este concepto, nuestra primera hipótesis de homología corresponde a rasgos estructurales secundarios (ver más abajo), seguidos de una correspondencia dinámica base-base, tal como se describe en el método de "optimización directa" (Wheeler, 1996); o de correspondencia fragmento-fragmento, tal como se describe en el método de "estados fijos" (Wheeler, 1999). Esto se ha hecho dividiendo las secuencias ribosómicas en sectores homólogos que se puedan reconocer sin ambigüedad. La partición se hizo primero usando sectores de *primers* internos, y luego identificando rasgos estructurales secundarios. Las correspondencias entre estos sectores se consideran como hipótesis primarias de homología de la misma forma que un investigador determina homología primaria en caracteres morfológicos.

En total, la molécula de ARNr 18S se dividió en 32 fragmentos (excluyendo los *primers* externos 1F y 9R), y el sector de ARNr 28S se dividió en 4 fragmentos (excluyendo los *primers* externos 28Sa y 28Sb). La nomenclatura de los sectores de la estructura secundaria de los *loci* de ARNr 18S sigue la de Hendriks et al. (1988). Los sectores E10-2 y 41 de los *loci* de ARNr 18S son especialmente variables y se excluyeron del análisis. Estos sectores presentan un alto nivel de heterogeneidad en la longitud de las secuencias, especialmente con grandes inserciones (hasta más de 300 bp) en los Geophilomorpha y algunos Henicopidae. Por la misma razón, el tercero de los cuatro trozos del fragmento de ARNr 28S se excluyó de los análisis.

Los archivos de datos contienen las secuencias sin alinear de todos los taxones terminales. Todos estos archivos de secuencias, archivos de parámetros y archivos de ejecución de comandos están disponibles en la página web anónima ftp.science.amnh.org/pub/molecular/data/chilopodaSEA

Análisis de datos moleculares: "optimización directa"— Los datos moleculares se analizaron mediante el método de "optimización directa" (DO) descrito por Wheeler (1996; ver también Wheeler & Hayashi, 1998) e implementado en el programa informático POY (Gladstein & Wheeler, 1997). El método DO evalúa directamente el número de transformaciones en la secuencia del ADN (acontecimientos evolutivos) necesario para establecer una topología filogenética sin recurrir a alineación múltiple de secuencias. Esto se consigue generalizando los procedimientos existentes de optimización de caracteres para incluir acontecimientos de inserción y deleción (*indels*) además de las sustituciones básicas. Lo más importante de este modelo es que trata los *indels* como procesos, en lugar de las pautas implicadas en la alineación múltiple de secuencias. Los resultados de este procedimiento son directamente compatibles con longitudes de árboles derivados de análisis basados en parsimonia y parecen generar explicaciones más eficientes (más sencillas) que las obtenidas por la alineación múltiple (Wheeler, 1996). El método, aunque intenso en términos de computación, es mucho menos complicado que los algoritmos de alineación múltiple de secuencias basados en análisis cladísticos. También se ha demostrado que este método da resultados más congruentes que las alineaciones múltiples cuando se usa la congruencia de caracteres entre las diferentes particiones como criterio (Wheeler & Hayashi, 1998).

Análisis de datos moleculares: "estados fijos"— Se usa también un método alternativo, la optimización de estados fijos (FS) (Wheeler, 1999), implementado igualmente en el programa POY (Gladstein & Wheeler, 1997), dado que se fundamenta en un concepto totalmente diferente de homología. El método FS considera las cadenas de datos de ADN como caracteres y la secuencia concreta de cada taxon como estados de carácter. De esta forma, el concepto de homología opera en el nivel de las cadenas de ADN y no consiste en correspondencias base-base, sean fijas (como en las alineaciones) o dinámicas (como en el método DO).

Análisis de sensibilidad: "Sensitivity analysis"— Las transformaciones de caracteres recibieron "pesos" diferentes para ver cómo afectaban a las conclusiones filogenéticas (análisis de sensibilidad sensu Wheeler, 1995). Se examinó la influencia de la variación en los valores de dos variables analíticas: relación del coste de inserción-deleción y relación transversión-transición (como en Wheeler, 1995). Cuando la relación transversión-transición se fijaba en una cifra diferente de la unidad, el coste de inserción-deleción se fijaba según el coste de las transversiones. Se emplearon un total de doce combinaciones de parámetros en cada uno de los análisis DO y FS (relaciones inserción-deleción de 1, 2 y 4; relaciones transversión-transición de 1, 2, 4 y ∞). Este es un modo de explorar los datos y de distinguir entre parentescos bien soportados (los apoyados por una amplia gama de parámetros) y parentescos poco claros (los que aparecen sólo en grupos de parámetros muy concretos).

Análisis de datos moleculares— Las dos particiones moleculares se combinaron directamente y se analizaron como una sola partición. La estrategia de búsqueda adoptada combinaba las opciones SPR y TBR en la mejor de 10 réplicas obtenidas mediante adiciones aleatorias, reteniendo hasta 20 árboles por

réplica. Se usaron los comandos *-slop 2* y *-checkstop 5*. Estos comandos están destinados a comprobar todas las longitudes de cladograma que estén dentro de “n” décimos de un porcentaje del valor mínimo de ese momento. Un valor “slop” de 10 comprobaría todos los cladogramas que se encontrasen dentro del 1% de la longitud mínima de árbol. Esta opción hace que la búsqueda sea un poco lenta, pero se ve menos afectada por la heurística de los “atajos” de cálculo de longitudes de árboles.

Análisis de datos morfológicos— Se realizó un análisis de parsimonia de la matriz de datos morfológicos (Tabla 2) con el programa informático NONA 1.9 (Goloboff, 1998). La estrategia de búsqueda adoptada está basada en un algoritmo de búsqueda heurística con una secuencia de adición aleatoria (1000 réplicas) e intercambio de ramas TBR (*hold1000; hold/10; mult*1000; max**), seguido del comando *jump* para buscar islas de árboles adicionales. La mayoría de los caracteres se trataron como no-ordenados (no aditivos); los casos en que se especificaba la polaridad (caracteres 33 y 44) se justifican en las discusiones de los caracteres. No se aplicaron estrategias de ponderación a los datos morfológicos. Se calculó el soporte de las ramas (Bremer, 1988, 1994) hasta cinco cambios de estado extra, mediante un procedimiento heurístico, reteniendo un máximo de 10.000 árboles, con NONA (Goloboff, 1998).

Análisis combinado— Los datos morfológicos y moleculares (*total*) se combinaron directamente y se analizaron mediante DO (Wheeler, 1996) y FS (Wheeler, 1999) en los 12 parámetros ya aplicados a la matriz de datos moleculares. Las transformaciones morfológicas recibieron un peso equivalente al mayor de los costes moleculares (=indels), para disminuir el posible dominio de los datos moleculares sobre los morfológicos. Los valores de soporte de Bremer se calcularon mediante una estrategia heurística llevada a cabo por POY.

Congruencia de caracteres— La congruencia entre las particiones (morfológica y moleculares) se midió mediante el sistema de Diferencia de Longitud por Incongruencia (ILD) (Mickevich & Farris, 1981; Farris et al., 1995). Este valor se calcula dividiendo la diferencia entre la longitud global del árbol y la suma de los datos que incluye:

$$ILD = \frac{(\text{Longitud}_{\text{combinada}} - \text{Suma de longitudes}_{\text{conjuntos individuales}})}{\text{Longitud}_{\text{combinada}}}$$

La congruencia de caracteres es, por consiguiente, el criterio escogido para decidir cuál es el mejor árbol (el que tiene más respaldo): el árbol en el que las contradicciones de caracteres entre todos los datos sean mínimas. Esto se entiende como una extensión del criterio de parsimonia (o cualquier otro criterio de minimización): en el mismo sentido que la parsimonia trata de reducir en lo posible el número total de cambios de estado de un árbol, el “análisis de congruencia de caracteres” trata de encontrar el modelo que dé la mayor congruencia para todas las fuentes de datos.

Los dos métodos usados aquí (DO y FS) son directamente comparables si se usan valores absolutos de congruencia de caracteres, tal como vienen expresados por el ILD.

Enraizamiento

El hecho de que las hipótesis más recientes de parentescos de los órdenes hayan producido topologías contradictorias (Borucki, 1996; Ax, 1999) prueba que la identificación de la raíz del cladograma de los quilópodos sigue siendo problemáti-

ca. El estatus de los Myriapoda y los Atelocerata es tema de discusión (ver Dohle, 1998), aunque ningún especialista cuestiona la relevancia de otros taxones de “miriápodos” como grupos externos adecuados para los Chilopoda. En un próximo trabajo, incluiremos secuencias de sínfilos, paurópodos y diplópodos, así como caracteres morfológicos de estos grupos que se han propuesto como sinapomorfias de los Myriapoda no quilópodos (el taxon Progoncata) y de una serie de Hexapoda. El presente trabajo, como el de Giribet et al. (1999), restringe la mayor parte de los análisis a los Chilopoda. Sin embargo, en los casos en que los caracteres morfológicos son aplicables a grupos externos de miriápodos o hexápodos, hemos codificado el estado que presentan los grupos de referencia externos como estado 0 (cf. Shear & Bonamo, 1988).

Como prueba independiente de la hipótesis de que los árboles de quilópodos deberían tener su raíz entre los Notostigmophora y los Pleurostigmophora, se analizaron datos moleculares en una serie de hexápodos apterigotos y diplópodos (los taxones se detallan en la Tabla 1). Como se discute en el apartado “Resultados”, los Scutigermorpha aparecen como grupo hermano de los Pleurostigmophora según el análisis de DO de los datos moleculares enraizados con los grupos externos que se ha realizado para el conjunto de parámetros que minimiza la incongruencia en el análisis combinado (Fig. 2). Para los análisis subsiguientes la raíz se situó entre estos clados.

CARACTERES MORFOLÓGICOS

1. Diente de emergencia en la cutícula embrionaria de mx2: 0 – ausente; 1 – presente. Este diente se ha considerado, razonablemente, como autapomorfia de los quilópodos (Dohle, 1985 y muchos autores posteriores), pero la escasez de estudios embrionarios impide su codificación en muchos taxones. Con el fin de incorporar la información de su presencia en los Geophilomorpha, se ha codificado *Clinopodes* según las observaciones realizadas en *Geophilus/Necrophloeophagus* (ver Lewis, 1981).
2. Adición de segmentos en la ontogenia: 0 – hemianamórfica; 1 – con hemianamorfosis reducida (una fase anamórfica); 2 – epimórfica. Borucki (1996) reconocía dos estados de epimorfosis en los quilópodos, una restringida para los Epimorpha s. str. (“perfección de la epimorfosis”) y otra, más general, que incluye a *Craterostigmus*, que sólo tiene una fase hemianamórfica. De hecho, Borucki defendía un carácter de varios estados ordenados (hemianamorfosis, anamorfosis reducida, epimorfosis).
3. Cuidado de las crías: 0 – ausente; 1 – la hembra se enrolla ventralmente alrededor de los huevos; 2 – la hembra se enrolla ventralmente alrededor de los huevos. *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str. comparten un estilo distintivo de cuidado maternal (Manton, 1965; Dohle, 1985). La madre protege la puesta y los dos primeros estadios postembrionarios (peripatoide y fetoide) en Epimorpha s. str. Una fase más sofisticada de protección de los huevos (Dohle, 1985) aparece en los Geophilomorpha, en los que la madre se enrolla con la espalda dirigida hacia los huevos. En el caso de todos los escutigermorfos y litobiomorfos hemos codificado ausencia de cuidados hacia la prole, basándonos en su morfología de los gonópodos (ver el carácter 101), que está asociada con la manipulación de huevos aislados.
4. Puente esclerotizado entre las antenas: 0 – presente; 1 – ausente. Dohle (1990) afirmaba que este puente era más estrecho en los Scolopendromorpha y *Craterostig-*

mus que en los "Anamorpha". Mientras algunos Scolopendromorpha tienen puentes muy estrechos (e.g. *Cryptops* y *Theatops*), nosotros no observamos que las diferencias entre *Craterostigmus* y algunos Lithobiomorpha sean suficientes para justificar su codificación como dos estados diferentes. La eliminación del puente esclerotizado en los Geophilomorpha está, sin embargo, bien definida (Dohle, 1990). La fusión de los lóbulos antenales del deutocerebro que se da en los Geophilomorpha (Minelli, 1993) puede ser una expresión del mismo complejo de caracteres.

5. Antena compuesta de 14 artejos: 0 – ausente; 1 – presente. El carácter se define para reconocer la presencia constante de 14 artejos en los Geophilomorpha.

6. Cápsula cefálica aplanada: 0 – cápsula abovedada; 1 – cápsula aplanada, con la cabeza doblada por detrás del clipeo. Dohle (1985) y Shear & Bonamo (1988) prestaban especial atención a la peculiar estructura de la cápsula cefálica aplanada de los Pleurostigmophora, en los que la zona postclipear de la cabeza se hace ventral y la boca queda desplazada hacia atrás. Manton (1965) consideraba la cápsula cefálica aplanada como apomorfia basal de los Chilopoda y pensaba que la cabeza de los Scutigermorpha había adquirido la forma abovedada de manera secundaria para alojar las mandíbulas agrandadas.

7. Sutura cefálica transversa, dividida cerca del borde lateral en rama anterior y posterior: 0 – ausente; 1 – presente. Dohle (1990) incluía esta sutura entre los caracteres compartidos por *Craterostigmus* y los Lithobiomorpha y la citaba como ausente en los Epimorpha. Algunos geofilomorfos (e.g. *Zelanion*, *Mecistocephalus*) tienen una sutura trasversa, el llamado *sulcus* frontal (Eason, 1964), pero no las ramas anterior y posterior que aparecen en *Craterostigmus* y los lithobiomorfos.

8. Borde lateral del escudo cefálico interrumpido en el borde anterior de la cresta marginal: 0 – no interrumpido; 1 – interrumpido. Eason (1964, 1982) citaba la interrupción anterior de la cresta marginal como fundamental para distinguir los Lithobiidae de los Henicopidae. La cresta marginal es pronunciada en los Lithobiomorpha y puede ser una autapomorfía.

9. Tentorium móvil (extensión de la mandíbula gracias a los movimientos de los brazos tentoriales anteriores): 0 –

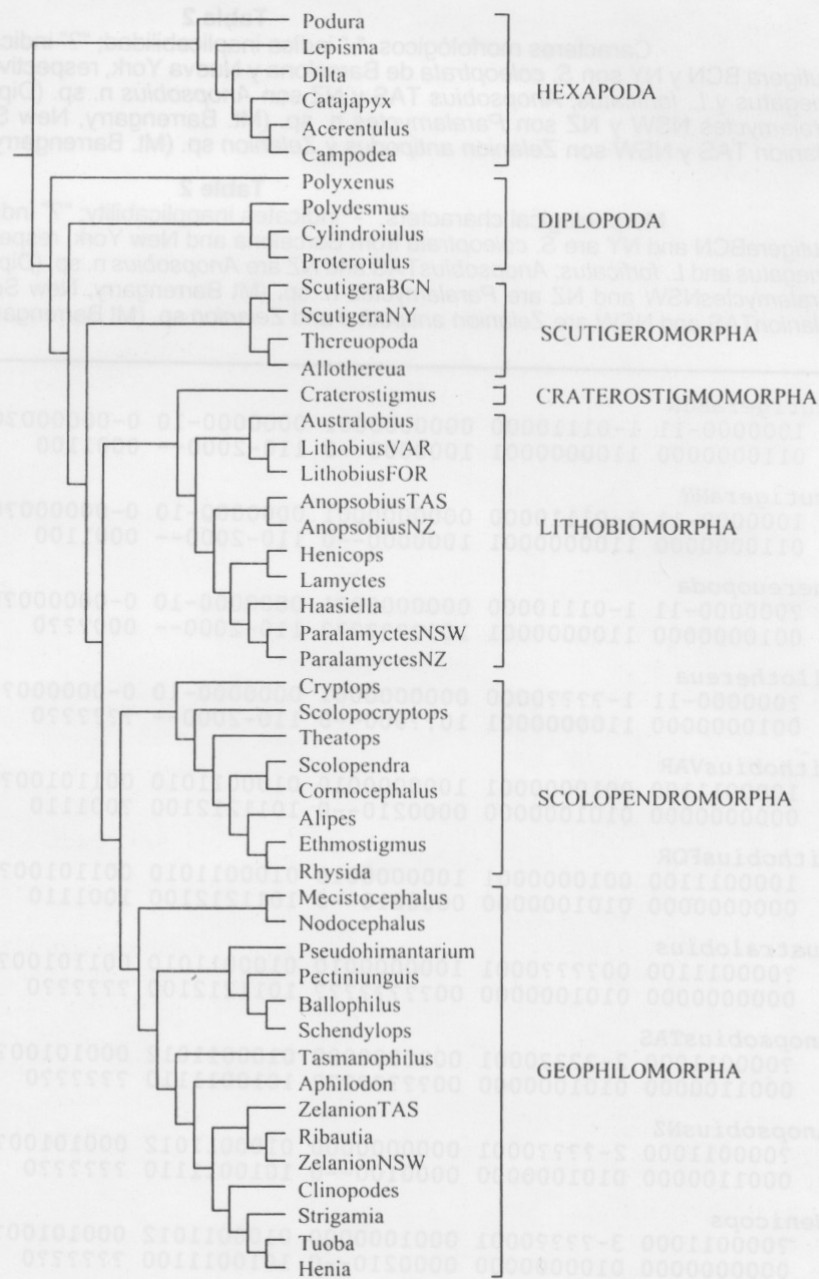


Fig. 2.- Árbol molecular (ARNr 18S + 28S) (5277 cambios de estado; relación gap/cambio = 1; relación Tv/Ts = 2) basado en DO para los taxones de ciempiés, con grupos externos de hexápodos y diplópodos. Sobre las abreviaturas de las especies usadas en esta figura y las siguientes, ver la Tabla 2.

Fig. 2.- Molecular (18S + 28S rDNA) tree (5277 steps; Gap/change ratio = 1; Tv/Ts ratio = 2) using DO for the centipede taxa with hexapod and diplopod outgroups. Abbreviations for species in this and the following figures follow Table 2.

presente; 1 – ausente. Manton (1964) consideraba la movilidad del tentorium como autapomorfia de los Myriapoda (presente en los Diplopoda y Symphyla, así como en los Lithobiomorpha, *Craterostigmus* y los Scolopendromorpha). Los movimientos mandibulares de los geofilomorfos y escutigermorfos se ejecutan mediante músculos mandibulares únicamente y no tienen el tentorium móvil (Manton, 1965).

10. Presencia de una placa fenestrada resultado de la fusión de los tendones transversos de los segmentos mandibulares, mx1 y mx2: 0 – presente; 1 – ausente. Los Lithobiomorpha, *Craterostigmus* y los Scolopendromorpha tienen un tendón mandibular transverso entre las protuberancias

Tabla 2

Caracteres morfológicos. "-" indica inaplicabilidad; "?" indica que faltan datos.

Scutigera BCN y NY son *S. coleoprata* de Barcelona y Nueva York, respectivamente; *Lithobius* VAR y FOR son *L. variegatus* y *L. forficatus*; *Anopsobius* TAS y NZ son *Anopsobius* n. sp. (Dip Falls, Tasmania) y *A. neozelanicus*; *Paralamyctes* NSW y NZ son *Paralamyctes* n. sp. (Mt. Barrengarry, New South Wales, Australia) y *P. validus*; *Zelanion* TAS y NSW son *Zelanion antipodus* y *Zelanion* sp. (Mt. Barrengarry, New South Wales, Australia).

Table 2

Morphological characters. "-" indicates inapplicability; "?" indicates missing data.

Scutigera BCN and NY are *S. coleoprata* from Barcelona and New York, respectively; *Lithobius* VAR and FOR are *L. variegatus* and *L. forficatus*; *Anopsobius* TAS and NZ are *Anopsobius* n. sp. (Dip Falls, Tasmania) and *A. neozelanicus*; *Paralamyctes* NSW and NZ are *Paralamyctes* n. sp. (Mt. Barrengarry, New South Wales, Australia) and *P. validus*; *Zelanion* TAS and NSW are *Zelanion antipodus* and *Zelanion* sp. (Mt. Barrengarry, New South Wales, Australia).

<i>Scutigera</i> BCN						
1000000-11	1-01110000	0000000001	0000000-10	0-000000?0	0010100000	0--0100011
0110000000	1100000001	1000000--0	110-2000--	0001100		
<i>Scutigera</i> NY						
1000000-11	1-01110000	0000000001	0000000-10	0-000000?0	0010100000	0--0100011
0110000000	1100000001	1000000--0	110-2000--	0001100		
<i>Thereuopoda</i>						
?000000-11	1-01110000	0000000001	0000000-10	0-000000?0	0010100010	0--0100011
0010000000	1100000001	10????????	110-2000--	000????0		
<i>Allothereua</i>						
?000000-11	1-????0000	0000000001	0000000-10	0-000000?0	0010100010	0--0100011
0010000000	1100000001	10?000--0	110-2000--	??????0		
<i>Lithobius</i> VAR						
1000011100	0010000001	1000000010	0100011010	00110100?0	0010000100	0--0011010
0000000000	0101000000	0000210--0	1011212100	?001110		
<i>Lithobius</i> FOR						
1000011100	0010000001	1000000010	0100011010	00110100?0	0010000100	0--0011010
0000000000	0101000000	0000210--0	1011212100	1001110		
<i>Australobius</i>						
?000011100	00????0001	1000000010	0100011010	00110100?0	0010000100	0--0011010
0000000000	0101000000	00????????	1011212100	??????0		
<i>Anopsobius</i> TAS						
?000011000	2-????0001	0000000000	0100011012	00010100?0	0010000100	0--00?0100
0001100000	0101000000	00????????	1010011110	??????0		
<i>Anopsobius</i> NZ						
?000011000	2-????0001	0000000000	0100011012	00010100?0	0010000100	0--00?0100
0001100000	0101000000	0000100--0	1010011110	??????0		
<i>Henicops</i>						
?000011000	3-????0001	0001000000	0100011012	00010100?0	0010000100	0--1010110
0000000000	0100000000	0000210--0	1010011100	??????0		
<i>Lamyctes</i>						
?000011000	3-????0001	0001000000	0100011012	00010100?0	0010000100	0--1010100
0000000000	0100000000	00????????	1010011100	??????0		
<i>Paralamyctes</i> NSW						
?000011000	3-????0001	0001010000	0100011012	01010100?0	0010000100	0--0010110
0000000000	0100000000	00????????	1010011100	??????0		
<i>Paralamyctes</i> NZ						
?000011000	3-????0001	0001010000	0100011012	01010100?0	0010000100	0--0010110
0000000000	0100000000	00????????	1010011100	??????0		
<i>Haasiella</i>						
?000011000	3-????0001	0001010000	0100011012	00010100?0	0010000100	0--0010100
0000000000	0100000000	00????????	1010011100	??????0		
<i>Craterostigmus</i>						
?110011-00	3-10010000	0000000000	1100010011	1-02110000	0010001000	0--0000000
1000010001	0101000000	0000211010	-----1112?	??????0		
<i>Scolopendra</i>						
1210010-00	0110010000	0000000000	1100010011	1-02110101	0110011100	0--0000010
1000111101	0111001100	0111211111	-----10121	1111101		
<i>Cormocephalus</i>						
1210010-00	0110010000	0000000000	1100010011	1-02110101	0111011100	0--0000010
0000111101	0111001100	01??211111	-----10121	111???1		
<i>Ethmostigmus</i>						
?210010-00	0110010000	0000000000	1100010011	1-02110101	0111011100	0--0000010
1000111001	0111101010	0111211111	-----10121	?111101		

Tabla 2 / Table 2

<i>Rhysida</i>							
??0010-00	01????0000	0000000000	1100010011	1-02110101	0111011100	0--0000010	
1000111001	0111101010	01??211111?	-----10121	??11???			
<i>Alipes</i>							
??0010-00	01????0000	0000000000	1100010011	1-02110101	0111011100	0--0000010	
1000111001	0111001010	0?????????	-----10121	???????			
<i>Cryptops</i>							
1210010-00	2-10010000	0000000000	1100010011	0-02110101	0110012000	0--0000000	
0000011001	0111001000	0111211111	-----10121	?101101			
<i>Theatops</i>							
??0010-00	2-????0000	0000000000	1100010011	1-02110101	0110012000	0--0000000	
1000111001	0111001100	0?01211111	-----10121	???????			
<i>Scolopocryptops</i>							
??0010-00	2-????0000	0000000000	1100010011	0-02110101	0210011100	0--0000000	
1000111001	0111001000	01?????????	-----10121	???????			
<i>Mecistocephalus</i>							
??1110-10	2-10001000	0010000100	1120110011	0-021101-0	1300012001	0--0000000	
0000010011	0011010000	0000211100	020-111121	???????			
<i>Nodocephalus</i>							
??1110-10	2-????1000	00101?0100	1120110011	0-021111-0	1300012001	0--0000000	
00000100?1	0011010000	0000211100	020-111121	???????			
<i>Pseudohimantarium</i>							
??1110-10	2-????0000	0100000000	1110010011	0-0211?100	0300012001	1110000000	
0000010011	0011010000	0000211100	020-110121	???0111			
<i>Clinopodes</i>							
1221110-10	2-10000100	00101?0000	1110010011	0-02110100	0300012001	1000000000	
0000010001	0011010000	0000211100	020-111123	1000111			
<i>Tuoba</i>							
??1110-10	2-????0100	00101?0000	1110010011	0-02111100	0300012001	1000000000	
0000010001	0011010000	00?????????	020-111123	???????			
<i>Tasmanophilus</i>							
??21110-10	2-????0100	00101?0000	1110010011	0-02111100	0300012001	0--0000000	
0000010001	0011010000	00?????????	020-111121	???????			
<i>Ribautia</i>							
??1110-10	2-????0100	00101?0000	1110010011	0-02111110	0300012001	1000000000	
0000010001	0011010000	00?????????	020-111121	???????			
<i>ZelanionTAS</i>							
??21110-10	2-10000000	0010101000	1111010011	0-02111110	0300012001	0--0000000	
0000010001	0011010000	0000???????	020-111121	???01?1			
<i>ZelanionNSW</i>							
??1110-10	2-10000000	0010101000	1111010011	0-02111110	0300012001	0--0000000	
0000010001	0011010000	0000???????	020-111121	???01?1			
<i>Aphilodon</i>							
??1110-10	2-????0000	00101?0000	1110010011	0-02110100	0300002001	1?00000000	
0000010001	0011010000	00?????????	020-111121	???????			
<i>Strigamia</i>							
??21110-10	2-10000010	00101?0000	1110010011	0-02111100	0300002001	1000000000	
0000010001	0011010000	0000211100	020-111121	???01?1			
<i>Henia</i>							
??1110-10	2-????001-	--101?0000	1110010011	0-02110100	0300002001	1110000000	
00000100[0]1	0011010000	00?????????	020-111121	???01?1			
<i>Ballophilus</i>							
??1110-10	2-????0000	00001?0000	1110010111	0-02110100	0300002001	1000000000	
0000010011	0011010000	00?????????	020-111122	???????			
<i>Schendylops</i>							
??1110-10	2-????0000	01001?0000	1110010111	0-02110100	0300012001	1000000000	
0000010011	0011010000	00?????????	020-110122	???????			
<i>Pectiniunguis</i>							
??1110-10	2-????0000	01001?0000	1110010111	0-02110100	0300012001	1000000000	
0000010011	0011010000	00?????????	020-110122	???????			

- tentoriales posteriores, pero carecen de tendones transversos asociados con los segmentos maxilares. En los Geophilomorpha, incluso este tendón está reducido (Manton, 1965). Los Scutigermorpha tienen una placa fenestrada peculiar que es el resultado de la fusión de los tendones de los segmentos mandibulares y maxilares y de tres a cinco protuberancias laterales (ver Lewis, 1981, figs. 64, 65). Varios autores (Fahlander, 1938; Matsuda, 1965) han visto a los Scutigermorpha como especialmente plesiomórficos por tener una serie más completa de tendones intersegmentales que otros atelocerados. Sea o no correcto [Manton (1965) disiente], la fusión de estos tendones es una probable apomorfia de los Scutigermorpha.
11. Ojo lateral: 0 – grupo de ocelos; 1 – pseudofacetado (Paulus, 1979); 2 – ausente; 3 – un solo ocelo. Aunque la disposición de los ocelos varía en los quilópodos que tienen un grupo de ocelos (Lithobiidae y Scolopendridae), hay algunas semejanzas que justifican su codificación como estado compartido (posible sinapomorfia de los Pleurostigmophora). En los litóbidos y escolopéndridos el ocelo posterior tiende a estar menos pigmentado y está separado de los ocelos anteriores.
12. Cuatro ocelos en un grupo romboidal: 0 – ausente (hay un número mayor de ocelos); 1 – presente. Los Scolopendridae aquí estudiados tienen cuatro ocelos. La codificación está restringida a taxones con un grupo de ocelos (carácter 11, estado 0).
13. Glándulas mandibulares: 0 – restringidas a la zona hipofaríngea; 1 – extendidas hasta el tronco. Lewis (1981, tabla 5) resumía la distribución de las glándulas cefálicas en los quilópodos (caracteres 13-16 del presente trabajo). Se han hecho estudios detallados de las glándulas cefálicas de pocos taxones (*Scutigera*, *Thereuopoda*, *Lithobius*, *Scolopendra*, *Strigamia*, *Mecistocephalus*, *Geophilus* y *Pachymerium*: Herbst, 1891, Fahlander, 1938; *Craterostigmus*: Manton, 1965, Borucki, 1996; *Ethmostigmus*: resumidos por Lewis, 1981). Al codificar las glándulas cefálicas, hemos usado a *Pachymerium* en representación de *Zelanion* (Pachymeriinae) y a *Geophilus* en representación de *Clinopodes* (Geophilinae), con el fin de incluir los datos disponibles de los geofilomorfos.
- La presencia de glándulas mandibulares que se abren en la hipofaringe es general en los Chilopoda. Manton (1965, p. 336) contrastaba las glándulas mandibulares exclusivamente cefálicas de *Scutigera* con las de los *Epimorpha s. str.* (y *Craterostigmus*), que se extienden hasta bastante dentro del tronco. La situación al respecto de los Lithobiomorpha la describe Lewis (1981, pg. 233) como intermedia entre estos estados (i.e., de la parte posterior de la cabeza al primer segmento pedífero), aunque Demange (1981, fig. 276) mostraba que las glándulas mandibulares de *Lithobius* se extienden hasta bastante dentro del tronco. En consecuencia, hemos reconocido sólo dos estados.
14. Primera glándula maxilar: 0 – presente; 1 – ausente. Dentro de los Chilopoda, está presente una primera glándula maxilar sólo en los Scutigermorpha y se abre delante de la base de mx1 (Manton, 1965; Lewis, 1981). Hay glándulas maxilares en otros atelocerados (*Protura* y *Collembola* fide Chapman, 1969) y por consiguiente su presencia en los Chilopoda se considera plesiomórfica.
15. Primera glándula vesicular: 0 – ausente; 1 – presente. Esta glándula está presente sólo en los Scutigermorpha (Manton, 1965; Lewis, 1981). No se han identificado homólogos de las glándulas vesiculares en otros atelocerados (ver también el carácter 16).
16. Segunda glándula vesicular: 0 – ausente; 1 – presente. Esta glándula está presente en los Scutigermorpha, Scolopendromorpha y *Craterostigmus*, pero ausente en los Lithobiomorpha y Geophilomorpha (Manton, 1965; Lewis, 1981).
17. Labro dividido en cinco escleritos (pequeño esclerito central y par de *alae*, cada una dividida transversalmente en mitad anterior y posterior): 0 – piezas laterales del labro no divididas; 1 – con división labral. Una clara subdivisión labral en cinco partes define a los Mecistocephalidae (Hoffman, 1982).
18. Pieza central del labro trasversa y fimbriada: 0 – ausente; 1 – presente. El estado 0 incluye a los geofilomorfos que tienen el labro de una sola pieza (sin piezas bien diferenciadas, central y laterales, e.g. algunos Schendylidae), y también a algunos no-geofilomorfos. La pieza central de *Zelanion* es pequeña y triangular, como describe Archey (1936).
19. Labro dividido en lamelas superior e inferior, con los dientes de la lamela superior dirigidos hacia delante: 0 – ausente; 1 – presente. Attems (1928, 1929) definía a los Dignathodontinae por la orientación anterior de la fila de dientes de la pieza central del labro, estado que presentan *Strigamia* y *Henia* (*Chaetechelyne*). La orientación de la fila de dientes puede que sea ventral en vivo (Eason, 1964, p. 80).
20. Una sola seda transversal que sale del centro de la pieza lateral del labro: 0 – ausente; 1 – presente. Eason (1964) citaba una espina (de hecho una seda) de la pieza lateral del labro como rasgo de los lithobiomorfos, presente en los Lithobiidae (*Lithobius*) y Henicopidae (*Lamyctes*). Su presencia está confirmada en los Henicopinidae y en *Anopsobius* (Silvestri, 1909, fig. II.2).
21. Pieza lateral del labro incisa centralmente: 0 – no incisa; 1 – incisa. Attems (1928) y Eason (1964) distinguían a los Lithobiidae de los Henicopidae por la incisión labral de los primeros, que llevan un par de angulaciones en la pieza lateral. Chamberlin (1912) reconocía este carácter como un labro tridentado en los Lithobiidae frente a un labro unidentado en los Henicopidae. Algunas especies de *Cryptops* presentan una incisión muy parecida en la pieza lateral (Eason, 1964, fig. 272).
22. Piezas laterales del labro con numerosos dientes fuertes, dirigidos hacia el centro: 0 – ausente; 1 – presente. Las piezas laterales del labro de los Schendylidae e Himantariidae tienen dientes agrandados y serrados (estado 1).
23. Lamelas dentadas en la mandíbula: 0 – presentes; 1 – ausentes. Las lamelas dentadas de las mandíbulas de varias familias de geofilomorfos se consideran homólogas a las placas dentales de otros órdenes de quilópodos. La falta de dichas lamelas (i.e., la presencia de sólo una o más lamelas pectinadas en los Geophilomorpha) se considera apomórfica dentro de los Chilopoda. Las lamelas pectinadas de los geofilomorfos hace tiempo que se consideran homólogas de las protuberancias laciniadas de las mandíbulas de otros quilópodos (e.g., Cook, 1896). Por consiguiente, consideramos la presencia de lamelas pectinadas como general en los Chilopoda.
24. Mx1 con el segmento basal del telopodito fusionado internamente con la protuberancia coxal: 0 – telopodito claramente definido, no fusionado; 1 – parte interior del

- telopodito fusionada con la parte adyacente de la coxa. La fusión del telopodito maxilar con la protuberancia coxal define a los Henicopinae (Attems, 1928).
25. Sutura central del coxoesternito de la mx1: 0 – coxas juntas centralmente, separadas por la sutura central; 1 – coxas fusionadas, sin sutura central. En todos los quilópodos las coxas de mx1 están juntas (con una ligera separación en los Scutigermorpha). Esto se considera apomórfico en relación con la situación de Symphyla y Hexapoda, en los que las partes proximales de la mx1 están separadas. Hay sutura central en el coxoesternito en los Lithobiomorpha, Scolopendromorpha, *Craterostigmus* (ver Shear & Bonamo, 1988, fig. 26) y algunos Geophilomorpha, como los Mecistocephalidae (*Mecistocephalus* pero no *Nodocephalus*) y los Himantariidae. El coxoesternito está fusionado, sin sutura, en muchos geofilomorfos, considerándose el estado de fusión como apomórfico. *Zelanium* tiene sólo una sutura central débil, y se ha codificado como fusionado.
 26. Esternito de la mx1: 0 – pequeño, en forma de cuña, o ausente (coxoesterno sin sutura central); 1 – esternito grande, campaniforme. *Paralamyctes* (Attems, 1928, fig. 450) y *Haasiella* (Archey, 1937, pl. 22, fig. 5) difieren de los otros henicópodos (y litóbidos) por el gran tamaño del esternito de la mx1. El esternito agrandado se ha confirmado en varias especies de ambos géneros. En muchos geofilomorfos el coxoesternito está fusionado, sin trazas de suturas (carácter 25); en esos casos el carácter se ha codificado como desconocido.
 27. Telópodo de la mx1 con dos pares de lóbulos laterales: 0 – ausente; 1 – presente. *Zelanium* es peculiar entre los taxones codificados aquí por tener lóbulos laterales en los dos artejos del telópodo maxilar.
 28. Telopodito de la mx1 con segmentación poco visible, sólo ligeramente más largo que las protuberancias coxales centrales y semejante a ellas: 0 – ausente (telopodito segmentado, más largo que la protuberancia coxal y diferenciado de ella); 1 – presente. La segmentación débil del telopodito maxilar y su semejanza con la protuberancia coxal es un carácter derivado y compartido de los Mecistocephalidae (Hoffman, 1982). La pérdida de la segmentación del telópodo en *Craterostigmus*, considerada como autapomorfía (Borucki, 1996), no se ha codificado de la misma manera (el telópodo sigue siendo mucho mayor que la protuberancia coxal en *Craterostigmus*).
 29. Sedas plumosas de la protuberancia coxal de la mx1: 0 – ausente; 1 – presente. Chamberlin (1912) distinguía a los Lithobiidae y los Henicopidae por las sedas plumosas de la protuberancia coxal de la mx1 de los primeros y las sedas sencillas de los segundos. Archey (1937) describió sedas plumosas como las de los litóbidos en esta posición en los *Henicops* de Nueva Zelanda, pero nuestras observaciones del material australiano revelan sólo sedas simples. Este carácter se ha codificado exclusivamente para la protuberancia coxal; todos los lithobiomorfos llevan sedas plumosas en el borde interno del segmento distal del telópodo. No está claro si estas sedas telopodales son homólogas con las de los Scutigermorpha (Borucki, 1996), y no nos decidimos a aceptar la interpretación de Ax (1999) de que sean una sinapomorfía de Lithobiomorpha y Scutigermorpha.
 30. Órgano maxilar: 0 – ausente; 1 – presente (Dohle, 1985). Borucki (1996) ofrece un detallado análisis del órgano maxilar (= “órgano limpiador distensible” de Manton, 1965) de los Scutigermorpha.
 31. Nefridios maxilares: 0 – fundidos (Fahlander, 1938; Dohle, 1985); 1 – ausentes (Borucki, 1996). Borucki (1996, su carácter nº 23) interpretaba la ausencia de nefridios maxilares en los estados postembrionarios como sinapomorfía de *Craterostigmus* (Manton, 1965) y los *Epimorpha s. str.* Dohle (1985) mencionaba la presencia de nefridios maxilares pares en los Symphyla, Pauropoda, Diplopoda y Hexapoda y, consecuentemente, consideraba dicha presencia simplesiomórfica en los Chilopoda. Dohle (1985, p. 61) y Lewis (1981, p. 249) aceptaban la interpretación de Fahlander (1938) de que los nefridios maxilares de los Scutigermorpha (*Scutigera*) y los Lithobiomorpha (*Lithobius*) son el resultado de la fusión de los nefridios de los dos segmentos maxilares. Aquí empleamos una codificación para los órdenes de quilópodos basada en la interpretación de la polaridad de los caracteres efectuada por Fahlander.
 32. Coxas de la mx2 fundidas: 0 – coxas separadas; 1 – coxas fundidas. Dohle (1985) citaba la fusión de las coxas de mx2 como autapomorfía de los Pleurostigmophora. Shear & Bonamo (1988) estaban de acuerdo con esta polaridad porque distingue las maxilas de las patas troncales homólogas, en las que las coxas están separadas.
 33. Los poros metaméricos del coxoesterno de la mx2: 0 – abertura de la segunda glándula maxilar, diminuta y en el centro del coxoesternito de la mx2; 1 – abertura de la glándula de la mx2 (“poro metamérico”) agrandada e integrada en el centro del coxoesternito de la mx2; 2 – el poro metamérico está en la parte lateral del coxoesternito de la mx2. Las aberturas de las segundas glándulas maxilares aparecen en los Geophilomorpha como “poros metaméricos” (Lewis, 1981) agrandados y situados en el coxoesternito de la segunda maxila o formando incisiones en la parte central del coxoesternito. Los Mecistocephalidae tienen estas aberturas en posición más lateral que otros geofilomorfos (estado 2); este estado se puede muy bien considerar como modificación del estado 1 y el carácter se ha ordenado en este orden por esa razón. Los Lithobiomorpha sugieren el estado plesiomórfico teórico, aberturas pequeñas cerca del borde central del coxoesternito (Lewis, 1981, fig. 149).
 34. Abertura de la glándula coxal (poro metamérico) de la mx2, rodeada de un reborde engrosado y abierta hacia el centro: 0 – ausente; 1 – presente. Attems (1928, 1929) empleó la abertura central de la glándula coxal y su reborde como carácter de los Pachymeriinae (aquí se han codificado dos especies de *Zelanium*).
 35. Forma del telópodo de la mx2: 0 – delgado, parecido a una pata, con fémur/prefémur alargado; 1 – corto, recio. Los Mecistocephalidae difieren de otros geofilomorfos porque el telópodo de la mx2 es comparativamente largo y parecido a una pata, y en este respecto se parecen a otros quilópodos.
 36. Trocánter de la mx2: 0 – presente; 1 – ausente. Los Scutigermorpha tienen el trocánter de la mx2 claramente articulado y anuliforme. Borucki (1996) consideraba este estado como plesiomórfico en comparación con la ausencia (fusión) de un trocánter en los Pleurostigmophora. La homología con los apéndices de otros segmentos apoya la tesis de Borucki.
 37. Sedas plumosas de la superficie interna del tarso del telópodo de la mx2: 0 – ausente (sedas sencillas); 1 – con sedas plumosas. Borucki (1996) hacía notar la presencia de sedas especializadas (plumosas) en el tarso del segundo

telópodo maxilar de los Lithobiomorpha. Estas sedas se han constatado en todos los lithobiomorfos codificados en este trabajo, y tienen en común su concentración en la superficie interna del tarso. Borucki especulaba que podrían haber tenido una distribución más general en los Chilopoda pero se habrían perdido en otros linajes; esta extrapolación es *ad hoc*. Nosotros reconocemos un carácter separado para las sedas plumosas de la primera maxila (carácter 29). El hecho de que sus distribuciones sistemáticas no varíen de forma coordinada justifica su independencia.

38. Uña del segundo telópodo maxilar pectinada: 0 – no pectinada; 1 – pectinada. Aunque Attems (1928, p. 183) describía las uñas de *Tasmanophilus* como pectinadas, su morfología es claramente diferente de las uñas pectinadas de los Ballophilidae y los Schendylidae. R. E. Jones (comm. pers.) describe las uñas de *Tasmanophilus* como fasciadas, indicando una fusión de espinas en algunas especies, variando hasta sólo unas cuantas espinas en cada uña. Nuestras observaciones confirman esta diferencia.
39. Forcípula (maxilípodo) con uña y glándula venenosa: 0 – ausente; 1 – presente. Aunque no es informativo en el actual nivel de análisis, este carácter se incluye como autapomorfía de los Chilopoda.
40. Pleurito del segmento forcípular arqueado sobre el coxoesternito: 0 – ausente (pleurito pequeño); 1 – pleurito arqueado sobre el coxoesternito, discontinuo centralmente (“Spange” [“broche”] de Attems, 1926); 2 – pleurito arqueado sobre el coxoesternito, continuo ventrocentralmente. Manton (1965) y Dohle (1990) veían un pleurito forcípular expandido como carácter derivado compartido por *Craterostigma* y los *Epimorpha s. str.*, en contraposición al pleurito pequeño, móvil dispuesto en una membrana artrodial de los Scutigermorpha y Lithobiidae. Los Henicopidae, sin embargo, tienen el pleurito forcípular desarrollado como un “Spange”. La situación de los henicópidos difiere de la de los *Epimorpha* y *Craterostigma* en que el pleurito forma una banda, confluyente ventralmente, que separa el coxoesternito y esternito forcípalares del primer segmento pedífero.
41. Placa dental forcípular (endito serrado, que sale hacia delante, del coxoesternito): 0 – ausente; 1 – presente. Aparece de forma variable una placa dental forcípular en los Scolopendromorpha, estando en los restantes grupos sólo presente en *Craterostigma* (Manton, 1965; Dohle, 1990) y en *Devonobius* (Shear & Bonamo, 1988).
42. Dientes del borde dental del coxoesternito forcípular reducidos a pequeños botones: 0 – dientes angulares y grandes; 1 – dientes esclerotizados y pequeños. Las especies de *Paralamyctes* estudiadas aquí comparten una condición peculiar de los dientes forcípalares, que forman numerosas esclerotizaciones pequeñas a lo largo del borde. Sin embargo, los estadios larvales de las especies que en estado adulto llevan diminutos botones romos (examen de las fases larvales de 8 y 10 patas de *P. harrisi* Archey; New Zealand Arthropod Collections), presentan dientes puntiagudos y relativamente grandes, como los adultos de *Henicops*, *Lamyctes* y los Lithobiidae. La ontogenia indica, por tanto, que las esclerotizaciones en forma de botón son el estado menos general (apomórfico). La codificación se ha restringido a los Lithobiomorpha, para no deducir que el serrado de la placa dental de los Scolopendromorpha y *Craterostigma* son homólogas.
43. Espina parodontal del coxoesternito forcípular: 0 – ausente; 1 – presente. En los Lithobiidae y en algunos Anopsobiinae aparece un parodonto diferenciado, traslúcido (e.g. Zaleskaja, 1975, fig. 1.10; Shinohara, 1982, fig. 4). No hemos detectado espina parodontal en los Henicopinae.
44. Coxoesternito de la forcípula esclerotizado en la línea central: 0 – coxas separadas centralmente, con esternito presente en el adulto; 1 – las placas coxoesternales entran en contacto en el centro, con una articulación flexible; 2 – las placas coxoesternales entran en contacto en el centro, pero la articulación está esclerotizada y no resulta funcional. Shear & Bonamo (1988) codificaban la condición del coxoesternito forcípular como carácter de estado múltiple, postura que aceptamos. Estos autores (p. 9) veían la condición de esclerotización central, compartida por *Craterostigma* y los *Epimorpha s. str.*, como apomórfica, basándose en homología de los segmentos (la fusión hace que las forcípalas se parezcan menos a las patas troncales siguientes). Dohle (1990) daba la misma interpretación de este estado como sinapomorfía de ese grupo, mientras que Ax (1999) consideraba las placas coxoesternales separadas de los Scutigermorpha como apomórficas de ese orden. Estamos en desacuerdo con Ax, porque la condición de los Scutigermorpha, en los que los adultos tienen un esternito (Manton, 1965, fig. 91a) y las coxas están separadas centralmente, es semejante a la de los grupos externos (e.g. Symphyla y Hexapoda). Además, en los Scolopendromorpha sólo se expresa una contribución esternal del coxoesternito en las primeras fases de la ontogenia (Manton, 1965, p. 324). El contacto central (estado 1: Lithobiomorpha) y la esclerotización de la articulación (estado 2: *Craterostigma* + *Epimorpha s. str.*) se han codificado, por tanto, como estados de un carácter ordenado, como sugerían Shear & Bonamo (1988).
45. Coxoesternito forcípular profundamente insertado en la cutícula por encima del segundo segmento troncal: 0 – no insertado; 1 – profundamente insertado. Manton (1965) incluía la inserción profunda del coxoesternito forcípular como carácter compartido por *Craterostigma* y los *Epimorpha s. str.*
46. Tarsúgulo forcípular: 0 – tarso y pretarso separados; 1 – tarso y pretarso fundidos. Borucki (1996) confirmaba una observación de Snodgrass (1952, p. 214) de que la fusión del tarso y el pretarso de la forcípula es una sinapomorfía de los Pleurostigmophora, en contraposición al tarso y pretarso articulados de los Scutigermorpha. La homología de los segmentos (comparación con otras patas troncales) y la comparación con los grupos externos (primera pata troncal de los Hexapoda y Symphyla) apoyan la tesis de Borucki.
47. Nudo basal del tarso/tarsúgulo forcípular: 0 – ausente; 1 – presente. En los Geophilomorpha está presente, de forma variable, una protuberancia, fuertemente esclerotizada, en el borde basal interno del tarsúgulo (nudo basal de Eason, 1964).
48. Artejos primero y cuarto de la forcípula articulados: 0 – ausente; 1 – presente (Attems, 1926). La homología de este carácter se ve complicada por el fósil jurásico *Eogeoophilus jurassicus* Schweigert & Dietl (1997), que aparentemente es un geofilomorfo pero cuya ilustración muestra unos artejos segundo y tercero completos, sin una articulación del primero y el tercero (ver Schweigert & Dietl,

- 1997, fig. 4). *Cryptops* ha eliminado parte del fémur, pero no la tibia (Borucki, 1996, fig. 66).
49. Recorrido de la sutura coxopleural de la forcípula: 0 – oblicuo respecto al borde de la cabeza (convergiendo posteriormente); 1 – paralelo al borde de la cabeza. Este carácter se ha usado para la separación sistemática de los Geophilidae (estado 0) y los Chilenophilidae (estado 1), y sirve para reunir a los quilenofilidos (*Zelanion* y *Ribautia*). La codificación se ha restringido a los taxones que presentan el pleurito arqueado sobre el coxoesternito (carácter 40, estado 1).
50. Terguito del segmento forcipular: 0 – terguito separado; 1 – no hay un terguito separado, está fundido con el segmento posterior. La fusión del terguito forcipular con el primer terguito troncal es exclusiva de los Scolopendromorpha.
51. Anchura del terguito forcipular: 0 – de anchura similar al escudo cefálico y a T1; 1 – mucho más estrecho que el escudo cefálico y que T1, con el pleurito forcipular fuertemente desarrollado dorsalmente y la sutura coxopleural acabando dorsalmente. El coxoesternito forcipular de los Mecistocephalidae, muy estrecho, está asociado con modificaciones extremas del pleurito, que se describe aquí como un solo complejo de caracteres (estado 1). En lugar de codificar este carácter como incierto o inaplicable a los Scolopendromorpha (que no tienen un terguito forcipular libre), se ha supeditado la codificación a la configuración del pleurito.
52. Número de segmentos post-cefálicos que llevan patas: 0 – forcípulas + 15; 1 – forcípulas + 21; 2 – forcípulas + 23; 3 – > 29. La atribución de 15 patas locomotoras (estado 0) al plan basal de los Chilopoda (Dohle, 1985) deriva de la congruencia con otros caracteres y no de información de grupos externos que pudiera indicar plesiomorfía. Ax (1999), por el contrario, interpretaba la condición de 15 patas como sinapomorfía de los Triakontapoda.
53. “Heteroterguia especial” (alternancia de terguitos largos y cortos, con inversión de las patas entre los segmentos séptimo y octavo de los que llevan patas locomotoras): 0 – ausente; 1 – presente. Borucki (1996) consideraba la “heteroterguia especial” como sinapomorfía de los Chilopoda, habiendo una alternancia homóloga en los terguitos largos y cortos entre los segmentos 7 y 8 post-forcipulares en todos los grupos salvo los Geophilomorpha. Ax (1999) consideraba este carácter como sinapomorfía de los Heteroterga.
54. El terguito 1 monta sobre el escudo cefálico: 0 – ausente; 1 – presente. Algunos Scolopendrinae (como *Cormocephalus*) se parecen a los Otostigminae porque T1 (=fusión del terguito forcipular con el primer terguito troncal) monta sobre la parte posterior del escudo cefálico.
55. Una sola placa tergal, grande, sobre los segmentos toncales 7-9: 0 – terguitos separados; 1 – un solo terguito. La presencia de terguitos troncales largos en los Scutigeroformorpha se suele considerar como una autapomorfía (Dohle, 1985, y autores posteriores).
56. Sutures paramedianas del tergo (“Längsnähten”) de Attems, 1926): 0 – ausentes; 1 – presentes. Manton (1965) incluía las suturas paramedianas de los terguitos en la diagnosis de los Epimorpha. Están ausentes en *Craterostigmus* y en algunos geofilomorfos.
57. Escleritos intercalares: 0 – ausentes o débilmente esclerotizados; 1 – terguitos (preterguitos) y esternitos intercalares pequeños; 2 – terguitos y esternitos intercalares bien desarrollados. Manton (1965) identificaba la presencia de esternitos intercalares como un carácter que unía a *Craterostigmus* y los Epimorpha, aunque en los Lithobiomorpha hay esclerotizaciones más débiles en las posiciones correspondientes. Esta distinción es la base de los estados 1 y 0, respectivamente. Dohle (1985) indicaba que la división de los terguitos y esternitos en pre- y metaterguitos y pre- y metaesternitos (nuestro estado 2) era autapomórfica en los Geophilomorpha. Los Cryptopidae también se han caracterizado por el gran desarrollo del terguito intercalar (este carácter se ha relacionado con sus costumbres cavadoras/empujadoras) (Hoffman, 1982). Entre los taxones aquí codificados, el desarrollo del terguito intercalar es mayor en *Cryptops* y *Theatops* que en *Scolopocryptops*. No vemos una diferencia significativa entre el estado de *Scolopocryptops* y el de los Scolopendridae.
58. Bordes de los terguitos: 0 – ausentes o sólo presentes en el último terguito; 1 – presentes en la mayoría o la totalidad de los terguitos. Schileyko & Pavlinov (1997, su carácter 16) codificaban la presencia de bordes en la mayoría de los terguitos (nuestro estado 1) como estado apomórfico en los Scolopendromorpha, basándose en consideraciones funcionales. Hay un problema con los datos de los grupos externos: los bordes están ausentes en *Craterostigmus* y los Geophilomorpha, pero presentes en los Lithobiomorpha. La presencia de bordes sirve para diferenciar grupos dentro de los Cryptopidae (ausentes en *Cryptops* y *Theatops*, presentes en *Scolopocryptops*).
59. Espinas tergaes asociadas con cerdas, alineadas longitudinalmente en la línea central: 0 – ausentes; 1 – presentes. Würmli (1979) decía que la asociación constante de espinas gruesas con cerdas dispuestas en filas en una banda longitudinal central es un carácter común a todas las especies de *Thereuopoda*. *Allothereua* comparte esta asociación de espinas y cerdas y la alineación de espinas (Brölemann, 1912, fig. 2).
60. Pleura llena de pequeños pleuritos: 0 – ausente; 1 – presente. Los geofilomorfos tienen una serie de pleuritos (incluidos los llamados escutelo, katopleura, estigmatopleurito y algunos otros pequeños pleuritos) que ocupan la pleura, exceptuando el surco pleural (*sensu* Manton, 1965).
61. Zonas poríferas esternas/glándulas esternas: 0 – ausentes; 1 – presentes (Turcato et al., 1995). Borucki (1996) y Ax (1999) consideraban las zonas poríferas esternas como sinapomorfía de los geofilomorfos, pero Turcato et al. (1995, p. 200) comentaban que su ausencia en los mecistocefálicos es posiblemente plesiomórfica.
62. Sutura en el anillo cuticular que rodea los poros esternas: 0 – ausente; 1 – presente. Turcato et al. (1995) identificaban una sutura en el anillo cuticular que rodea los poros esternas de los Himantariidae (*Himantarium*) y Dignathodontidae (*Henia*) que no está presente en otros geofilomorfos. Hemos codificado a *Pseudohimantarium* basándonos en la condición presente en *Himantarium*.
63. Definición de la zona porífera esternal: 0 – difusa, contorno de la zona de forma variable; 1 – contorno de la zona bien definido, circular o alargado. Los himantáridos y dignatodóntidos tienen en común unas zonas poríferas esternas bien definidas de contorno circular, elíptico o reniforme (Turcato et al., 1995).

64. Primer esternito genital del macho dividido longitudinalmente: 0 – no dividido; 1 – dividido. Attems (1928) caracterizaba a *Lamyctes* por el esternito genital partido del macho. Se observa la misma condición en *Henicops* (ver Borucki, 1996, fig. 102), pero no en los otros hemicópidos codificados aquí. La comparación con los Lithobiidae (esternito indiviso) sugiere que el esternito partido es una sinapomorfía de un clado de los Henicopini que incluye a *Lamyctes* y *Henicops* (no hay datos publicados disponibles sobre los géneros *Lamyctopristus* y *Pleotarsobius*, similares a *Lamyctes*).
65. Pata de sección pentagonal, con espinas marginales en los ángulos: 0 – ausentes; 1 – presentes. Shear et al. (1988) identificaban la sección pentagonal y sus espinas asociadas como una autapomorfía de los escutigermorfos.
66. Proliferación de glándulas telopodales productoras de seda en las patas posteriores: 0 – ausentes; 1 – presentes. Blower (1952) documentó la presencia de glándulas que vertían a poros de la cara interna de varios podómeros distales (fémur a metatarso) de los dos últimos pares de patas en los Lithobiidae (*Lithobius*) y Henicopidae (*Lamyctes*). Su ultraestructura la describió, en una tesis inédita, T. Keil, y hay células glandulares semejantes, piriformes, en las antenas de *Lithobius* (Fuhrmann, 1922) (ver Lewis, 1981, pp. 339-342). Las glándulas telopodales de las patas posteriores segregan hilos pegajosos, parecidos a seda, en los litobiomorfos. Se ha codificado la presencia de las glándulas en otros Lithobiinae y Henicopinae en base a la presencia de poros de distribución similar a los asociados a glándulas telopodales en las patas posteriores de *Lithobius* y *Lamyctes* (ver Minelli, 1993, fig. 8). Lo contrario (ausencia de glándulas en base a la ausencia de poros) es una suposición más dudosa, pero los no-litobiomorfos no tienen proliferación de estos poros en las patas posteriores, ni se les conoce capacidad de producción de seda.
67. Espinas con foseta D/V, a/m/p en el extremo distal de los podómeros: 0 – ausentes; 1 – presentes. Este carácter se refiere a las características espinas distales de los Lithobiidae. Los Henicopidae pueden tener sedas engrosadas, pero carecen de espinas con foseta. No está claro si las espinas distales de las patas de los escutigermorfos son homólogos con las de los litóbidos, como sugería Eason (1964, p. 263).
68. Espuelas tibiales (protuberancias dentiformes a los lados de la mayoría de las tibias): 0 – ausentes; 1 – presentes. La presencia de espuelas tibiales en al menos las patas 1-11 se ha considerado como carácter diagnóstico de los Henicopidae (Chamberlin, 1912; Attems, 1928), incluidos los Anopsobiinae.
69. Tarsos de la serie anterior de las patas troncales divididos en dos partes: 0 – ausente; 1 – presente. Este carácter se incluye sobre todo para distinguir a los Cryptopidae (tarsos indivisos) de los Scolopendridae (tarsos partidos), aunque la variación en la segmentación tarsal también es importante para las hipótesis sistemáticas sobre los Henicopidae (e.g., Attems, 1928). *Henicops maculatus* tiene tres tarsómeros en la serie anterior de patas troncales, pero algunas especies no descritas de *Henicops* del norte de New South Wales y Queensland, en Australia, tienen sólo dos tarsómeros. Se pueden establecer homologías a partir de la posición de las sedas engrosadas en el tarso. Un par de sedas engrosadas que en *H. maculatus* están cada una en el extremo de uno de los dos tarsómeros proximales, en las nuevas especies se encuentran las dos en el podómero proximal. La condición trisegmentada de *H. maculatus* es el resultado de la subdivisión del primer segmento tarsal en otros hemicópidos. Hemos codificado el estado en *H. maculatus* de forma que refleje su relación con el tarso bisegmentado, más que como autapomorfía.
70. Tarsos divididos en muchos segmentos: 0 – tarsos indivisos o bisegmentados; 1 – tarso flageliforme, con muchos segmentos. La constitución anillada de los tarsos de las patas troncales (así como de las antenas) es distintiva de los Scutigermorpha (Dohle, 1985). Pese a la subdivisión flagelar, el tarso de los escutigermorfos está claramente bipartido (carácter 69, estado 1).
71. Espuelas tarsales: 0 – ausentes; 1 – presentes. Estas espuelas consisten en una seda fuerte, o un par de ellas, situadas en el primer segmento tarsal de los Otostigminae (Attems, 1928). Hemos codificado ausencia de espuelas tarsales en las especies que carecen de subdivisión tarsal si no hay espuela en la zona central del tarso. La presencia de espuelas tarsales no depende de la subdivisión tarsal, como lo demuestra la espuela tarsal de *Scolopocryptops*, *Theatops* y *Craterostigmus* (todos ellos con tarsos indivisos).
72. Protarsos con un par de espinas terminales: 0 – ausente; 1 – presente. Verhoeff (1905) y Attems (1926) dividían a los Scutigerae según la presencia (*Scutigera* y géneros próximos) o ausencia (*Thereuopoda*, *Allothereua*) de espinas distales en el protarso.
73. Garfios tarsales: 0 – ausentes; 1 – presentes. Los garfios tarsales son pequeñas cerdas con un gancho apical que están presentes en algunos flagelómeros tarsales de los escutigermorfos. Brölemann (1912, fig. 4) demostró su asociación en *Allothereua maculata* con unos órganos que Verhoeff (1904) llamaba "Tarsal-zapfen".
74. Prefémur de la pata anal con fuerte espina ventral: 0 – ausente; 1 – presente. La presencia de una espina impar en el prefémur de la pata anal es común a la mayoría de los Anopsobiinae (especies de *Anopsobius* en el presente trabajo).
75. Proceso coxopleural de las patas anales: 0 – ausente; 1 – presente. En los Scolopendromorpha está muy generalizada la presencia de una protuberancia distal, normalmente espinosa, en la coxopleura de las patas anales. Schileyko (1996) codificaba esa protuberancia como ausente en *Theatops*, pero Shelley (1997) documentaba la presencia de una extensión central en forma de espuela en el borde coxopleural, que nosotros consideramos como una protuberancia coxopleural. También hay un proceso coxal lobulada, rematada en espina, en los Anopsobiinae.
76. Coxopleuritos de las patas anales: 0 – coxa y pleurito fundidos en un coxopleurito corto; 1 – coxopleurito alargado. Kraus (1998) veía la formación de coxopleuritos en el último segmento portador de patas como sinapomorfía de *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str. Así definido, este carácter está presente, en realidad, en todos los quilópodos, que invariablemente tienen pleuritos fundidos con la coxa formando un solo esclerito basal de la pata del segmento pedífero anal. La apomorfía a la que Kraus (1998) se refería como "coxopleuritos" puede ser no su presencia, sino su fuerte diferenciación en *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str. En los escutigermorfos y litobiomorfos el coxopleurito de la pata anal es más corto que en los Epimorpha, y la primera condición es más semejante a las bases de las patas precedentes.

77. Trocánter de la pata anal: 0 – presente; 1 – diminuto o ausente. Snodgrass (1952) interpretaba la segmentación de la pata de los escolopendromorfos según su musculatura intrínseca, y llegaba a la conclusión de que carece de trocánter. Attems (1930, fig. 335) ilustraba un diminuto trocánter en la pata anal de *Theatops*. El trocánter de la pata anal es bien visible en todos los quilópodos no escolopendromorfos.
78. Proceso prefemoral de la pata anal: 0 – ausente; 1 – presente. En la mayoría de los Scolopendrinae, incluidas las especies de *Scolopendra* y *Cormocephalus* aquí codificadas, el borde interno del prefémur de la pata anal está extendido en forma de protuberancia corta (Koch & Colless, 1986, su carácter 27, llamado “proceso trocánter” o “proceso prefemoral terminal”). Esta protuberancia prefemoral falta en los Cryptopidae y Otostigminae, aunque algunos taxones (e.g. *Theatops spinicaudatus*, Shelley, 1997) pueden llevar una espuela en esa posición.
79. Pata anal sin uña: 0 – uña presente; 1 – uña ausente. Se ha observado la ausencia de uña en la pata anal en diversos geofilomorfos. Aunque Attems (1928) veía su ausencia como diagnóstica para el grupo balofilidos/esquendilidos, hay uñas en las patas anales de algunos esquendilidos (Jones, 1996). La presencia o ausencia de uñas en las patas anales está ligada al dimorfismo sexual en algunos de los taxones aquí considerados [*Henia (Chaetechelyne vesuviana)*] (Eason, 1964).
80. Músculos longitudinales: 0 – músculos esternales y longitudinales laterales unidos; 1 – músculos esternales y longitudinales laterales separados, con tendones segmentales separados. Manton (1965) decía que el estado 1 que acabamos de definir lo comparten *Craterostigmus* y los Epimorpha, mientras que el estado 0 es común a Scutigermorpha y Lithobiomorpha.
81. Posición de tráqueas/espiráculos: 0 – pleural; 1 – abertura en el dorso del terno, con pulmones traqueales especiales.
82. Anisostigmoforia: 0 – ausente (espiráculos presentes en todos los segmentos troncales a partir del segundo segmento pedífero); 1 – presente (espiráculos asociados a los terguitos largos solamente). La heteroterguía (carácter 53) no tiene una correlación precisa con la distribución de los espiráculos en los quilópodos, porque el escolopendromorfo *Plutonium* presenta una ligera heteroterguía pero tiene una distribución de espiráculos de tipo geofilomorfo (estado 0). Como Ax (1999), hemos codificado, por tanto, la heteroterguía y la anisostigmoforia como caracteres independientes.
83. Conexiones longitudinal y transversal entre las ramas traqueales de los segmentos: 0 – ausente; 1 – presente. Las conexiones traqueales se han propuesto como autapomorfía de los Epimorpha s. str. dentro de los Chilopoda (Dohle, 1985; Hilken, 1997). No se han emprendido estudios detallados de las tráqueas de todos los taxones terminales, y nuestra codificación ha extrapolado al nivel de orden la interpretación de Hilken (1997, 1998). En los grupos externos atelocerados, las conexiones traqueales sólo aparecen en los Insecta (probable autapomorfía de los Dicondylia).
84. Espiráculo del primer segmento troncal pedífero: 0 – presente; 1 – ausente. Este carácter va destinado a la separación de los Henicopini (estado 0) del resto de los Lithobiomorpha (estado 1).
85. Diez espiráculos: 0 – ausentes; 1 – presentes (espiráculos en los segmentos troncales 3, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20). En los Chilopoda, el número de espiráculos se corresponde en parte con el número de segmentos troncales portadores de patas (carácter 52). Los Scolopendromorpha ofrecen variación, dentro del grupo, en el número de espiráculos, teniendo la mayoría de los géneros nueve pares (incluidos algunos criptópodos y los escolopendrininos, así como los otostigmininos). *Rhysida* y *Ethmostigmus* se distinguen de otros escolopendromorfos codificados aquí por tener diez espiráculos, frente a los nueve de *Alipes* (falta el espiráculo del segmento 7). Dado que la última condición se da en los Scolopendrinae (*Scolopendra*, *Cormocephalus*) y Cryptopidae (*Cryptops*, *Theatops*) y que la distribución 3, 5, 8, 10, 12, 14 del grupo de nueve espiráculos es típica de los grupos externos (Lithobiomorpha y *Craterostigmus*), se ha codificado la condición de diez espiráculos como posible apomorfía de los Otostigminae.
86. Quiasmas: 0 – ausentes; 1 – presentes. Según Hilken (1997), las anastomosis traqueales con anillos de muda especializados (Minelli, 1985) son una autapomorfía de los geofilomorfos.
87. Músculos espiraculares: 0 – ausentes; 1 – presentes. Hilken (1997) destacaba que los músculos se insertan en los lados dorsal y ventral de los sacos traqueales en *Scolopendra* y *Cryptops* y consideraba la función apodémica del saco traqueal como autapomorfía de los Scolopendromorpha. Hilken (1997) consideraba los músculos espiraculares como generales y exclusivos de los Scolopendromorpha y en consecuencia hemos extrapolado su distribución, aunque hacen falta más datos.
88. Espiráculo con el atrio dividido por válvulas con expansiones alares: 0 – válvulas ausentes; 1 – válvulas presentes. Lewis et al. (1996) documentaban las válvulas con tres solapas que dividen el atrio horizontalmente en *Scolopendra* y otros Scolopendrinae. Schileyko & Pavlinov (1997) codificaban las expansiones alares como presentes en *Theatops*.
89. Espiráculos cribriformes con bultos: 0 – ausentes; 1 – presentes. Los Otostigminae comparten un espiráculo oval que tiene el eje largo orientado en posición dorsoventral, en lugar de longitudinalmente como en los Scolopendrinae. Attems (1928, 1930) empleaba esta distinción taxonómicamente. En *Ethmostigmus*, *Rhysida* y *Alipes* el suelo del atrio espiracular presenta bultos y las aberturas finas de las tráqueas aparecen situadas entre esos bultos (Lewis, 1981).
90. Tenidios: 0 – dispuestos de forma helicoidal; 1 – ausentes, con las tráqueas reforzadas por una red de fibras de quitina. Hilken (1997) comentaba una forma parecida de refuerzo tenidial de las tráqueas en todos los pleurostigmóforos, con el tenidio (uno en *Craterostigmus*, múltiple en otros taxones) helicoidal. Los tenidios son un carácter general de los atelocerados y tienen disposición helicoidal en los hexápodos (Xué et al., 1992). Los tenidios helicoidales pueden ser una simplesiomorfía de los Chilopoda en lugar de una sinapomorfía de los Pleurostigmophora, como pensaba Hilken (1997, 1998). Los Scutigermorpha carecen de verdaderos tenidios y tienen las tráqueas reforzadas por una red de fibras quitinosas (Hilken, 1997), una posible autapomorfía de los Scutigermorpha. Se han extrapolado las codificaciones al nivel de orden según los datos de Hilken.

91. Hemocianina: 0 – ausente; 1 – presente. En los Scutigero-morpha el intercambio gaseoso se da en la hemolinfa, siendo la hemocianina la molécula que transporta el oxígeno, al contrario que en los pleurostigmóforos, en los que se produce un intercambio entre las tráqueas y los tejidos (Hilken, 1997). La codificación presupone que *Allothereua* y *Thereuopoda* comparten la presencia de hemocianina, conocida en *Scutigera* (Mangum et al., 1985) y que los Pleurostigmophora carecen de hemocianina. Echando un vistazo a los grupos externos atelocera-dos, la hemocianina no está presente en los hexápodos (Beintema et al., 1994).
92. Intestino anterior con molleja diferenciada; pared interna de la molleja con protuberancias espinosas: 0 – ausente; 1 – presente. Manton (1965) comentaba que el sistema digestivo de los criptópodos es complejo y diferente del de todos los demás quilópodos. Lewis (1981) resumía los estudios sobre *Scolopendra* y *Ethmostigmus*, así como los de *Cryptops* y *Scolopocryptops*. Mientras los escolopén-dridos y criptópodos difieren en algunos detalles (los criptópodos tienen una configuración especial de “apéndi-ces” en la molleja), la presencia de molleja en el intestino medio es común a los dos grupos. Se han hecho pocos estudios detallados del intestino de los geofilomorfos (ver Lewis, 1981), pero el esófago es estrecho y faltan buche y molleja. Los datos existentes sobre los litobiomorfos y escutigero-morfos indican un intestino anterior corto y ausencia de molleja.
93. Asimetría de los oviductos: 0 – conductos izquierdo y derecho simétricos; 1 – conducto izquierdo rudimentario o ausente. *Theatops* difiere de otros escolopendromorfos estudiados por Prunescu (1997) por la simetría de sus oviductos. En este carácter y el siguiente hemos codifica-do los Scolopendromorpha según los datos publicados de géneros representativos (Prunescu, 1997 y referencias ahí citadas). Entre los géneros de geofilomorfos aquí codifica-dos, hay datos disponibles sobre *Clinopodes* (Schaufler, 1889) y *Strigamia* (Prunescu, 1967); hemos usado a *Dicellyphilus* para codificar los Mecistocephalidae, *Pachymerium* en representación de *Zelanion*, e *Himanta-rium* en representación de *Pseudohimantariuim* (todos descritos por Prunescu, 1967). Para incluir datos de los Henicopinae, se ha codificado *Henicops* sobre la base de *Esastigmatobius* (Prunescu et al., 1996).
94. Glándulas ventrales accesorias del ovario: 0 – presentes; 1 – ausentes. Según Prunescu (1997), todos los quilópo-dos, salvo las hembras de los Scolopendromorpha, tienen glándulas ventrales accesorias (ver el carácter 93 a propósito de las extrapolaciones taxonómicas).
95. Testículo central impar: 0 – número par de testículos simétricos; 1 – un testículo diminuto y poco diferenciado; 2 – testículo impar. Prunescu (1996) llamó la atención sobre la presencia de testículos pares en los Scutigero-morpha y Anopsobiinae, aunque en el segundo caso uno de los miembros del par es diminuto, frente a la presencia de un solo testículo en los Henicopinae y Lithobiidae. Los datos publicados sobre los Henicopinae están limitados a *Esastigmatobius* (Prunescu et al., 1996). Dohle (1985) y Shear & Bonamo (1988) habían sugerido que el testículo impar central de los Lithobiomorpha podría ser una autapomorfía, insistiendo en su formación a partir de un par en la ontogenia. Sin embargo, Prunescu (1996) consi-deraba los testículos impares como apomorfía de todos los Pleurostigmophora excepto los Anopsobiinae. Se basaba en que la ontogenia de los escolopendromorfos se parece a la de los Lithobiidae y Henicopinae en el sentido de que los testículos embrionarios se fusionan para formar un único órgano central. El conducto deferente y las vesículas laterales (carácter 97) se diferencian a partir del órgano central. A la vista de la gran importancia atribuida por Prunescu a éste y al siguiente carácter, y teniendo en cuenta que crean conflicto con caracteres de la morfología externa que apoyan la monofilia de los litobiomorfos, nos hemos resistido a extrapolar las codificaciones más allá de los datos publicados sobre géneros representativos. *Clino-podes* se ha codificado según Breucker (1970) y *Strigamia* según Prunescu (1968). Hemos hecho una excepción para codificar *Henicops* basándonos en el estado de *Esastigma-tobius*, para poder incluir datos sobre los Henicopinae, y hemos usado a *Himantarium* en representación de *Pseu-dohimantarium* (Lewis, 1981) y a *Dicellyphilus* para codificar los Mecistocephalidae (Prunescu, 1968). *Allothe-reua* se ha codificado a partir de *Thereuonema* (Fahlander, 1938). Se ha seguido el mismo sistema en los cinco caracteres genitales masculinos siguientes (96-100).
96. Testículos diferenciados en macrotestículo con *ampulla* y microtestículo: 0 – presente; 1 – ausente. Prunescu (1992, 1996) constataba que los testículos funcionales de los Anopsobiinae (ver también Prunescu & Johns, 1969) estaban diferenciados de manera semejante a los Scutigero-morpha y consideraba ésto como simplesiomorfía.
97. Vesículas testiculares laterales unidas por un conducto deferente central extendido posteriormente: 0 – ausente; 1 – presente. Prunescu (1996) documentaba las vesículas testiculares pares como carácter derivado compartido de *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str.
98. Vesículas testiculares fusiformes: 0 – ausentes; 1 – presentes. Dohle (1985) veía las vesículas testiculares fusiformes como sinapomorfía de los Epimorpha en los que los *vasa efferentia* emanan de ambos lados de los testículos. Las vesículas son sinuosas en *Craterostigmus* (Prunescu et al., 1996). La información sobre grupos de referencia es irrelevante porque el carácter sólo se puede aplicar, lógicamente, a los taxones provistos de vesículas (*Craterostigmus* + Epimorpha s. str.; ver el carácter 97).
99. Número de vesículas testiculares: 0 – un par; 1 – dos o más pares. Los geofilomorfos tienen un solo par de vesículas testiculares (Dohle, 1985; Prunescu, 1996), mientras que *Craterostigmus* y los Scolopendromorpha comparten la presencia de vesículas múltiples pseudome-taméricas (Demange & Richard, 1969; Prunescu, 1996).
100. Asimetría de los conductos eyaculadores: 0 – conductos izquierdo y derecho con desarrollo simétrico; 1 – conduc-to izquierdo rudimentario o ausente. Prunescu (1997) documentaba la dominancia o presencia única del conduc-to eyaculador derecho en varios escolopendromorfos, mencionando la tendencia a la reducción del conducto izquierdo como sinapomorfía de los Scolopendromorpha.
101. Gonópodo femenino usado para manipular huevos individualmente: 0 – ausente; 1 – presente. Ax (1999) trataba el uso del gonópodo femenino en la manipula-ción de los huevos (ver Dohle, 1969, fig. 1 a propósito de *Scutigera*; Lawrence, 1984, fig. 16 sobre *Lithobius*), y la puesta de huevos sueltos, como dos autapomorfías independientes de los Gonopodophora (=Lithobiomorpha + Scutigero-morpha). Aquí la estructura y la función se han considerado como un solo carácter.

102. Segmentación del gonópodo femenino: 0 – tres artejos y uña, con los artejos basales del par de gonópodos separados; 1 – dos artejos, el artejo proximal de cada par de gonópodos parcialmente segmentado, el artejo distal espiniforme; 2 – un solo segmento (Prunescu, 1996). Los gonópodos de los escutigeromorfos (estado 1) se distinguen de los de los litobiomorfos (estado 0) por su segmentación reducida y la fusión central del artejo proximal. Dohle (1985, p. 65) consideraba la fusión de las bases del gonópodo como una autapomorfía de los escutigeromorfos. La generalización de Prunescu (1996) de que los gonópodos de los geofilomorfos tienen un solo segmento podría refinarse para reconocer la articulación de un diminuto segmento distal en los Himantariidae y los Mecistocephalidae.
103. Gonópodo femenino con espinas (macrosetas) en el artejo basal y una uña ancha en el artejo terminal (Dohle, 1985): 0 – ausente; 1 – presente. Shear & Bonamo (1988) señalaban que la presencia de una uña en el gonópodo de los litobiomorfos puede ser una simplesiomorfía, porque da al gonópodo el aspecto de una pata, y hay gonópodos con uñas en los hexápodos. El estado posiblemente sinapomórfico de los Lithobiomorpha no es la mera presencia de una uña, sino su forma maciza y su función en conjunción con las macrosetas. Borucki (1996) consideraba que estos estados pueden ser rasgos primitivos de una conducta manipuladora de huevos individuales que sería basal en los quilópodos [conducta que Ax (1999) interpretaba como apomorfía; ver el carácter 101]. Hemos optado por una codificación menos especulativa, dado que las macrosetas son exclusivas de los Lithobiomorpha.
104. Uña del gonópodo femenino fusionada con el artejo apical: 0 – uña separada; 1 – uña fusionada. Eason (1964) distinguía a los Lithobiidae (estado 1) de los Henicopidae (estado 0) por este rasgo de los gonópodos. Los litobiomorfos aquí considerados se han codificado según la predicción sistemática de Eason.
105. Segmentación del gonópodo masculino en el primer segmento genital: 0 – cuatro segmentos; 1 – dos segmentos; 2 – un solo segmento, rudimentario. La codificación de la segmentación del gonópodo masculino concuerda con la interpretación de los caracteres basales descrita por Prunescu (1996). Comparando los gonópodos bisegmentados de los Geophilomorpha (estado 1) y los gonópodos unisegmentados y rudimentarios de los Lithobiidae (estado 2), Prunescu consideraba el estado cuatrisegmentado de los Henicopidae como plesiomórfico, al ser el “más completo” (i.e., el más semejante a una pata). La falta de gonópodos en *Craterostigmus* y los Scolopendromorpha se ha codificado como inaplicabilidad.
106. Gonópodo masculino en el segundo segmento genital: 0 – presente; 1 – ausente. Los Scutigermorpha se distinguen de los otros quilópodos porque el macho tiene un gonópodo unisegmentado en el segundo segmento genital. Prunescu (1996) veía la pérdida del segundo gonópodo como apomórfica en los Pleurostigmophora; Dohle (1985), de igual manera, consideraba la presencia de dos pares de gonópodos como plesiomórfica en los Chilopoda. Aunque la comparación con grupos externos no es informativa, la descripción que hace Heymons (1901) de dos pares de yemas de extremidades detrás de las patas anales en el primer estadio postembrionario de *Scolopendra* sugiere que los gonópodos pares de los Scutigermorpha son plesiomórficos.
107. Órganos anales: 0 – ausentes; 1 – presentes durante la ontogenia; 2 – presentes sólo en individuos juveniles. La presencia en los Lithobiidae de un poro anal (y un órgano anal) en los estadios larvarios y primeros estadios postlarvarios, pero no en los adultos (Rosenberg, 1984) se reconoce desde hace tiempo como distintiva respecto a los Henicopidae, en los que el poro anal está presente durante la ontogenia (Chamberlin, 1912). Seguimos la interpretación que hace Borucki (1996) de la “cápsula anal” de *Craterostigmus* en el sentido de que incorpora órganos anales (ver Borucki & Rosenberg, 1997). Las codificaciones de los Geophilomorpha se han hecho según la presencia o ausencia de poros anales (o la posibilidad de apreciar los órganos a través de la cutícula). Deducimos que la ausencia de órganos anales en *Scolopendra* (Lewis, 1981) es general en los Scolopendromorpha.
108. Órganos coxales: 0 – ausentes; 1 – presentes. La homología de los órganos coxales está bien sustentada en los Pleurostigmophora, en base a semejanzas de detalle en su estructura en los litobiomorfos (Littlewood, 1983; Rosenberg, 1983a), escolopendromorfos (Rosenberg, 1983b) y geofilomorfos (Rosenberg, 1982). Su ausencia en los Scutigermorpha fue interpretada por Fahlander (1938) y Prunescu (1996) como pérdida secundaria, interpretación que se apoya en argumentos ecológicos.
109. Distribución de los órganos coxales: 0 – en los cuatro últimos pares de patas; 1 – en los dos últimos pares de patas; 2 – sólo en el último par de patas. La distribución de los órganos coxales se ha codificado como carácter separado de su presencia/ausencia (carácter 108). Los Lithobiidae y la mayoría de los Henicopinae presentan el estado 0 (todos los representantes codificados aquí), mientras que los Anopsobiinae aquí codificados presentan el estado 1 (aunque el estado 0 se da en *Ghilarovella* y *Shikokuobius*). Los Epimorpha s. str. tienen los poros coxales restringidos al último par de patas. La codificación de *Craterostigmus* parte de la base de que la cápsula anogenital incorpora los órganos coxales (Prunescu, 1996).
110. Disposición de los poros coxales: 0 – pocos poros dispuestos en línea; 1 – numerosos poros pequeños dispersos por las coxopleuras, o gran campo de poros; 2 – uno o dos poros grandes que se abren a un órgano coxal expandido; 3 – roseta de órganos coxales que se abren a una foseta, sin poros externos. El estado 0 caracteriza a los Lithobiomorpha excepto los Ethopolyinae, que en los adultos presentan el estado 1. Su ontogenia, sin embargo, revela una transformación del estado 0 al estado 1 (Chamberlin, 1925, pl. 2). El estado 2 lo comparten los Ballophilidae y los Schendylidae (Attems, 1928); al menos en el caso de los esquendilidos, los órganos coxales son grandes y lobulados (Pereira & Coscaron, 1976). Algunos geofilidos (*Clinopodes* y *Tuoba*; Jones, 1988) presentan el estado 3.
111. Tela del espermatóforo: 0 – ausente; 1 – presente. Se sabe de telas espermatofóricas en *Geophilus* (codificado en representación de *Clinopodes*; Klingel, 1959), *Lithobius* (Demange, 1956; Klingel, 1960a), *Scolopen-*

dra (Klingel, 1960b) y *Cormocephalus* (Brunhuber, 1969; Lawrence, 1984). Aunque se ha citado, de forma verosímil, como sinapomorfía de los Pleurostigmophora (Dohle, 1985), la muestra es muy incompleta. Tomamos nota de la interpretación de Dohle (1990) de un cono situado tras el esternito genital de *Craterostigmus* como aparato "Spinngriffel", y de la reinterpretación del llamado "pene" como hilera (Brunhuber & Hall, 1970). A falta de un estudio comparativo más detallado de estas estructuras, hemos restringido la codificación a los taxones en los que se haya observado tela espermatofórica. La presencia de un solo par de glándulas accesorias masculinas vestigiales en los Scutigermorpha, frente a los dos pares de los Pleurostigmophora, puede ir unido a la presencia o ausencia de la tela espermatofórica si las glándulas accesorias son la fuente del material de la tela (Brunhuber & Hall, 1970).

112. Espermátforo reniforme con pared fuerte de varias capas: 0 – ausente; 1 – presente (Dohle, 1985; Borucki, 1996). Entre los taxones aquí codificados, se sabe de la presencia de un espermátforo de tres capas en *Scolopendra* (Demange, 1945), *Ethmostigmus* (Rajulu, 1969), *Cormocephalus* (Bruhuber, 1969) y *Rhysida* (Demange & Richard, 1969). *Cryptops* tiene un espermátforo de dos capas (Demange, 1945).
113. Invaginación ventral del espermátforo: 0 – ausente; 1 – presente. El espermátforo de los Scolopendridae se distingue del de los Cryptopidae por la invaginación longitudinal de su superficie ventral (Demange & Richard, 1969).
114. Dimorfismo espermático: 0 – ausente; 1 – con microesperma y macroesperma. Se conocen espermatozoides de dos tamaños en los Symphyla y en todos los órdenes de los quilópodos excepto los Geophilomorpha (Jamieson, 1987; Carcupino et al., 1999). Dado que los caracteres espermáticos se han investigado de forma limitada en los quilópodos, hemos partido de una serie de suposiciones de monofilia de grupos para incluir la mayor cantidad posible de datos. Las codificaciones de *Scolopendra*, *Cryptops*, *Clinopodes* y *Strigamia* emplean datos de especies diferentes (congenéricas) de las usadas en la matriz molecular, se ha utilizado a *Himantarium* y *Stigmatogaster/Haplophilus* (Beniouri, 1985) en representación de *Pseudohimantarium*, y se ha usado a *Pachymerium* (Mazzini et al., 1991) en representación de *Zelanion* (Pachymeriinae). Estas extrapolaciones taxonómicas también se han hecho en los caracteres 115-116, relacionados con el esperma.
115. Cresta espiral en el núcleo: 0 – ausente; 1 – presente. La cresta espiral es distintiva de los Chilopoda (Dohle, 1985; Jamieson, 1987).
116. Centriolo del esperma con capítulo alargado y lingüiforme y reborde que rodea el acetábulo formado por el borde posterior del núcleo: 0 – ausente (pieza conectora con acetábulo sésil); 1 – presente. Jamieson (1986, 1987) consideraba el capítulo alargado y el reborde nuclear peciolado como carácter derivado compartido de los Lithobiomorpha y parte de los Geophilomorpha (i.e., presente en *Clinopodes* y *Haplophilus* pero ausente en *Necrophloeophagus*).
117. Órganos de Tömösváry: 0 – presentes; 1 – ausentes. La homología de los órganos de Tömösváry de los Myriapoda (excepto los Epimorpha s. str. y algunos Diplopo-

da) con el *pseudoculus* de los Protura y los órganos postantennales de los Collembola se ve respaldada por su posición similar, su innervación protocerebral y ciertos detalles ultraestructurales (Haupt, 1979; Bitsch & Bitsch, 1998). Hemos codificado el órgano de Tömösváry como presente en *Craterostigmus* en atención al órgano anillado presente en un esclerito triangular que hay al lado del clipeo (Shear & Bonamo, 1988, fig. 50; Dohle, 1990, fig. 2). La forma y posición de este órgano son comparables con el órgano de Tömösváry de los Lithobiomorpha (especialmente los Henicopidae, en los que el órgano de Tömösváry está situado en la parte anterior del pleurito cefálico). En los Epimorpha, el órgano de Tömösváry fue identificado por un grupo de células del embrión (*Scolopendra* fide Lewis, 1981, basado en Heymons, 1901), pero Fahlander (1938) y Borucki (1996) discuten esta homología.

RESULTADOS

Análisis morfológico—

La estrategia de búsqueda adoptada dio 79 árboles de 170 cambios de estado (Índice de Consistencia 0.77; Índice de Retención 0.94). 994 de 1000 réplicas encontraron árboles de longitud mínima y la búsqueda adicional de árboles mediante el comando *jump* no generó árboles adicionales de longitud mínima, lo que podría indicar que se han encontrado todos los árboles máximo-parsimoniosos.

El consenso estricto de estos 79 árboles (Fig. 3) muestra que la monofilia de los órdenes Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha y Geophilomorpha no presenta la menor ambigüedad. El índice de soporte de Bremer de cada orden, salvo los Lithobiomorpha, excede los cuatro cambios de estado, mientras que la no-monofilia de los Lithobiomorpha exige cuatro cambios de estado extra. También hay fuerte soporte de Bremer para una relación de grupos hermanos entre *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str. Hacen falta tres pasos extra para colapsar la relación de grupos hermanos entre los Scolopendromorpha y los Geophilomorpha. Las relaciones internas de los Lithobiomorpha se ajustan a las clasificaciones tradicionales (Eason, 1992); los Lithobiidae y los Henicopidae son grupos hermanos, ambos monofiléticos, y la división básica dentro de los Henicopidae es entre Anopsobiinae y Henicopinae. Dentro de los Scolopendromorpha, los grupos tradicionales de Scolopendridae, Scolopendrinae y Otostigminae son monofiléticos. Sin embargo, los datos morfológicos no apoyan el concepto tradicional de los Cryptopidae como clado; *Cryptops*, *Theatops* y *Scolopocryptops* se resuelven como grado parafilético en la base de los Scolopendridae. Esta conclusión de no-monofilia de los Cryptopidae concuerda con una hipótesis propuesta por Schileyko (1996), aunque hay que advertir que los caracteres que colapsan a los Cryptopidae muestran todos ellos homoplasia.

Mientras la morfología proporciona resolución explícita en los parentescos dentro de los órdenes y en los parentescos internos de los escutigermorfos, lithobiomorfos y scolopendromorfos, las relaciones dentro de las familias de los geofilomorfos son extremadamente ambiguas. El árbol consenso de los Geophilomorpha está prácticamente sin resolver, y hacen falta caracteres adicionales para determinar los parentescos dentro del grupo. Esperamos con interés nuevas investigaciones de la morfología de los geofilomorfos (Foddai, 1998).

El escaso soporte de la monofilia de los Lithobiomorpha ha sido una constante en estudios de filogenia de quilópodos (Dohle, 1985; Borucki, 1996) y, de hecho, Prunescu (1996)

descartaba los Lithobiomorpha como clado. Hemos incorporado los dos caracteres de la genitalia masculina empleados por Prunescu que contradicen la monofilia de los litobiomorfos y los henicópidos (caracteres 95 y 96) y los hemos codificado de forma que reflejen la interpretación filogenética de dicho autor. En el contexto de un mayor conjunto de datos morfológicos, los Lithobiomorpha y los Henicopidae resultan confirmados como clados. Los caracteres que sirven como sinapomorfias de los litobiomorfos son: características especiales de las sedas de la pieza lateral del labro (carácter 20), sedas plumosas del tarso del telópodo de la mx2 (carácter 37), glándulas telopodales productoras de seda en las patas posteriores (carácter 66) y el distintivo complejo de macrose-das/uña del gonópodo femenino (carácter 103). El reborde lateral de la placa cefálica (carácter 8) está también restringido a los Lithobiomorpha. El taxon Henicopidae está respaldado por dos caracteres exclusivos: un pleurito forcipular que confluye ventralmente (carácter 40) y las espuelas tibiales (carácter 68). Algunos otros caracteres exclusivos de los Lithobiomorpha, como la presencia de poros coxales en múltiples patas (carácter 109, estados 0 y 1), al igual que la alineación de estos poros (carácter 110, estado 0) son quizás caracteres del plan de base de los Pleurostigmophora. Sin embargo, esta interpretación se apoya en modelos evolutivos ("Por lo general, en los Chilopoda la evolución presenta una tendencia a simplificar los rasgos de los diferentes sistemas u órganos": Prunescu, 1996, p. 305) y no en pruebas obtenidas por comparación con los grupos externos, que en este caso no eran aplicables. Puede que la presencia de poros coxales en *justamente* cuatro patas sea una sinapomorfia de los Lithobio-morpha. Igualmente, mientras que la existencia de gonópodos femeninos relativamente complejos es un estado basal plausible de los Pleurostigmophora, es posible que una segmentación de exactamente tres segmentos mas una uña (carácter 102, estado 0) sea una sinapomorfia de los Lithobio-morpha. La misma lógica es aplicable al aumento de segmen-tación de los gonópodos masculinos de los Henicopidae; mientras un número mayor de segmentos es probable que sea una plesiomorfia de los Chilopoda (Prunescu, 1996), la presencia de exactamente cuatro segmentos (con una protuberancia terminal sediforme) se observa sólo en los Henicopidae y puede ser una sinapomorfia de ese grupo. Nuestra codifica-ción ha dejado sitio para esas posibilidades, en vez de relegar las semejanzas segmentales detalladas a una semejanza plesiomorfica. Se pueden derivar más sinapomorfias de los litobiomorfos a partir de algunos caracteres distintivos del sistema nervioso estomogástrico en *Lithobius*, aunque no hemos empleado estos caracteres en el análisis debido a lo incompleto de la muestra taxonómica. Seifert (1967) indicaba que *Lithobius* difiere del resto de los Chilopoda por tener dos pares de nervios labrales (frente al par de los otros órdenes) y un *nervus connectivus* que une el ganglio frontal con el sincerebro.

Análisis molecular y combinado—

El árbol molecular, que incluye grupos externos de hexápo-dos y diplópodos (relación gap/cambio= 1; relación Trans-versión/Transición (Tv/Ts) = 2), concuerda con la hipótesis de que en los Chilopoda la división basal se da entre Notos-tigmophora y Pleurostigmophora (Fig. 2). Entre los grupos monofiléticos tradicionales de este árbol están los Scutigero-morpha, Pleurostigmophora, Lithobiomorpha, Lithobiidae, Henicopidae, Anopsobiinae, Henicopinae, Epimorpha *s. str.*, Scolopendromorpha, Scolopendridae, Scolopendrinae,

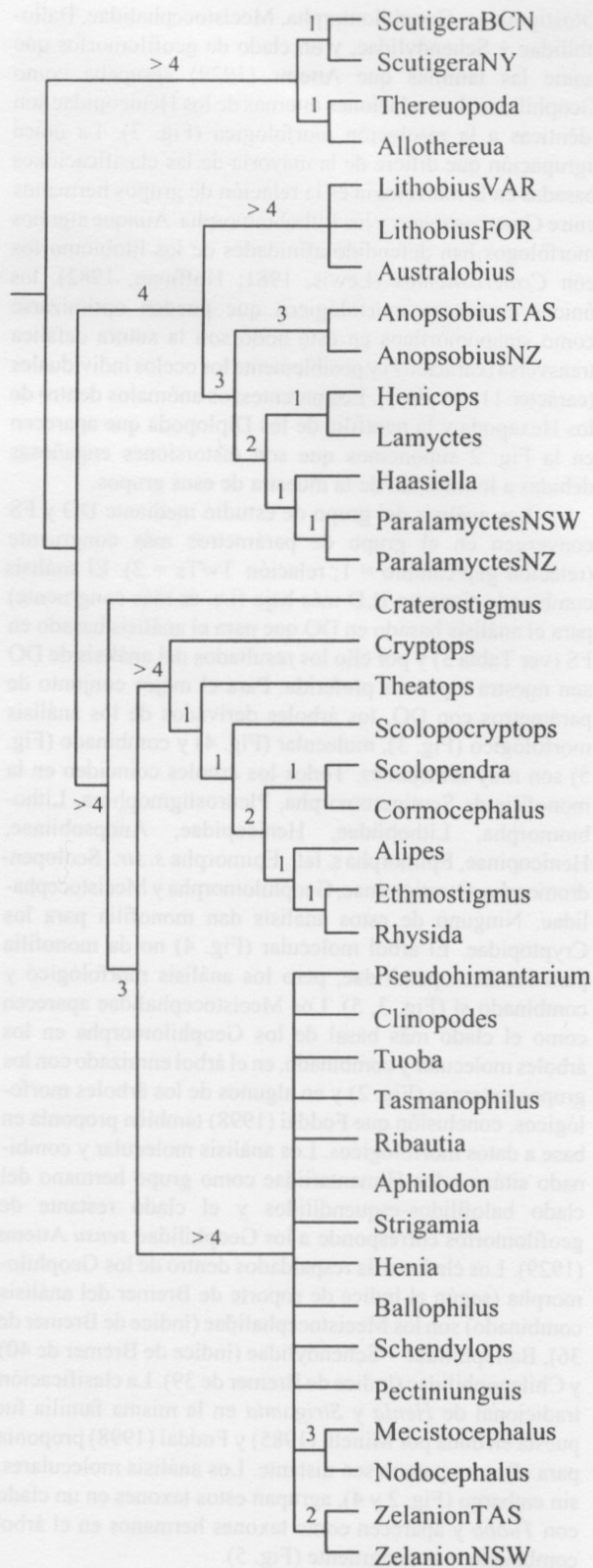


Fig. 3.- Consenso estricto de los 79 árboles más cortos (170 cambios de estado), encontrado mediante búsqueda heurística de la matriz de datos morfológicos. Los números de las ramas indican el soporte de Bremer. La raíz se ha situado entre los Scutigera y los Pleurostigmophora.

Fig. 3.- Strict consensus of the 79 shortest trees (170 steps) found after heuristic search of the morphological data matrix. Numbers on branches indicate Bremer support. The root has been placed between the Scutigera and the Pleurostigmophora.

Otostigminae, Geophilomorpha, Mecistocephalidae, Ballophilidae + Schendylidae, y un clado de geofilomorfos que reúne las familias que Attems (1929) agrupaba como Geophilidae. Las relaciones internas de los Henicopidae son idénticas a la resolución morfológica (Fig. 3). La única agrupación que difiere de la mayoría de las clasificaciones basadas en la morfología es la relación de grupos hermanos entre *Craterostigmus* y los Lithobiomorpha. Aunque algunos morfólogos han defendido afinidades de los lithobiomorfos con *Craterostigmus* (Lewis, 1981; Hoffman, 1982), los únicos caracteres morfológicos que pueden optimizarse como sinapomórficos en este nodo son la sutura cefálica transversa (carácter 7) y posiblemente los ocelos individuales (carácter 11, estado 3). Los parentescos anómalos dentro de los Hexapoda y la parafilia de los Diplopoda que aparecen en la Fig. 2 suponemos que son distorsiones engañosas debidas a lo limitado de la muestra de esos grupos.

Los análisis del grupo de estudio mediante DO y FS convergen en el grupo de parámetros más congruente (relación gap/cambio = 1; relación Tv/Ts = 2). El análisis combinado tiene un ILD más bajo (i.e. es más congruente) para el análisis basado en DO que para el análisis basado en FS (ver Tabla 3) y por ello los resultados del análisis de DO son nuestra hipótesis preferida. Para el mejor conjunto de parámetros con DO, los árboles derivados de los análisis morfológico (Fig. 3), molecular (Fig. 4) y combinado (Fig. 5) son muy semejantes. Todos los árboles coinciden en la monofilia de Scutigeraomorpha, Pleurostigmophora, Lithobiomorpha, Lithobiidae, Henicopidae, Anopsobiinae, Henicopinae, Epimorpha s. lat., Epimorpha s. str., Scolopendromorpha, Otostigminae, Geophilomorpha y Mecistocephalidae. Ninguno de estos análisis dan monofilia para los Cryptopidae. El árbol molecular (Fig. 4) no da monofilia para los Scolopendridae, pero los análisis morfológico y combinado sí (Fig. 3, 5). Los Mecistocephalidae aparecen como el clado más basal de los Geophilomorpha en los árboles molecular y combinado, en el árbol enraizado con los grupos externos (Fig. 2) y en algunos de los árboles morfológicos, conclusión que Foddai (1998) también proponía en base a datos morfológicos. Los análisis molecular y combinado sitúan a los Himantariidae como grupo hermano del clado balofilidos-esquendílidos y el clado restante de geofilomorfos corresponde a los Geophilidae *sensu* Attems (1929). Los clados más respaldados dentro de los Geophilomorpha (según el índice de soporte de Bremer del análisis combinado) son los Mecistocephalidae (índice de Bremer de 36), Ballophilidae + Schendylidae (índice de Bremer de 40) y Chilenophilidae (índice de Bremer de 39). La clasificación tradicional de *Henia* y *Strigamia* en la misma familia fue puesta en duda por Minelli (1985) y Foddai (1998) proponía para ellos un parentesco distante. Los análisis moleculares, sin embargo (Fig. 2 y 4), agrupan estos taxones en un clado con *Tuoba* y aparecen como taxones hermanos en el árbol combinado más congruente (Fig. 5).

A nivel molecular, una de las regiones excluidas del análisis, la zona 41, presenta una inserción extraordinaria que tuvo lugar al menos dos veces en los ciempiés, en un antepasado común de (*Henicops* + *Lamyctes*) y en el antepasado común de todas las familias de geofilomorfos representadas excepto los Mecistocephalidae. La presencia de esta gran inserción (hasta 300 bases en algunos taxones; Tabla 4) no se ha incluido en los análisis, pero corrobora la posición basal de los Mecistocephalidae dentro de los Geophilomorpha, puesto que los mecistocefálicos presentan el estado plesiomórfico en los Chilopoda. El fuerte respaldo de los datos moleculares para la agrupación de *Lamyctes* y *Henicops* (índice de soporte

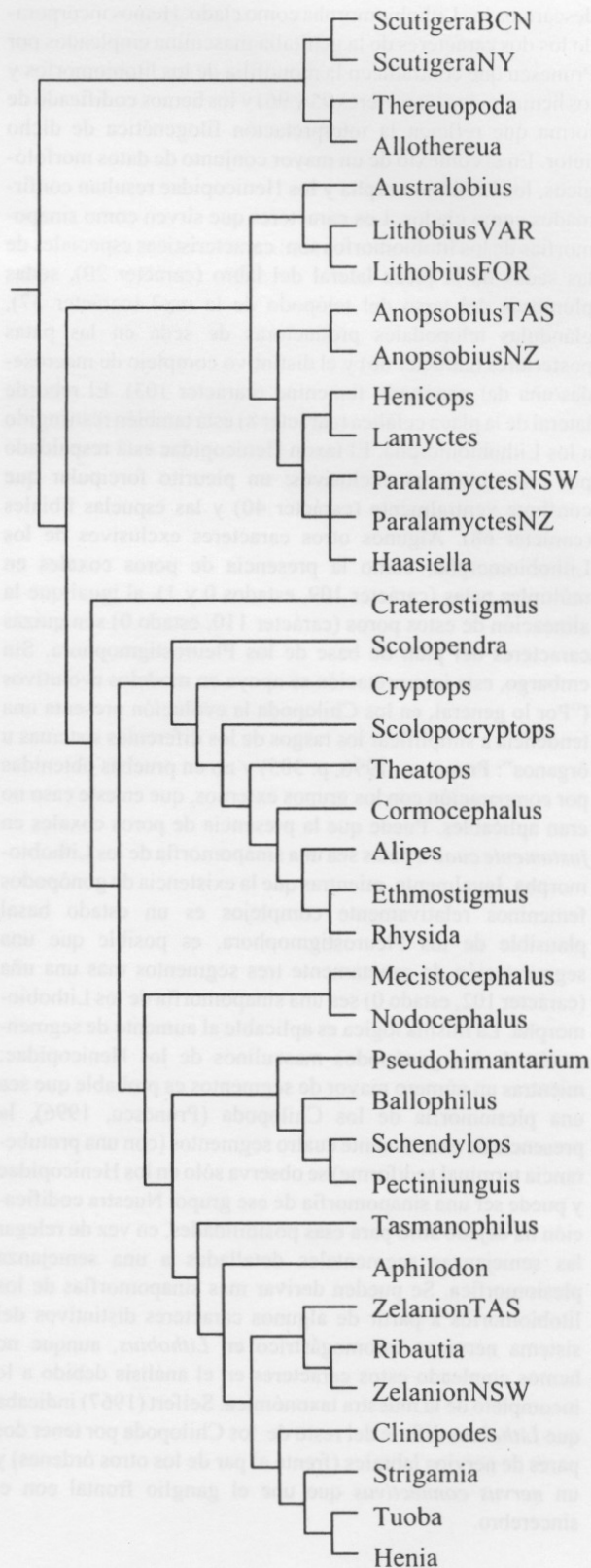


Fig. 4.- Árbol molecular (ARNr 18S + 28S) (2496 cambios de estado) basado en DO para el conjunto de parámetros que minimiza la incongruencia en el análisis combinado (relación gap/cambio = 1; relación Tv/Ts = 2).

Fig. 4. - Molecular (18S + 28S rDNA) tree (2496 steps) using DO for the parameter set that minimises incongruence in the combined analysis (Gap/change ratio = 1; Tv/Ts ratio = 2).

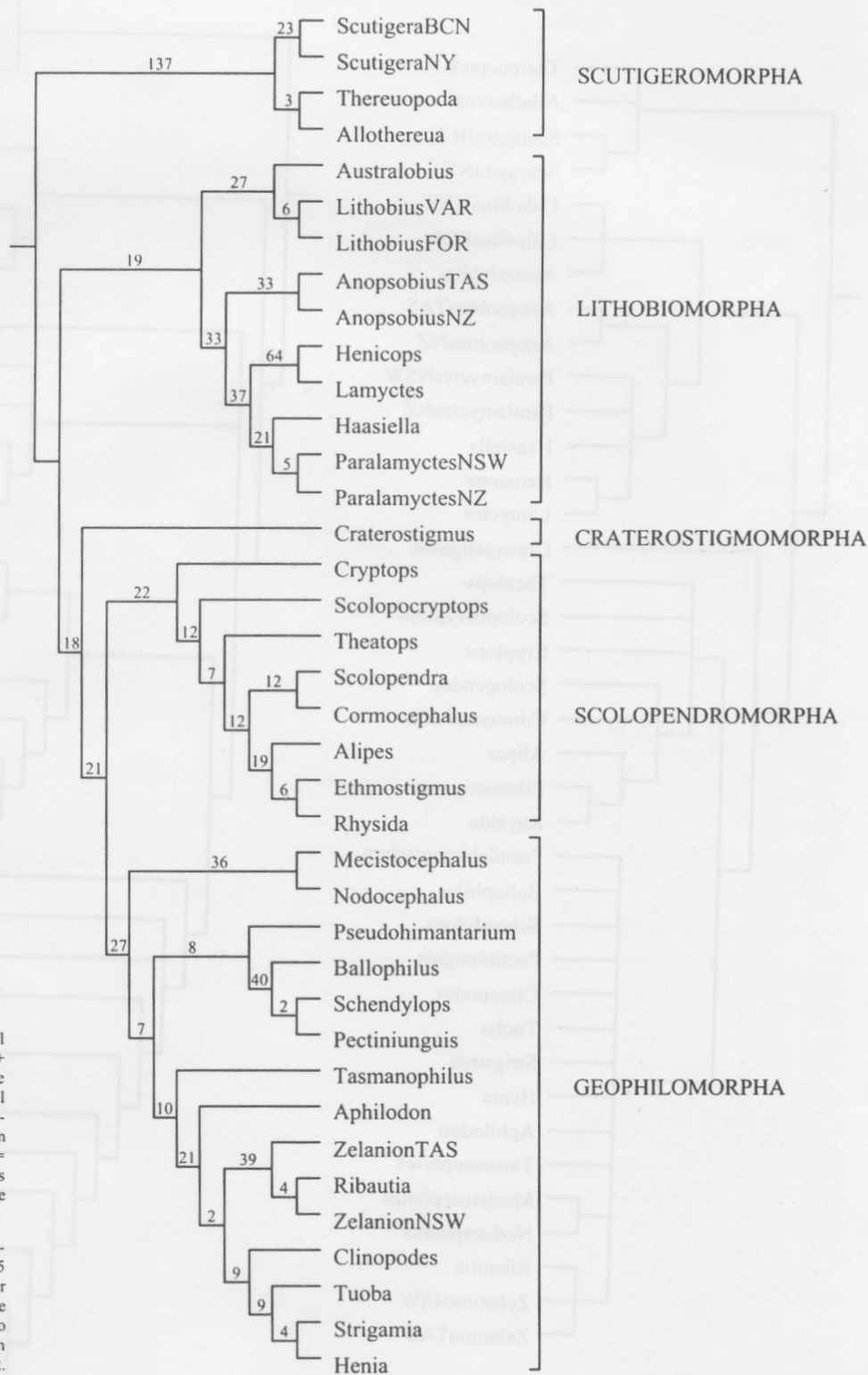


Fig. 5.- Árbol resultante del análisis combinado (molecular + morfológico) (2845 cambios de estado) basado en DO para el conjunto de parámetros que minimizaba la incongruencia (relación gap/cambio = 1; relación Tv/Ts = 2; ILD = 0'00316). Los números de las ramas indican el índice de soporte de Bremer.

Fig. 5.- Combined analysis (molecular + morphology) tree (2845 steps) using DO for the parameter set that minimised incongruence (Gap/change ratio = 1; Tv/Ts ratio = 2; ILD = 0.00316). Numbers on branches indicate Bremer support.

de Bremer de 64 en la Fig. 5) es congruente con una llamativa sinapomorfia morfológica de estos géneros, la división del primer esternito genital del macho (carácter 64).

La Fig. 5 representa nuestro cladograma óptimo de los Chilopoda, basado en el mayor número de datos de caracteres y realizado con los parámetros que minimizan la incongruencia. La sensibilidad de los clados a los costes de las inserciones y las transversiones/transiciones se ilustra en la Fig. 6, que es el consenso estricto de todos los árboles

producidos por los 12 conjuntos diferentes de parámetros de DO. La monofilia de los órdenes Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha y Geophilomorpha se ve confirmada por todos los análisis, al igual que los clados Pleurostigmophora, Lithobiidae, Henicopidae, Anopsobiinae, Henicopinae, Epimorpha s. lat., Epimorpha s. str., Scolopendridae, Otostigminae, Mecistocephalidae, Chileophilidae y clados de grupos incluidos en los Henicopinae y Otostigminae.

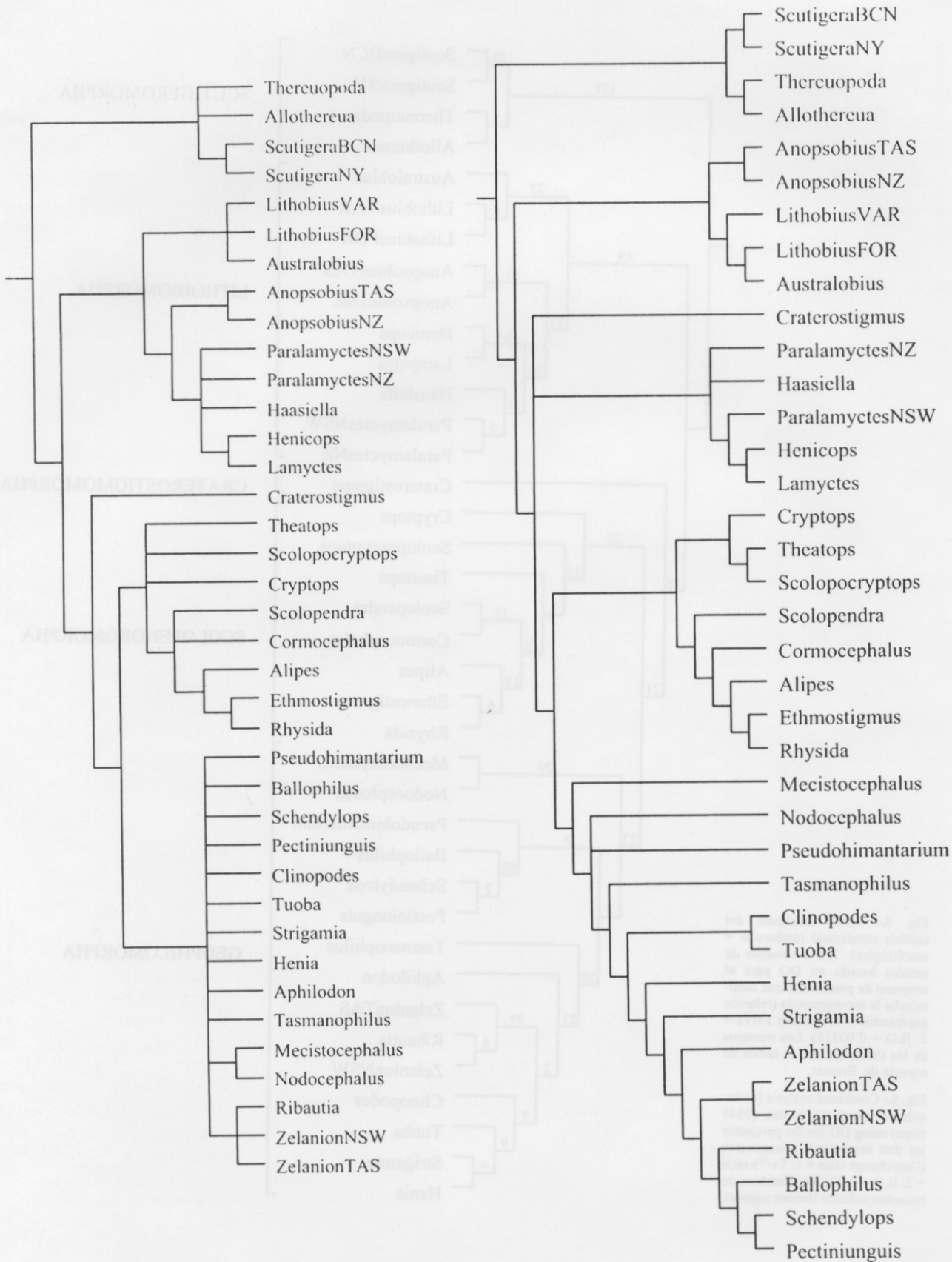


Fig. 6.- Consenso estricto de los árboles obtenidos mediante DO para los análisis combinados del total de 12 conjuntos de parámetros.

Fig. 6. - Strict consensus of the trees obtained using DO for the combined analyses for all 12 parameter sets.

Fig. 7.- Árbol resultante del análisis combinado (molecular + morfológico) (3273 cambios de estado) basado en FS para el conjunto de parámetros que minimizaba la incongruencia (relación gap cambio = 1: relación Tv Ts = 2. ILD = 0'02169).

Fig. 7.- Combined analysis (molecular + morphology) tree (3273 steps) using FS for the parameter set that minimised incongruence (Gap change ratio = 1: Tv Ts ratio = 2: ILD = 0.02169).

Tabla 3

Longitudes de los árboles de las tres particiones independientes: MOR (morfología), MOL (molecular: ARNr 18S + 28S) y TOT (análisis combinado: MOR + MOL) en diferentes GAP (relación de coste inserción/cambio) y TV/TS (relación de coste transversiones/transiciones) en DO y FS. ILD indica incongruencia de caracteres, que en ambos casos se ha minimizado para GAP = 1 y TV/TS = 2.

Table 3

Tree lengths for the three independent partitions: MOR (morphology), MOL (molecular: 18S + 28S rRNA), and TOT (combined analysis: MOR + MOL) at different GAP (gap/change cost ratio) and TV/TS (transversion/transition cost ratio) for DO and FS. ILD indicates character incongruence, which in both cases is minimised for GAP = 1, and TV/TS = 2.

**Optimización directa/
Direct Optimisation**

GAP	TV/TS	MOR	MOL	TOT	ILD
1	0	170	786	964	0.00830
1	1	170	1677	1858	0.00592
1	2	340	2496	2845	0.00316
1	4	680	4062	4785	0.00899
2	0	340	1114	1484	0.02022
2	1	340	2041	2400	0.00792
2	2	680	3158	3898	0.01539
2	4	1360	5381	6863	0.01778
4	0	680	1651	2451	0.04896
4	1	680	2652	3398	0.01942
4	2	1360	4360	5886	0.02820
4	4	2720	7624	10804	0.04258

Estados fijos/ Fixed states

GAP	TV/TS	MOR	MOL	TOT	ILD
1	0	170	895	1101	0.03270
1	1	170	1919	2136	0.02200
1	2	340	2862	3273	0.02169
1	4	680	4651	5487	0.02843
2	0	340	1257	1660	0.03795
2	1	340	2323	2753	0.03269
2	2	680	3627	4449	0.03192
2	4	1360	6154	7815	0.03852
4	0	680	1899	2703	0.04587
4	1	680	3009	3835	0.03807
4	2	1360	4960	6619	0.04517
4	4	2720	8747	12044	0.04791

El análisis combinado basado en FS (incongruencia mínima con relación inserción/cambio = 1; relación Tv/Ts = 2) ha dado cinco árboles de longitud 3.273. Estos árboles (consenso estricto en la Fig. 7) presentan parafilia en los Lithobiomorpha, que aparecen divididos en dos clados, un clado basal de pleurostigmóforos que incluye a Lithobiidae y Anopsobiinae, y un clado que incluye a los demás henicópidos (=Henicopinae). La no-monofilia de los Henicopidae entra en fuerte contradicción con los resultados, más congruentes, de DO, en los que Anopsobiinae + Henicopinae es uno de los clados más respaldados de los Chilopoda (soporte de Bremer de 33 en la Fig. 5). Los árboles de FS se contradicen respecto a la posición de *Craterostigmus*, que aparece como grupo hermano de los Epimorpha s. str. o de los Henicopinae (no se han ilustrado estos árboles). Otra diferencia con el árbol óptimo de DO es que FS da monofilia para los Cryptopidae, pero no-monofilia para los Mecistocephalidae, aunque los dos mecistocefálicos están también en posición basal en los Geophilomorpha (pese a que *Nodocephalus* aparece agrupado con *Pseudohimantarium* en algunos de los árboles).

Para terminar, la muestra taxonómica optimizada en las secuencias 18S y 28S de este estudio respalda las conclusiones de Giribet et al. (1999) de que las indicaciones filogenéticas ofrecidas por estos genes son ampliamente congruentes con la morfología. Usando optimización directa (DO), los datos moleculares por sí mismos dan monofilia para los cuatro

grandes órdenes de los quilópodos, una división basal entre Scutigleromorpha y Pleurostigmophora y relaciones de grupos hermanos entre *Craterostigmus* y los Epimorpha s. str. Las relaciones internas de algunos órdenes (en especial los Lithobiomorpha) son enteramente congruentes entre la morfología y la partición de datos moleculares. Los datos moleculares contribuyen a resolver los parentescos internos dentro de los geofilomorfos (e.g., reconociendo la posición de los Mecistocephalidae como grupo hermano de los otros Geophilomorpha). Sin embargo, los detalles de las relaciones a nivel familia de los geofilomorfos son sensibles al método de optimización (optimización directa/DO frente a estados fijos/FS). Esta inestabilidad puede mejorarse mediante el uso de una mayor muestra taxonómica de Geophilomorpha y una mejora de la matriz de caracteres morfológicos para este orden.

AGRADECIMIENTOS

Damos las gracias a Henrik Enghoff, Jean-Jacques Geoffroy, Dick Jones, Bob Mesibov, Alessandro Minelli, Kjell Magne Olsen, Luis Pereira, Antoni Serra, Bill Shear, Rowland Shelley, Nobuo Tsurusaki y John Wenzel por ejemplares e identificaciones, a Wolfgang Dohle por su discusión sobre los caracteres morfológicos y a Antonio Melic por proponer la preparación de este capítulo. G.G. ha contado con el apoyo de una beca de investigación postdoctoral Lerner-Gray del AMNH.

Tabla 4
Zona 41 de algunos de los taxones incluidos en los análisis.

Table 4
Region 41 of some of the taxa included in the analyses.

<i>Scutigera</i> NY						
1	ACGATCGATT	TGGGCGAGCT	GTTTCCTTCC	CTCGCGTAGG	AGCGGCACTG	CCTCCGTCGG
61	TCGATAA					
<i>Thereuopoda</i>						
1	ACGATCGATT	TGGGCGAGCT	GTTTCCTGCC	TTCACGGTAG	GAGCGGCACT	GCCTCCGTTG
61	GTCGATAA					
<i>Lithobius</i> VAR						
1	ACGACTGATC	CCGGGGTGCC	GGGCCCTCTT	CGNGGGGGAA	CGGTGTTGCC	TCCGTCAGTT
61	GTTCCG					
<i>Australobius</i>						
1	ACGACCGATC	CCGGGGTGCC	GGTGCCCTCT	TCGGGGGGAA	CGGTGTTGCC	TCTGTCCGTT
61	GATCG					
<i>Anopsobius</i> TAS						
1	ACGACCGATT	CCGGGGTGG	GGCCGSTGCC	CCTGCCTCCG	CGTTTACTCC	TCCGCAGGGG
61	TTTTCGTGGA	TGCGCGGGGA	CTGCCGTTT	CCTTTCCTC	TGTCGGTCTA	TATAAG
<i>Anopsobius</i> NZ						
1	ACGACCGATC	CCGGGGTGCC	GGGCCCTCC	CTCGCGGGG	GAACCGGTTT	GGCCTCTGTC
61	GGTCGACAAG					
<i>Henicops</i>						
1	CTGGCCATA	CCATCGGTGC	GCCGTTACCG	TGCCTTCGCG	AACCGCGGT	AGGTGCCGTT
61	GTCGTTTTTC	ATTCACCCTA	AGTCTTTATC	TAATTGATGC	CGTAGTCGTT	TTTTAATCTC
121	CGGTGCGTTF	TGCTTGCGGG	CACGTGAACG	TTTCTTGACA	TCCCGTCCG	GGTTTGAGGG
181	TCGGCGTGT	TCGGCACGNT	TGGTCTTCTT	GTTGCGGTCG	GTCACCTGTT	TTGGAGCTTT
241	GNTGTCTGTA	CAGTATATTC	CCCCGTGTGG	TTTGCGCGCG	AAAGCTGATA	TTTTGAAGGC
301	GGATGGGAGC	CTGTTGGCGC	AGCGTNTTFA	CCCCGTGGGG	ATGTTGGTGC	GAGTCGGCCT
361	CCGGAGTGGG	TCAAACG				
<i>Lamyctes</i>						
1	CTGATCCATA	CTATCGGTGC	CGCCGTTACC	TCGCCTTCGC	GACCCGGCGC	GTCTCCGAGT
61	CGTTTTCTTAC	GGTCCCAGCA	TTGGTCTGGA	GGTGCTTTGA	CTGCGGTGTT	CGTTCTCATG
121	AGGGCGTGTG	CTTTTCTTTT	CCTTTCGGGG	TTGGGAGAGT	TACTGTTCTT	GTGGGATGGC
181	ATCGTACGTT	TTACCCGATA	GCCATGTTTC	GATCAACCGT	CTTTTTCGGC	TTGGGCCAAA
241	GGCGATTGTC	GGTGATGTTG	GTGAGAGTCG	GCCTCCGGAG	TGGATCACTC	G
<i>Paralamyctes</i> NSW						
1	CTGGCCATA	CGATCGGTGT	GCCGTTGCCT	TCACTCGTGG	GGGTTGCGGT	CTCCGTTGTG
61	GGTCACTCG					
<i>Haasiella</i>						
1	CTGGCCATA	CGATCGGTGT	GCCGTGCCCT	CTTCGGGGGG	TTACGGTCTC	CGTTGTGGGT
61	CACTCG					
<i>Craterostigmus</i>						
1	ACGACCGATC	CCGGGGTGCC	GTCTCCTTCC	TCGTGATGGA	GCGGCGTTAC	CTCCGTCGGC
61	CGATCG					
<i>Scolopendra</i>						
1	ACGTCCGATC	CTGGGGTGCC	GGTGCCCTCT	AAACCTCCGC	TCTTTCGAAA	AGAGTGGGGAG
61	GCGGGGGAAC	GGCTTTGCCT	CTGTCCGACG	ATTG		
<i>Alipes</i>						
1	ACATTCCGATC	TCGGGGTGCT	GGCACCTCCT	ACACCCCCC	TTCTTTCATG	GAGTGGGGGG
61	CGGGGGAACA	GCTTTGCCTC	TGTCGGATGA	TCG		
<i>Theatops</i>						
1	ACGTCCGATC	TCGGGGTGCC	GTCTCCTTCT	CCTCGMGAGA	GGTGC GGCTT	TGCCTCTGTC
61	GGACGATTG					
<i>Scolopocryptops</i>						
1	ACGTCCGATC	TCGGGGTGCC	GTTGCCATCT	CCTCGTGAGG	GGCTCGGCCT	GACCTCTGTT
61	GGACGATTG					
<i>Mecistocephalus</i>						
1	ACGACTGGTC	TTGGGGTGCT	GGTTCTATTC	CTTCATGGGT	AGCCAGCTTT	TGCTCCGTC
61	GGTCGATTT					
<i>Nodocephalus</i>						
1	ACGACTGATC	TCGGGGTGCT	GGATCTATTC	CTTCGTGGAT	AGCCGGTAGT	TGCTCTGTT
61	CGTCGTCCGA					
<i>Pseudohimantarium</i>						
1	ACGACTGATC	CCGGGGTGCC	GGTGTCCCC	CTTCTGTGCG	TTTAATTTTT	TGCTGCGGC
61	ATGTTGCCGT	TTGCTTTCTT	GGGTGTATCT	TGCTGATCCC	YTACTCATGT	TTCTATCAC
121	CTCCCCACTC	ATCGAGTGT	TTGCGGCTGG	TTTCTGCCTC	TGGTCGGTAT	TGCATTTACG
181	CCRTCCGCGG	TATCGTGCCT	ATCGGTCATG	TGGTTCCTC	GTTGCTTTCG	CTCTGTGTTG
241	TGGTGTGTGT	GTGTGTGGG	CGTGTGAGG	GCAAAGGCAT	TATGATTCTC	GAGAGGAGTA
301	GCGGTCTTGC	GGGACATTA	TGGGCGGTCA	GGCTAGGTGG	GGTCGCACAC	GGCGTTGCYT
361	CTGTCAGTCG	ACAGG				

Clinopodes

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGCCTCCCA TCTwGmTtct GTTTGTTTCT GTCCGGCGyT
 61 GAGACGCTCT TTGTGGCTGC TGCGATTTTC TTGCTCCTCC GGGTTTTTTC TwTCnCCyGC
 121 CGGGCGGGAr AAAGAArGGT CTGATGCGTG GGGTGTGTGT GTGAAGCTGT CTTTyTCTCT
 181 CTTTCGAGGG GGGAGAGGCT GTCTTTTTCT CGCTCGCTCT AAGCTCTTTC CCYTTTCTTT
 241 CTTTCCGTTT ACGGAGTGA TkGATATTTT CTCGGCTCTC GAGCGGGTCT TTCAAGGCGC
 301 ACGAATCGTC sACTGCGTTG GTCGAGACGG CAGTTGTCTG TAGCATGGGT CAGCGTGTGG
 361 CGTTGCCTCT GTCGGTCGAW TACG

Tuoba

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGTGCTCCCG TCTTGCCTCT GTTTTCCGTC CGTTTTGCTT
 61 CGCTCAGGCG GGTTTTTTCGT CCGGGCGGTGC GTCTCCCGAG AGCATCGGGC GCTTTTCTTT
 121 TCCGTGCTTT TCTTTCTTTT CGAAGTTTGG AGGTGCGCGA GGAGAGGGTG TCCTTTGTTT
 181 TGCAGGGGGG TCGGTCCTAC CGCGGATCTC TTTGCCGAAG GCAGGCGGGC GTGCGGGCAG
 241 TCGTCTTTTG TACGGGTCCG CAGTCGGCGT TGCCTCTGTC GGTCGATTAC G

Tasmanophilus

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGTGCTCCCA TCACCTGCCT CGCGTTTTTC TTCCCTCCTC
 61 CTTTCCCCC TTCACCGGGG TGTGTTGGGT GTGTGTGGCG GGGGACGTGC GGGTTTGGCT
 121 GTGTGGGTCA GCACCGGCG TTGCTCTGT CGGTCGATCG

Ribautia

1 ACGACCGAT CTCTTGGGGG GTGCCGAGGT TTTACTTTGA AAGGGGGGCC TCGCCTGCTC
 61 CCATCCCCAT TTGTCAATTC GCATTTGGAT TCTTTTTCTT CTCCCTGGCA CATCCATTA
 121 TTTTGGCGTG CGACTCACCT TTTATTTTTA AGGACTGGGA AGCCAGTGT ATTTTTGGTT
 181 TGGGTCGGGG GAGGGAATTT TTTCTTTTTG CATTTTGATT TTTTGGTGT GGGTCTAAAA
 241 GTGGGATGCT GGTCTAGACT TTTTCGTGTA AGCCTTAAGG CGAAACCTCT TGTCGGCCGA
 301 AAAG

ZelanianNSW

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGCCTTCTT CGTCTTGCGG CCGTTTTGCT CCCCTCTCGG
 61 GTTTCGCGTC GTTCTCTTT CCCTTCTCA CATCCGTGCG GGGGAGGCGG TCGTGGCTT
 121 TCACTCGCGG TAGATGTCG GGAGTTGGCG GAATAAGGCT GCCGCTCTCC CTTTCGGGGG
 181 TTGAGTGGGG TCCCGTGGCT CCGTTTACT CTCGGGCGTA CGCGCGCATT CGTTTTYCCC
 241 TTCTTCGGGG ACTGGGCTC GAGGGATCGA GGCAGCGGG ACTTTGCTGA GGGACCGGCG
 301 ACGTTGTCA TTTGCGCGAG TCGGCTGTCC GCGTTGCC TGTGCGGTCG ATCG

ZelanianTAS

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGCCTTCTT CGTCTTGCTT CCGTTTTGCG CCCTCTTTCG
 61 TGTCTCGTTT TTTTCGATTC GGTCAATCTC AACCGCCGA ACCTCGCGCG CGTTGTCTCT
 121 CGGCTTAGCC GCGGATCGAG TTTTTTTTCC CTTGTCGGGA TACCGTTTTT TCGGTGCGCT
 181 TTTCTCTCTC TTTTCGGGGG GAGTTGGGTT TGTCCGTTT TACGCTTCT GACCGGGGGG
 241 GAGGGCTCTT TTTTGGCGA CCGTCCGAA CGACGTCGTG GGGGGCTGGG TGGGCGGAAC
 301 CCGGAGCGGG ATCGGGACTT CCGAAGGGAC GGCAGCGGTC GTCATCGTG CCGGTGCGCT
 361 GTCCGGCGTT GCCTCTGTCG GTCGATCG

Aphilodon

1 ACGACCGATC TCGGGGTGCC GGTGTTCTCA TCTTGCCTCT GTTTCTCCGG CTTGCACGTC
 61 GTATCTCTCG ACCTTTTCTT TCTTTTCGCT CGTCTCGTCG CTGGGTGCC GTTTATCGGT
 121 CTCCACCCTC GGCGGTCGTC GGAAGGGGTT TTGGAAGGGA GTGCGCGCGC TCGTTTGGTG
 181 GCAGTCGTCG TTGCATGAGT CAGCACCGG CGTTGCCTCT GTCGGTTCGAT ACG

Strigamia

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGTGCTCCTG TCTTGCCTCT GTTTTTTGTG CGTTCTTTTG
 61 TCAGGCGTTT TCCGCTTCTT GCCTCGTTCT CTCTCTTTC GCCCATCTC TTGCGGCTGC
 121 GTCGTGTGGA TTCGAGATTT GCCTTCGGGC TCTGACCGTC TCTTTCGGCG TCGGTGCTCG
 181 GGTGACGGGT GTTCGAGGGG GTCTGCGGCG CGTCTGCGCG GTTCGCGGAA GGCGGGTTCG
 241 GGCGGACGTT GTCGTTAGTA TGGGTATGCA CTCGGCGTTG CCTCTGTGCG TCGAATACG

Henia

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GGTGCTCCCA TCTTGCCTCT GTTTGTCCGT TTTTCGCTCA
 61 GCGACTCTC GCGTCTCGCC TCTCTCTGCG GACGTTCCGT TCAACTCGGC GCGGACAGAG
 121 CCACGCTCTC GACTTCCCTT CGTGTTCGCG CGGTTGCGTC GAGGTTGTCT CCGTGTCTCC
 181 CTTTCTCGGA AGGGTCCGC GGCCTGCGG CTTCGTCGTC ATCGTTCTGG CCGGGGGTGC
 241 ATGTTCCGCG GCGGGATGA AACCGTTTCG AGCGCCGAGC GTCGGGAGTC CCGGCGTTTC
 301 TGCAGATAGC CGAAAGCGG TTCGGGCGGC AGTTGTCTGTT AGCATGGGAA AGCACCGGCG
 361 AGTTGCCTCC GTCGGTCGAA TACG

Ballophilus

1 ACGACCGATC CCGGGGTGTC GTCGCTTTC TTTTTTCCC TTTTCGTGGCT CGTGGCTCTT
 61 GCTACCGGGT TCGTCTCTT TGCGATGTT AGTTGCCTGA AAACCGTCTG TTCAACTGCC
 121 TTCCGCGCGT ACTCGGGGTT GACCGTAGAG ACATGAACT GTTCTCTGT CTTTTCGGTT
 181 TTTTCTTCGA AGGTTGGTTG GTTGGTTAGT TGCTGCGCGG TCTAAGGTTT CTGTTCTTC
 241 GCTCGAGGGT CGTGACTACG GGGCTTCTC GGGTTGCGTG GGGTTAGGGT TGGCGGTCTC
 301 GGCTTAGCCT CCGTCCGTCG AATG

Schendylops

1 ACGACCGATC CCGGGGTGCC GTCGCTTTC TTTTTTCTC TCCGTTTAAAC TTTGTCCCGC
 61 CTCTGTCCGA CGTGTCTGAT TTGCGGCTGC CAGATTTGTT GAATTTTTTCG TCGTGGCGT
 121 TGCTTGGGTT TCGGCCTTTC TTCCGCGGTG CGCGATGGTT TAAAATTTTT TGGTGGTTTC
 181 GTTTTGGGCG GCGCTCGGCT CTGGTGGCGA TTTTGGTGGC GGTCTGGTTA GGGTTTGGCT
 241 TTCGACTTAG CCTCCGTCG TCGATTG

Pectiniunguis

1 ACGACCGATC CCGGGGTGTC GGCCTCTCC TTTTTGCCTC TCGTTTTTCG GGTTCGTTTC
 61 CCGTGGCGTT GGTTCGTCG CGAGCGTGGT TTTTGGGTCG ATCGGGGGTT GCTGCTTTCG
 121 CCGTGGCGCT CTCGTGAAAC CTTTGGCCGC TTTCCGCGTG CCTCGTCTCG GGTAGGGCTC
 181 GTTGGGTTG TTTGGGTTG CGTTTCCGCT TAGCTCCGT CCGTCGATTG

BIBLIOGRAFÍA

- ARCHEY, G., 1936-7. Revision of the Chilopoda of New Zealand. *Rec. Auckland Inst. Mus.*, **2**: 43-70, 71-100.
- ATTEMS, C., 1926. Chilopoda. En: W. KÜENTHAL Y T. KRUMBACH (eds.) *Handbuch der Zoologie*, 4 (Myriapoda). Walter de Gruyter, Berlin: 239-402.
- ATTEMS, C., 1928. The Myriapoda of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **26**: 1-431.
- ATTEMS, C., 1929. Myriapoda 1. Geophilomorpha. En: F. E. SCHULZE Y W. KÜENTHAL (eds.) *Das Tierreich*, 52. Walter de Gruyter, Berlin, 388 pp.
- ATTEMS, C., 1930. Myriapoda 2. Scolopendromorpha. En: F. E. SCHULZE Y W. KÜENTHAL (eds.) *Das Tierreich*, 54. Walter de Gruyter, Berlin, 308 pp.
- AX, P., 1999. *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 383 pp.
- BEINTEMA, J. J., STAM, W. T., HAZES, B. & SMIDT, M. P., 1994. Evolution of arthropod hemocyanin and insect storage proteins (hexamerins). *Mol. Biol. Evol.*, **11**: 493-503.
- BENIOURI, R., 1985. Etude cytologique comparée du spermatozoïde chez quelques géophilomorphes (Chilopoda). *Bijdr. Dierk.*, **55**: 25-35.
- BITSCH, C. & BITSCH, J., 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insect clades (Hexapoda). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **34**: 339-363.
- BLOWER, G., 1952. Epidermal glands in centipedes. *Nature*, **170**: 166-167.
- BORUCKI, H., 1996. Evolution und Phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, **35**: 95-226.
- BORUCKI, H. & ROSENBERG, J., 1997. Transport-active organs within the 'ano-genital' capsule of *Craterostigma tasmanianus* (Chilopoda, Craterostigmomorpha). *Zoomorphol.*, **117**: 49-52.
- BREMER, K., 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, **42**: 795-803.
- BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**: 295-304.
- BREUCKER, H., 1970. Die Struktur des samenbleitenden Gang-systems bei *Geophilus linearis* Koch (Chilopoda). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **108**: 225-242.
- BRÖLEMANN, H. W., 1912. The Myriapoda in the Australian Museum. Part 1, Chilopoda. *Rec. Aust. Mus.*, **9**: 37-75.
- BRUNHUBER, B. S., 1969. The formation of the scolopendromorph spermatophore. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **41**, Suppl. 2: 24-28.
- BRUNHUBER, B. S. & HALL, E., 1970. A note on the accessory glands of the reproductive system of the scolopendromorph centipede, *Cormocephalus anceps* Porat. *Zool. J. Linn. Soc.*, **49**: 49-59.
- CARCUPINO, M., BALDACCI, A., FAUSTO, A. M., SCAPIGLIATI, G. & MAZZINI, M., 1999. Sperm dimorphism in Chilopoda: comparison of Scolopendromorpha and Geophilomorpha. *Invert. Reprod. Dev.*, **35**: 45-53.
- CHAMBERLIN, R. V., 1912. The Henicopidae of America north of Mexico. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **57**: 1-36.
- CHAMBERLIN, R. V., 1925. The Ethopodidae of America north of Mexico. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **57**: 383-437.
- CHAPMAN, R. F., 1969. *The Insects: Structure and Function*. English Univ. Press, London, 819 pp.
- CHIRGWIN, J. M., PRZYBYLA, A. E., MACDONALD, R. J. & RUTTER, W. J., 1979. Isolation of biologically active ribonucleic acid from sources enriched in ribonuclease. *Biochemistry*, **18**: 5294-5299.
- COOK, O. F., 1896. An arrangement of the Geophilidae, a family of Chilopoda. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **18**: 63-75.
- DEMANGE, J.-M., 1945. Le spermatozoïde de quelques scolopendrides. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **17**: 483-487.
- DEMANGE, J.-M., 1956. Contributions à l'étude de la biologie, en captivité de *Lithobius piceus gracilirtarsus* Bröl. (Myriapodes, Chilopodes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **28**: 388-393.
- DEMANGE, J.-M., 1981. *Les Mille-pattes. Myriapodes: Généralités, morphologie, écologie, éthologie, détermination des espèces de France*. Soc. Nouv. Ed. Boubée, Paris, 284 pp.
- DEMANGE, J.-M. & RICHARD, J., 1969. Morphologie de l'appareil génital mâle des scolopendromorphes et son importance en systématique (Myriapodes Chilopodes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **40**: 968-983.
- DOHLE, W., 1969. Über Eiablage und Entwicklung von *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **41**, Suppl. 2: 53-57.
- DOHLE, W., 1985. Phylogenetic pathways in the Chilopoda. *Bijdr. Dierk.*, **55**: 55-66.
- DOHLE, W., 1990. Some observations on morphology and affinities of *Craterostigma tasmanianus* (Chilopoda). En: A. MINELLI (ed.) *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. E. J. Brill, Leiden: 69-79.
- DOHLE, W., 1998. Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. En: R. A. FORTEY Y R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. 55. Chapman & Hall, London: 305-315.
- EASON, E. H., 1964. *Centipedes of the British Isles*. Warne and Co., London, 294 pp.
- EASON, E. H., 1982. A review of the north-west European species of Lithobiomorpha with a revised key to their identification. *Zool. J. Linn. Soc.*, **74**: 9-33.
- EASON, E. H., 1992. On the taxonomy and geographical distribution of the Lithobiomorpha. *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck Suppl.*, **10**: 1-9.
- FAHLANDER, K., 1938. Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. *Zool. Bidr. Uppsala*, **17**: 1-148.
- FARRIS, J. S., KÄLLERSJO, M., KLUGE, A. G. & BULT, C., 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics*, **10**: 315-319.
- FODDAL, D., 1998. Phylogenetic relationships within geophilomorph centipedes based on morphological characters: A preliminary report. *Mem. Mus. civ. Storia Naturale, Verona*, 2. serie, sez. Scienze della vita, **13**: 67-68.
- FUHRMANN, H., 1922. Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten, 1. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. *Z. wiss. Zool.*, **119**: 1-52.
- GIRIBET, G., CARRANZA, S., BAGUÑA, J., RIUTORT, M. & RIBERA, C., 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, **13**: 76-84.
- GIRIBET, G., CARRANZA, S., RIUTORT, M., BAGUÑA, J. & RIBERA, C., 1999. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **354**: 215-222.
- GLADSTEIN, D. S. & WHEELER, W. C., 1997. *POY: the Optimization of Alignment Characters*. Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- GOLOBOFF, P. A., 1998. *NONA, Version 1.9*. Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- HAUPT, J., 1979. Phylogenetic aspects of recent studies on myriapod sense organs. En: M. CAMATINI (ed.) *Myriapod Biology*. Academic Press, London: 391-406.
- HENDRIKS, L., VAN BROECKHOVEN, C., VANDENBERGHE, A., VAN DE PEER, Y. & DE WACHTER, R., 1988. Primary and secondary structure of the 18S ribosomal RNA of the bird spider *Eurytelma californica* and evolutionary relationships among eukaryotic phyla. *Eur. J. Biochem.*, **177**: 15-20.
- HERBST, C., 1891. Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden (Drüsen, Coxalorgan, Gefäßsystem und Eingeweidenervensystem). *Biblthca. Zool.*, Stuttgart, **3**: 1-43.
- HEYMONS, R., 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Biblthca. Zool.*, Stuttgart, **12**: 1-244.
- HILKEN, G., 1997. Tracheal systems in Chilopoda: A comparison under phylogenetic aspects. *Entomol. Scand. Suppl.*, **51**: 49-60.
- HILKEN, G., 1998. Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischen Aspekt. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, **37**: 5-94.
- HOFFMAN, R. L., 1982. Chilopoda. En: S. P. PARKER (ed.) *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw Hill, New York: 681-688.
- JAMIESON, B. G. M., 1986. The spermatozoa of the Chilopoda (Uniramia): an ultrastructural review with data on dimorphism in *Ethmostigma rubripes* and phylogenetic discussion. *J. Submicrosc. Cytol.*, **18**: 543-558.
- JAMIESON, B. G. M., 1987. *The Ultrastructure and Phylogeny of Insect Spermatozoa*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 320 pp.
- JONES, R. E., 1996. A new genus of centipede, *Australoschendyla* (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae), from Western Australia. *Rec. West. Aust. Mus.*, **17**: 411-415.
- JONES, R. E., 1998. On the species of *Tuoba* (Chilopoda: Geophilomorpha) in Australia, New Zealand, New Caledonia, Solomon Islands and New Britain. *Rec. West. Aust. Mus.*, **18**: 333-346.

- KLINGEL, H., 1959. Indirekte Spermatophorenübertragung bei Geophiliden (Hundertfüßer, Chilopoda). *Naturwissenschaften*, **46**: 632-633.
- KLINGEL, H., 1960a. Die Paarung des *Lithobius forficatus* L. *Verh. Dt. Zool. Ges.*, **1959**: 326-332.
- KLINGEL, H., 1960b. Vergleichende Verhaltensbiologie der Chilopoden *Scutigera coleoptrata* L. ("Spinnenassel") und *Scolopendra cingulata* Latreille (Scolopender). *Z. Tierpsychol.*, **17**: 11-30.
- KOCH, L. E. & COLLESS, D. H., 1986. Numerical taxonomy of Australian species of nine genera of scolopendrid centipedes (Chilopoda: Scolopendridae). *Aust. J. Zool.*, **34**: 87-105.
- KRAUS, O., 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. En: R. A. FORTÉY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. 55. Chapman & Hall, London: 295-303.
- LAWRENCE, R. F., 1984. *The Centipedes and Millipedes of Southern Africa*. Balkema, Cape Town. Rotterdam, 148 pp.
- LEWIS, J. G. E., 1981. *The Biology of Centipedes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 476 pp.
- LEWIS, J. G. E., HILL, T. J. & WAKLEY, G. E., 1996. The structure and possible function of the spiracles of some Scolopendridae (Chilopoda: Scolopendromorpha). En: J.-J. GEOFFROY, J.-P. MAURIÉS Y M. NGUYEN DUY-JACQUEMIN (eds.) *Acta Myriapodologica. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **169**: 441-449.
- LITTLEWOOD, P. M. H., 1983. Fine structure and function of the coxal glands of lithobiomorph centipedes: *Lithobius forficatus* and *L. crassipes* (Chilopoda, Lithobiidae). *J. Morphol.*, **177**: 157-179.
- MANGUM, C. P., SCOTT, J. L., BLACK, R. E. L., MILLER, K. I. & VAN HOLDT, K. E., 1985. Centipedal hemocyanin: Its structure and its implications for arthropod phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **82**: 3721-3725.
- MANTON, S. M., 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **247**: 1-183.
- MANTON, S. M., 1965. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms, Part 8. Functional requirements and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their skeleto-muscular systems and an Appendix on a comparison between burrowing forces of annelids and chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan haemocoel. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **46**: 252-483.
- MATSUDA, R., 1965. Morphology and evolution of the insect head. *Mem. Amer. Entomol. Inst.*, **4**: 1-334.
- MAZZINI, M., CARCUPINO, M., FAUSTO, A. M., PURI, C. & ZAPPAROLI, M., 1991. Comparative sperm structure in Chilopoda. En B. BACCETTI (ed.) *Comparative spermatology 20 years after*. Raven Press, New York: 991-995.
- MICKEVICH, M. F. & FARRIS, J. S., 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Syst. Zool.*, **27**: 143-158.
- MINELLI, A., 1985. Post-embryonic development and the phylogeny of geophilomorph centipedes (Chilopoda). *Bijdr. Dierk.*, **55**: 143-148.
- MINELLI, A., 1993. Chilopoda. En: F. W. HARRISON & M. E. RICE (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 12. Onychophora, Chilopoda, and Lesser Protostomata. Wiley-Liss, New York: 57-114.
- PAULUS, H. F., 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. En: A. P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 299-383.
- PEREIRA, L. A. & COSCARON, S., 1976. Estudios sobre geofilomorfos neotropicales I. Sobre dos especies nuevas del género *Pectiniunguis* Bollman (Schendylidae-Chilopoda). *Rev. Soc. Entomol. Arg.*, **35**: 59-75.
- POCOCK, R. I., 1902. A new and annectant type of chilopod. *Q. J. microsc. Sci.*, **45**: 417-448.
- PRUNESCU, C. C., 1965. Contribution à l'étude de l'évolution des Chilopodes. *Rev. roum. Biol. Zool.*, **10**: 89-102.
- PRUNESCU, C. C., 1967. Le système génital femelle de l'ordre Geophilomorpha. *Rev. roum. Biol. Zool.*, **12**: 251-256.
- PRUNESCU, C. C., 1968. Le système génital mâle chez quatre espèces de chilopodes de l'ordre des Geophilomorpha. *Rev. roum. Biol. Zool.*, **13**: 57-62.
- PRUNESCU, C. C., 1969. Quelle est la place occupée par *Cermatobius*, *Craterostigmus* et *Plutonium* dans la phylogénie des chilopodes? *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **41**, Suppl. 2: 112-115.
- PRUNESCU, C. C., 1992. The genital system in *Dichelobius* (Anopsobiidae, Lithobiomorpha, Chilopoda). *Ber. Nat.-med. Verein Innsbruck*, Suppl. **10**: 87-91.
- PRUNESCU, C. C., 1996. Plesiomorphic and apomorphic characters states in the Class Chilopoda. En: J.-J. GEOFFROY, J.-P. MAURIÉS Y M. NGUYEN DUY-JACQUEMIN (eds.) *Acta Myriapodologica. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **169**: 299-306.
- PRUNESCU, C. C., 1997. The anatomy and evolution of the genital system in Scolopendromorpha (Chilopoda). *Entomol. Scand. Suppl.*, **51**: 41-47.
- PRUNESCU, C. C. & JOHNS, P. M., 1969. An embryonic gonad in adult males of *Anopsobius neozelandicus* Silv. (Chilopoda). *Rev. roum. Biol. Zool.*, **14**: 407-409.
- PRUNESCU, C. C., MESIBOV, R. & SHINOHARA, K., 1996. Preliminary data on the anatomy of the genital systems in *Craterostigmus tasmanianus* (Craterostigmomorpha) and *Esastigmatobius longitarsis* (Henicopidae, Lithobiomorpha) (Chilopoda). En: J.-J. GEOFFROY, J.-P. MAURIÉS Y M. NGUYEN DUY-JACQUEMIN (eds.) *Acta Myriapodologica. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **169**: 341-346.
- RAJULU, G. S., 1969. A study on the nature and formation of the spermatophore in a centipede *Ethmostigmus spinosus* (Scolopendromorpha: Myriapoda). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **41**, Suppl. 2: 116-121.
- ROSENBERG, J., 1982. Coxal organs in Geophilomorpha (Chilopoda): Organization and fine structure of the transporting epithelium. *Zoomorphol.*, **100**: 107-120.
- ROSENBERG, J., 1983a. Coxal organs of *Lithobius forficatus* (Myriapoda, Chilopoda): Fine-structural investigation with special reference to the transport epithelium. *Cell. Tissue Res.*, **230**: 421-430.
- ROSENBERG, J., 1983b. Coxal organs in Scolopendromorpha (Chilopoda): Topography, organization, fine structure and significance in centipedes. *Zool. Jb. Anat.*, **110**: 383-393.
- ROSENBERG, J., 1984. Ultrastructure of the anal organs in the larval stages of *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda: Lithobiomorpha). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **13**: 29-35.
- SCHAUFLE, B., 1889. Beiträge der Kenntnis der Chilopoden. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **39**: 465-478.
- SCHILEYKO, A. A., 1996. Some problems in the systematics of the Order Scolopendromorpha (Chilopoda). En: J.-J. GEOFFROY, J.-P. MAURIÉS Y M. NGUYEN DUY-JACQUEMIN (eds.) *Acta Myriapodologica. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **169**: 293-297.
- SCHILEYKO, A. A. & PAVLINOV, I. J., 1997. A cladistic analysis of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). *Entomol. Scand. Suppl.*, **51**: 33-40.
- SCHWEIGERT, V. G. & DIETL, G., 1997. Ein fossiler Hundertfüßer (Chilopoda, Geophilida) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland). *Stuttgarter Beitr. Naturkunde, B (Geol. Paläontol.)*, **254**: 1-11.
- SEIFERT, G., 1967. Das stomatogastrische Nervensystem der Chilopoden. *Zool. Jb. Anat.*, **84**: 167-190.
- SHEAR, W. A. & BONAMO, P. M., 1988. Devonobiomorpha, a new order of centipeds (Chilopoda) from the Middle Devonian of Gilboa, New York State, USA, and the phylogeny of centiped orders. *Amer. Mus. Novitates*, **2927**: 1-30.
- SHEAR, W. A. & BONAMO, P. M., 1990. Fossil centipeds from the Devonian of New York State, U.S.A. En: A. MINELLI (ed.) *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology*. E. J. Brill, Leiden: 89-96.
- SHEAR, W. A., JERAM, A. J. & SELDEN, P. A., 1998. Centiped legs (Arthropoda, Chilopoda, Scutigeraomorpha) from the Silurian and Devonian of Britain and the Devonian of North America. *Amer. Mus. Novitates*, **3231**: 1-16.
- SHELLEY, R. M., 1997. The Holarctic centipede Subfamily Plutoniniinae (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) (Nomen correctum ex Subfamily Plutoniniinae Bollman, 1893). *Brimleyana*, **24**: 51-113.
- SHINOHARA, K., 1970. On the phylogeny of Chilopoda. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.*, **65**: 35-42.
- SHINOHARA, K., 1982. A new genus of centipede of the Subfamily Anopsobiinae (Henicopidae, Chilopoda). *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.*, **24**: 41-46.
- SHULTZ, J. W. & REGIER, J. C., 1997. Progress toward a molecular phylogeny of the centipede orders (Chilopoda). *Entomol. Scand. Suppl.*, **51**: 25-32.
- SILVESTRI, F., 1909. Contribuzioni alla conoscenza dei Chilopodi, III. Descrizione di alcuni generi e specie di Henicopidae. *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr., Portici*, **4**: 38-50.
- SNOODGRASS, R. E., 1952. *A Textbook of Arthropod Anatomy*. Cornell Univ. Press, Ithaca, 363 pp.

TURCATO, A., FUSCO, G. & MINELLI, A. 1995. The sternal pore areas of geophilomorph centipedes (Chilopoda: Geophilomorpha). *Zool. J. Linn. Soc.*, **115**: 185-209.

VERHOEFF, K. W., 1902-25. Chilopoda. En: H. G. BRONN (ed.) *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5, abt. 2, Buch 1. Akad. Verlagsges., Leipzig: 1-725.

VERHOEFF, K. W., 1904. Über Gattungen der Spinnennaseln. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin Jg.*, **1904**: 243-285.

VERHOEFF, K. W., 1905. Über scutiggeriden. *Zool. Anz.*, **29**.

WHEELER, W. C., 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity and the phylogenetic analysis of molecular data. *Syst. Biol.*, **44**: 321-331.

WHEELER, W. C., 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics*, **12**: 1-9.

WHEELER, W. C., 1999. Fixed character states and the optimization of molecular sequence data. *Cladistics*, **15** (En prensa).

WHEELER, W. C. & HAYASHI, C. Y., 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics*, **14**: 173-192.

WHITING, M. F., CARPENTER, J. C., WHEELER, Q. D. & WHEELER, W. C., 1997. The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, **46**: 1-68.

WÜRMLI, M., 1979. Taxonomic problems in the genus *Thereuopoda* (Chilopoda Scutigermorpha: Scutigeridae): the role of postmaturational moultings. En: M. CAMATINI (ed.) *Myriapod Biology*. Academic Press, London: 39-48.

XUÉ, L., DALLAI, R. & YIN W.-Y., 1992. Comparative tracheal structures of Apterygota. *Acta Zool. Fenn.*, **195**: 143-149.

YEATES, D. K., 1995. Groundplans and exemplars: Paths to the tree of life. *Cladistics*, **11**: 343-357.

ZALESKAJA, N. T., 1975. New genera and species of Chilopoda (Lithobiomorpha) from central Asia and Far East. *Zool. Zhurn.*, **54**: 1316-1325.

ROBERTSON, J. 1978. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **108**: 187-198.

ROBERTSON, J. 1987. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **121**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1988. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **124**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1989. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **126**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1990. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **128**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1991. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **130**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1992. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **132**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1993. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **134**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1994. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **136**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1995. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **138**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1996. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **140**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1997. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **142**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1998. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **144**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1999. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **146**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2000. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **148**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2001. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **150**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2002. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **152**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2003. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **154**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2004. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **156**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2005. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **158**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2006. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **160**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2007. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **162**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2008. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **164**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2009. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **166**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2010. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **168**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2011. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **170**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2012. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **172**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2013. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **174**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2014. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **176**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2015. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **178**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2016. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **180**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2017. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **182**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2018. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **184**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2019. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **186**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2020. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **188**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2021. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **190**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2022. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **192**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2023. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **194**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2024. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **196**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2025. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **198**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1975. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **105**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1976. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **106**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1977. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **107**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1978. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **108**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1979. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **109**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1980. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **110**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1981. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **111**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1982. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **112**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1983. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **113**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1984. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **114**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1985. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **115**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1986. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **116**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1987. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **117**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1988. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **118**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1989. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **119**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1990. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **120**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1991. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **121**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1992. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **122**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1993. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **123**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1994. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **124**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1995. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **125**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1996. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **126**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1997. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **127**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1998. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **128**: 1-11.

ROBERTSON, J. 1999. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **129**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2000. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **130**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2001. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **131**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2002. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **132**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2003. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **133**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2004. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **134**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2005. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **135**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2006. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **136**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2007. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **137**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2008. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **138**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2009. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **139**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2010. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **140**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2011. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **141**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2012. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **142**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2013. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **143**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2014. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **144**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2015. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **145**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2016. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **146**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2017. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **147**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2018. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **148**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2019. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **149**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2020. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **150**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2021. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **151**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2022. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **152**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2023. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **153**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2024. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **154**: 1-11.

ROBERTSON, J. 2025. The evolution of Chilopoda. *Journal of Zoology*, **155**: 1-11.

Evolution and Phylogeny of Arthropoda

PHYLOGENY OF CHILOPODA: COMBINING 18S AND 28S rRNA SEQUENCES AND MORPHOLOGY

Gregory D. Edgecombe, Gonzalo Giribet and Ward C. Wheeler

Introduction

The relationships of the five extant orders of Chilopoda (centipedes) have been vigorously debated based on morphological evidence. Many studies have agreed with Pocock (1902) and Verhoeff (1902-25) that the fundamental systematic division within Chilopoda is between Scutigermorpha (= Notostigmophora) and Pleurostigmophora [Prunescu (1965, 1969, 1996), Shinohara (1970), Dohle (1985), Shear and Bonamo (1988, 1990), Borucki (1996), Kraus (1998)]. Within the latter group, the arrangement (Lithobiomorpha (Craterostigmomorpha (Scolopendromorpha + Geophilomorpha))) has been endorsed in all of the above studies (Fig. 1A). Classifications that unite Scutigermorpha and Lithobiomorpha as Anamorpha (e.g., Attems, 1926; Manton, 1965; Lewis, 1981) conflict with the Pleurostigmophora hypothesis, under which "Anamorpha" corresponds to a paraphyletic group (Fig. 1B). Most recently, Ax (1999) argued in favour of a scheme of ordinal interrelations that reverses the widely-defended branching order and reasserts the monophyly of Anamorpha. Ax erected the new taxa Heteroterga, Triakontapoda, and Gonopodophora for groups that correspond to grades in the Scutigermorpha/Pleurostigmophora scheme, but which are regarded by Ax as monophyletic (Fig. 1C). In short, morphology-based analyses of chilopod ordinal relationships have not reached universal consensus.

Molecular evidence has only recently been applied to the problem of chilopod phylogeny. Using sequence data from the ribosomal loci 18S and 28S rRNA, Giribet et al. (1999) obtained a topology that agreed with the prevalent morphology-based classification in the monophyly of Pleurostigmophora and Epimorpha, as well as a sister group relationship between *Craterostigmus* and *Epimorpha s.str.* The monophyly of all orders except Lithobiomorpha was supported by 18S/28S data. Lithobiomorpha was paraphyletic in the parsimony analysis, the topology obtained being: (Scutigermorpha (*Bothriopolys* (*Lithobius* (Craterostigmomorpha (Geophilomorpha + Scolopendromorpha))))). The only other substantial molecular analysis of chilopod relationships to date is that of Shultz and Regier (1997), based on a small taxonomic sample for elongation factor-1 alpha sequences. Shultz and Regier (1997) obtained the resolution (Geophilomorpha (Lithobiomorpha (Scolopendromorpha + Scutigermorpha))), which is substantially at odds with morphology-based hypotheses (Fig. 1D).

One objective of this study is to revisit chilopod ordinal interrelationships. The novel contribution is a much more exhaustive taxonomic sampling than has been undertaken in prior molecular work for chilopods. Compared to 12 chilopod taxa considered by Giribet et al. (1999) and five taxa used by Shultz and Regier (1997), we now analyse complete 18S and partial 28S sequences for 38/34 chilopods, respectively (see Table 1). In addition, we have assembled morphological, ultrastructural, and developmental characters into a matrix for the same set of terminal taxa as used in molecular analyses. While prior molecular phylogenies discussed taxonomic congruence with non-sequence data, no study has analysed the data simultaneously or considered the relative strength of support of conflicting signal from different data sources. The expanded taxonomic sample used in this work enables a more comprehensive set of systematic hypotheses for Chilopoda to be tested than have been examined in other recent studies, which have emphasised the monophyly of the five extant orders and their interrelationships.

Controversies

Giribet et al. (1999) reviewed the main questions in chilopod phylogeny at the ordinal level. Since that work went to press, Hilken (1998) provided additional support for the monophyly of the Scutigermorpha, Scolopendromorpha, and Geophilomorpha based on tracheal characters, and also defended the monophyly of Pleurostigmophora and Epimorpha *s. str.*

In addition to investigating ordinal interrelationships, the following issues can now be addressed by an expanded taxonomic sample:

1. *The position of Anopsobiinae, status of Henicopidae, and implications for monophyly of Lithobiomorpha.* Traditionally classified within the Lithobiomorpha as Henicopidae (Attems, 1928; Eason, 1992), Anopsobiinae was resolved by Prunescu (1992, 1996) as sister group to all other Pleurostigmophora based on testicular structure. Prunescu's favored topology resolves Lithobiomorpha as well as Henicopidae as paraphyletic groups. Dohle (1985) and Borucki (1996) had considered lithobiomorph monophyly to be less well supported than that of the other chilopod orders. Here we examine Anopsobiinae (two species of *Anopsobius*) as well as several taxa of Henicopinae (*Henicops*, *Lamyctes*, two species of *Paralamyctes*, and *Haasiella*). We have also expanded the taxonomic sample for the other major clade in Lithobiomorpha, the Lithobiidae; in addition to *Lithobius* species considered by Giribet et al. (1999), *Australobius scabrior* is added.
2. *Monophyly of Cryptopidae and internal phylogeny of Scolopendromorpha.* Schileyko (1996) raised the possibility that the scolopendromorph family Cryptopidae *sensu* Attems (1930) might be a polyphyletic group based on convergently acquired blindness. Cladistic analysis of morphological characters by Schileyko and Pavlinov (1997) is consistent with polyphyly or paraphyly of Cryptopidae. We test the status of Cryptopidae by examining representatives of three subfamilies: Cryptopinae (*Cryptops*), Scolopocryptopinae (*Scolopocryptops*), and Plutoniuminae (*Theatops*). Also included are multiple representatives of each subfamily of Scolopendridae: Scolopendrinae (*Scolopendra* and *Cormocephalus*), and Otostigminae (*Ethmostigmus*, *Rhysida*, and *Alipes*). This permits testing of major groups within Scolopendridae as well as possibly identifying scolopendrid sister groups for "cryptopids" if Schileyko's (1996) polyphyly hypothesis is supported.
3. *Interfamilial relationships of Geophilomorpha.* Relationships between families of Geophilomorpha have received little scrutiny in the systematic literature. At the present time, no widely endorsed superfamilial groups of geophilomorphs exist based on morphological data. Sequence data thus offer a novel source of information for discerning phylogenetic patterns in the Geophilomorpha. We have generated 18S/28S sequences for nine families of Geophilomorpha, including representatives of Aphilodontidae (*Aphilodon*), Ballophilidae (*Ballophilus*), Chileneophilidae (*Ribautia* and two species of *Zelanion*), Dignathodontidae (*Henia*), Geophilidae (*Clinopodes*, *Tasmanophilus* and *Tuoba*), Himantariidae (*Pseudohimantarium*), Linotaeniidae (*Strigamia*), Mecistocephalidae (*Mecistocephalus* and *Nodocephalus*), and Schendylidae (*Pectiniunguis* and *Schendylops*).

Materials and Methods

Data collection

Morphological data

Characters bearing on the interrelationships of chilopod orders were sourced from recent publications, particularly syntheses by Dohle (1985), Shear and Bonamo (1988), Borucki (1996), Prunescu (1996, 1997), and Hilken (1997, 1998), as well as Manton's (1965) classic survey. Characters relevant to relationships within the orders were largely derived from previous systematic works, i.e., characters used to establish existing taxonomic schemes. Characters involving external morphology and mouthparts were evaluated by examination (light microscopy, some SEM) of exemplars selected for molecular work, supplemented with published descriptions. Our own systematic work on Lithobiomorpha provided some novel characters bearing on relationships between exemplar taxa.

Although we admit the advantages of an 'exemplar' approach over 'groundplan' coding (Yeates, 1995), i.e., using species to represent certain supraspecific categories, we have adopted a combined 'exemplar-groundplan' approach for the morphological partition. Characters pertaining to sperm ultrastructure and embryology, for example, are known for a small number of terminals, and it is impractical to do anatomical sectioning of all the species to study their internal anatomy. We have, however, aimed to explicitly indicate which particular characters have been extrapolated taxonomically, and in which exemplars the states are known.

Molecular data

Complete 18S rRNA sequences of 38 chilopod taxa were analysed (approximately 1760-2500 bases). The data set was complemented with 34 sequences of the D3 region of the 28S rRNA loci (approximately 300-600 bases).

DNA isolation— Genomic DNA samples were obtained from fresh, frozen, or ethanol-preserved tissues in a solution of guanidinium thiocyanate homogenisation buffer following a modified protocol for RNA extraction (Chirgwin et al., 1979). The tissues were homogenised in 1 Vol (400 μ L) of 4M guanidinium thiocyanate and 0.1M β -mercaptoethanol for one hour, followed by a standard protocol of phenol purification and 3M sodium acetate precipitation.

DNA amplification—The 18S rRNA loci were PCR-amplified in three overlapping fragments of about 950, 900 and 850¹ bp each, using primer pairs 1F-5R, 3F-18Sb1 and 5F-9R, respectively. Primers used in amplification and sequencing were described in Giribet et al. (1996, 1999). The 28S rRNA fragment was amplified and sequenced using primers 28Sa and 28Sb (Whiting et al., 1997).

Amplification was carried out in a 50 μ L volume reaction, with 1.25 units of AmpliTaq® DNA Polymerase (Perkin Elmer), 200 μ M of dNTPs and 1 μ M of each primer. The PCR program consisted of an initial denaturing step at 94 °C for 60 seconds, 35 amplification cycles (94 °C for 15 sec, 49 °C for 15 sec, 72 °C for 15 sec), and a final step at 72 °C for 6 minutes in a GeneAmp® PCR System 9700 (Perkin Elmer).

DNA sequencing—PCR amplified samples were purified with the GENECLEAN® III kit (BIO 101 Inc.) and directly sequenced using an automated ABI Prism 377 DNA sequencer. Cycle-sequencing with AmpliTaq® DNA Polymerase, FS (Perkin-Elmer) using dye-labeled terminators (ABI PRISM™ BigDye™ Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit) was performed in a GeneAmp® PCR System 9700 (Perkin Elmer). The sequencing reaction was carried out in a 10 μ L volume reaction: 4 μ L of Terminator Ready Reaction Mix, 10-30 ng/mL of PCR product, 5 pmoles of primer and dH₂O to 10 μ L. The cycle-sequencing program consisted of an initial step at 94 °C for 3 minutes, 25 sequencing cycles (94 °C for 10 sec, 50 °C for 5sec, 60 °C for 4 min) and a rapid thermal ramp to 4 °C and hold. The BigDye-labeled PCR products were isopropanol-precipitated following manufacturer protocol.

DNA editing— Chromatograms obtained from the automated sequencer were read and contigs made using the sequence editing software Sequencher™ 3.0. Complete sequences were edited in GDE. The external primers 1F and 9R (for the 18S rRNA loci) and 28Sa and 28Sb (for the 28S fragment) were excluded from the analyses.

All the new sequences have been deposited in GenBank (see accession codes in Table 1).

Phylogenetic analyses

Homology concept in sequence data—Most molecular analyses use strict base-to-base correspondences (a fixed alignment) as their primary homology statement, though this introduces ambiguity and does not accommodate sequences of substantially unequal length. As opposed to this concept, our first hypothesis of homology corresponds to secondary structure features (see below) followed by a dynamic base-to-base correspondence, as described by the 'direct optimisation' method (Wheeler, 1996); or by a fragment to fragment correspondence as described by the 'fixed states' method (Wheeler, 1999). This has been done by dividing the ribosomal sequences into unambiguously recognisable homologous regions. The split was done first using internal primer regions, and then by identifying secondary structural features. The correspondences among these regions are viewed as primary hypotheses of homology in the same way that an investigator determines primary homology in morphological features.

In total, the 18S rRNA molecule was divided into 32 fragments (excluding the external primers 1F and 9R), and the 28S rRNA region was divided into four fragments (excluding external primers 28Sa and 28Sb). Nomenclature of the secondary structure regions of the 18S rRNA loci follows that of Hendriks et al. (1988). Regions E10-2, and 41 of the 18S rRNA loci are especially variable, and were excluded from the analysis. These regions present high heterogeneity in sequence length, especially with large insertions (up to more than 300 bp) in the Geophilomorpha and some Henicopidae. For the same reason, the third of the four pieces of the 28S rRNA fragment was excluded from the analyses.

The input files contained the unaligned sequences of all terminal taxa. All these sequence files, parameter files, and batch files are available from the anonymous ftp site ftp.science.amnh.org/pub/molecular/data/chilopodaSEA

Sequence data analysis: 'direct optimisation'—Sequence data were analysed using the 'direct optimisation' method (DO) described by Wheeler (1996; see also Wheeler and Hayashi, 1998) and implemented in the computer program POY (Gladstein and Wheeler, 1997). The method directly assesses the number of DNA sequence transformations (evolutionary events) required by a phylogenetic topology without the use of multiple sequence alignment. This is accomplished through a generalisation of existing character optimisation procedures to include insertion and deletion events (indels) in addition to base substitutions. The crux of the model is the treatment of indels as processes as opposed to the patterns implied by multiple sequence alignment. The results of this procedure are directly compatible with parsimony-based tree lengths, and appear to generate more efficient (simpler) explanations of sequence variation than does multiple alignment (Wheeler, 1996). The method, although computationally intense, is much less demanding than parsimony-based multiple sequence alignment algorithms. The method has also been demonstrated to yield more congruent results than multiple sequence alignments when using character congruence among partitions as a criterion (Wheeler and Hayashi, 1998).

Sequence data analysis: 'fixed states'—An alternative method, fixed-states optimisation (FS) (Wheeler, 1999), also implemented in the computer program POY (Gladstein and Wheeler, 1997), is used because it employs a completely different notion of homology. The fixed-states method considers strings of DNA data as characters, and the actual sequence present in each taxon, as the character states. Thus, the homology notion is at the level of DNA strings, and not fixed (as in alignments) or dynamic (as in DO) base to base correspondences.

Sensitivity analysis—Character transformations were weighted differentially to see how they affect phylogenetic conclusions (sensitivity analysis *sensu* Wheeler, 1995). A parameter space of two analytical variables was examined: insertion-deletion cost

¹ This fragment was up to 1,100 bp in some centipedes.

ratio, and transversion-transition ratio (as in Wheeler, 1995). When the transversion-transition ratio was set at a value other than unity, the insertion-deletion cost was set according to the cost of transversions. In total, twelve combinations of parameters were employed in each of the DO and FS analyses (insertion-deletion ratios of 1, 2 and 4; transversion-transition ratios of 1, 2, 4 and ∞). This is considered a way to explore the data and to discern between well-supported relationships (those supported throughout a wide range of parameters) and poorly supported relationships (those that only appear with very particular parameter sets).

Molecular data analysis—The two molecular partitions were combined directly and analysed as a single partition. The tree search strategy adopted combined SPR and TBR branch-swapping on the best of 10 random addition replicates, holding 20 trees per round. The commands `-slop 2` and `-checkslop 5` were used. These commands are intended to check all cladogram lengths that are within "n" tenths of a percent of the current minimum value. A slop value of 10 would check all cladograms found within 1% of the minimum tree length. This option slows down the search, but is less affected by the heuristics of the tree length calculation shortcuts.

Morphological data analysis—A parsimony analysis of the morphological data set (Table 2) was performed with the computer program NONA v. 1.9 (Goloboff, 1998). The tree search strategy adopted involved a heuristic algorithm with random addition-sequence (1,000 replicates) and TBR branch swapping (`hold1000;hold/10;mult*1000;max*`), followed by the command `jump` to search for additional islands of trees. Most characters were treated as unordered (non-additive); instances where ordering was specified (characters 33 and 44) are justified in the character discussions. No specific weighting schemes were applied to the morphological data. Branch support (Bremer, 1988, 1994) up to five extra steps was calculated using a heuristic procedure and holding a maximum of 10,000 trees with NONA (Goloboff, 1998).

Combined analysis—Morphological and molecular data (total) were combined directly and analyzed using DO (Wheeler, 1996) and FS (Wheeler, 1999) for the same 12 parameters that were applied to the molecular data set. The morphological transformations were weighted as equal to the highest of the molecular costs (= indels), to diminish the putative overwhelming effect of molecular data versus morphology. Bremer support values were estimated using a heuristic approach implemented in POY.

Character congruence—Congruence among partitions (morphological and molecular) was measured by the Incongruence Length Difference (ILD) metrics (Mickevich and Farris, 1981; Farris et al., 1995). This value is calculated by dividing the difference between the overall tree length and the sum of its data components:

$$ILD = (\text{Length}_{\text{Combined}} - \text{Sum Length}_{\text{Individual Sets}}) / \text{Length}_{\text{Combined}}$$

Character congruence (Mickevich and Farris, 1981) is thus used as the criterion to choose our best (most corroborated) tree; the tree that minimises character conflict among all the data. This is understood as an extension of parsimony (or any other minimising criteria); in the same sense that parsimony tries to minimise the number of overall steps in a tree, the 'character congruence analysis' tries to find the model that maximises congruence for all the data sources.

The two methods here used (DO and FS) are directly comparable by using absolute values of character congruence, as expressed by the ILD metrics.

Rooting

The fact that the most recent morphological hypotheses of ordinal relationships obtained reversed topologies (Borucki, 1996; Ax, 1999) shows that identifying the root for chilopod cladograms remains a problem. The status of Myriapoda and Atelocerata is a contentious issue (see Dohle, 1998), although no workers would question the relevance of other "myriapod" taxa as appropriate outgroups for Chilopoda. In a forthcoming work, we will include symphylan, paupod, and diplopod sequences as well as morphological characters that have been proposed as synapomorphies for the non-chilopod Myriapoda (the taxon Progoneata) as well as a

range of Hexapoda. The present study, like that of Giribet et al. (1999), restricts most analyses to Chilopoda. However, where morphological characters have applicability to myriapod or hexapod outgroups we have coded the state present in outgroups as state 0 (cf. Shear and Bonamo, 1988).

As an independent test of the hypothesis that chilopod trees should be rooted between Notostigmophora and Pleurostigmophora, sequence data were analysed for a range of apterygote hexapods and diplopods (see Table 1 for taxa). As discussed in Results, analysis of the outgroup-rooted molecular data using DO for the parameter set that minimises incongruence in combined analysis identifies Scutigermorpha as sister group to Pleurostigmophora (Fig. 2). Subsequent analyses were rooted between these clades.

Morphological characters

1. Egg tooth on embryonic cuticle of mx2: 0 – absent; 1 – present. The maxillary egg tooth has reasonably been regarded as a chilopod autapomorphy (Dohle, 1985 and many subsequent workers), but the scarcity of embryological studies precludes its coding for many taxa. In order to incorporate evidence for its presence in Geophilomorpha, *Clinopodes* is coded based on observations on *Geophilus/Necrophloeophagus* (see Lewis, 1981).
2. Segment addition in ontogeny: 0 – hemianamorphic; 1 – reduced hemianamorphosis (one anamorphic stage); 2 – epimorphic. Borucki (1996) recognised two states for epimorphosis in chilopods, a restricted one for *Epimorpha s. str.* ("perfection of epimorphosis") and a more general one to include *Craterostigmus*, which has only one hemianamorphic stage. In effect Borucki advocated an ordered multistate character (hemianamorphosis, reduced anamorphosis, epimorphosis).
3. Brood care: 0 – absent; 1 – female bends ventrally around eggs; 2 – female bends dorsally around eggs. A distinctive style of maternal care is shared by *Craterostigmus* and *Epimorpha s. str.* (Manton, 1965; Dohle, 1985). The egg cluster and first two postembryonic stadia (peripatoid and foetoid) in *Epimorpha s. str.* are guarded by the mother. An elaboration on egg guarding is shown by the Geophilomorpha (Dohle, 1985), the female coiling with the dorsum against the eggs. Absence of brood care is coded for all scutigermorphs and lithobiomorphs based on their gonopod morphology (see character 101), which is associated with manipulating single eggs.
4. Sclerotised bridge between antennae: 0 – present; 1 – absent. Dohle (1990) stated that the sclerotised bridge between the antennae was narrower in Scolopendromorpha and *Craterostigmus* than in "Anamorpha". While some Scolopendromorpha have very narrow bridges (e.g., *Cryptops* and *Theatops*), we do not observe the difference between *Craterostigmus* and some Lithobiomorpha to be substantial enough to justify coding as different states. The elimination of the sclerotised bridge in Geophilomorpha is, however, distinctive (Dohle, 1990). Fusion of the antennal lobes of the deutocerebrum in Geophilomorpha (Minelli, 1993) may be an expression of the same character complex.
5. Antenna composed of 14 articles: 0 – absent; 1 – present. The character is defined to recognise the fixed count of 14 articles in Geophilomorpha.
6. Flattened head capsule: 0 – head capsule domed; 1 – flattened, with head bent posterior to the clypeus. Dohle (1985) and Shear and Bonamo (1988) emphasised the peculiar construction of the flattened head capsule of Pleurostigmophora, with the post-clypeal region of the head becoming ventral and the mouth pushed backwards. Manton (1965) regarded the flattened head capsule as a basal apomorphy for Chilopoda, and considered the head of Scutigermorpha to be secondarily domed to accommodate the enlarged mandibles.
7. Transverse cephalic suture, divided near lateral margin into anterior and posterior limbs: 0 – absent; 1 – present. Dohle (1990) listed the transverse cephalic suture as a shared character of *Craterostigmus* and Lithobiomorpha, citing it as absent in *Epimorpha*. Some geophilomorphs (e.g., *Zelation*, *Mecistocephalus*) possess a transverse suture, the so-called

frontal sulcus (Eason, 1964), but not the anterior and posterior limbs which are present in *Craterostigmus* and lithobiomorphs.

8. Lateral margin of head shield interrupted at anterior limit of marginal ridge: 0 – not interrupted; 1 – interrupted. Eason (1964, 1982) cited the anterior interruption of the marginal ridge as a basis for distinguishing Lithobiidae from Henicopidae. The marginal ridge is pronounced in Lithobiomorpha and may serve as an autapomorphy.
9. Swinging tentorium (abduction of mandible achieved by movements of the anterior tentorial arms): 0 – present; 1 – absent. Manton (1964) regarded the swinging tentorium as an autapomorphy for Myriapoda (present in Diplopoda and Symphyla as well as Lithobiomorpha, *Craterostigmus*, and Scolopendromorpha). Geophilomorph and scutigermorph mandibular movements are effected by mandibular muscles alone, and the tentorium is immobile (Manton, 1965).
10. Fenestrated plate composed of fused transverse tendons of mandibular, mx1, and mx2 segments: 0 – absent; 1 – present. Lithobiomorpha, *Craterostigmus*, and Scolopendromorpha have a transverse mandibular tendon between the posterior tentorial processes, but lack transverse tendons associated with the maxillary segments. In Geophilomorpha, even this tendon is reduced (Manton, 1965). Scutigermorph possess a peculiar fenestrated plate composed of the fused tendons of the mandibular and maxillary segments and three to five lateral processes (see Lewis, 1981, figs. 64, 65). Various authors (Fahlander, 1938; Matsuda, 1965) considered Scutigermorph to be particularly plesiomorphic in having a more complete complement of intersegmental tendons than observed in other atelocerates. Whether or not this is correct [Manton (1965) offering a dissenting view], a probable apomorphy for scutigermorphs is the fusion of these tendons.
11. Lateral eye: 0 – cluster of ocelli; 1 – pseudofaceted (Paulus, 1979); 2 – absent; 3 – single ocellus. Although ocellar arrangements vary between the chilopods that possess a cluster of ocelli (Lithobiidae and Scolopendridae), some similarities justify their coding as a shared state (potential symplesiomorphy for Pleurostigmophora). In lithobiids and scolopendrids the posterior ocellus tends to be less pigmented and is set off from the anterior ocelli.
12. Four ocelli in rhomboid cluster: 0 – absent (larger number of ocelli); 1 – present. Scolopendridae considered herein possess four ocelli. Coding is restricted to taxa with an ocellar cluster (character 11, state 0).
13. Mandibular glands: 0 – restricted to hypopharyngeal region; 1 – extended back into trunk. Lewis (1981, table 5) summarised the distribution of head glands in chilopods (characters 13–16 here). Detailed studies of head glands have been made on few taxa (*Scutigera*, *Thereuopoda*, *Lithobius*, *Scolopendra*, *Strigamia*, *Mecistocephalus*, *Geophilus*, and *Pachymerium*: Herbst, 1891, Fahlander, 1938; *Craterostigmus*: Manton, 1965; Borucki, 1996; *Ethmostigmus*: summarised by Lewis, 1981). In coding head glands, we have used *Pachymerium* as a proxy for *Zelanion* (Pachymerinae), and *Geophilus* as a proxy for *Clinopodes* (Geophilinae) in order to include available data for geophilomorphs.

Presence of mandibular glands opening on the hypopharynx is general for Chilopoda. Manton (1965, p. 336) contrasted the exclusively cephalic mandibular glands of *Scutigera* with those of *Epimorpha s. str.* (and *Craterostigmus*), which extend far into the trunk. The condition in Lithobiomorpha is described by Lewis (1981, p. 233) as intermediate between these states (i.e., from the posterior part of the head to the first pedigerous segment), although Demange (1981, fig. 276) showed that the mandibular glands of *Lithobius* extend well back into the trunk. Accordingly we have recognised only two states.
14. First maxillary gland: 0 – present; 1 – absent. Within Chilopoda, a first maxillary gland is present only in Scutigermorph, opening in front of the base of mx1 (Manton, 1965; Lewis, 1981). Maxillary glands are present in other atelocerates (Protura and Collembola *vide* Chapman, 1969) and are thus considered plesiomorphic for Chilopoda.
15. First vesicular gland: 0 – absent; 1 – present. The first vesicular gland is present only in Scutigermorph (Manton, 1965; Lewis, 1981). Homologues of the vesicular glands (see also character 16) in other atelocerates are not identified.
16. Second vesicular gland: 0 – absent; 1 – present. Second vesicular glands are present in Scutigermorph, Scolopendromorpha, and *Craterostigmus*, but absent in Lithobiomorpha and Geophilomorpha (Manton, 1965; Lewis, 1981).
17. Labrum divided into five sclerites (small median sclerite and pair of alae, each transversely divided into anterior and posterior halves): 0 – side pieces of labrum undivided; 1 – labral division present. A distinctive five-part labral subdivision defines Mecistocephalidae (Hoffman, 1982).
18. Transverse, fimbriate labral midpiece: 0 – absent; 1 – present. State 0 includes geophilomorphs in which the labrum is composed of a single piece (without well differentiated mid- and lateral pieces, e.g., some Schendylidae), as well as non-geophilomorphs. The midpiece of *Zelanion* is small and triangular, as described by Archey (1936).
19. Labrum divided into superior and inferior lamellae, with teeth on superior lamella directed anteriorly: 0 – absent; 1 – present. Attems (1928, 1929) defined Dignathodontinae using the anterior orientation of the fringe on the labral midpiece, a state that applies to *Strigamia* and *Henia* (*Chaetechelyne*). The orientation of the tooth fringe in life may be ventral (Eason, 1964, p. 80).
20. Single transverse seta projecting medially from labral side piece: 0 – absent; 1 – present. Eason (1964) listed a spine (actually a seta) from the labral side piece as a lithobiomorph feature, present in Lithobiidae (*Lithobius*) and Henicopidae (*Lamyctes*). Its presence is confirmed in the Henicopinae as well as in *Anopsobius* (Silvestri, 1909, fig. II.2).
21. Side piece of labrum incised medially: 0 – not incised; 1 – incised. Attems (1928) and Eason (1964) distinguished Lithobiidae from Henicopidae on the labral incision in the former, with a pair of angulations on the side piece. Chamberlin (1912) recognised this character as a tridentate labrum in Lithobiidae versus a unidentate labrum in Henicopidae. Some species of *Cryptops* present a rather similar notch of the side piece (Eason, 1964, fig. 272).
22. Side pieces of labrum bearing numerous strong, medially directed teeth: 0 – absent; 1 – present. The labral side pieces of Schendylidae and Himantariidae have enlarged, serrate teeth (state 1).
23. Dentate lamellae on mandible: 0 – present; 1 – absent. The dentate lamellae present on the mandibles of several geophilomorph families are regarded as homologous with the dental plates of other chilopod orders. The lack of dentate lamellae (i.e., having one or more pectinate lamellae only in Geophilomorpha) is considered apomorphic within the Chilopoda. The pectinate lamellae of geophilomorphs have long been considered homologous with the lacinate processes on the mandibles of other chilopods (e.g., Cook, 1896). Accordingly we consider the presence of pectinate lamellae to be general for Chilopoda.
24. Mx1 with basal joint of telopodite fused on inner side to coxal projection: 0 – telopodite distinctly demarcated, not fused; 1 – inner part of telopodite fused to adjacent part of coxa. Fusion of the maxillary telopodite to the coxal projection defines Henicopinae (Attems, 1928).
25. Median suture on mx1 coxosternite: 0 – coxae medially coalesced, separated by median suture; 1 – coxae fused, without median suture. In all chilopods, the coxae of mx1 lie against each other (with slight separation in Scutigermorph). This is considered apomorphic relative to the state in Symphyla and Hexapoda, in which the proximal parts of mx1 are separated. A median suture is present on the coxosternite in Lithobiomorpha, Scolopendromorpha, *Craterostigmus* (see Shear and Bonamo, 1988, fig. 26), and some Geophilomorpha, such as Mecistocephalidae (*Mecistocephalus* but not *Nodocephalus*) and Himantariidae. The coxosternum is fused, without a suture, in many geophilomorphs, the fused state being considered apomorphic. *Zelanion* has only a weak median suture, and is coded as fused.

26. Sternite of mx1: 0 – small, wedge-shaped or absent (coxosternum with median suture); 1 – large, bell-shaped sternite. *Paralamyctes* (Attems, 1928, fig. 450) and *Haasiella* (Archey, 1937, pl. 22, fig. 5) differ from other hemicopids (and lithobiids) in the large size of the sternite of mx1. The enlarged sternite is confirmed in several species for both genera. In many geophilomorphs the coxosternum is fused, without traces of the sutures (character 25); in such cases, the character is coded as unknown.
27. Mx1 telopod with two pairs of lateral lobes: 0 – absent; 1 – present. *Zelanion* is unique among taxa coded here in having lateral lobes on both articles of the maxillary telopod.
28. Telopodite of mx1 indistinctly segmented, only slightly longer than and resembling median coxal projections: 0 – absent (telopodite segmented, longer than and differentiated from coxal projection); 1 – present. Weak segmentation of the maxillary telopodite and its similarity to the coxal projection is a shared derived character of Mecistocephalidae (Hoffman, 1982). The suppression of segmentation on the telopod in *Craterostigma*, regarded as an autapomorphy (Borucki, 1996), is not coded the same (the telopod remains much larger than the coxal projection in *Craterostigma*).
29. Plumose setae on coxal projection of mx1: 0 – absent; 1 – present. Chamberlin (1912) distinguished Lithobiidae from Henicopidae by the plumose setae on the coxal projection of mx1 in the former, versus simple setae in the latter. Archey (1937) described lithobiid-like plumose setae in this position in New Zealand *Henicops*, but our observations on Australian material indicate only simple setae. This character codes exclusively for the coxal projection; all lithobiomorphs have plumose setae on the inner edge of the distal segment of the telopod. Whether these telopodal setae are homologous with those of Scutigermorpha is uncertain (Borucki, 1996), and we are hesitant to accept Ax's (1999) interpretation that they provide a synapomorphy for Lithobiomorpha and Scutigermorpha.
30. Maxillary organ: 0 – absent; 1 – present (Dohle 1985). Borucki (1996) provided a detailed account of the maxillary organ (= "distensible cleaning organ" of Manton, 1965) of Scutigermorpha.
31. Maxillary nephridia: 0 – fused (Fahlander, 1938; Dohle, 1985); 1 – absent (Borucki, 1996). Borucki (1996, his character 23) interpreted the absence of maxillary nephridia in postembryonic stadia as a synapomorphy for *Craterostigma* (Manton, 1965) and *Epimorpha s. str.* Dohle (1985) listed the occurrence of paired maxillary nephridia in Symphyla, Pauropoda, Diplopoda, and Hexapoda, and accordingly considered presence of maxillary nephridia to be symplesiomorphic for Chilopoda. Dohle (1985, p. 61) and Lewis (1981, p. 249) accepted Fahlander's (1938) interpretation that the maxillary nephridia of Scutigermorpha (*Scutigera*) and Lithobiomorpha (*Lithobius*) are fused nephridia of both maxillary segments. We employ a groundpattern coding for chilopod orders based on Fahlander's interpretation.
32. Coxae of mx2 fused: 0 – coxae separate; 1 – coxae fused. Dohle (1985) cited the fused coxae of mx2 as an autapomorphy of Pleurostigmophora. Shear and Bonamo (1988) endorsed this polarity because it distinguishes the maxillae from serially homologous trunk legs, in which the coxae are separated.
33. Metameric pores on mx2 coxosternum: 0 – minute opening of second maxillary gland medial to mx2 coxosternite; 1 – enlarged opening of mx2 gland ("metameric pore") incorporated in medial part of mx2 coxosternite; 2 – metameric pore on lateral part of mx2 coxosternite. The openings of the second maxillary glands are elaborated in Geophilomorpha as enlarged "metameric pores" (Lewis, 1981) situated on the coxosternite of the second maxilla or forming notches in the medial part of the coxosternite. Mecistocephalidae have these openings more laterally situated than other geophilomorphs (state 2); this state is reasonably regarded as a modification of state 1, and the character is accordingly ordered. Lithobiomorpha indicate the presumed plesiomorphic state, small openings near the medial edge of the coxosternite (Lewis, 1981, fig. 149).
34. Opening of coxal gland (metameric pore) on mx2 surrounded by a thickened rim, opening towards the median side: 0 – absent; 1 – present. Attems (1928, 1929) employed the median opening of the coxal gland and its rim as a character for Pachymerinae (both species of *Zelanion* coded here).
35. Form of mx2 telopod: 0 – slender, leg-like, with elongate prefemur/femur; 1 – short, stout. Mecistocephalidae differ from other geophilomorphs in the comparatively long, leg-like telopod of mx2, and in this respect resemble other chilopods.
36. Trochanter on mx2: 0 – present; 1 – absent. Scutigermorpha have a distinctly articulated, ring-like trochanter on mx2. Borucki (1996) considered this state to be plesiomorphic relative to the absence (fusion) of a trochanter in Pleurostigmophora. Serial homology with other legs supports Borucki's conjecture.
37. Plumose setae on inner surface of tarsus of mx2 telopod: 0 – absent (simple setae); 1 – plumose setae present. Borucki (1996) observed specialised (plumose) setae on the tarsus of the second maxillary telopod in Lithobiomorpha. These setae are confirmed in all lithobiomorphs coded here, and share a common concentration on the inner surface of the tarsus. Borucki speculated that they might have been more generally distributed in Chilopoda but lost in other lineages; this extrapolation is *ad hoc*. We recognise a separate character for plumose setae on the first maxilla (character 29). The fact that their systematic distributions do not covary justifies their independence.
38. Claw of second maxillary telopod pectinate: 0 – non-pectinate; 1 – pectinate. Although Attems (1928, p.183) described the claw of *Tasmanophilus* as pectinate, its morphology is clearly distinct from the pectinate claw of Ballophilidae and Schendylidae. R.E. Jones (pers. comm.) describes the claw of *Tasmanophilus* as fasciate, indicating a fusion of spines in some species, ranging to just a few spines on the claw. Our observations confirm this distinction.
39. Maxillipede with fang and poison gland: 0 – absent; 1 – present. Although uninformative at the present level of analysis, this character is included as an autapomorphy of Chilopoda.
40. Pleurite of maxillipede segment arching over coxosternite: 0 – absent (small pleurite); 1 – pleurite arching over coxosternum, discontinuous medially ("*Spange*" of Attems, 1926); 2 – pleurite arching over coxosternum, continuous ventromedially. Manton (1965) and Dohle (1990) recognised an expanded maxillipede pleurite as a shared derived character of *Craterostigma* and *Epimorpha s. str.*, in contrast to a small, movable pleurite set in copious arthrodial membrane in Scutigermorpha and Lithobiidae. Henicopidae, however, have a *Spange*-like elaboration of the maxillipede pleurite. The condition in hemicopids differs from that in *Epimorpha* and *Craterostigma* in that the pleurite forms a ventrally confluent band separating the maxillipede coxosternite and sternite of first pedigerous segment.
41. Maxillipede tooth plate (anteriorly projecting, serrate endite on coxosternite): 0 – absent; 1 – present. A maxillipede tooth plate is variably present in Scolopendromorpha, and is elsewhere present only in *Craterostigma* (Manton, 1965; Dohle, 1990) and *Devonobius* (Shear & Bonamo, 1988).
42. Teeth on dental edge of maxillipede coxosternum reduced to small knobs: 0 – large angular teeth; 1 – small sclerotised teeth. *Paralamyctes* species considered here share a peculiar condition of the forcipular teeth, being numerous small sclerotisations along the margin. However, larval stages of species with tiny, blunt knobs in adults (examination of the 8- and 10-legged larval stages of *P. harrisi* Archey; New Zealand Arthropod Collections) possess relatively large, pointed teeth as in adults of *Henicops*, *Lamyctes*, and Lithobiidae. Ontogeny thus indicates the knob-like sclerotisations to be the less general (apomorphic) state. Coding is restricted to Lithobiomorpha, rather than inferring that the serrations on the tooth plate of Scolopendromorpha and *Craterostigma* are homologous.

43. Parodontal spine on maxillipede coxosternite: 0 – absent; 1 – present. A differentiated, translucent parodont is present in Lithobiidae and in some Anopsobiinae (e.g., Zaleskaja, 1975, fig. 1.10; Shinohara, 1982, fig. 4). We have not detected a parodontal spine in Henicopinae.
44. Coxosternite of maxillipede sclerotised in midline: 0 – coxae separated medially, with sternite present in adult; 1 – coxosternal plates meeting medially, with flexible hinge; 2 – coxosternal plates meeting medially, hinge sclerotised and non-functional. Shear and Bonamo (1988) coded the condition of the maxillipede coxosternum as a multistate character, which we accept. They (p. 9) regarded the medially sclerotised condition shared by *Craterostigmus* and *Epimorpha s. str.* to be apomorphic based on serial homology (fusion makes the maxillipedes less like the following trunk legs). Dohle (1990) drew the same interpretation of this state as a synapomorphy for that group, whereas Ax (1999) considered the separate coxosternal plates of Scutigermorpha to be apomorphic for that order. We disagree with Ax, because the condition in Scutigermorpha, in which a sternite is present in adults (Manton, 1965, fig. 91a) and coxae are separated medially, is similar to outgroups (e.g., Symphyla and Hexapoda). As well, in Scolopendromorpha, a sternal contribution to the coxosternite is expressed only in early ontogeny (Manton, 1965, p. 324). Medial coalescence (state 1: Lithobiomorpha) and sclerotisation of the hinge (state 2: *Craterostigmus* + *Epimorpha s. str.*) are thus coded as states of an ordered character, as suggested by Shear and Bonamo (1988).
45. Coxosternite of maxillipede deeply embedded into cuticle above second trunk segment: 0 – not embedded; 1 – deeply embedded. Manton (1965) listed the deep embedding of the maxillipede coxosternite as a character shared by *Craterostigmus* and *Epimorpha s. str.*
46. Tarsungulum on maxillipede: 0 – separate tarsus and pretarsus; 1 – tarsus and pretarsus fused. Borucki (1996) corroborated an observation by Snodgrass (1952, p. 214) that fusion of the tarsus and pretarsus of the maxillipede is a synapomorphy of Pleurostigmophora, versus an articulated tarsus and pretarsus in Scutigermorpha. Serial homology (comparison with other trunk legs) and outgroup comparison (first trunk leg of Hexapoda and Symphyla) support Borucki's conjecture.
47. Basal node on maxillipede tarsus/tarsungulum: 0 – absent; 1 – present. A strongly sclerotised protuberance on the inner basal edge of the tarsungulum (basal node of Eason, 1964) is variably present in Geophilomorpha.
48. First and fourth articles of maxillipede articulated: 0 – absent; 1 – present (Attems, 1926). A complication for the homology of this character is the Jurassic fossil *Eogeophilus jurassicus* Schweigert and Dietl (1997), which is of apparent geophilomorph identity but is illustrated as having complete second and third articles, without articulation between of the first and third (see Schweigert and Dietl, 1997, fig. 4). *Cryptops* eliminate part of the femur but not the tibia (Borucki, 1996, fig. 66).
49. Course of coxopleural suture on maxillipede: 0 – oblique to margin of head (converging posteriorly); 1 – parallel to margin of head. This character has figured in systematic distinction between Geophilidae (state 0) and Chilenophilidae (state 1), and serves to unite the chilenophilids (*Zelanion* and *Ribautia*). Coding is restricted to taxa with the pleurite arched over the coxosternite (character 40, state 1).
50. Tergite of maxillipede segment: 0 – separate tergite; 1 – separate tergite lacking, fused to next posterior segment. Fusion of the maxillipede tergite to the first trunk tergite is unique to Scolopendromorpha.
51. Width of maxillipede tergite: 0 – of similar width to head shield and T1; 1 – much narrower than head shield and T1, with maxillipede pleurite strongly developed dorsally and coxopleural suture terminating dorsally. The very narrow maxillipede coxosternite of Mecistocephalidae is associated with extreme modifications of the pleurite, which is described here as a single character complex (state 1). Rather than code this character as uncertain or inapplicable for Scolopendromorpha (which lack a free maxillipede tergite), coding is determined by the configuration of the pleurite.
52. Number of post-cephalic leg-bearing segments: 0 – maxillipedes + 15; 1 – maxillipedes + 21; 2 – maxillipedes + 23; 3 – >29. The attribution of 15 locomotory legs (state 0) to the groundplan of Chilopoda (Dohle, 1985) follows from congruence with other characters rather than from any outgroup information that might indicate plesiomorphy. Ax (1999) instead interpreted the 15-legged condition as synapomorphic for Triakontapoda.
53. "Special heterotery" (alternating long and short tergites, with reversal of lengths between seventh and eighth walking leg-bearing segments): 0 – absent; 1 – present. Borucki (1996) recognised "special heterotery" as a synapomorphy of the Chilopoda, with a homologous alternation in long and short tergites between post-maxillipedal segments 7 and 8 in all ingroup taxa except the Geophilomorpha. Ax (1999) considered this character a synapomorphy of Heterotery.
54. Tergite 1 overlaps head shield: 0 – absent; 1 – present. Some Scolopendrinae (such as *Cormocephalus*) resemble Otostigminae in having T1 (=fused maxillipede tergite and first trunk tergite) overlapping the back of the head shield.
55. Single large tergal plate over trunk segments 7-9: 0 – separate tergites; 1 – single tergite. The long trunk tergite in Scutigermorpha is widely cited as autapomorphic (Dohle, 1985 and subsequent workers).
56. Paramedian sutures on tergum (*Längsnähten* of Attems, 1926): 0 – absent; 1 – present. Manton (1965) listed paramedian sutures on the tergites in the diagnosis of Epimorpha. They are absent in *Craterostigmus* and in some geophilomorphs.
57. Intercalary sclerites: 0 – absent or weakly sclerotised; 1 – small intercalary tergites (pretergites) and sternites; 2 – strongly developed intercalary tergites and sternites. Manton (1965) identified the presence of intercalary sternites as a character uniting *Craterostigmus* and Epimorpha, although weaker sclerotisations occur in the corresponding positions in Lithobiomorpha. This distinction serves as the basis for states 1 and 0, respectively. Dohle (1985) indicated that division of the tergites and sternites into pre- and metatergites and pre- and metasternites (state 2 above) was autapomorphic for the Geophilomorpha. Cryptopidae have also been characterised by their strong development of the intercalary tergite (and the character linked to burrowing/pushing habits) (Hoffman, 1982). Among taxa coded here, the development of the intercalary tergite is more pronounced in *Cryptops* and *Theatops* than in *Scolopocryptops*. We do not observe a meaningful distinction between the state in *Scolopocryptops* and Scolopendridae.
58. Tergite margination: 0 – absent or on last tergite only; 1 – on most or all tergites. Schileyko and Pavlinov (1997, their character 16) coded the presence of margins on most tergites (state 1 above) as an apomorphic state within Scolopendromorpha based on functional considerations. Outgroup data conflict: margins are absent in *Craterostigmus* and Geophilomorpha but present in Lithobiomorpha. Presence of margins serves to differentiate groups within Cryptopidae (absent in *Cryptops* and *Theatops*, present in *Scolopocryptops*).
59. Tergal spines associated with bristles, aligned longitudinally on midline: 0 – absent; 1 – present. Würmli (1979) cited the constant association of thick spines with bristles arranged in rows in a median longitudinal strip as a character common to all species of *Thereuopoda*. *Allothereua* shares this spine/bristle association and alignment of spines (Brölemann, 1912, fig. 2).
60. Pleuron filled with small pleurites: 0 – absent; 1 – present. Geophilomorphs have an elaboration of pleurites (including the so-called scutellum, katopleure, stigmatopleurite, and a few more small pleurites) that fill the pleuron except for the pleural furrow (*sensu* Manton, 1965).
61. Sternal pore areas/sternal glands: 0 – absent; 1 – present (Turcato et al., 1995). Borucki (1996) and Ax (1999) cited sternal pore areas as a geophilomorph synapomorphy but Turcato et al. (1995, p. 200) remarked that their absence in mecistocephalids is potentially plesiomorphic.

62. Suture in cuticular ring around sternal pores: 0 – absent; 1 – present. Turcato et al. (1995) identified a suture on the cuticular ring that surrounds the sternal pores in Himantariidae (*Himantarium*) and Dignathodontidae (*Henia*) that is not present in other geophilomorphs. We have coded *Pseudohimantarium* based on the condition in *Himantarium*.
63. Definition of sternal pore area: 0 – diffuse, outline of SPA variably shaped; 1 – outline of SPA well-defined, circular or elongated. Strongly defined sternal pore areas of round, elliptical, or bean-shaped outlines group himantariids and dignathodontids (Turcato et al., 1995).
64. First genital sternite of male divided longitudinally: 0 – undivided; 1 – divided. Attems (1928) diagnosed *Lamyctes* by its bipartite genital sternite in the male. The same condition is observed in *Henicops* (see Borucki, 1996, fig. 102), but not the other henicopids coded here. Comparison with Lithobiidae (undivided sternite) suggests that the bipartite sternite is synapomorphic for a clade within Henicopini that includes *Lamyctes* and *Henicops* (no published data are available for the *Lamyctes*-like genera *Lamyctopristus* and *Pleotarsobius*).
65. Leg pentagonal in cross-section, with marginal spines on the angles: 0 – absent; 1 – present. Shear et al. (1998) identified a unique pentagonal section and its associated spine patterns as a scutigermorph autapomorphy.
66. Proliferation of silk-spinning telopodal glands on posterior legs: 0 – absent; 1 – present. Blower (1952) documented glands opening at pores on the inner face of several distal podomeres (femur to metatarsus) on the last two pairs of legs in Lithobiidae (*Lithobius*) and Henicopidae (*Lamyctes*). Their ultrastructure was described in an unpublished thesis by T. Keil, and similar pear-shaped glandular cells occur on the antennae of *Lithobius* (Fuhrmann, 1922) (see Lewis, 1981, pp. 339-342). The telopodal glands on the posterior legs emit sticky, silklike threads in lithobiomorphs. Presence of the glands in other Lithobiinae and Henicopinae is coded based on the presence of pores similarly distributed to those associated with telopodal glands on the posterior legs in *Lithobius* and *Lamyctes* (see Minelli, 1993, fig. 8). The converse (absence of glands based on absence of pores) is a more dubious supposition, but non-lithobiomorphs have neither a proliferation of these pores on the posterior legs, nor is the silk-spinning known.
67. Socketed spines D/V, a/m/p on distal extremities of podomeres: 0 – absent; 1 – present. This character refers to the characteristic distal spines of Lithobiidae. Henicopidae may have thickened setae but lack socketed spines. Whether the distal spines on scutigermorph legs are homologous with those of lithobiids, as suggested by Eason (1964, p. 263), is uncertain.
68. Tibial spurs (tooth-like process on lateral side of most tibiae): 0 – absent; 1 – present. Tibial spurs on at least legs 1-11 have been regarded as a diagnostic character of Henicopidae (Chamberlin, 1912; Attems, 1928), including Anopsobiinae.
69. Bipartite division of tarsi of anterior series of trunk legs: 0 – absent; 1 – present. This character is included primarily to distinguish Cryptopidae (undivided tarsi) from Scolopendriidae (tarsi bipartite), although variation in tarsal segmentation also figures prominently in systematic hypotheses for Henicopidae (e.g., Attems, 1928). *Henicops maculatus* has three tarsomeres on the anterior series of trunk legs but undescribed species of *Henicops* from northern New South Wales and Queensland, Australia, have only two tarsomeres. Homologies can be determined by the positions of thickened setae on the tarsus. A pair of thickened setae at the ends of the proximal two tarsomeres in *H. maculatus* are both on the proximal of the two podomeres in the new species. As such, the three-segmented condition in *H. maculatus* results from subdivision of the first tarsal segment in other henicopids. We code the state in *H. maculatus* to reflect its relationship to the bisegmented tarsus rather than as an autapomorphy.
70. Tarsi divided into many joints: 0 – tarsi undivided or bisegmented; 1 – tarsus flagelliform, with many joints. Annulation of the trunk leg tarsi (as well as the antennae) is distinctive for Scutigermorpha (Dohle, 1985). Despite the flagellar subdivision, the scutigermorph tarsus is distinctly bipartite (character 69, state 1).
71. Tarsal spurs: 0 – absent; 1 – present. Tarsal spurs are one or a pair of strong setae on the first tarsal joint in Otostigminae (Attems, 1928). We have coded the absence of tarsal spurs in species that lack tarsal subdivision if a spur is lacking near midlength of the tarsus. Presence of tarsal spurs is not dependent on tarsal subdivision, as shown by the tarsal spur in *Scolopocryptops*, *Theatops*, and *Craterostigmus* (all of which have undivided tarsi).
72. Protarsi with pair of terminal spines: 0 – absent; 1 – present. Verhoeff (1905) and Attems (1926) divided the Scutigerae based on the presence (*Scutigera* and allied genera) or absence (*Thereuopoda*, *Allothereua*) of distal spines on the protarsus.
73. Tarsal pegs: 0 – absent; 1 – present. Tarsal pegs are small, distally hooked bristles on some tarsal flagellomeres of scutigermorphs. Brölemann (1912, fig. 4) showed their association in *Allothereua maculata* with organs called *Tarsal-zapfen* by Verhoeff (1904).
74. Prefemur of anal leg with a single strong ventral spine: 0 – absent; 1 – present. A single spine on the anal leg prefemur unites most of the Anopsobiinae (*Anopsobius* species here).
75. Anal leg coxopleural process: 0 – absent; 1 – present. A distal, usually spinose, projection of the anal leg coxopleuron is widespread in Scolopendromorpha. Schileyko (1996) coded such a process as absent in *Theatops*, but Shelley (1997) documented a medial, spurred extension of the coxopleural border that we regard as a coxopleural process. A lobate coxal process ending in a spine is also present in Anopsobiinae.
76. Coxopleurites on anal legs: 0 – coxa and pleurites fused as short coxopleurite; 1 – elongate coxopleurite. Formation of coxopleurites on the last leg-bearing segment was cited by Kraus (1998) as a synapomorphy for *Craterostigmus* and *Epimorpha s.str.* Defined as such, this character is actually present in all chilopods, which invariably have pleurites fused to the coxa to form a single basal leg sclerite on the anal leg segment. The apomorphy that Kraus (1998) may have been describing as “coxopleurites” is not their presence but their enhanced differentiation in *Craterostigmus* and *Epimorpha s.str.* In scutigermorphs and lithobiomorphs the anal leg coxopleurite is shorter than that of *Epimorpha*, and the former condition more closely resembles the bases of the preceding legs.
77. Anal leg trochanter: 0 – present; 1 – minute or absent. Snodgrass (1952) interpreted the segmentation of the scolopendromorph leg based on its intrinsic musculature and concluded that it lacks a trochanter. Attems (1930, fig. 335) figured a minute anal leg trochanter in *Theatops*. The anal leg trochanter is distinct in all non-scolopendromorph chilopods.
78. Anal leg prefemoral process: 0 – absent; 1 – present. The inner margin of the anal leg prefemur in most Scolopendrinae, including *Scolopendra* and *Cormocephalus* species coded here, is extended as a short process (Koch and Colless, 1986, their character 27, called trochanteral process or terminal prefemoral process). This prefemoral process is lacking in Cryptopidae and Otostigminae, although some taxa (e.g., *Theatops spinicaudatus*; Shelley, 1997) may bear a spur in this position.
79. Anal leg lacking claw: 0 – claw present; 1 – claw absent. Absence of a claw on the anal leg is noted in various geophilomorphs. Although Attems (1928) cited this absence as diagnostic of the ballophilid/schendylid group, anal leg claws are present in some schendylids (Jones, 1996). Presence/absence of anal leg claws is sexually dimorphic in some taxa considered here [*Henia (Chaetechelyne) vesuviana*] (Eason, 1964).
80. Longitudinal muscles: 0 – united sternal and lateral longitudinal muscles; 1 – separate sternal and lateral longitudinal muscles, with separate segmental tendons. Manton (1965) described state 1 as defined above as shared by *Craterostigmus* and *Epimorpha*, in contrast to state 0 in Scutigermorpha and Lithobiomorpha.
81. Position of tracheae/spiracles: 0 – pleural; 1 – dorsal opening on tergum, with special tracheal lungs.

82. Anisostigmophory: 0 – absent (spiracles present on all trunk segments from second pedigerous segment); 1 – present (spiracles associated with long tergites only). Heterotery (character 53) is not precisely correlated with the distribution of spiracles in chilopods because the scolopendromorph *Plutonium* has weak heterotery but has a geophilomorph-like spiracle distribution (state 0). Like Ax (1999), we accordingly code heterotery and anisostigmophory as independent characters.
83. Longitudinal and transverse connections between segmental tracheal branches: 0 – absent; 1 – present. Tracheal connections have been proposed as an autapomorphy for Epimorpha s. str. within Chilopoda (Dohle, 1985; Hilken, 1997). Detailed studies of the tracheae have not been undertaken on all terminal taxa, and our codings extrapolate Hilken's (1997, 1998) interpretations to the ordinal level. In atelocerate outgroups, tracheal connections only occur within the Insecta (probable autapomorphy for Dicondylia).
84. Spiracle on first pedigerous trunk segment: 0 – present; 1 – absent. This character is intended to distinguish Henicopini (state 0) from other Lithobiomorpha (state 1).
85. Ten spiracles: 0 – absent; 1 – present (spiracles on trunk segments 3, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20). Across the Chilopoda, spiracle number is partly correlated with numbers of leg-bearing trunk segments (character 52). Scolopendromorpha have ingroup variation in spiracle numbers, most genera (including some cryptopids, and scolopendrids as well as otostigmines) possessing nine pairs. *Rhysida* and *Ethmostigmus* are distinguished from other scolopendromorphs coded here in having ten spiracles, versus nine in *Alipes* (spiracle absent on segment 7). Because the latter condition is present in Scolopendrinae (*Scolopendra*, *Cormocephalus*) and Cryptopidae (*Cryptops*, *Theatops*), and the 3, 5, 8, 10, 12, 14 distribution of the group with nine spiracles is typical of outgroups (Lithobiomorpha and *Craterostigmus*), ten spiracles are coded as a potential apomorphy within the Otostigminae.
86. Chiasmata: 0 – absent; 1 – present. According to Hilken (1997) tracheal anastomoses with specialised moulting rings (Minelli, 1985) are a geophilomorph autapomorphy.
87. Spiracle muscles: 0 – absent; 1 – present. Hilken (1997) observed muscles to insert on the dorsal and ventral sides of the tracheal pouches in *Scolopendra* and *Cryptops*, and regarded the apodemal function of the tracheal pouch to be an autapomorphy for Scolopendromorpha. Hilken (1997) considered spiracular muscles to be general for and unique to Scolopendromorpha; we extrapolate their distribution accordingly, but caution that additional data are required.
88. Spiracle with atrium divided by flapped valves: 0 – valves absent; 1 – valves present. Lewis et al. (1996) documented the three-flapped valves that divide the atrium horizontally in *Scolopendra* and other Scolopendrinae. Schileyko and Pavlinov (1997) code flaps as present in *Theatops*.
89. Cribriform spiracles with humps: 0 – absent; 1 – present. Otostigminae share an ovate spiracle with its long axis oriented dorsoventrally, rather than longitudinally as in Scolopendrinae. Attems (1928, 1930) employed this distinction taxonomically. In *Ethmostigmus*, *Rhysida*, and *Alipes*, the floor of the spiracular atrium is raised into humps, with the fine openings of the tracheae situated between these humps (Lewis, 1981).
90. Taenidia: 0 – helically arranged; 1 – absent, tracheae strengthened by network of chitin fibres. Hilken (1997) observed a similar style of taenidial strengthening of the tracheae in all pleurostigmophorans, with the taenidium (single in *Craterostigmus*; multiple in other taxa) being helical. Taenidia are a general character for atelocerates, and are helically arranged in hexapods (Xué et al., 1992). As such, helical taenidia may be a symplesiomorphy for Chilopoda rather than a synapomorphy for Pleurostigmophora as thought by Hilken (1997, 1998). Scutigermorphs lack true taenidia, the tracheae being strengthened by a network of chitin fibres (Hilken, 1997), a potential autapomorphy for Scutigermorpha. Codings are extrapolated to the ordinal level based on Hilken's data.
91. Haemocyanin: 0 – absent; 1 – present. Gaseous exchange in Scutigermorpha involves the haemolymph, with haemocyanin as the oxygen transport molecule, rather than exchange between the tracheae and tissues as in pleurostigmophorans (Hilken, 1997). Coding infers that *Allothereua* and *Thereuopoda* share the presence of haemocyanin that is known for *Scutigera* (Mangum et al., 1985), whilst Pleurostigmophora are inferred to lack haemocyanin. Considering atelocerate outgroups, haemocyanin is not present in hexapods (Beintema et al., 1994).
92. Foregut with differentiated gizzard; inner wall of gizzard with spinose processes: 0 – absent; 1 – present. Manton (1965) noted that the cryptopid digestive system is elaborate, and different from that of all other chilopods. Lewis (1981) summarised studies of *Scolopendra* and *Ethmostigmus*, as well as *Cryptops* and *Scolopocryptops*. While scolopendrids and cryptopids differ in detail (cryptopids having a particular elaboration of "appendages" in the gizzard), the presence of a gizzard in the midgut is common to both groups. Few detailed studies have been made on geophilomorph guts (see Lewis, 1981), but the esophagus is narrow, and a crop and gizzard are lacking. Existing data on lithobiomorphs and scutigermorphs indicate a short foregut, with no gizzard.
93. Asymmetry of oviducts: 0 – left and right ducts symmetrical; 1 – left duct rudimentary or absent. *Theatops* differs from other scolopendromorphs surveyed by Prunescu (1997) in the symmetry of its oviducts. For this and the following character we code Scolopendromorpha based on published data for exemplar genera (Prunescu, 1997, and references therein). Among geophilomorph genera coded here, data are available for *Clinopodes* (Schaufler, 1889) and *Strigamia* (Prunescu, 1967); we use *Dicellogophilus* to code Mecistocephalidae, *Pachymerium* as a proxy for *Zelanion*, and *Himantarium* as a proxy for *Pseudohimantarium* (all described by Prunescu, 1967). To include data for Henicopinae, *Henicops* is coded based on *Esastigmatobius* (Prunescu et al., 1996).
94. Accessory ventral glands of ovary: 0 – present; 1 – absent. According to Prunescu (1997) all chilopods except the females of Scolopendromorpha possess accessory ventral glands (see character 93 for taxonomic extrapolations).
95. Unpaired median testis: 0 – symmetrically paired testis; 1 – one testis minute, undifferentiated; 2 – unpaired testis. Prunescu (1996) drew attention to the presence of paired testes in Scutigermorpha and Anopsobiinae, although the latter involves one of the pair being diminutive, versus a single testis in Henicopinae and Lithobiidae. Published data for Henicopinae are limited to *Esastigmatobius* (Prunescu et al., 1996). Dohle (1985) and Shear and Bonamo (1988) had suggested that the median, unpaired testis of Lithobiomorpha might be an autapomorphy, emphasising its formation from paired precursors in ontogeny. However, Prunescu (1996) considered unpaired testes to be an apomorphy for all Pleurostigmophora except the Anopsobiinae. The basis for this is that scolopendromorph ontogeny resembles that of Lithobiidae and Henicopinae in that embryonic testes merge to form an unpaired median organ. The deferens duct and lateral vesicles (character 97) differentiate from the median organ. Because of the great significance placed on this and the following character by Prunescu and because they conflict with characters from external morphology that support lithobiomorph monophyly, we are reluctant to extrapolate codings beyond published data for exemplar genera. *Clinopodes* is coded from Breucker (1970), and *Strigamia* from Prunescu (1968). We make exception to code *Henicops* based on the state in *Esastigmatobius*, in order to include data on Henicopinae, and use *Himantarium* as a proxy for *Pseudohimantarium* (Lewis, 1981) and *Dicellogophilus* to code for Mecistocephalidae (Prunescu, 1968). *Allothereua* is coded from *Thereuonema* (Fahlander, 1938). The same practice is employed for the following five male genital characters (96-100).
96. Testes differentiated into macrotestis with ampulla and microtestis: 0 – present; 1 – absent. Prunescu (1992, 1996) observed the functional testis of Anopsobiinae (see also Prunescu and Johns, 1969) to be differentiated similar to that of Scutigermorpha, considering this to be a symplesiomorphy.

97. Lateral testicular vesicles linked by a central, posteriorly extended deferens duct: 0 – absent; 1 – present. Prunescu (1996) documented paired testicular vesicles as a shared derived character in *Craterostigmus* and *Epimorpha s. str.*
98. Testicular vesicles spindle shaped: 0 – absent; 1 – present. Dohle (1985) listed spindle shaped / fusiform testicular vesicles as a synapomorphy of *Epimorpha*, in which *vasa efferentia* emanate from both ends of the testes. The vesicles are sinuous in *Craterostigmus* (Prunescu et al., 1996). Outgroup information is irrelevant because the character is logically applicable only to those taxa possessing vesicles (*Craterostigmus* + *Epimorpha s. str.*; see character 97).
99. Number of testicular vesicles: 0 – one pair; 1 – two or more pairs. Geophilomorphs have a single pair of testicular vesicles (Dohle, 1985; Prunescu, 1996), while multiple, pseudometameric vesicles are shared by *Craterostigmus* and *Scolopendromorpha* (Demange and Richard, 1969; Prunescu, 1996).
100. Asymmetry of ejaculatory ducts: 0 – left and right ducts symmetrically developed; 1 – left duct rudimentary or absent. Prunescu (1997) documented the dominance or presence of the right ejaculatory duct alone in several scolopendromorphs, citing the tendency towards reduction of the left duct as a synapomorphy for *Scolopendromorpha*.
101. Female gonopod used to manipulate single eggs: 0 – absent; 1 – present. Ax (1999) treated the usage of the female gonopod in egg manipulation (see Dohle, 1969, fig. 1 for *Scutigera*; Lawrence, 1984, fig. 16 for *Lithobius*) and the laying of single eggs as two independent autapomorphies of *Gonopodophora* (= *Lithobiomorpha* + *Scutigero-morpha*). Here the structure and function are considered a single character.
102. Female gonopod segmentation: 0 – three articles and claw, with basal articles of gonopod pair separated; 1 – two articles, the proximal article of each gonopod pair partly joined, the distal article a spine; 2 – single segment (Prunescu, 1996). *Scutigero-morph* gonopods (state 1) are distinguished from those of *lithobiomorphs* (state 0) by their reduced segmentation and medial coalescence of the proximal article. Dohle (1985, p. 65) regarded the fused bases of the gonopod as a *scutigero-morph* autapomorphy. Prunescu's (1996) generalisation that *geophilomorph* gonopods are single segmented could be refined to recognise the articulation of a minute distal segment in *Himantariidae* and *Mecistocephalidae*.
103. Female gonopod with basal article bearing spines (macrosetae) and terminal article with a broad claw (Dohle, 1985): 0 – absent; 1 – present. Shear and Bonamo (1988) pointed out that the presence of a claw on the gonopod of *lithobiomorphs* may be a *symplesiomorphy* because it confers a leg-like appearance on the gonopod, and clawed gonopods occur in hexapods. The potentially *synapomorphic* state for *Lithobiomorpha* is not the mere presence of a claw but rather its massive form and function in concert with the macrosetae. Borucki (1996) considered that these states may be primitive retentions of a basal chilopod condition of manipulating individual eggs [a behavior that Ax (1999) interpreted as an *apomorphy*; see character 101]. We opt for a less speculative coding since the macrosetae are unique to *Lithobiomorpha*.
104. Claw of female gonopod fused with the apical article: 0 – claw separate; 1 – claw fused. Eason (1964) distinguished *Lithobiidae* (state 1) from *Henicopidae* (state 0) based on this feature of the gonopods. *Lithobiomorpha* considered here code according to the systematic prediction of Eason.
105. Segmentation of male gonopod on first genital segment: 0 – four segments; 1 – two segments; 2 – single segment, rudimentary. Codings for male gonopod segmentation agree with groundpatterns described by Prunescu (1996). Compared to the two-segmented gonopods of *Geophilomorpha* (state 1) and rudimentary, single-segmented gonopod of *Lithobiidae* (state 2), Prunescu regarded the four-segmented state in *Henicopidae* as *plesiomorphic*, being the “most complete” (i.e., leg-like). Absence of gonopods in *Craterostigmus* and *Scolopendromorpha* is coded as inapplicability.
106. Male gonopod on second genital segment: 0 – present; 1 – absent. *Scutigero-morpha* are distinguished from other chilopods by having a single-segmented gonopod on the second genital segment of the male. Prunescu (1996) viewed the loss of the second gonopod as *apomorphic* for *Pleurostigmophora*; Dohle (1985) likewise considered two pairs of gonopods to be *plesiomorphic* for *Chilopoda*. Although outgroup comparisons are uninformative, Heymons' (1901) description of two pairs of limb buds behind the anal legs in the first postembryonic stadium of *Scolopendra* suggests that the paired gonopods of *Scutigero-morpha* are *plesiomorphic*.
107. Anal organs: 0 – absent; 1 – present through ontogeny; 2 – present only in juveniles. The presence of an anal pore (and anal organ) in larval and early post-larval stages but not adults of *Lithobiidae* (Rosenberg, 1984) has long been recognised as a distinction from *Henicopidae*, in which the anal pore is present through ontogeny (Chamberlin, 1912). We follow Borucki's (1996) interpretation of the “anal capsule” of *Craterostigmus* as incorporating anal organs (see Borucki & Rosenberg, 1997). Codings for *Geophilomorpha* are made based on the presence or absence of anal pores (or the organ may be discerned through the cuticle). We infer the absence of anal organs in *Scolopendra* (Lewis, 1981) to be general for *Scolopendromorpha*.
108. Coxal organs: 0 – absent; 1 – present. The homology of coxal organs in *Pleurostigmophora* is well supported, based on detailed similarities in their structure in *lithobiomorphs* (Littlewood, 1983; Rosenberg, 1983a), *scolopendromorphs* (Rosenberg, 1983b) and *geophilomorphs* (Rosenberg, 1982). Their absence in *Scutigero-morpha* was thought by Fahlander (1938) and Prunescu (1996) to be a secondary loss, an interpretation that hinges on an ecological scenario.
109. Serial distribution of coxal organs: 0 – on last four pairs of legs; 1 – on last two pairs of legs; 2 – on last pair of legs only. The distribution of coxal organs is scored as a character separate from their presence/absence (character 108). *Lithobiidae* and most *Henicopinae* possess state 0 (all representatives coded here), whereas *Anopsobiinae* coded here possess state 1 (although state 0 is observed in the group in *Ghilaroviella* and *Shikokubius*). *Epimorpha s. str.* have coxal pores restricted to the last pair of legs. Coding for *Craterostigmus* considers the anogenital capsule to incorporate the coxal organs (Prunescu, 1996).
110. Arrangement of coxal pores: 0 – few pores in linear row; 1 – numerous small pores scattered over coxopleure or large pore field; 2 – one or two large pores opening to expanded coxal organ; 3 – rosette of coxal organs opening into pit, without external pores. State 0 characterises the *Lithobiomorpha* except for the *Ethopolyinae*, which possess state 1 in adults. Their ontogeny, however, reveals a transformation from state 0 to state 1 (Chamberlin, 1925, pl. 2). State 2 unites *Ballophilidae* and *Schendylidae* (Attems, 1928); at least in the case of the *schendylids* the coxal organs are large and lobate (Pereira and Coscaron, 1976). Some *geophilids* (*Clinopodes* and *Tuoba*; Jones, 1998) share state 3.
111. Spermatophore web: 0 – absent; 1 – present. Spermatophore webs are known for *Geophilus* (coded as a proxy for *Clinopodes*; Klingel, 1959), *Lithobius* (Demange, 1956; Klingel, 1960a), *Scolopendra* (Klingel, 1960b), and *Cormocephalus* (Brunhuber, 1969; Lawrence, 1984). While reasonably cited as a *synapomorphy* for *Pleurostigmophora* (Dohle, 1985), sampling is very incomplete. We note Dohle's (1990) interpretation of a cone behind the genital sternite in *Craterostigmus* as a “Spinngriffel” device, and the reinterpretation of the so-called “penis” as a spinneret (Brunhuber and Hall, 1970). Until a more detailed comparative study of these structures is made, we

restrict coding to taxa in which the spermatophore web has been observed. The presence of a single pair of vestigial male accessory glands in the Scutigermorpha, compared to two pairs in Pleurostigmophora, may be linked to the presence or absence of the spermatophore web if the accessory glands are the source of the web material (Brunhuber and Hall, 1970).

112. Bean-shaped spermatophore with tough, multi-layered wall: 0 – absent; 1 – present (Dohle, 1985; Borucki, 1996). Among those taxa coded herein, a three-layered spermatophore is known for *Scolopendra* (Demange, 1945), *Ethmostigmus* (Rajulu, 1969), *Cormocephalus* (Brunhuber, 1969), and *Rhysida* (Demange and Richard, 1969). *Cryptops* has two layers in the spermatophore (Demange, 1945).
113. Ventral invagination in spermatophore: 0 – absent; 1 – present. The spermatophore of Scolopendridae is distinguished from that of Cryptopidae by a longitudinal invagination of the ventral surface (Demange and Richard, 1969).
114. Sperm dimorphism: 0 – absent; 1 – microsperm and macrosperm present. Sperm of two sizes are known for Symphyla and all orders of chilopods except Geophilomorpha (Jamieson, 1987; Carcupino et al., 1999). Because sperm characters have been investigated in a limited range of chilopods we have made some assumptions of group monophyly in order to accommodate as many data as possible. Codings for *Scolopendra*, *Cryptops*, *Clinopodes*, and *Strigamia* employ data for different (congeneric) species than those used in sequencing. *Himantarium* and *Stigmatogaster/Haplophilus* (Beniouri, 1985) are used as proxies for *Pseudohimantarium*, and *Pachymerium* (Mazzini et al., 1991) is used as a proxy for *Zelanion* (Pachymerinae). These taxonomic extrapolations also apply to sperm characters 115–116.
115. Spiral ridge on nucleus: 0 – absent; 1 – present. The spiral ridge is distinctive for Chilopoda (Dohle, 1985; Jamieson, 1987).
116. Centriole of sperm with elongate, tongue-shaped capitulum and rim around acetabulum formed by posterior end of nucleus: 0 – absent (connecting piece with sessile acetabulum); 1 – present. Jamieson (1986, 1987) cited an elongated capitulum and stalked nuclear rim as a shared derived character for Lithobiomorpha and parts of Geophilomorpha (i.e., present in *Clinopodes* and *Haplophilus* but absent in *Necrophloeophagus*).
117. Tömösváry organs: 0 – present; 1 – absent. Homology of the Tömösváry organs of Myriapoda (except Epimorpha s. str. and some Diplopoda) with the pseudoculus of Protura and postantennal organs of Collembola is supported by similar positioning, protocerebral innervation, and ultrastructural details (Haupt, 1979; Bitsch and Bitsch, 1998). We code a Tömösváry organ as present in *Craterostigmus* based on the ringed organ set on a triangular sclerite lateral to the clypeus (Shear and Bonamo, 1988, fig. 50; Dohle, 1990, fig. 2). The form and positioning of this organ are comparable to the Tömösváry organ in Lithobiomorpha (particularly Henicopidae, in which the Tömösváry organ is situated on the anterior part of the cephalic pleurite). In Epimorpha, the Tömösváry organ is represented only by a group of cells in the embryo (*Scolopendra* fide Lewis, 1981, based on Heymons, 1901), but Fahlander (1938) and Borucki (1996) dispute this homology.

Results

Morphological analysis—The search strategy adopted yielded 79 trees of 170 steps (Consistency Index 0.77; Retention Index 0.94). 994 out of 1000 replicates found minimal-length trees, and the additional search for trees with the command **jump** did not generate any extra tree(s) of minimal length, which might indicate that all the most parsimonious trees have been found.

The strict consensus of these 79 trees (Fig. 3) shows that the monophyly of the orders Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha, and Geophilomorpha is unambiguous. Bremer support for each order except Lithobiomorpha exceeds

four steps, whereas non-monophyly of Lithobiomorpha demands four extra steps. A sister group relationship between *Craterostigmus* and Epimorpha s. str. also has strong Bremer support. Three steps are needed to collapse the sister group relationship between Scolopendromorpha and Geophilomorpha. Internal relationships for Lithobiomorpha conform to traditional classifications (Eason, 1992); Lithobiidae and Henicopidae are monophyletic sister taxa, and the basic division within Henicopidae is between Anopsobiinae and Henicopinae. Within Scolopendromorpha, the traditional groups Scolopendridae, Scolopendrinae, and Otostigmatae are monophyletic. However, the morphological data set does not endorse the traditional concept of Cryptopidae as a clade; *Cryptops*, *Theatops*, and *Scolopocryptops* are resolved as a paraphyletic grade at the base of Scolopendridae. This finding of non-monophyly of Cryptopidae agrees with a hypothesis put forward by Schileyko (1996), although it must be cautioned that the characters that unravel Cryptopidae all exhibit homoplasy.

Whereas morphology provides explicit resolution for intraordinal relationships as well as internal relationships for scutigermorphs, lithobiomorphs, and scolopendromorphs, the interrelationships of geophilomorph families are exceedingly ambiguous. The consensus for Geophilomorpha is nearly unresolved, and additional characters are required to determine ingroup relationships. We anticipate promising new investigations of geophilomorph morphology (Foddai, 1998).

The comparative weak support for monophyly of Lithobiomorpha has been a recurring theme in considerations of chilopod phylogeny (Dohle, 1985; Borucki, 1996) and indeed Prunescu (1996) dismissed Lithobiomorpha as a clade. We have incorporated the two male genital characters employed by Prunescu that contradict lithobiomorph and henicopid monophyly (characters 95 and 96), and coded them to reflect his phylogenetic interpretations. In the context of a larger body of morphological character evidence, Lithobiomorpha and Henicopidae are both endorsed. Characters that serve as lithobiomorph synapomorphies are: the specialised setation of the labral sidepiece (character 20), plumose setae on the tarsus of the mx2 telopod (character 37), silk-spinning telopodal glands on posterior legs (character 66), and the unique macrosetae/claw complex on the female gonopod (character 103). A marginal rim on the head plate (character 8) is also confined to Lithobiomorpha. Henicopidae is supported by two unique characters: a ventrally confluent maxillipede pleurite (character 40) and tibial spurs (character 68). Some other characters that are restricted to Lithobiomorpha, such as having coxal pores on multiple legs (character 109, states 0 and 1), as well as the alignment of these pores (character 110, state 0), are perhaps groundplan characters for Pleurostigmophora. However, this interpretation hinges on evolutionary models (“As a rule, in Chilopoda, the evolution presents a tendency [sic] to simplify the features of different systems or organs”: Prunescu, 1996, p. 305) rather than outgroup evidence, which in this instance is inapplicable. It may be that having coxal pores on *precisely four* legs is a synapomorphy for Lithobiomorpha. Likewise, while having comparatively complex female gonopods is a plausible basal state for Pleurostigmophora, it may be that a segmentation of precisely three segments plus a claw (character 102, state 0) is synapomorphic for Lithobiomorpha. The same logic pertains to the enhanced segmentation of the male gonopods in Henicopidae; while a higher segment count is a likely plesiomorphy for Chilopoda (Prunescu, 1996), having precisely four segments (with a seta-like terminal process) is only observed in Henicopidae, and may be synapomorphic for that group. Our codings accommodate these possibilities rather than relegating detailed segmental similarities to a groundpattern. Additional lithobiomorph synapomorphies may be provided by some distinctive characters of the stomogastric nervous system, though we have not employed these in the analysis because of their incomplete taxonomic sampling. Seifert (1967) indicated that *Lithobius* differs from other Chilopoda in having two pairs of labral nerves (versus one pair in the other orders) and in having a nervus connectivus uniting the frontal ganglion with the syncerebrum.

Molecular and combined analyses—The molecular tree using hexapod and diplopod outgroups (Gap/change ratio = 1; Tv/Ts ratio = 2) agrees with the hypothesis that the basal split in Chilopoda is between Notostigmophora and Pleurostigmophora (Fig. 2). Traditional monophyletic groups in this tree include Scutigermorpha, Pleurostigmophora, Lithobiomorpha, Lithobiidae, Henicopidae, Anopsobiinae, Henicopinae, Epimorpha s. str.,

Scolopendromorpha, Scolopendridae, Scolopendrinae, Otostigminae, Geophilomorpha, Mecistocephalidae, Ballophilidae + Schendylidae, and a geophilomorph clade uniting families grouped as Geophilidae by Attems (1929). Internal relationships of the Henicopidae are identical to the morphological resolution (Fig. 3). The only grouping that differs from most morphology-based classifications is the sister group relationship between *Craterostigmus* and Lithobiomorpha. Although lithobiomorph affinities for *Craterostigmus* have been advocated by some morphologists (Lewis, 1981; Hoffman, 1982), the only morphological characters can be optimised as synapomorphic at this node are the transverse cephalic suture (character 7) and possibly single ocelli (character 11, state 3). The anomalous relationships within Hexapoda and paraphyly of Diplopoda in Fig. 2 are presumed to be artifacts of limited sampling for those groups.

The ingroup analyses using DO and FS converge in the most congruent parameter set (Gap/change ratio = 1; Tv/Ts ratio = 2). The combined analysis has a lower ILD (i.e., is more congruent) for the DO analysis than for the FS analysis (see Table 3) and, thus, the results from the DO analysis are our preferred hypothesis. For the best parameter set using DO, the trees derived from morphological (Fig. 3), molecular (Fig. 4), and combined (Fig. 5) analyses are very similar. All the trees agree to the monophyly of Scutigermorpha, Pleurostigmophora, Lithobiomorpha, Lithobiidae, Henicopidae, Anopsobiinae, Henicopininae, Epimorpha s. lat., Epimorpha s. str., Scolopendromorpha, Otostigminae, Geophilomorpha, and Mecistocephalidae. None of these analyses recover monophyly of the Cryptopidae. The molecular tree (Fig. 4) does not recover monophyly of Scolopendridae, but the morphological and the combined analyses do (Figs. 3, 5). Mecistocephalidae is resolved as the basal clade within Geophilomorpha in the molecular and combined trees, in the outgroup-rooted molecular tree (Fig. 2), and in some of the morphological trees, a result that Foddai (1998) also proposed based on morphological evidence. The molecular and combined analyses resolved Himantariidae as sister to the ballophilid-schendylid clade, with the remaining geophilomorph clade corresponding to Geophilidae *sensu* Attems (1929). The most strongly supported clades within Geophilomorpha (as measured by Bremer support in the combined analysis) are Mecistocephalidae (Bremer support of 36), Ballophilidae + Schendylidae (support of 40), and Chilenophilidae (support of 39). The traditional classification of *Henia* and *Strigamia* in the same family was questioned by Minelli (1985), and Foddai (1998) proposed that they are distantly allied. The molecular analyses (Figs. 2 and 4), however, group these taxa in a clade with *Tuoba*, and they are resolved as sister taxa in the most congruent combined tree (Fig. 5).

At the molecular level, one of the excluded regions of the analyses, region 41, presents an extraordinary insertion event that originated at least twice in the centipedes, in a common ancestor of (*Henicops* + *Lamyctes*), and in the common ancestor of all represented geophilomorph families except the Mecistocephalidae. The presence of this large insertion (up to 300 bp in some taxa; Table 4) was not included in the analyses, but corroborates the basal position of the Mecistocephalidae within the Geophilomorpha, since the mecistocephalids display the plesiomorphic state for Chilopoda. The strong molecular support for the grouping of *Lamyctes* and *Henicops* (Bremer support of 64 in Fig. 5) is congruent with a compelling morphological synapomorphy for these genera, a division of the male first genital sternite (character 64).

Fig. 5 represents our optimal cladogram for Chilopoda, being based on the most character evidence and using those parameters that minimise incongruence. The sensitivity of clades to gap and transversion/transition costs is illustrated by Fig. 6, which is the strict consensus of all trees produced by the 12 different parameter sets for DO. The monophyly of the orders Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha, and Geophilomorpha is upheld by all analyses, as are the clades Pleurostigmophora, Lithobiidae, Henicopidae, Anopsobiinae, Henicopininae, Epimorpha s. lat., Epimorpha s. str., Scolopendridae, Otostigminae, Mecistocephalidae, Chilenophilidae, and ingroup clades within Henicopininae and Otostigminae.

The FS combined analysis (minimal incongruence with Gap/change ratio = 1; Tv/Ts ratio = 2) yielded five trees of length 3,273. These trees (strict consensus in Fig. 7) present paraphyly of Lithobiomorpha, which appears divided in two clades, a basal pleurostigmophoran clade including the Lithobiidae and the Anopsobiinae, and a clade with the remaining henicopids (= Henicopininae). Non-monophyly of Henicopidae is strongly opposed by the more congruent results from DO, in which Anopsobiinae + Henicopininae is one of the best supported clades in Chilopoda (Bremer support of 33 in Fig. 5). The FS trees conflict with respect to the position of *Craterostigmus*, being either sister to the Epimorpha s. str. or sister to the Henicopininae (trees not shown). Another difference with the optimal DO tree is that FS obtains monophyly of Cryptopidae, but non-monophyly of the Mecistocephalidae, although the two mecistocephalids are also basal within the Geophilomorpha (though *Nodocephalus* groups with *Pseudohimantarium* in some of the trees).

To conclude, the enhanced taxonomic sample for 18S and 28S sequences in this study reinforces the finding by Giribet et al. (1999) that the phylogenetic signal offered by these genes is largely congruent with morphology. Using direct optimisation, the sequence data on their own recover the monophyly of the four large chilopod orders, the basal split between Scutigermorpha and Pleurostigmophora, and the sister group relationship between *Craterostigmus* and Epimorpha s. str. Internal relationships within some orders (notably Lithobiomorpha) are entirely congruent between morphology and the molecular data partition. The molecular data contribute to a resolution of geophilomorph ingroup relationships (e.g., recognising Mecistocephalidae as sister group to other Geophilomorpha). The details of geophilomorph familial relationships are observed to be sensitive to optimisation protocol (direct optimisation versus fixed-states). This instability may be improved by further taxonomic sampling of Geophilomorpha, as well as by enhancing the morphological data set for this order.

Acknowledgements

We thank Henrik Enghoff, Jean-Jacques Geoffroy, Dick Jones, Bob Mesibov, Alessandro Minelli, Kjell Magne Olsen, Luis Pereira, Antoni Serra, Bill Shear, Rowland Shelley, Nobuo Tsurusaki and John Wenzel for specimens and identifications, Wolfgang Dohle for discussion of morphological characters, and Antonio Melic for proposing that we write this chapter. G. G. was supported by a Lerner-Gray post-doctoral research fellowship from the AMNH.