Instituto de Biociências
Universidade de São Paulo

Biogeografia de opiliões Gonyleptidae
na Mata Atlântica, com revisão
sistemática de Hernandariinae
(Arachnida, Opiliones)

Marcio Bernardino da Silva

orientador:
Ricardo Pinto da Rocha

São Paulo
2008

Marcio Bernardino da Silva

Biogeografia de opiliões Gonyleptidae na Mata
Atlântica, com revisão sistemática de
Hernandariinae (Arachnida, Opiliones)

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

Orientador: Ricardo Pinto da Rocha

São Paulo

2008

Ficha Catalográfica

DaSilva, Marcio Bernardino
Biogeografia de opiliões
Gonyleptidae na Mata Atlântica, com
revisão sistemática de Hernandariinae
(Arachnida, Opiliones)

366 p. + IX

Tese (Doutorado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. Biogeografia 2. Opiliones 3. Mata
Atlântica I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Ricardo Pinto da Rocha
Orientador

“Vida e Terra evoluem juntos.” L. Croizat

“Fazer ciência é procurar por padrões repetidos, (...). Mas nem todos naturalistas querem fazer ciência; muitos se refugiam na complexidade da natureza como uma justificativa para se opor a procura por padrões.” R. H. MacArthur

“O empiricismo rígido não levará muito longe nossa compreensão sobre a história evolutiva.” R. J. O’Hara

“Fatos não falam por si próprios, eles são lidos à luz da teoria.” S. J. Gould

“Os filósofos (cientistas) têm apenas interpretado o mundo de maneiras diferentes; a questão, porém, é transformá-lo.” K. Marx

(Tradução livre)

Agradecimentos

Ao grande Ricardão, pela orientação, sempre presente e interessada, e pela amizade, sempre divertida e sincera. Juntar as duas coisas é muito difícil, mas parece que o Prof. Dr. Pinto-da-Rocha achou a fórmula.

Ao fantástico LAL (Laboratório de Aracnólogos Legais), nas suas primeira geração “Old School”: Pudim (Prof. Dr. Hara), Zé (Sr. Guadanucci), Francês (Monsieur Nogueira), Thayná (Sra. Jeremias-Mello) e Querico (Sr. Marianno); segunda geração: Patrão (Sr. Almeida), Pirata (Sr. Willemart) e Simone (Sra. Weisheimer), e a galera das duas gerações (LAL forever!): Teté (Sr. Yamaguti), Sabrina Timão (Sra. Outeda-Jorge) e Ciba (Sra. Bragagnolo). Aprendi muito com vocês, sobre Aracnologia, Zoologia, Biologia, o mundo e a vida.

À minha mãe, meu pai e meu irmão, pelo que consegui até hoje.

Aos grandes camaradas, amores e amigos, os que estão perto e os que estão longe. Os da infância, os dos “rolê”, os do dia-a-dia, da luta, das festas e especialmente os da Bio, que estão o tempo todo demonstrando que escolhemos a profissão certa.

Aos funcionários da USP que fazem um ótimo trabalho para isso tudo poder existir, e, por exemplo, eu poder fazer minha tese.

Aos docentes da Bio e principalmente da Zôo, pela convivência e aprendizado, mesmo em questões extra-acadêmicas.

A todos os manos Aracnólogos do Cone Sul (agora já unimos toda a América Latina!), que formam uma comunidade divertidíssima, com congressos inesquecíveis, e que está em plena ascensão.

Aos que fizeram parte das deliciosas expedições de coletas de opiliões: “Rolê na BS” (Baixada Santista, Francês e Teté), “Cachaça, uai!” (Minas Gerais, Lia, Teté e Francês), “Sol, praia e cachoeira” (Parati e Angra, Teté), “Die haßliche Blonde” (Santa Catarina e Paraná, Ciba, Gandhi, Francês e Teté), “Além-Ribeira” (sul de São Paulo, Puda e Fabi) e “Nóis capota mais num breka” (Bahia, Espírito Santo e Minas, Buguinho e Francês).

A todos que têm esperança e ainda acreditam na libertação e num mundo justo.

Resumo

Os opiliões são um bom modelo para o estudo da biogeografia histórica, especialmente na Mata Atlântica, onde existe a maior diversidade de espécies do grupo no mundo. A presente tese foi dividida em três capítulos: o primeiro objetiva a delimitação de áreas de endemismo para a Mata Atlântica, usando a ocorrência de espécies de Gonyleptidae; o segundo objetiva encontrar um padrão geral de relação histórica entre essas áreas de endemismo que explique a diversificação no bioma, usando as filogenias de sete subfamílias de Gonyleptidae; o terceiro é a revisão sistemática da subfamília Hernandariinae.

Foram delimitadas 12 áreas de endemismo para a Mata Atlântica, usando a ocorrência de 109 espécies. Foram usados os métodos numéricos PAE (Análise de Parcimônia de Endemicidade) e NDM, e desenvolvidos seis Critérios Combinados para a avaliação e delimitação das áreas.

Para procurar por um padrão geral histórico de relação entre essas áreas, foram usados os métodos de biogeografia cladística para construção de cladogramas gerais de áreas. As 12 áreas de endemismo se relacionam historicamente formando três blocos principais na Mata Atlântica, com a separação do componente norte (Pernambuco e Bahia) inicialmente e posterior separação do componente central (Rio de Janeiro e São Paulo) do componente sul (sul de São Paulo, Paraná e Santa Catarina). São discutidos os principais eventos históricos geológicos, climáticos e biológicos que determinaram essas divisões e a diversificação da fauna de opiliões no bioma.

A subfamília Hernandariinae, após a presente revisão, é composto por 23 espécies em 6 gêneros. Nova classificação é proposta baseada em uma análise cladística usando 67 caracteres morfológicos. Quatro novas combinações foram propostas: *Hernandaria armatifrons*, *H. una*, *Acrogonyleptes granulatus* e *A. pectinifemur*. Três revalidações de espécies são propostas: *A. granulatus*, *A. pectinifemur* e *A. spinifrons*. Oito espécies novas são propostas: quatro de *Hernandaria*, duas de *Acrogonyleptes* e duas de *Pseudotrogulus*. Seis sinonímias são propostas: *Proweyhia* e *Metaxundarava* = *Hernandaria*, *Apembolephaenus calcaratus* = *H. armatifrons*, *Paraproweyhia* = *Acrogonyleptes*, *Paraproweyhia curitibae* = *A. exochus*, e *Melloleitania curitibae* = *A. spinifrons*. *Ariaeus* é transferido para Gonyleptinae.

Abstract

Harvestmen are a good model to historical biogeography studies, especially in Atlantic Rain Forest of Brazil, where harbors the greatest species diversity of the group in the world. This thesis was divided in three chapters: the first one aimed to delimit areas of endemism for Atlantic Forest, using the occurrence of species of Gonyleptidae; the second one aimed to search for a general pattern of historical relationships among areas of endemism that explain the diversification of bioma, using phylogenies of seven Gonyleptidae subfamilies; the third one reviewed the subfamily Hernandariinae.

Twelve areas of endemism were delimited for Atlantic Forest, using the occurrence of 109 species. Numerical methods PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) and NDM were employed. Six Combined Criteria for evaluation and delimitation of areas were proposed.

Methods of Cladistic Biogeography was used for constructing general cladograms of areas, which represent the general historic pattern. The 12 areas of endemism historically relate among them, forming three main components in Atlantic Forest, with separation of a northern component (Pernambuco and Bahia) firstly and a second separation of central component (Rio de Janeiro and São Paulo) from a southern component (south of São Paulo, Paraná, and Santa Catarina). The main geological, climatical and biological events which determined those divisions and the diversification of harvestmen in the Atlantic Forest were discussed.

The subfamily Hernandariinae, after this review, is composed by 23 species in 6 genera. A new classification is presented based on an cladistic analysis, using 67 morphological characters. Four new combinations are proposed: *Hernandaria armatifrons*, *H. una*, *Acrogonyleptes granulatus*, and *A. pectinifemur*. Three species are revalidated: *A. granulatus*, *A. pectinifemur*, and *A. spinifrons*. Eight new species are proposed: four of *Hernandaria*, two of *Acrogonyleptes*, and two of *Pseudotrogulus*. Six synonymies are proposed: *Proweyhia* and *Metaxundarava* = *Hernandaria*, *Apembolephaenus calcaratus* = *H. armatifrons*, *Paraproweyhia* = *Acrogonyleptes*, *Paraproweyhia curitibae* = *A. exochus*, and *Melloleitania curitibae* = *A. spinifrons*. *Ariaeus* is transferred to Gonyleptinae.

Índice

Apresentação.....	1
1. Delimitação de áreas de endemismo da Mata Atlântica usando opiliões Gonyleptidae	
1.1. Introdução.....	5
1.1.1. Delimitação de áreas de endemismo	6
1.1.2. Áreas de endemismo na Mata Atlântica (tab. 1)	7
1.1.3. Áreas de endemismo e conservação	11
1.1.4. Objetivos.....	12
1.2. Dados utilizados	13
1.2.1. Espécies	13
1.2.2. Ocorrências	14
1.3. Métodos numéricos	16
1.4. Critérios combinados de delimitação das áreas de endemismo.....	19
1.5. Resultados da análise numérica – PAE e NDM	22
1.5.1. PAE.....	22
1.5.2. NDM/VNDM	23
1.6. Lista das áreas de endemismo	26
1.7. Discussão	39
1.7.1. Avaliação: métodos numéricos e Critérios Combinados.....	39
1.7.2. As 12 áreas de endemismo da Mata Atlântica.....	43
1.8. Conclusões.....	49
1.9. Literatura citada.....	51
Figuras e tabelas.....	61
2. Biogeografia cladística e diversificação de opiliões Gonyleptidae na Mata Atlântica	
2.1. Introdução.....	94
2.1.1. Diversificação da Mata Atlântica	96
2.1.2. Objetivos.....	99
2.2. Material e Métodos.....	100
2.2.1. Táxons e áreas de endemismo	100

2.2.2. Análise	100
2.2.2.1. Análise de Árvores Reconciliadas (RTA)	101
2.2.2.2. Análises de parcimônia.....	102
2.2.3. Diversificação dos opiliões – reconstrução da história biogeográfica	105
2.3. Resultados.....	106
2.3.1. RTA	107
2.3.2. BPA	108
2.3.3. TASS	108
2.3.4. CADE	109
2.3.5. Cenários de diversificação dos opiliões (Treemap 1.0a).....	109
2.4. Discussão	111
2.4.1. Relação entre as áreas.....	111
2.4.1.1. Informações relevantes e métodos de procura para as relações históricas	113
2.4.1.2. Processos abióticos que criaram as áreas de endemismo	117
2.4.2. Processos que determinaram a diversificação de opiliões.....	120
2.5. Conclusões.....	124
2.6. Literatura citada.....	125
Figuras e tabelas.....	138
 3. Revisão sistemática e análise cladística de Hernandariinae (Laniatores, Gonyleptidae)	
3.1. Introdução.....	178
3.1.1. Histórico de Hernandariinae	179
3.2. Material estudado	182
3.3. Metodologia.....	183
3.3.1. Figuras e descrições.....	183
3.3.2. Terminologia	183
3.3.3. Análise Cladística	184
3.4. Resultados e Discussão.....	187
3.4.1. Lista e discussão dos caracteres.....	187
3.4.2. Os clados de Hernandariinae e a sua nova taxonomia.....	219
3.4.3. Padrões gerais de evolução dos caracteres	222
3.4.4. Análise cladística.....	225

3.5. Taxonomia	228
Hernandariinae Sørensen, 1884	228
Chave de identificação dos gêneros de Hernandariinae	229
<i>Hernandaria</i> Sørensen, 1884	230
<i>Acrogonyleptes</i> Roewer, 1917	251
<i>Multumbo</i> Roewer, 1927	266
<i>Piassagera</i> Roewer, 1928	269
<i>Pseudotrogulus</i> Roewer, 1932	273
Nota sobre <i>Ariaeus</i> Sørensen, 1932	283
3.6. Literatura citada	284
3.7. Índice de nomes taxonômicos citados na revisão	295
Figuras e tabelas	298

Apresentação

A Mata Atlântica é um dos ecossistemas mais diversos do mundo. Ela é caracterizada por uma grande diversidade ambiental causada tanto pela sua extensão longitudinal da costa ao interior, influenciada pela humidade do Oceano Atlântico, como pela maior extensão latitudinal, com forte influência tropical no nordeste ao subtropical na região sul. Ela ainda é composta por uma grande variação topográfica e geológica, cobrindo uma grande extensão de serras no sul, sudeste e nordeste do Brasil.

Nessa floresta vive a maior diversidade de opiliões da Terra. São mais de 600 espécies descritas, dentre as 900 registradas no Brasil. Essas espécies vivem em áreas bastante restritas, normalmente relacionadas a uma única cadeia de montanhas. Tem-se demonstrado que os opiliões da Mata Atlântica apresentam um alto grau de endemismo, muito maior que a grande maioria dos grupos biológicos, e esse padrão distribucional tem se mostrado de grande valor como modelo de estudos para a biogeografia. Felizmente, a atenção dada pela ciência a esse grupo tem crescido consideravelmente. Atualmente no Brasil, são cinco profissionais pesquisando diversos aspectos da biologia dos opiliões, principalmente da Mata Atlântica, o que reserva um futuro bastante promissor para o estudo da biologia comparada.

A partir do estudo da fauna de opiliões desse ecossistema abre-se a possibilidade de aprofundar o estudo do padrão biogeográfico do grupo. Dois enfoques podem emergir desse objetivo: estudos evidenciando o padrão mais detalhado de distribuição das espécies, em que estão incluídos aspectos ecológicos e as análises dos padrões de diversidade, conhecido como Biogeografia Ecológica; ou o estudo da evolução da distribuição geral dos táxons, e como ela foi desenhada pela história da terra, determinando a evolução dos próprios táxons, ou a Biogeografia Histórica. As duas escolas da biogeografia não têm necessariamente um limite claro, muitas vezes se sobrepõem nas suas perguntas e conclusões. Ultimamente, há inclusive a tendência de integrar ambas cada vez mais, algo que seria um passo importante para o avanço e concretização da Biogeografia como disciplina.

Na presente tese, parto de um ambiente sistemático, das descrições e revisões taxonômicas e da construção da filogenia dos táxons. Assim, a partir da recente investida no estudo dos opiliões, temos em mãos uma quantidade crescente de

filogenias e revisões a disposição, principalmente de grupos da Mata Atlântica. A oportunidade de estudar a Biogeografia Histórica desse táxon, então, emerge com dois objetivos, relacionados e complementares. Um deles é demonstrar que os opiliões são um bom modelo para estudos biogeográficos e que seus padrões distribucionais podem ser explicados por processos evolutivos gerais. O segundo é avançar no estudo da história de diversificação da biota da Mata Atlântica como um todo, utilizando o grupo como instrumento de pesquisa.

Na atual Biogeografia Histórica, o segundo objetivo requer o estudo de padrões biogeográficos concordantes na distribuição de diferentes grupos de organismos. Os padrões congruentes são tratados como inferência de origem comum da biota da área em questão e, a partir disso, podemos traçar a história do ecossistema. Por outro lado, atualmente existe uma tendência a detalhar filogenias de um grupo particular através de técnicas moleculares e, assim, tentar explicar a sua evolução biogeográfica, ou a Filogeografia. No presente estudo, procurou-se estudar padrões gerais, utilizando-se vários táxons, perguntas e métodos para buscar inferir uma história geral das áreas. Entretanto, aqui só foram usados opiliões e isso se deve a dois motivos: 1) Para a sistemática, a especialização do pesquisador em um grupo taxonômico particular é condição *sine qua non* para um trabalho confiável. Então, aqui preferiu-se fazer um trabalho de biogeografia com detalhamento sistemático e maior precisão das áreas de distribuição dos táxons, além da possibilidade de entrada de grande quantidade de informações novas. Isso seria impossível caso fossem usados outros táxons animais ou vegetais. 2) Os opiliões têm apresentado um grau de endemismo único comparado a outros táxons. Caso fossem usados outros grupos de distribuição mais ampla, a confusão metodológica poderia ser maior e as conclusões mais restritas.

A presente tese foi dividida em três capítulos. O primeiro tem o objetivo de procurar por padrões distribucionais congruentes entre as espécies de opiliões e, assim, delimitar áreas de endemismo para as florestas da Mata Atlântica. Essas áreas de endemismo são uma forma de classificação biogeográfica e o primeiro passo para a Biogeografia Cladística, ou seja, são unidades de trabalho para o estudo de Biogeografia Histórica. O segundo capítulo objetiva procurar por relações históricas entre essas áreas de endemismo, ou a Biogeografia Cladística. Para isso são usadas as filogenias de opiliões e a presença dos clados nas áreas de endemismo. Embora, na Biogeografia Cladística, esses dois passos são partes conjuntas, decidi dividi-los em capítulos

diferentes pelos seus métodos e tipos de dados diferentes. Enquanto no primeiro capítulo usei as ocorrências das espécies e métodos de congruência entre as áreas de distribuição sobre o mapa, no segundo usei as filogenias e seus padrões de relações entre as áreas. O terceiro capítulo é a revisão sistemática e análise cladística da subfamília Hernandariinae que habita a Mata Atlântica e foi usada nos outros dois capítulos.

Com essa tese espero contribuir para o estudo da biogeografia da Mata Atlântica e de sua história de diversificação. Os opiliões parecem oferecer um grande volume empírico para esse problema e demonstrar que o grupo serve como modelo para o estudo da Biogeografia Histórica é um passo necessário.

Capítulo 1

Delimitação de áreas de endemismo da Mata Atlântica usando opiliões Gonyleptidae

1.1. Introdução

Os padrões de distribuição dos seres vivos estimularam, desde o século XVIII, o desenvolvimento das teorias atuais sobre a evolução e biogeografia histórica, de como as biotas mudaram junto da história da Terra. Desde a compreensão de que os táxons têm distribuições particulares, ou de que cada localidade ou região contém animais e plantas diferentes, pelas idéias originais de Buffon (1776), tornou-se objeto da biologia comparada buscar a descrição e a explicação causal desses padrões. A partir dessa definição teórica, foram delimitados os primeiros grandes reinos ou regiões biogeográficas por (Candolle, 1820 *apud* Lomolino *et al.*, 2004; Sclater, 1858; Wallace, 1876).

As primeiras divisões biogeográficas da Terra em seis grandes regiões - Paleártica, Neártica, Oriental, Etiópica, Neotropical e Australiana - já eram tentativas de recuperar quais seriam os principais padrões de distribuição dos táxons. Começavam a se concretizar as idéias contrárias a um surgimento divino único de todos os organismos vivos e da dispersão a partir de um único ponto após o Grande Dilúvio, paradigma que durou quase dois mil anos (Llorente *et al.*, 2001). As diferenças entre os táxons encontrados entre uma e outra região biogeográfica e a similaridade biótica dentro de uma mesma região ou entre regiões próximas suportavam as idéias de diferentes origens no tempo e no espaço (Llorente *et al.*, 2001). Sclater (1858) formulou essa questão baseado em suas regiões:

It is a well-known and universally acknowledged fact that we can choose two portions of the globe of which the respective Faunæ and Floræ shall be so different, that we should not be far wrong in supposing them to have been the result of distinct creations. Assuming then that there are, or may be, more areas of creation than one, the question naturally arises, how many of them are there, and what are their respective extents and boundaries, or in other words, what are the most natural primary ontological divisions of the earth's surface?

Assim, a procura desses padrões se misturou com o próprio desenvolvimento da biogeografia histórica. Se vários táxons de animais e plantas repetem a mesma distribuição, podem ser deduzidos eventos históricos comuns afetando esses organismos, explicando a macro-evolução desses grupos em uma escala espacial e temporal (Croizat, 1958; Croizat, 1964 *apud* Lomolino *et al.*, 2004). As regiões biogeográficas, portanto, podem ser explicadas pela Teoria da Deriva Continental

(Wegener, 1924), eventos geológicos que alteraram toda a biota do globo e isolaram a fauna e flora em cada continente ou porção deles, permitindo a evolução independente em cada região em uma escala de tempo muito longa.

Essas histórias conjuntas de diversos táxons em áreas restritas criaram o que é denominado hoje em biogeografia pelo termo “endemismo”. As distribuições semelhantes de diversos grupos de seres vivos formam áreas de endemismo, evidências de isolamento e diferenciação/história comum da biota local (Cracraft, 1985; Humphries & Parenti, 1999; Morrone, 2001a; Hausdorf, 2002; Ruggiero & Ezcurra, 2003). Existem diversos níveis de endemismo, desde o global, como as regiões biogeográficas de Candolle/Sclater/Wallace, a áreas muito mais restritas, variando também de acordo com o nível taxonômico abordado (Myers & De Grave, 2000; Escalante *et al.*, 2003; Ruggiero & Ezcurra, 2003). Assim, essas áreas apresentam uma hierarquia e seus subconjuntos se relacionam de acordo com a história dessas biotas (Cracraft, 1985; Humphries & Parenti, 1999; Ruggiero & Ezcurra, 2003).

A procura e descrição desses padrões e a delimitação das áreas de endemismo ou a classificação biogeográfica em regiões e províncias continuam importantes objetos da biogeografia (Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2001b). As áreas de endemismo são hipóteses de unidade geográfica natural dos táxons restritos a elas, causada pelo isolamento e origem única de sua biota atual. São hipóteses baseadas na congruência espacial entre distribuições individuais ou hipóteses de homologia biogeográfica primária (Morrone, 2001a). Essas hipóteses podem ser testadas através da reconstrução histórica dos processos que determinaram as disjunções das áreas de endemismo, podendo ser demonstrada a origem composta dessas áreas, ou seja, a hipótese inicial é refutada (Harold & Mooi, 1994; Morrone, 2001a). A proposição de áreas de endemismo é o passo inicial para o estudo de biogeografia histórica, pois é a unidade básica pela qual são compreendidos os processos históricos.

1.1.1. Delimitação de áreas de endemismo

Platnick (1991) e Morrone (1994) discutiram a questão de identificação das áreas de endemismo, colocando a congruência entre os limites de distribuição entre duas ou mais espécies como critério principal. Não é necessária a concordância completa destes limites, mas ‘(...) *relatively extensive sympatry is a prerequisite* (...)’ (Platnick,

1991). Entretanto, as distribuições reais das espécies mostram-se muito mais complexas e a aplicação deste critério não é, muitas vezes, tarefa fácil. A sobreposição total entre duas áreas de distribuição é incomum e, mesmo para aquelas extensivamente simpátricas, sempre haverá incongruência em menores escalas de observação (Espinosa *et al.*, 2001).

A delimitação das áreas, dessa forma, é uma tarefa complexa pela sobreposição parcial entre espécies de distribuição restrita. Se duas espécies se sobrepõem em parte, pode-se delimitar três áreas de endemismo, uma sendo a área de sobreposição e as outras duas as áreas particulares de cada espécie (Axelius, 1991). Por outro lado, uma forma de delimitação mais interpretativa e menos estrita pode incluir em uma mesma área não só duas espécies com simpatria parcial, como espécies que nem sequer têm simpatria (Harold & Mooi, 1994). Esse enfoque necessita de corroboração permanente com diversas evidências adicionais como dados de novos táxons, o monofiletismo entre as espécies de duas áreas de endemismo adjacentes e a unidade geológica e/ou fisiográfica da área (Harold & Mooi, 1994). Os limites geográficos de aspectos geológicos, topográficos ou ecológicos, como tipos de vegetação, têm sido usados como evidência para delimitação das áreas nos casos de falta de clareza na sobreposição das distribuições das espécies endêmicas (Cracraft, 1985; Statterfield, 1998).

Muitas análises numéricas também foram desenvolvidas para a delimitação de áreas de endemismo. Morrone (1994) propôs a Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE) (Rosen, 1988), utilizando quadrículas sobrepostas sobre o mapa de distribuição das espécies como unidades objetivas de análise. Uma análise de parcimônia com pesos e análises de similaridade (Linder, 2001), a análise implementada pelo programa NDM (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004), a *Biotic element analysis* (Hausdorf & Hennig, 2003), o *Significant co-occurrence of taxa model* (Mast & Nyffeler, 2003) e a *Nested areas of endemism analysis* (Deo & DeSalle, 2006) foram outros métodos propostos usando a presença/ausência das espécies nessas quadrículas.

1.1.2. Áreas de endemismo na Mata Atlântica (tab. 1)

Uma tentativa de padronização da uma classificação biogeográfica em diversos níveis de endemismo para a América Latina, dividindo-a em regiões, sub-regiões e províncias foi proposta por Morrone (2001b). O autor procurou identificar áreas comuns

a diversos grupos biológicos e padronizar a nomenclatura das áreas. Nessa classificação, a Mata Atlântica está inserida na sub-região Paranaense, dividida em três províncias: “Bosque Atlântico Brasileiro”, formada pelas florestas de encosta e planície do Rio Grande do Norte à Santa Catarina, “Bosque Paranaense”, formada pelas florestas de planalto e relacionadas à Bacia do Rio Paraná, e “Bosque de *Araucaria angustifolia*”, formada pelas florestas mistas de planalto do Paraná e Santa Catarina. Essa tentativa de formalização de um esquema biogeográfico latino-americano tem como mérito resgatar os principais padrões de distribuição dos táxons de animais e plantas e recuperar da literatura as classificações biogeográficas propostas até o momento para essa região. Essa divisão básica coincide com as principais fisionomias desse bioma o que obviamente restringe a distribuição de muitas espécies. Entretanto, existem padrões de endemismo mais restritos e/ou discordantes para a Mata Atlântica que foram expressos em outras delimitações de áreas.

O primeiro a estudar detalhadamente a Mata Atlântica foi Müller (1973) que delimitou “centros de dispersão” usando a congruência na distribuição de vertebrados terrestres. A Mata Atlântica foi dividida em dois centros, “Serra do Mar” e “Parana”, semelhantes as províncias “Bosque Atlântico Brasileiro” e “Bosque de *Araucaria angustifolia*” de Morrone (2001b). Em seguida, dividiu o centro da “Serra do Mar” em três sub-centros: “Pernambuco” (Pernambuco a Baía de Todos os Santos); “Bahia” (Baía de Todos os Santos ao Espírito Santo) e “Paulista” (do Rio de Janeiro a Santa Catarina).

Prance (1982) propôs três “centros de endemismo” na Mata Atlântica utilizando plantas lenhosas: “Pernambuco” (na costa de Alagoas, Pernambuco e Paraíba); “Bahia” (com limite norte na região da Baía de Todos os Santos e sul do Rio Doce); e “Rio-Espírito Santo” (restrito a uma faixa estreita próxima à costa, estendendo-se do Rio Doce ao litoral norte de São Paulo).

Soderstrom *et al.* (1988) encontrou a área de endemismo “Bahia” que contém 27 espécies de cinco gêneros de bambus endêmicos ao sul do estado, próximos à costa. Do Rio de Janeiro à Santa Catarina, ocorrem dois gêneros endêmicos, área delimitada pelos autores como “Serra do Mar”.

Costa (1995) dividiu a Mata Atlântica em quatro áreas de endemismo usando espécies de peixes de água doce. Uma dessas áreas é relacionada com as grandes bacias do Paraná e São Francisco, enquanto as outras três são formadas pelos rios costeiros que desembocam no Oceano Atlântico: 1, do sul da Bahia até o norte do Rio Ribeira do

Iguape; 2, do Rio Ribeira do Iguape até Santa Catarina; e 3, no Rio Grande do Sul. Uma outra delimitação de áreas usando a fauna das drenagens (Vari, 1988) dividiu os rios da Mata Atlântica em: “Northeast” (formada por diversos rios do Maranhão ao Pernambuco), “São Francisco”, (bacia do Rio São Francisco), “Coastal” (rios costeiros do sul do São Francisco até o litoral norte de São Paulo), “Paraguay” (rios costeiros de São Paulo e Paraná, juntos com as bacias dos rios Uruguai e Paraguai), e “Upper Paraná” (formada pela bacia do Rio Paraná). Como o foco dessas análises esteve nas bacias de água doce do leste do Brasil e não na Floresta Atlântica propriamente dita, essas áreas são pouco comparáveis com as outras divisões propostas. Embora possa haver muitos eventos geológicos de grandes proporções modificando igualmente os ambientes terrestres e os rios, outros tantos e grandes mudanças climáticas afetam de forma bastante diferente o isolamento da fauna terrestre e as drenagens das bacias.

Amorim & Pires (1996) usaram os primatas Callitrichidae e os dípteros Sciaridae e Ditomyiidae para dividir a Mata Atlântica em seis áreas de endemismo: 1) Nordeste (NEBr), 2) Minas Gerais, parte de Goiás e Tocantins, interior da Bahia e litoral da Bahia de Todos os Santos ao Rio Pardo (MGBA), 3) sul do Rio Jequitinhonha e norte do Rio Doce (SBA), 4) Espírito Santo ao sul do Rio Doce e norte do Rio de Janeiro e (NRJ), 5) Rio de Janeiro ao sul da foz do Rio Paraíba do Sul e São Paulo (SPRJ), e 6) Bacia do Rio Paraná e sul do Brasil (ArgSBr). Nesse trabalho, não ficaram claros os métodos, critérios ou evidências para essa delimitação, o que os autores indicaram que publicariam no futuro. Em um novo estudo, Amorim (no prelo) propôs uma nova delimitação, incluindo grupos de Scatopsidae (Diptera), Pentatomidae (Heteroptera) e Hymenoptera. Basicamente, foi dividida a área SBA em duas áreas e reduzida MGBA apenas para a porção da costa. Contudo, os detalhes metodológicos da delimitação das áreas também não foram explicitados.

As espécies de aves foram muito utilizadas para a proposição de áreas de endemismo e estudos em biogeografia histórica em geral (p. ex.: Haffer, 1974; Terborgh & Winter, 1982; Vuilleumier, 1983; Cracraft, 1985; Haffer, 1987; Cracraft & Prum, 1988; Bibby *et al.*, 1992; Silva *et al.*, 2004). A sociedade Birdlife International tem compilado os registros de distribuição geográfica de todas as espécies de aves para propor áreas de endemismo como áreas-chave para conservação da biodiversidade (Statterfield *et al.*, 1998; Birdlife International, 2003). Esses autores utilizaram como critério a sobreposição de pelo menos duas espécies endêmicas (restritas a menos de 50000 km²) e, nos casos de hipóteses contraditórias, decidiam pela área com maior

número de espécies (Statterfield *et al.*, 1998). A Floresta Atlântica foi dividida em três áreas de endemismo, duas delas bastante diferentes das divisões anteriores. Elas refletem as comunidades de aves das: 1) florestas das planícies e encostas, da Baía de Todos os Santos a Santa Catarina, próximo a costa, e na região da mesopotâmia argentina, e das 2) florestas montanas e de planalto, nos altos das serras costeiras da Bahia ao Rio Grande do Sul e nas matas de araucárias do interior do Paraná e Santa Catarina. Essas duas áreas são entremeadas, com manchas de uma entre a outra, ocupando uma mesma grande área congruente com as províncias “Bosque Atlântico Brasileiro” e “Bosque de *Araucaria angustifolia*”. Apenas a terceira área é alopatrida em relação às anteriores, formada pelas florestas próximas à costa de Paraíba a Alagoas.

Costa *et al.* (2000) usou quadrículas (ca 275 x 275 km) sobre o mapa da Mata Atlântica para delimitar áreas de endemismo para roedores, marsupiais e primatas usando a Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE). Eles encontraram três áreas de endemismo: “Pernambuco”, do Rio Grande do Norte ao Rio São Francisco, “SE coast”, da Baía de Todos os Santos ao Rio de Janeiro e “Paulista”, do Rio Paraná até a costa, nos estados de Paraná e São Paulo. Porém, os próprios autores admitiram que usaram quadrículas muito grandes, tornando essa delimitação um tanto grosseira, sendo necessário um estudo mais refinado. Silva *et al.* (2004) usou o mesmo método, com quadrículas menores (1°), entretanto, para delimitar áreas de endemismo com passeriformes. Eles encontraram quatro áreas: “Pernambuco”, formada pelas matas costeiras na Paraíba, Pernambuco e Alagoas, “Coastal Bahia”, uma pequena área no sul da Bahia, “Central Bahia”, adjacente a anterior, mas no interior, e “Serra do Mar”, do Rio Doce a Santa Catarina.

As propostas de divisão biogeográfica da Mata Atlântica convergem na presença de quatro área de endemismo, mas os limites divergem de estudo para estudo. Três delas são subdivisões da província “Bosque Atlântico Brasileiro” de Morrone (2001b): uma área tem centro em Pernambuco, uma com centro no sul da Bahia e uma relacionada com a Serra do Mar. A quarta área é relacionada com as florestas de araucária, podendo chegar próxima ao Rio Paraná, a oeste.

As espécies de opiliões que habitam a Mata Atlântica apresentam um padrão de endemismo muito mais restrito que as delimitações descritas acima para outros grupos (Pinto-da-Rocha, 1999, 2002, Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005). Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) propuseram 11 áreas de endemismo, nove delas dividindo o “Bosque Atlântico Brasileiro” de Morrone (2001b) e duas delas, “Serra do Espinhaço” (SEsp) e “Serra da

Mantiqueira” (Mnt) localizadas mais ao interior. As outras áreas de endemismo são: “Bahia” (BA), “Espírito Santo” (ES), “Serra dos Órgãos (Org)”, “lowlands of the northern part of the São Paulo coast and the southern part of Rio de Janeiro state” (LSRJ), “Serra da Bocaina” (Boc), “Serra do Mar de São Paulo” (SMSP), “the southern region of São Paulo” (SSP) “Paraná” (PR) e “Santa Catarina” (SC). Os autores usaram como critério para a definição das áreas a congruência entre três espécies endêmicas. Entretanto, não deixaram claros os critérios usados nos casos de sobreposição parcial entre as distribuições e os limites entre elas são subjetivos.

1.1.3. Áreas de endemismo e conservação

A classificação biogeográfica em regiões, províncias ou áreas de endemismo, em diferentes níveis de universalidade, identifica as porções geográficas que determinaram historicamente a atual biodiversidade. A delimitação dessas áreas explica grande parte das variações espaciais das biotas e resgata a origem dessas variações. Com base nesses conceitos, a delimitação de áreas de endemismo tem sido utilizada e indicada para identificação de áreas prioritárias para conservação (Terborgh & Winter, 1982; Platnick, 1992; Stattersfield *et al.*, 1998; Piera, 2001; Contreras-Medina *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2005).

Em áreas de endemismo em um nível hierárquico mais baixo, ou seja, onde ocorre a maior restrição geográfica de espécies, além de se encontrar uma composição única, deve ocorrer um número de tantas outras ainda desconhecidas da ciência. Se o isolamento ambiental criou o endemismo e as distribuições congruentes entre algumas espécies, provavelmente afetou grande parte da biota que habita a área em questão. Por isso, Statterfield *et al.* (1998) considerou suas áreas de endemismo, delimitadas pela distribuição específica de aves, como *hot-spots* para conservação da biodiversidade. Na definição de Myers *et al.* (2000) os *hot-spots* de biodiversidade são áreas que contêm grande concentração de espécies endêmicas e passam por processos de grande perda de habitat. Nesse sentido, a Floresta Atlântica se encaixa como um dos mais importantes *hot-spots* do mundo, sendo necessário o refinamento de seus padrões de endemismo.

A procura pelos padrões de endemismo e delimitação dessas áreas na Mata Atlântica são de suma importância para o conhecimento espacial da biodiversidade e sua história. Para isso, a utilização de diversos grupos de organismos e a comparação

com hipóteses publicadas é imprescindível para a construção de uma nova hipótese que tenha implicações mais abrangentes. Os opiliões têm demonstrado serem ótimos instrumentos para esse objetivo, oferecendo padrões que podem se somar ao atual quadro de classificação biogeográfica da Mata Atlântica (Pinto-da-Rocha, 1999, 2002, Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005).

As áreas de endemismo podem ser usadas como regiões prioritárias para conservação, tendo uma aplicação direta, e são as unidades básicas para a inferência da história de diversificação através das teorias e métodos da biogeografia cladística (capítulo 2). O aspecto metodológico da delimitação, entretanto, necessita ser aprofundado nesse tipo de pesquisa, desde que os trabalhos citados acima são deficientes no uso desses métodos e/ou não deixam claro os critérios utilizados.

1.1.4. Objetivos

- Delimitação das áreas de endemismo da Mata Atlântica utilizando as distribuições de espécies de opiliões Gonyleptidae. Comparação com outras hipóteses de delimitação e implicações das áreas de endemismo dos opiliões como hipótese geral para toda a biota da Mata Atlântica.
- Comparação dos métodos e desenvolvimento de critérios apropriados para o estudo dos padrões de distribuição.

1.2. Dados utilizados

1.2.1. Espécies

Foram utilizadas as ocorrências de 109 espécies das seguintes subfamílias de Gonyleptidae: Bourguiiinae, Caelopyginae, Goniosomatinae, Hernandariinae, Heteropachylinae, Progonyleptoidellinae e Sodreaninae (Anexo 1). Dessas subfamílias não foram incluídas na análise para a delimitação das áreas as 27 espécies registradas em apenas uma única localidade advindas de uma única coleta. Essas espécies não podem ser consideradas endêmicas de uma determinada área por falta de coletas adicionais.

Também foram excluídas duas espécies com áreas de distribuição sem nenhuma sobreposição a outras espécies estudadas. São elas *Pseudopucroliia rugosa* (Heteropachylinae), com distribuição mais ao norte, e *Hernandaria scabricula* (Hernandariinae), com distribuição mais ao sul e oeste da Mata Atlântica (fig. 1). Como elas não têm nenhuma sobreposição com as outras espécies, não podem oferecer nenhum padrão de congruência biogeográfica, base da delimitação de áreas de endemismos e da biogeografia histórica em geral.

1.2.1.1. Importância das revisões taxonômicas

As sete subfamílias utilizadas na análise foram escolhidas por terem revisões sistemáticas recentes (Caelopyginae: Pinto-da-Rocha, 2002; Goniosomatinae: DaSilva, 2002; Heteropachylinae: Mendes, 2005; Bourguiiinae: Yamaguti, 2006; Hernandariinae: da Silva, em andamento, capítulo 3 da presente tese; Progonyleptoidellinae e Sodreaninae: Pinto-da-Rocha, em andamento). Nesses trabalhos, os elencos de espécies de cada grupo foram modificados radicalmente pela delimitação das subfamílias baseada em análises cladísticas, por grande quantidade de sinonímias, grande número de espécies novas e algumas poucas revalidações. Esse quadro de mudanças drásticas no conhecimento taxonômico dos opiliões foi causado pela sistemática praticada durante o século XX, principalmente na sua primeira metade, o que ficou conhecido como sistema “roeweriano” (Kury, 1989, 1990; Pinto-da-Rocha, 1997, 2002). Dessa forma, revisões taxonômicas são imprescindíveis para uma

delimitação objetiva e reconhecimento das espécies de opiliões Gonyleptidae, condição necessária para o estudo dos padrões geográficos específicos.

Além disso, essas revisões compilaram e organizaram todos os crescentes registros de distribuição disponíveis até então, com o estudo de todas as coleções. Elas ainda consertaram muito a falta de informação geográfica dos trabalhos antigos. Os registros eram um tanto generalizados, muitas vezes citando apenas “Brasil” ou cidades principais mais próximas da localidade de coleta. Pelo pouco conhecimento sobre a distribuição dos opiliões e da geografia da América do Sul na época, erros toponímicos também eram muito comuns (Pinto-da-Rocha, 2002).

1.2.1.2. Espécies ausentes nas revisões sistemáticas

Muitas espécies não-descritas na literatura e não incluídas nas revisões sistemáticas foram encontradas nas coleções de museus e durante as coletas do presente projeto (ver item 1.2.2.1.). A grande maioria não pôde ser usada por ter apenas um único registro (ver acima). Contudo, cinco espécies com mais de um registro foram incluídas: *Acutisoma* sp. (São José do Barreiro - SP), *Goniosoma* sp. (Alto Caparaó - MG, Fervedouro - MG) e *Serracutisoma* sp. (Barra do Turvo - SP, Cananéia - SP, Guaraqueçaba - PR) (Goniosomatinae); *Ampheres* sp. (Ouro Branco - MG, Fervedouro - MG) e *Pristocnemis* sp. (Fervedouro - MG, Lima Duarte - MG, Rio Preto - MG) (Caelopyginae).

Progonyleptoidellus orguensis foi incluído em Progonyleptoidellinae por Kury (2003). A distribuição dessa espécie foi usada na presente análise e também não foi incluída na revisão sistemática (Pinto-da-Rocha, em andamento). Ela ocorre em Teresópolis - RJ e Cachoeiras do Macacu - RJ.

1.2.2. Ocorrências

As ocorrências geográficas foram compiladas das revisões, literatura, coletas novas feitas para o presente estudo, coletas realizadas pelo Projeto Biota/FAPESP (www.biota.org.br) e das coleções do MZSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), MHNCI (Museu de História Natural Capão do Imbuia - Curitiba), IBSP (Instituto Butantan - São Paulo) e MNRJ (Museu Nacional da Universidade Federal do

Rio de Janeiro). Foram registradas 636 ocorrências para 109 espécies (fig. 2-27) que foram georreferenciadas nas seguintes fontes:

- <http://www.fallingrain.com/world/> (Global Gazetteer, versão 2.1)
- <http://www.traveljournals.net/explore/>
- <http://www.ibge.gov.br/cidadesat/>

As coordenadas geográficas foram definidas com duas casas decimais de graus quando havia detalhamento da localidade. Em muitos casos só havia a informação do município, direto da fonte ou por não ter sido possível encontrar a localidade específica. Nesses casos, foi escolhido o ponto médio do município e foi usada apenas uma casa decimal de graus.

Os registros duvidosos advindos de trabalhos antigos e que não foram explicitamente desvalidados pelas revisões, como discutido acima, foram descartados. Além desses, alguns registros únicos que são muito incongruentes com os outros registros de uma determinada espécie, por grande distância geográfica ou evidências de erros em etiquetas de coleções, também foram descartados.

1.2.2.1. Coletas

Foram realizadas coletas com objetivo de reduzir as lacunas de ocorrências na distribuição geral ou melhorar o conhecimento da fauna de regiões pouco conhecidas para completar os limites de áreas de endemismo. Foram escolhidas localidades com florestas consideradas como de melhor qualidade e contínuas, que devem apresentar maior riqueza e abundância de espécies (Bragagnolo *et al*, 2007). Tentou-se amostrar uma maior representatividade espacial com preferência a um grande número de localidades, mesmo elas estando próximas ou em uma mesma unidade fisiográfica. As localidades amostradas foram:

- Bahia: Itabela (Parque Nacional de Monte Pascoal) e Prado (Parque Nacional do Descobrimento).
- Espírito Santo: Pedro Canário (Reserva Biológica de Córrego Grande), Sooretama (Reserva Biológica de Sooretama), Domingos Martins (Sítio Dona Marta) e Ibitirama (Serra do Caparaó).
- Minas Gerais: Coronel Fabriciano (Parque Estadual do Rio Doce), Ouro Branco (Serra de Ouro Branco), Ouro Preto (Lavras Novas e Parque Estadual do

Itacolomi), São Roque de Minas (Serra da Canastra), Lima Duarte (Parque Estadual de Ibitipoca), Fervedouro (Parque Estadual da Serra do Brigadeiro) e Heliadora.

- Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Rio Mambucaba) e Parati (Praia do Sono e escarpa da Serra da Bocaina, 700 m e 1300 m).
- São Paulo: Taubaté, Bertioga (Rio Itapanhau), Guarujá (Iporanga), São Vicente (Japuí), Barra do Turvo (Véu da Noiva e Serra do Cadeado) e Cananéia (Serra do Itapitangui).
- Paraná: Guaraqueçaba e Guaratuba (Rio Bonito).
- Santa Catarina: Joinville (Serra Dona Francisca), Luís Alves (Alto Máximo) e Florianópolis.

As coletas resultaram 44 novas ocorrências de 29 espécies e foram incluídas nas análises.

1.3. Métodos numéricos

Vários métodos foram desenvolvidos com a utilização de quadrículas como unidades onde é analisada de forma objetiva a distribuição dos pontos de ocorrência das espécies (ver item 1.1.2). Morrone (1994) usou pela primeira vez as quadrículas sobre o mapa e propôs uma análise de parcimônia, agrupando-as de acordo com as espécies compartilhadas. No presente estudo, foi sobreposta ao mapa de distribuição das 109 espécies quadrículas de 30'X30' e 15'X15' de graus, formando uma grade com amplitude de 6° a 30°30'S e 34°30' a 54°30'W (fig. 1). Foram usados os dois tamanhos de quadrículas para avaliar a influência do método na obtenção das áreas. Quadrículas de 1°X1° ou maiores, por exemplo, não seriam sensíveis a área de distribuição de muitas espécies, o que sobreporia os padrões de endemismo.

Foram aplicados a Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE) utilizando as quadrículas como terminais, conforme descrito por Morrone (1994), e o método de delimitação descrito por Szumik & Goloboff (2004) e aplicado com os programas NDM/VNDM (Goloboff, 2004). Os dois métodos usam os dados de presença/ausência de espécies nas quadrículas e foram implementados com os dois tamanhos.

A PAE é iniciada com a construção de uma matriz com as quadrículas nas colunas e as espécies nas linhas. É colocado ‘0’ para ausência e ‘1’ para presença de cada espécie e, então, é realizada a análise de parcimônia. A análise agrupa as quadrículas no cladograma resultante de acordo com as espécies compartilhadas. Os grupos de quadrículas ou a quadrícula que tiver pelo menos duas espécies exclusivas, ou seja, sinapomorfias exclusivas no cladograma, são consideradas para a delimitação das áreas de endemismo. A análise de parcimônia foi realizada com os programas Nona 2.0 (Goloboff, 1999), em conjunto com o Winclada 0.9.9 (Nixon, 1999). Foi utilizado o algoritmo heurístico TBR “tree bisection and reconnection” com o comando “hold10000; mult*100; hold/10; mult*max*”. Essas configurações de procura de árvores mais parcimoniosas foram necessárias pelo grande número de terminais, 131 e 206, para a grade menos e mais detalhada, respectivamente. Foi considerado como resultado o cladograma de consenso estrito das árvores com o comprimento mais curto.

A PAE tem como resultado os grupos de quadrículas com espécies ocorrendo exclusivamente neles, ou seja, a congruência estrita da distribuição de pelo menos duas espécies. O programa NDM/VNDM flexibiliza essa restrição dando pontos para grupos de quadrículas de acordo com o ajuste das espécies a elas. Assim, se uma espécie está presente apenas em duas quadrículas, ela dá um ponto a elas. Se ela estiver presente nas duas, mas estiver presente fora delas também, a área perde pontos. O mesmo ocorre se a espécie estiver presente em parte das quadrículas da área. É considerada uma área de endemismo o grupo de quadrículas que tiverem dois pontos, ou seja, duas espécies perfeitamente congruentes com o grupo, como na PAE, ou mais de duas espécies que somem dois pontos. Para regular o quanto as espécies se ajustam aos grupos de quadrículas, os autores criaram uma regra de interpolação, “evenness rule”, que considera que uma espécie ausente de uma quadrícula, mas presente em quadrículas em volta da primeira, pode ser inferida como presente. O programa também dá a opção de escolher onde uma espécie é assumida estar presente previamente à análise, mas essa opção não foi usada no presente estudo. Muitas das ocorrências dos opiliões são esparsas e assumir uma área de distribuição para esse fim teria um resultado um tanto arbitrário.

Os pontos de um grupo de quadrículas (A) é dado pela somatória dos pontos de ajuste de cada espécie a esse grupo (P_e).

$$A = \sum P_e$$

Os pontos de cada espécie são dados de acordo com a fórmula:

$$P_e = \frac{p + (i.F)}{N + o/F}$$

onde ‘p’ é o número de quadrículas de ‘A’ em que a espécie está presente, ‘i’ é o número de quadrículas em que a espécie é inferida como presente pela “evenness rule”, ‘N’ é o número de quadrículas de ‘A’, e ‘o’ é o número de quadrículas fora de ‘A’, mas adjacente a ‘A’, em que a espécie ocorre. É usado um fator F para determinar o quanto a presença inferida em ‘A’ (i) conta a favor ou a presença fora da área (o) conta contra. O padrão do programa para os dois valores é F=0,5, ou seja, metade de uma presença real. No presente estudo foi usado também F=0,9, além do padrão, o que permitiria uma congruência menos estrita da distribuição das espécies, já que os pontos dados à presença inferida ou presença fora de ‘A’ é próximo da presença real dentro de ‘A’.

1.4. Critérios combinados de delimitação das áreas de endemismo

Além dos métodos numéricos de delimitação das áreas, foram usados no presente estudo critérios para avaliação dos padrões de endemismo. Esses critérios foram listados baseados em discussão teórica e metodológica da literatura e nos dados de distribuição dos opiliões (fig. 2-27). Eles são analisados de forma combinada, pois podem requerer diversos tipos de evidências, bióticas ou abióticas, além da necessidade de uma avaliação dinâmica imposta pelas complexas distribuições reais das espécies. Os critérios estão descritos abaixo:

1. - Congruência da área de distribuição de pelo menos duas espécies (Platnick, 1991; Morrone, 1994; Statterfield, 1998; Linder, 2001): A concordância na distribuição de duas espécies é o suficiente para a delimitação de áreas de endemismo. Porém, as distribuições das espécies apresentam geralmente uma sobreposição parcial de suas áreas. Essa simpatria parcial pode ser causada pela falta de conhecimento da distribuição real de determinada espécie, como algumas espécies com área de distribuição restrita a uma única ou poucas localidades.

2. - Núcleo de congruência e simpatria parcial – classificação das espécies em três níveis de endemismo: O reconhecimento de uma área de endemismo garante a base da análise biogeográfica, mas a definição dos seus limites geográficos exatos, ou a delimitação da área em si, impõe outros problemas ao estudo, principalmente pela simpatria parcial entre a distribuição das espécies (Hausdorf, 2002). Proponho aqui a delimitação de um “núcleo de congruência” (NC) da área de endemismo com a sobreposição da distribuição de pelo menos duas espécies, o que é suficiente para o reconhecimento da área.. Algumas espécies, mesmo presentes no NC, apresentam áreas de distribuição particulares, sem grande congruência com outra espécie, e maiores que a distribuição das espécies do núcleo (p.ex., *Progonyleptoidellus striatus*, Progonyleptoidellinae, *Cadeadoius niger*, Progonyleptoidellinae, *Serracutisoma molle*, Goniosomatinae; fig. 11, 14 e 23, respectivamente). O fato de essas espécies terem ocorrências exclusivas em relação às espécies componentes do NC não fornece nenhuma evidência de padrão geral para essas localidades fora do NC. Comparando com a sobreposição das outras espécies essa área de distribuição individual pode ser evidência de grande expansão através de dispersão individual (Hausdorf, 2002, ver ítem 1.7.1.1.). O fato da distribuição das espécies mudarem após o evento que isolou a área de endemismo, com expansões ou extinções populacionais individuais, cria esses

padrões de simpatria parcial, podendo ser endêmicas, como as espécies citadas acima, ou encontrar os NCs de outras áreas. Dessa forma, proponho a classificação das espécies em um dos três níveis de abrangência em relação às áreas de endemismo: 1, espécies restritas ao NC da área; 2, espécies endêmicas à área, mas com distribuição exclusiva, formando a “região máxima de endemismo da área” (RME); e 3, espécies distribuídas em mais de um NC, ou “amplilocadas”¹. As localidades que não estão dentro dos NCs, além de não serem utilizadas para o reconhecimento da área de endemismo, não podem determinar a codificação das áreas nos métodos de biogeografia cladística para a construção de hipóteses históricas (Cap. 2). Ou seja, a codificação de uma determinada espécie que vive nessas localidades como ocorrendo em uma determinada área de endemismo depende do restante de sua área de distribuição e sua presença em algum NC. Um exemplo mais extremo é o caso de algumas localidades entre as áreas de endemismo do sul de São Paulo (SSP) e da Serra do Mar de São Paulo (SMSP) que são os limites de distribuições de espécies que ocorrem ao norte em SMSP e ao sul em SSP (fig. 23 e 26). Nesse caso, mesmo havendo uma pequena sobreposição entre suas distribuições nessas localidades, a espécie do norte é codificada apenas como SMSP e a do sul como SSP, evitando assim a inclusão de informações espúrias, advindas dessa região duvidosa, na análise.

3. Áreas de endemismo inclusivas: A congruência na distribuição entre as espécies pode se dar em diferentes níveis. A congruência no menor nível é evidência de áreas de endemismo. Pode ocorrer simpatria entre espécies amplilocadas, por exemplo, formando padrões mais amplos que os das áreas de endemismo em nível específico. Mas como separar os padrões de endemismo de outros tipos de padrões mais amplos? As espécies amplilocadas, como definido acima, estão presentes nos NCs de mais de uma área de endemismo. Assim, um padrão de congruência que inclua outros dois menores não pode ser definido como uma área de endemismo. Esses padrões podem auxiliar na inferência histórica do surgimento dessas áreas menores, através da hipótese de relacionamento entre elas (p.ex., Porzecanski & Cracraft, 2005). Nesse caso, o evento que teria dividido essas áreas não causou a especiação dessas espécies amplilocadas.

¹ A palavra “amplilocada” é aqui proposta como abreviatura para “amplamente distribuída”. Tem o mesmo significado de “widespread”, do inglês.

4. Exclusividade mútua (Linder, 2001): As áreas de endemismo, como hipóteses de evolução isolada de uma biota, com barreiras entre elas, não podem ser delimitadas de forma ambígua ou contraditória, ou seja, com sobreposição entre elas. Mesmo podendo haver áreas de distribuição que se encontram marginalmente, como discutido acima, os padrões de endemismo formados por essas áreas constituem NCs que não podem se sobrepor. Casos em que NCs estão em disputa podem ser resolvidos pela fusão em uma única área de endemismo, necessitando de mais informação distribucional das espécies envolvidas (p.ex., área de Santa Catarina – SC, fig. 16, ver item 1.7.2.1).

5. Padrões de endemismo por exclusão: Algumas espécies têm suas áreas de distribuição não enquadradas em nenhum outro padrão de congruência. Esses são os casos, por exemplo, de *Hernandaria scabricula* e *Pseudopucroliia rugosa* que não foram incluídas na análise, pois provavelmente tiveram uma história de evolução separada geograficamente das outras espécies analisadas. Entretanto, outras espécies da análise não estão incluídas em qualquer área de endemismo, mas têm áreas de distribuição próximas. Mesmo não havendo ou havendo pouca sobreposição entre elas, uma área de endemismo deve ser delimitada para explicar suas origens (p.ex., Serra da Mantiqueira – Mnt, fig. 5). Resumidamente, espécies que estão excluídas das áreas de endemismo delimitadas pelos outros critérios indicam outra área de endemismo. Ainda, se essas espécies tiverem espécies-irmãs em áreas de endemismo próximas, existe mais uma evidência para delimitação dessa área.

6. Evidência geográfica independente (Harold & Mooi, 1994): A delimitação de uma área de endemismo quanto hipótese de unidade histórica pode contar com evidências independentes das distribuições das espécies. A principal evidência é topográfica, considerando que o endemismo de algumas espécies foi causado pelas mudanças geológicas e de paisagem da região. Dessa forma, mesmo espécies que não têm sobreposição nas suas áreas de distribuição, por serem endêmicas de uma mesma unidade topográfica, por exemplo, podem fazer parte de uma mesma área de endemismo. O fato de existirem duas espécies endêmicas nessa unidade topográfica e nenhuma outra ocorrer ali, critério descrito acima, corroboram essa hipótese de delimitação.

1.5. Resultados da análise numérica – PAE e NDM

1.5.1. PAE

A PAE encontrou 10000 árvores para as duas matrizes, com quadrículas de tamanhos diferentes. Esse é o número máximo de árvores possíveis de acordo com as configurações de procura estabelecidas, portanto o resultado poderia ter muito mais árvores. O consenso dessas árvores estão representados nas fig. 28 e 29, para as quadrículas maiores e menores, respectivamente. Análises com um menor número máximo de árvores foram realizadas (1000 e 5000) e o resultado do consenso foi sempre o mesmo, apresentando sempre os mesmos grupos de quadrículas. As quadrículas apenas com espécies exclusivas, autapomorfias da matriz, e sem padrão de endemismos podem ter qualquer relação no cladograma, aumentando extraordinariamente o número de árvores possíveis. Ao contrário disso, as quadrículas com padrões de endemismo, em número muito menor, se mantêm agrupadas.

Usando a grade de 30'X30', menos detalhada, foram encontrados sete grupos de quadrículas com duas ou mais espécies exclusivas. Eles são congruentes com as áreas ES, Org, SMSP, PR e SC (fig. 30-34, respectivamente). A última área está representada por dois desses grupos que formam um grupo maior ((a32-22, a32-23) a33-22). Nesse caso, podem ser consideradas como áreas de endemismo a quadrícula a33-22 separada das outras duas, ou uma única área Org. Deo & DeSalle (2006) discutiram a questão das áreas de endemismo agrupadas, resultado comum da PAE, e propuseram métodos para escolher em que nível hierárquico desse agrupamento deve se delimitar uma área de endemismo, evitando a delimitação de áreas compostas. No caso da Org, decidi a manutenção das áreas unidas (ver discussão abaixo em “Lista das áreas de endemismo”).

A PAE com a grade de 15'X15', mais detalhada, encontrou apenas dois grupos com mais que uma espécie exclusiva, congruentes com as áreas SMSP e Org. Os dois grupos são formados por apenas duas quadrículas cada um (fig. 35 e 36).

1.5.2. NDM/VNDM

Os programas NDM/VNDM encontraram 27 e 26 grupos de quadrículas, para $F=0,5$ e $F=0,9$, respectivamente, usando a grade de $30' \times 30'$ (fig. 37-63 mostram resultados para $F=0,5$). Para a grade mais detalhada ($15' \times 15'$), foram encontradas 12 e 13 grupos de quadrículas, respectivamente (fig. 64-75 mostram resultados para $F=0,5$). Para cada grade, os resultados são semelhantes usando diferentes valores de F e dentro de cada uma das quatro análises existem muitas áreas contraditórias e consensuais. Assim, as 27 áreas ($30' \times 30'$) podem ser reduzidas para nove, enquanto as 12 áreas ($15' \times 15'$) podem ser reduzidas para sete passíveis de discussão.

Algumas das áreas encontradas pelos programas são congruentes com as áreas de endemismo delimitadas por Pinto-da-Rocha *et al.* (2005). A grade menos detalhada resultou em áreas congruentes com SEsp (fig. 44), ES (fig. 37), Org (fig. 41, 42, 48), SMSP (fig. 38, 39), PR (fig. 47) e SC (fig. 40, 53-55), enquanto a grade mais detalhada encontrou ES (fig. 65), Org (fig. 68 e 70), Boc (fig. 64), LSRJ (fig. 69), SMSP (fig. 72 e 73), PR (fig. 66) e SC (fig. 75). Todas as outras áreas encontradas são somatórias de duas a mais dessas áreas de endemismo, principalmente na região central do mapa, onde há maior informação distribucional.

Abaixo está a lista de espécies que contribuíram com a pontuação das áreas (de acordo com numeração do Anexo 1) e a sobreposição com as áreas de endemismo delimitadas no item 1.6:

Grade de $30' \times 30'$ / $F=0,5$: (fig. 37-63)

- 0) 19 e 99 (ES)
- 1) 35, 38, 42, 59, 63, 67, 71, 78, 104 e 109 (SMSP)
- 2) 35, 38, 42, 58, 59, 63, 67, 71 e 109 (SMSP)
- 3) 13, 44, 87, 90 e 91 (SC)
- 4) 4, 40, 42, 58, 73, 80 e 100 (SMSP/parte + LSRJ)
- 5) 6, 15, 23, 36, 37, 40, 58, 73, 80 e 100 (LSRJ + Boc)
- 6) 5, 9, 12, 28, 30 e 62 (Mnt + Org/parte + Boc)
- 7) 26, 32 e 55 (SEsp)
- 8) 18, 22, 24, 29, 53, 65, 75, 79 e 107 (Org)
- 9) 22, 29, 54, 65 e 107 (Org)
- 10) 49, 50, 52, 83, 85, 88 e 89 (PR)
- 11) 3, 40, 58, 80, 100 e 103 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 12) 6, 9, 15, 23, 28, 30, 36, 37, 62 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 13) 6, 9, 15, 23, 30, 36, 37, 62, 73 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 14) 5, 6, 9, 12, 28, 30 e 62 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 15) 22, 29, 33, 65 e 107 (Org)

- 16) 44, 47, 90 e 91 (SC)
- 17) Idem.
- 18) 44, 47, 83, 90 e 91 (SC)
- 19) 3, 9, 62 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 20) 3, 42, 58, 67 e 73 (LSRJ/parte + SMSP/parte)
- 21) 5, 12, 30, 57, 62 e 66 (Mnt, Boc, Org/parte)
- 22) 30, 57, 62, 66 e 84 (Mnt + Boc + LSRJ/parte + Org/parte)
- 23) 2, 44, 47, 90 e 91 (PR/parte + SC)
- 24) 49, 50, 51, 85, 95 e 97 (SSP + PR/parte)
- 25) 62, 84 e 102 (Mnt + Boc + LSRJ/parte + Org/parte)
- 26) 2, 47 e 101 (PR/parte + SC)

Grade de 30'X30'/F=0,9:

- 0) 19 e 99 (ES)
- 1) 13, 44, 87, 90 e 91 (SC)
- 2) 26, 32 e 55 (SEsp)
- 3) 18, 22, 24, 29, 53, 65, 75, 79 e 107 (Org)
- 4) 3, 40, 42, 58, 73, 80 e 100 (LSRJ/parte + SMSP/parte)
- 5) 6, 15, 23, 36, 37, 40, 58, 73, 80 e 100 (LSRJ + Boc)
- 6) 22, 29, 33, 65 e 107 (Org)
- 7) 3, 40, 58, 80, 100 e 103 (LSRJ/parte + Boc + Mnt)
- 8) 35, 38, 42, 58, 59, 63, 67, 71 e 109 (SMSP)
- 9) 22, 29, 54, 65 e 107 (Org)
- 10) 35, 38, 42, 59, 63, 67, 71, 78, 104 e 109 (SMSP)
- 11) 49, 50, 52, 83, 85, 88 e 89 (PR)
- 12) 6, 9, 15, 23, 28, 30, 36, 37, 62 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 13) 6, 9, 15, 23, 30, 36, 37, 62, 73 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Boc)
- 14) 5, 6, 9, 12, 28, 30 e 62 (LSRJ/parte + Mnt + Org/parte + Boc)
- 15) 5, 12, 30, 57, 62 e 66 (LSRJ/parte + Mnt + Org/parte + Boc)
- 16) 40, 50 e 51 (SSP + PR)
- 17) 49, 50, 51, 85, 95 e 97 (SSP + PR)
- 18) 2, 47 e 101 (PR/parte + SC)
- 19) 3, 42, 58, 67 e 73 (LSRJ/parte + SMSP/parte)
- 20) 2, 44, 47, 90 e 91 (PR/parte + SC)
- 21) 44, 47, 83, 90 e 91 (PR/parte + SC)
- 22) 62, 84 e 102 (LSRJ/parte + Mnt + Org/parte + Boc)
- 23) 3, 9, 62 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Org/parte + Boc)
- 24) 30, 57, 62, 67 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + Org/parte + Boc)
- 25) 3, 73 e 84 (LSRJ/parte + Mnt + SMSP/parte + Boc)

Grade de 15'X15'/F=0,5: (fig. 64-75)

- 0) 15, 36 e 37 (Boc)
- 1) 19 e 99 (ES)
- 2) 52, 83, 88 e 89 (PR)
- 3) 6, 15, 23 e 37 (LSRJ + Boc)
- 4) 18, 24, 53, 75 e 79 (Org)
- 5) 40, 80 e 100 (LSRJ)
- 6) 18, 24, 53, 65, 75 e 79 (Org)
- 7) 12, 57 e 66 (Org + Mnt + Boc)
- 8) 35, 38, 59, 63, 71 e 103 (SMSP)

- 9) 35, 38, 42, 58, 59, 63, 67, 71 e 109 (SMSP)
- 10) 23, 37 e 40 (LSRJ/parte + Boc)
- 11) 44, 90 e 91 (SC)

Grade de 15'X15'/F=0,9:

- 0) 15, 36 e 37 (Boc)
- 1) 19 e 99 (ES)
- 2) 52, 83, 88 e 89 (PR)
- 3) 40, 80 e 100 (LSRJ)
- 4) 18, 24, 53, 65, 75 e 79 (Org)
- 5) 12, 57 e 66 (Org + Mnt + Boc)
- 6) 6, 15, 23 e 37 (LSRJ + Boc)
- 7) 35, 38, 59, 63, 71 e 103 (SMSP)
- 8) 23, 37 e 40 (LSRJ/parte + Boc)
- 9) 44, 90 e 91 (SC)
- 10) 22, 33 e 107 (Org)
- 11) 18, 20 e 79 (Org)
- 12) 35, 38, 42, 59, 63, 67, 71 e 109 (SMSP)

1.6. Lista das áreas de endemismo

As áreas de endemismo estão delimitadas no mapa (fig. 76), baseadas na distribuição das espécies das fig. 2-16. Foi utilizada parte dos resultados dos métodos numéricos (PAE e NDM) sob avaliação dos Critérios Cominados descritos acima (item 1.4). Para cada área são apresentadas uma caracterização geográfica, uma discussão sobre a sua delimitação, as espécies endêmicas a ela (entre parênteses está numeração do Anexo 1) e estão indicadas aquelas restritas ao núcleo de congruência (NC) (tab. 2). A discussão das ocorrências se restringe às subfamílias utilizadas na análise.

- Pernambuco (PE) (7°50'-10°50' S 34°50'-37°40' W) (fig. 2)

É uma estreita faixa na costa de Pernambuco a Sergipe, formada por uma planície costeira ampla nas desembocaduras dos rios, ou substituídas por falésias, e Tabuleiros Costeiros baixos, de no máximo 100 m de altitude, formando um relevo ondulado (IBGE, 1983a). Esse relevo é cortado pelo Rio São Francisco que forma um grande delta em sua foz. O clima é dominado por ventos alísios de sudeste o que permite estabilidade à região, onde chove muito durante todo o ano, podendo atingir 2200 mm anuais. A temperatura é praticamente constante, tendo uma média anual de 25° C (IBGE, 1983a). A vegetação é formada por um mosaico de diversos tipos fisionômicos com grande influências de áreas de tensão ecológica, com a caatinga a oeste e formações pioneiras a leste, principalmente em volta da foz do Rio São Francisco (IBGE, 1983a). Existem poucas manchas florestais próximas à costa denominada de Floresta dos Tabuleiros (Rizzini, 1979). Ao sul da área a floresta é considerada Estacional Semi-Decídua e no norte, Ombrófila Densa e Aberta (IBGE, 1983a).

O núcleo de congruência se estende do norte do Rio Ipojuca, em Pernambuco, ao sul do Rio São Francisco, quase chegando ao Rio Vaza-Barris, em Sergipe.

Apenas Heteropachylinae está presente nessa região, com o endemismo de duas espécies de *Pseudopucroliia*. Porém, essa área de endemismo já foi delimitada diversas vezes na literatura para vertebrados e plantas lenhosas, com limites bastante coincidentes (tab. 1; Müller, 1973; Prance, 1982; Statterfield *et al.*, 1998; Costa *et al.*, 2000; Birdlife International, 2003; Silva *et al.*, 2004).

Heteropachylinae

Pseudopucroliia discrepans (68)

P. incerta (72) - NC

- Bahia (BA) (14°30' -18°50' S 38°50' -39°40' W) (fig. 3)

Estreita faixa litorânea formada pela Planície Costeira irregular, ampla nos deltas dos rios, principalmente no Rio Doce, ou com falésias, e Tabuleiros Costeiros com no máximo 100 m de altitude e 120 km de largura (IBGE, 1987). É restrita a oeste pelos maciços cristalinos, mais altos e acidentados. A área é influenciada pelas massas de ar do leste e da Frente Polar Atlântica, o que confere alta umidade à região (IBGE, 1987). Na porção norte do núcleo de congruência a pluviosidade média é superior a 1500 mm anuais concentradas no outono, enquanto na porção sul, se aproximando do vale do Rio Doce, a pluviosidade reduz a cerca de 1200 mm anuais concentradas na primavera (IBGE, 1987). A temperatura varia pouco, estando a média em cerca de 25° C (IBGE, 1987). Formada pelas Florestas dos Tabuleiros (Rizzini, 1979), dominada pela Floresta Ombrófila Densa, sendo substituída por formações pioneiras nas planícies costeiras (IBGE, 1987).

O núcleo de congruência se estende, desde o norte, do sul do Rio de Contas na Bahia, limitando-se ao sul pelo Rio Doce no Espírito Santo.

Metarthrodes xango (Caelopyginae) e *Mitogoniella* sp2 (Goniosomatinae) apresentam apenas um registro cada em localidades distintas. Assim, apesar de serem espécies endêmicas dessa área de endemismo, não apresentam evidência para a sua delimitação, que foi definida apenas pelo padrão de distribuição das espécies de Heteropachylinae. As espécies que apresentam informação distribucional e são endêmicas à essa área apresentam pouca sobreposição de distribuição. Isso é causado pela falta de coletas na região, mas também pela possibilidade de haver mais padrões de endemismos escondidos, separando, por exemplo, uma fauna do norte do Espírito Santo, onde *Heteropachylus* sp.2 é endêmica, e outra do sul da Bahia, região de endemismo das outras espécies citadas abaixo, exceto Gen. sp..

Algumas outras evidências corroboram a delimitação dessa área, como o vale do Rio Doce como limite entre essa área e uma fauna bem diferenciada ao sul, e a sua presença na literatura, delimitada por outros organismos, como vertebrados e plantas lenhosas (tab.1; Müller, 1973; Prance, 1982; Soderstrom *et al.*, 1988; Silva *et al.*, 2004)

Heteropachylinae

Chavensicola crassicalcanei (17)

Gen.1 sp.1 (34) - NC

Heteropachylus perachii (43)

H. sp.1 (45) - NC

H. sp.2 (46)

- Espírito Santo (ES) (19°50'-20°20' S 40°30'-40°40' W) (fig. 4)

São as serras próximas à costa, caracterizadas por patamares e degraus delimitados por frentes escarpadas com caimento topográfico para sudeste (IBGE, 1987). Essas serras atingem de 800 a 1000 m de altitude e são muito íngremes, formando pontões rochosos no alto e vales profundos que drenam a porção sul da bacia do Rio Doce (IBGE, 1987). A pluviosidade varia de 1400 a 1800 mm anuais, dependendo bastante das chuvas orográficas que têm mais influência nas encostas próximas ao mar, e uma estação mais seca no inverno (Mendes & Padovan, 2000). A temperatura média anual varia aproximadamente de 20° a 22°C, no planalto e litoral, respectivamente (IBGE, 1983b; Mendes & Padovan, 2000). A vegetação dominante é a Floresta Ombrófila Densa, de Terras Baixas, Sub-montana e Montana (a última em menor área). Ao sul no núcleo de congruência também há manchas de Floresta Ombrófila Aberta (IBGE, 1983b).

O núcleo de congruência está no centro do estado de Espírito Santo e tem limite norte no vale do Rio Doce.

A área é delimitada pela sobreposição parcial da distribuição de *Thereza albiornata* (Caelopyginae), *Goniosoma* sp.1 (Goniosomatinae) e *Chavensicola inexpectabilis*, Heteropachylinae), porém mais duas espécies (*Metarthrodes leucopygus* e *M. albotaeniatus*, Caelopyginae) têm ocorrências únicas nessa região. *Metarthrodes bimaculatus*, Caelopyginae, que também tem ocorrência em apenas uma localidade, Colatina, que não se sobrepõe com a área delimitada, mas está ao sul do Rio Doce

A área foi resultado das análises numéricas PAE e NDM (ver acima e figs. 30, 37 e 65).

Caelopyginae

Thereza albiornata (99) - NC

Goniosomatinae

Goniosoma sp.1 (25)

Heteropachylinae

Chavensicola inexpectabilis (19) - NC

- Serra do Espinhaço (SEsp) (20°-20°50' S 42°20'-43°40' W) (fig. 6 e 7)

Essa área é composta por três unidades diferenciadas de relevo: a noroeste está o Quadrilátero Ferrífero, início sul da Serra do Espinhaço, marcado por cristas escarpadas e grandes paredões das serras de Ouro Branco e da Caraça, com altitude média de 1000 m; a sudeste estão as serras com formas de cristas e alongadas, como a Serra do Brigadeiro, de altitude podendo chegar a mais de 1000 m; e entre as duas está a Depressão Interplanática do Médio Rio Doce com formas colinosas alongadas de topos convexados e altitude média de 550 m (IBGE, 1983b). A pluviosidade é maior na porção norte, superior a 1700 mm anuais, enquanto na depressão é de cerca de 1100 mm, com uma estação mais seca de 4 meses no inverno (IBGE, 1983b). A temperatura média da porção mais baixa é de cerca de 20° C (IBGE, 1983b). Toda a área é coberta pela Floresta Estacional Semidecidual Montana, sendo substituída por campos de altitude em altitudes superiores a 1500 m (IBGE, 1983b).

O núcleo de congruência é limitado ao sul e oeste pelo final nordeste da Serra da Mantiqueira, a leste pela Serra do Caparaó e a norte pela Serra do Espinhaço em Minas Gerais.

As espécies que determinam essa área, com exceção de *Mitogoniella indistincta*, apresentam pouca sobreposição de distribuição, provavelmente por falta de conhecimento da fauna da região. Cinco dessas espécies apresentam duas ocorrências cada. *Pristocnemis* sp. se estende mais ao sul, chegando a se sobrepôr a área de distribuição de outras espécies de outras áreas de endemismo. Apesar das espécies dessa área apresentarem pouca simpatria, elas são endêmicas de uma mesma região e estão excluídas das outras áreas de endemismo, sendo possível a sua delimitação. Uma maior quantidade de informação sobre a fauna de opiliões dessa região pode esclarecer os padrões de endemismo, indicando se há uma ou mais áreas, ou se ela deve ser fundida com outra área, como Mnt (ver item 1.7.2.1)

A área foi evidenciada no tanto no PAE como NDM (ver acima e fig. 44).

Caelopyginae

Ampheres sp.1 (16) - NC

Metarthrodes hamatus (55) - NC

Pristocnemis sp. (81)

Goniosomatinae

Goniosoma carum (26) - NC

G. vatrax (32) - NC

G. sp.3 (21)

Mitogoniella indistincta (56)

- Serra dos Órgãos (Org) (21°50'-22°50' S 41°40'-43°30' W) (fig. 8 e 9)

Composta pela Baixada Fluminense e seus Maciços Costeiros, com pães-de-açúcar e serras isoladas, e a Serra dos Órgãos nas suas escarpas íngremes e festonadas voltadas para o mar (IBGE, 1983b). A Serra é caracterizada por inúmeros vales sulcados dividindo-as em espigões, que descem até a baixada, e elevações rochosas que atingem mais de 2000 m de altitude (IBGE, 1983b). A leste ela perde a forma de paredão e reduz de tamanho, influenciada pelo amplo vale do Rio Macaé (IBGE, 1983b). A pluviosidade é maior onde ocorrem as chuvas orográficas na Serra dos Órgãos, com média de 2100 mm anuais, reduzindo na planície para 1300 mm sem estação seca (IBGE, 1983b). A temperatura média anual é de 18° C no alto da serra e de 23° C na baixada (IBGE, 1983b). A área é toda coberta por Floresta Ombrófila Densa com suas variações devido a altitude, com domínio de floresta Sub-montana (IBGE, 1983b).

A área é delimitada ao norte pelo alto da Serra dos Órgãos, a leste pela interrupção da mata no vale do Rio Paraíba do Sul (Hueck, 1972; Joly *et al.*, 1999) e a oeste pelo fim dos maciços da Baixada Fluminense.

Essa é a área mais corroborada, devido ao maior número de espécies endêmicas entre todas as áreas e congruência de suas distribuições. Além disso, outras seis espécies com ocorrências únicas vivem nessa área.

Também foi corroborada pelas análises numéricas PAE e NDM (ver acima e fig. 31, 41, 42, 48, 68 e 70). A PAE encontrou duas áreas de endemismo incluídas em Org, uma na região da Baixada Fluminense e costa da cidade do Rio de Janeiro e outra na serra. A primeira tem o endemismo de *Caelopygus melanocephalus* (Caelopyginae) e *Goniosoma dentipes* (Goniosomatinae). Há pouca sobreposição entre as duas espécies, com uma das ocorrências de *C. melanocephalus* muito mais ao interior, e existem mais três espécies endêmicas da Org que ocorrem nessas localidades (*Pseudotrogulus telluris*, Hernandariinae; *Goniosoma venustum* e *G. sp.2*, Goniosomatinae). Por esses padrões de distribuição, seria precipitado delimitar uma área diferente na costa, apesar de haver uma indicação que necessita de uma corroboração de mais espécies endêmicas.

Bourguyiinae

Bourguyia maculata (107) - NC

Caelopyginae

Caelopygus elegans (18) - NC

C. melanocephalus (20) - NC

Metampheres albimarginatus (53) - NC

Goniosomatinae

Goniosoma calcar (24) - NC

G. dentipes (27) - NC

G. roridum (29) - NC

G. venustum (33) - NC

G. sp.2 (22) - NC

Hernandariinae

Multumbo terrenus (65) - NC

Multumbo dimorphicus (54) - NC

Pseudotrogulus telluris (79) - NC

- Serra da Mantiqueira (Mnt) (22°10'-22°30' S 44°30'-44°50' W) (fig. 5)

A área está no Maciço de Itatiaia e sua encosta até o vale do Rio Paraíba do Sul, fazendo parte da porção sul da Serra da Mantiqueira (Santos *et al.*, 2000). O Maciço é caracterizado por relevo montanhoso de altitude superior a 2000 m e íngreme, com vales profundos (Santos *et al.*, 2000). Os topos das montanhas são desnivelados e estreitos, formando cristas e picos, muitas vezes rochosos (Santos *et al.*, 2000). A precipitação média anual é de 1500 mm no reverso da serra, para o interior, e de 2300 mm no alto da escarpa sul, com dois meses secos no ano (IBGE, 1983b), e a temperatura média geral é de 22° C, enquanto no alto do planalto é de 11° C (Santos & Zican, 2000). A vegetação é composta pela Floresta Ombrófila Densa Montana e Alto-montana, com manchas de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii* na última. A partir de 1600 m de altitude as florestas são substituídas por Campos de Altitude (Santos, 2000).

O NC é pequeno, apenas nas matas do Parque Nacional de Itatiaia, em Minas Gerais ao norte e Rio de Janeiro ao sul.

Duas espécies, *Acutisoma hamatum* e *Mitogoniella* sp.2 (Goniosomatinae), têm distribuições individuais a oeste e ao norte, respectivamente, a partir do NC. *Asarcus ingenuus* (Bourguyiinae) tem duas ocorrências mais a leste em Delfim Moreira, Minas Gerais, e em Campos do Jordão, São Paulo, não se sobrepondo com as espécies da Mnt. Nessas localidades ocorrem mais quatro espécies de ampla distribuição, ou seja, que vivem também em outras áreas de endemismo, como a Serra da Bocaina (Boc) e a Serra do Mar de São Paulo (SMSP). Como essas localidades não pertencem a nenhuma outra área e fazem parte da Serra da Mantiqueira, essa espécie é considerada endêmica dessa área de endemismo.

A delimitação dessa área precisou da aplicação dos critérios 5 e 6 (ver item 1.4.) que apontam a relevância de padrões de endemismo excludentes de outras áreas (5), combinado com a ocorrência dessas espécies em uma mesma serra (ver discussão no item 1.7.1.2.)

Bourguyiinae
 Asarcus ingenuus (103)
Goniosomatinae
 Acutisoma hamatum (5)
 Mitogoniella sp.2 (64)
Progonyleptoidellinae
 Moreiranula moreirae (61)

- Serra da Bocaina (Boc) (22°40'-22°50' S 44°30'-44°40' W) (fig. 10)

A área está no planalto da Serra da Bocaina, bloco montanhoso da Serra do Mar, com altitudes de cerca de 1000 m ao ponto culminante de 2132 m, que se situa entre o vale do Rio Paraíba do Sul e o litoral (IBGE, 1983b; Behling *et al.*, 2007). O planalto apresenta topos convexos e cristas aguçadas, com relevo dissecado em formas alongadas, apresentando vales de até 192 m de profundidade (IBGE, 1983b). A precipitação média anual é de 1700 mm com dois a três meses secos e a temperatura média é 14° C (Behling *et al.*, 2007). A vegetação da área é dominada pela Floresta Ombrófila Densa Alto-montana e Floresta Ombrófila Mista (com *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*) (IBGE, 1983b). Essa vegetação envolve uma mancha de campos de altitude (IBGE, 1983b).

Heteromitobates sp.1, *Acutisoma* sp.2 e *Bourguyia* sp.1 têm as suas ocorrências em São José do Barreiro, em São Paulo, no Parque Nacional da Serra da Bocaina, mesmo local da ocorrência única de *Progonyleptoidellus* sp.1. Apesar dessa área estar definida apenas por uma localidade, o relevo formado por um planalto mais alto que a Serra do Mar adjacente, cercado por possíveis barreiras, como o vale do Rio Paraíba do Sul ao norte, corrobora uma unidade independente. Além disso, as outras espécies presentes na Serra da Bocaina são amplilocadas, apresentando padrões diferentes que podem incluir presença em LSRJ, Mnt, Org, SMSP (fig. 19-22), além de outras áreas mais distantes, no caso das espécies de mais ampla distribuição. Portanto, Boc deve ser delimitada como uma área à parte.

Foi reconhecida pela análise numérica NDM (ver acima e fig. 64).

Bourguyiinae
 Bourguyia sp.1 (108)
Goniosomatinae
 Acutisoma sp.2 (15)
 Heteromitobates sp.1 (36) - NC

- Litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ) (22°50'-23°40' S 44°20'-45°10' W) (fig. 10)

Formada pelas encostas e litoral adjacente da Serra da Bocaina e do Planalto Paraitinga-Paraibuna da Serra do Mar. As escarpas são vertentes íngremes e festonadas com cerca de 1000 m de altitude, com vales curtos e profundos, sendo mais irregular com grandes reentrâncias na Serra da Bocaina (IBGE, 1983b). A planície litorânea é bastante estreita, com muitas enseadas e baías devido as saliências da escarpa, com seus esporões muitas vezes chegando no mar (IBGE, 1983b). A precipitação é superior a 2000 mm mensais, sem período seco, com temperaturas médias anuais de 21° C a 23° C (IBGE, 1983b). A região é coberta pela Floresta Ombrófila Densa, variando as formações de acordo com a altitude, de Terras Baixas, Sub-montana e Montana (IBGE, 1983b).

O núcleo de congruência se estende do nível do mar a 1300 m de altitude na divisa entre Rio de Janeiro e São Paulo, de Angra dos Reis à Ubatuba.

Essa área apresenta alta congruência das áreas de distribuição de quatro espécies endêmicas. Além dessas, *Mitopernoides variabilis* (Progonyleptoidellinae), *Thereza amabilis* e *Garatiba bisignata* (Caelopyginae), têm um único registro nessa região.

Foi reconhecida pela análise numérica NDM (ver acima e fig. 69).

Caelopyginae

Thereza poranga (100) - NC

Goniosomatinae

Heteromitobates discolor (40) - NC

Gen.1 sp.1 (6)

Progonyleptoidellinae

Progonyleptoidellus sp.1 (80)

- Serra do Mar de São Paulo (SMSP) (23°30'-24° S 45°10'-46°50' W) (fig. 11 e 12)

Porção da Serra do Mar no Planalto Paulistano e litoral adjacente. A escarpas formam cristas e espigões (de 1200 m em média) sub-paralelos a linha da costa na porção nordeste, reduzindo de tamanho (menos de 1000 m), formando vertentes íngremes na porção sudoeste (IBGE, 1983b). Na primeira porção, o litoral é estreito e os rios que descem da escarpa são curtos e torrenciais, na segunda, a serra é separada do mar por extensas planícies fluviomarinhas (IBGE, 1983b). No reverso do planalto são dominantes as colinas cristalinas que se situam em volta da bacia sedimentar de São Paulo (IBGE, 1983b). A precipitação e temperatura anual média são entorno de 2000

mm e 17° C no planalto a mais de 3000 mm em partes da escarpa e litoral, com cerca de 22° C de temperatura, sem estação seca (IBGE, 1983b). A área é dominada pela Floresta Ombrófila Densa, variando entre Floresta de Terras Baixas, Sub-montana e Montana dependendo da altitude (IBGE, 1983b). Existem também manchas de campos de altitude e cerrado no planalto (IBGE, 1983b).

No planalto, o núcleo de congruência é limitado ao norte pelo vale do Rio Tietê, se situando em volta da bacia de São Paulo nas colinas cristalinas. No litoral e escarpa da Serra do Mar, ele se estende da Ilha Bela ao norte a Baixada Santista ao sul.

A grande riqueza de espécies endêmicas dessa área está em Paranapiacaba (Santo André) e Estação Biológica de Boracéia (Salesópolis) – sete espécies, sendo quatro delas ocorrendo em ambas localidades. Entretanto, isso pode se dar mais pelo fato dessas localidades terem um grande esforço de coletas (Bragagnolo, 2005). Existe um alto grau de congruência entre as nove espécies que delimitam essa área.

Progonyleptoidellus striatus (Progonyleptoidellinae), tem uma distribuição muito ampla, além dos limites do NC da área de endemismo, sem ocorrer em nenhuma outra área de endemismo. Em duas localidades mais à oeste, Miracatu e Cotia, limite de distribuição de *P. striatus*, há uma sobreposição com o limite leste das áreas de distribuição de *Serracutisoma thalassinum* (Goniosomatinae) e *Hernandaria heloisae* (Hernandariinae), espécies de ampla distribuição que ocorrem até SC e PR, respectivamente (fig. 26). Como esses municípios não apresentam congruência de distribuição de espécies endêmicas, eles foram considerados como uma zona de transição entre SSP e SMSP (ver item 1.7.2.1.).

As análises numéricas NDM e PAE, em todas as suas variáveis, reconheceram essa área (figs. 32, 36, 38, 39, 72 e 73).

Bourguyiinae

Bourguyia albiornata (104) - NC

Bourguyia sp.2 (109) - NC

Caelopyginae

Metarthrodes pulcherrimus (63) - NC

Goniosomatinae

Acutisoma sp.1 (1) - NC

Heteromitobates albiscriptus (35) - NC

H. inscriptus (42) - NC

H. sp.2 (38) - NC

Hernandariinae

Piassagera brieni (67) - NC

Pseudotrogulus funebris (70) – NC

Pseudotrogulus sp. (82)
Progonyleptoidellinae
Moreiranula mamillata (59) - NC
Progonyleptoidellus fuscipictus (71) - NC
Progonyleptoidellus striatus (78)

- Sul de São Paulo (SSP) (24°10'-25°30' S 48°10'-48°40' W) (fig. 13)

A área se situa nas escarpas da Serra de Paranapiacaba, entre o planalto e o vale do Rio Ribeira do Iguape que é contínuo a planície litorânea. O relevo é montanhoso com serras alongadas, vales profundos, escarpas festonadas e espigões digitados (Instituto Florestal, 2007). A base da escarpa na planície está a aproximadamente 100m de altitude e o seu topo passa dos 1000m (Pelegatti-Franco & Gnaspini, 1996). O clima é sub-tropical úmido, sem estação seca, com precipitação anual de cerca de 1500 mm e temperatura média de 18° C a 19° C (Pelegatti-Franco & Gnaspini, 1996). A área é coberta pela Floresta Ombrófila Densa Sub-montana e Montana (Veloso *et al.*, 1991)

O núcleo de congruência está restrito aos Parques Estaduais Turístico do Alto do Ribeira (PETAR) e Intervales, em São Paulo.

A área inclui porção da Província Espeleológica do Vale do Ribeira, onde duas espécies de Goniosomatinae são endêmicas, *Serracutisoma spelaeum* e *S. sp.3*, e uma espécie amplilocada limitada ao sul por essa área, *S. proximum* (fig. 23), vivem relacionadas às suas cavernas calcárias.

Além das três espécies endêmicas, *Hernandaria* sp.1 tem uma única ocorrência nessa área. Algumas espécies amplilocadas têm como limite de suas áreas de distribuição nessas localidades, *Sodreana leprevosti* (Sodreaninae) (fig. 24), e *Serracutisoma proximum* (Goniosomatinae) (fig. 23), ao sul, e *Iguapeia melanocephala* (Progonyleptoidellinae) (fig. 24), ao norte, o que corrobora o limite natural dessa área.

Goniosomatinae

Serracutisoma spelaeum (97) - NC

S. sp.3 (95) - NC

Progonyleptoidellinae

Iporangaia pustulosa (51)

- Paraná (PR) (24°50' -26° S 48°20' -49°20' W) (fig. 14)

Formada pela Serra do Mar do Paraná e o Planalto de Curitiba. A serra é dividida em diversos maciços se elevando de 500 a 1000 m acima do planalto, atingindo altitudes de 1500 m a quase 2000 m, maiores a noroeste, reduzindo em direção sudoeste (Maack, 1981). A serra é bastante irregular, apresentando escarpas íngremes, montanhas isoladas, cones regulares, cumes rochosos e vales profundos (Maack, 1981). A sudoeste a escarpa forma apenas um degrau íngreme do planalto e ocorrem serras isoladas mais próximas da costa (Maack, 1981). O reverso da serra apresenta um primeiro planalto uniforme de paisagem ondulada e altitude de cerca de 900m (Maack, 1981). Nesse planalto encontra-se instalada a bacia sedimentar de Curitiba. O clima é temperado úmido e as médias de precipitação e temperatura variam do planalto para o litoral de 1400 mm anuais e cerca de 16° C a mais de 3000 mm anuais e 21° C (Maack, 1981). A área é dominada pela Floresta Ombrófila Densa Sub-montana, Montana e Alto-montana (Veloso *et al.*, 1991), com presença de *Araucaria angustifolia* acima de 500m (Maack, 1981).

O núcleo de congruência ocupa a porção central e sudoeste da Serra do Mar e início do Planalto de Curitiba. O limite da área ao sul coincide com o fim da Serra do Mar como escarpa próxima à costa, direcionando-se a sudoeste até o Vale do Itajaí e o início da Serra Geral. Apenas uma espécie endêmica, *Cadeadoius niger* (Progonyleptoidellinae) ocorre na região de extensa planície litorânea ao norte da Baía de Paranaguá e ao sul do Rio Ribeira do Iguape, em São Paulo, formando a RME.

A área de distribuição de *Serracutisoma* sp.4 (Goniosomatinae) não se sobrepõe ao NC da PR, mas tem simpatria parcial com *Cadeadoius niger* na planície mais ao norte, RME da área. Esse padrão pode indicar uma nova área de endemismo, caso se confirme com o endemismo de outra espécie, ou corrobore a PR, caso apareçam ocorrências de outras espécies endêmicas da área inteira nessas localidades. A primeira hipótese pode ser confirmada, pois foi encontrada nas coletas do presente estudo uma nova espécie de *Pseudotrogulus* (Hernandariinae) em Guaraqueçaba, na planície, na RME, que não foi incluída na análise por ter apenas um registro. Outro caso interessante é a distribuição exclusiva de *Serracutisoma molle* (Goniosomatinae), muito ampla, indo muito além do limite das outras espécies para o norte e interior (fig. 23). Como não há nenhuma evidência geográfica ou de outra natureza, essa grande distribuição individual não forma nenhum padrão geral de endemismo e não foi considerada uma espécie endêmica da PR.

Goniosomatinae

Serracutisoma sp.1 (88) - NC

Serracutisoma sp.4 (85)

Progonyleptoidellinae

Cadeadoius niger (50)

Helliela singularis (52) - NC

Iguapeia marumbiensis (48) - NC

Sodreaninae

Sodreana hatschbachi (89) - NC

- Santa Catarina (SC) (24°50' -26° S 48°20' -49°20' W) (fig. 15 e 16)

Situa-se no entorno do vale do Rio Itajaí, na sua parte baixa e porções montanhosas ao norte e ao sul, o que confere alta diversidade geológica e geomorfológica a região (Klein, 1978). Ao norte, está um relevo acidentado com encostas íngremes, culminando em largos chapadões, e vales profundos e estreitos (Klein, 1978). Aos poucos esse relevo forma, ao norte, o início da Serra do Mar do Paraná. Em volta do rio está uma vasta planície sedimentar que encontra a planície litorânea a leste (Klein, 1978). Ao sul, o vale é interrompido pelo Grupo Brusque, complexo rochoso com falhas intensas que formam os vales do Rio Itajaí-Mirim e Rio Tijucas (Klein, 1978). Mais a sudeste, na costa, estão as Serras do Tabuleiro e a Ilha de Santa Catarina, onde se formam cristas montanhosas, com altitudes superiores a 1000 m na primeira e 500 m na segunda (Prefeitura Municipal de Florianópolis, 2007). O clima é influenciado pelas massas de ar oceânicas, já que a área se encontra protegida pelas serras do oeste e do sul (Klein, 1978). A precipitação é de 1400 a 1600 mm anuais, sem estação seca, e a temperatura média é de 21° C, podendo cair para temperaturas abaixo de zero no inverno (Klein, 1978). A vegetação é dominada pela Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Sub-montana e Montana, com presença de *Araucaria angustifolia* (Klein, 1978; Veloso *et al.*, 1991).

O NC da área inclui as encostas do fim da Serra do Mar e das serras do leste catarinense, as planícies costeiras e fluviais das bacias do Itajaí e do Tijucas e a Ilha de Santa Catarina.

A espécie Gen.1 sp.1 de Hernandariinae ocorre no Rio Grande do Sul, no fim do planalto ao sul, longe do núcleo da área. Em algumas dessas localidades ocorre também *Acrogonyleptes granulatus* que se estende ao norte até o limite sul do NC, além de *A. spinifrons*, que também ocorre nas áreas PR, SC e se estende bastante para o interior até o Rio Paraná (fig. 26). Dessa forma, Gen.1 sp.1 foi codificada como ocorrendo na SC.

O fato de haver incongruência e uma continuidade das distribuições desde o sul com uma pequena sobreposição de uma espécie para a outra, além da presença de *Acrogonyleptes spinifrons*, podem levar a detecção de outros padrões com novos dados de endemismo. Como um exemplo, a presença de mais uma espécie endêmica no Rio Grande do Sul determinaria a delimitação de mais uma área de endemismo, o que explicaria essa incongruência de *Acrogonyleptes granulatus* como uma espécie amplilocada em duas áreas e de *Acrogonyleptes spinifrons*, em três áreas.

Além das espécies utilizadas na delimitação da área, existem mais duas espécies com ocorrências únicas na área: *Hernandaria* sp.3 e *H.* sp.4.

As análises numéricas NDM e PAE, reconheceram essa área (ver acima e figs. 34, 40, 50-53 e 75).

Goniosomatinae

Serracutisoma catarina (86) - NC

S. inerme (90) - NC

S. sp.2 (87) -NC

Hernandariinae

Acrogonyleptes pectinifemur (10) - NC

A. granulatus (4)

A. sp.1 (13) - NC

A. sp.2 (14)

Hernandaria sp.2 (44) - NC

Sodreaninae

Sodreana inscripta (91) - NC

1.7. Discussão

1.7.1. Avaliação: métodos numéricos e Critérios Combinados

1.7.1.1. Tamanho e localização da grade

Grande parte dos métodos numéricos para delimitação de áreas de endemismo utiliza quadrículas como unidades objetivas de análise (Linder, 2001; Szumik *et al.*, 2002; Hausdorf & Hennig, 2003; Mast & Nyffeler, 2003; Szumik & Goloboff, 2004; Deo & DeSalle, 2006). Entretanto, houve pouca discussão sobre o papel que essas unidades e suas características, como tamanho e posicionamento, teriam no resultado final. Morrone & Escalante (2002) discutiram a questão da variação do tamanho da unidade na PAE e concluíram que há um aumento de sinapomorfias, ou seja, espécies informativas para o agrupamento das unidades, com o aumento do tamanho das quadrículas analisadas. No presente estudo, como no trabalho de Morrone & Escalante (2002), a PAE com grade de 30'X30' apresentou uma maior resolução e número de sinapomorfias que a grade de 15'X15'. Da mesma forma, os programas NDM/VNDM encontraram mais áreas com a grade menos detalhada – 25 e 26 com a grade de 30'X30' e 11 e 12 com a grade de 15'X15'.

Apesar de haver uma maior resolução com a grade menos detalhada, suas quadrículas incluem muitas localidades que podem abranger duas ou mais áreas de endemismo, de acordo com a delimitação aqui proposta, e com barreiras importantes entre elas, como vales, grandes rios ou unidades topográficas. Como essas quadrículas são indivisíveis nesse tipo de análise, muitos padrões de endemismo foram obscurecidos dentro dos limites das quadrículas de 30'X30'. Alguns exemplos desse artefato metodológico são: a33-19 e a33-20 incluem localidades do litoral, como Parati e Angra dos Reis (LSRJ) e do planalto, como São José do Barreiro (Boc); a35-18 inclui Ilha Bela (SMSP) e Ubatuba (LSRJ). Mais que uma suposição baseada na delimitação prévia proposta, essas quadrículas incluem extremos de distribuição de muitas espécies endêmicas com distribuições alopátridas.

No caso da área do sul de São Paulo (SSP), as suas duas localidades mais importantes, em volta/ao lado das quais está o seu NC, estão em quadrículas diferentes e contínuas com as quadrículas da PR (fig. 1). Assim, o NDM apenas reconhece a área

conjunta PR+SSP (fig. 61), sendo insensível para o padrão de endemismo ao norte do Rio Ribeira do Iguape (fig. 13).

Deo & DeSalle (2006) afirmaram que o uso de quadrículas de 1° parece razoável para áreas de análise de países grandes. Para os dados específicos de opiliões, essa grade seria inacurada, já que os mesmos problemas ocorreram com a grade de 30'X30'. Reduzir o tamanho das quadrículas pode ser uma alternativa, mas, como demonstrado por Morrone & Escalante (2002) e Deo & DeSalle (2006), isso reduz a resolução e o número de agrupamentos possíveis. Com uma grade mais detalhada, uma quadrícula pode representar melhor uma unidade para a análise, mas vai apresentar poucas “sinapomorfias” para agrupar várias quadrículas. Ou seja, um número maior de terminais exige um maior número de caracteres informativos para o mesmo grau de resolução (Deo & DeSalle, 2006).

A utilização de grades diferentes para o mesmo grupo de dados é a forma mais apropriada para se obter resultados mais completos. Isso porque quadrículas diferentes podem ser sensíveis a padrões diferenciados em uma mesma região do mapa, mas também porque a área de estudo pode conter níveis de endemismo diferentes de uma região para outra. Essa diferença é clara no presente estudo entre as áreas do nordeste (PE, BA), muito grandes, e as áreas centrais (p. ex., LSRJ, Boc, Org). Da mesma forma, os programas NDM/VNDM encontraram a área SEsp apenas com a grade de 30'X30', enquanto encontraram Boc e LSRJ apenas com a grade de 15'X15', já que essas áreas são encobertas pela grade menos detalhada.

1.7.1.2. Métodos numéricos de congruência X Critérios Combinados

Os métodos numéricos até hoje propostos para delimitação de áreas de endemismo têm como objetivo encontrar padrões de congruência entre distribuições individuais. Essa congruência é testada de formas diferentes pelos vários métodos, por exemplo, através de modelos nulos de aleatoriedade das distribuições individuais (Hausdorf & Hennig, 2003), ou agrupamento das quadrículas através de similaridade na presença/ausência de espécies (Linder, 2001) ou através de máxima parcimônia (Morrone, 1994). A PAE exige a congruência completa da presença/ausência das espécies nas quadrículas e o NDM utiliza critérios numéricos para relaxar essa congruência.

Entretanto, as áreas de endemismo, entendidas como hipóteses históricas de isolamento biótico, incluem em seu conceito mais que a mera congruência entre distribuições (Harold & Mooi, 1994). Foram listados acima seis critérios (item 1.4) que devem ser avaliados para a obtenção de um maior número de evidências possíveis que correspondam ao conceito de área de endemismo como a menor unidade histórico-espacial. Essas evidências incluem, além da própria congruência entre padrões de distribuição, uma avaliação da relação entre as distribuições individuais que apresentam pouca ou nenhuma congruência. Se existe uma área pré-determinada pela sobreposição entre distribuições, as espécies que estão excluídas desse padrão têm que ser incluídas de alguma forma na hipótese de delimitação. Se existem outras evidências, como a proximidade de outras espécies excluídas, é identificada mais uma área de endemismo. Assim, os critérios caracterizam todas as espécies analisadas como endêmicas, em seus diversos níveis, por sobreposição ou exclusão, ou amplilocadas. Como os métodos numéricos não objetivam essa caracterização, as espécies que não apresentam resultados de congruência não têm utilidade alguma, apesar da óbvia suposição de que todas elas são afetadas historicamente pelos eventos que criaram as áreas de endemismo.

No momento em que são delineados os NC, diversas espécies aparecem com distribuições diferenciadas, que não se restringem aos núcleos. Essas espécies podem estar presentes em outros núcleos ou não. A classificação das espécies nesses três níveis de endemismo (critério 2; tab. 2) é importante para a identificação das áreas e definição correta de seus limites. Isso resolve incongruências e padrões de simpatria parcial que, se não explicados, podem criar problemas e dúvidas quanto à identidade das áreas pré-definidas pelo núcleo. Esse critério é de suma importância para que a hipótese geral de delimitação tenha um poder explanatório para todas as espécies analisadas, algo que nenhum dos métodos numéricos apresenta.

As áreas de endemismo aqui delimitadas PE e BA não foram encontradas pelos métodos numéricos utilizados. Isso ocorre porque há pouca sobreposição entre as espécies e uma grande distância entre as ocorrências, causada pelo pouco conhecimento da fauna dessa região e a grande extensão das distribuições. Os métodos numéricos procuram por congruência de espécies ocorrendo entre quadrículas contínuas ou próximas, ignorando casos como esses. Entretanto existem cinco espécies que não estão em nenhuma área reconhecida pelos métodos (critério 5), estão relativamente próximas e com alguma sobreposição (critério 1) e estão limitadas ao sul pelo Rio Doce (critério 6) (fig. 2 e 3). Além disso, o limite dessas espécies corrobora uma área delimitada na

literatura (Prance, 1982; Soderstrom, 1988; Silva *et al.*, 2004; tab. 1). Assim, foi aqui delimitada a área de endemismo da Bahia (BA). O critério 5 permite que distribuições de duas espécies mais ao norte delimitem Pernambuco (PE), mais uma área de endemismo reconhecida para outros grupos (Müller, 1973; Prance, 1982; Amorim & Pires, 1996; Costa *et al.*, 2000; Birdlife International, 2003; Silva *et al.*, 2004; tab. 1)

Os critérios de exclusividade de padrões (critérios 4 e 5) e de evidência geográfica independente (critério 6) foram aplicados também para a delimitação da área da Serra da Mantiqueira (Mnt) (fig. 5). As quatro espécies endêmicas dessa serra, apesar de não apresentarem congruência total nas suas áreas de distribuição, foram enquadradas na hipótese proposta. Poderiam estar, pelo menos marginalmente, junto com outra área de endemismo, mas como existe uma sobreposição em uma localidade (Itatiaia, critério 1), são corroboradas pela unidade topográfica (critério 6) e nenhuma dessas espécies está presente em outro NC (critério 5).

Muitas áreas que o NDM encontrou (p. ex., áreas 11-14 e 21-22, fig. 48-51 e 58-59) incluem mais de uma área de endemismo, mesmo outras encontradas pelo próprio método (p. ex., áreas 4-5 e 15, fig. 41-42 e 52). Pelo critério de exclusividade mútua entre áreas de endemismo (critério 5), duas áreas não podem ter sobreposição, muito menos se somarem em um mesmo nível hierárquico. Se as áreas de endemismo são hipóteses de isolamento geográfico, elas devem ser delimitadas como tal. As propostas de hierarquização das áreas são hipóteses de inferência histórica, ou seja, de relacionamento genealógico entre elas, podendo haver classificações biogeográficas em províncias, regiões e reinos. Muitos autores têm usado a congruência entre distribuições individuais de espécies como base para essas inferências (p.ex., Costa *et al.*, 2000; Ron, 2000; Porzecanski & Cracraft, 2005; Santos *et al.*, 2007). As espécies amplilocadas em mais de uma área, podem formar padrões de congruência que são detectados pelo NDM, mas, se usados, devem ser interpretados como hipóteses de relacionamento. Dessa forma, a congruência entre distribuições de espécies tratada de forma absoluta, pode indicar muitos outros fenômenos além das áreas de endemismo e os resultados apontados por esse tipo de método devem ser interpretados criticamente. Dessa forma, para uma delimitação mais embasada, são necessários outros critérios como os discutidos acima e, nesse caso foi utilizada a exclusividade mútua.

1.7.2. As 12 áreas de endemismo da Mata Atlântica

As áreas de endemismo aqui delimitadas corroboraram parcialmente a delimitação proposta por Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) com duas mudanças: a inclusão de espécies mais ao norte e conseqüente identificação da área PE e limites mais precisos entre as áreas SMSP e LSRJ. Além disso, pelo aprofundamento metodológico, o presente estudo torna a definição das áreas mais robusta, dando limites geográficos claros a elas e possibilidades de falseamento e nova delimitação com novos dados.

A inclusão de Heteropachylinae na análise permitiu a delimitação mais completa da BA, que havia sido fracamente proposta por Pinto-da-Rocha *et al.* (2005), e a identificação da PE. Essa subfamília tem uma distribuição diferente das outras da Mata Atlântica, com sua diversidade concentrada nessas duas áreas e com limite sul na ES. Enquanto isso as outras subfamílias apresentam poucas espécies nessa região, com apenas uma usada na análise em BA e PE, *Mitogoniella modesta* (Goniosomatinae). Como essa espécie foi considerada amplilocada nas duas áreas, apenas espécies de Heteropachylinae as delimitaram.

O mesmo não ocorreu com Hernandariinae que, apesar de ter sua distribuição mais ao sul que as outras subfamílias, não apresenta nenhum padrão de endemismo para suas espécies. A porção diferenciada da subfamília é formada por espécies com distribuições exclusivas – *Hernandaria scabricula*, *H. armatifrons*, *Acrogonyleptes spinifrons* e *A. sp.2*.

Das 12 áreas delimitadas, apenas as duas mais ao norte, PE e BA, foram encontradas para outros grupos de organismos (tab.1; Müller, 1973; Prance, 1982; Statterfield *et al.*, 1998; Costa *et al.*, 2000; Birdlife International, 2003; Silva *et al.*, 2004). As outras 10 são divisões finas da grande área central da Mata Atlântica considerada como única em muitos trabalhos (ver tab. 1 e ítem 1.1.3.; Müller, 1973; Prance, 1982; Soderstrom, 1988; Bates *et al.*, 1998; Silva *et al.*, 2004). Fato que demonstra o alto grau de endemismo dos opiliões, incomparável, até o momento, com outros táxons da Mata Atlântica.

Algumas características dos opiliões provavelmente favoreceram esse alto grau de isolamento e diversificação. Os opiliões em geral e principalmente os táxons aqui analisados são muito higrófilos, apresentando dificuldades fisiológicas para evitar perda de água e comportamento críptico para compensá-la (Santos, 2007). Na Mata Atlântica,

essas características restringem esses animais a habitats com alta umidade, relacionados com uma floresta mais madura e pouco alterada antropicamente (Bragagnolo *et al.*, 2007). Assim, os opiliões têm uma baixa capacidade de dispersão por ambientes abertos, onde a perda de água os impede de viver. Alguns trabalhos também têm demonstrado alta filopatria de opiliões desse bioma (Gnaspini, 1996; Machado *et al.*, 2000; Willemart & Gnaspini, 2004; Mestre & Pinto-da-Rocha, 2004), principalmente em Goniosomatinae, que mantêm o mesmo abrigo e rotas de forrageamento (três primeiros trabalhos). Portanto, qualquer processo que separe manchas florestais em um tempo suficiente para especiação, como tectonismo, rios e glaciações ou mudanças da fisionomia vegetal, afetará fortemente a fauna de opiliões. Mesmo com a conexão posterior dessas florestas, em muitos casos as áreas de distribuição se expandiriam muito pouco.

1.7.2.1. Núcleo de congruência, região máxima de endemismo e zonas de transição

As áreas de endemismo delimitadas pelos Critérios Combinados foram caracterizadas primeiramente pelos seus núcleos de congruência (NC) e, em seguida, pela região onde não há congruência, mas ocorrem espécies endêmicas, a região máxima de endemismo (RME) (critério 2, fig. 76, tab. 2). O NC é a sobreposição de pelo menos duas espécies endêmicas, a maioria sendo reconhecida pelos métodos numéricos, enquanto que a RME foi delimitada pela distribuição máxima das espécies presentes em apenas um núcleo. Essas regiões podem ser interpretadas por diversas hipóteses de eventos individuais, mas também como indicadores de falseabilidade da proposta de delimitação. Por exemplo: PR apresenta sua RME ao norte até o Rio Ribeira do Iguape (fig. 76). *Cadeadoius niger* (Progonyleptoidellinae) tem sua distribuição desde o NC ocorrendo em toda a RME, enquanto *Serracutisoma* sp.4 (Goniosomatinae) ocorre na RME mas não está presente no NC (fig. 14). Esse padrão discordante pode indicar uma nova área de endemismo para essa região, faltando mais uma espécie endêmica entre a PR e o Rio Ribeira do Iguape para essa nova divisão. A mesma interpretação podemos aplicar para SC, ao sul com *Acrogonyleptes* sp.2 (Hernandariinae), Mnt, a oeste com *Asarcus ingenuus* (Bourguyiinae), SEsp, a leste com *Goniosoma* sp.3 (Goniosomatinae), e BA, ao sul com *Heteropachylus* sp.2 (Heteropachylinae).

As RMEs também podem indicar uma possível fusão entre áreas. A fraca congruência entre as espécies endêmicas de Mnt pode ser resultado de um padrão mais geral de endemismo unindo essa e SEsp. Isso corroboraria o fato de suas RMEs se sobrepor na atual delimitação (fig. 76). Essa hipótese necessitaria de mais espécies endêmicas presentes nos dois núcleos.

As RMEs podem ser indicadores de falseabilidade dos padrões pré-determinados pelos NCs por uma questão artefactual, ou seja, pela amostragem deficiente que essas regiões apresentam, impedindo o reconhecimento da congruência. Para além disso, as RMEs podem ter uma interpretação biológica, como possíveis processos de expansão distribucionais de algumas espécies combinados com gradientes de mudanças ambientais entre as áreas de endemismo, ou zonas de transição. Essas zonas têm sido reconhecidas em estudos quantitativos de substituição de comunidades em biogeografia ecológica (Williams, 1996; Williams *et al.*, 1999; Ruggiero & Ezcurra, 2003). Quando essa quantificação é associada com o conceito de área de endemismo e regiões biogeográficas, normalmente ascendem explicações sobre as mudanças ambientais entre as áreas que fazem com que a substituição das espécies seja gradual. Nesse enfoque é necessária pelo menos uma de duas pré-condições: 1, que haja diferenças ambientais claras entre as áreas, com espécies endêmicas com diferentes limitações biológicas; ou 2, que a barreira entre as áreas seja atualmente efetiva para a maioria das espécies, mas não para todas e por isso ocorram nessa zona de transição. Assim, o objeto desses estudos são processos atuais ou mais recentes que limitam a distribuição das espécies.

Na região abrangida pelo presente estudo, geralmente não ocorrem mudanças ambientais tão drásticas de uma área de endemismo para a mais próxima, já que é suposto que elas estejam relacionadas com porções mais úmidas da Floresta Atlântica e as espécies de opiliões analisadas vivam em condições bastante parecidas. Além disso, nos limites entre as áreas, ou há uma barreira estreita que inviabiliza a sobrevivência de populações de qualquer uma das espécies, como os rios Doce (BA X ES), Paraíba do Sul (Mnt X Boc, Mnt X Org) e Ribeira do Iguape (SSP X PR) ou o alto da escarpa da Serra da Bocaina (Boc X LSRJ), ou não existe uma barreira clara, havendo floresta contínua entre elas. O caso mais claro desse tipo diferenciado de zona de transição ocorre na região entre as áreas SMSP e SSP. Os NCs dessas áreas são bastante afastados, não havendo entre eles, porém, grandes lacunas de ocorrência ou alteração na fisionomia da vegetação (fig. 76). Nessas regiões ocorrem espécies endêmicas de SMSP e SSP (*Progonyleptoidellus striatus*, fig. 11, e *Iporangaia pustulosa*, fig. 13,

respectivamente – Progonyleptoidellinae) e várias espécies amplilocadas (*Serracutisoma proximum* – Goniosomatinae, fig. 23, *Sodreana sodreana* – Sodreaninae, fig. 23, *Ampheres leucopheus*, fig. 18, e *Pristocnemis pustulatus* – Caelopyginae, fig. 19) ou com limite de distribuição nessa região (*Serracutisoma thalassinum* – Goniosomatinae, *Bourguiiia trochanteralis* – Bourguiiinae, *Hernandaria heloisae* – Hernandariinae). Assim, as zonas de transição podem apresentar grande complexidade faunística marcada por uma grande riqueza de espécies de origens diferentes, criadas por mudanças históricas e ecológicas que misturaram elementos bióticos (Morrone, 2006). Nos exemplos acima, pode-se levantar a hipótese de que as espécies endêmicas tiveram dispersão recente, através de expansão de suas distribuições a partir do NC. O mesmo pode ter ocorrido com as espécies com limite de distribuição nessa região, apesar de se supor que as barreiras que isolaram as áreas de endemismo não tenham alterado a distribuição das espécies amplilocadas.

As zonas de transição onde atualmente não há uma barreira clara, como no exemplo acima (SMSP X SSP) e em PE X BA, SEsp X Mnt, Mnt X SMSP, Org X LSRJ e LSRJ X SMSP (fig. 76), podem ter sido de colonização mais recente, já que a ausência de espécies endêmicas indicariam redução das florestas. Essa argumentação tende a uma explicação dentro do paradigma da “Teoria dos Refúgios” (Haffer, 1969), modelo que já foi amplamente usado para explicar qualquer padrão de endemismo (p. ex., Prance, 1982; Whitmore & Prance, 1987). Embora o modelo possa ser encaixado em diversos tipos de padrões, como os apresentados acima, devemos ser cautelosos quanto à explicação de suas causas. As RMEs foram aqui reconhecidas pela distribuição individual de algumas espécies e são bastante influenciadas por problemas artefatuais ligados principalmente ao pouco conhecimento da fauna de opiliões em vários locais. Assim sua interpretação necessita de outros tipos de estudo, como de padrões de diversidade ou com marcadores moleculares, que demonstrassem, por um lado, se são zonas de transição com substituição gradual de fauna, e também se houve expansão distribucional das espécies.

Existem limites entre áreas que não apresentam RME, ou seja, com transição brusca de espécies endêmicas ao NC. Esses são os casos de Mnt X Boc, Boc X LSRJ e PR X SC (fig. 76). Nos dois primeiros existem barreiras geográficas atuais as delimitando, o Rio Paraíba do Sul e o alto da escarpa da Serra da Bocaina, respectivamente, o que restringe igualmente muitas espécies. Entretanto, na transição entre PR e SC, não ocorre nenhuma barreira atual e seus NCs são praticamente

parápatridos. Esse fato fortalece o aspecto natural e histórico das áreas e de suas RMEs, já que, se houvesse apenas um quadro de substituição gradual de espécies, deveríamos encontrar o mesmo padrão de relação para todas as áreas, com centros de endemismo e zonas de transição entre elas.

1.7.2.2. Generalização dos resultados: dos opiliões para todo o bioma

Se há uma diferença entre os níveis de endemismo entre os opiliões e grande parte dos organismos que vivem na Mata Atlântica, a delimitação das áreas de endemismo proposta aqui pode ser extrapolada para outro grupo taxonômico? A Biogeografia de Vicariância objetiva encontrar padrões biogeográficos gerais para explicar os aspectos históricos que determinaram a atual biodiversidade. O fato dos opiliões terem-se diversificado mais facilmente ou terem mantido suas distribuições por muito tempo por baixa capacidade de dispersão não tira a possibilidade de generalização do presente estudo, baseado nos métodos e conceitos da Biogeografia de Vicariância.

A delimitação de áreas de endemismo aqui proposta são assinaturas de eventos de vicariância na floresta que podem ter afetado diferentemente os táxons que a compõe. No caso dos opiliões esses eventos causaram muitas especiações, enquanto que em outros grupos podem ter causado isolamento em nível populacional ou especiações desiguais, oriundas de alguns desses eventos, mas mantendo a espécie amplilocada (p. ex., Pellegrino *et al.*, 2005; de Moraes-Barros *et al.*, 2006; Grazziotin *et al.*, 2006; Cabanne *et al.*, 2007). É esperado, portanto, que os táxons que tenham uma maior dependência às condições das florestas úmidas e tenham pouca mobilidade, apresentem padrões de endemidade ou estruturação populacional semelhantes aos encontrados aqui para os opiliões, como grilos (Mello, 1994) e pererecas (Heyer & Maxson, 1983; Pavan *et al.*, 2001).

Os NCs das áreas de endemismo aqui delimitadas são a melhor representação de regiões de diferenciação e origem de muitos táxons da floresta. As RMEs ou as regiões entre as áreas podem representar zonas de transição com comunidades únicas e grande riqueza em alguns casos, pela mistura de táxons de origens diferentes que as habita. Ainda, algumas dessas regiões são caracterizadas por diferenças geográficas e vegetacionais em relação às áreas nucleares da Mata Atlântica, permitindo a presença de uma comunidade exclusiva, como ocorre no vale do Rio Doce, por exemplo, na

transição entre as florestas de encosta de ES e as florestas de tabuleiros da BA. Assim, não só a proposta de delimitação das áreas de endemismo é importante, mas o entendimento desses resultados como marcadores da complexidade histórica de diversificação pela qual a Mata Atlântica se desenvolveu.

De qualquer forma, as áreas de endemismo aqui propostas representam a partição espacial da biodiversidade da Mata Atlântica, em riqueza de espécies ou geneticamente, em uma grande escala histórica e temporal. Proponho essa delimitação como uma hipótese que deve ser colocada a teste pela corroboração com outros táxons florestais ou por trabalhos de filogeografia e deve ser usada como guia para a escolha de áreas prioritárias para conservação pelo critério de representatividade da biodiversidade nos limites da floresta úmida.

1.8. Conclusões

- Foram desenvolvidos e compilados da literatura seis Critérios Combinados para delimitação de áreas de endemismo baseados nos seus conceitos teóricos e metodológicos: 1) delimitação de núcleos de congruência (NC) com sobreposição de pelo menos duas espécies; 2) classificação das espécies em três níveis de endemismo (restrita ao NC, presente em um NC e adjacência e amplilocada); 3) separação de congruências gerais dos endemismos específicos (áreas inclusivas); 4) as áreas devem ser mutuamente exclusivas; 5) espécies fora de áreas delimitadas podem evidenciar/sugerir outra área (endemismo por exclusão); e 6) características geográficas e ecológicas são evidências independentes.
- Foram identificadas 12 áreas de endemismo para a Mata Atlântica: 1) Pernambuco (PE); 2) Bahia (BA); 3) Espírito Santo (ES); 4) Serra do Espinhaço (SEsp); 5) Serra dos Órgãos (Org); 6) Serra da Mantiqueira (Mnt); 7) Serra da Bocaina (Boc); 8) Litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ); 9) Serra do Mar de São Paulo (SMSP); 10) Sul de São Paulo (SSP); 11) Paraná (PR); e 12) Santa Catarina (SC).
- Os métodos numéricos de delimitação de áreas de endemismo aqui utilizados (PAE e NDM) demonstraram grande congruência entre distribuições de espécies restritas de opiliões Gonyleptidae da Mata Atlântica, corroborando o grupo como ótimo instrumento para o estudo biogeográfico do bioma.
- Os métodos numéricos baseados em grade sobre o mapa apresentam artefatos relacionados com o tamanho e origem das quadrículas e detectam apenas padrões de congruência entre distribuições de espécies. A interpretação desses padrões de congruência não deve ser estrita e deve-se levar em conta características qualitativas dos grupos biológicos e fatores abióticos relacionados. Sugiro o uso complementar de métodos e grades diferentes sob avaliação dinâmica com os Critérios Combinados para a delimitação correta das áreas de endemismo.
- A delimitação das áreas de endemismo em NCs e regiões máximas de endemismo (RMEs), além do grande número delas, indicam uma complexa história de diversificação da Mata Atlântica, que formou regiões com grande endemismo alternadas com regiões de mistura de biotas com origens geográficas diferenciadas, como as zonas de transição.

- Apesar do nível de endemismo de opiliões ser muito alto, os resultados aqui apresentados são marcas históricas que podem ter influenciado diversos grupos animais e vegetais de formas e graus diferentes, pelo menos em nível populacional. As áreas de endemismo aqui propostas são mais verdadeiras para os táxons mais relacionados às matas úmidas.

1.9. Literatura citada

- Amorim, D. S. & M. R. S. Pires 1996. Neotropical biogeography and a method for a maximum biodiversity estimation. *In*: Bicudo, C. E. M. & N. A. Menezes (eds) Biodiversity in Brazil. A first approach. pp. 183-219. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. São Paulo.
- Amorim, D. S. (no prelo). Neotropical Diptera biogeography. *In*: Pape, R. & D. Bickel (eds) Diptera diversity: status, challenges and tools. Leiden, Boston, Brill.
- Axelius, B. 1991. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics*, 7: 197-199.
- Behling, H., Dupont, L., Safford, A. D. & G. Wefer 2007. Late Quaternary vegetation and climate dynamics in the Serra da Bocaina, southeastern Brazil. *Quaternary International*, 161: 22-31.
- Bibby, C. J., Collar, N. J., Crosby, M. J., Heath, M. F., Imboden, C., Johnson, T. H., Long, A. J., Stattersfield, A. J. & S. J. Thirgood 1992. Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation. International Council for Bird Preservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BirdLife International 2003. BirdLife's online World Bird Database: the site for bird conservation. Version 2.0. Cambridge, UK: BirdLife International. Disponível em: <http://www.birdlife.org>
- Bragagnolo, C. 2005. A fauna de opiliões da Mata Atlântica do sul e sudeste do Brasil (Arachnida, Opiliones). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Bragagnolo, C., Nogueira, A. A., Pinto-da-Rocha, R. & R. Pardini 2007. Harvestmen in an Atlantic forest fragmented landscape: evaluating assemblage response to habitat quality and quantity. *Biological Conservation*, 139 (3-4): 389-400.
- Buffon, G. L. L. Compte de 1776. Histoire naturelle générale et particulière, Supplement III Servant de suite à l'histoire des animaux quadrupèdes. A Paris de l'Imprimerie Royale.
- Cabanne, G. S., Santos, F. R. & C. Y. Miyaki 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic

- expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 73-84.
- Contreras-Medina, R., Morrone, J. J. & I. Luna 2003. Uso de herramientas biogeográficas para el reconocimiento de 'hotspots': Un ejemplo de aplicación con briofitas y gimnospermas. *In*: Morrone J. J. & J. Llorente (eds) Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. pp. 155-158. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.
- Costa, W. J. E. M. 1995. Pearl killifishes. The Cynolebiatinae. Systematics and biogeography of the neotropical annual fish subfamily (Cyprinodontiformes: Rivulidae). T.H.F. Publications LTDA., Neptune City.
- Costa, L. P., Fonseca, G. A. B. & M. T. Fonseca 2000. Biogeography of South America forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 32(4b): 872-881.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, 36: 49-84.
- Cracraft, J. & R. O. Prum 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, 42(3): 603-620.
- Craw, R. C., Grehan, J. R. & M. J. Heads 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. Oxford University Press, New York.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Publicado pelo autor, Caracas, Venezuela.
- DaSilva, M. B. 2002. Análise filogenética e biogeográfica e revisão sistemática de Goniosomatinae (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 266 p.
- de Moraes-Barros, N., Silva, J. A. B., Miyaki, C. Y. & J. S. Morgante 2006. Comparative phylogeography of the Atlantic forest endemic sloth (*Bradypus torquatus*) and the widespread three-toed sloth (*Bradypus variegatus*) (Bradypodidae, Xenarthra). *Genetica*, 126: 189-198.
- Deo, A. J. & R. DeSalle 2006. Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, 33 (9): 1511-1526.
- Escalante, T., Espinosa, D. N. & J. Llorente B. 2003. Métodos para la identificación, descubrimiento y comparación de patrones biogeográficos: Ejemplos en México.

- In: Morrone, J. J. & J. Llorente (eds) Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. pp. 303-307. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.
- Espinosa, D., Aguilar, C. & T. Escalante 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. In: Llorente, J. & J. J. Morrone (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. pp. 31-37. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.
- Gnaspini, P. 1996. Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Zoology*, 239: 417-435.
- Goloboff, P. 1999. Nona, ver. 2.0. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. 2004. NDM/VNDM, ver. 2.5. Programs for identification of areas of endemism. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina. Disponível em: www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism/
- Grazziotin, F. G., Monzel, M., Echeverrigaray, S. & S. L. Bonatto 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, 15: 3969-3982.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J. 1974. Avian Speciation in Tropical South America. Publ.14, Ornithological Club. Cambridge, Massachusetts.
- Haffer, J. 1987. Biogeography of Neotropical birds. In: Whitmore, T. C. & G. T. Prance (eds) Biogeography and Quaternary history in tropical America. pp. 105-150. Clarendon Press, Oxford.
- Harold, A. S. & R. D. Mooi 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43(2): 261-266.
- Hausdorf, B. 2002. Units in biogeography. *Systematic Biology*, 51(4): 648-652.
- Hausdorf, B. & C. Hennig 2003. Biotic elements analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 52(5): 717-723.
- Heyer, W. R. & L. R. Maxson 1983. Relationships, zoogeography, and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Arquivos de Zoologia*, 30(5): 341-373.

- Hueck, K. 1972. As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica. Polígono, Editora da Universidade de Brasília, São Paulo.
- Humphries, C. J. & L. R. Parenti 1999. Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions. (2° ed.). Oxford University Press. New York.
- Instituto Florestal 2007. Unidades de conservação. Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira. Disponível em: www.iflorestal.sp.gov.br/unidades_conservacao/index.asp
- Joly, C. A., Aidar, M. P. M., Klink, C. A., McGrath, D. G., Moreira, A. G., Moutinho, P., Nepstad, D. C., Oliveira, A. A., Pott, A. Rodal, M. J. N. & E. V. S. B. Sampaio 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura, Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*, 51 (5/6): 331-348.
- Klein, R. M. 1978. Contribuição ao conhecimento da flora e da vegetação do Vale do Itajaí – Santa Catarina. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Kury, A. B. 1989. Notes on Mitobatinae III: a remarkable new Brazilian species of *Mitobates* Sundevall, 1833 (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *Boletim do Museu Nacional Rio de Janeiro (N. S., Zoologia)*, 328: 1-12.
- Kury, A. B. 1990. Synonymic notes on *Mitobates* Sundevall, with redescription of the type species, *M. conspersus* (Perty) (Opiliones: Gonyleptidae: Mitobatinae). *Bulletin of the British Arachnology Society*, 8(6): 194-200.
- Kury, A. B. 2003. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. esp. monográfico nº. 1: 5-337.
- Linder, H. P. 2001. On areas of endemism, with an example from the african Restionaceae. *Systematic Biology*, 50(6): 892-912.
- Llorente, J., Papavero, N. & A. B. Hernández 2001. Síntesis histórica de la biogeografía. In: Llorente, J. & J. .J. Morrone (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. pp. 1-14. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.
- Lomolino, M. V., Sax, D. F. & J. H. Brown 2004. (eds.). Foundations of Biogeography. Classic Papers with Commentaries. University of Chicago Press, Chicago.

- Maack, R. 1981. Geografia física do Estado do Paraná. (2º ed.). Livraria José Olympio Editora, Rio de Janeiro; Secretaria da Cultura e do Esporte do Governo do estado do Paraná, Curitiba.
- Machado, G., Raimundo, R. L. G. & P. S. Oliveira 2000. Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestmen *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Natural History*, 34: 587-596.
- Mast, A. R. & R. Nyffeler 2003. Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology*, 52(2): 271-280.
- Mello, F. A. G. 1994. Sistemática, distribuição e diferenciação de grilos do gênero *Aracamby* Mello, 1992 nas matas costeiras do sudeste do Brasil e sistema insular adjacente: aspectos morfológicos, cromossômicos e comportamentais (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Mendes, A. C. 2005. Revisão sistemática e análise filogenética de Heteropachylinae Kury, 1994 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Mendes, S. L. & M. P. Padovan 2000. A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu Biológico Mello Leitão*, 11/12: 7-34.
- Mestre, L. A. M. & R. Pinto-da-Rocha 2004. Populational biology of the harvestmen *Ilhaia cuspidata* (Opiliones; Gonyleptidae) in an Araucaria Forest fragment (Curitiba - Paraná, Brazil). *Journal of Arachnology*, 32(2): 208-220.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of Areas of Endemism. *Systematic Biology*, 43(3): 438-441.
- Morrone, J. J. 2001a. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, 7: 297-300.
- Morrone, J. J. 2001b. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis SEA, 3, Zaragoza.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494.

- Morrone, J. J. & T. Escalante 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography*, 29: 1095-1104.
- Müller, P. 1973. The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. Dr. W. Junk B. V., Publishers, The Hague.
- Myers, A. A. & S. De Grave 2000. Endemism: origins and implications. *Vie et Milieu*, 50(4): 195-204.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. & J. Kent 2000. Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9. Publicado pelo autor, Ithaca, New York, USA.
- Pavan, D., Narvaes, P & M. T. Rodrigues 2001. A new species of leptodactylid frog from the Atlantic forests of southeastern Brazil with notes on the status and on the speciation of the Hylodes species groups. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41(23): 407-425.
- Pellegati-Franco, F. & P. Gnaspini 1996. Use of caves by Philander opossum (Mammalia: Didelphidae) in southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*: 39(19): 351-364.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Waite, A. N., Morando, M., Yassuda, Y. Y. & J. W. Sites Jr. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 13-26.
- Piera, F. M. 2001. Presentación. In: Morrone, J. J. (ed) Biogeografía de América Latina y el Caribe. pp. 5-7. Manuales y Tesis SEA, 3, Zaragoza.
- Pinto-da-Rocha, R. 1997. Systematic review of the neotropical family Stygnidae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptoidea). *Arquivos de Zoologia*, 33(4):163-342.
- Pinto-da-Rocha, R. 1999. Opiliones. In: Brandão, C. R. F. & Cancellato, E. M. (eds) Invertebrados Terrestres. vol. V. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX (Joly, C. A. & Bicudo, C. E. M. orgs.). pp. 35-44. FAPESP, São Paulo.

- Pinto-da-Rocha, R. 2002. Systematic review and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). *Arquivos de Zoologia*, 36(4): 357-464.
- Pinto-da-Rocha, R., da Silva, M. B. & C. Bragagnolo 2005. Faunistic similarity and historical biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Rain Forest of Brazil. *The Journal of Arachnology*, 33: 290-299.
- Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, 4: 11-12.
- Platnick, N. I. 1992. Patterns of biodiversity. In: Eldredge, N. (ed) Systematics, ecology and the biodiversity crisis. pp. 15-24. Columbia University Press, New York.
- Porzecanski, A. L. & J. Cracraft. 2005. Cladistic Analysis of Distributions and Endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography*, 32 (2): 261-275
- Prance, G. T. 1982 (eds). Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York.
- Prance, G. T. 1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance, G. T. (eds) Biological diversification in the tropics. pp. 137-158. Columbia University Press, New York.
- Prefeitura Municipal de Florianópolis 2007. Características ambientais, físicas e geográficas. Disponível em: www.pmf.sc.gov.br/index.php?link=perfil&sublink=fisico_geog
- IBGE 1983a. Folha SC.24/25 Aracaju/Recife. Levantamento de recursos naturais. v. 30. Fundação Instituto de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.
- IBGE 1983b. Folha SF.23/24 Rio de Janeiro/Vitória. Levantamento de recursos naturais. v. 32. Fundação Instituto de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.
- IBGE 1987. Folha SE.24 Rio Doce. Levantamento de recursos naturais. v. 34. Fundação Instituto de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.
- Rizzini, C. T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil. v. 2, HUCITEC/EDUSP, São Paulo.

- Ron, S. R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of Linnean Society*, 71: 379-402.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to the earth history: applied historical biogeography. In: Myers, A. & P. Giller (eds.) Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plants distribution. pp. 437-481. Chapman & Hall, London.
- Ruggiero, A & C. Ezcurra 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. In: Morrone J. J. & J. Llorente (eds) Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. pp. 141-154. Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.
- Santos, A. M. M., Cavalcanti, D. R., Silva, J. M. C. & M. Tabarelli 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34: 437-446.
- Santos, F. H. 2007. Ecophysiology. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds). Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 473-488. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London.
- Santos, A. A. & C. E. Zikan 2000. Descrição geral do Parque Nacional do Itatiaia. In: Santos A. A. (ed) O Parque Nacional do Itatiaia. pp. 21-30. Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, Cadernos 3, Rio de Janeiro.
- Santos, R. F. 2000. Vegetação, uso e ocupação da terra. In: Santos A. A. (ed) O Parque Nacional do Itatiaia. pp. 31-39. Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, Cadernos 3, Rio de Janeiro.
- Santos, R. F., Neto, A. G. P. & S. M. Csordas 2000. Geologia e geomorfologia. In: Santos A. A. (ed) O Parque Nacional do Itatiaia. pp. 31-39. Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, Cadernos 3, Rio de Janeiro.
- Scatler, P. L. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *Journal of Linnean Society of Zoology*, 2: 130-145.
- Silva, J. M. C., Sousa, M. C. & C. H. M. Castelletti 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 85-92.

- Silva, J. M. C., Rylands, A. B. & G. A. B. Fonseca 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, 19(3): 689-694.
- Soderstrom, T. R., Judziewicz, E. J. & L. G. Clark 1988. Distribution patterns of Neotropical bamboos. *In*: Vanzolini, P. E. & W. R. Heyer (eds) Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns. pp. 121-157. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Statterfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J. & D. C. Wege 1998. Endemic bird areas of the world. Cambridge, BirdLife International.
- Szumik, C. A., Cuezco, F., Goloboff, P. & A. E. Chalup 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51(5): 806-816.
- Szumik, C. A. & P. Goloboff 2004. Areas of endemism: improved optimality criteria. *Systematic Biology*, 53(6): 968-977.
- Terborgh, J. & B. Winter 1982. Evolutionary circumstances of species with small ranges. *In*: Prance, G. T. (eds) Biological diversification in the tropics. pp. 587-600. Columbia University Press, New York.
- Vari, R. P. 1988. The Curimatidae, a lowland Neotropical fish family (Pisces: Characiformes). Distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. *In*: Vanzolini, P. E. & W. R. Heyer (eds) Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns. pp. 313-348. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R. & J. C. A. Lima 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.
- Vuilleumier, F. 1983. The origin of high Andean birds. *Natural History*, 90(7): 50-57.
- Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Macmillan, London.
- Wegener, A. 1924. The origin of continents and oceans. Methuen and Co., London.
- Whitmore, T. C. & G. T. Prance 1987 (eds). Biogeography and Quaternary history in tropical America. Clarendon Press, Oxford.
- Willemart, R. H. & P. Gnaspini 2004. Spatial distribution, mobility, gregariousness and defensive behaviour in a Brazilian cave harvestman *Goniosoma albiscryptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Animal Biology*, 54(3): 221-235.

- Williams, P. H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of Royal Society of London, B*, 263: 579-588.
- Williams, P. H., de Klerk, H. M. & T. M. Crowe 1999. Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of Biogeography*, 26: 459-474.
- Yamaguti, H. Y. 2006. Revisão sistemática, análise filogenética e biogeográfica da subfamília Bourguiiinae Mellor-Leitão, 1923 (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Anexo 1

Lista das espécies utilizadas na delimitação das áreas de endemismo, com numeração usada nas análises numéricas (PAE e NDM).

Espécie	Autor	nº
Bourguyiinae		
<i>Asarcus ingenuus</i>	(Mello-Leitão, 1940)	103
<i>Asarcus longipes</i>	Koch, 1839	102
<i>Bourguyia albiornata</i>	Mello-Leitão, 1923	104
<i>Bourguyia laevibunus</i>	(Roewer, 1930)	105
<i>Bourguyia maculata</i>	(Roewer, 1930)	107
<i>Bourguyia trochanteralis</i>	(Roewer, 1930)	106
<i>Bourguyia</i> sp.1		108
<i>Bourguyia</i> sp.2		109
Caelopyginae		
<i>Ampheres fuscopunctatus</i>	(Soares, 1942)	3
<i>Ampheres leucopheus</i>	(Mello-Leitão, 1922)	7
<i>Ampheres luteus</i>	(Giltay, 1928)	9
<i>Ampheres</i> sp		16
<i>Arthrodes xanthopygus</i>	Koch, 1839	12
<i>Caelopygus elegans</i>	(Perty, 1833)	18
<i>Caelopygus melanocephalus</i>	Koch, 1839	20
<i>Garatiba bocaina</i>	Pinto-da-Rocha, 2002	23
<i>Metampheres albimarginatus</i>	Roewer, 1913	53
<i>Metarthrodes hamatus</i>	Roewer, 1931	55
<i>Metarthrodes laetabundus</i>	(Sørensen, 1884)	57
<i>Metarthrodes longipes</i>	(B. Soares, 1945)	58
<i>Metarthrodes nigrigranulatus</i>	Roewer, 1913	62
<i>Metarthrodes pulcherrimus</i>	(Mello-Leitão, 1931)	63
<i>Pristocnemis albimaculatus</i>	(Roewer, 1913)	66
<i>Pristocnemis farinosus</i>	(Mello-Leitão, 1922)	69
<i>Pristocnemis perlatus</i>	(Giltay, 1928)	76
<i>Pristocnemis pustulatus</i>	Koch, 1839	77
<i>Pristocnemis</i> sp		81
<i>Thereza albiornata</i>	Roewer, 1943	99
<i>Thereza poranga</i>	Pinto-da-Rocha, 2002	100
<i>Thereza speciosa</i>	(Roewer, 1913)	101
Goniosomatinae		
<i>Acutisoma hamatum</i>	(Roewer, 1928)	5
<i>Acutisoma longipes</i>	Roewer, 1913	8
<i>Acutisoma</i> sp.1		1
<i>Acutisoma</i> sp.2		15
<i>Goniosoma calcar</i>	(Roewer, 1913)	24
<i>Goniosoma carum</i>	(Mello-Leitão, 1936)	26
<i>Goniosoma dentipes</i>	Koch, 1839	27
<i>Goniosoma macracanthum</i>	Mello-Leitão, 1922	28
<i>Goniosoma roridum</i>	Perty, 1833	29
<i>Goniosoma unicolor</i>	(Mello-Leitão, 1932)	30
<i>Goniosoma varium</i>	Perty, 1833	31
<i>Goniosoma vatrax</i>	Koch, 1848	32
<i>Goniosoma venustum</i>	Koch, 1839	33
<i>Goniosoma</i> sp.1		25

<i>Goniosoma</i> sp.2		22
<i>Goniosoma</i> sp.3		21
<i>Heteromitobates albiscriptus</i>	(Mello-Leitão, 1932)	35
<i>Heteromitobates discolor</i>	(Sørensen, 1884)	40
<i>Heteromitobates inscriptus</i>	(Mello-Leitão, 1922)	42
<i>Heteromitobates</i> sp.1		36
<i>Heteromitobates</i> sp.2		38
<i>Heteromitobates</i> sp.3		37
<i>Mitogoniella indistincta</i>	Mello-Lertão, 1936	56
<i>Mitogoniella modesta</i>	(Perty, 1833)	60
<i>Mitogoniella</i> sp.2		64
<i>Serracutisoma banhadoae</i>	(Soares & Soares, 1947)	83
<i>Serracutisoma catarina</i>	(Machado <i>et al.</i> , 2001)	86
<i>Serracutisoma inerme</i>	(Mello-Leitão, 1927)	90
<i>Serracutisoma molle</i>	(Mello-Leitão, 1933)	93
<i>Serracutisoma proximum</i>	(Mello-Leitão, 1922)	94
<i>Serracutisoma spelaeum</i>	(Mello-Leitão, 1933)	97
<i>Serracutisoma thalassinum</i>	(Simon, 1879)	98
<i>Serracutisoma</i> sp.1		88
<i>Serracutisoma</i> sp.2		87
<i>Serracutisoma</i> sp.3		95
<i>Serracutisoma</i> sp.4		85
Gen.1 sp.1		6
Hernandariinae		
<i>Acrogonyleptes exochus</i>	(Mello-Leitão, 1931)	2
<i>Acrogonyleptes granulatus</i>	(H. Soares, 1966)	4
<i>Acrogonyleptes pectinifemur</i>	(Soares & Soares, 1947)	10
<i>Acrogonyleptes spinifrons</i>	Roewer, 1917	11
<i>Acrogonyleptes</i> sp.1		13
<i>Acrogonyleptes</i> sp.2		14
<i>Hernandaria armatifrons</i>	(Roewer, 1917)	39
<i>Hernandaria heloisae</i>	(H. Soares, 1945)	41
<i>Hernandaria una</i>	(Mello-Leitão, 1927)	47
<i>Hernandaria</i> sp.2		44
<i>Multumbo dimorphicus</i>	DaSilva & Kury, 2007	54
<i>Multumbo terrenus</i>	Roewer, 1927	65
<i>Piassagera brieri</i>	Roewer, 1928	67
<i>Pseudotrogulus funebris</i>	Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002	70
<i>Pseudotrogulus mirim</i>	Kury, 1992	73
<i>Pseudotrogulus telluris</i>	Roewer, 1932	79
<i>Pseudotrogulus</i> sp		82
Heteropachylinae		
<i>Chavensicola crassicalcanei</i>	(H. Soares, 1977)	17
<i>Chavensicola inexpectabilis</i>	Soares & Soares, 1946	19
<i>Heteropachylus peracchii</i>	Soares & Soares, 1974	43
<i>Heteropachylus</i> sp.1		45
<i>Heteropachylus</i> sp.2		46
<i>Pseudopucroliia discrepans</i>	(Roewer, 1943)	68
<i>Pseudopucroliia incerta</i>	(Mello-Leitão, 1928)	72
<i>Pseudopucroliia mutica</i>	(Perty, 1833)	74
Gen.1 sp.1		34
Progonyleptoidellinae		
<i>Cadeadoius niger</i>	(Mello-Leitão, 1935)	50
<i>Gonyleptoides marumbiensis</i>	B. Soares, 1945	48

<i>Heliella singularis</i>	B. Soares, 1945	52
<i>Iguapeia melanocephala</i>	Mello-Leitão, 1935	49
<i>Iporangaia pustulosa</i>	Mello-Leitão, 1935	51
<i>Moreiranula mamillata</i>	(B. Soares, 1944)	59
<i>Moreiranula moreirae</i>	(Mello-Leitão, 1922)	61
<i>Progonyleptoidellus fuscopictus</i>	(B. Soares, 1942)	71
<i>Progonyleptoidellus orguensis</i>	(Soares & Soares, 1954)	75
<i>Progonyleptoidellus striatus</i>	(Roewer, 1913)	78
<i>Progonyleptoidellus</i> sp.1		80
Sodreaninae		
<i>Gertia hatschbachi</i>	Soares & Soares, 1946	89
<i>Sodreana sodreana</i>	Mello-Leitão, 1922	96
<i>Stygnobates barbiellini</i>	Mello-Leitão, 1927	84
<i>Zortalia inscripta</i>	Mello-Leitão, 1939	91
<i>Zortalia leprevosti</i>	Soares & Soares, 1947	92

Lista pelo número da espécie usado nas análises numéricas:

1	<i>Acutisoma</i> sp.1	(Goniosomatinae)
2	<i>Acrogonyleptes exochus</i>	(Hernandariinae)
3	<i>Ampheres fuscopunctatus</i>	(Caelopyginae)
4	<i>Acrogonyleptes granulatus</i>	(Hernandariinae)
5	<i>Acutisoma hamatum</i>	(Goniosomatinae)
6	Gen.1 sp.1	(Goniosomatinae)
7	<i>Ampheres leucopheus</i>	(Caelopyginae)
8	<i>Acutisoma longipes</i>	(Goniosomatinae)
9	<i>Ampheres luteus</i>	(Caelopyginae)
10	<i>Acrogonyleptes pectinifemur</i>	(Hernandariinae)
11	<i>Acrogonyleptes spinifrons</i>	(Hernandariinae)
12	<i>Arthrodes xanthopygus</i>	(Caelopyginae)
13	<i>Acrogonyleptes</i> sp.1	(Hernandariinae)
14	<i>Acrogonyleptes</i> sp.2	(Hernandariinae)
15	<i>Acutisoma</i> sp.2	(Goniosomatinae)
16	<i>Ampheres</i> sp	(Caelopyginae)
17	<i>Chavensicola crassicalcanei</i>	(Heteropachylinae)
18	<i>Caelopygus elegans</i>	(Caelopyginae)
19	<i>Chavensicola inexpectabilis</i>	(Heteropachylinae)
20	<i>Caelopygus melanocephalus</i>	(Caelopyginae)
21	<i>Goniosoma</i> sp.3	(Goniosomatinae)
22	<i>Goniosoma</i> sp.2	(Goniosomatinae)
23	<i>Garatiba bocaina</i>	(Caelopyginae)
24	<i>Goniosoma calcar</i>	(Goniosomatinae)
25	<i>Goniosoma</i> sp.1	(Goniosomatinae)
26	<i>Goniosoma carum</i>	(Goniosomatinae)
27	<i>Goniosoma dentipes</i>	(Goniosomatinae)
28	<i>Goniosoma macracanthum</i>	(Goniosomatinae)
29	<i>Goniosoma roridum</i>	(Goniosomatinae)
30	<i>Goniosoma unicolor</i>	(Goniosomatinae)
31	<i>Goniosoma varium</i>	(Goniosomatinae)
32	<i>Goniosoma vatrax</i>	(Goniosomatinae)
33	<i>Goniosoma venustum</i>	(Goniosomatinae)
34	Gen.1 sp.1	(Heteropachylinae)
35	<i>Heteromitobates albiscriptus</i>	(Goniosomatinae)

36	<i>Heteromitobates</i> sp.1	(Goniosomatinae)
37	<i>Heteromitobates</i> sp.3	(Goniosomatinae)
38	<i>Heteromitobates</i> sp.2	(Goniosomatinae)
39	<i>Hernandaria armatifrons</i>	(Hernandariinae)
40	<i>Heteromitobates discolor</i>	(Goniosomatinae)
41	<i>Hernandaria heloisae</i>	(Hernandariinae)
42	<i>Heteromitobates inscriptus</i>	(Goniosomatinae)
43	<i>Heteropachylus peracchii</i>	(Heteropachylinae)
44	<i>Hernandaria</i> sp.2	(Hernandariinae)
45	<i>Heteropachylus</i> sp.1	(Heteropachylinae)
46	<i>Heteropachylus</i> sp.2	(Heteropachylinae)
47	<i>Hernandaria una</i>	(Hernandariinae)
48	<i>Gonyleptoides marumbiensis</i>	(Progonyleptoidellinae)
49	<i>Iguapeia melanocephala</i>	(Progonyleptoidellinae)
50	<i>Cadeadoius niger</i>	(Progonyleptoidellinae)
51	<i>Iporangaia pustulosa</i>	(Progonyleptoidellinae)
52	<i>Heliella singularis</i>	(Progonyleptoidellinae)
53	<i>Metampheres albimarginatus</i>	(Caelopyginae)
54	<i>Multumbo dimorphicus</i>	(Hernandariinae)
55	<i>Metarthrodes hamatus</i>	(Caelopyginae)
56	<i>Mitogoniella indistincta</i>	(Goniosomatinae)
57	<i>Metarthrodes laetabundus</i>	(Caelopyginae)
58	<i>Metarthrodes longipes</i>	(Caelopyginae)
59	<i>Moreiranula mamillata</i>	(Progonyleptoidellinae)
60	<i>Mitogoniella modesta</i>	(Goniosomatinae)
61	<i>Moreiranula moreirae</i>	(Progonyleptoidellinae)
62	<i>Metarthrodes nigrigranulatus</i>	(Caelopyginae)
63	<i>Metarthrodes pulcherrimus</i>	(Caelopyginae)
64	<i>Mitogoniella</i> sp.2	(Goniosomatinae)
65	<i>Multumbo terrenus</i>	(Hernandariinae)
66	<i>Pristocnemis albimaculatus</i>	(Caelopyginae)
67	<i>Piassagera brieri</i>	(Hernandariinae)
68	<i>Pseudopucroliia discrepans</i>	(Heteropachylinae)
69	<i>Pristocnemis farinosus</i>	(Caelopyginae)
70	<i>Pseudotrogulus funebris</i>	(Hernandariinae)
71	<i>Progonyleptoidellus fuscopictus</i>	(Progonyleptoidellinae)
72	<i>Pseudopucroliia incerta</i>	(Heteropachylinae)
73	<i>Pseudotrogulus mirim</i>	(Hernandariinae)
74	<i>Pseudopucroliia mutica</i>	(Heteropachylinae)
75	<i>Progonyleptoidellus orguensis</i>	(Progonyleptoidellinae)
76	<i>Pristocnemis perlatus</i>	(Caelopyginae)
77	<i>Pristocnemis pustulatus</i>	(Caelopyginae)
78	<i>Progonyleptoidellus striatus</i>	(Progonyleptoidellinae)
79	<i>Pseudotrogulus telluris</i>	(Hernandariinae)
80	<i>Progonyleptoidellus</i> sp.1	(Progonyleptoidellinae)
81	<i>Pristocnemis</i> sp	(Caelopyginae)
82	<i>Pseudotrogulus</i> sp	(Hernandariinae)
83	<i>Serracutisoma banhadoae</i>	(Goniosomatinae)
84	<i>Stygnobates barbiellinii</i>	(Sodreaninae)
85	<i>Serracutisoma</i> sp.4	(Goniosomatinae)
86	<i>Serracutisoma catarina</i>	(Goniosomatinae)
87	<i>Serracutisoma</i> sp.2	(Goniosomatinae)
88	<i>Serracutisoma</i> sp.1	(Goniosomatinae)
89	<i>Gertia hatschbachi</i>	(Sodreaninae)

90	<i>Serracutisoma inerme</i>	(Goniosomatinae)
91	<i>Zortalia inscripta</i>	(Sodreaninae)
92	<i>Zortalia leprevosti</i>	(Sodreaninae)
93	<i>Serracutisoma molle</i>	(Goniosomatinae)
94	<i>Serracutisoma proximum</i>	(Goniosomatinae)
95	<i>Serracutisoma</i> sp.3	(Goniosomatinae)
96	<i>Sodreana sodreana</i>	(Sodreaninae)
97	<i>Serracutisoma spelaeum</i>	(Goniosomatinae)
98	<i>Serracutisoma thalassinum</i>	(Goniosomatinae)
99	<i>Thereza albiornata</i>	(Caelopyginae)
100	<i>Thereza poranga</i>	(Caelopyginae)
101	<i>Thereza speciosa</i>	(Caelopyginae)
102	<i>Asarcus longipes</i>	(Bourguyiinae)
103	<i>Asarcus ingenuus</i>	(Bourguyiinae)
104	<i>Bourguyia albiornata</i>	(Bourguyiinae)
105	<i>Bourguyia laevibunus</i>	(Bourguyiinae)
106	<i>Bourguyia trochanteralis</i>	(Bourguyiinae)
107	<i>Bourguyia maculata</i>	(Bourguyiinae)
108	<i>Bourguyia</i> sp.1	(Bourguyiinae)
109	<i>Bourguyia</i> sp.2	(Bourguyiinae)

Fig. 1. Grade sobre o mapa utilizada para as análises numéricas (PAE e NDM) e distribuição geral das 109 espécies utilizadas na análise e de *Hernandaria scabricula* e *Pseudopucrolia rugosa*, não utilizadas na análise. São 48X39 quadrículas de 30'X30' e 97X79 quadrículas de 15'X15'. Os terminais para a PAE seguiram numeração como exemplificado no detalhe.

Fig. 2 e 3. Ocorrências das espécies endêmicas de opiliões Gonyleptidae das áreas de endemismo: 2: Pernambuco (PE) e 3: Bahia (BA).

Fig. 4 e 5. Ocorrências das espécies endêmicas de opiliões Gonyleptidae das áreas de endemismo: 4: Espírito Santo (ES) e 5: Serra da Mantiqueira (Mnt).

Fig. 6 e 7. Ocorrências das espécies endêmicas de opiliões Gonyleptidae da área de endemismo Serra do Espinhaço (SEsp).

8

9

Fig. 8 e 9. Ocorrências das espécies endêmicas de opiliões Gonyleptidae da área de endemismo Serra dos Órgãos (Org).

Fig. 10 e 11. Ocorrências das espécies endêmicas de opiliões Gonyleptidae das áreas de endemismo: 10: Litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ) e Serra da Bocaina (Boc) e 11: Serra do Mar de São Paulo (SMSP) (Paranapiacaba e Boracéia representa a distribuição de *Moreiramula mamillata*, *Metarthrodes pulcherrimus* e *Progonyleptoidellus fuscipictus*; ¹*Pseudotrogulus funebris* e ²*Acutisoma* sp.1).

Fig. 12 e 13. Ocorrências das espécies endêmicas de de opiliões Gonyleptidae das áreas de endemismo: 12: Serra do Mar de São Paulo (SMSP) e 13: Sul de São Paulo (SSP).

14

Fig. 14. Ocorrências das espécies endêmicas de opiliões Gonyleptidae da área de endemismo Paraná (PR).

Fig. 17 e 18. Ocorrências de espécies amplilocadas de opiliões Gonyleptidae.

19

20

Fig. 19 e 20. Ocorrências de espécies amplilocadas de opiliões Gonyleptidae.

21

22

Fig. 21 e 22. Ocorrências de espécies amplilocadas de opiliões Gonyleptidae.

Fig. 23 e 24. Ocorrências de espécies amplilocadas de opiliões Gonyleptidae.

25

26

Fig. 25 e 26. Ocorrências de espécies amplilocadas de opiliões Gonyleptidae.

Fig. 27. Ocorrências das espécies amplilocadas de opiliões Gonyleptidae.

Fig. 30-33. Resultados da PAE sobre o mapa. Quadrículas (de 30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo, congruentes com: 30. ES. 31. Org. 32. SMSP. 33. PR.

Fig. 34-36. Resultados da PAE sobre o mapa. Quadrículas cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo, congruentes com: 34. SC. 35. Org. 36. SMSP. 34. Quadrículas de 30'X30'. 35-36. Quadrículas de 15'X15'.

Set 0 of 27 (size=2). Score=2.000000.

Set 1 of 27 (size=3). Score=7.330769.

Set 2 of 27 (size=3). Score=6.623810.

Set 3 of 27 (size=4). Score=4.333333.

Fig. 37-40. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 4 of 27 (size=4). Score=4.577381.

Set 5 of 27 (size=4). Score=6.166667.

Set 6 of 27 (size=8). Score=3.791667.

Set 7 of 27 (size=4). Score=2.375000.

Fig. 41-44. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 8 of 27 (size=6). Score=6.250000.

Set 9 of 27 (size=5). Score=3.271429.

Set 10 of 27 (size=4). Score=3.912500.

Set 11 of 27 (size=5). Score=3.044933.

Fig. 45-48. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 12 of 27 (size=7). Score=5.768254.

Set 13 of 27 (size=8). Score=5.609524.

Set 14 of 27 (size=8). Score=3.783333.

Set 15 of 27 (size=7). Score=3.571429.

Fig. 49-52. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 16 of 27 (size=5). Score=3.109091.

Set 17 of 27 (size=5). Score=3.109091.

Set 18 of 27 (size=5). Score=2.623377.

Set 19 of 27 (size=8). Score=2.042857.

Fig. 53-56. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 20 of 27 (size=5). Score=3.142857.

Set 21 of 27 (size=9). Score=3.631313.

Set 22 of 27 (size=9). Score=3.176768.

Set 23 of 27 (size=8). Score=2.620238.

Fig. 57-60. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 24 of 27 (size=8). Score=3.700000.

Set 25 of 27 (size=11). Score=2.003497.

Set 26 of 27 (size=14). Score=2.100000.

Fig. 61-63. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (30'X30') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 0 of 12 (size=4). Score=2.250000.

Set 1 of 12 (size=2). Score=2.000000.

Set 2 of 12 (size=7). Score=2.984127.

Set 3 of 12 (size=6). Score=2.700000.

Fig. 64-67. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (15'X15') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Fig. 68-71. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (15'X15') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Set 8 of 12 (size=6). Score=4.125000.

72

Set 9 of 12 (size=7). Score=4.766234.

73

Set 10 of 12 (size=7). Score=2.023810.

74

Set 11 of 12 (size=8). Score=2.437500.

75

Fig. 72-75. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Quadrículas (15'X15') cinzas são todas as usadas nas análises, pretas são as que formam as áreas de endemismo (ver item 1.5.2.).

Fig. 76. Áreas de endemismo baseadas nos critérios de congruência das áreas de distribuição das espécies das subfamílias Sodreaninae, Progonyleptoidellinae, Caelopyginae, Goniosomatinae, Hernandariinae, Bourguyiinae e Heteropachylinae (Gonyleptidae). Linha completa: núcleo de congruência da área (NC); linha tracejada: região máxima de endemismo (RME) das espécies endêmicas da área. NE: Nordeste; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; SEsp: Serra do Espinhaço; Mnt: Serra da Mantiqueira; Org: Serra dos Órgãos; Boc: Serra da Bocaina; LSRJ: litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro; SMSP: Serra do Mar de São Paulo; SSP: sul de São Paulo; PR: Serra do Mar do Paraná; SC: Santa Catarina.

Tabela 1. Áreas de endemismo da Mata Atlântica da literatura citada e a congruência com as áreas propostas no presente estudo.

Áreas de endemismo	Congruência com as áreas presentes	Referência	Tipo de análise	Táxon
Serra do Mar		Müller (1973)	Centros de dispersão	Vertebrados
Pernambuco	PE			
Bahia	BA e ES			
Paulista	Blocos central e sul			
Parana	—			
Pernambuco	PE	Prance (1982)	Centros de endemismo	Plantas lenhosas
Bahia	BA			
Rio-Espírito Santo	ES, Org, LSRJ, Boc			
Bahia	BA	Soderstrom (1988)	Áreas de endemismo	Bambus
Serra do Mar	Blocos central e sul			
Bosque Atlântico Brasileiro	Todas áreas de endemismo, exceto SEsp	Morrone (2001)	Províncias biogeográficas	Diversos
Bosque Paranaense	—			
Bosque de <i>Araucaria angustifolia</i>	—			
Atlantic slope of Alagoas and Pernambuco	PE	Birdlife International (2003)	Áreas de endemismo	Aves
Atlantic forest lowlands	BA, ES, Org, LSRJ			
Atlantic forest mountains	SEsp, Mnt, Boc, SSP			
Pernambuco	PE	Silva <i>et al.</i> (2004)	PAE de quadriculas	Aves Passeriformes
Central Bahia	—			
Coastal Bahia	BA			
Serra do Mar	Blocos central e sul			

Tabela 1. Continuação.

Áreas de endemismo	Congruência com as áreas presentes	Referência	Tipo de análise	Táxon
NEBr MGBA SBA NRJ SPRJ ArgSBr	PE — BA (parte) ES Bloco central —	Amorim & Pires (1996)	Biogeografia Cladística (((NEBr,MGBA)SBA)(ArgSBr(NRJ,SPRJ)))	Primatas Callitrichidae e Diptera
Northern Atlantic Southern Atlantic	PE, BA ES, Blocos central e sul	Bates <i>et al.</i> (1998)	CADE ((Northern,Southern)outras)	Aves Passeriformes
Pernambuco SE coast Paulista	PE BA, ES, SEsp, Org, Mnt, Boc, LSRJ SMSP, SSP, PR, SC	Costa et al. (2000)	PAE de quadrículas ((Pernambuco,SE coast)Paulista)	Marsupiais, roedores e primatas
Mata Atlântica Pampa	SEsp e Bloco central —	Goldani & Carvalho (2003)	PAE de quadrículas ((Mata Atlântica,Pampa)outras)	Hemiptera Cercopidae

Tabela 2. Número de espécies restritas ao Núcleo de Congruência (NC), endêmicas não restritas ao NC, compondo a Região Máxima de Endemismo (RME), total de endêmicas (End) e amplilocadas (Amp) presentes em cada área de endemismo (AE).

AE	NC	RME	End	Amp
PE	1	1	2	2
BA	2	3	5	2
ES	2	1	3	2
SEsp	4	3	7	0
Mnt	0	4	4	10
Org	12	0	12	11
Boc	1	2	3	13
LSRJ	2	2	4	13
SMSP	11	2	13	11
SSP	2	1	3	9
PR	4	2	6	12
SC	7	2	9	6
Total	48	23	71	38

Capítulo 2

Biogeografia cladística e diversificação de opiliões Gonyleptidae na Mata Atlântica

2.1. Introdução

Uma das principais questões da biogeografia é explicar como a distribuição geográfica de cada táxon, em um dado momento, tornou-se restrita e particular. A biogeografia histórica partiu do ponto de vista religioso de que todos os seres vivos foram criados por obra divina ao mesmo tempo e em um único local (Papavero & Teixeira, 2003). Logo, as suas distribuições atuais foram alcançadas pela dispersão a partir desse centro de origem para os locais mais longínquos da Terra (p. ex., Linnaeus, 1781 *apud* Lomolino *et al.*, 2004). Esse paradigma dispersionista dominou as descrições dos padrões biogeográficos até quase o final do século XX, apesar da separação entre a religião e a ciência e das grandes mudanças nas teorias biológicas causadas pelo avanço do evolucionismo (p. ex., Darwin, 1859; Wallace, 1876; Simpson, 1940; Darlington, 1965; Mayr & Phelps, 1967).

A difusão da Sistemática Filogenética (Hennig, 1950, 1966, 1968) como teoria e método para estabelecer de forma objetiva os relacionamentos históricos entre os táxons abriu diversos horizontes no estudo da biologia comparada evolutiva. Se por um lado tivemos a solidificação de um novo paradigma para a sistemática biológica, com o desenvolvimento de uma grande quantidade de hipóteses filogenéticas para muitos tipos de organismos, por outro criou-se um substrato imprescindível para entender a evolução em um plano temporal. Assim, as reconstruções filogenéticas também se tornaram base objetiva para os estudos em biogeografia histórica (ver Humphries & Parenti, 1999).

Através de um cladograma interrelacionando táxons, podemos inferir a história de mudanças de uma estrutura morfológica, de um hábito de vida, de relações ecológicas ou dos locais em que esse grupo de organismos evoluiu (Hennig, 1950; Brooks, 1985; Coddington, 1988). Para recuperar a evolução dos organismos associados com o espaço em que eles viviam, ou a “Biogeografia Histórica” (*sensu* Crisci *et al.*, 2003), a Sistemática Filogenética mudou drasticamente a forma de inferência dos padrões de distribuição atuais. O padrão biológico representado de forma hierarquizada por um cladograma pode ser transformado diretamente em um diagrama que explica o passado biogeográfico desses organismos. Hennig (1950, 1966, 1968) relacionou a estrutura hierárquica de uma filogenia com a história espacial do grupo, mostrando que conforme aumenta o nível de inclusão, maior é a área ocupada pelo organismo. A sua “regra da progressão” (*progression rule*) prediz que, da mesma forma que os caracteres morfológicos mudam em direção a parte mais diversificada do cladograma, o grupo vai

ampliando a sua área através da dispersão, a medida que vão surgindo novas espécies. Brundin (1966, 1972) aplicou pela primeira vez essa regra usando filogenias de dípteros Chironomidae de distribuição gonduânica. Pela primeira vez a explicação causal da distribuição de um grupo estava embasada concretamente em relações filogenéticas: “(...) *it is clear that a careful establishment of strict monophyly and sister-group relationship is a necessary prerequisite for a realistic interpretation of a distribution pattern* (...)” (Brundin, 1972).

Entretanto, Hennig e Brundin, presos ao paradigma dispersionista, não vislumbraram a grande contribuição que a sistemática filogenética daria à disciplina nas décadas seguintes. Concomitantemente, estava se desenvolvendo a Panbiogeografia de Croizat (1958, 1964) que revolucionou a biogeografia histórica com o enfoque dado aos padrões gerais de distribuição das biotas, e não mais em cenários de dispersões individuais de táxons. Nesses trabalhos, Croizat (1958, 1964) e Croizat *et al.* (1974) incluíram definitivamente o processo de vicariância como causa dos padrões de distribuição. Mais que isso, demonstraram que esse é o processo mais provável para explicar padrões congruentes de disjunção de grande número de táxons. O avanço da Geologia no século XX demonstrou que a Terra mudou muito mais do que se pensava até então, com configurações diferentes dos continentes e oceanos em cada época (p. ex., Wegener, 1924, Dietz, 1961). Essas novas idéias motivaram o estudo da história de origem e evolução geográfica das biotas como um todo, uma vez que a Terra muda e influi na evolução de todos os seres vivos, e como método, os padrões gerais de distribuição desses seres podem ser usados para inferir essa história de mudança mútua geo-biológica.

Mais um grande passo da biogeografia histórica veio com a integração entre a Panbiogeografia de Croizat (1958, 1964) e a Sistemática Filogenética de Hennig (1950, 1966, 1968), nos trabalhos de Nelson (1974), Rosen (1976, 1978), Platnick & Nelson (1978), e posteriormente por Nelson & Platnick (1981), Brooks (1985), Humphries & Parenti (1986), Zandee & Roos (1987), Page (1988) e Wiley (1988). A “Biogeografia Cladística” (*sensu* Humphries & Parenti, 1986) desenvolvida por esses autores objetiva representar os padrões gerais de evolução das biotas sobre o espaço através das relações históricas entre as áreas usando cladogramas. Os cladogramas gerais de áreas são inferidos através da congruência entre diversas filogenias de organismos que vivem nessas áreas. Explicar a história espacial de um táxon através de sua filogenia, mesmo utilizando técnicas moleculares que detalhem essa história, não recupera os padrões

gerais que afetaram toda a biota e, por consequência, os eventos mais importantes que transformaram determinada área (Humphries, 2000). Assim, a Biogeografia Cladística se propõe a ilustrar por uma representação ramificada e hierárquica, utilizando as escalas espacial e temporal, as principais relações históricas entre as biotas endêmicas de uma determinada região. “(...) *when faced with a particular distribution, (...) one should not worry about its cause, but first about whether or not it conforms to a general pattern of relationships shown by other groups of taxa endemic to the areas occupied.* (...)” (Humphries & Parenti, 1999).

A procura pela congruência entre cladogramas de áreas de táxons co-habitando uma mesma região e a inferência de uma hipótese histórica-biogeográfica geral para determinada biota tornaram-se as principais questões da Biogeografia Cladística (Rosen, 1978; Platnick & Nelson, 1978; Nelson, 1981; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1988; Zandee & Roos, 1987; Crisci *et al.*, 1991; Andersson, 1996; Humphries & Parenti, 1999; van Veller *et al.*, 1999; Humphries, 2000; Ebach, 2001; Ebach & Humphries, 2002; Crisci *et al.*, 2003; Donoghue & Moore, 2003; Morrone, 2005). A partir dessa hipótese referencial geral para a história de determinadas áreas, novos dados podem ser interpretados. O relacionamento entre as áreas pode ser usado também para inferir como teria ocorrido a diversificação dos grupos individualmente, ou seja, reconstruir a história de cada táxon, inferindo, por exemplo, dispersões, extinções ou especiações simpátricas, para além do padrão geral congruente (Brooks, 1985; Wiley, 1988; Brooks & McLennan, 1991; Page, 1994a, 1994b; Brooks *et al.*, 2001; Green *et al.*, 2002; McLennan & Brooks, 2002; Spironello & Brooks, 2003; Brooks, 2005; Halas *et al.*, 2005; Wojcicki & Brooks, 2005; Domínguez- Domínguez *et al.*, 2006; Paula *et al.*, 2007).

2.1.1. Diversificação da Mata Atlântica

Existem boas hipóteses da origem da biota endêmica da Floresta Atlântica, relacionando-a com a Floresta Amazônica (Cracraft & Prum, 1988; Amorim & Pires, 1996; Zamudio, 1997; Bates *et al.*, 1998; Morrone & Coscarón, 1998; Patton *et al.*, 2000; Ron, 2000; Amorim, 2001; Marks *et al.*, 2002; Eberhard & Bermingham, 2005; Nihei & Carvalho, 2007; Amorim, no prelo), principalmente com a sua porção sudeste, ou com o Cerrado em seu componente mais florestal (Roig-Juñent & Coscarón, 2001; Costa, 2003; Goldani & Carvalho, 2003; Porzeckanski & Cracraft, 2005; Goldani *et al.*,

2006; Nihei & Carvalho, 2007). Entretanto, muito pouco foi discutido sobre as relações históricas das sub-áreas da Floresta Atlântica. Isso ocorreu, em primeiro lugar, porque não existe ainda uma proposta minimamente consensual de como seriam divididas as suas áreas de endemismo (ver Capítulo 1; p. ex. Müller, 1973; Costa *et al.*, 2000; Morrone, 2001; Silva *et al.*, 2004; Amorim, no prelo). Por outro lado, poucos táxons apresentam padrão de distribuição apropriado para esse tipo de estudo.

Alguns trabalhos apontam a Mata Atlântica dividida em uma área mais ao norte e outra ao sul (ver Capítulo 1), embora não haja um consenso do local dessa divisão principal. O vale do Rio Doce parece ter sido a principal barreira entre essas duas biotas, por ser limite entre essas áreas de endemismo (Prance, 1982a; Müller, 1973; Silva *et al.*, 2004; Goldani *et al.*, 2006) e ter sido detectada com dados moleculares para espécies amplilocadas¹ nessas regiões (Pellegrino *et al.*, 2005; de Moraes-Barros *et al.*, 2006; Cabanne *et al.*, 2007). A porção média da Bahia, nas regiões do vale do Rio Jequitinhonha à Baía de Todos os Santos, tem aparecido em alguns trabalhos como importante divisor de áreas também (Müller, 1973; Prance, 1982a; Bates *et al.*, 1998; Pellegrino *et al.*, 2005). Grande parte da biota estudada dessas duas regiões aponta a sua origem única com posterior separação norte-sul (Amorim & Pires, 1996; Bates *et al.*, 1998; Amorim, 2001; Goldani *et al.*, 2006; Amorim, no prelo), apesar que alguns trabalhos tem demonstrado que existem relações mais próximas entre porções dela com a biota de porções mais a sul e leste da Amazônia (Patton *et al.*, 2000; Costa, 2003; Lara *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2007). Existem também evidências de relações da porção central da Mata Atlântica com o sudoeste amazônico, em rotas de dispersão mais recentes, e de áreas de maior altitude, em geral associadas à presença de *Araucaria*, com áreas dos Andes (Por, 1992).

Amorim & Pires (1996) apresentaram um cladograma geral de relações entre áreas de endemismo da Neotrópica, usando as filogenias de primatas (Callitrichidae) e dípteros (Sciaridae e Ditomyiidae). Nessa hipótese, a Mata Atlântica teve uma origem única e está mais relacionada com o sudeste amazônico. Dentro do ecossistema houve uma divisão principal no Rio Doce e outras disjunções menores entre seis áreas de endemismo (ver crítica à delimitação no Cap 1). Costa (1995), Hubert & Renno (2006)

¹A palavra “amplilocada” é aqui proposta como abreviatura para “amplamente distribuída”. Tem o mesmo significado de “widespread”, do inglês.

e Ribeiro (2006) apresentaram hipóteses entre as bacias de água doce do leste brasileiro, que tem mostrado uma história diferenciada da biota terrestre pelas dinâmicas próprias das drenagens.

Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) também apresentaram uma hipótese de relação entre áreas de endemismo internas da Mata Atlântica com opiliões. O trabalho evidenciou um alto grau de endemismo no grupo, que respondeu historicamente aos principais eventos de mudança geográfica pelo menos desde o início do Cenozóico. Por isso, esse táxon é um bom objeto para o estudo de biogeografia histórica e diversificação da Mata Atlântica.

Têm-se desenvolvidos diversos modelos de especiação e diversificação das florestas neotropicais que tentam explicar a grande diversidade desses ecossistemas e, mais detalhadamente, os padrões de distribuição e endemismo de sua biota. O Modelo dos Refúgios florestais pleistocênicos foi amplamente utilizado (p. ex., Haffer, 1969; Vanzolini & Willians, 1970; Vanzolini, 2001; ver: Prance, 1982b e Whitmore & Prance, 1987), mas atualmente há uma tendência a se buscar a interação de diversos modelos se complementando na história dessas biotas, incluindo mudanças geológicas, climáticas e vegetacionais, em relações bastante complexas entre as áreas (p. ex., Bush, 1994; Tuomisto, 2007, Amorim, no prelo; para uma síntese ver Lara *et al.*, 2005). Entretanto, hipóteses de relacionamento entre as áreas sob uma base filogenética são essenciais para a proposição de modelos de diversificação para as florestas neotropicais. Primeiramente, é preciso demonstrar o porque os grupos de opiliões que habitam o ecossistema e suas filogenias são bons modelos para as inferências biogeográficas. Com a inferência dos processos que afetaram a diversificação dos opiliões pode-se ter uma base bastante promissora para o estudo da biogeografia histórica e diversificação da Mata Atlântica como um todo.

2.1.2. Objetivos

- Propor uma hipótese de relacionamento geral (cladograma geral) entre as áreas de endemismo da Mata Atlântica, usando a congruência entre filogenias de opiliões.
- Comparar a hipótese geral de relacionamento com a filogenia de cada grupo individualmente e propor um cenário de especiação e diversificação dos opiliões.
- Baseado no relacionamento entre as áreas e no cenário de diversificação das espécies de opiliões, discutir os eventos históricos e modelos que explicam o endemismo e diversidade da biota da Mata Atlântica.

2.2. Material e Métodos

2.2.1. Táxons e áreas de endemismo

Foram utilizadas as filogenias em nível específico de sete subfamílias de opiliões Gonyleptidae endêmicas da Mata Atlântica (entre parênteses, o autor da hipótese filogenética e a figura do cladograma no presente estudo): Bourguiiinae (Yamaguti, 2006; fig. 1), Goniosomatinae (da Silva, 2002; fig. 2), Hernandariinae (M. B. da Silva, presente tese, Cap. 3; fig. 3), Sodreaninae (R. Pinto-da-Rocha, em andamento; fig. 4), Caelopyginae e Progonyleptoidellinae (Pinto-da-Rocha, 2002 e em andamento; fig. 5), e Heteropachylinae (Mendes, 2005; fig. 6). Sodreaninae, Caelopyginae e Progonyleptoidellinae são consideradas como um grupo monofilético (Pinto-da-Rocha, 2002) (fig. 4).

As espécies dessas subfamílias vivem em 12 áreas de endemismo delimitadas com as suas próprias distribuições no Cap. 1 (fig. 7). Foram definidas as presenças de cada espécie nas áreas de endemismo pela sua ocorrência no núcleo de congruência (ver Cap. 1 e fig. 7) da área ou quando existem ocorrências em volta do núcleo, ou seja, o núcleo da área de endemismo se sobrepõe à área de distribuição da espécie, mesmo sem ocorrências. Nos casos em que a distribuição da espécie não sobrepõe nenhum núcleo de congruência, foi considerada como ocorrendo na área de endemismo do núcleo mais próximo. Existem três espécies, *Hernandaria armatifrons* e *H. scabricula* (Hernandariinae), e *Pseudopucroliia rugosa* (Heteropachylinae), que estão fora dessas áreas, em distribuições individualizadas. As áreas dessas terminais foram consideradas como “Int”, “Arg” e “CE”. Dessa forma, não são incluídos ruídos na análise pela codificação dessas espécies como ocorrendo em uma das outras áreas de endemismo adjacentes, e esses terminais são interpretados como áreas de distribuição individuais, como processos históricos específicos, incongruentes com o padrão geral de vicariância da biota da Mata Atlântica.

2.2.2. Análise

As espécies terminais dos cladogramas foram substituídas pelas respectivas áreas de endemismo, criando os cladogramas individuais de áreas (figs. 1-6) (Rosen,

1978). A comparação entre esses cladogramas de áreas permite encontrar um cladograma geral para as 12 áreas de endemismo (mais 3 áreas individuais).

Essa comparação torna-se muito complexa pela presença de quatro problemas nas relações entre as áreas nos cladogramas individuais que impedem o acesso a um padrão único de disjunções: (I) espécies amplilocadas, ou mais de uma área em um mesmo terminal no cladograma individual; (II) redundância ou paralogia, ou a repetição de uma ou mais áreas em um mesmo cladograma individual; (III) uma ou mais das 12 áreas ausentes em um dos cladogramas individuais; e (IV) incongruência entre as relações entre as áreas (fig. 8) (Nelson & Platnick, 1981; Page, 1988; Page, 1990; Morrone & Carpenter, 1994; Humphries & Parenti, 1999; Crisci *et al.*, 2003).

Foram usados dois métodos principais para resolver esses problemas e procurar pelo cladograma geral de áreas (tab. 1): Análise de Árvores Reconciliadas (RTA; Page, 1993a; 1993b; 1994b) e análises de parcimônia (Brooks, 1981; Kluge, 1988; Wiley, 1988; Brooks *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2006; Porzecanski & Cracraft, 2005).

2.2.2.1. Análise de Árvores Reconciliadas (RTA)

O método foi desenvolvido por Page (1988, 1994b) e é aplicado pelo programa Component 2.0 (Page 1993a). Ele foi baseado na Análise de Componentes (Nelson & Platnick, 1981) e procura um cladograma de áreas resolvido que se reconcilia com os cladogramas individuais, mapeando um sobre o outro, com a menor diferença no número de nós entre eles. Para isso, o cladograma resolvido é duplicado quantas vezes forem necessárias sobre o cladograma individual, resolvendo as paralogias. Os ramos que sobram no cladograma resolvido são interpretados como perdidos, por extinção ou falha nos dados, e são contabilizados. Para escolher o cladograma geral que melhor se reconcilia, pode-se escolher o menor número de nós e terminais perdidos, ou “itens de erro” de Nelson & Platnick (1981), o menor número de linhagens perdidas ou o menor número de duplicações. No programa, essas opções são reconhecidas como “leaves added”, “losses” e “duplications”, respectivamente (Page, 1993b). A última opção tem que ser escolhida junto com uma das duas primeiras, ou seja, o menor número de duplicações com o menor número de nós e terminais, ou o menor número de duplicações com o menor número de linhagens necessários para a reconciliação entre os cladogramas. No presente estudo, foram usadas as opções “losses” e

“duplications+losses”, pois a contagem de nós do “leaves added” ou “itens de erro” superestima o número de eventos de perda, principalmente quando ela ocorre na base da árvore reconciliada.

Dos quatro problemas citados acima, o Component 2.0 resolve a paralogia (II) através de duplicações de linhagens e a incongruência (IV) através do menor número de linhagens perdidas. Para interpretar e resolver os outros dois problemas, espécies amplilocadas (I) e áreas ausentes (III), o Component 2.0 apresenta duas opções para cada (Page, 1993b). Para o primeiro problema, foram feitas análises considerando a relação entre as áreas de uma única espécie amplilocada ou não (“Map widespread associate”). A primeira opção aplica a “Assumption 0” (Zandee & Roos, 1987) enquanto a segunda, a “Assumption 1” (Nelson & Platnick, 1981). Para o segundo problema, as áreas ausentes foram consideradas como originalmente ausentes (“Absent associate”), ou seja, como se o táxon nunca esteve presente nessas áreas, ou como falta de informação sobre elas (“Missing information”).

Foram, então, realizadas procuras heurísticas com o algoritmo “Subtree pruning-regrafting” (SPR) para cada um dos cladogramas individuais separadamente, usando seis cladogramas, com Caelopyginae+Progonyleptoidellinae juntos, e uma procura por um cladograma geral congruente com todos os cladogramas em conjunto. Apenas foram consideradas as 12 áreas de endemismo nessa análise, pois a inclusão de Int, Arg e CE pode causar muito ruído. Assim, os três terminais que ocorrem nessas áreas foram removidos dos cladogramas individuais.

2.2.2.2. Análises de parcimônia

A informação dos cladogramas individuais de áreas foi transformada em uma matriz binária de presença/ausência de espécies e clados para cada área. Essa matriz foi usada para realizar uma análise de parcimônia objetivando encontrar o cladograma geral (Brooks, 1985, 1990; Wiley, 1988; Kluge, 1988; Nelson & Ladiges, 1991, 1996a).

Brooks (1981) usou esse método pela primeira vez para estudar a relação histórica de parasitas e seus hospedeiros, mas logo a Análise de Parcimônia de Brooks (BPA; Wiley, 1988) foi aplicada para a inferência de associações históricas em diversos níveis, incluindo a biogeografia (Brooks, 1985, 1990; Wiley, 1988). A BPA usa toda a informação contida nos cladogramas individuais para construir um cladograma geral, com possíveis interpretações sobre causas das paralogias, espécies amplilocadas e

demais incongruências feitas *a posteriori* (Brooks *et al.*, 2001; van Veller *et al.*, 2002). Esses autores denominaram a procura por um padrão geral de relação entre áreas como BPA primária. Entretanto, para eles, a análise é completa com a inclusão da história individual dos táxons incongruentes com o padrão geral e, conseqüentemente, a inclusão de dispersões, especiações simpátricas e extinções, na construção de um cladograma geral muito mais complexo. Essa segunda análise foi denominada BPA secundária (Brooks *et al.*, 2001). No presente estudo, foi utilizada apenas a BPA primária, enquanto que a construção de cenários de diversificação foi feita com a análise de Máxima Co-especiação (item 2.2.3).

Foram usados cinco cladogramas individuais das sete subfamílias, unindo o clado (Sodreaninae (Caelopyginae, Progonyleptoidellinae)), para a BPA primária. Todos os nós e terminais dos cladogramas foram codificados como caracteres das áreas em que eles estão, exceto os nós e terminais que estão em uma única área, análogos a autapomorfias. As áreas ausentes em cada um dos cinco cladogramas foram codificadas como inaplicáveis (?) para os caracteres (colunas) que representam o cladograma em questão.

Além da BPA, foram conduzidas outras análises de parcimônia visando resolver previamente alguns dos quatro problemas dos cladogramas individuais. Assim, foram feitas matrizes utilizando ou não as informações de espécies amplilocadas (I), de nós parálogos ou redundantes (II) e de áreas ausentes no cladograma individual (III). O quarto problema, de incongruência entre as relações de áreas, foi resolvido através da relação mais parcimoniosa entre as áreas.

A segunda análise foi feita da mesma forma da BPA mas sem usar a informação das espécies amplilocadas (I), ou seja, apenas usando a informação contida nos nós dos cladogramas individuais e não dos seus terminais, procedimento sugerido por Kluge (1988).

A terceira análise foi feita removendo as paralogias (II) dos cladogramas individuais de áreas (Ladiges *et al.*, 1997; Humphries & Parenti, 1999; Crisci *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2006). Nelson & Ladiges (1996a) desenvolveram um método para remover os nós parálogos dos cladogramas individuais, a Análise de Sub-árvores (TASS). As sub-árvores são os nós que não contém paralogia, ou seja, que mantêm apenas a informação mais relevante sobre as relações entre as áreas. No presente estudo, o método foi aplicado pelo programa TASS 2.2 (Nelson & Ladiges, 1996b), usando os cladogramas individuais das sete subfamílias. As sub-árvores foram codificadas em uma

matriz sem incluir os terminais, ou seja, sem a informação de espécies amplilocadas (I), e foi submetida a uma análise de parcimônia. As áreas ausentes (III) foram codificadas como no BPA, como inaplicáveis para cada subfamília. Uma quarta análise de parcimônia foi feita usando a mesma matriz criada com a TASS mas incluindo a informação das espécies amplilocadas (I) dos cladogramas originais.

Para tentar visualizar as relações entre áreas resultantes das espécies amplilocadas (I), foi feita uma análise de parcimônia apenas com a distribuição das espécies, ou seja, sem nenhuma informação filogenética. Esse procedimento é conhecido como Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE), apesar que originalmente esse método ter sido usado para relacionar localidades em diferentes horizontes temporais (Rosen, 1988; Nihei, 2006). Porzecanski & Cracraft (2005) formalizaram a análise de parcimônia de áreas de endemismo usando espécies amplilocadas como Análise Cladística de Distribuições e Endemismo (CADE). Foi realizada uma sexta análise, usando a mesma matriz mas incluindo células inaplicáveis (?) para as áreas ausentes de cada um dos cinco cladogramas, como na BPA. Esse procedimento foi feito porque ao completar com ausências todas as células não-presentes, como feito na CADE e na PAE, se inclui a suposição de que cada clado é originalmente ausente nessas áreas. Quando só há informação da distribuição de espécies, sem filogenias, e se faz uma CADE ou PAE a ausência de áreas (III) não interfere no resultado. No presente estudo, foram feitas duas análises objetivando avaliar qual a informação que cada tipo de dado contribui para as topologias resultantes.

Com os diferentes tipos de dados incluídos nas matrizes, nós parálogos (p), nós sem paralogia (n) e espécies amplilocadas (a), de cada método, é possível calcular a congruência entre eles. Isso foi feito calculando o ILD (Diferença de Comprimento por Incongruência; Mickevich & Farris, 1981; Farris *et al.*, 1995) com a seguinte fórmula:

$$ILD = L(x+y) - (L(x) + L(y)) / L(x+y)$$

A BPA usa as três partições de dados (n+p+a). O BPA de nós, usa duas partições (n+p). A TASS + CADE usa (n+a), TASS usa apenas (n) e CADE-2 apenas (a) (tab. 1). Assim, os comprimentos das árvores de cada método foram usados no cálculo do grau de incongruência entre as partições de dados. Foi feita também a análise de parcimônia dos 70 caracteres dos nós parálogos (p) para completar os cálculos.

Foram calculados 4 ILDs: BPA (n+p vs a)

BPA (n vs p vs a)

BPA de nós (n vs p)

TASS+CADE (n vs a)

2.2.3. Diversificação dos opiliões – reconstrução da história biogeográfica

Com a finalidade de reconstruir a história de diversificação de cada linhagem dos opiliões Gonyleptidae, foi comparada cada filogenia com os cladogramas gerais de áreas resultantes da análise biogeográfica cladística.

Para mapear as filogenias sobre cada cladograma geral de áreas foi usado o método de Máxima Co-especiação (MC, Page, 1994a) com o programa Treemap 1.0a (Page, 1995). O método sobrepõe a filogenia no cladograma de áreas usando como critério o maior número possível de eventos de vicariância (ou de co-especiação, no caso de associação entre parasitas e hospedeiros). Com o estabelecimento dos locais de vicariância na topologia da filogenia, são contabilizados o número de duplicações, dispersões e extinções necessárias para ela se ajustar ao cladograma de áreas. Foi considerado o cenário com o menor número desses três eventos para a discussão da diversificação dos táxons.

Foram feitas duas análises por táxon: uma usando um cladograma geral de áreas resultante da BPA, e outra com um cladograma da TASS. O Treemap 1.0a trabalha apenas com cladogramas totalmente resolvidos, ou seja, com todos os nós dicotômicos. Existem tricotomias nos cladogramas de Caelopyginae e Hernandariinae – (*Metarthrodes nigrigranulatus*, *M. longipes*, *M. pulcherrimus*) e (*Hernandaria* sp.1, *H. heloisae*, *H. setulosa*), respectivamente. Para a análise de MC foram usados os cladogramas como: (*Metarthrodes nigrigranulatus*, (*M. longipes*, *M. pulcherrimus*)) e (*Hernandaria* sp.1, (*H. heloisae*, *H. setulosa*)). Foram usados esses cladogramas por serem os mais congruentes com o cladograma geral de áreas.

Foram feitas as duas análises nos cladogramas de Bourguiiinae, Sodreaninae, Progonyleptoidellinae e Heteropachylinae. As subfamílias restantes foram analisadas divididas em táxons menores pelo grande tempo necessário para correr a análise no Treemap 1.0a. Foram usados três grupos para Goniosomatinae:

(*Heteromitobates*(*Acutisoma*,*Mitogoniella*)), *Serracutisoma* e (Gen.1,*Goniosoma*), dois para Hernandariinae: (*Multumbo*(*Piassagera*,*Pseudotrogulus*)) e (*Acrogonyleptes*,*Hernandaria*) e três para Caelopyginae: (*Caelopygus*,*Ampheres*), *Metarthrodes* e (*Arthrodes*(*Pristocnemis*(*Garatiba*,*Thereza*))). Com o resultado dessas análises foram construídos cladogramas reduzidos para completar a base das filogenias de Goniosomatinae, Hernandariinae e Sodreaninae(Caelopyginae,Progonyleptoidellinae)), mantendo a informação biogeográfica.

Page (1994a), na descrição do método, alertou sobre o problema de reconstrução de terminais amplilocados, já que eles são mapeados no nó do ancestral de todas as áreas em que eles estão, impedindo a inferência de dispersões. Para buscar um cenário que incluía as dispersões das espécies atuais, os terminais foram divididos para ficarem com apenas uma área cada (sugestões de Page & Charleston, 2002 e Siddall & Perkins, 2003). A topologia interna das espécies foi montada de acordo com o cladograma geral de áreas para evitar cenários enviesados.

Os eventos foram contabilizados como “vicariância”, quando há especiação junto com a disjunção entre áreas, “duplicação”, quando há especiação em uma mesma área, “dispersão com especiação”, quando há especiação causada pela dispersão, “dispersão sem especiação”, quando há apenas expansão da distribuição de uma espécie e “extinção”, quando falta alguma linhagem em uma área.

2.3. Resultados

A análise da congruência dos cladogramas individuais resultou em um número grande de cladogramas gerais de áreas. As análises de parcimônia resultaram em 25 cladogramas de áreas, enquanto a RTA resultou em um número muito maior de cladogramas, o que exigiu uma filtragem dos resultados através de interpretações *a posteriori*. Todos os resultados da relação entre as áreas estão detalhados abaixo e nas tabelas 1-2 e nas figuras 9-56.

Apesar do grande número de resultados diferentes, a relação entre as áreas apresentou um padrão congruente (fig. 57), que serviu como base para a discussão. A concordância entre todos resultados válidos (ver detalhamento abaixo) é a divisão em três componentes: a dicotomia basal entre um componente norte (PE, BA) e o restante

ao sul e posterior divisão entre um componente central (Mnt, Org, Boc, LSRJ, SMSP) e um componente sul (SSP, PR, SC). As áreas ES e SEsp apresentaram relações conflitantes, a primeira separando-se mais cedo do componente central e do sul (ES, (central, sul)) ou separando-se mais tarde do componente central (sul, (central, ES)), e a segunda como mais próxima das áreas ao norte (PE, BA, SEsp) ou de ES em sua divisão mais antiga ((SEsp, ES),(central,sul)).

2.3.1. RTA (fig. 9-12)

Na tabela 2, estão representados todos os resultados das RTAs, nas suas diversas configurações e opções. Frequentemente, as buscas extrapolaram o limite de 1000 árvores imposto pelo programa, principalmente para as análises separadas para as subfamílias. Como esse limite é arbitrário e, potencialmente, o número de árvores poderia ser bem maior, esses resultados não foram considerados válidos. Hernandariinae, Heteropachylinae e Sodreaninae apresentaram mais de 1000 árvores. Para as outras subfamílias, das oito análises feitas para cada, Caelopyginae+Progonyleptoidellinae e Goniosomatinae apresentaram quatro resultados e Bourguiiinae, um resultado abaixo de 1000 árvores (tab. 2). Comparando os resultados válidos, não foi possível encontrar nenhuma árvore que esteja presente em todas as subfamílias.

Em quatro das oito análises feitas com todos os clados juntos foram obtidos resultados abaixo de 1000 árvores. Os quatro resultados válidos foram aqueles feitos com critério de menor número de “losses”, ou seja, menor número de linhagens perdidas (fig. 9-12). Das quatro árvores resultantes dessa análise (fig. 9-12), duas delas apresentam relações supostamente inverossímeis pelo posicionamento geográfico das áreas (fig. 11 e 12). Como são áreas continentais que pouco se movimentam, não é razoável admitir que houve uma biota em comum mais recente entre áreas nos extremos norte e sul, com áreas centrais as separando desde há muito tempo. Assim, apenas duas árvores foram consideradas na discussão (fig. 9 e 10). A árvore da fig. 9 apresentou um menor número de linhagens perdidas (223), sem usar a relação de espécies amplilocadas (“Assumption 1”), e foi encontrada em dois tratamentos (“Assumption 0” e “1”). Essa árvore foi considerada como resultado mais consistente e hipótese de trabalho da RTA (fig. 9).

2.3.2. BPA (fig. 13-17)

A matriz de dados contém 144 caracteres, sendo 110 advindos dos nós dos cladogramas individuais e 34 de espécies amplilocadas. A análise de parcimônia resultou em quatro árvores com menor número de passos ($L=258$, $CI=.54$, $RI=.59$; fig. 13-16). Essas árvores são muito semelhantes, variando a relação entre as áreas mais ao norte, PE, BA e SEsp. Há apenas duas relações resultantes dessas três áreas: (SEsp,(PE,BA)) ou (PE,(SEsp,BA)), sendo as outras duas árvores variações da localização de “CE”, causada pela distribuição de uma única espécie e, portanto, irrelevante para a inferência das relações entre áreas de endemismo.

Utilizando apenas os 110 caracteres dos nós, sem a informação das espécies amplilocadas, foi encontrada uma árvore mais parcimoniosa ($L=197$, $CI=.55$, $RI=.63$; fig. 17). Ela apresenta uma topologia diferente da árvore do BPA, que utilizou espécies amplilocadas, no que diz respeito à posição da ES e nas relações internas dos grupos (SMSP,Org,Mnt,LSRJ,Boc) e (SC,PR,SSP).

2.3.3. TASS (fig. 18-52)

A TASS encontrou uma sub-árvore para Bourguiiinae (fig. 18), três para Goniosomatinae (fig. 19-21), duas para Hernandariinae (fig. 22-23), oito para (Sodreaninae (Caelopyginae, Progonyleptoidellinae)) (fig. 24-31) e uma para Heteropachylinae (fig. 32). A informação das sub-árvores foi codificada em uma matriz com 40 caracteres (três de Bourguiiinae, 11 de Goniosomatinae, seis de Hernandariinae, 18 de (Sodreaninae (Caelopyginae, Progonyleptoidellinae)) e dois de Heteropachylinae).

A análise de parcimônia resultou em quatro árvores ($L=70$, $CI=.57$, $RI=.68$; fig. 33-36). Duas dessas árvores apresentam um agrupamento, (ES, Arg, Int, SSP, PR, SC), que não é sustentado por nenhum táxon, mas formado apenas por células codificadas como “?”. Além disso, ele apresenta relações inverossímeis pelo critério geográfico, ou seja, ES relacionada com as áreas mais ao sul (Arg, Int, SSP, PR, SC). Assim, foram consideradas apenas as outras duas árvores (fig. 33 e 34). A topologia de uma delas (fig. 33) é muito semelhante com a resultante da primeira BPA, diferindo nas relações

internas de dois grandes componentes (Mnt, Org, Boc, LSRJ, SMSP) e (SSP, PR, SC). A segunda (fig. 34) apresenta um posicionamento diferente da ES, formando um agrupamento com (Mnt, Org, Boc, LSRJ, SMSP).

Aos 40 caracteres da TASS, foram acrescentados 34 caracteres das espécies amplilocadas (I) dos cladogramas individuais de áreas. A análise com 74 caracteres (TASS + CADE) resultou em 16 árvores mais parcimoniosas ($L=134$, $CI=.55$, $RI=.60$; fig. 37-52). O resultado é muito semelhante ao da TASS, acrescentando-se quatro possíveis relações entre (CE, PE, BA, SEsp). Assim, foram consideradas oito árvores (fig. 37-44) para a discussão dos resultados.

2.3.4. CADE (fig. 53-56)

As 34 espécies amplilocadas foram codificadas quanto a ausência e presença nas áreas, em uma matriz simplificada. Foram usadas 11 áreas como terminais dessa análise, já que as outras quatro só contêm espécies endêmicas. Foram encontradas quatro árvores mais parcimoniosas ($L=60$, $CI=.56$, $RI=.50$; fig. 53-56). A maior incongruência entre os quatro resultados e em relação às árvores encontradas nas outras análises é o posicionamento basal da SC em duas dessas árvores. Além disso, foram encontradas duas topologias nas relações internas de (Mnt, Org, Boc, LSRJ, SMSP), variação também observada nas outras análises.

Ao se fazer a correção das áreas ausentes de cada clado, incluindo “?” na matriz (CADE 2), foram encontradas apenas as duas árvores ($L=59$, $CI=.57$, $RI=.50$; fig. 53 e 54) em que SC se encontra relacionada com PR e SSP, como em todas as outras análises.

2.3.5. Cenários de diversificação dos opiliões (Treemap 1.0a)

Os cenários de diversificação mostraram uma história complexa com muitas dispersões entre eventos de vicariância (fig. 58-93; tab. 3). Dos cinco eventos contabilizados aqui, as vicariâncias, dispersões causando especiações e extinções foram os mais comuns (17,2%, 22,1% e 42,8% do total, respectivamente, para o cladograma geral da BPA), demonstrando uma história complexa e explicando a relação reticulada entre as áreas.

Os cenários também apontam a origem das subfamílias Bourguiiinae, Goniosomatinae e Caelopyginae anterior as divisões principais da Mata Atlântica, enquanto as restantes provavelmente se originaram posteriormente, Heteropachylinae no componente norte, Sodreaninae no central ou central + sul e Hernandariinae e Progonyleptoidellinae no central + sul.

2.4. Discussão

2.4.1. Relação entre as áreas

O uso de diferentes métodos e tipos de informação dos cladogramas individuais de áreas permitiu encontrar um grande número de árvores que apresentam diversos tipos de relações entre as áreas de endemismo. Mais do que representar a falta de um padrão geral de relações, os resultados refletem a complexa história da Mata Atlântica. Nesse tipo de enfoque é esperada uma história reticulada entre as áreas de endemismo (Cracraft, 1988; Brooks, 1990; Andersson, 1996; McLennan & Brooks, 2002), ainda mais quando são estudadas biotas intra-continentais, onde os limites das áreas não são tão claros e muitas vezes não ocorrem barreiras atuais e, portanto, suas biotas estão em freqüente troca (Cracraft, 1988; Crisp *et al.*, 1995; Roig-Juñent & Coscarón, 2001). Ou seja, está claro que, apesar dos principais eventos de vicariância afetarem boa parte das biotas continentais, dispersões, expansões, extinções e disjunções sem especiações são eventos comuns que ocorrem em táxons individualmente, causando incongruência na comparação de suas filogenias. O padrão congruente de três componentes principais, (norte (central,sul)) (fig. 57; norte: PE e BA; central: Mnt, Org, Boc, LSRJ e SMSP; sul: SSP, PR e SC) como hipótese geral de história da Mata Atlântica é corroborado por ter sido resultado de métodos diferentes. Mesmo com muitos eventos individuais modificando esse padrão, a história geográfica da Mata Atlântica parece ter influenciado fortemente a distribuição e a diversificação de sua biota de forma ampla.

O uso de opiliões nesse estudo limita as interpretações desse padrão às porções florestadas e úmidas desse ecossistema mas, por outro lado, serve como hipótese para a evolução das manchas florestais, mais do que uma relação entre áreas genéricas. Por exemplo, a relação da SEsp aqui apresentada deve ser interpretada como a história da biota das manchas florestais mais interioranas nas encostas da Serra do Espinhaço e não das outras formações abertas dessa serra. De qualquer forma, detectar o padrão de distribuição geral impresso pelo componente histórico mais antigo da evolução continua sendo um objetivo importante da biogeografia e o uso dos opiliões reduz a importância do componente ecológico mais recente da hipótese apresentada.

A divisão principal da Mata Atlântica encontrada nesse estudo ocorreu no vale do Rio Doce. Essa hipótese é corroborada por alguns trabalhos de biogeografia cladística (Amorim & Pires, 1996; Amorim, 2001) e de filogeografia (Pellegrino *et al.*,

2005; de Moraes-Barros et al., 2006; Cabanne et al., 2007), além de ser divisor de áreas de endemismo reconhecidas para a floresta (Müller, 1973; Prance, 1982a; Silva *et al.*, 2004; Goldani *et al.*, 2006). A segunda divisão principal ocorreu no vale do Rio Paraíba do Sul, separando ES dos componentes central e sul. Uma hipótese alternativa é que tenha ocorrido uma vicariância anterior na região da Serra de Paranapiacaba, onde a Serra do Mar de São Paulo se afasta da costa (fig. 57). Essa importante divisão do ecossistema foi corroborada nos trabalhos de Amorim & Pires (1996), Amorim (2001) e Grazziotin *et al.* (2006) e o Rio Paraíba do Sul também apareceu como barreira em alguns trabalhos (Amorim & Pires, 1996; Amorim, 2001; Pellegrino *et al.*, 2005; Amorim, no prelo).

As disjunções dentro de cada um dos três componentes, apesar de não apresentarem um padrão geral quando observados os diversos cladogramas de áreas resultantes, são inferidas pelo alto grau de endemismo das espécies de opiliões e pela delimitação das áreas pela congruência de suas distribuições (Cap. 1). Assim, podemos inferir que cada uma delas se manteve isolada por um grande período de tempo depois das principais vicariâncias que separou os três componentes. Os processos que isolaram essas áreas podem não ter afetado da mesma forma grande parte da biota e parece ter havido muitas trocas entre elas através de dispersão, o que explica a falta de congruência nas suas relações.

No caso do componente norte, a divisão principal ocorreu na região da Baía de Todos os Santos, congruente com vários trabalhos (Müller, 1973; Prance, 1982a; Amorim & Pires, 1996; Bates *et al.*, 1998; Statterfield *et al.*, 1998; Amorim, 2001; Birdlife International, 2003; Silva *et al.*, 2004; Pellegrino *et al.*, 2005; Amorim, no prelo). Os trabalhos de Amorim & Pires (1996), Amorim (2001) e Pellegrino *et al.* (2005) são os únicos que apresentam um padrão hierárquico de vicariâncias, corroborando a Baía de Todos os Santos como uma divisão secundária, como no presente resultado. A discordância nas relações da SEsp com essas áreas, relacionando-se com elas ou com a ES, deixa indefinido o seu papel histórico. Na primeira hipótese, ela teria sido disjunta pelo mesmo processo relacionado com o Rio Doce. Na segunda hipótese teria havido uma conexão entre ES e SEsp enquanto as outras áreas estariam se dividindo. Entretanto, ao se observar os cladogramas individuais de áreas, não existe nenhum clado que sustente a relação dessas duas áreas, podendo ser um resultado artefactual dos métodos (ver discussão abaixo). Outra questão importante é que a SEsp é a área mais afastada da costa, apresentando uma formação florestal um tanto diferente

das outras áreas, a Floresta Estacional Semidecidual. Esse aspecto pode sugerir uma diferenciação ecológica, mais do que as disjunções geográficas entre as outras áreas.

O componente central apresenta divisões das áreas de endemismo concordante com a região de relevo mais acidentado da costa leste brasileira. Entre elas, ocorrem principalmente o alto do Rio Paraíba do Sul e o alto das serras separando as escarpas florestadas. Cada área está relacionada com uma serra indicando que elas tiveram grande importância nas vicariâncias mais recentes. Um aspecto importante é notar que entre algumas delas (p. ex., SMSP, LSRJ e Org) não há barreiras atuais, havendo endemismo mesmo com uma floresta contínua entre essas áreas.

O componente sul é dividido pelo Rio Ribeira do Iguape entre as áreas SSP e PR, que atualmente pode funcionar como uma barreira para os opiliões. A outra divisão, entre PR e SC, não apresenta uma barreira atual, como no caso do componente central. Um indicador geográfico importante é o final da Serra do Mar como escarpa próxima à costa que ocorre no limite entre essas áreas.

2.4.1.1. Informações relevantes e métodos de procura para as relações históricas

Desde o início da Biogeografia Cladística houve muita discussão sobre que tipo de informação advinda dos cladogramas individuais deveria ser usada para a procura de um cladograma geral. A questão paira sobre os cladogramas individuais que apresentam os problemas citados no item 2.2.2., (I) os terminais amplilocados, (II) as paralogias, redundâncias ou simpatrias e (III) as áreas ausentes.

Nelson & Platnick (1981) criaram duas suposições para resolver esses problemas e interpretar essas relações. A “Assumption 1” (A1) seria a interpretação mais restritiva, permitindo que os três problemas sejam explicados por extinção de algumas linhagens que, quando completadas no cladograma individual, explicariam juntamente com vicariâncias o padrão inteiro. Na “Assumption 2” (A2), os problemas também podem ser explicados por dispersão, o que amplia o número de possibilidades de relações, já que as áreas problemáticas podem ser interpretadas como tendo diversas origens. Zandee & Roos (1987) ainda incluíram a “Assumption 0” (A0) para a interpretação desses problemas sob a análise de parcimônia (Brooks, 1981, 1985) ou análise de clique (component-compatibility; Zandee & Roos, 1987). Nela, os problemas são ignorados

previamente, tratando-os como se fossem relações reais e são resolvidos de forma conjunta em um critério de otimização (p. ex., parcimônia).

Para o problema de espécies amplilocadas (I), a A0 considera as áreas em que essa espécie ocorre como estritamente relacionadas, a A1 considera como relacionadas, mas pode incluir outras áreas na relação, de acordo com outras partes do cladograma, enquanto a A2 ignora totalmente a relação entre essas áreas. Assim, na A2 cada área do terminal amplilocado é tentativamente relacionada com todas as outras, fixando apenas uma nesse terminal. Outro método que utiliza a informação de espécies amplilocadas, mas apenas essa informação, é a CADE (Cracraft, 1991; Bates *et al.*, 1998, Porzecanski & Cracraft, 2005) ou PAE, como é mais conhecido (ver diferença entre os dois métodos no item 2.2.2.2). Além de Nelson & Platnick (1981), muitos outros trabalhos colocam o problema de se usar essa informação para inferir a história biogeográfica (p.ex., Humphries & Parenti, 1999; Brooks & van Veller, 2003; Santos, 2005; Ebach *et al.*, 2005), já que, como a espécie não se diferenciou nessas áreas, não há relevância na história de disjunções da biota. Brooks & van Veller (2003) explicaram que essa informação é correta apenas se a espécie está amplilocada por não ter se diferenciado durante as vicariâncias que dividiram essas áreas. Se a espécie dispersou para algumas dessas áreas, por expansão de sua distribuição, não há relação histórica entre elas e a suposição da CADE está errada.

No presente estudo, foram usadas ou não as informações de relações de espécies amplilocadas. Na RTA, foram usadas as opções A0 e A1 (uso da opção “map widespread taxa”), enquanto nas análises de parcimônia, foram usados os terminais como caracteres, como na BPA e na CADE, ou apenas os nós, como na TASS e na BPA de nós (tab. 1). Na análise de parcimônia, simplesmente não usar o terminal não resolve o problema completamente, já que no próximo nó abaixo, mesmo que estejamos incluindo uma relação relevante, ainda mantemos as áreas do terminal amplilocado relacionadas nesse caráter. Um bom exemplo está no cladograma individual de Bourguyiinae (fig. 1), onde *Bourguyia trochanteralis* ocorre em PR, SSP, Mnt e LSRJ. No caso da BPA de nós e da TASS, mesmo que não estejamos incluindo um caráter unindo apenas essas quatro áreas, o próximo nó abaixo as une com SMSP e todos os nós até a base do cladograma as mantêm unidas, ou seja, a informação da espécie amplilocada permanece. A melhor forma de tratar esse problema seria a A2, pois oferece possibilidades de relações mais amplas caso tenha havido dispersão (Ebach *et al.*, 2005). Entretanto, não existe nenhum programa disponível para aplicar a A2 o que

significaria construir grande quantidade de cladogramas individuais para cada espécie amplilocada. Por exemplo, para Goniosomatinae, teríamos que construir 2304 cladogramas individuais manualmente para fazer a análise.

As topologias dos cladogramas resultantes da BPA e da BPA de nós são diferentes, principalmente na posição da ES (fig. 13-17), o que mostra que a informação das espécies amplilocadas dos opiliões está influenciando o resultado. A CADE também apresentou um resultado diferente das outras duas análises (fig. 37-40), mas apresenta topologias mais próximas da BPA. Ou seja, quanto mais são usadas as informações das espécies amplilocadas, em comparação as informações hierarquizadas dos nós, mais enviesados tornaram-se os resultados.

A grande quantidade de paralogias (II) encontradas nos cladogramas individuais também influenciou os resultados. O número de nós parálogos, codificados como caracteres é muito maior que os nós que apresentam informações relevantes de relações entre as áreas, 70 caracteres redundantes e 40 sem paralogia. Nelson & Ladiges (1996a) criaram um método simples para extrair essa informação relevante dos cladogramas individuais e evitar que relações redundantes se sobressaíam (Ebach *et al.*, 2005). Um bom exemplo desse problema ocorre em Goniosomatinae, em que *Goniosoma unicolor* ocorre em Org, Mnt, Boc e LSRJ e as espécies mais relacionadas a ela ocorrem em Org. Assim, na BPA, a relação entre Org e as outras três áreas são codificadas quatro vezes, enquanto na TASS, apenas uma. Esse problema refletiu no resultado, já que a TASS obteve topologias diferentes da BPA de nós, com relações internas diferenciadas de (Org, Mnt, LSRJ, Boc, SMSP) e com o posicionamento basal de ES (ES(central,sul)) na TASS, que ficou escondida na BPA de nós.

O terceiro problema, das áreas ausentes (III) foi resolvido aqui de acordo com a discussão feita por Wiley (1988), Andersson (1996) e Brooks *et al.* (2001), ou seja, tratá-las como falta de informação (“?”). Se usamos a codificação “0” para essas áreas, estaríamos supondo que a subfamília em questão nunca esteve nelas. Assim, foi feita essa correção na CADE (CADE 2; tab. 1) e na TASS, pois originalmente esses métodos ignoram as áreas ausentes de cada cladograma individual. No caso da CADE, isso ocorre porque, ao usar essa análise, não temos os cladogramas individuais, mas apenas a informação da ocorrência de espécies. O resultado da CADE 2 (fig. 37 e 38) excluiu o posicionamento basal de SC, que era um resultado artefactual causado pela ausência de Bourguyiinae e Heteropachylinae nessa área, codificada como “0” na CADE. Os trabalhos que fizeram análise de parcimônia de sub-árvores (Ladiges *et al.*, 1997;

Ladiges *et al.*, 2005; Brown *et al.* 2006) não usaram esse tipo de estratégia. Entretanto, o uso restrito das sub-árvores ignora informações importantes sobre as áreas restantes dos cladogramas individuais que não podem ser definidas como paralogias. Assim, foram incluídos as informações de áreas ausentes e o nó basal das sub-árvores na presente análise (TASS).

Brooks (1990), Brooks *et al.* (2001) e van Veller *et al.* (2002, 2003) criticaram o uso de tratamentos dos cladogramas individuais antes da análise de parcimônia. De acordo com esses autores, a análise ficaria enviesada com suposições apriorísticas de como teriam ocorrido os problemas que causam incongruências. Defendem a BPA, fazendo a análise de parcimônia com toda a informação disponível para, então, com o resultado do padrão geral, inferir os eventos diferentes de vicariânica, como dispersão, especiação simpátrica ou falha de disjunção. Por isso, esses autores desqualificam o que chamam de métodos *a priori* da biogeografia histórica, como, por exemplo, a análise de sub-árvores ou a RTA. Entretanto, ao se fazer uma analogia com a sistemática filogenética, é desejável se evitar o uso de caracteres em que não haja uma boa hipótese de homologia primária, por similaridade. Dessa forma, se o padrão de relações entre áreas aponta alguns erros que atrapalham a procura por um cladograma geral de áreas, ou fracas hipóteses de “homologia primária” entre as áreas, acredito que a resolução prévia à análise de parcimônia seja a melhor forma de lidar com esses problemas, como feito na TASS, por exemplo.

O quarto problema citado no item 2.2.2., a incongruência entre as relações de áreas (IV), mesmo após a resolução dos outros três problemas, não requer uma resolução em cima de nenhuma suposição. Ao lidar com as espécies amplilocadas (I), paralogias (II) e áreas ausentes (III) e resolver esses problemas de acordo com a discussão acima, seria esperado que resultassem relações congruentes com um padrão geral. Assim, se continua havendo incongruência entre essas relações, como ocorreu com os presentes resultados, é necessário um critério de otimização para escolher entre algumas ou uma delas ou considerar todas elas, como feito, por exemplo, no trabalho de Cracraft (1988). Aqui foi utilizada a parcimônia como método de otimização, amplamente reconhecido como critério na sistemática filogenética e aplicado na biogeografia.

Apesar dos resultados diferirem de uma análise para a outra, o cálculo do grau de incongruência entre os tipos de informações diferentes (ILD; tab. 1) resultou em valores baixos. Isso indica que as relações históricas entre as áreas, de modo geral, se

mantiveram nas espécies amplilocadas e mesmo nos nós parálogos. Além disso, o padrão geral encontrado (fig. 57), usando os diferentes métodos e tratamentos, apresenta uma hipótese muito mais robusta, que exprime de forma mais ampla os diferentes aspectos e eventos da história da Mata Atlântica.

Da mesma forma, a RTA (fig. 9-12; tab. 2) encontrou uma quantidade muito grande de cladogramas, na maioria das vezes superando o número de 1000 para cada tratamento. Isso seria esperado para esse método, ao contrário dos métodos que usam parcimônia, já que o resultado principal normalmente é o um consenso ou intersecção entre muitas árvores e nunca uma árvore escolhida (Page, 1988; Humphries & Parenti, 1999). Entretanto, a complexa história dos opiliões impediu encontrar um cladograma comum entre as subfamílias e o único resultado possível foi uma árvore que resultou de apenas dois (fig. 9) dos 56 tratamentos, o que praticamente desqualifica o resultado. Entretanto há congruência com os resultados obtidos pelos métodos de parcimônia, formando o padrão geral de relações (fig. 57).

De qualquer forma, a utilização de diversos métodos serviu para entender como cada tipo de informação influencia nos resultados e o grau de variabilidade das relações possíveis para explicar a história das áreas. Esse enfoque metodológico mais amplo permitiu encontrar uma hipótese mais robusta e conservativa para a relação entre as áreas (fig. 57), provavelmente um quadro mais realista para a evolução das relações históricas na Mata Atlântica, apesar de sua menor resolução. Os cladogramas gerais em conjunto apresentam um padrão geral (fig. 57) que representa melhor a história reticulada de suas áreas, com as dispersões e falhas de disjunções das espécies amplilocadas, ou outros eventos causando paralogia, como duplicações, do que um cladograma geral com alta resolução.

2.4.1.2. Processos abióticos que criaram as áreas de endemismo

Ao se observar a topografia da área de estudo, nota-se dois tipos geomorfológicos diferenciados. Grande parte das áreas de endemismo situam-se nas encostas do planalto atlântico onde se aproximam bastante da litoral do Rio de Janeiro a Santa Catarina, enquanto ES, BA e PE se situam em serras afastadas do litoral, no primeiro caso, ou em extensas planícies litorâneas, no segundo e terceiro, onde o planalto se afasta da costa, formando ainda a Serra do Espinhaço. Esses dois tipos são as

unidades de relevo de Ross (2003), os cinturões orogênicos, formando os planaltos e serras do Atlântico leste-sudeste, e as planícies e tabuleiros litorâneos. Saadi *et al.* (2005) compartimentou essa área em dois setores morfossedimentares coincidentes com a divisão anterior, demonstrando que os diferentes comportamentos morfotectônicos de cada setor determinaram ocorrências diferenciais de sedimentos cenozóicos, fragmentados e mais ao interior do Rio de Janeiro a Santa Catarina e contínuos acompanhando a linha de costa de Pernambuco ao Espírito Santo. Da mesma forma, o litoral brasileiro foi dividido por Silveira (1964 *apud* Clapperton, 1993) em “costa Cristalina (escarpada)” e a “costa Oriental”. Assim, o componente principal de áreas que reúne Mnt, Org, Boc, LSRJ, SMSP, SSP, SC e PR está relacionado com esse primeiro tipo geomorfológico, das cadeias da Serra do Mar e da Mantiqueira.

Os rios Doce e Paraíba do Sul se mostram como acidentes geográficos importantes na evolução da biota da Mata Atlântica. Dois tipos de eventos passados estão relacionados com essas drenagens e poderiam ser os responsáveis pela separação de populações de opiliões: as grandes transgressões marinhas ocorridas desde pelo menos o começo do Pleistoceno (Clapperton, 1993; Suguio *et al.*, 2005) e o surgimento dos vales dos rios, originados por atividade tectônica aplicadas a essas falhas, com início datado para o Oligoceno no rio Paraíba do Sul e atividade registrada no Quaternário para o Rio Doce (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005). As transgressões marinhas ocorreram nos períodos interglaciais e existem evidências de que o seu nível tenha estado mais de 20 metros acima do nível atual. Levando-se em conta os grandes vales em que esses rios correm próximos à costa, com sistemas lacunares e sedimentação marinha a até 50 km para dentro do continente, é provável que tais transgressões tenham afetado bastante a distribuição de populações de espécies florestais. Mesmo no presente, na porção de planície no entorno do Rio Paraíba do Sul ocorre a única interrupção natural da Mata Atlântica, que é substituída por vegetação xeromórfica (Joly *et al.*, 1999).

O surgimento do vale do Rio Ribeira, outro local importante de disjunção da Mata Atlântica, teve grandes conseqüências na morfologia da Serra do Mar, fazendo com que a escarpa do planalto se situe mais ao interior como na Serra de Paranapiacaba. Existem evidências de eventos tectônicos causadores da abertura do vale desde o início do Terciário, o que modificou bastante a estrutura escarpada da Serra do Mar que chega ao sul até a Serra de Itatins (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005). Apesar de

não ser o próprio vale o principal fator de disjunção nesse caso, os grandes eventos citados acima podem ter determinado essa vicariância mais antiga.

A origem das cadeias de montanhas a leste da Plataforma Brasileira está relacionada aos pulsos tectônicos iniciados no Paleoceno que determinaram o soerguimento da plataforma continental vizinha à Bacia de Santos, coberta pelo mar (Almeida & Carneiro, 1998). Os mesmos pulsos ocorridos durante todo o Cenozóico formaram o “Sistema de Riftes Continentais da Serra do Mar”, ativando as falhas paralelas às serras, abrindo principalmente o vale do Rio Paraíba do Sul, zona de fraqueza fundamental (Saadi *et al.*, 2005). Acompanhando o mesmo processo, diversas falhas e bacias tectônicas foram desenhando o atual relevo acidentado dessas montanhas, formando vales, bacias sedimentares e serras menores, assim como a erosão diferenciada em cada região durante o Quaternário (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005).

No componente central de áreas, diversas falhas tectônicas parecem ter modificado o relevo do planalto (Almeida & Carneiro, 1998). A principal delas é a falha do vale do Rio Paraíba do Sul, que em sua porção mais interiorana separa a Serra da Mantiqueira das serras do Mar, da Bocaina e dos Órgãos. Além dessa, alguns grábens, semi-grábens e bacias tectônicas, evidenciando tectonismo, são indicados nessa região, como o gráben da Guanabara, que interferiu também na baía de Angra dos Reis, a Bacia de Curitiba e a Bacia de São Paulo (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005).

Além do tectonismo que modificou a topografia do sudeste brasileiro, diversas evidências geológicas, geomorfológicas, paleoclimatológicas e biogeográficas apontam que as flutuações climáticas ocorridas principalmente durante o Pleistoceno, alternando períodos quentes e úmidos com períodos frios e secos, afetaram consideravelmente a América do Sul tropical (Bigarella & Andrade-Lima, 1982; Haffer, 1987). Os estudos que melhor evidenciam essas flutuações na região neotropical são os paleopalinológicos (Van der Hammen, 1974; Ledru, 1993; Ledru *et al.*, 1996; Behling & Lichte, 1997; Salgado-Laboriau *et al.*, 1998) demonstrando mudanças de paisagem, com redução da área florestada e expansão de formações savânicas durante os períodos frios e secos. Apesar de haver muitas críticas ao que foi chamado de “teoria de refúgios” como modelo explicativo da alta diversidade da Amazônia (p. ex., Amorim, 1991; Colinvaux *et al.*, 2000), a hipótese de redução de fisionomias florestais em alguns períodos mais secos é bastante corroborada. As flutuações climáticas parecem ter influenciado de

forma mais complexa e desigual diferentes regiões da América do Sul, tendo sido detectadas assimetrias e assincronias nessas mudanças, como por exemplo, evidências de épocas frias e úmidas em algumas áreas (Oliveira *et al.*, 2005).

Haffer (1987) utilizou dados de Ab'Saber (1977) e Brown & Ab'Saber (1979) para reconstituir os possíveis refúgios de floresta durante o último máximo glacial do Pleistoceno (18000-13000 anos atrás). Na costa atlântica, esses refúgios estão relacionados às encostas das serras que parecem ter tido melhores condições para a manutenção de florestas pelas massas de ar úmidas vindas do Oceano Atlântico, causando chuvas orográficas (Haffer, 1987, Sant'Ánna-Neto & Nery, 2005). Enquanto isso, algumas regiões tem (ou tiveram) condições físicas desfavoráveis à manutenção de matas e são comuns na grande heterogeneidade que o bioma apresenta. Como exemplo, existem áreas com solo muito arenoso, como as planícies litorâneas e em volta das desembocaduras dos grandes rios (p. ex., o Rio Paraíba do Sul), regiões que recebem menos chuvas por serem sombras para as massas úmidas oceânicas, como as faces noroeste das serras, e porções mais altas das serras e planaltos, locais esses que não ocorrem florestas inclusive no presente. Essas possíveis manchas com barreiras entre elas são compatíveis ao elevado grau de endemismo dos opiliões.

2.4.2. Processos que determinaram a diversificação de opiliões

A história reticulada entre as áreas de endemismo, principalmente dentro de um mesmo componente (norte, central e sul), foi demonstrada também através dos cenários de diversificação construídos para as subfamílias baseados em cladogramas gerais (fig. 58-89; tab. 3). Eles são apenas estimativas de como teriam ocorrido a diversificação e as mudanças espaciais de cada táxon baseado em um modelo e, portanto, não podem ser interpretados de forma muito direta. Atualmente existem ferramentas moleculares capazes de oferecer cenários pretéritos muito mais realistas para cada linhagem e o uso da biogeografia cladística para esse fim tem sido bastante criticado (Ebach, 2001; Ebach & Humphries, 2002). Esse tipo de reconstrução foi proposto inicialmente para associações parasita-hospedeiro, onde é possível relacionar duas filogenias independentes, construídas para cada táxon. No caso da biogeografia, o significado do cladograma geral de áreas é diferenciado, com sua topologia fracamente relacionada e com possibilidades diferentes para cada grupo que habita essas áreas (ver discussão acima).

Entretanto, essa estimativa dá uma idéia quantitativa dos eventos necessários para ajustar as filogenias dos táxons de opiliões no cladograma geral e de como cada grupo teria se originado e diversificado. Quanto à origem das subfamílias adotadas, é possível inferir que Hernandariinae, Heteropachylinae, Progonyleptoidellinae e Sodreaninae tenham surgido em componentes disjuntos da Mata Atlântica - como o central + sul para Hernandariinae e Progonyleptoidellinae, por exemplo, enquanto Bourguiiinae, Goniosomatinae e Caelopyginae tenham se diferenciado como linhagens independentes antes das disjunções mais basais dos componentes. Essa origem tem também evidência na própria redundância observada nos cladogramas individuais de áreas e na distribuição geográfica dessas subfamílias.

Quanto à diversificação dessas linhagens, observa-se uma grande importância nas dispersões entre as áreas para explicar as relações reticuladas dos padrões atuais. Grande parte dessas dispersões determinaram especiações, ou seja, a expansão geográfica de uma espécie foi acompanhada de diferenciação que pode ocorrer pelo aparecimento de uma barreira após a dispersão. Esse cenário pode ser relacionado com um modelo complexo de diversificação em que algumas barreiras reapareceram diversas vezes, criando novas espécies e mantendo-as restritas a áreas de endemismo, mesmo considerando as origens diferenciadas da biota endêmica dessas áreas, seja por dispersão de diversas áreas ou vicariância. Esse tipo de diversificação, alternando expansões bióticas e disjunções, foi conceituado como “*taxon-pulse diversification*”, como alternativa a diversificação por vicariância simples (Erwin, 1981; Halas *et al.*, 2005). As duplicações encontradas nos cenários para opiliões também podem ser interpretadas como resultado final desse tipo de diversificação, onde o posicionamento de duas linhagens-irmãs no mesmo local foi resultado de especiação seguida de expansão biótica.

Amorim (no prelo) discutiu o papel das “barreiras reiterativas” na criação de padrões redundantes nas filogenias, causados pelo aparecimento e desaparecimento repetitivo dessas barreiras, como no caso das transgressões marinhas. Para o caso da Mata Atlântica, além das transgressões marinhas, eventos de redução e aumento das áreas florestadas, causadas pelas variações climáticas, explicam facilmente esses padrões.

Um problema que surge com as diferentes hipóteses apresentadas para explicar a diversificação da biota da Mata Atlântica reside na escala de tempo necessária para cada processo. Atualmente não existe nenhum tipo de datação proposta para as principais

cladogêneses indicadas nas hipóteses filogenéticas dos opiliões desse bioma. Assim, os eventos tectônicos mais antigos aqui citados, do Paleoceno, podem ter influenciado nas especiações dos opiliões em vários pontos, tanto quanto a redução das florestas do último máximo glacial no Pleistoceno, que são mais recentes. Alguma indicação sobre os tempos das especiações foi dada com a utilização de relógios moleculares em vertebrados, demonstrando que de aproximadamente 50 a 70% das espécies utilizadas tiveram pelo menos em parte suas especiações relacionadas com o Pleistoceno (Avice *et al.*, 1998). Os resultados que apontaram para uma diferenciação mais recente indicaram 200 mil anos para algumas poucas espécies de mamíferos (Avice *et al.*, 1998). Considerando que a calibração utilizada é muito genérica para a diferença das taxas de mutação entre os grupos de organismos diferentes e que os próprios autores mostraram a amplitude de tempo que pode ser interpretada para cada caso, pouco se pode concluir sobre essas durações.

O padrão geral reticulado de relações entre as áreas da Mata Atlântica e os cenários de diversificação para opiliões demonstram que vários tipos de eventos citados acima tenham que funcionar como barreiras reiterativas, separando áreas repetidamente, alternando com vias de dispersão entre elas. As transgressões marinhas e as reduções da floresta nos intervalos glaciais melhor se comportam como barreiras desse tipo e podem ter influenciado fortemente a diversificação na área. Jackson (1978) utilizou padrões de umidade e vegetação atuais para propôr onde estariam os refúgios florestais da Mata Atlântica durante os períodos mais secos do Pleistoceno. As áreas de endemismo PE, BA, ES, SEsp, Org, Mnt, LSRJ e SMSP do presente estudo coincidem exatamente com os refúgios propostos por esse autor e as áreas PR e SC estão unidas em um único refúgio. Assim, mesmo que a biota de cada área tenha origens diferentes, causadas por vicariâncias e dispersões em épocas distintas, a diversificação e manutenção dessas áreas de endemismo se deve provavelmente aos refúgios florestais que se repetiram. Ao compararmos com os tempos de diferenciação, o último máximo glacial do Pleistoceno, com início a aproximadamente 100 mil anos atrás, parece ser pouco tempo para as últimas especiações, a não ser que admitamos uma taxa muito alta de diferenciação entre opiliões. Essa hipótese pode ser corroborada justamente pelo alto nível de endemismo apresentado por esse táxon. Outros quatro períodos glaciais aceitos para o Pleistoceno (Sant'Ánna-Neto & Nery, 2005), o primeiro iniciando a aproximadamente 1 milhão e meio de anos, talvez tiveram maior influência na diversificação na Mata Atlântica. As transgressões marinhas atuaram da mesma forma, mas em épocas interglaciais e nos vales dos grandes rios em suas porções mais baixas, como o Rio

Paraguaçu (Baía de Todos os Santos, entre PE e BA), o Doce (BA e ES), o Paraíba do Sul (ES e Org) e o Ribeira do Iguape (SSP e PR), sendo de maior proporção nos dois primeiros, onde as planícies são mais extensas.

Os pulsos tectônicos associados com o soerguimento da Serra do Mar e instalação do seu “Sistema de Rifte”, assim como a abertura dos vales dos maiores rios da costa (citados acima) são datados para o Eoceno-Oligoceno (aproximadamente de 60 a 20 milhões de anos atrás) (Saadi et al. 2005). Apesar de haverem registros de atividade tectônica no Quaternário, acredita-se que grande parte das características do relevo do leste brasileiro já tinha se estabelecido ao final do Terciário (Clapperton, 1993). Assim, é mais provável que os eventos tectônicos tenham influenciado mais nas disjunções mais antigas, principalmente relacionadas com as aberturas dos vales do Rio Doce, Rio Ribeira do Iguape e Rio Paraíba do Sul. Observando o padrão geral de relação entre as áreas, o soerguimento das serras pode ter influenciado na disjunção da fauna da SEsp, criando uma separação da biota do componente central com uma biota do interior em um passado distante.

2.5. Conclusões

- O padrão geral de disjunções das áreas de endemismo da Mata Atlântica é a divisão de um componente norte (PE, BA), nas planícies litorâneas do Nordeste, dos componentes central (Org, Mnt, Boc, LSRJ, SMSP), serras do Mar, Mantiqueira, Bocaina, dos Órgãos e litoral adjacente do Sudeste, e sul (SSP, PR, SC), composto pela Serra de Paranapiacaba em São Paulo e Serra do Mar e litoral de Paraná e Santa Catarina, e posterior separação dos dois últimos componentes. As áreas SEsp (Serra do Espinhaço) e ES (serras e litoral do Espírito Santo) apresentam relações alternativas e discordantes.
- A grande quantidade de cladogramas gerais de áreas resultantes e os cenários de diversificação para opiliões refletem uma história altamente reticulada entre as áreas de endemismo, com eventos vicariantes alternados com eventos de dispersão com especiação.
- As disjunções mais antigas parecem ter sido causadas por tectonismo determinando a abertura dos vales dos rios Doce, Paraíba do Sul e Ribeira do Iguape e/ou transgressões marinhas mais antigas nesses vales. As disjunções mais novas provavelmente foram causadas por redução de florestas durante os períodos glaciais e transgressões marinhas nos interglaciais.
- Barreiras reiterativas, como as reduções de florestas e as transgressões marinhas, ditaram a alta diversificação de opiliões na Mata Atlântica por “pulsos de táxons”, ou seja, expansões bióticas alternadas com vicariâncias. Essas barreiras mantiveram as áreas de endemismo atuais, mesmo com as diversas origens de suas biotas.

2.6. Literatura citada

- Ab'Saber, A. N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas, Instituto de Geografia – USP*, 3: 1-20.
- Almeida, F. F. M. & C. D. R. Carneiro 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28 (2): 135-150.
- Amorim, D. S. 1991. Refuge model simulations: testing the theory. *Revista Brasileira de Entomologia*, 35(4): 803-812.
- Amorim, D. S. 2001. Dos Amazonas. In: Llorente, J. & J. J. Morrone (eds) Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. pp. 245-255. México D.F., Las Prensas de Ciencias.
- Amorim, D. S. (no prelo). Neotropical Diptera biogeography. In: Pape, R. & D. Bickel (eds) Diptera diversity: status, challenges and tools. Leiden, Boston e Brill.
- Amorim, D. S. & M. R. S. Pires 1996. Neotropical biogeography and a method for a maximum biodiversity estimation. In: Bicudo, C. E. M. & N. A. Menezes (eds) Biodiversity in Brazil. A first approach. pp. 183-219. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. São Paulo.
- Andersson, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 23: 269-277.
- Awise, J. C., Walker, D. & G. C. Johns 1998. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proceedings of Royal Society of London B*, 265: 1707-1712.
- Bates, J. M., Hackett, S. J. & J. Cracraft 1998. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *Journal of Biogeography*, 25: 783-793.
- Behling, H. & M. Lichte 1997. Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical Southeastern Brazil. *Quaternary Research*, 48 (3): 348-358.
- Bigarella, J. J. & D. Andrade Lima 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. In: Biological diversification in the tropics. pp. 27-40. Columbia University Press, New York.

- BirdLife International 2003. BirdLife's online World Bird Database: the site for bird conservation. Version 2.0. Cambridge, UK: BirdLife International. Disponible en: <http://www.birdlife.org>
- Brooks, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology*, 30: 229-249.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological association. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 660-680.
- Brooks, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39: 14-30.
- Brooks, D. R. 2005. Historical biogeography in the age of complexity: expansion and integration. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 79-94.
- Brooks, D. R. & D. A. McLennan 1991. Phylogeny, ecology, and behaviour. University of Chicago Press, Chicago.
- Brooks, D. R. & M. G. P. van Veller 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 819-825.
- Brooks, D. R., van Veller, M. G. P. & D. A. McLennan 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28: 345-358.
- Brown, G. K., Nelson, G. & P. Y. Ladiges 2006. Historical biogeography of *Rhododendron* section *Vireya* and Malesian Archipelago. *Journal of Biogeography*, 33: 1929-1944.
- Brown Jr, K.S. & A. N. Ab' Saber 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas, Instituto de Geografia – USP*, 5: 1-30.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges. *Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 11: 1-472.
- Brundin, L. 1972. Phylogenetics and Biogeography. *Systematic Zoology*, 21: 69-79.
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, 21: 5-17.

- Cabanne, G. S., Santos, F. R. & C. Y. Miyaki 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 73-84.
- Clapperton, C. 1993. Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier, Amsterdam.
- Coddington, J. A. 1988. Cladistics tests of adaptational hypotheses. *Cladistics*, 4: 3-22.
- Collinvaux, P. A., Oliveira, P. E. & M. B. Bush 2000. Amazonian and neotropical communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19: 141-169.
- Costa, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30: 71-86.
- Costa, L. P., Fonseca, G. A. B. & M. T. Fonseca 2000. Biogeography of South America forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 32(4b): 872-881.
- Costa, W. J. E. M. 1995. Pearl killifishes. The Cynolebiatinae. Systematics and biogeography of the neotropical annual fish subfamily (Cyprinodontiformes: Rivulidae). T.H.F. Publications LTDA., Neptune City.
- Cracraft, J. 1988. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology*, 37(3): 221-236.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany*, 4: 211-227.
- Cracraft, J. & R. O. Prum 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, 42(3): 603-620.
- Crisci, M. D., Cigliano, M. M., Morrone J. J. & S. Roig-Juñent 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology*, 40: 152-171.
- Crisci, J.V., Katinas L. & P. Posadas 2003. Historical Biogeography. Harvard University Press, Cambridge.

- Crisp, M. D., Linder, H. P. & P. H. Weston 1995. Cladistic biogeography of plants in Australia and New Guinea: congruent pattern reveals two endemic Tropical tracks. *Systematic Biology*, 44(4): 457-473.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Publicado pelo autor, Caracas.
- Croizat, L. 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Publicado pelo autor, Caracas.
- Croizat, L., Nelson, G. & D. E. Rosen 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23: 265-287.
- Darlington Jr., P. J. 1965. Biogeography of the Southern end of the world. Harvard University Press, Cambridge.
- Darwin, C. 1859. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- da Silva, M. B. 2002. Análise filogenética e biogeográfica e revisão sistemática de Goniosomatinae (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 266 p.
- de Moraes-Barros, N., Silva, J. A. B., Miyaki, C. Y. & J. S. Morgante 2006. Comparative phylogeography of the Atlantic forest endemic sloth (*Bradypus torquatus*) and the widespread three-toed sloth (*Bradypus variegatus*) (Bradypodidae, Xenarthra). *Genetica*, 126: 189-198.
- Dietz, R. S. 1961. Continent and ocean basin evolution by spreading of the sea floor. *Nature*, 190: 854-857.
- Domínguez-Domínguez, O., Doadrio, I. & G. Pérez-Ponce de León 2006. Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography*, 33: 1437-1447.
- Donoghue, M. J. & B. R. Moore 2003. Toward an integrative Historical Biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 261-270.
- Ebach, M. C. 2001. Extrapolating cladistic biogeography: a brief comment on van Veller *et al.* (1999, 2000, 2001). *Cladistics*, 17: 383-388.
- Ebach, M. C. & C. J. Humphries 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29: 427-444.

- Ebach, M. C., Humphries, C. J., Newman, R. A., Williams, D. M. & S. A. Walsh 2005. Assumption 2: opaque to intuition? *Journal of Biogeography*, 32: 781-787.
- Eberhard, J. R. & E. Bermingham 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 288-304.
- Erwin, T. L. 1981. Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles. In: Nelson, G. & D. E. Rosen (eds) *Vicariance Biogeography: A critique*. pp. 159-196. Columbia University Press, New York.
- Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G. & C. Bult 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics*, 10: 315-319.
- Goldani, A. & G. S. Carvalho 2003. Análise de parcimônia de endemismo de cercopídeos neotropicais (Hemiptera, Cercopidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 47(3): 437-442.
- Goldani, A., Carvalho, G. S. & J. C. Bicca-Marques 2006. Distribution patterns of Neotropical primates (Platyrrhini) based on parsimony analysis of endemism. *Brazilian Journal of Biology*, 66(1A): 61-74.
- Grazziotin, F. G., Monzel, M., Echeverrigaray, S. & S. L. Bonatto 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, 15: 3969-3982.
- Green, M. D., van Veller, M. G. P. & D. R. Brooks 2002. Assessing modes of speciation: range asymmetry and biogeographical congruence. *Cladistics*, 18: 112-124.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J. 1987. Quaternary history of tropical America. In: Whitmore, T. C. & G. T. Prance (eds) *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. pp. 1-18. Clarendon Press, Oxford.
- Halas, D., Zamparo, D. & D. R. Brooks 2005. A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography*, 32: 249-260.
- Hennig, W. 1950. *Grünzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una Sistemática filogenética*. Ed. Universitária de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Hubert, N. & J. F. Renno 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414-1436.
- Humphries, C. J. 2000. Form, space and time; which comes first? *Journal of Biogeography*, 27: 11-15.
- Humphries, C. J. & L. R. Parenti 1986. *Cladistic biogeography* (1° ed.). Claredon Press, Oxford.
- Humphries, C. J. & L. R. Parenti 1999. *Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions*. (2° ed.). Oxford University Press, New York.
- Jackson, J. F. 1978. Differentiation in the genera *Enyalius* and *Strobilurus* (Iguanidae): implications for Pleistocene climatic changes in eastern Brazil. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 30: 1-79.
- Joly, C. A., Aidar, M. P. M., Klink, C. A., McGrath, D. G., Moreira, A. G., Moutinho, P., Nepstad, D. C., Oliveira, A. A., Pott, A., Rodal, M. J. N. & E. V. S. B. Sampaio 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura, Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*, 51 (5/6): 331-348.
- Kluge, A. G. 1988. Parsimony in vicariance biogeography: a quantitative method and a Greater Antillean example. *Systematic Zoology*, 37: 315-328.
- Ladiges, P. Y., Nelson, G. & J. Grimes 1997. Subtree analysis, *Nothofagus* and Pacific biogeography. *Cladistics*, 13: 125-129.
- Ladiges, P. Y., Kellermann, J., Nelson, G., Humphries, C. J. & F. Udovicic 2005. Historical biogeography of Australian Rhamnaceae, tribe Pomaderreae. *Journal of Biogeography*, 32: 1909-1919.
- Lara, M. C., Geise, L. & C. J. Schneider 2005. Diversification of small mammals in the Atlantic forest of Brazil: testing the alternatives. In: Lacey, E. A. & P. Myers (eds) *Mammalian diversification: from chromossomes to phylogeography (a celebration of the carrer of James L. Patton)*. pp. 311-333. University of California Press, Berkeley, Los Angeles e London.

- Ledru, M. P. 1993. Late quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Research*, 39: 90-98.
- Ledru, M. P., Braga, P. I. S., Soubiès, F., Fournier, M., Martin, L., Suguio, K. & B. Turcq 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil) evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123: 239-257.
- Lomolino, M. V., Sax, D. F. & J. H. Brown 2004. (eds.). Foundations of Biogeography. Classic Papers with Commentaries. University of Chicago Press, Chicago.
- Marks, B. D., Hackett, S. J. & A. P. Capparella 2002. Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 153-167.
- Mayr, E. & W. H. Phelps 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 136: 269-328.
- McLennan, D. A. & D. R. Brooks 2002. Complex histories of speciation and dispersal: an example using some Australian birds. *Journal of Biogeography*, 29: 1055-1066.
- Mendes, A. C. 2005. Revisão sistemática e análise filogenética de Heteropachylinae Kury, 1994 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Mickevich, M. F. & J. S. Farris 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Systematic Zoology*, 30: 351-370.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Zaragoza, Manuales y Tesis SEA, 3.
- Morrone, J. J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography*, 32: 1281-1286.
- Morrone, J. J. & J. M. Carpenter 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of Component Analysis, Brooks Parsimony Analysis, and Three-Area Statements. *Cladistics*, 10: 99-153.

- Morrone, J. J. & M. C. Coscarón 1998. Cladistics and biogeography of the assassin bug genus *Rasahus* Amyot & Serville (Heteroptera: Reduviidae: Peiratiinae). *Zoologische Mededelingen Leiden*, 72: 73-87.
- Müller, P. 1973. The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. The Hague, Dr. W. Junk B. V., Publishers, 244p.
- Nelson, G. 1974. Historical biogeography: an alternative formalization. *Systematic Zoology*, 23: 555-558.
- Nelson, G. 1981. Summary. In: Nelson, G. & D. E. Rosen (eds) *Vicariance Biogeography: A critique*. pp. 524-537. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. & P. Y. Ladiges 1991. Three-area statements: standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology*, 40: 470-485.
- Nelson, G. & P. Y. Ladiges 1996a. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates*, 3167: 1-58.
- Nelson, G. & P. Y. Ladiges 1996b. TASS: Three area subtrees, 2.2. Distribuído pelos autores, New York, Melbourne.
- Nelson, G. & N. Platnick 1981. Systematics and biogeography, cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Nihei, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 33: 2099-2106.
- Nihei, S. S. & C. J. B. Carvalho 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*, 32: 477-501.
- Oliveira, P. E., Behling, H., Ledru, M. P., Barberi, M., Salgado-Labouriau, M. L., Garcia, M. J., Medeanic, S., Barth, O. M., Barros, M. A. & R. Scheel-Ybert 2005. Paleovegetação e paleoclimas do Quaternário do Brasil. In: Souza, C. R. G., Suguio, K., Oliveira, A. M. S. & P. E. Oliveira (eds) *Quaternário do Brasil*. pp. 52-74. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. Holos, Editora, Ribeirão Preto.
- Page, R. D. M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology*, 37: 254-270.
- Page, R. D. M. 1990. Component analysis: a valiant failure? *Cladistics*, 6: 119-136.

- Page, R. D. M. 1993a. Component 2.0. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/cpw/index.html>
- Page, R. D. M. 1993b. Component, version 2.0. User's guide. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/cplite/Manual.html>
- Page, R. D. M. 1994a. Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics*, 10: 155-173.
- Page, R. D. M. 1994b. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology*, 43(1): 58-77.
- Page, R. D. M. 1995. Treemap, 1.0a. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treemap.html>
- Page, R. D. M. & M. A. Charleston 2002. Treemap versus BPA (again): a response to Dowling. Technical Reports in Taxonomy 02-02. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treemap.html>
- Papavero, N. & D. M. Teixeira 2003. Os viajantes e a biogeografia. In: Morrone, J. J. & J. Llorente (eds) Una perspectiva Latinoamericana de la biogeografia. pp. 1-8. Las Prensas de Ciencias, México D.F.
- Paula, A. S., Diotaiuti, L. & C. Galvão 2007. Systematics and biogeography of Rhodniini (Heteroptera: Reduviidae: Triatominae) based on 16S mitochondrial rDNA sequences. *Journal of Biogeography*, 34: 699-712.
- Patton, J. L., da Silva, M. N. J. & J. R. Malcolm 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 244: 1-306.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Waite, A. N., Morando, M., Yassuda, Y. Y. & J. W. Sites Jr. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 13-26.
- Pinto-da-Rocha, R. 2002. Systematic review and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). *Arquivos de Zoologia*, 36(4): 357-464.

- Pinto-da-Rocha, R., da Silva, M. B. & C. Bragagnolo 2005. Faunistic similarity and historical biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Rain Forest of Brazil. *The Journal of Arachnology*, 33: 290-299.
- Platnick, N. I. & G. Nelson 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 1-16.
- Por, F. D. 1992. Sooretama. The Atlantic Rain Forest of Brazil. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Porzecanski, A. L. & J. Cracraft 2005. Cladistic Analysis of Distributions and Endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography*, 32 (2): 261-275
- Prance, G. T. 1982a. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance, G. T. (eds) Biological diversification in the tropics. pp. 137-158. Columbia University Press, New York.
- Prance, G. T. 1982b (eds). Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York.
- Ribeiro, A. C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 225-246.
- Roig-Juñent, S. R. & S. Coscarón 2001. Biogeographical history of the Neotropical and Neantarctic Simuliidae (Diptera). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 3(2): 119-134.
- Ron, S. R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of Linnean Society*, 71: 379-402.
- Rosen, D. E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24: 431-464.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159-188
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to the earth history: applied historical biogeography. In: Myers, A. & P. Giller (eds.) Analytical biogeography: an integrated approach to

- the study of animal and plants distribution. pp .437-481. Chapman & Hall, London.
- Ross, J. L. S. 2003. Geografia do Brasil. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Saadi, A., Bezerra, F. H. R., Costa, R. D., Igreja, H. L. S. & E. Franzinelli 2005. Neotectônica da plataforma brasileira. *In*: Souza, C. R. G., Suguio, K., Oliveira, A. M. S. & P. E. Oliveira (eds) Quaternário do Brasil. pp. 211-234. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. Holos, Editora, Ribeirão Preto.
- Salgado-Labouriau, M. L., Barberi, M., Ferraz-Vicentini, K. R. & M. G. Parizzi 1998. A dry climatic event during the Late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99: 115-129.
- Sant'Anna-Neto, J. L. & J. T. Nery 2005. Variabilidade e mudanças climáticas no Brasil e seus impactos regionais. *In*: Souza, C. R. G., Suguio, K., Oliveira, A. M. S. & P. E. Oliveira (eds) Quaternário do Brasil. pp. 211-234. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. Holos, Editora, Ribeirão Preto.
- Santos, A. M. M., Cavalcanti, D. R., Silva, J. M. C. & M. Tabarelli 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34: 437-446.
- Santos, C. M. D. 2005. Parsimony Analysis of Endemicity: time for an epitaph? *Journal of Biogeography*, 32: 1284-1286.
- Siddall, M. E. & S. L. Perkins 2003. Brooks Parsimony Analysis: a vailant failure. *Cladistics*, 19: 554-564.
- Silva, J. M. C., Sousa, M. C. & C. H. M. Castelletti 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 85-92.
- Simpson, G. G. 1940. Mammals and land bridges. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 30: 137-163.
- Spironello, M. & D. R. Brooks 2003. Dispersal and diversification: macroevolutionary implications of the MacArthur-Wilson model illustrated by *Simulium* (*Inseliellum*) Rubstov (Diptera: Simuliidae). *Journal of Biogeography*, 30: 1563-1573.

- Statterfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J. & D. C. Wege 1998. Endemic bird areas of the world. BirdLife International, Cambridge.
- Suguio, K., Angulo, R. J., Carvalho, A. M., Corrêa, I. C. S., Tomazelli, L. J., Willwock, J. A. & H. Vital 2005. Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. *In*: Souza, C. R. G., Suguio, K., Oliveira, A. M. S. & P. E. Oliveira (eds) Quaternário do Brasil. pp. 114-129. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. Holos, Editora, Ribeirão Preto.
- Tuomisto, H. 2007. Interpreting the biogeography of South America. *Journal of Biogeography*, 34: 1294-1295.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1: 3-26.
- van Veller, M. G. P., Brooks, D. R. & M. Zandee 2003. Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography*, 30: 319-329.
- van Veller, M. G. P., Kornet, D. J. & M. Zandee 2002. A posteriori and a priori methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. *Cladistics*, 18: 207-217.
- van Veller, M. G. P., Zandee, M. & D. J. Kornet 1999. Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography. *Cladistics*, 15: 393-406.
- Vanzolini, P. E. 2001. Paleoclimas y especiación en animales en América del Sur tropical. *In*: Llorente, J. & J. J. Morrone (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. pp. 111-118. Las Prensas de Ciencias, México D.F.
- Vanzolini, P. E. & E. E. Williams 1970. South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 19: 1-298.
- Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Macmillan, London.
- Wegener, A. 1924. The Origin of Continents and Oceans. Methuen, London.
- Whitmore, T. C. & G. T. Prance 1987 (eds). Biogeography and Quaternary history in tropical America. Clarendon Press, Oxford.
- Wiley, E. O. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic*

Zoology, 37: 271-290.

- Wojcicki, M. & D. R. Brooks 2005. PACT: an efficient and powerful algorithm for generating area cladograms. *Journal of Biogeography*, 32: 755-774.
- Yamaguti, H. Y. 2006. Revisão sistemática, análise filogenética e biogeográfica da subfamília Bourguiiinae Melllo-Leitão, 1923 (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Zamudio, K. R. & H. W. Greene 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62: 421-442.
- Zandee M. & M. C. Roos 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3(4): 305-332.

Fig. 1. Cladograma de áreas de Bourguiiinae (modificado de Yamaguti, 2005), com os nós numerados usados na BPA e TASS e terminais amplilocados usados na BPA e CADE.

139

Fig. 3. Cladograma de áreas de Hernandariinae (Cap. 3), com os nós numerados usados na BPA e TASS e terminais ampliloados na BPA e CADE.

Fig. 4. Cladograma de áreas de Sodreaninae (R. Pinto-da-Rocha, com. pess.), com os nós numerados usados na BPA e TASS e terminais amplilocados usados na BPA e CADE.

Fig. 5. Cladograma de áreas de Progonyleptoidellinae e Caelopyginae (R. Pinto-da-Rocha, comp. pess. e 2002, respectivamente), com os nós numerados usados na BPA e TASS e terminais amplilocados usados na BPA e CADE.

Fig. 6. Cladograma de áreas de Heteropachylinae (Mendes, 2005), com os nós numerados usados na BPA e TASS e terminais ampliloadados usados na BPA e CADE.

Fig. 7. Áreas de endemismo delimitadas para a Mata Atlântica usadas como terminais para o cladograma geral de áreas. Os limites são o núcleo de congruência de cada área (ver Cap. 1).

Fig. 8. Os quatro problemas encontrados na relação entre áreas quando da comparação de cladogramas individuais. a = espécie amplilocada; p = paralogia ou redundância; ? = áreas ausentes; i = incongruência nas relações. Os exemplos são os cladograma de áreas de Bourguiiinae e parte de Hernandariinae.

Fig. 9-12. Cladogramas gerais de áreas resultados da RTA, com as opções: 9. contabilizando o menor número de linhagens perdidas (“losses”=223), tratando áreas ausentes como originalmente ausentes (“absent associate”) e usando ou não a informação de espécies amplilocadas (“map widespread associate” ou não). 10 e 11. “losses”=234, “absent” e “widespread”. 12. “losses”=207, “tratando áreas ausentes como falta de informação (“missing information”) e “widespread” ou não. Os cladogramas 11 e 12 foram considerados inverossímeis geograficamente pela relação entre áreas

Fig. 13-16. Os quatros cladogramas gerais de áreas resultados da BPA. 17. Único cladograma resultado da BPA de nós. Os ramos pontilhados representam histórias únicas de espécies que vivem nas áreas CE, Int e Arg.

Fig. 18-26. Sub-árvores livres de paralogia resultantes da TASS, com os nós numerados usados na análise de parcimônia 18. Resultado do cladograma individual de Bourguiyinae. 19-21. Resultado de Goniosomatinae. 22 e 23. De Hernandariinae. 24. De Sodreaninae. 25 e 26. De Progonyletoidellinae.

Fig. 27-32. Sub-árvores livres de paralogia resultantes da TASS, com os nós numerados usados na análise de parcimônia 27-31 Resultado do cladograma individual de Caelopyginae. 32. Resultado de Heteropachylinae.

Fig. 33-36. Os quatros cladogramas gerais de áreas resultados da análise de parcimônia das sub-árvores (TASS). As árvores 35 e 36 são consideradas inverossímeis geograficamente pela posição de ES unida com áreas do sul (Arg, Int, SC, PR e SSP). Os ramos pontilhados representam histórias únicas de espécies que vivem nas áreas CE, Int e Arg.

Fig. 37-40. Quatro de 16 cladogramas (fig. 37-52) da análise de parcimônia das sub-árvores e espécies amplilocadas (TASS+CADE). Os ramos pontilhados representam histórias únicas de espécies que vivem nas áreas CE, Int e Arg.

Fig. 41-44. Quatro de 16 cladogramas (fig. 37-52) da análise de parcimônia das sub-árvores e espécies amplilocadas (TASS+CADE). Os ramos pontilhados representam histórias únicas de espécies que vivem nas áreas CE, Int e Arg.

Fig. 45-52. Oito de 16 cladogramas (fig. 37-52) da análise de parcimônia das sub-árvores e espécies amplilocadas (TASS+CADE). Os ramos pontilhados representam histórias únicas de espécies que vivem nas áreas CE, Int e Arg.

Fig. 53-56. Os quatros cladogramas gerais de áreas resultados da análise de parcimônia das espécies amplilocadas (CADE). 53 e 54. Os dois cladogramas gerais de áreas resultados da análise de parcimônia das espécies amplilocadas ajustada para as áreas ausentes dos cladogramas individuais (CADE 2). As árvores 55 e 56, encontradas apenas na CADE, apresentam a posição basal de SC errada causada pela sua ausência em algumas subfamílias.

Fig. 57. Padrão geral proposto para a relação histórica entre as áreas de endemismo da Mata Atlântica, baseado na congruência entre os cladogramas geral de áreas. Os ramos tracejados e vermelho representam relações alternativas para as áreas SEsp e ES.

Fig. 58-59. Cenário de diversificação de Bourguyiinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 60-61. Cenário de diversificação de (*Heteromitobates*(*Acutisoma*,*Mitogoniella*) – Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 62-63. Cenário de diversificação de *Goniosoma* – Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 64. Cenário de diversificação de *Serracutisoma* – Goniosomatinae. 65. E da base de Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 66. Cenário de diversificação de (*Multumbo*(*Pseudotrogulus*,*Piassagera*)) – Hernandariinae .
67. E da base de Hernandariinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 68. Cenário de diversificação de Sodreaninae. 69. E de Progonyleptoidellinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 72-73. Cenário de diversificação de (*Arthrodes*,(*Pristocnemis*,(*Garatiba*,*Thereza*))) - Caelopyginae sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 74. Cenário de diversificação de Heteropachylinae e 75. da base de (Sodreaninae(Caelopyginae,Progonyleptoidellinae)) sobre o cladograma geral de áreas resultante da BPA. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 78-79. Cenário de diversificação de Bourguyiinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 80-81. Cenário de diversificação de (*Heteromitobates*(*Acutisoma*,*Mitogoniella*) – Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 80-81. Cenário de diversificação de *Goniosoma* – Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 82. Cenário de diversificação de *Serracutisoma* – Goniosomatinae. 83. E de Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 84. Cenário de diversificação de (*Multumbo*,(*Pseudotrogulus*,*Piassagera*)) – Hernandariinae e 85. da base de Goniosomatinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 86. Cenário de diversificação de Sodreaninae. 87. E de Progonyleptoidellinae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 88. Cenário de diversificação de (*Ampheres*, *Caelopygus*). 89. E de *Metarthrodes* sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 90-91. Cenário de diversificação de (*Arthrodes*(*Pristocnemis*(*Garatiba*,*Thereza*))) - Caelopyginae sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Fig. 92. Cenário de diversificação de Heteropachylinae 93. E da base de (Sodreaninae(Caelopyginae,Progonyleptoidellinae)) sobre o cladograma geral de áreas resultante da TASS. Círculos = vicariâncias; quadrados = duplicações; setas = dispersões; x = extinções.

Capítulo 3

Revisão sistemática e análise cladística de Hernandariinae (Laniatores, Gonyleptidae)

3.1. Introdução

A Mata Atlântica possui a maior densidade de espécies de opiliões do mundo com aproximadamente 600 descritas, sendo 97,5% delas exclusivas desse bioma (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005). Apesar da importância do grupo, a sistemática de opiliões neotropicais permanece ineficiente e muito aquém da necessidade de conhecimento da diversidade dos ecossistemas sul-americanos, como a Mata Atlântica (Pinto-da-Rocha, 2002). Grande parte dessa sistemática foi desenvolvida no começo do século XX, principalmente na sua primeira metade, sendo descrita grande parte da fauna conhecida da Mata Atlântica nos trabalhos de Roewer (p.ex., 1913, 1923, 1930, 1943) e Mello-Leitão (p.ex., 1923, 1932). Essas descrições foram baseadas em uma metodologia subjetiva que dava grande valor as diferenças, muitas delas variações individuais ou relacionadas a caracteres sexuais secundários, criando o que ficou conhecido como sistema “roeweriano” (Kury, 1989, 1990; Pinto-da-Rocha, 1997, 2002). O resultado desse sistema foi a descrição de grande número de espécies e gêneros, muitos deles monotípicos.

Para os táxons da Mata Atlântica, algumas revisões taxonômicas têm sido desenvolvidas recentemente que contam com uma metodologia objetiva, utilizando a sistemática filogenética para reclassificar os táxons, o que tem mudado esse quadro. Foram feitas as revisões em nível específico das subfamílias de Gonyleptidae (Laniatores) Bourguiiinae (Yamaguti, 2006), Caelopyginae (Pinto-da-Rocha, 2002), Goniosomatinae (da Silva, 2002), Heteropachylinae (Mendes, 2005), Progonyleptoidellinae e Sodreaninae (Pinto-da-Rocha, in prep.), do gênero de Gonyleptinae *Mischonyx* (Vasconcelos, 2003) e de Pachylinae *Eusarcus* (Hara, 2005), do gênero de Cosmetidae *Metavononoides* (Ferreira, 2006) e do gênero de Sclerosomatidae (Eupnoi) *Jussara* (Tourinho & Kury, 2003).

A família Gonyleptidae é a maior dentro da sub-ordem Laniatores, com mais de 800 espécies, todas neotropicais (Kury, 2003) e a dominante na Mata Atlântica, com aproximadamente 200 espécies exclusivas desse bioma.

Dentre as subfamílias que vivem predominantemente nessa formação está Hernandariinae, com 15 espécies distribuídas do Rio de Janeiro (Serra dos Órgãos), até mais ao sul, fora dos limites da Mata Atlântica, na região da Bacia do Rio da Prata, na Argentina, Paraguai e Uruguai. A atualização taxonômica e a construção de uma hipótese

filogenética para as espécies do grupo são necessárias frente ao extraordinário crescimento que os estudos com opiliões tem sofrido (ver Pinto-da-Rocha *et al.*, 2007).

O objetivo do presente trabalho é a revisão sistemática da subfamília, com uma nova classificação baseada na proposição de uma hipótese filogenética para suas espécies utilizando análise cladística.

3.1.1. Histórico de Hernandariinae

Hernandariinae teve sua história marcada por bruscas mudanças em sua diagnose e nos táxons que a compõem. Foi criada como a família *Hernandaroidæ* Sørensen, 1884, para uma única espécie, *Hernandaria scabricula*, distinta das outras famílias de Laniatores pela presença de apenas dois sulcos transversais no mesotergo e a forma especial pela qual a substância odorífera supostamente escorre para o ventre do animal, causada pela posição fechada das apófises próximas ao ozóporo.

Roewer, a partir de 1912, começou a dar grande contribuição à sistemática dos opiliões. As quatro famílias definidas por Sørensen (1884) para Laniatores mudaram de categoria, formando 13 subfamílias de Gonyleptidae (Roewer, 1913). Dessa forma, a grande quantidade de gêneros e espécies que começavam a ser descritas (p. ex. Roewer, 1913, 1923) foram organizadas nesse novo sistema. Nesse trabalho, foram incluídos na subfamília Hernandariinae dois gêneros monotípicos *Hernandarioides* Pickard-Cambridge, 1905 e *Hernandria* Banks, 1909, além de um gênero novo, também monotípico, *Saramacia* Roewer, 1913. Além da semelhança do nome dos três primeiros gêneros da subfamília, Roewer (1913) manteve o seu principal caráter diagnóstico, a presença de dois sulcos transversais no mesotergo, formando um mesotergo quase que indiviso. Sørensen (1884, 1902, 1932) criticou a fragilidade desse caráter, pela subjetividade da definição de seu estado, “(...) one investigator may count 4, another 5 sulci in the same animal (...)” (Sørensen, 1932).

Ao manter essa divisão baseada em um único caráter diagnóstico, Roewer acabou reunindo em Hernandariinae espécies muito disjuntas biogeograficamente: um gênero da Bacia do Rio da Prata, na Argentina (*Hernandaria*), dois gêneros centro-americanos (*Hernandarioides* e *Hernandria*) e um amazônico (*Saramacia*). Em 1931, Roewer incluiu

na subfamília mais dois gêneros: *Glysterus* Roewer, 1931, da América Central e *Stygnoleptes* Banks, 1914, com espécies na América Central e Andes e, em 1943, o centro-americano *Glysteroides* Roewer, 1943.

Na década de 1940, inicia-se aos poucos o abandono do que se convencionou chamar de sistema roeweriano. As fórmulas taxonômicas exatas de Roewer, com a utilização de caracteres únicos eleitos subjetivamente para a delimitação de táxons levaram a uma sistemática confusa e com um número superestimado de espécies e gêneros. Os casais Goodnight & Goodnight e Soares & Soares, revertendo essa tendência, começaram a realocar os gêneros de Hernandariinae em outras subfamílias, por exemplo, *Glysterus* mudou para Gonyleptinae (Goodnight & Goodnight, 1947) e *Hernandarioides* mudou para Pachylinae (Soares & Soares, 1954).

Influenciado por essa nova sistemática, Ringuelet (1959) fez uma discussão completa sobre os caracteres de definição das subfamílias de Gonyleptidae, baseado na sistemática da época, redefinida por Soares & Soares e Mello-Leitão. Nessa nova definição, o uso subjetivo do número de sulcos do mesotergo foi substituído pelo número de áreas, indicado pela posição dos tubérculos, e pela largura da coxa IV (Ringuelet, 1955a, b, c, 1959). Assim, em posse de grande número de espécimes argentinos de *Hernandaria scabricula*, Ringuelet (1955a) realocou o gênero-tipo da subfamília para Pachylinae, sinonimizando Hernandariinae.

A identidade original de Hernandariinae ficou bastante incongruente com a nova sistemática praticada a partir da segunda metade do século XX. Dos sete gêneros que fizeram parte da subfamília por Roewer (1913, 1931, 1943), dois deles estão atualmente alocados em outras famílias, *Saramacia* em Manaosbiidae e *Stygnoleptes* em Zalmoxidae, e os outros cinco estão *incertae sedis* em Gonyleptidae (Kury, 2003).

Entretanto, Soares & Soares (1984) baseados em uma nova diagnose, revalidaram Hernandariinae. As glândulas odoríferas ocultas por apófises, com emissão da substância odorífera para a parte ventral do corpo, caráter já citado por Sørensen (1884), um par de apófises pontiagudas e geminadas centrais e com 2 ou 3 espinhos de cada lado na margem anterior do prossoma e o corpo “com pequeninos grânulos, quase sempre muito densamente distribuídos”, serviram para diagnosticar a subfamília (Soares & Soares, 1984). O elenco foi composto pelos gêneros *Hernandaria* Sørensen, 1884, com quatro espécies,

Acrogonyleptes Roewer, 1917, com quatro espécies, e *Ariaeus* Sørensen, 1932, monotípico (Soares & Soares, 1984).

O gênero *Hernandaria*, desde a sinonímia com *Apembolephaenus* Holmberg, 1909, por Ringuelet (1955a), deixou de ser monotípico, abrangendo também o estado do Paraná. *Acrogonyleptes* foi redefinido por Soares & Soares (1984) que sinonimizaram quatro gêneros incluídos em Gonyleptinae, distribuídos nos estados do Paraná e Santa Catarina. *Ariaeus* já havia sido descrito por Sørensen (1932) como parte de Hernandariinae. Como era um trabalho póstumo, editado a partir de manuscritos feitos muito tempo antes, Hernandariinae ainda aparece como a família Hernandaroidæ, apesar de já ter havido as mudanças sistemáticas de Roewer (1913). Apesar do manuscrito de Sørensen (1932) ter descrito *Ariaeus tuberculatus* em Hernandariinae, o próprio Henriksen, editor do trabalho, afirma em nota que a espécie deveria ser alocada em Pachylinae. Mello-Leitão (1933a) confirmou essa transferência, formalizando a nota de Henriksen. Entretanto, baseados na descrição de Sørensen (1932) de “peculiares aberturas das glândulas odoríferas”, Soares & Soares (1984) afirmaram que possivelmente, *Ariaeus* devesse constituir uma subfamília à parte, mas, “(...) como não conhecemos a sua espécie-tipo preferimos mantê-lo provisoriamente em Hernandariinae.”. De fato, Sørensen foi o único que publicou informações sobre o espécime-tipo.

Com esse novo conceito e caracteres diagnósticos mais detalhados, foi possível encontrar outros táxons relacionados à Hernandariinae. Assim, Firmo & Pinto-da-Rocha (2002) incluíram *Pseudotrogulus* Roewer, 1932, previamente em Gonyleptinae, com três espécies, *P. telluris* Roewer, 1932, *P. mirim* Kury, 1992 e uma nova, *P. funebris*. Os autores redefiniram a subfamília com as seguintes possíveis sinapomorfias: tubérculos medianos e nos ângulos da margem anterior do escudo dorsal, oculário com um par de tubérculos convergentes e dirigidos para frente e o escudo dorsal coberto por uma camuflagem de sujeira.

Ao incluírem esse gênero, duas consequências muito interessantes ocorreram. Em primeiro lugar, *Pseudotrogulus* não possui dimorfismo sexual na perna IV, o que impõe uma transformação evolutiva dentro de Hernandariinae bastante diferenciada, além de uma grande divergência morfológica. Em segundo, a distribuição da subfamília foi estendida para o norte, incluindo a parte central da Mata Atlântica, desde a Serra dos Órgãos, no Rio de Janeiro, até a Serra do Mar de São Paulo.

Da Silva & Kury (2007) incluíram ainda mais dois gêneros na subfamília, *Piassagera*, com sua única espécie, *P. brieni* e *Multumbo*, com *M. terrenus* e uma espécie nova, *M. dimorphicus*, gêneros realocados de Gonyleptinae.

Atualmente, Hernandariinae se estende desde o Rio de Janeiro, na Mata Atlântica do sudeste e sul do Brasil até a região de planície relacionada à Bacia do Rio da Prata, na Argentina, Paraguai e Uruguai, com 15 espécies e seis gêneros válidos.

3.2. Material estudado

Foram analisados 516 espécimes das coleções do Museu de Zoologia da USP (MZSP); Museu Nacional da UFRJ (MNRJ); Museu de História Natural do Capão da Imbuia, no Paraná (MHNCI); particular de Hélia Soares, atualmente depositada no MNRJ (HSCP); Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN); Museu de Ciências da PUCRS (MCP); Coleção Particular Carlos Nicolau Gofferjé (CGPC) e Naturmuseum Senckenberg (SMFD).

Foram analisados os holótipos de quase todas as espécies descritas, válidas e sinônimos-júnior, exceto: *Melloleitania pectinifemur* Soares & Soares, 1947 e *Pseudotrogulus mirim* Kury, 1992, das quais foram observados os parátipos (MZSP 941/978 e MNRJ 6530, respectivamente), e três tipos que não foram observados: de *Paraproweyhia curitibae* Soares & Soares, 1947 (coleção J. Leprevosti), *Hernandaria scabricula* Sørensen, 1884 (Zoologisk Museum Universität København, ZMUC) e *Apembolephaenus jorgei* Holmberg, 1909 (tipo perdido, Soares & Soares, 1954). No segundo caso, a informação da literatura foi suficiente para a identificação dessas espécies.

3.3. Metodologia

3.3.1. Figuras e descrições

Os desenhos das estruturas estão organizados em pranchas por espécie em ordem alfabética, com as espécies novas no final, começando pelo gênero *Hernandaria*, seguido por *Acrogonyleptes*, *Multumbo*, *Piassagera* e *Pseudotrogulus* (figs. 1-99). Em seguida estão as pranchas comparativas dos palpos (figs. 100-105) e dos pênis (figs. 106-118).

A metodologia para preparação dos pênis para a MEV foi descrita por Pinto-da-Rocha (1997b). Na preparação de alguns pênis (fig. 123-125, 134-139, 140-143, 144-146, 147-153, 156-161) foi acrescida a realização de secagem por ponto crítico através do “Critical Point Dryer BAL-TEC CPD 030”. Esse método é utilizado antes da metalização do material. As estruturas foram observadas através do microscópio eletrônico ZEISS DSM 940 do Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

As descrições das espécies foram feitas sem repetição dos caracteres já citados nas diagnoses do gênero e da subfamília e baseadas em todos os indivíduos estudados. Assim, todas as variações incluídas nas descrições vêm acompanhadas pela condição do espécime-tipo entre parênteses. As descrições seguem a mesma ordem dos desenhos das espécies explicada acima. Nas listas sinonímicas foram utilizadas as abreviações [desc] e [redesc] para a descrição original e redescritões, respectivamente, [sist] para mudanças taxonômicas, [cat] para citação em catálogos, [cha] para chaves de identificação e [cit] para qualquer outro tipo de citação.

3.3.2. Terminologia

A terminologia das estruturas segue da Silva (2002). São usados “grânulos” (sempre no plural) para designar as menores elevações que estão em grande quantidade em uma região ou estrutura. “Tubérculo” é a elevação que se destaca pelo tamanho dos grânulos. “Espinho” é usado da mesma forma que o tubérculo, mas para elevações cônicas bem

acuminadas. “Apófise” são as estruturas de formato irregular encontradas na margem anterior do escudo dorsal, no ápice da coxa IV, no trocanter e na base do fêmur da perna IV dos machos.

3.3.3. Análise Cladística

A análise cladística foi feita com 33 terminais, sendo 23 espécies de Hernandariinae (Kury, 2003), e para grupos-externos as nove espécies listadas abaixo:

Bourguyiinae - *Bourguyia trochanteralis* (Roewer, 1943) – MZSP 16807, 19334

Pachylinae - *Ogloblinia loretoensis* Canals, 1933 – MZSP 1772

Caelopyginae - *Caelopygus elegans* (Perty, 1833) – MZSP 14842, 14843

Gonyleptinae - *Gonyleptes fragilis* Mello-Leitão, 1923 – MZSP 15834, 17631, 17658

Mischonyx insulanus (H. Soares, 1972) – MZSP 16697, 16830

Mischonyx squalidus Bertkau, 1880 – MZSP 16688, 17878, 21791

Sphaerobunus fulvigranulatus (Mello-Leitão, 1922) – MZSP 15741, 17712

Progonyleptoidellinae - *Gonyleptoides marumbiensis* B. Soares, 1945 – MZSP 1030, 18761

Progonyleptoidellus striatus (Roewer, 1913) – MZSP 17044, 17635, 22869

Sodreaninae - *Zortalia leprevosti* Soares & Soares, 1947 – MZSP 16803, 19259

Como grupos-externos foram escolhidos representantes das subfamílias relacionadas a Hernandariinae na hipóteses de Pinto-da-Rocha (2002), Kury (1992) e Kury & Pinto-da-Rocha (1997): Caelopyginae, Gonyleptinae, Progonyleptoidellinae e Sodreaninae; uma espécie de Pachylinae e uma de Bourguyiinae. A raiz foi definida em *Bourguyia trochanteralis*, Bourguyiinae, mais basal em Gonyleptinae que o restante do grupo-externo (Pinto-da-Rocha, 2002, fig. 10).

Para a codificação dos caracteres, houve uma tendência à construção de caracteres multi-estado ordenados, segundo discussão sobre caracteres “compostos” de Wilkinson (1995) e da Silva (2002). A hipótese de homologia primária encontrada na observação das variações das estruturas pode ser codificada dividindo-se os padrões em diversas variáveis construindo-se, assim, vários caracteres binários ou manter os padrões gerais observados em um mesmo caráter, utilizando, porém, a ordenação à priori para manter a informação original (ver Discussão em Análise Cladística). Essa dicotomia na forma de codificação foi tratada como “synthetic x reflective” (Pogue & Mickevich, 1990), “reductive x composite” (Wilkinson, 1995; Strong & Lipscomb, 1999) e “separate x fused” (Lee & Bryant, 1999), por exemplo. A escolha da utilização de uma codificação “composta” no presente estudo se deve também ao tipo de variação encontrada nas estruturas entre as espécies em *Hernandariinae* (ver mais na Discussão da Análise Cladística). A ordenação dos caracteres multi-estado foi feita quando existiam indicativos de séries de transformação entre os estados. Para observar os efeitos da ordenação sobre o resultado da análise, foi realizada uma análise com caracteres não-aditivos utilizando a mesma matriz.

A matriz de caracteres foi construída com o auxílio do *software* NDE 0.5.0. A análise de parcimônia foi feita com os *softwares* Paup 4.0b10 (Swofford, 2002) e Nona 2.0 (Golloboff, 1999), conjuntamente com o *software* de interface e auxílio Winclada 0.9.9 (Nixon, 1999). Não foi possível utilizar algoritmos exatos pelo grande número de táxons terminais e optou-se pelo algoritmo heurístico TBR “tree bisection and reconnection”. Foi utilizado o comando “hold10000; mult*1000; hold/1000” no Nona 2.0, ou seja, foram feitas 1000 replicações de construções de árvores por adição aleatória de táxons e realizado a troca de ramos por TBR, guardando na memória o máximo de 1000 árvores iniciais até 10000 no total. Foi utilizado também o comando “mult*max*” para a realização de mais uma rodada de TBR. No Paup 4.0b10 foi utilizado o comando “hsearch addseq=random nreps=1000 hold=100”. O menor número de árvores guardadas utilizado em cada passo foi devido ao elevado tempo que esse *software* leva para realizar a procura.

O suporte de Bremer (Bremer, 1994) foi calculado para todos os nós da hipótese filogenética proposta. Ele mostra com quantos passos a mais, observando-se as árvores sub-ótimas, são necessários para colapsar o clado. O índice foi calculado com Paup 4.0b10, utilizando o comando “constraint” seguido de um nome qualquer e o clado a ser analisado em notação parentética; p.ex.: “constrain *Pseudotrogulus*=(1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11,

12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, (29, 30, 31, 32, 33))". A seguir foi feita uma procura heurística da árvore mais parcimoniosa que não contivesse esse agrupamento com o comando "hsearch enforce converse constraint=*Pseudotrogulus*". O comprimento dessa árvore subtraído pelo comprimento da árvore mais parcimoniosa dos dados originais é o suporte de Bremer.

Também foram realizadas análises utilizando pesagens diferenciadas entre os caracteres, usando os métodos de pesagem sucessiva (Farris, 1969; Carpenter, 1988) e pesagem implícita (Goloboff, 1993). Esses métodos foram usados como alternativa à parcimônia com pesos iguais entre os caracteres para testar essas hipóteses filogenéticas frente à "confiabilidade dos caracteres" (Farris, 1969; Carpenter, 1994), ou seja, de acordo com quanto cada caráter converge com a topologia mais parcimoniosa. Assim, essas novas hipóteses são mais baseadas nos caracteres mais confiáveis, aqueles que se ajustam melhor à topologia e são menos homoplásticos, recebendo, assim, um peso maior. As pesagens também foram usadas para escolher entre muitas árvores mais parcimoniosas (Carpenter, 1988; Rodrigo, 1992) resultado da análise sem ordenação dos estados dos caracteres. A pesagem sucessiva foi realizada no Paup 4.0b10 usando os comandos "reweight index=ri fit=maximum" ou "reweight index=ri fit=minimum" seguido de uma procura heurística como descrito acima. Essa rotina foi repetida até que o número de "passos" da última procura fosse igual ao da procura anterior (Farris, 1969). Os comandos de repesagem acima mostram o índice escolhido como base para pesar o caráter, no caso o índice de retenção (ri), e qual dos ri's de todas as árvores mais parcimoniosas foi usado, o mínimo ou o máximo de cada caráter. No caso, foram feitas análises com os dois valores. A pesagem implícita foi realizada no *software* T.N.T. 1.0 (Goloboff *et al.*, 2003) com coeficientes de concavidade da função da homoplasia (Goloboff, 1993) de 1 a 6 (6 análises). Esse coeficiente determina a diferença de pesos entre os caracteres menos e mais homoplásticos, sendo o coeficiente 1 o que pune mais os caracteres que apresentam menor ajuste à árvore. Em seguida é realizada a procura heurística por TBR como descrito acima.

3.4. Resultados e Discussão

3.4.1. Lista e discussão dos caracteres

Os caracteres utilizados para a análise cladística estão listados abaixo. Abaixo da listagem dos estados de cada caráter estão indicados o seu comprimento (L), índice de consistência (ci) e índice de retenção (ri) e, exceto quando indicado, os caracteres multiestado foram considerados como não ordenados. A matriz de estados de caracteres por espécies está na tab. 1, após as figuras.

Oculário

[1] Elevações principais do oculário

- 0. tubérculos baixos (fig. 24, 30, 73)
- 1. espinhos (fig. 4, 49, 55)
- 2. tubérculos muito largos e robustos (aproximadamente a mesma altura do oculário – largura do par de tubérculos cobre toda a base do oculário) (fig. 81, 86)

consenso: (L=11, ci=.18 ri=.47)

melhor otimização: (L=10, ci=.20 ri=.52)

O estado plesiomórfico para *Hernandariinae* é o par de tubérculos baixos (estado 0), mantendo-se em várias espécies distantes filogeneticamente. Tornam-se espinhos, mais altos e pontiagudos (estado 1), 3 vezes em grupos de espécies de *Acrogonyleptes* e *Hernandaria*, revertendo a tubérculos 2 vezes. Os tubérculos baixos mudam para a forma larga e robusta (estado 2) em *Multumbo* e *Pseudotrogulus* independentemente. O caráter varia bastante também no grupo-externo, contribuindo com o baixo índice de consistência (ci).

[2] Posição e direcionamento lateral das elevações principais do oculário

- 0. par de elevações paralelas (fig. 55, 80)

1. par de elevações convergentes (fig. 1, 31, 76, 90)
2. elevação única mediana (fig. 45)

(L=7, ci=.28 ri=.66)

As elevações paralelas (0), ou seja, retas, são mais comuns, sendo representada por 8 terminais em 10 do grupo-externo. Elas se mantêm conservadas como plesiomorfia em *Hernandariinae*. As elevações convergentes são curvas para dentro, podendo se tocar ou não no ápice, sendo essa variação individual dentro das espécies que apresentam essa condição. Esse estado (1) foi citado por Firmo & Pinto-da-Rocha (2002) como possível sinapomorfia da subfamília, embora estes autores não considerassem *Piassagera* e *Multumbo*, de tubérculos paralelos, como parte de *Hernandariinae*. Entretanto, na hipótese filogenética do presente trabalho, o estado 1 surge 3 vezes independentemente: em espécies mais derivadas de *Pseudotrogulus*, na base de *Acrogonyleptes*+*Hernandaria* e autapomorficamente em *A. granulatus*. Pode ser sinapomorfia de *Hernandaria* se as transições do caráter forem otimizadas em DELTRAN. A elevação única (2) ocorre autapomorficamente em *A. exochus*.

[3] Direcionamento sagital das elevações principais do oculario

0. perpendicular (fig. 49, 53, 84)
1. para frente (4, 30, 58)

(L=5, ci=.20, ri=.63)

As elevações direcionadas obliquamente pra frente foram citadas por Firmo & Pinto-da-Rocha (2002) como possível sinapomorfia da subfamília. Na atual hipótese, essa condição suporta *Mischonyx* (Gonyleptinae) como grupo-irmão da subfamília *Hernandariinae*. Vários estudos apontam a relação mais próxima de *Hernandariinae* com Gonyleptinae, Progonyleptoidellinae, Sodreaninae e Caelopyginae (Kury, 1992; Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002; Pinto-da-Rocha, 2002; da Silva & Kury, em prep.; ver discussão) e algumas análises preliminares têm resultado no não-monofiletismo de Gonyleptinae (Pinto-da-Rocha & Kury, com. pess.), o que corrobora a hipótese aqui apresentada. Ocorrem 2 reversões independentes para o estado 0 em *Hernandariinae*, em *Pseudotrogulus* sp.n. 2 e *Piassagera brieri* e em 3 espécies de *Acrogonyleptes*.

[4] Tamanho do oculario

- 0. baixo (altura menor que 2 vezes o diâmetro do olho) (fig. 30, 79)
- 1. mais alto e robusto (altura maior que 3 vezes o diâmetro do olho) (fig. 81, 89)

(L=2, ci=.50, ri=.80)

O cômoro torna-se mais robusto (estado 1) em *Multumbo* e em 4 espécies de *Pseudotrogulus*, surgindo 2 vezes independentemente. É interessante notar que o oculario e seus tubérculos (caráter [1], estado 2) tornam-se mais robustos conjuntamente nessas espécies.

Escudo dorsal

[5] Relação de comprimento prossoma/opistossoma

- 0. aproximadamente 1/2 (fig. 39, 79, 81)
- 1. tamanhos semelhantes (fig. 84, 98)

(L=1, ci=1, ri=1)

Piassagera e *Pseudotrogulus* têm o prossoma e o mesotergo do opistossoma de tamanhos semelhantes, tanto no comprimento quanto na largura. A condição primitiva é muito mais comum em Gonyleptidae, sendo representada por todos os grupos-externos.

[6] Forma das áreas (vista lateral)

- 0. abauladas (fig. 49, 81, 95)
- 1. chatas (fig. 14, 19, 39)

(L=4, ci=.25, ri=.72)

Em vista lateral, o mesotergo pode ter suas áreas mais altas que os sulcos entre elas e as margens do escudo dorsal, ou então ter todo o mesotergo achatado. Essa condição

(estado 1) é sinapomorfia de *Hernandaria*. O baixo índice de consistência (ci) se deve às diversas homoplasias nos grupos-externos.

[7] Número de ozóporos (ordenado)

0. 2 aberturas (Hara & Gnaspini, 2003, fig. 31)

1. 1 abertura grande (Hara & Gnaspini, 2003, fig. 30)

2. 1 abertura reduzida (presente estudo, fig. 162)

(L=2, ci=1, ri=1)

Hernandariinae foi citado como tendo uma forma ímpar de secreção da substância odorífera, emitindo-a ventralmente através dos canais entre as coxas (Soares & Soares, 1984, Hara & Gnaspini, 2003). Foi observado por Hara & Gnaspini, 2003 que a morfologia da abertura única de *Hernandaria una* acompanharia esse tipo de emissão, com o ozóporo anterior reduzido em tamanho e formato simples. Todas essas modificações foram aqui codificadas como um único caráter já que elas ocorrem conjuntamente com uma possível pressão seletiva pretérita agindo em todo o complexo de emissão da substância odorífera. Assim, além das mudanças que ocorrem como sinapomorfia da subfamília (estado 1) e apresentada em detalhes para *H. una* por Hara & Gnaspini, 2003, pude observar outra mudança para um ozóporo ainda menor (estado 2) ocorrendo em *Piassagera*+*Pseudotrogulus* (fig. 162).

[8] Camuflagem de detritos

0. ausente

1. presente (fig. 164)

(L=2, ci=.50, ri=.87)

Os animais que têm essa camuflagem apresentam sobre seu corpo grãos de areia e terra, matéria orgânica e qualquer outro tipo de detritos que possa haver em seu ambiente, geralmente no solo. Hernandariinae apresenta essa camuflagem em todas as espécies exceto *Piassagera brieni*. Havia sido citado como possível sinapomorfia de Hernandariinae por Firmo & Pinto-da-Rocha (2002). Algumas espécies de *Mischonyx* (Gonyleptinae) utilizadas

como grupos-externos tem alguns de seus indivíduos estudados um tanto sujos, com detritos sobre o corpo, mas nunca no grau apresentado pelos hernandariíneos. Como essa camuflagem é polimórfica e mais fraca em *Mischonyx*, foi codificada como '0/1'. Assim, o estado 1 é sinapomorfia de Hernandariinae sob a otimização DELTRAN e suporta *Mischonyx* como grupo-irmão da subfamília em ACCTAN.

[9] Tamanho das apófises centrais da margem anterior (ordenado)

- 0. ausente
- 1. pequenas (fig. 88, 89, 91)
- 2. grandes (fig. 80, 85)

(L=3, ci=.66 ri=.91)

A presença dessas apófises também foi citada como possível sinapomorfia de Hernandariinae por Soares & Soares (1984) e Firmo & Pinto-da-Rocha (2002). Entretanto essas elevações são encontradas em todos os grupos-externos das subfamílias Gonyleptinae, Caelopyginae, Progonyleptoidellinae e Sodreaninae. A mudança que ocorre como sinapomorfia de Hernandariinae é o tamanho desse par de apófises, sendo maiores ou de tamanho semelhante às apófises dos ângulos (caráter 11). Firmo & Pinto-da-Rocha (2002) caracterizam essas apófises como “(...) *tubercles* (...) *directed upwards*; (...)”, enquanto Soares & Soares (1984) citou “ (...) apófises pontiagudas e geminadas, (...)”. O direcionamento das apófises em Hernandariinae é oblíquo com uma variação polimórfica para cima ou para baixo. Todas as apófises, incluindo as dos grupos-externos, são pontiagudas e as apófises geminadas estão codificadas no caráter seguinte (10). Ocorre uma reversão em *Pseudotrogulus mirim*+*P. telluris*, reduzindo o seu tamanho (menor que as laterais, estado 1).

[10] Número e direcionamento das apófises centrais da margem anterior

- 0. separadas (fig. 80)
- 1. convergentes (fig. 1, 85, 88)
- 2. única (fig. 83)

consenso e melhor otimização: (L=3, ci=.66, ri=.87)

Soares & Soares (1984) propuseram as “apófises geminadas” como diagnose de Hernandariinae. De fato, todas as espécies componentes da subfamília na época, dos gêneros *Acrogonyleptes* e *Hernandaria*, apresentam as apófises convergindo no ápice (estado 1). Com a alocação de *Pseudotrogulus* (Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002), *Piassagera* e *Multumbo* (aqui propostas) na subfamília, mais 2 estados desse caráter são incluídos (estados 0 e 2). As 2 espécies de *Multumbo* apresentam apófises separadas (estado 0), como nos grupos-externos (*M. terrenus* apresenta os estados 0 e 1 polimorficamente). Como *Multumbo* tem um posicionamento basal na topologia aqui proposta para Hernandariinae, as apófises convergentes (estado 1) podem ser sinapomorfia da subfamília em otimização ACCTRAN, com reversão em *Multumbo*, ou ter surgido 2 vezes (DELTRAN): em *Acrogonyleptes*+*Hernandaria* e em *Pseudotrogulus*, mantendo a condição plesiomórfica (estado 0) em *Multumbo*. A apófise única aparece como autapomorfia de *Piassagera brieni* e polimorficamente, junto das apófises convergentes (estado 1), em *Pseudotrogulus mirim* e *P. telluris*.

[11] Apófises laterais da margem anterior do escudo dorsal (ordenado)

- 0. ausente
- 1. apófises pequenas
- 2. apófises grandes (fig. 1, 70, 80)

(L=4, ci=.50, ri=.80)

Essas apófises estão localizadas no ângulo da margem anterior com a margem lateral do prossoma, podendo ser 2 ou 3 de cada lado, simples ou ramificadas. Essa variação na quantidade é polimórfica na maioria das espécies de Hernandariinae. Dessa forma, a variação em relação ao tamanho dessas apófises foi a única possível de ser codificada para a análise cladística. Firmo & Pinto-da-Rocha (2002) citaram “*large tubercles* (...)” como possível sinapomorfia de Hernandariinae. Entretanto, na atual hipótese, as apófises grandes (estado 2) suportam *Mischonyx* como grupo-irmão de Hernandariinae, enquanto os estados 0 e 1 variam homplasticamente nos grupos-externos. Soares & Soares (1984) também citaram a presença de “(...) 2 ou 3 espinhos de cada lado

(...)”. Na atual proposta, porém, essas apófises teriam surgido muito antes, na base das subfamílias mais próximas.

[12] Dobramento e fileira de tubérculos na região entre o oculario e a margem anterior (ordenado)

- 0. ausente (fig. 1, 76, 97)
- 1. com tubérculos fracos (fig. 80, 81, 85, 86)
- 2. com tubérculos fortes (fig. 88-91, 163)

(L=3, ci=.66, ri=.83)

Surgiu em *Multumbo* e *Pseudotrogulus* (exceto *P. sp.n. 2*) um dobramento do tegumento entre o oculario e as margens anterior e lateral do prossoma, deixando a porção anterior a ele mais baixa que o restante posterior do escudo dorsal. Sobre esse dobramento ocorre um adensamento de tubérculos fortes e alinhados. No estado 2, que surge no ancestral de *P. mirim* + *P. telluris*, esses tubérculos tornam-se extremamente robustos e rombos e o dobramento mais alto. Essa porção mais baixa anterior ao dobramento também é lisa, a não ser pelas apófises da margem anterior, e não acumula detritos em sua superfície. Como todas essas mudanças ocorrem conjuntamente, foram tratadas como um único caráter.

[13] Par de elevações (tubérculos/espinhos) principal da área III (ordenado)

- 0. separados (fig. 21, 27, 88)
- 1. fundidos (fig. 45, 61, 76)
- 2. único (fig. 70)

(L=2, ci=1, ri=1)

A fusão dessas elevações é sinapomorfia de *Acrogonyleptes*. Essa fusão acontece em diversos graus polimorficamente, especialmente em *A. spinifrons*, podendo apenas a base estar fundida, com 2 ramos separados, ou apenas as pontas dos ápices separadas. Em *Acrogonyleptes sp.n. 1* esse caráter transforma-se autapomorficamente em um tubérculo único. Uma interessante evidência da ordenação desses estados é a presença, em um

espécime de *A. sp.n. 1*, de um estado intermediário onde a fusão dos tubérculos ainda é visível pelo ápice levemente bifurcado.

[14] Formato das elevações (tubérculos/espinhos) principais da área III (ordenado)

- 0. cônicos (fig. 19, 34, 86)
- 1. arredondados (fig. 14, 24, 73)
- 2. elípticos

(L=7, ci=.28, ri=.37)

Os tubérculos arredondados (estado 1) aparecem como plesiomorfia em *Hernandariinae*, estando em grande parte dos terminais utilizados na análise. Ocorrem 3 reversões (estado 0) independentes bastante tardias na subfamília. Os tubérculos elípticos (estado 2) têm ápices arredondados, mas formatos elípticos quando vistos de cima. Eles estão presentes apenas em *Mischonyx*, sendo utilizado como diagnóstico do gênero (Vasconcellos, 2003).

[15] Tamanho das elevações (tubérculos/espinhos) principais da área III (ordenado)

- 0. semelhantes aos da área II (fig. 19, 34, 84)
- 1. maiores que os da área II (fig. 14, 40, 58)
- 2. maiores que quaisquer outras elevações do corpo

(L=7, ci=.28, ri=.44)

O par principal de elevações da área III pode se distinguir das outras elevações do mesotergo pelo seu tamanho. Esse caráter foi codificado como uma relação do tamanho desse par de elevações com o do par da área II. Os tubérculos maiores da área III (estado 1) estão presentes na grande maioria dos terminais, havendo 4 mudanças independentes para os tubérculos semelhantes (estado 0) e 2 autapomorfias para os espinhos robustos e altos (estado 2), muito maiores que qualquer outra elevação do corpo.

[16] Dimorfismo sexual nas elevações principais da área III

- 0. ausente
- 1. presente

(L=5, ci=.20, ri=.63)

Em muitas espécies dos grupos-externos e de Hernandariinae, ocorre um dimorfismo sexual com as fêmeas portando o par de elevações principal da área III menores que os machos. Essas elevações mantêm o mesmo padrão morfológico entre macho e fêmea, apenas distinguindo-se no seu grau de desenvolvimento. A presença desse dimorfismo sexual parece ser bem antiga na filogenia de Gonyleptidae, sendo bastante comum em Gonyleptinae (presente em todos os terminais dessa subfamília dessa análise) e ocorrendo na espécie de Pachylinae utilizada (*Ogloblinia loretoensis*). Em Hernandariinae é o padrão basal, tendo o dimorfismo perdido 3 vezes independentemente: no grupo-*Multumbo*+, em 3 espécies de *Acrogonyleptes* e 2 de *Hernandaria*.

[17] Número de áreas (ordenado)

- 0. 3 (fig. 58, 76, 88)
- 1. 4 - área IV muito menor que área III (fig. 34, 36, 43)
- 2. 4 - área IV semelhante à área III (fig. 4, 6, 98)

(L=7, ci=.28, ri=.68)

Soares & Soares (1984) dividiram as espécies com dimorfismo sexual na perna IV, àquele momento os únicos hernandariíneos, em 2 gêneros: *Acrogonyleptes* com 3 áreas e *Hernandaria* com 4 áreas, alocando *H. una* em *Acrogonyleptes*. Entretanto, as presentes observações redefiniram um novo estado para *Hernandaria una* e mais 3 espécies novas, uma quarta área reduzida, como se fosse uma transição para a quarta área dos *Hernandaria sensu* Soares & Soares (1984). Essa área é evidenciada pela presença de, pelo menos, um par de tubérculos principais posteriores aos da área III. Nesse grupo de espécies ocorre também o delineamento dos sulcos das áreas pelo adensamento de grânulos (caráter 25, estado 1), o que também evidencia a quarta área. Com essa codificação, a presente proposta de classificação delimita *Hernandaria* como tendo 4 áreas (estados 1 e 2) e *Acrogonyleptes*

com 3 áreas, o que corrobora a diagnose de Soares & Soares (1984). Ocorrem 2 transições independentes dentro de *Hernandaria* para as 4 áreas bem delimitadas (estado 2). *Pseudotrogulus* sp.n. 2 também apresenta 4 áreas (estado 2) autapomorficamente.

[18] Manchas escuras nas pontas das áreas

- 0. ausentes
- 1. presentes

(L=1, ci=1, ri=1)

A presença de manchas escuras nos ângulos das áreas ocorre como sinapomorfia de *Pseudotrogulus*. Essas manchas fazem parte de uma pigmentação epidérmica, ou seja, sub-cuticular, que é mais densa e, portanto, mais escura, que ocorre principalmente nos ângulos anteriores da área I e posteriores da área III.

[19] Dimorfismo sexual na ornamentação da margem lateral do mesotergo

- 0. ausente
- 1. presente (fig. 168-169)

(L=4, ci=.25, ri=.62)

Nesse caso, o dimorfismo sexual é definido pelas elevações mais altas e fortes na fêmea quando comparadas com as do macho. Enquanto os machos apresentam tubérculos, as fêmeas apresentam espinhos. Esse dimorfismo surge 3 vezes em *Hernandariinae*: em 5 espécies de *Acrogonyleptes*, 2 de *Hernandaria* e como autapomorfia de *H. heloisae*.

[20] Tamanho dos tubérculos da margem lateral (ordenado)

- 0. semelhantes (fig. 6, 76, 93)
- 1. alguns maiores (fig. 55, 80, 85)
- 2. um maior (fig. 45, 50)

(L=6, ci=.33, ri=.66)

Essa ordenação é explicada pela forma com que aparece o estado 2. Esse tubérculo é maior quando comparado aos maiores do estado 1, sendo semelhantes no formato. O fato dos tubérculos do estado 1 terem uma gradação entre os menores e os maiores os aproximam em semelhança aos indiferenciados encontrados no estado 0. Assim, preferiu-se a ordenação de todo o padrão de tubérculos e grânulos da margem lateral, mais que a simples presença individual de tubérculos. A margem com alguns tubérculos maiores apareceu 3 vezes em Hernandariinae (estado 1): em 5 espécies de *Acrogonyleptes*, como sinapomorfia de *Multumbo* e como autapomorfia de *Pseudotrogulus funebris*. O tubérculo maior, diferenciado dos outros maiores, (estado 2) ocorre em 3 das 5 espécies de *Acrogonyleptes*.

[21] Tubérculos brancos na margem lateral

0. ausentes

1. presentes (fig. 172)

(L=4, ci=.25, ri=.66)

A presença de tubérculos brancos ocorre de forma polimórfica no escudo dorsal. As espécies que apresentam essa condição podem ter quantidades diferentes de tubérculos brancos, sendo mais prováveis os maiores de cada estrutura. Como ocorrem de forma independente tubérculos brancos na margem lateral e no restante do mesotergo, foram codificados em 2 caracteres diferentes. Algumas espécies têm tubérculos brancos apenas na margem lateral. Em Hernandariinae ocorre no grupo-*Multumbo*+

[22] Tubérculos e grânulos brancos na porção posterior do escudo dorsal

0. ausentes

1. presentes (fig. 172)

(L=4, ci=.25, ri=.25)

Aumentando a quantidade de tubérculos brancos no escudo dorsal em relação ao caráter anterior, algumas espécies apresentam, além desses tubérculos na margem lateral, tubérculos brancos na margem posterior e na área III e muitos grânulos brancos

principalmente na margem posterior. Essa condição surgiu como sinapomorfia de *Piassagera*+*Pseudotrogulus*. Os baixos índices de consistência e retenção (ci e ri) se devem ao aparecimento autapomórfico em *Gonyleptes fragilis* (grupo-externo) e 2 reversões em *Pseudotrogulus*.

[23] Grânulos brancos sobre todo o escudo dorsal

0. ausente

1. presente (fig. 170, 171)

(L=3, ci=.33, ri=.0)

Essas espécies apresentam todos os grânulos do escudo dorsal esbranquiçados. Ocorre em espécies filogeneticamente muito próximas, *Pseudotrogulus funebris*, *P. sp.n. 2* e *Piassagera brieni*, mas não constitui nenhum grupo e o caráter não apresenta sinal filogenético. Em DELTRAN, os grânulos brancos aparecem como autapomorfias dessas espécies, enquanto que em ACCTAN, surgiu como sinapomorfia de *Piassagera*+*Pseudotrogulus*, tendo uma reversão na base de 4 espécies de *Pseudotrogulus* e uma nova reversão para os grânulos brancos em *P. funebris*.

[24] Forma dos grânulos na porção anterior da área I

0. normal (fig. 11, 27, 80)

1. alongado (fig. 1, 36, 76)

(L=4, ci=.25, ri=.70)

Os grânulos da porção anterior da área I, mais concentrados nos seus ângulos externos, podem ser alongados horizontalmente para frente, tendo um formato elíptico. Na presente hipótese, surgiu como sinapomorfia de *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*, embora houvesse 2 reversões em espécies de *Hernandaria*.

[25] Distribuição dos grânulos nas áreas

0. homogênea (fig. 11, 45, 97)

1. mais concentrado próximos aos sulcos (fig. 6, 16, 90)

(L=3, ci=.33, ri=.83)

Nessa transformação, ocorre uma redução na densidade de grânulos no centro das áreas, ficando eles acumulados próximos aos sulcos. Essa condição (estado 1) aparece 3 vezes independentemente: como sinapomorfia de *Multumbo*, em 4 espécies de *Pseudotrogulus* e como sinapomorfia das espécies derivadas de *Hernandaria*, exceto o clado *H. armatifrons*+*H. scabricula*.

[26] Tamanho geral dos grânulos e tubérculos

0. pequenos (tubérculos da área I de tamanho menor que o diâmetro dos olhos) (fig. 40, 76, 80)

1. grandes (tubérculos da área I muito maior que os olhos) (fig. 88, 90)

(L=1, ci=1, ri=1)

O tamanho grande dos tubérculos e grânulos de *Pseudotrogulus telluris* e *P. mirim* são facilmente diferenciados dos outros terminais utilizados na análise.

[27] Tamanho e forma da granulação das áreas

0. semelhantes (fig. 21, 36, 90)

1. vários tamanhos e formas (fig. 45, 59, 76)

(L=3, ci=.33, ri=.75)

Muitas espécies apresentam variações no formato e tamanho dos grânulos do escudo dorsal. Muitos grânulos são irregulares, diferenciando-se do formato esférico do estado 0, e podem atingir diversos tamanhos. Notar que essa variação entre os grânulos é menor que a diferença entre esses e os tubérculos principais paramedianos das áreas,

sempre maiores. Na presente hipótese, essa variação (estado 1) é uma sinapomorfia de *Acrogonyleptes*, ocorrendo também nos grupos-externos em *Mischonyx* e *Gonyleptes fragilis*.

[28] Densidade geral da granulação (ordenado)

- 0. baixa (grânulos esparsos e muitas porções do escudo dorsal lisas)
- 1. média (grânulos espalhados por todo o escudo dorsal) (fig. 6, 88, 93)
- 2. alta (grânulos praticamente justapostos) (fig. 1, 27, 80)

(L=7, ci=.28, ri=.70)

Esse caráter é considerado independentemente do caráter [25], onde ocorre uma redução na densidade pela concentração de grânulos próximo aos sulcos. Dessa forma, a alta densidade de grânulos (estado 2) é sinapomorfia de *Hernandariinae*, confirmando caracterização dada por Soares & Soares (1984) para a subfamília. As espécies que apresentam grânulos acumulados próximos aos sulcos (caráter [25]) apresentam alta densidade nessas porções das áreas e em todo o restante do corpo. Ocorrem reversões a uma densidade média (estado 1) em *Hernandaria heloisae* e 3 espécies de *Pseudotrogulus*, onde ocorre redução na densidade mesmo na granulação próxima aos sulcos. Em *P. mirim* e *P. telluris* a densidade é menor principalmente na área III e é acompanhada pelo aumento no tamanho dos grânulos (caráter [26]).

Ventre

[29] Profundidade das áreas estigmática e genital

- 0. ausente
- 1. mais para dentro que a coxa IV

(L=3, ci=.33, ri=.60)

Ocorre como sinapomorfia do grupo-*Multumbo*+ (em ACCTRAN) um rebaixamento do tegumento das áreas estigmática (exceto na margem posterior) e genital e porções proximais das coxas. Essa transformação ocorre em conjunto com a perda da

camuflagem e menor densidade de grânulos nessas regiões (caracteres [30] e [31]). Ocorrem reversões (estado 0) em *Piassagera brieni* e *Pseudotrogulus* sp.n. 1 (ACCTTRAN).

[30] Camuflagem de detritos das áreas estigmática e genital

0. presente

1. ausente

(L=1, ci=1, ri=1)

Nas espécies que têm camuflagem de detritos (caráter [8]), ocorre uma perda nessas áreas ventrais no grupo *Multumbo+*. Ela ocorreu em conjunto com o caráter anterior, embora não haja reversão em nenhuma das espécies. Além da ausência de camuflagem nessa região ventral do corpo, o caráter [12] (estados 1 e 2) descreve também a ausência de camuflagem na porção mais anterior do escudo dorsal em 6 das 7 espécies que apresentam o estado 1 no presente caráter, do grupo-*Multumbo+*.

[31] Ornamentação da área estigmática e genital (ordenado)

0. granulação normal

1. par de tubérculos mais alguns poucos grânulos

2. apenas o par de tubérculos

(L=3, ci=.66, ri=.85)

A perda de camuflagem em algumas regiões do corpo em espécies do grupo-*Multumbo+* é acompanhada pela redução da granulação. Na transformação para o estado 1 do presente caráter, ocorre uma redução significativa na densidade de grânulos na área estigmática, quando comparada ao resto do corpo. Essa é uma das sinapomorfias do grupo-*Multumbo+* (fig. 1). No ancestral de *Pseudotrogulus telluris* + *P. mirim*, os grânulos desaparecem deixando lugar a apenas um par de tubérculos (estado 2). Ocorre uma reversão para a granulação normal (estado 0) em *Pseudotrogulus* sp.n. 2.

[32] Granulação da coxa IV

0. normal

1. mais densa e alta

(L=2, ci=.50, ri=.66)

As transformações descritas nos caracteres anteriores ([29], [30] e [31]) no ventre do animal são acompanhadas em *Pseudotrogulus* pela granulação mais densa e alta na coxa IV e margem posterior da área estigmática. Essa granulação diferenciada torna maior o contraste entre a coxa IV e as áreas adjacentes quase lisas, sem camuflagem de detritos e mais profundas (caracteres [29], [30] e [31]). O presente caráter é sinapomorfia de *Pseudotrogulus* com uma reversão em *P. sp.n. 1*.

Tergitos livres

[33] Dimorfismo sexual na ornamentação da margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres

0. ausente

1. presente (fig. 168x169)

(L=4, ci=.25, ri=.75)

Vários terminais dessa análise filogenética dos grupos-externos e Hernandariinae possuem dimorfismo sexual no mesotergo e tergitos livres (caracteres [16], [19] e [33]). As fêmeas dessas espécies apresentam uma forte armação na margem posterior do mesotergo e nos tergitos livres, como na margem lateral (caráter [19]), mesmo os machos apresentando apenas tubérculos arredondados. Apesar da semelhança e congruência entre as espécies que apresentam esse dimorfismo na margem lateral (caráter [19]) e na porção posterior do corpo (caráter [33]), elas surgiram em momentos diferentes. O dimorfismo na porção posterior é sinapomorfia de *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*, surgindo muito antes que o dimorfismo na margem lateral, que apareceu 3 vezes homoplasticamente dentro desse grupo. *Acrogonyleptes granulatus* é a única espécie que tem dimorfismo na margem lateral e não o apresenta na porção posterior do corpo.

[34] Ornamentação dos tergitos livres II e III dos machos (L=4, ci=.25, ri=.78)

0. tubérculos de tamanhos semelhantes (fig. 6, 36, 80)

1. espinho ou tubérculo bem maior (fig. 11, 55, 76)

(L=4, ci=.25, ri=.78)

A armação dos tergitos e margem posterior do escudo dorsal têm uma variação polimórfica muito alta se observado cada estrutura ou segmento independentemente. Dessa forma, foi necessária uma codificação que generalizasse essa variação para buscar um sinal filogenético (ver Discussão em Análise Cladística). Como a presença/ausência desses espinhos na margem posterior e o tergito livre I variam muito mais intraespecificamente, só foram utilizados como caráter cladístico os tergitos livres II e III. Essa armação é ímpar, com um espinho mais forte mediano (estado 1), diferenciado das outras elevações, ou não existe essa diferenciação (estado 0). Os segmentos com armação ímpar (estado 1) são plesiomórficos para a raiz de *Hernandariinae*, havendo transformação aos tergitos sem tubérculos ímpares diferenciados como sinapomorfia do clado derivado de *Hernandaria* (exceção do clado *H. armatifrons* + *H. scabricula*, mais basal), sinapomorficamente em *Multumbo* e como autapomorfia de *Pseudotrogulus* sp.n. 2. A alta convergência com o padrão filogenético geral pode corroborar esse tipo de codificação mais genérica, como o *reflective data set* (Pogue & Mickevich, 1990, ver Discussão).

[35] Ornamentação dos tergitos livres II e III das fêmeas (L=4, ci=.25, ri=.78)

0. tubérculos de tamanhos semelhantes

1. espinho bem maior

(L=4, ci=.25, ri=.62)

Como ocorre dimorfismo sexual na porção posterior do corpo (caráter [33]), é necessário codificar um caráter diferente para os dois sexos para a ornamentação dos tergitos, o que também acontece nos próximos caracteres ([36] e [37], [38] e [39]). Entretanto, não são todas as espécies com esse dimorfismo que foram codificadas em estados diferentes entre esse e o caráter anterior. Isso acontece porque em *Acrogonyleptes* e

Hernandaria armatifrons+*H. scabricula* ocorre um dimorfismo no tamanho das elevações, mas o padrão ímpar de ornamentação é semelhante. Assim, no caso das fêmeas, todas as espécies com dimorfismo sexual na porção posterior do corpo apresentam armação ímpar nos tergitos livres II e III (caráter [34]).

[36] Elevações da margem posterior do escudo dorsal ao tergito livre III dos machos

- 0. tergitos II e III com elevações bem maiores (fig. 49, 89, 93)
- 1. semelhantes a crescentes (maiores posteriormente, gradativamente até o tergito livre III) (fig. 58, 81, 98)
- 2. decrescentes (maiores anteriormente, na margem posterior) (fig. 14, 19, 79)

(L=8, ci=.25, ri=.53)

Distingui-se 3 estados na relação de tamanho das elevações da margem posterior e dos tergitos livres. Podem ter as elevações dos tergitos livres II e III muito maiores que as dos segmentos anteriores, serem crescentes gradativamente ou serem elevações maiores na margem posterior, decrescendo em direção ao tergito livre III. Esse caráter também foi codificado separado para os machos e as fêmeas (caracteres [36] e [37]). Nos machos, a ornamentação crescendo gradativamente (estado 1) ocorre na grande maioria dos terminais, sendo a condição plesiomórfica no nível da subfamília. Muda para as elevações diferenciadas nos tergitos livres II e III (estado 0) em 3 espécies derivadas de *Acrogonyleptes* e 4 espécies de *Pseudotrogulus*. As elevações decrescentes (estado 2) apareceram 4 vezes independentemente, 3 delas autapomórficas, em *Hernandariinae*.

[37] Elevações da margem posterior do escudo dorsal ao tergito livre III das fêmeas

- 0. tergitos II e III com elevações bem maiores
- 1. semelhantes a crescentes (maiores posteriormente, gradativamente até o tergito livre III)
- 2. decrescentes (maiores anteriormente, na margem posterior)

(L=6, ci=.33, ri=.60)

Nas fêmeas, a evolução desse caráter ocorreu como nos machos (caráter [36]). Entretanto, houve apenas 2 mudanças para o padrão decrescente (estado 2) em *Hernandariinae*. Enquanto os machos de *Acrogonyleptes* sp.n. 2 e *Hernandaria armatifrons* mudaram para o padrão decrescente (estado 2), as fêmeas dessas espécies mantiveram a condição primitiva, gradativamente crescente (estado 1).

[38] Formato das elevações da margem posterior e tergitos livres dos machos

0. tubérculos cônicos ou espinhos (fig. 30, 73, 95)

1. tubérculos arredondados (fig. 43, 62, 98)

(L=7, ci=.14, ri=.57)

A forma das elevações da porção posterior do corpo varia bastante entre os segmentos, ou seja, margem posterior ao tergito livre III, e também é polimórfica. No estado 0, a margem posterior pode ter tubérculos cônicos e baixos e o tergito livre III um alto espinho mediano, enquanto no estado 1 pode haver tubérculos pequenos e arredondados a tubérculos altos com ápices rombos, mantendo sempre uma única condição em cada espécie, apesar do polimorfismo. O padrão de forma dessas elevações evoluiu independentemente dos caracteres anteriores ([34] a [37]), relacionados ao posicionamento e relação de tamanho das elevações da margem posterior e tergitos livres I-III. O dimorfismo sexual nesses segmentos do opistossoma também se reflete nesse caráter. No macho, os tubérculos arredondados são plesiomórficos no nível da subfamília, tornando-se cônicos 4 vezes independentemente: em *Piassagera brieni*, em 2 espécies de *Pseudotrogulus*, 3 de *Acrogonyleptes* e 5 de *Hernandaria*.

[39] Formato elevações da margem posterior e tergitos livres das fêmeas

0. espinhos

1. tubérculos arredondados

(L=4, ci=.25, ri=.66)

As fêmeas são armadas nas espécies com dimorfismo sexual na porção posterior do opistossoma. As fêmeas mantêm-se armadas primitivamente em

Acrogonyleptes+*Hernandaria* e mudam para tubérculos arredondados em *Multumbo* e 3 espécies de *Pseudotrogulus*.

[40] Elevação muito grande no tergito livre III

0. ausente (fig. 53, 95, 98)

1. presente (fig. 84, 86, 91)

(L=3, ci=.33, ri=.33)

Algumas das espécies com uma elevação ímpar central na margem posterior do opistossoma e tergito livres (caracteres [34] e [35], estados 1) e com tergitos livres II e III com elevações maiores que os segmentos anteriores (caracteres [36] e [37], estados 1 e 2) apresentam uma elevação central no tergito III maior que qualquer outra elevação do corpo. Pode atingir o caso extremo de *Piassagera brieni*, onde o grande espinho do tergito livre III é maior que o escudo dorsal. Ocorre em 3 espécies de *Pseudotrogulus* também.

[41] Pente de grânulos mais altos na elevação principal do tergito livre III

0. ausente (fig. 88, 90)

1. presente (fig. 83, 85)

(L=2, ci=.50, ri=0)

Apesar do aspecto idêntico do pente de grânulos laterais sobre o espinho central que *Piassagera brieni* e *Pseudotrogulus funebris* apresentam, a hipótese filogenética proposta mostra esse caráter ser homoplástico, autapomórfico para ambas.

Palpo

[42] Fêmur do palpo

0. robusto (diâmetro semelhante à tíbia e ao tarso) (fig. 100, 101)

1. fino (diâmetro muito menor que a tíbia eo tarso) (fig. 102)

(L=2, ci=.50, ri=.80)

Sinapomorfia das 3 espécies mais derivadas de *Acrogonyleptes*, o grupo-A. sp.n. 1+. O outro surgimento ocorre no grupo-externo independentemente, congruente com a análise filogenética para as subfamílias de Gonyleptidae (Pinto-da-Rocha, 2002), que aponta esse caráter como sinapomorfia de Progonyleptoidellinae + Caelopyginae + Sodreaninae.

[43] Ventre do tarso do palpo

0. reto (fig. 100, 101)

1. convexo (fig. 102)

(L=2, ci=.50, ri=.83)

Essa transformação ocorre junto com o caráter [42], ou seja, animais de palpo alongado apresentam o seu tarso convexo. Ocorre o mesmo nas subfamílias citadas acima. Pinto-da-Rocha (2002) apontou esse caráter como sinapomorfia de Hernandariinae + Progonyleptoidellinae + Caelopyginae + Sodreaninae. Entretanto, no presente estudo, existe maior semelhança do formato do tarso do palpo entre os Hernandariinae, exceto o grupo-*Acrogonyleptes* sp.n. 1+, com os das espécies utilizadas como grupo-externo. Assim, surgiu duas vezes, uma para Hernandariinae, no grupo-*Acrogonyleptes* sp.n. 1+, e outra para as outras subfamílias, Progonyleptoidellinae (*Progonyleptoidellus striatus*) + Caelopyginae + Sodreaninae.

[44] Armação ectal do tarso do palpo (L=4, ci=.25, ri=.50)

0. liI (fig. 101)

1. II (fig. 100, 102)

Também é totalmente congruente com os caracteres anteriores. A pequena seta que existe entre as maiores do tarso do palpo (estado 0) reduz e fica posicionada mais para dentro, para junto das fileiras de pequenas setas paramedianas no estado 1. Nas 3 subfamílias mencionadas acima, essa transformação ocorre com a regularidade que essas fileiras adquirem (caráter [45]). Essas fileiras também foram citadas por Pinto-da-Rocha (2002) como sinapomorfia de Hernandariinae + Progonyleptoidellinae + Caelopyginae +

Sodreaninae. Da mesma forma do caráter [42] e [43], só encontrei essa condição no grupo-*Acrogonyleptes* sp.n. 1+ em Hernandariinae. O estado 1 ocorre também como autapomorfia de *Hernandaria heloisae*, porém sem os outros processos de regularidade das fileiras ventrais e alongamento do palpo (caracteres [42], [43] e [45]).

[45] Par de fileiras regulares longitudinais medianas de pequenas setas no ventre do tarso do palpo

0. ausente

1. presente

(L=1, ci=1, ri=1)

Essas fileiras são diferenciadas pela regularidade e formato das setas. Esse caráter foi corroborado como sinapomorfia de Progonyleptoidellinae (*Progonyleptoidellus striatus*) + Caelopyginae + Sodreaninae (Pinto-da-Rocha, 2002), embora não tenha observado esse e os caracteres [42] e [44] em *Gonyleptoides marumbiensis* (Progonyleptoidellinae). Tais fileiras também não ocorrem em Hernandariinae.

Pernas

[46] Tubérculos ventrais da perna I

0. normais (fig. 15, 82)

1. mais altos e fortes (fig. 5, 44, 92)

(L=3, ci=.33, ri=.83)

Esses tubérculos tornam a perna I destes animais mais fortes do que as posteriores - pernas II-III dos animais com dimorfismo sexual na perna IV e perna II-IV dos animais sem o dimorfismo. Tem dois surgimentos independentes, como sinapomorfias de *Pseudotrogulus* e *Hernandaria* (com reversão em *H. scabricula*, em ACCTTRAN).

[47] Basitarso I do macho inflado

- 0. ausente (fig. 99)
- 1. presente (fig. 87)

(L=6, ci=.16, ri=.54)

As 3 espécies de Gonyleptinae, as 2 de Progonyleptoidellinae e a de Sodreaninae utilizadas como grupos-externos apresentam esse dimorfismo sexual no basitarso I. Assim, mantêm-se como simplesiomorfia em *Multumbo* e *Piassagera*, sendo a perda do dimorfismo constitui sinapomorfias de *Pseudotrogulus* e *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*. O basitarso inflado no macho surge novamente como autapomorfia de *Pseudotrogulus funebris* e *Hernandaria* sp.n.3.

[48] Número de tarsômeros da perna I (ordenado)

- 0. maior que 8
- 1. 6 e 7
- 2. 5
- 3. 3

(L=3, ci=.75, ri=.91)

Apesar do grande polimorfismo geralmente encontrado no número de tarsômeros das pernas, no caso dos tarsos I e III, esse caráter mostrou-se conservativo e com bom sinal filogenético. A redução para 5 tarsômeros é sinapomorfia de Hernandariinae, com reversão para 6 em *Multumbo*, em ACCTAN, ou houve 2 reduções independentes para 5 tarsômeros: como sinapomorfia de *Piassagera brieni*+*Pseudotrogulus* e *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*. Os 6 tarsômeros é simplesiomórfico para os grupos-externos, havendo aumento no número de tarsômeros apenas em Caelopyginae+Progonyleptoidellinae (*Progonyleptoidellus striatus*), caráter diagnóstico dessas subfamílias citado por Soares & Soares (1985a) e Kury & Pinto-da-Rocha (1997). Seis e sete tarsômeros foram codificados no mesmo estado porque 7 segmentos ocorre apenas polimorficamente com 6 em *Gonyleptoides marumbiensis*.

[49] Número de tarsômeros da perna III (ordenado)

0. maior que 16

1. 9

2. 7

3. 6

4. 5

(L=10, ci=.40, ri=.66)

O estado plesiomórfico de Hernandariinae é o de 7 tarsômeros, mantendo-se em *Multumbo* e *Piassagera brieni*. O número de tarsômeros da perna III reduz, como na perna I, mudando para 6 segmentos 2 vezes, como sinapomorfia de *Pseudotrogulus* e *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*. Reduz para 5 segmentos como autapomorfia de *Pseudotrogulus* sp.n. 2 e reverte para 7 em 4 espécies de *Acrogonyleptes*, o que não ocorre na perna I. Ocorre um aumento no número em Progonyleptoidellinae+Caelopyginae, citado também por Soares & Soares (1985a) e Kury & Pinto-da-Rocha (1997).

[50] Metatarso robusto

0. ausente

1. presente

(L=2, ci=.50, ri=0)

O astrágalo do metatarso IV foi citado por Kury & Pinto-da-Rocha (1997) como uma sinapomorfia de Progonyleptoidellinae. Na presente análise foram usados apenas 2 terminais dessa subfamília que resultou no seu polifiletismo. Entretanto, o número de terminais dos grupos-externos está muito sub-amostrado para se chegar a maiores conclusões sobre a relação das subfamílias próximas a Hernandariinae.

[51] Homogeneidade na armação das pernas

0. ausente (fig. 87, 92)

1. presente (fig. 20, 44)

(L=2, ci=.50, ri=.85)

As espécies com essa homogeneidade apresentam os tubérculos das pernas de mesmo tamanho e forma, exceto no fêmur IV, e organizados regularmente em fileiras retas. É sinapomorfia de *Hernandaria*, com uma reversão em *H. sp.n.3*.

[52] Tubérculos ventrais nos fêmures das pernas II-IV

0. de tamanhos semelhantes

1. poucos tubérculos maiores (fig. 94)

(L=2, ci=.50, ri=.66)

Esse é o único caráter que está presente na perna IV do macho e da fêmea, já que está presente apenas em animais sem dimorfismo sexual nessa perna. Também são diferentes dos fortes tubérculos presentes no fêmur I de algumas espécies (caráter [46]). Eles estão posicionados de forma esparsa e se diferenciam em tamanho de todos os outros tubérculos, sendo que as pernas dessas espécies são inermes. Esses tubérculos diferenciados surgem como sinapomorfia de *Pseudotrogulus*, com uma reversão em *P. telluris*.

[53] Dimorfismo sexual na armação da perna IV

0. presente (fig. 168x169)

1. ausente

(L=2, ci=.50, ri=.83)

A grande maioria dos gonileptídeos apresenta esse dimorfismo, onde os machos apresentam a perna IV armada de fortes apófises, tubérculos e espinhos. Recentes observações (Osses *et al.*, 2005; Machado & Macías-Ordóñez, 2007b) sobre o comportamento de algumas espécies apontam que os machos utilizam essa armação em lutas com outros machos da mesma espécie. Existe uma ambiguidade na evolução da perda desse dimorfismo na presente hipótese filogenética. Essa ambiguidade é causada pelo posicionamento de *Multumbo dimorphicus*, espécie com dimorfismo sexual, dentro do grupo-*Multumbo*+ formado por todas as outras espécies sem esse dimorfismo (*Multumbo*

terrenus, *Piassagera brieni* e *Pseudotrogulus* spp.). Assim, ou ocorreram 2 perdas independentes em espécies próximas, mesmo tendo havido muitas poucas perdas desse dimorfismo em Gonyleptidae, ou houve uma única perda com reversão para o dimorfismo em *M. dimorphicus*, acompanhado pelo mesmo padrão de armação da condição primitiva.

[54] Armação prolateral distal do fêmur IV da fêmea

0. ausente

1. presente (fig. 169)

(L=4, ci=.25, ri=.57)

Fêmeas com espinhos na porção distal prolateral do fêmur IV surgiram na base de *Acrogonyleptes*+*Hernandaria* (em ACCTTRAN). Nesse caso, perderam essa armação logo no próximo nó, no grupo-*H. una*+. As fêmeas de *Acrogonyleptes* apresentam espinhos retrolaterais e dorsais na porção basal do fêmur IV. Porém, como o posicionamento desses espinhos é diferente para cada espécie, preferi não codificar essa armação em um caráter para a análise cladística.

Caracteres sexuais secundários da perna IV do macho

[55] Curvatura da apófise da coxa IV

0. ausente (fig. 1, 59)

1. presente (fig. 6, 21)

(L=5, ci=.20, ri=.20)

A apófise é levemente curva para frente. Esse caráter não apresenta nenhum sinal filogenético para o grupo interno, surgindo 2 vezes como autapomorfia em *Hernandaria una* e *H. heloisae*, dentro da subfamília.

[56] Apófise dorso-basal do fêmur IV

- 0. ausente (fig. 94)
- 1. presente (fig. 26, 77)

(L=3, ci=.33, ri=.0)

Essa apófise está ausente em 3 espécies do grupo-externo de forma independente. Assim, esse caráter não apresenta nenhum sinal filogenético.

[57] Formato da apófise dorso-basal do fêmur IV

- 0. baixa, sem ramificação (fig. 2)
- 1. baixa, ramo interno maior que o externo (fig. 7, 63-65)
- 2. alta, ramo interno direcionado para cima e muito maior que o externo (fig. 28, 37)
- 3. alta, ramos de tamanhos próximos (fig. 56, 77)

(L=8, ci=.37, ri=.50)

A hipótese inicial de similaridade entre os estados está associada mais com o tamanho da apófise e a simetria no tamanho entre os seus ramos apicais que com o seu formato, com variações autapomórficas. Como a apófise única (estado 0), sempre curva pra dentro, ocorre em 3 espécies de Gonyleptinae (*Gonyleptes fragilis* e *Mischonyx* spp.), em Progonyleptoidellinae (*Progonyleptoidellus striatus*) e em *Multumbo dimorphicus*, essa condição é plesiomórfica no nível de Hernandariinae e talvez das subfamílias próximas, apesar das muitas perdas que ocorreram nos grupos-externos e nos Hernandariinae sem dimorfismo sexual na perna IV. A apófise bifurcada (estado 1) surgiu como sinapomorfia de *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*. Nesses gêneros ainda houve 2 mudanças independentes para a apófise com o ramo interno alto (estado 2) e 3 autapomórficas para a apófise alta com ramos semelhantes (estado 3). Embora as apófises do estado 3 sejam similares na altura e tamanho de seus ramos, a autapomorfia das 3 espécies é corroborada pela diferença na forma da base e ramos dela.

[58] Forma do fêmur IV

- 0. curvo para dentro (fig. 13, 26, 72)
- 1. reto a curvo para fora (fig. 18, 38, 42)

(L=3, ci=.33, ri=.75)

No estado 0, o fêmur IV é curvo para dentro na altura da apófise dorso-basal ou mais baixo e curvo para fora no ápice, formando um “S”. Esses fêmures também são curvos para cima. No estado 1, o fêmur é reto ou levemente curvo para fora, sendo polimórfica essa variação e de difícil diferenciação. Todas as fêmeas de *Hernandariinae* têm o primeiro padrão. Nos machos, o fêmur reto ou curvo para fora (estado 1) surge como sinapomorfia do clado de 6 espécies mais derivado de *Hernandaria* em *Hernandariinae*.

[59] Distribuição dos espinhos retrolaterais do fêmur IV

- 0. em toda a extensão
- 1. crescentes apicalmente (fig. 3, 18, 78)
- 2. 1 a 2 medianos maiores (fig. 13, 23, 57)
- 3. aproximadamente 3 medianos maiores (fig. 8, 29, 72)
- 4. ausentes

consenso: (L=12, ci=.33 ri=.33)

melhor otimização: (L=11, ci=.36 ri=.41)

Essa armação é bastante característica para cada espécie, sendo difícil encontrar similaridades. Foi possível então codificar de acordo com a posição dos espinhos maiores e sem ordenação. Em *Hernandariinae*, o padrão com 1 ou 2 espinhos medianos muito maiores que os outros (estado 2) é plesiomórfico, mudando autapomorficamente 3 vezes. O padrão com espinhos crescentes em direção distal (estado 1) suportam o clado das 6 espécies mais derivadas de *Hernandaria*. A partir dessa condição, *H. heloisae* e *H. sp.n.* 1 apresentam o padrão com 3 espinhos medianos (estado 3). Essa transformação é incongruente com o caráter [1] (estado 1), o que resulta em 2 topologias para a análise cladística. Os espinhos altos no oculario (caráter [1], estado 1) suportam *H. heloisae* espécie-irmã de *H. setulosa*.

[60] Espaço inerme anterior ao maior espinho mediano retrolateral do fêmur IV

- 0. ausente (fig. 13, 23, 78)
- 1. presente (fig. 48, 52, 66)

(L=5, ci=.20, ri=.20)

Essas espécies apresentam um espaço maior entre o maior espinho do fêmur e o próximo espinho em direção proximal que entre qualquer outro par de espinhos. Em *Hernandariinae*, suporta *Acrogonyleptes exochus* espécie-irmã de *A. granulatus*.

[61] Tubérculos altos mediano-ventrais no fêmur IV

- 0. ausente (fig. 77)
- 1. presente (fig. 26)

(L=2, ci=.50, ri=0)

Alguns tubérculos da região mediana ventral do fêmur IV dos machos são muito maiores e concentrados que os outros tubérculos do segmento, exceto os espinhos retrolaterais. Não apresentam nenhum sinal filogenético, embora apareça como autapomorfia em espécies próximas: *Hernandaria una* e *H. sp.n.3* e esses tubérculos serem muito semelhantes. A única diferença é o grau de desenvolvimento desses tubérculos, muito mais fortes e altos em *H. una*.

Placa ventral

[62] Formato geral da placa ventral

- 0. afilada no ápice (Yamaguti, 2006, fig. 90)
- 1. retangular (fig. 123, 128, 130)
- 2. quadrada (fig. 151, 156, 158)

(L=5, ci=.40, ri=.70)

O formato geral desse caráter reflete mais a relação comprimento/largura da placa ventral. A placa ventral retangular (estado 1) é mais comum nos grupos-externos e se mantêm em *Acrogonyleptes*+*Hernandaria*. A placa quadrada (estado 2) surge como sinapomorfia do grupo-*Multumbo*+. As homoplasias surgem apenas no grupo-externo.

[63] Concavidade do ápice

0. ausente

1. 'U' raso e largo (fig. 108, 156, 158)
2. 'U' fundo e largo (fig. 119, 121, 126)
3. 'U' fundo e estreito (fig. 134, 147, 151)

(L=7, ci=.42, ri=.77)

Kury (1992), Kury & Pinto-da-Rocha (1997) e Pinto-da-Rocha (2002) apontaram a concavidade no ápice da placa ventral como sinapomorfia das subfamílias Gonyleptinae, Hernandariinae, Progonyleptoidellinae, Caelopyginae e Sodreaninae. Na presente hipótese filogenética, foi confirmado o surgimento desse caráter, com o formato mais raso descrito no estado 1. Essa condição se mantêm em *Multumbo* e *Pseudotrogulus*. A concavidade torna-se mais profunda (estado 2), aproximadamente na metade da placa ventral, em parte dos grupos-externos e independentemente em *Hernandaria*. Em *Acrogonyleptes* torna-se bem estreita (estado 3), estando restrita ao centro da placa.

[64] Lobos laterais da placa ventral (ordenado)

0. ausente (fig. 106, 108, 121)

1. presente e pequeno (fig. 119, 126, 156)
2. presente e grande (fig. 130, 134, 147)

(L=7, ci=.28, ri=.50)

Esses são os lobos laterais onde estão inseridas as setas basais da placa ventral. Kury (1992) cita a presença desse lobo como sinapomórfico para o clado Gonyleptinae, Hernandariinae, Progonyleptoidellinae, Caelopyginae e Sodreaninae. Na presente análise foi observada a presença desse lobo também no único Pachylinae (*Ogloblinia loretoensis*)

utilizado, de posicionamento basal. Em *Hernandariinae*, o estado 1 se mantém em vários grupos, sendo que o lobo aumenta de tamanho (estado 2) como sinapomorfia de *Acrogonyleptes* e em um par de espécies-irmãs de *Hernandaria*. Em *Hernandaria* também ocorre uma reversão para a ausência do lobo (estado 0) em 3 espécies derivadas.

[65] Linha de setas basais

0. oblíqua (fig. 107, 122, 159)

1. transversal (fig. 120, 131, 157)

(L=7, ci=.14, ri=.60)

A fileira oblíqua (estado 0) é caracterizada pelo posicionamento mais distal das setas dorsais na base da placa ventral, enquanto a fileira transversal (estado 1) é reta. Em *Hernandariinae*, a fileira transversal pode ser uma sinapomorfia da subfamília, com reversão sinapomórfica em *Pseudotrogulus* e autapomórfica em *Multumbo dimorphicus* (ACCTAN) ou sinapomorfia de *Acrogonyleptes* + *Hernandaria* (DELTRAN). Ocorreu mais uma reversão ao padrão oblíquo (estado 0) no grupo de 4 espécies mais derivada de *Hernandaria*. O baixo índice de consistência (ci) se deve principalmente as autapomorfias ocorridas nos grupos-externos.

[66] Micro-setas subapicais no estilo

0. ausente (fig. 122, 127, 149)

1. presente (fig. 120, 131, 160)

(L=6, ci=.16, ri=.66)

Pinto-da-Rocha (2002) citou que a presença dessas micro-setas poderia ser sinapomorfia para o clado *Gonyleptinae*, *Hernandariinae*, *Progonyleptoidellinae*, *Caelopyginae* e *Sodreaninae*. Na presente análise, essas micro-setas não foram observadas em *Sphaerobunus fulvigranulatus* e *Mischonyx* spp., assim como na maioria das espécies de *Hernandariinae*. Entretanto, pela dificuldade de visualização dessas setas e sub-amostragem dos terminais dos gupos-externos, torna-se pouco conclusiva a evolução do caráter. Em *Hernandariinae*, aparecem (estado 1) 3 vezes independentemente: no grupo-

Multumbo+, em 3 espécies derivadas de *Acrogonyleptes*, em *Hernandaria armatifrons* + *H. scabricula* e como autapomorfia de *H. sp.n. 3*.

[67] Processo dorsal granuloso na glândula

0. ausente

1. presente (fig. 137, 144, 145)

(L=1, ci=1, ri=1)

Esse processo dorsal, bastante característico, pelo seu formato e presença de verrucosidades, é sinapomorfia de *Acrogonyleptes spinifrons* + *A. pectinifemur*.

3.4.2. Os clados de *Hernandariinae* e a sua nova taxonomia

A hipótese filogenética apresentada nesse estudo, representada por duas árvores mais parcimoniosas na análise cladística ($L=277$, $CI=.35$ e $RI=.68$, fig. 173), confirma *Hernandariinae* como táxon monofilético. Na presente proposta, *Hernandariinae* é composto por 2 grandes clados, os opiliões com dimorfismo sexual na perna IV, ou seja, com os machos com forte armação principalmente na coxa e fêmur IV, e o grupo com dominância de espécies sem dimorfismo sexual na perna IV, ou seja, com os 2 sexos semelhantes.

O clado com dimorfismo sexual na perna IV corresponde basicamente a *Hernandariinae sensu* Soares & Soares (1984). Esses autores revalidaram a subfamília em 1984 incluindo *Acrogonyleptes* e *Hernandaria*, com quatro espécies cada e *Ariaeus*, monotípico. Eles não estudaram o espécime-tipo de *Ariaeus tuberculatus*, observando que a espécie poderia não fazer parte de *Hernandariinae* e a manteria, como quando de sua descrição (Sørensen, 1932), apenas “provisoriamente”. Apesar de não ter sido possível a inclusão dessa espécie na presente análise filogenética, pelo tipo ser uma fêmea e possuímos apenas uma fotografia dela, decidimos realocá-la em *Gonyleptinae* (ver “Taxonomia”). Entretanto, a delimitação dos gêneros muda em parte, o que modifica as suas diagnoses e a composição das espécies. Soares & Soares (1984) classificaram os gêneros de acordo com o número de sulcos das áreas, quatro em *Acrogonyleptes* e dois ou cinco em *Hernandaria*, a armação dos tergitos livres (armado e inerme), a fusão dos tubérculos da área III (fundidos e separados) e a presença de altos espinhos convergentes no oculario em *Hernandaria*. Entretanto, os autores não explicaram a alocação de *Proweyhia una* em *Acrogonyleptes*, já que essa espécie não possui os tergitos armados nos machos e tem os tubérculos da área III separados. Além disso, incluíram *Metagonyleptes armatifrons*, espécie monotípica descrita de uma fêmea, erroneamente sinonimizada com *Acrogonyleptes spinifrons*, mesmo sem estudar os tipos dessas espécies.

Na atual hipótese, *Acrogonyleptes unus* e *A. armatifrons* são realocadas em *Hernandaria* - a segunda é sinonimizada com *Hernandaria calcarata*. *Hernandaria* é redelimitado pelas seguintes sinapomorfias (não-ambíguas): quatro áreas achatadas no mesotergo, ou seja, com os sulcos bem rasos entre elas (caracteres [6] e [17]), e tubérculos

das pernas organizados em fileiras regulares e semelhantes entre si (caráter [51]). Com otimização ACCTTRAN, ainda é sinapomorfia do gênero o fêmur I com tubérculos ventrais fortes (caráter [51]) e, em DELTRAN, uma concavidade distal da placa ventral do pênis mais profunda que o restante dos grupos. Os espinhos altos (caráter 1) aparecem pelo menos duas vezes no gênero e mais quatro espécies novas que apresentam tubérculos baixos e convergentes.

Acrogonyleptes agora é formado por seis espécies, duas novas, duas já alocadas por Soares & Soares (1984) no gênero (*A. spinifrons*=*A. curitibae* e *A. exochus*) e mais duas que estavam como sinônimos-junior das 2 anteriores (Soares & Soares, 1984), que são revalidadas (*A. pectinifemur* e *A. granulatus*). Agora, *Acrogonyleptes* é definido pelas seguintes sinapomorfias não-ambíguas: tubérculos principais da área III fundidos na base (caráter [13]), grânulos do mesotergo com formas e tamanhos heterogêneos (caráter [27]), a concavidade distal da placa ventral do pênis é estreita (caráter [63] e os seus lobos laterais são maiores que os dos outros grupos (caráter [64]). Em otimização DELTRAN, pode ser considerada uma sinapomorfia a armação prolateral distal no fêmur IV da fêmea (caráter [54]), ainda que esteja presente também em duas espécies basais de *Hernandaria*.

O outro clado principal da subfamília é formado pelo gênero *Multumbo*, duas espécies, irmão dos gêneros *Piassagera*, monotípico, e *Pseudotrogulus*, com cinco espécies. Esse grupo-*Multumbo*+ é composto de animais sem dimorfismo sexual na perna IV, exceto *Multumbo dimorphicus* da Silva & Kury, 2007 (Anexo 1). O posicionamento dessa espécie dentro desse grande clado torna a perda do dimorfismo sexual na perna IV ambígua e muito interessante do ponto de vista evolutivo (fig. 1) (ver discussão em “Padrões gerais de evolução dos caracteres”)

Pseudotrogulus apresenta três espécies já descritas e duas espécies novas. As sinapomorfias não-ambíguas do gênero são: manchas escuras nos ângulos das áreas [18], porção ventral da coxa IV e borda posterior da área estigmática fortemente granulosa [32], perna I com tubérculos ventrais fortes [46] (convergente com *Hernandaria*), perda do dimorfismo no basitarso I [47], redução para 6 tarsômeros na perna III [49] e tubérculos ventrais esparsos nos fêmures das pernas II-IV [52]. *Pseudotrogulus* sp.n. 2 está posicionado na base do gênero e apresenta um aspecto um tanto diferente. As outras 4 espécies apresentam 6 sinapomorfias não-ambíguas e 10 com otimização ACCTTRAN que as separam dela.

Esse padrão na topologia do clado-*Multumbo*+ (com *Piassagera brieni* irmão de *Pseudotrogulus*, sendo *P. sp.n. 2* irmão das outras quatro espécies) impõe algumas dificuldades para a classificação taxonômica. *Pseudotrogulus sp.n. 2*, pela sua diferença em relação às outras espécies do gênero (ver Diagnose do gênero em Taxonomia), poderia ser descrita como um gênero novo. Seria uma alternativa sinonimizar *Piassagera* sob *Pseudotrogulus*, definindo o gênero como o táxon sem dimorfismo sexual na perna IV. Sobre a primeira alternativa, seria prejudicial a criação de um novo gênero monotípico, seguido de um ramo com outro gênero monotípico, *Piassagera* pois, se perderia informação filogenética na transposição para uma classificação taxonômica. Por outro lado, realocando *Piassagera brieni* em *Pseudotrogulus*, estaria ignorando a recomendação do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Appendix B, ICZN, 1999) sobre a estabilidade de nomes, além dessa espécie ter autapomorfias únicas e bastante conspícuas. Assim, preferiu-se a descrição de *P. sp.n. 2* em *Pseudotrogulus* e a manutenção de *Piassagera brieni* em gênero monotípico.

As sinapomorfias não-ambíguas de Hernandariinae ficam definidas como: um ozóporo de cada lado (ao invés de dois dos outros Gonyleptidae) [7], apófises centrais da margem anterior grandes [9] e alta densidade da granulação do corpo [28]. Alguns caracteres ambíguos podem ser sinapomorfias em otimização ACCTRAN: apófises centrais da margem anterior são convergentes [10] (reversão em *Multumbo*), cinco tarsômeros na perna I (reversão em *Multumbo*) e setas basais da placa ventral em fileira horizontal [65] (reversões em *Multumbo dimorphicus* e *Pseudotrogulus*). A camuflagem de detritos [8] pode ser considerada sinapomorfia em DELTRAN, pois *Mischonyx* apresenta alguns de seus indivíduos com uma leve camuflagem de detritos, podendo ser ou não interpretada como fazendo parte de uma mesma condição.

Soares & Soares (1984) apontaram alguns caracteres diagnósticos da subfamília, quando de sua revalidação. O único que foi corroborado pela análise filogenética foi “(...) corpo com pequeninos grânulos, quase sempre muito densamente distribuídos (...)” (caráter [28]). Muitos dos caracteres citados por eles foram retirados da diagnose de Hernandariinae pela admissão de *Multumbo* na subfamília. Dos caracteres citados por Firmo & Pinto-da-Rocha (2002), apenas a camuflagem de detritos mantevesse como sinapomorfia, enquanto os outros caracteres ou são compartilhados por parte dos grupos-externos ou não são compartilhados por todos os clados de Hernandariinae.

Pinto-da-Rocha (2002) e Firmo & Pinto-da-Rocha (2002) relacionaram Hernandariinae com Sodreaninae, Caelopyginae e Progonyleptoidellinae suportado pelos tarsos do palpo biconvexos e com duas fileiras ventrais de setas. O primeiro caráter foi encontrado convergentemente apenas no grupo-*Acrogonyleptes* sp.n. 1+ e o segundo é similar ao padrão encontrado em muitos Gonyleptinae. Assim, na presente hipótese filogenética, o agrupamento dessas subfamílias não foi corroborado. Entretanto, Pinto-da-Rocha (2002), Kury & Pinto-da-Rocha (1997) e Kury (1992) apontaram a relação dessas quatro subfamílias com Gonyleptinae, baseados no padrão geral do pênis e do palpo, principalmente. Pela presente hipótese, Hernandariinae parece estar relacionado com essas subfamílias, apesar de ter utilizado na análise filogenética apenas duas espécies de outras subfamílias de Gonyleptidae. O gênero *Mischonyx* de Gonyleptinae é bastante semelhante aos Hernandariinae com machos com perna IV armada e resultou como grupo-irmão da subfamília na análise cladística, suportado por: elevações principais do oculario direcionada para frente (caráter [3]) e as fortes apófises laterais da margem anterior (caráter [11]) e, dependendo da otimização, a camuflagem de detritos (caráter [8]) (em ACCTTRAN). Essa não é a primeira evidência de Gonyleptinae como grupo merofilético (Pinto-da-Rocha, 2002; Kury & Pinto-da-Rocha, 2007), podendo ser atualmente definido por vários táxons basais desse clado de cinco subfamílias derivadas de Gonyleptidae.

3.4.3. Padrões gerais de evolução dos caracteres

As estruturas que mais contribuíram com caracteres informativos para a análise são as ornamentações e armações do escudo dorsal e tergitos livres (30 de 67 caracteres). Estruturas como o pênis e a armação da perna IV do macho, tradicionalmente relacionadas com grande sinal filogenético, representaram poucos caracteres. O pênis é bastante homogêneo, inclusive, ao padrão básico encontrado em Gonyleptinae, modificando muito mais de forma autapomórfica nas espécies. Assim, apenas seis caracteres relacionados ao pênis foram usados na análise. Todos os caracteres relacionados às armações dimórficas da perna IV do macho, tiveram o índice de retenção igual ou abaixo de 50%. Embora seja possível reconhecer espécies por essa armação, a relação de homologia entre elas é dificultada pela grande quantidade de autapomorfias.

O aumento da quantidade de grânulos e tubérculos no corpo de *Hernandariinae* ocorre em conjunto com a camuflagem de detritos. Esses caracteres dão a esses animais um aspecto bastante irregular, muitas vezes podendo ser confundidos com pequenos torrões de terra ou qualquer outra parte do substrato, principalmente quando usam tanatose para a defesa (fig. 164). Além disso, apresentam uma redução no complexo de emissão da substância odorífera com um único ozóporo de cada lado, redução de tamanho dessa abertura (fig. 162) e um característico tipo de emissão, passando para baixo pelos canais ventrais das coxas dianteiras, chegando até a região oral (Soares & Soares, 1984; Hara & Gnaspini, 2003). Esses caracteres podem ser relacionados com o micro-ambiente em que esses animais vivem, quase sempre no solo, em meio à serapilheira e com hábitos crípticos. Entretanto a coincidência desses caracteres e alguns outros - por exemplo, o fortalecimento da perna I e parte anterior do corpo – podem ser evidências de uma adaptação a esse ambiente. A camuflagem de detritos surgiu independentemente várias vezes nos opiliões, em algumas espécies de *Eupnoi* *Sclerosomatidae*, *Dyspnoi* *Trogulidae*, *Laniatores* *Podoctidae*, *Triaenonychidae* (Gnaspini & Hara, 2007) e a subfamília de *Gonyleptidae* *Ampycinae* (Kury, 2003).

Os *hernandariíneos* apresentam também uma interessante evolução do dimorfismo sexual. Muitas espécies de *Hernandariinae* apresentam dimorfismo na ornamentação do mesotergo, no basitarso I e na perna IV. No mesotergo, a maioria das espécies do clado *Acrogonyleptes* + *Hernandaria* mantém a condição da fêmea com os tubérculos da área III menores que os do macho (caráter [16]), estado primitivo, apresentado também pelos *Gonyleptinae* utilizados na análise filogenética. O mesmo clado de *Hernandariinae* apresenta como sinapomorfia (com reversões mais derivadas) a margem posterior e tergitos livres mais armados na fêmea que no macho (caráter [33], fig. 168X169), enquanto algumas espécies adquiriram mais tardiamente o dimorfismo na ornamentação da margem lateral (caráter [19], fig. 168X169), também mais armada nas fêmeas. Os dois últimos caracteres, apesar de surgirem independentemente em *Hernandariinae*, são observados também em outros táxons de *Gonyleptidae*. A maior armação da parte posterior do corpo da fêmea parece compensar a falta de armação na perna IV quando comparada com o macho. Vários opiliões da família *Gonyleptidae* usam as pernas IV para dar um aperto contra a parte posterior do corpo, mecanismo utilizado como defesa (Gnaspini & Hara, 2007).

A armação na perna IV característica dos machos de Gonyleptidae é perdida no grupo-*Multumbo*+. Na hipótese filogenética proposta no presente estudo, essa perda é ambígua pelo posicionamento de *Multumbo dimorphicus* (com dimorfismo, dentro desse grande clado (caráter [53]) (fig. 173). Em uma primeira hipótese de transformação, haveriam duas perdas independentes do dimorfismo (DELTRAN), uma autapomorficamente em *Multumbo terrenus* e outra em *Piassagera* + *Pseudotrogulus*. Nesse cenário, duas perdas independentes em espécies tão próximas filogeneticamente parece inverossímil, já que em Gonyleptidae, até onde se conhece, a perda de dimorfismo sexual na perna IV ocorre apenas em três espécies de Progonyleptoidellinae e no gênero *Thereza*, com 4 espécies, de Caelopyginae, além de Hernandariinae. Em uma segunda hipótese, haveria uma única perda na base do grupo-*Multumbo*+ e a reversão em *Multumbo terrenus*. Esse segundo cenário não parece ser também o mais provável, já que a armação da perna IV do macho de *Multumbo dimorphicus* é muito semelhante ao padrão básico encontrado nos Gonyleptidae mais derivados, com uma apófise externa grande e ramificada na coxa, uma apófise basal-dorsal e fortes espinhos retrolaterais no fêmur.

A armação das pernas IV diferenciada no macho parece ter surgido em um nível mais inclusivo em Laniatores, porém ocorrem modificações para uma armação mais forte e característica em Gonyleptidae (Kury & Pinto-da-Rocha, 2007). Essa característica tem-se demonstrado um importante critério de seleção sexual, pois os machos de algumas espécies da família usam a armação das pernas em disputa de território para acasalamento (Osses et al., 2005; Machado & Macías-Ordóñez, 2007b). Assim, a conservação dessa característica especial é estimulada por uma pressão seletiva bastante forte, o que torna a perda desse dimorfismo uma modificação importante. A inverossimilhança da homoplasia encontrada nessa transformação pode ser explicada por processos genéticos complexos que facilitariam essa perda, como a pleiotropia. Nesse caso, uma única mutação poderia modificar todo o grupo de caracteres relacionados à armação da perna IV nos machos e uma reversão, por exemplo, poderia ocorrer da mesma forma. Sob o enfoque cladístico não faz sentido diferenciar a origem das mudanças evolutivas, sendo evidência das mudanças os estados diferentes observados pela similaridade das estruturas. Apesar disso, o resultado filogenético, como a perda do dimorfismo sexual na perna IV, pode estimular o aprofundamento do entendimento e interpretação dessas mudanças sob o enfoque evolutivo e molecular.

O basitarso I é inflado no macho em grande parte dos gêneros de Progonyleptoidellinae (Kury & Pinto-da-Rocha, 1997), e nos Gonyleptinae e Sodreaninae utilizados como grupos-externos. Mantêm-se, em Hernandariinae, em *Multumbo* e *Piassagera brieri* e tem surgimentos secundários em *Pseudotrogulus funebris* e *Hernandaria* sp.n. 3. Nas espécies do grupo-*Multumbo*+, só ocorre esse tipo de dimorfismo (exceto *M. dimorphicus*), sendo que as espécies *Pseudotrogulus mirim*, *P. telluris* e *P.* sp.n.1 apresentam indivíduos de ambos os sexos idênticos na morfologia externa.

Além do dimorfismo entre os sexos, ocorre em muitas espécies uma variação muito grande no tamanho dos machos adultos. A diferença parece ser maior nos caracteres sexuais secundários citados acima, ou seja, os machos maiores têm a sua armação na perna IV muito mais forte que os machos menores, mesmo em relação ao tamanho total do corpo. Essa variação foi observada em diversos táxons de Grassatores (Gnaspini *et al.*, 2004), infra-ordem de Laniatores, e pode ser devido a existência de dois ínstares de adultos nesses animais (Gnaspini *et al.*, 2004) ou a diferentes estratégias reprodutivas (G. Machado, R. H. Willemart, com. pess.) causadas pelas disputas de territórios entre machos (Machado & Macías-Ordóñez, 2007b).

3.4.4. Análise cladística

A alta densidade na granulação (caráter 21) de Hernandariinae ocorre sinapomorficamente, conjuntamente com a camuflagem de detritos (caráter 6), e origina nesses animais um tegumento altamente acidentado, aumentando a possibilidade de variações individuais na presença/ausência e no tamanho de cada elevação. Para a análise filogenética do grupo, o polimorfismo intra-específico presente nessa ornamentação do escudo dorsal e tergitos livres e apófises da margem anterior do prossoma representou grande dificuldade na codificação dos caracteres. A presença de polimorfismo foi associada, na literatura, a um aumento de homoplasias na análise, causadas por variações fenotípicas, ambientais ou epigenéticas, por sub-amostragem de algumas espécies ou pela introdução de reversões causadas por alelos não fixados (Wiens, 1995; Kornet & Turner, 1999). Amorim *et al.* (1993 *apud* Amorim, 1997) conceituaram o surgimento de um alelo em uma linhagem de sintreptia e a sua fixação de sinapousia. Em uma análise filogenética,

a definição de homologia primária de um caráter com polimorfismos pode não levar em conta essa diferença, constituindo-se sinapomorfias que podem não estar fixadas na linhagem e, assim, incluir as reversões citadas por Kornet & Turner (1999), como *soft reversals*.

Além da codificação em dois estados nas células polimórficas (polymorphic coding, Kornet & Turner, 1999), a saída para grande parte desse problema foi a generalização da variação de algumas estruturas, construindo caracteres amplos que abarcassem as variações inter-específicas sem incluir polimorfismos intra-específicos que se mantêm em toda a subfamília. Esses foram os casos dos caracteres 15, 20-22, 25, 27, 28, 34-39, 57 e 59, principalmente. Essa codificação foi no sentido contrário a uma delimitação de caráter do tipo ausência/presença das estruturas separadamente. O que foi chamado como caracteres *composite* (Wilkinson, 1995) ou *reflective data set* (Pogue & Mickevich, 1990), tenta representar de forma mais “realista” a variação encontrada na natureza e os processos de modificação das estruturas, sem reduzir em vários caracteres binários, as vezes interdependentes (Pogue & Mickevich, 1990). A codificação dos caracteres do presente estudo citados acima formam complexos que, além de procurar reduzir os problemas relacionados aos polimorfismos, garante a independência deles. Um erro de sobreposição de algumas transformações filogenéticas poderia ocorrer caso se utilizasse uma codificação com caracteres separados para cada estrutura ou elevação.

Dessa forma, foram construídos 14 caracteres multi-estado ordenado: 7, 9, 11-15, 17, 20, 28, 31, 48, 49 e 64. Nesses caracteres houve evidências de similaridade entre os estados ordenados, ou seja, os estados mais semelhantes estão mais próximos na ordenação *a priori*. Essa semelhança poderia ser tratada como caracteres separados, transformando um único caráter multi-estado ordenado e alguns caracteres binários, mantendo a mesma informação evidenciada pelas relações de homologia primária. De qualquer forma, a observação feita *a priori* se mantém como evidência a ser contrastada com outros caracteres, testando-os frente à convergência entre eles. Muitos autores defendem essa forma de codificação pela inclusão de muitas células inaplicáveis na análise, consequência de uma codificação ausente/presente seguido de um caráter sobre a estrutura presente, e pela codificação mais realista discutida no parágrafo acima (Pimentel & Riggins, 1987; Pogue & Mickevich, 1990; Lipscomb, 1992; Wilkinson, 1995; Strong & Lipscomb, 1999).

Para observar a consequência da ordenação sobre o resultado da topologia, foram realizadas análises com uma matriz com todos os caracteres não-aditivos. Essa análise teve como resultado 24 árvores mais parcimoniosas ($L=274$, $ci=.35$, $ri=.66$), diminuindo drasticamente a resolução das relações filogenéticas (consenso: fig. 174). Utilizando pesagens diferenciadas entre os caracteres, baseadas na convergência dos caracteres com a topologia – pesagem sucessiva (Farris, 1969) e implícita (Goloboff, 1993) –, foi obtida uma árvore em todas os critérios de pesagem (figs. 174-184). Em todos os casos, os gêneros e a subfamília mantiveram-se monofiléticos. O resultado obtido pelas pesagens sucessivas (fig. 175-176) ($L=163.13735$ e $L=162.56235$) é muito semelhante ao cladograma obtido com a ordenação a priori dos caracteres, mudando apenas a relação entre as espécies *Pseudotrogulus funebris* e *P. sp.n.1*. No caso da pesagem implícita, sob os índices 3 a 6 (fig. 179-180) ($fit=26.54899$, 22.88870 , 20.16048 , 18.03811 , respectivamente), modificaram apenas as relações internas de *Acrogonyleptes*, *Hernandaria* e *Pseudotrogulus*, mantendo-se a relação entre os gêneros. Sob os índices 1 e 2 (fig. 181-182) ($fit=39.68929$, 31.66501), *Multumbo* é irmão de todos os outros *Hernandariinae*. Dessa forma, sob o critério da confiabilidade dos caracteres (Farris, 1969; Carpenter, 1994), mesmo com a perda de informação causada pela não ordenação dos caracteres, a topologia básica e o monofilismo das categorias taxonômicas foram mantidos como na hipótese proposta (fig. 173). Com as pesagens realizadas com a matriz original, com caracteres ordenados, foram obtidos resultados similares aos das outras análises (fig. 181-184) ($fit=18.89532$, 21.20016 , 24.16013 , 28.12835 , 33.71659 , 42.46901 , constantes de concavidade de 6 a 1, respectivamente). Como resultado da pesagem sucessiva, foi obtida a árvore com *Hernandaria heloisae* irmã de *H. setulosa* ($L=168.05412$), uma das duas obtidas sem pesagem (fig. 173). Dessa forma, mesmo com o suporte de Bremer relativamente baixo para grande parte dos táxons (fig. 173), a robustez da hipótese foi corroborada pelas diferentes pesagens, ou seja, pelos caracteres com maior sinal filogenético.

3.5. Taxonomia

Abaixo estão as descrições, diagnoses, chaves de identificação e mudanças taxonômicas propostas para os gêneros e espécies de *Hernandariinae*.

Hernandariinae Sørensen, 1884

Hernandaroidae Sørensen, 1884: 598 [desc]; 1895: 1 [cit]; Kury, 2007: 162 [cit].

Hernandariinae Roewer, 1913: 460 [redesc, cha]; 1923: 582 [redesc, cha]; 1931: 159 [sist, cha]; 1943: 13, 14, 66 [cha, sist]; Mello-Leitão, 1926: 366 [cha]; 1930b: 211 [sist]; 1949: 9, 13 [sist, cha]; Kästner, 1937: 389 [cit]; Soares & Soares, 1949: 221 [cat, redesc, cha]; 1984: 302 (reval.) [redesc, cha]; 1985b: 16 [cit]; Ringuelet, 1955a: 291 (*syn. Pachylinae*) [sist]; H. Soares, 1972: 68 [cit]; Kury, 1994: 97 [cit]; 1997: 2 [cit]; Kury, 2003: 140 [cat]; Pinto-da-Rocha & Giribet, 2007: 91 (tab. 4.1) [cit]; Kury, 2007: 164, 167 [cit]; Kury & Pinto-da-Rocha, 2007: 196, 197(fig. 4.29.h), 198, 199, 203 [cit], 202 [cha], Curtis & Machado, 2007: 283 [biol]; Gnaspini & Hara, 2007: 393 [biol]; DaSilva & Kury, 2007: 30 [redesc, sist].

Hernandariinas Mello-Leitão, 1932: 129 [redesc, cha].

Hernandariidae Sørensen, 1932: 280 [redesc, cha]; Kury, 2007: 165 [cit].

Apembolepheninae (grafia errada) Mello-Leitão, 1930b: 212 [desc]; 1933b: 149 [redesc]; 1935: 95, 111 [cat, cha]; H. Soares, 1972: 68 [cit].

Apembolephaeninas Mello-Leitão, 1932: 416 [desc].

Apembolephaeninae Kästner, 1937: 389 [cit]; Canals, 1943: 1 (*syn. Pachylinae*) [sist]; Kury, 1997: 2 [cit]; Soares & Soares, 1984: 302 (*syn. Hernandariinae*) [sist].

Diagnose. Margem anterior do prossoma com um par de apófises convergentes, separadas ou uma única apófise; ângulos com 2 a 3 apófises, interna simples ou bifurcada. Atrás do oculario e áreas I-III com um par principal de tubérculos mais altos, os das áreas maiores. Ozóporo único. Margem lateral, margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos destacados dos demais. Granulação densa em todo o corpo. Camuflagem de detritos no corpo e pernas (exceto *Piassagera brieni*). Basiquelicerito com alguns grânulos esparsos na bula. Palpo: trocanter com 3 tubérculos maiores ventrais e alguns menores em outras partes; fêmur desarmado com um tubérculo basal ventral e alguns grânulos esparsos. Coxa I-III com uma fileira ventral de tubérculos longitudinais

decrecentes da I à III. Trocanteres com 3 tubérculos ventrais maiores e alguns menores esparsos. Pernas com fileiras de tubérculos, decrecentes distalmente. Distitarsos com 3 segmentos, processo tarsal pequeno. Pênis: placa ventral coberta por cerdas na face ventral, com uma concavidade apical e com o par de pontas apicais levemente direcionadas para dentro; três setas maiores apicais dorsais em fileira longitudinal, 2 pequenas apicais ventrais, 1 mediana pequena e 4 basais; glândula com processo ventral com flabelo e estilo, com ou sem processo dorsal.

Gêneros com dimorfismo sexual na perna IV (macho): Apófise apical externa da coxa IV com dois ramos apicais. Trocanter granuloso com uma apófise basal externa e uma mediana interna maiores. Fêmur IV fortemente armado. Fêmures II-III e tíbias I-IV com tubérculos ventrais crescentes apicalmente. A fêmea diferencia-se do macho pela ausência de apófises na perna IV e fêmur bem menos armado.

Dimorfismo entre os machos. Ocorre em uma mesma espécie uma grande variação no tamanho dos machos, principalmente marcado pela armação da perna IV, muito mais forte nos machos grandes.

Chave de identificação dos gêneros de Hernandariinae

1 – Ausência de dimorfismo sexual na perna IV; perna IV reta e inerme.....2

Presença de dimorfismo sexual na perna IV; macho com a perna IV bastante armada; fêmea com o fêmur IV armado ou, quando inerme, é curvo para dentro.....4

2 – Espinho muito grande no tergito livre III, de tamanho próximo ao comprimento do escudo dorsal, muito granuloso; corpo todo coberto por grânulos amarelos; tubérculos do ocelário baixos e muito parecido com os grânulos próximos (um pouco maiores); ausência de camuflagem de detritos (fig. 72).....*Piassagera*

Tergito livre III com espinho bem menor que o escudo dorsal ou ausente (fig. 68); se com granulação amarela, não cobre todo o escudo dorsal; tubérculos principais do ocelário diferente em formato dos grânulos próximos (fig. 36); pode ter camuflagem de detritos.....3

3 – Par de apófises centrais da margem anterior do escudo dorsal separadas, com a distância entre as suas bases maior que o diâmetro das apófises; 6 segmentos no tarso I; coloração do corpo homogênea; presença de uma marca sem pigmentação longitudinal central nas áreas, parecida com um sulco (fig. 70).....*Multumbo*

Apófises centrais próximas, convergentes ou única; 5 segmentos no tarso I; pelo menos alguns tubérculos do escudo dorsal esbranquiçados; manchas mais escuras nos ângulos das áreas; ausência de marca longitudinal nas áreas (fig. 62).....*Pseudotrogulus*

4 – Par principal de tubérculos da área III separados entre si (fig. 27); 4 áreas no escudo dorsal (figs. 6, 10).....*Hernandaria*

Par principal de tubérculos da área III fundidos ou muito próximos entre si (principalmente nas fêmeas) (fig. 54); 3 áreas no escudo dorsal (fig. 49)*Acrogonyleptes*

***Hernandaria* Sørensen, 1884**

Hernandaria Sørensen, 1884: 598 [desc]; 1895: 1 [cit]; 1932: 281 [cha]; Roewer, 1913: 461 [redesc]; 1923: 582 [redesc]; 1931: 159 [cha]; Mello-Leitão, 1926: 366 [cha]; 1930b: 211 [sist]; 1932: 130 [redesc, cha]; Kästner, 1937: 389 [cit]; Soares & Soares, 1949: 222 [cat, redesc, cha]; Ringuelet, 1955a: 291 [sist]; 1955b: 2 [sist]; ; 1957: 19, 25 [cit]; 1959: 322 [redesc]; 1963: 42 [redesc]; Soares & Soares, 1984: 303 [redesc, cha]; 1985b: 16 [cit]; H. Soares, 1972: 68 [cit]; Kury, 2003: 141 [cat]; DaSilva & Kury, 2007: 30 [cit].

Apembolephaenus Holmberg, 1909: 38 [desc]; Roewer, 1913: 139 [sist]; 1923: 449 [cit]; 1930: 449 [redesc, sist]; Mello-Leitão, 1930a: 137, 138 [redesc, sist]; 1930b: 211, 212 [sist, cha]; 1932: 416 [redesc]; 1939: 624 [sist]; 1949: 9 [sist]; Kästner, 1937: 389 [cit]; Canals: 1943: 1 [cit]; Soares & Soares: 1954: 236 [cat, redesc, cha]; Ringuelet, 1955a: 291 (*syn. Hernandaria*) [sist]; 1955b: 2 [sist]; 1957: 19 [cit]; Kury, 1997: 2. (espécie-tipo = *Apembolephaenus jorgei* Holmberg, 1909) [cit].

Apembolephenus (grafia errada) Mello-Leitão, 1933b: 149 [redesc].

Proampycus Roewer, 1917: 111 [desc]; 1923: 410 [redesc]; 1929: 184 [cha]; Mello-Leitão, 1930a: 138 [cit]; 1930b: 211, 212 [sist, cha]; 1932: 214 [redesc]; 1935: 101 [cha]; 1939: 624 (*syn. Apembolephaenus*) [sist]; 1949: 9 [sist]; Kästner, 1937: 389 [cit]; Ringuelet: 1955b: 2 (*syn. Hernandaria*) [sist]; 1957: 19 [cit]; Muñoz-Cuevas, 1973: 226 [cit]; Kury, 1997: 2 [cit]. (espécie-tipo = *Proampycus spinifrons* Roewer, 1917)

Proweyhia Mello-Leitão, 1927a: 414 [desc]; 1932: 279 [redesc]; 1935: 104 [cha]; Roewer, 1930: 404 [redesc]; B. Soares, 1944: 165 [sist]; H. Soares, 1945: 219 [sist]; Soares & Soares, 1947a: 139 [sist];

1949: 210 [cat, redesc, cha]; 1984: 305 (*syn. Acrogonyleptes*) [sist]. (espécie-tipo = *Proweyhia una* Mello-Leitão, 1927) **syn.n.**

Metaxundarava Mello-Leitão, 1927b: 20 [desc]; 1932: 340 [redesc]; 1935: 105 [cha]; 1949: 26 (revalid.) [sist]; B. Soares, 1944: 165 (*syn. Proweyhia*) [sist]; Soares & Soares, 1984: 305 (*syn. Acrogonyleptes*) [sist]. (espécie-tipo = *Metaxundarava heterotypica* Mello-Leitão, 1927) **syn.n.**

Espécie-tipo: *Hernandaria scabricula* Sørensen, 1884

Diagnose: Dimorfismo sexual: perna IV do macho e margem posterior e tergitos livres da fêmea (exceção: *H. setulosa*, armação igual nos dois sexos) armados. Par de apófises centrais da margem anterior do prossoma convergentes, tocando-se no ápice, maiores que as dos ângulos. Prossoma totalmente coberto por grânulos, com menor densidade na parte central, atrás do oculario, e nas margens anterior e lateral. Oculario mais largo que alto com um par convergente de pequenos tubérculos ou grandes espinhos. Quatro áreas no mesotergo, podendo a área IV ser muito estreita, quase imperceptível. Granulação nas áreas concentrada próxima aos sulcos (exceto em *H. armatifrons* e *H. scabricula*) em pelo menos 2 áreas. Par principal de tubérculos da área III separados. Tubérculos da borda da margem lateral do mesotergo de tamanhos semelhantes em toda a sua extensão. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres do macho com tubérculos de tamanhos semelhantes ou com um mediano maior em cada segmento. Coxa IV (exceto a apófise apical externa do macho), área estigmática e genital homoganeamente cobertas por grânulos. Palpo com fêmur de diâmetro semelhante aos outros segmentos. Tubérculos das pernas organizados em fileiras regulares, exceto no fêmur IV. Fêmur I com tubérculos fortes ventrais (exceto *H. scabricula*). Tarso I com 5 segmentos. Placa ventral do pênis mais longa que larga e com sua concavidade apical larga e funda, em formato de U, seta mediana na mesma linha vertical das setas apicais.

Chave de identificação das espécies de *Hernandaria*

- 1 – Oculario com um par de espinhos altos e convergentes (figs. 1, 4, 16, 19).....2
- Oculario com um par de tubérculos pequenos e curvos para dentro (figs. 21, 25, 34, 43).....5

2 – Margem posterior do escudo dorsal com um tubérculo ou espinho maior mediano (fig. 1, 14); granulação homogênea no escudo dorsal (fig. 1, 11) (caráter mais facilmente visível com apenas um fino filme de álcool sobre o tegumento); ângulos da margem anterior do prossoma com 2 apófises simples (figs. 1, 11).....3

Margem posterior do escudo dorsal com mais de um tubérculo ou espinho maior (de tamanhos semelhantes no macho) (fig. 16, 21); grânulos concentrados próximos aos sulcos nas áreas (fig. 6, 31), (caráter mais facilmente visível com apenas um filme de álcool sobre o tegumento); ângulos da margem anterior do prossoma com 2 (mas com a interna bifurcada) ou 3 apófises (fig. 31, 40).....4

3 – Macho: apófise externa da coxa IV acuminada; apófise dorso-basal do fêmur IV única. Fêmea: fileira de espinhos prolaterais grandes no fêmur IV (figs. 1-5).....*H. armatifrons*

Macho: apófise externa da coxa IV espatulada, com ápice truncado; apófise dorso-basal do fêmur IV bifurcada. Fêmea: fêmur IV desarmado (figs. 11-15).....*H. scabricula*

4 – Fêmur IV maior que o escudo dorsal; tubérculos da área III e IV arredondados e baixos (figs. 6-10).....*H. heloisae*

Fêmur IV menor que o escudo dorsal; tubérculos da área III e IV cônicos e altos (figs. 16-20).....*H. setulosa*

5a - Fêmea:

Tergito livre III com tubérculos cônicos ou espinhos crescentes em direção ao meio, maiores que os tubérculos dos outros tergitos.....*H. una*

Tergito livre III com tubérculos semelhantes entre si e aos dos outros tergitos.....*H. sp.n.2*

5b – Macho:

Par principal de tubérculos da área III arredondado, baixo e de diâmetro muito maior que o das outras áreas (figs. 21, 43).....6

Tubérculos das áreas III cônicos (figs. 34, 39).....7

6 – Espinhos entre o par central de apófises centrais e as apófises dos ângulos da margem anterior do prossoma; apófise externa da coxa IV e apófise dorso-basal do fêmur IV falciformes (figs. 40-44).....*H. sp.n.4*

Porção entre o par central de apófises centrais e as apófises dos ângulos da margem anterior do prossoma inerme; apófise externa da coxa IV e apófise dorsal basal do fêmur IV compridas e com 2 ramos curtos (figs. 21-26).....*H. una*

7 – Área IV facilmente visível; comprimento próximo do da área III (fig. 27-30)....*H. sp.n.1*

Área IV de difícil visualização (aspecto de 3 áreas); bem menor que a área III (figs. 31, 36).....8

8 – Par principal de tubérculos da área III grandes, bem maiores que os das outras áreas; espinho maior retrolateral do fêmur IV do macho subapical; apófise externa da coxa IV com o ápice afilado direcionada para trás (figs. 36-39).....*H. sp.n.3*

Par principal de tubérculos da área III de tamanho próximo aos das outras áreas; espinhos maiores retrolaterais do fêmur IV do macho mediano ou submediano; apófise externa da coxa IV com parte média afilada e ápice inflado (figs. 31-35).....*H. sp.n.2*

Obs.: Fêmeas de *H. sp.n.1*, *H. sp.n.3* e *H. sp.n.4* desconhecidas.

***Hernandaria armatifrons* (Roewer, 1917) comb.n.**

(figs. 1-5, 119, 120, 165)

Metagonyleptes armatifrons Roewer, 1917: 135 (fig. 31) [desc]; 1923: 481 (fig. 605) [redesc]; 1930: 360 [cha]; Mello-Leitão, 1932: 334 (fig. 211) [redesc]; Soares & Soares, 1949: 191 [cat]; 1984: 306 [sist].

Acrogonyleptes armatifrons: Soares & Soares, 1984: 306 [sist]; Kury, 2003: 141 [cat].

Apembolephaenus calcaratus Soares & Soares, 1945: 371 (fig. 3) [desc]; 1954: 236 [cat]; Pinto-da-Rocha & Caron, 1989: 1023 [cit]. ***syn.n.***

Hernandaria calcarata: Soares & Soares, 1984: 303 (figs. 1-4) [sist]; Kury, 2003: 142 [cat].

Diagnose. Assim como *H. scabricula*, essa espécie tem uma distribuição homogênea de grânulos no escudo dorsal, enquanto que as outras espécies de *Hernandaria*

têm uma maior densidade de grânulos próxima aos sulcos das áreas. Compartilha também com *H. scabricula* os altos espinhos convergentes no oculário e a armação ímpar na margem posterior e tergitos livres. Diferencia-se de *H. scabricula* pela apófise dorso-basal do fêmur IV do macho única, acuminada e curva para fora e os espinhos prolaterais do fêmur IV maiores que todos os espinhos, menos o subapical maior, retrolaterais, e pelo ápice da apófise externa da coxa IV do macho curta e acuminada. O macho apresenta uma apófise dorso basal do fêmur IV com ápice único.

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 1, 4). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises semelhantes no tamanho e na forma, com a externa mais direcionada para cima. Oculário com um par de espinhos retos e convergentes. Escudo dorsal coberto homogeneamente por grânulos. Áreas I-III com o par principal de tubérculos arredondados, crescentes da I à III, mais 1 par paramediano de tubérculos menores; IV um pouco menor que a III, com 2 pares de tubérculos semelhantes aos da área I, em uma fileira transversal. Borda da margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes da área I à III. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos semelhantes e um maior central, arredondado ou cônico, decrescentes ou iguais da margem posterior ao tergito livre III.

Palpos. Tíbia iiLi/LiI (iiLi) ectal; Li/Lii/Liii (Liii) mesal. Tarso LiI ectal; II mesal.

Pernas (fig. 2, 3, 5). Todos os tubérculos das pernas direcionados distalmente organizados em 6 fileiras longitudinais, exceto no fêmur IV, altos e acuminados, exceto na perna I, maiores no ventre nos fêmures I e III e nas tíbias III e IV. Fêmur I com tubérculos ventrais pouco maiores que os tubérculos do resto do segmento. Apófise apical externa da coxa IV transversal, ramos apicais curtos, dorsal acuminado e ventral bem menor e rombo. Fêmur IV levemente curvo para dentro, com uma fileira crescente de espinhos retrolaterais até um bem maior, levemente curvo para frente; espinhos prolaterais maiores que os menores retrolaterais, desde o 1/4 basal até o ápice; apófise dorso-basal única, curta, acuminada e curva para fora. Fórmula tarsal: 5, 6/8, 6, 6/7 (7).

Pênis (fig. 119, 120). Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira oblíqua, o mais ventral bem menor; seta mediana de mesmo tamanho das setas mais ventrais apicais, bem afastada das setas apicais mais dorsais. Estilo de ápice oblíquo e com

projeções ventrais curtas; processo ventral com projeções em sua haste e com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral.

Coloração (fig. 165). Marrom acizentado com metatarsos e tarsos das pernas marrom-claro e palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,4-5,7, largura: 4,4-5,8; pernas: I: 6,7-8,0, II: 13,1-17,8, III: 10,7-14,2, IV: 14,6-19,7, fêmur IV do macho: 3,7-5,0, fêmur IV: 3,7-5,0; palpo: 3,1-3,9.

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: tubérculos acuminados e espinhos nas margens laterais e posteriores, e nos tergitos livres; fêmur IV inerme, exceto pela fileira prolateral, como a do macho.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,4-5,9 (5,9), largura: 4,1-5,8 (5,8); pernas: I: 6,7-8,5 (8,5), II: 11,6-13,6, III: 9,8-12,7 (12,7), IV: 13,1-18,1, palpo: 3,2-4,6 (4,6).

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Santos (procedência errada?), 1 fe (SMFD1328, tipo de *Metagonyleptes armatifrons*). Paraná: Teixeira Soares (Rio D'Areia), R. Lange, IX/1944, 1 ma (MHNCI1079, holótipo de *Apembolephaenus calcaratus*); Pinhão (UHE Segredo, Rio Butia), R. Pinto-da-Rocha, & Lopes, X/1991, 1 ma e 1 fe (MZSP14716); Três Barras do Paraná (Reserva do Rio Guarani), M. Oliveira-da-Silva & M. Miretzki, X/1998, 1 fe (MZSP17794); *ibidem*, R. S. Bérnils, G. Montingelli & R. Lingnau, VIII/1998, 1 fe (MZSP17951); *ibidem*, R. Pinto-da-Rocha & S. Casari, I/1997, 2 ma (MZSP15954); Foz do Iguaçu (P.N. do Iguaçu), 1 ma (IBSP2948), III/2002; General Carneiro (Faz. São Carlos), Borscheia Arruda, XII/1989, 1 fe (MHNCI6657). Santa Catarina: Joaçaba (Estrada de Concórdia), A. Bonaldo, A. B. Kury & R. Pinto-da-Rocha, I/1996, 1 ma (MZSP14760). Rio Grande do Sul: Derrubadas (P.E. Turvo), Equipe Biota, I/2002, 1 fe (IBSP5146); Barra do Ribeiro, H. Bischoff, XI/1976, 1 fe (MCN474).

***Hernandaria heloisae* (H. Soares, 1945)**

(figs. 6-10, 100, 121,-122)

Proweyhia heloisae H. Soares, 1945: 217 (fig. 3) [desc]; Soares & Soares, 1945: 369 [sist]; 1949: 190 [cat]; Pinto-da-Rocha & Caron 1989: 1023 [cit].

Hernandaria heloisae: Soares & Soares 1984: 303 (fig. 5-6) [redesc]; Hara & Gnaspini, 2003: 262 (fig. 3) [cit]; Kury, 2003: 142 [cat].

Diagnose. Muito afim de *H. sp.n.1*, diferenciando-se pelo oculário com um par de espinhos altos unidos no ápice (baixos em *H. sp.n.1*), pelo par de tubérculos na área IV (2 pares em *H. sp.n.1*), pela menor densidade de grânulos principalmente nas laterais das áreas e margem lateral, pela apófise apical externa da coxa IV curva (reta em *H. sp.n.1*). Diferencia-se das outras espécies de *Hernandaria* pela baixa densidade de grânulos, presença de um pequeno espinho basal curvo retrolateral na base do fêmur IV e pela perna IV comprida (compartilhada com *H. sp.n.1*).

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 6, 9). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, sendo a interna bifurcada na base, ou 3 apófises (2 com interna bifurcada) semelhantes. Oculário com um par de espinhos retos e convergentes. Áreas I-IV com granulação mais densa próxima aos sulcos; laterais das áreas, e margem lateral com menor densidade de grânulos; III com par principal de tubérculos arredondados, mais próximos do que os das outras áreas, no centro da área; IV de mesmo comprimento da área III com 1 par de tubérculos no centro da área e mais afastados que os das outras áreas. Borda da margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes, crescendo apicalmente até a área III. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos cônicos, de tamanhos semelhantes ou com 1 a 5 (margem posterior e tergito livre I: 2, tergito livre II: 3, tergito livre III: 5) um pouco maiores na porção média, mais poucos grânulos esparsos.

Palpos (fig. 100). Tíbia III ectal III/IiLi (III) mesal. Tarso II ectal e mesal.

Pernas (fig. 7, 8, 10). Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás, acuminados e de tamanhos muito semelhantes, dentro de cada segmento, exceto no fêmur I e no fêmur IV. Fêmur I com tubérculos ventrais um pouco maiores que os tubérculos do resto do segmento. Apófise apical externa da coxa IV quase transversal, levemente curva para frente, com o ramo apical dorsal mais que o dobro do tamanho do ventral e levemente curvo para trás. Fêmur IV comprido e reto; com 3 espinhos retrolaterais grandes medianos, com alguns poucos espinhos pequenos esparsos, o mais basal é curvo para frente; apófise dorso-basal de tamanho próximo ao diâmetro do fêmur bifurcada; ramo interno direcionado para cima e externo horizontal de ápice reto. Fórmula tarsal: 5, 7/9 (8), 6, 7.

Pênis (fig. 121, 122). Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira vertical posicionadas na metade da placa ventral; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais, na mesma distância das setas apicais maiores. Estilo de ápice oblíquo e sem projeções; processo ventral com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral.

Coloração. Enegrecido, homogêneo, com os metatarsos e tarsos das pernas e palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,2-5,0 (4,2), largura: 3,6-5,0 (4,7); pernas: I: 5,5-8,4 (7,1), II: 15,3-22,1 (19,0), III: 10,7-16,1 (13,2), IV: 15,5-23,2, fêmur IV do macho: 4,8-6,8 (6,1); palpo: 3,4-4,7 (3,5).

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: tubérculos da margem posterior e tergitos livres bem maiores que os da margem lateral; fêmur IV com todos os tubérculos semelhantes.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,5-4,7, largura: 4-4,4; pernas: I: 7-8,3, II: 17,1-22,4, III: 11,5-14,8, IV: 17,1-22,5; palpo: 3,4-4.

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Cotia (Reserva do Morro Grande), Equipe Biota, III/2003, 1 ma (MZSP28159); *ibidem*, Equipe Biota, III/2003, 1 fe (IBSPs/nº); Miracatu (Fazenda Itereí), Equipe Biota, IX/2001, 1 fe (IBSP3598); *ibidem*, Equipe Biota, IX/2001, 1 ma (IBSP3543); Iporanga (PETAR, Ouro Grosso), Equipe Biota, XI/2001, 1 fe (IBSP4027). Paraná: Curitiba (Barigui), R. Lange, VIII/1944, 1 ma (MHNCI154); *ibidem*, Hertel, XI/1944, 1 ma (MZSP1338); *ibidem*, Hertel, 1944, 1 ma (MZSP944, holótipo de *Proweyhia heloisae*).

***Hernandaria scabricula* Sørensen, 1884**

(figs. 11-15, 123-125)

Hernandaria scabricula Sørensen, 1884: 599 [desc]; 1895: 1 [cit]; Roewer, 1913: 461 [redesc]; 1923: 582 [redesc]; Soares & Soares, 1949: 222 [cat, redesc, cha]; 1984: 305 (figs. 7-8) [redesc]; 1985b: 16 [cit]; Ringuelet, 1955a: 291 [sist]; 1955c: 7 [sist]; 1957: 12, 21-23 [cit]; 1959: 325 (figs. 1 e 4) [redesc]; 1963: 43 [cit]; Capocasale, 1966: 631 [cit]; 1968: 70 [cit]; 2003: 2; Valentinis de Martínez, 1974: 8 [biol]; Kury: 1997: 2 [cit]; Kury, 2003: 142 [cat]; Machado & Macías-Ordóñez, 2007a: 407 (tab. 11.2) [biol]; Machado & Macías-Ordóñez, 2007b: 435 (tab. 12.2), 459 (tab. 13.1) [biol].

Apembolephaenus Jorgei Holmberg, 1909: 39 [desc]; Frers, 1917: 405 (fig. s/n) [sist].

Apembolephaenus jorgei: Roewer, 1913: 139 [sist]; 1923: 449 [cit]; 1930:449 (fig. 47) [redesc, sist]; Mello-Leitão, 1930a: 139 [redesc]; 1933b: 150 [sist]; 1939: 624 [sist]; Canals, 1936: 61 [biol]; Kästner, 1937: 342 (fig. 427) [cit]; B. Soares, 1945b: 369 [cit]; Soares & Soares, 1954: 236 [cat]; Ringuelet, 1955a: 291 (*syn. Hernandaria scabricula*) [sist]; 1955c: 7 [sist]; H. Soares, 1972: 68 [cit]; Kury, 1997: 3 [cit].

Apembolephenus jorgei (grafia errada): Mello-Leitão, 1931b: 84 [sist].

Proampycus spinifrons Roewer, 1917: 111 (fig. 16) [desc]; 1923: 411 (fig. 505) [redesc]; Mello-Leitão, 1939: 624 (*syn. Apembolephaenus jorgei*) [sist]; Ringuelet, 1957: 12 [cit]; H. Soares, 1972: 68 [cit]; Acosta, 1996: 222 [cit].

Diagnose. É muito afim de *H. armatifrons*, compartilhando a densa granulação no escudo dorsal, os altos espinhos convergentes no oculário e a armação ímpar na margem posterior e tergitos livres. Diferencia-se pela apófise dorso-basal do fêmur IV do macho bifurcada, o espinho maior do fêmur IV do macho, com diferença de formato em sua base e no ápice, pelo ápice da apófise externa da coxa IV do macho com forma de espátula, pela ausência de uma fileira de espinhos prolaterais maiores no fêmur IV da fêmea e pelo único espinho grande na margem posterior do escudo dorsal na fêmea.

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 11, 14). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises semelhantes no tamanho e na forma, com a externa mais direcionada para cima. Oculário com um par de espinhos retos e convergentes. Todo o escudo dorsal coberto homogeneamente por grânulos. Áreas I-III com o par principal de tubérculos arredondados, um pouco maiores da I à III, podendo ter mais 1 par paramediano de tubérculos menores; IV de mesmo comprimento da III com 2 pares ou 1 par de tubérculos semelhantes aos da I, em uma fileira transversal. Margem lateral com uma fileira de tubérculos na borda de tamanhos semelhantes aos da área I à III. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos arredondados semelhantes aos da margem lateral, com um maior central, arredondado ou cônico, decrescentes ou iguais da margem posterior ao tergito livre III.

Palpos. Tíbia Ili ectal; IiIi mesal. Tarso IiI ectal; II mesal.

Pernas (fig. 12, 13, 15). Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás, exceto no fêmur IV, altos e acuminados, maiores no ventre nos fêmures I e III e nas tíbias III e IV. Fêmur I com tubérculos ventrais pouco maiores que os tubérculos do resto do segmento. Apófise apical externa da coxa IV quase transversal, com o ramo apical dorsal grande em forma de espátula e o ventral bem menor, arredondado. Fêmur IV levemente curvo para dentro, com uma fileira crescente de espinhos retrolaterais até um bem maior mediano: mais que o dobro do diâmetro do fêmur, com a base robusta e reta, metade apical acuminada e curva para frente; espinhos prolaterais maiores que os menores retrolaterais, maiores na porção mediana; face ventral com tubérculos muito pequenos, dando aspecto de liso; apófise dorso-basal baixa com ramos apicais de tamanhos semelhantes, o interno direcionado para cima e o externo horizontal, levemente curvo para baixo. Fórmula tarsal: 5, 7, 6, 7.

Pênis (fig. 123-125). Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira quase horizontal, os dois mais ventrais bem menores; seta mediana de mesmo tamanho das setas mais ventrais apicais, mais afastada e na mesma linha das setas apicais mais dorsais. Estilo de ápice oblíquo e com projeções ventrais; processo ventral com flabelo losangular.

Coloração. Perdida em álcool. “Unicolore sordide rubra” (Vermelho sujo uniforme) segundo Sørensen (1884).

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 5,1-5,5, largura: 4,8-5,3; pernas: I: 7,5-8,7, II: 15,3-17, III: 12-13,4, IV: 15,9-18, fêmur IV: 4,2-4,4, fêmur IV do fêmea: 4,0-4,4; palpo: 4,1-4,6.

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: tubérculos acuminados na margem lateral; espinho central na margem posterior e tergitos livres, maior na primeira; armação do fêmur IV igual a dos outros fêmures.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 5,3-5,9, largura: 4,5-5,2; pernas: I: 7,6-8,1, II: 14,3-16, III: 11,5-11,7, IV: 15,6-16,4, fêmur IV: 4,0-4,4; palpo: 4,2-4,4.

Material examinado: ARGENTINA: Buenos Aires: Buenos Aires, 12 ma e 13 fe (SMFD3864); *Ibidem* (Parque 3 de Frebero), J. Canals, 6 ma e 6 fe, (MNRJ1415); Bahia Blanca, 1 ma (SMFD1311, holótipo de *Proampycus spinifrons*).

***Hernandaria setulosa* (Mello-Leitão, 1933b)**

(figs. 16-20, 106, 107)

Apembolephenus setulosus (grafia errada) Mello-Leitão, 1933b: 149 (fig. 16) [desc].

Apembolephenus setulosos (grafia errada): Mello-Leitão, 1935: 111 [cit].

Apembolephaenus setulosus: B. Soares, 1945a: 193 [cit]; 1945b: 369 [cit]; Soares & Soares, 1954: 237 [cat].

Hernandaria setulosa: Soares & Soares, 1984: 305 (figs. 9-10) [redesc]; Kury, 2003: 142 [cat].

Diagnose. Difere das outras espécies de *Hernandaria* pelos tubérculos grandes e acuminados em toda a margem posterior e tergitos livres, maiores que os outros do escudo dorsal e pelo par de tubérculos principais da área IV maiores que os da área III, todos cônicos. Compartilha com *H. sp.n.4* as pernas muito curtas e com tubérculos muito altos em fileiras regulares.

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 16, 19). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, interna bifurcada no ápice. Oculário com um par de espinhos retos e convergentes. Áreas I-IV com granulação mais densa próxima aos sulcos; III-IV com o par principal de tubérculos altos e cônicos, na IV um pouco maiores, os das duas áreas muito maiores que os das áreas I-II; área IV de mesmo comprimento da III com mais um par de tubérculos paramedianos de mesmo formato mas menores que o par principal. Borda da margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes a todos os outros grânulos. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos cônicos muito maiores que todos os outros do escudo dorsal; os da margem posterior são maiores.

Palpos. Tíbia iII ectal; II mesal. Tarso II ectal; II mesal.

Pernas (fig. 17, 18, 20). Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás, altos e com ápice arredondado e de tamanhos muito semelhantes, dentro de cada segmento, exceto no fêmur I e no fêmur IV. Fêmur I com tubérculos ventrais pouco maiores que os tubérculos do resto do segmento. Apófise apical externa da coxa IV levemente oblíqua, com ramos apicais curtos. Fêmur IV curto, mais fino na base; com uma fileira de espinhos retrolaterais crescentes em direção ao maior no 1/3 apical; tubérculos maiores na metade ventral basal, na metade apical prolateral e na porção média dorsal; apófise dorso-basal bifurcada, um pouco maior que o diâmetro do fêmur; os

dois ramos direcionados obliquamente, o interno do dobro do tamanho do interno, de ápice rombo. Fórmula tarsal: 5, 7/8 (8), 6, 6.

Pênis (fig. 106, 107). Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira vertical, exceto um mais ventral, na mesma linha horizontal do mais basal; seta mediana um pouco maior que as setas mais ventrais apicais, bem afastada das setas apicais mais dorsais. Estilo de ápice oblíquo e sem projeções; processo ventral com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral.

Coloração. Perdida no álcool. “Colorido geral castanho queimado escuro”, segundo Mello-Leitão (1933b).

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,0-4,9 (4,8), largura: 3,5-4,6 (4,4); pernas: I: 6-6,6 (6,6), II: 12,9-13,2 (13,2), III: 8-12,7 (12,7), IV: 12,5-16,5 (16,5), fêmur IV do macho: 3,3-4,2 (4,2), palpo: 3,2-3,6 (3,2).

Fêmeas. Não apresenta dimorfismo sexual na área III, margem posterior, tergitos livres ou margem lateral do escudo dorsal. Perna IV inerte.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,2-4,5, largura: 3,9-4,1; pernas: I: 5,7-6,1, II: 9,7-11,7, III: 8,5-8,9, IV: 12,1-12,7; palpo: 3,0-3,3.

Material examinado: BRASIL. Paraná: Curitiba (Cachoeirinha), F. Lange de Morretes, s/ data da coleta, 5 ma e 11 fe (MNRJ26924, 1 ma lectótipo e paralectótipos de *Apembolephaenus setulosus*); Curitiba (Cachoeirinha), F. Lange de Morretes, s/ data da coleta, 4 fe (MNRJ42437).

***Hernandaria una* (Mello-Leitão, 1927) comb.n.**

(figs. 21-26, 126, 127, 166)

Proweyhia una Mello-Leitão, 1927a: 414 [desc]; 1932: 280 (fig. 170) [redesc]; Roewer, 1930: 405 [redesc]; B. Soares, 1944: 165 [sist]; 1945b: 364 [cit]; H. Soares, 1945: 219 [sist]; Soares & Soares, 1949: 210 [cat].

Acrogonyleptes unus: Soares & Soares, 1984: 308 (figs. 17-18) [redesc]; Hara & Gnaspini, 2003: 258, 259, 264 (fig. 3, 30 e tab. 3) [biol]; Kury, 2003: 141 [cat].

Metaxundarava heterotypica Mello-Leitão, 1927b: 20 [desc]; 1932: 341 [redesc]; Roewer, 1930: 401 [redesc]; B. Soares, 1944: 165 (*syn. Proweyhia una*) [sist].

Diagnose. Diferencia-se das outras espécies de *Hernandaria* pela apófise externa da coxa IV do macho transversal, robusta e levemente curva, pelos numerosos tubérculos concentrados na parte ventral mediana do fêmur IV do macho, pela apófise dorso-basal do fêmur IV do macho alta e de ramos apicais curtos, pelo par principal de tubérculos da área III de maior diâmetro que os das outras áreas (presente em *H. sp.n.4*, também) e pela área IV quase imperceptível.

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 21, 24). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, sendo a interna bifurcada sagitalmente ou horizontalmente, ou 3 apófises (2 com bifurcação horizontal na metade da apófise) semelhantes. Oculário com um par de tubérculos próximos, fracos, com ápice arredondado e levemente curvos para dentro. Áreas I-II com granulação mais densa próxima aos sulcos; IV com densidade de granulação quase homogênea; I-III com 1-2 tubérculos submedianos de cada lado, além do par mediano principal. Área I com grânulos anteriores e laterais alongados longitudinalmente; III com o par principal de tubérculos arredondados, de diâmetro bem maior que de qualquer outro tubérculo, achatados mais próximos a margem posterior do que do sulco III; IV muito estreita, quase imperceptível, a não ser pelo seu par principal de tubérculos próximos ao par da área III. Margens laterais com menor densidade de grânulos; uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes, esparsos na borda em toda a sua extensão. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos arredondados de tamanhos semelhantes ou 1-3 pouco maiores (semelhantes) na porção mediana, mais grânulos esparsos.

Palpos. Tíbia III ectal IIi/II; (II) mesal. Tarso II ectal; II mesal.

Pernas. (fig. 22, 23, 25, 26) Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados distalmente e de tamanhos muito semelhantes, dentro de cada segmento, exceto no fêmur I e IV. Fêmur I com tubérculos ventrais maiores na porção média, do dobro do tamanho dos demais. Apófise apical externa da coxa IV robusta, transversal e levemente curva para frente; ramos apicais curtos. Fêmur IV levemente curvo para cima e para dentro posteriormente à apófise dorso-basal; armação retrolateral: metade basal com 5 espinhos robustos de aproximadamente metade do tamanho dos 2 medianos, o primeiro um pouco maior e o segundo levemente curvo ventralmente, e com o 1/3 apical com alguns tubérculos menores; tubérculos maiores crescentes apicalmente em fileira

prolateral, e em um acúmulo ventral de 4-11 (11) tubérculos muito altos e arredondados no ápice na porção média; apófise dorso-basal alta, aproximadamente o diâmetro do fêmur, bifurcada, de base mais forte e alta até a bifurcação, levemente direcionada para trás e curva para frente; ramo interno direcionado para cima, reto e cônico, e ramo externo horizontal, curvo para baixo de mesmo tamanho; 2 tubérculos na base da apófise na sua face anterior. Fórmula tarsal: 5, 7/9 (7), 6, 6/7 (7).

Pênis (fig. 126, 127). Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira horizontal, a mais ventral bem menor, inseridas em um lobo lateral; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais, na mesma distância das grandes setas apicais mais dorsais. Estilo de ápice oblíquo e sem projeções; processo ventral com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral.

Coloração (fig. 166). Enegrecido homogêneo; metatarsos e tarsos das pernas e palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,0-5,4 (4,9), largura: 3,5-5,3 (5,2); pernas: I: 7-7,9 (7,4), II: 15,4-17,3 (15,7), III: 11,3-13,2 (12,7), IV: 16,2-18,3, fêmur IV do macho: 3,9-4,9 (4,4); palpo: 3,5-4,3 (3,5).

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: par principal de tubérculos da área III menores, de tamanho próximo aos das outras áreas; tubérculos da margem posterior e tergitos livres podem ser cônicos; fêmur IV com a fileira de tubérculos ventro-prolateral maiores e crescentes apicalmente.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,2-5,1, largura: 3,8-4,7; pernas: I: 5,9-7,3, II: 12,6-16,3, III: 9,3-12,4, IV: 13,6-17,5; palpo: 3,2-4.

Material examinado: BRASIL. Paraná: Guaraqueçaba, J. T. Motta, IV/1989, 1 ma (MHNCI6567); Curitiba, A.B. Bonaldo, I/1990, 1 fe (MCN1089); Guaratuba (Usina Hidrelétrica de Guaricana), R. Pinto-da-Rocha, Segalla & Moura-Leite, s/ data da coleta, 1 ma e 4 fe (MHNCI6400); *Ibidem*, A. Chagas Jr, II/2001, 1 ma e 1 fe (MNRJ4600); *Ibidem*, A. B. Kury, A. P. L. Giupponi & R. Pinto-da-Rocha, III/1999, 1 ma (MNRJ5818); *Ibidem*, A. B. Kury, A. P. L. Giupponi & R. Pinto-da-Rocha, III/1999, 1 ma e 3 fe (MNRJ5972); São José dos Pinhais, R. Pinto-da-Rocha, III/1992, 2 fe (MZSP16965); Piraquara (Banhado), R. Pinto-da-Rocha, & A. Chagas, IV/1999, 1 ma (MZSP18668), 1 ma (MZSP18672), 1 ma (MZSP18681); Morretes (P.E. Marumbi), R. Pinto-da-Rocha & A.

Chagas, IV/1999, 4 ma e 1 fe (MZSP18754) , 1 ma (MZSP21455); Morretes (Véu da Noiva R. Pinto-da-Rocha & A. Chagas, IV/1999), 1 ma (MZSP18800),. Santa Catarina: 1 ma e 2 fe (MNRJ1477, síntipos de *M. heterotypica*), s/ dados da coleta; Blumenau, 1 ma e 1 fe (MNRJ1468, síntipos de *Proweyhia una*), s/ dados da coleta; Blumenau (Parque Ecológico Spitzkopf), R. Pinto-da-Rocha, R.S. Bérnils & R. Lingnau, III/1999, 1 ma e 1 fe (MZSP18392); Blumenau (Parque Natural Municipal Nascentes do Garcia), Equipe Biota, I/2003, 20 ma e 19 fe (IBSP5823).

***Hernandaria* sp.n.1**

(figs. 27-30, 112)

Diagnose. Muito afim de *H. heloisae*, diferenciando-se pelos tubérculos baixos no ocúlar em vez de um par de espinhos unidos no ápice, pelos 2 pares de tubérculos na área IV, em vez de 1 par, e densidade de grânulos iguais nas laterais e nos sulcos anteriores das áreas, em vez de uma menor densidade nas laterais, pela apófise apical externa da coxa IV reta, em vez de curva. Essas duas espécies diferenciam-se das outras espécies pelas pernas muito mais compridas com 3 espinhos medianos maiores.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 27, 30). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, sendo a interna bifurcada ou trifurcada no ápice. Oculário com um par de tubérculos muito baixos, arredondados e convergentes. Áreas I-IV com granulação mais densa próxima aos sulcos; III com o par principal de tubérculos arredondados, um pouco mais altos e mais próximos do que os das outras áreas, posicionados no centro da área; IV de mesmo comprimento da área III com 2 pares de tubérculos alinhados transversalmente no centro da área. Margens laterais e posterior com menor densidade de grânulos. Borda da margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes, um pouco maiores na altura da área II à IV. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos cônicos de tamanho próximo aos da margem lateral, mais poucos grânulos esparsos.

Palpos. Tíbia III ectal e mesal. Tarso II ectal; II mesal.

Pernas (fig. 28, 29). Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás, acuminados e de tamanhos muito semelhantes, dentro de cada segmento, exceto no fêmur I e no fêmur IV. Fêmur I com tubérculos ventrais do

dobro do tamanho dos tubérculos do resto do segmento, menores no ápice. Apófise apical externa da coxa IV oblíqua, ramos apicais curtos. Fêmur IV comprido e levemente curvo para fora; com 3 espinhos retrolaterais grandes medianos e com alguns espinhos pequenos posteriores até o ápice; apófise dorso-basal alta, mais que o dobro do diâmetro do fêmur, bifurcada; ramo interno maior de tamanho e largura próximos aos da base da apófise, e ramo menor curto e horizontal, de ápice reto; 2 tubérculos na base da apófise na sua face anterior. Fórmula tarsal: 5, 8, 6, 7.

Pênis (fig. 112). Placa ventral com setas basais longas bem próximas em fileira horizontal, inseridas em um lobo lateral; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais, bem afastada das setas apicais. Estilo de ápice oblíquo e sem projeções; processo ventral com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral.

Coloração. Enegrecido, homogêneo, metatarsos e tarsos das pernas e palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,4, largura: 4,1; pernas: I: 7,1, II: 18,1, III: 12,2, IV: 17,6, fêmur IV: 4,8; palpo: 3,9.

Fêmea desconhecida.

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Iporanga (Bombas), Pinto-da-Rocha, R., VI/1994, 1 ma (MNRJ17114, holótipo).

***Hernandaria* sp.n.2**

(figs. 31-35, 101, 110, 111, 167)

Diagnose. Pode ser facilmente reconhecida das demais espécies do gênero pela forma da apófise apical externa da coxa IV. Compartilha com *H. sp.n.3* a apófise externa da coxa IV oblíqua e pelo par principal de tubérculos da área III cônicos. Diferencia-se desta também pela densidade igual na granulação nas áreas I, II e III, próxima aos sulcos.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 31, 34). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, sendo a interna bifurcada na metade, ou 3 apófises (3) semelhantes. Oculário com um par de tubérculos próximos, altos, ápice arredondado e curvos para dentro. Áreas I-III com granulação mais densa próxima aos sulcos; IV com densidade de granulação homogênea; I-

III com 1-3 tubérculos submedianos de cada lado, além do par mediano principal; I com grânulos anteriores e laterais alongados longitudinalmente; III com o par principal de tubérculos cônico e de posição mais posterior, próximo ao limite da área IV; IV de metade do tamanho da III com o par principal de tubérculos mais afastados do que o das outras áreas. Margens laterais e posterior com menor densidade de grânulos. Margem lateral com uma fileira de tubérculos esparsos na borda, crescentes gradualmente da altura da área I até a altura dos tubérculos principais da área III. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos cônicos maiores na porção mediana, mais poucos grânulos esparsos.

Palpos (fig. 101). Tíbia Ili ectal; Ili/II (II) mesal. Tarso Ili ectal; Ii mesal.

Pernas (fig. 32, 33, 35). Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás e de tamanhos muito semelhantes, dentro de cada segmento, exceto no fêmur I e no fêmur IV. Fêmur I com tubérculos ventrais maiores na metade basal, do dobro do tamanho dos tubérculos do resto do segmento. Apófise apical externa da coxa IV oblíqua, comprida, um pouco menor que o comprimento da coxa, mais fina na porção média e arredondada na porção apical; ramos apicais curtos. Fêmur IV curvas para fora; espinhos retrolaterais esparsos crescentes até o 1/4 apical, com porção apical com tubérculos menores; tubérculos maiores em duas fileiras longitudinais, uma prolateral e outra adjacente mais ventral, crescentes até o ápice; apófise dorso-basal alta, mais que o dobro do diâmetro do fêmur, bifurcada; ramo interno maior de tamanho e largura próximos aos da base da apófise, e ramo menor curto e horizontal, de ápice rombo; 2 tubérculos na base da apófise na sua face anterior. Fórmula tarsal: 5, 7/8 (7), 6, 7.

Pênis (fig. 110, 111). Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira horizontal, com as duas mais ventrais bem menores, inseridas em um lobo lateral grande; seta mediana do dobro do tamanho das setas mais ventrais apicais, na mesma distância das grandes setas apicais mais dorsais. Estilo de ápice reto e sem projeções; processo ventral com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral.

Coloração (fig. 167). Todo enegrecido, homogêneo, com os metatarsos e tarsos das pernas, palpos e quelíceras amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,3-4,3 (4), largura: 3-4,2 (4,2); pernas: I: 5,6-6,6 (6,6), II: 11,4-14,1 (14,1), III: 7,7-10,4 (10,4), IV: 11,8-14,7 (13,4), fêmur IV do macho: 2,7-3,9 (3,6); palpo: 3,1-3,8 (3,6).

Fêmeas. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: par principal de tubérculos da área III menores, de tamanho próximo aos das outras áreas; fêmur IV com a fileira de tubérculos ventro-prolateral maiores e crescentes apicalmente.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3-4,3, largura: 3,1-3,9; pernas: I: 4,9-6,9, II: 10,7-11,5, III: 7,8-9,1, IV: 10,9-12,6; palpo: 2,7-3,9.

Material examinado: BRASIL. Santa Catarina: Balneário Camboriú (Praia da Laranjeira), A. P. L. Giupponi, II/2002, 1 fe (MNRJ4959, parátipo); Ilhota (Parque Botânico Morro do Baú), A. Bonaldo, A. B. Kury & R. Pinto-da-Rocha, II/1996, 1 ma (MNRJ6953, parátipo); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha, R. Bérnils & R. Lingnau, IV/1999, 1 ma e 1 fe (MZSP28160, parátipo); Blumenau (Parque Ecológico Spitzkopf), R. Pinto-da-Rocha, R. Bérnils & R. Lingnau, III/1999, 1 ma e 1 fe (MZSP18331, parátipo); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha, R. Bérnils & R. Lingnau, III/1999, 2 ma (MZSP18326, holótipo e parátipo); (Parque Natural Municipal Nascentes do Garcia), Equipe Biota, I/2003, 4 ma (IBSP5854, parátipo).

***Hernandaria* sp.n.3**

(figs. 36-39, 128, 129)

Diagnose. É afim de *H. sp.n.2* pela apófise externa da coxa IV oblíqua e pelo par principal de tubérculos da área III cônicos. É a única espécie de *Hernandaria* com a área I com menor densidade de grânulos que as outras e com o basitarso I inflado. O fêmur IV é diferente pelo espinho maior em posição subapical. O formato da apófise apical externa da coxa IV também é único.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 36, 39). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 3 apófises semelhantes. Margem anterior lisa. Oculário com um par de tubérculos próximos, com ápice arredondado e curvos para dentro. Áreas I-II com granulação mais densa próxima aos sulcos; III-IV com densidade de granulação homogênea; I com seu centro liso, em cada metade, com grânulos anteriores e laterais alongados longitudinalmente; par principal de tubérculos da área II baixos e cônicos e com um par de tubérculos arredondados menores paramedianos; III com o par principal de tubérculos cônicos e direcionados para trás e de

posição mais posterior junto do limite da IV; IV com metade do tamanho da área III e quase imperceptível, a não ser pelo par principal de tubérculos, mais afastados que o das outras áreas. Margens laterais e posterior com menor densidade de grânulos. Margem lateral com uma fileira de tubérculos de mesmo tamanho na borda, da área I à IV. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos cônicos maiores na porção mediana e nos tergitos II-III.

Palpos. Tíbia III ectal; II mesal. Tarso I-II ectal; II mesal.

Pernas (fig. 37, 38). Fêmur I com tubérculos ventrais maiores na metade basal, um pouco maior que os tubérculos do resto do segmento. Tíbias I-II com tubérculos em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás e de tamanhos muito semelhantes. Basitarso I inflado. Apófise apical externa da coxa IV oblíqua, comprida, afileirando apicalmente; ramo dorsal comprido e longitudinal, ramo ventral extremamente reduzido, como um pequeno tubérculo. Fêmur IV curto, reto, mais fino anterior à apófise dorso-basal; espinhos retrolaterais crescentes até a metade do segmento, com mais um apical de mesmo tamanho, curvo para trás, e um subapical, o dobro do tamanho dos outros; espinhos prolaterais menores crescentes da metade do segmento para o ápice; espinho dorso-basal, do tamanho dos retrolaterais; apófise dorso-basal alta, mais que o dobro do diâmetro do fêmur, bifurcada; ramo interno acuminado, maior que a base da apófise, e ramo menor curto, horizontal e curvo para baixo. Fórmula tarsal: 5, 7, 6, 7.

Pênis (fig. 128, 129). Placa ventral com sua concavidade apical profunda; com setas basais bem próximas em fileira horizontal, a mais ventral bem menor, inseridas em um lobo lateral grande; seta mediana de mesmo tamanho das setas mais ventrais apicais, mais distante das grandes setas apicais mais dorsais. Estilo de ápice reto e com pequenas projeções subapicais ventrais; processo ventral com flabelo losangular com projeções em sua borda ventral e um eixo mediano mais robusto e pontiagudo.

Coloração. Marrom-claro, palpos amarelados, apófise dorso-basal e o maior espinho do fêmur IV, apófise externa da coxa IV, par principal de tubérculos da área III e oculário enegrecidos.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,0, largura: 4,1; pernas: I: 6,4, II: 13,3, III: 9,9, IV: 14,2, fêmur IV: 3,9; palpo: 3,3.

Fêmea desconhecida.

Material examinado: BRASIL. Santa Catarina: Ilhota (Parque Botânico Morro do Baú), R. Pinto-da-Rocha, R. Bérnils & R. Lingnau, IV/1999, 1 ma (holótipo, MZSP18660).

***Hernandaria* sp.n.4**

(figs. 40-44, 108, 109)

Diagnose. É semelhante a *H. setulosa* pelas pernas curtas com tubérculos altos e muito regulares, mas o par principal de tubérculos da área III de grande diâmetro, a área IV muito estreita e os tubérculos do oculário são semelhantes aos de *H. una*. É facilmente reconhecida pelas suas apófises externa apical da coxa IV e dorso-basal do fêmur IV falciformes e curtas.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 40, 43). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, a interna trifurcada; o resto da margem anterior com pequenos espinhos, além do par de apófises centrais; porção atrás dessa apófise quase da mesma altura do oculário. Prossoma densamente granuloso, mais que o resto do corpo. Oculário com um par de tubérculos próximos, fracos, com ápice arredondado e curvos para dentro, unindo-se no ápice. Áreas I-III com granulação mais densa próxima aos sulcos, menos nas laterais; IV com densidade de granulação quase homogênea; I-IV com 1-3 tubérculos submedianos de cada lado, além do par mediano principal; III com o par principal de tubérculos arredondados, de diâmetro bem maior que outros tubérculos, achatados e de posição mais posterior, a meia distância entre a margem posterior e o sulco III; IV muito estreita, com 2 pares de tubérculos enfileirados transversalmente de cada lado (ausente um dos mais centrais). Margens laterais com menor densidade de grânulos, exceto na altura da área III. Margem lateral com uma fileira de tubérculos semelhantes da área I à área III. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos arredondados de tamanhos próximos em cada segmento, maiores na margem posterior que nos tergitos livres.

Palpos. Tíbia III ectal e mesal. Tarso II ectal e mesal.

Pernas (fig. 41, 42, 44). Todos os tubérculos das pernas organizados em 6 fileiras longitudinais direcionados para trás, altos e com ápice arredondado e de tamanhos muito semelhantes, dentro de cada segmento, exceto no fêmur I e IV. Fêmur I com tubérculos ventrais pouco maiores, irregularmente distribuídos. Apófise apical externa da coxa IV

curta, transversal, de base robusta; ápice falciforme, com o ramo anterior mais que o dobro do tamanho do posterior. Fêmur IV curto, mais fino anterior à apófise dorso-basal; 5 espinhos crescentes até um pouco depois da metade do segmento, apical o dobro do tamanho do anterior; tubérculos maiores crescentes apicalmente em fileira prolateral, concentrados na porção apical dorsal, menores e menos densos no ventre; apófise dorso-basal de base baixa, bifurcada, com ápice falciforme; ramo interno bem maior que o externo; alguns poucos tubérculos grandes anteriores à apófise. Fórmula tarsal: 4, 7, 6, 6.

Pênis (fig. 108, 109). Concavidade apical da placa ventral rasa. Placa ventral com setas basais bem próximas em fileira oblíqua, quase vertical, menos a menor, mais ventral; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais. Estilo de ápice oblíquo e sem projeções; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral.

Coloração. Provavelmente perdida no álcool: caramelo-claro com os ápices das apófises marrons.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,6; largura: 3,7; pernas: I: 5,1, II: 10,5, III: 8, IV: 12,6, fêmur IV do macho: 3,1; palpo: 2,5.

Fêmea desconhecida.

Material examinado: BRASIL. Santa Catarina: Florianópolis (Ilha de Santa Catarina, mata do morro atrás dos prédios da APAE, ÚNICA e SESI), A. Giupponi, & D. Pedroso, XII/1999, 1 ma (holótipo, MNRJ14313).

***Acrogonyleptes* Roewer, 1917**

Acrogonyleptes Roewer, 1917: 136 [desc]; 1923: 507 [redesc], 1930: 390 [cha]; Mello-Leitão, 1926: 353 [cha]; 1931a: 134 [sist]; 1932: 317 [redesc, cha]; 1935: 104 [cha]; Soares & Soares, 1949: 157 [cat, redec, cha]; 1984, 305 [redesc, cha]; Kury, 2003: 140 [cat]; DaSilva & Kury, 2007: 30 [cit].

Acrogonyleptoides Mello-Leitão, 1931a: 134 [desc]; 1935: 104 [cha]; Soares & Soares, 1946: 105 [sist]; 1949: 157 [cat, redec, cha]; 1984: 305 (*syn. Acrogonyleptes* Roewer, 1917) [sist]. (espécie-tipo = *Acrogonyleptoides exochus* Mello-Leitão, 1931)

Melloleitania B. Soares, 1943: 207 [desc]; H. Soares, 1945: 215 [sist]; Soares & Soares, 1947b: 254 [sist]; Soares & Soares, 1949: 190 [cat, redec, cha]; 1984, 305 (*syn. Acrogonyleptes*) [sist]; H. Soares, 1966a: 88 [redesc]; Tavares, 1980: 157 [redesc]. (espécie-tipo = *Melloleitania pectinifemur* Soares & Soares, 1947)

Paraproweyhia Soares & Soares, 1947a: 138 [desc]; 1949: 207 [cat, redec, cha]; 1984: 303 (*syn. Hernandaria*) [sist]. (espécie-tipo = *Paraproweyhia curitibae* Soares & Soares, 1947) **syn.n.**

Pseudoacrogonyleptoides H. Soares, 1966a: 89 [desc]; Soares & Soares, 1984: 305 (*syn. Acrogonyleptes*) [sist]. (espécie-tipo = *Pseudoacrogonyleptoides granulatus* H. Soares, 1966)

Espécie-tipo: *Acrogonyleptes spinifrons* Roewer, 1917

Diagnose. Dimorfismo sexual: perna IV do macho, margem posterior e tergitos livres da fêmea (exceção: *A. granulatus*) e margem lateral do mesotergo da fêmea (exceção: *A. sp.n. 2*) armados. Par de apófises centrais da margem anterior do prossoma convergentes, tocando-se no ápice, maiores que as dos ângulos. Prossoma totalmente coberto por grânulos, com menor densidade na parte central, atrás do oculario, e nas margens anterior e lateral. Oculario com um par de tubérculos convergentes e curvos para dentro ou espinhos paralelos e retos (exceção: *A. exochus* – apresenta um espinho único). Três áreas no mesotergo. Área III com os tubérculos do par principal fundidos. Áreas I-III com tubérculos de vários tamanhos de cada lado, além do par mediano principal; I com grânulos anteriores e laterais alongados longitudinalmente. Margem lateral com poucos tubérculos maiores na porção mais larga do mesotergo. Margem posterior e tergito livre I com alguns tubérculos ou espinhos maiores e tergitos livres II e III com um tubérculo ou espinho mediano maior. Coxa IV (exceto a apófise apical externa do macho), área estigmática e genital homogeneamente cobertas por grânulos. Palpo com o fêmur mais fino que os outros segmentos ou de diâmetro semelhante. Pernas com tubérculos pequenos de tamanhos semelhantes, exceto no fêmur IV. Tarso I com 5 segmentos. Pênis com a placa ventral mais

longa que larga, com a sua concavidade apical estreita e em forma de “U”. Setas basais da placa ventral com a mais ventral menor, posicionadas em uma fileira horizontal inserida em um lobo lateral grande, mais comprido que largo.

Chave de identificação das espécies de *Acrogonyleptes*

1 – Palpos com o fêmur bem mais fino que os outros segmentos, tarso biconvexo (fig. 102); um tubérculo ou espinho maior na margem lateral do escudo dorsal na porção mais larga do escudo dorsal (fig. 45, 50, 73)..... 2

Palpos com o fêmur de mesmo diâmetro dos outros segmentos e o tarso reto ventralmente (fig. 100, 101); mais que um tubérculo maior (fig. 59, 62), tubérculos gradualmente maiores (fig. 58) ou tubérculos de tamanhos semelhantes (fig. 76) na margem lateral.....4

2 – Tubérculos do oculario baixos e afastados; tubérculo principal único da área III; apófise externa da coxa IV do macho quase transversal (figs. 70-75).....*A. sp.n.* 1

Tubérculos do oculario convergentes (unidos no ápice) ou único (fig. 45, 50); par principal de tubérculos da área III fundidos, mas com ápices livres arredondados (fig. 45, 50, 54), apófise externa da coxa IV do macho oblíqua (aproximadamente 45°) (fig. 45, 50).....3

3 – Espinho único no oculario; tergitos livres II e III com um espinho central mais outros tubérculos menores, de tamanhos próximos entre si (fig. 45-49).....*A. exochus*

Par de tubérculos convergentes, unidos no ápice, no oculario; tergitos livres II e III com 3 espinhos maiores (central maior) (fig. 50-54).....*A. granulatus*

4 – 3 ou mais tubérculos centrais fundidos (nos machos ou nas fêmeas) ou muito próximos (apenas nas fêmeas) na área III; pequenos espinhos na face anterior do oculario e atrás da apófise central da margem anterior do prossoma; macho com uma apófise dorso-apical do tamanho da basal no fêmur IV (figs. 76-79).....*A. sp.n.* 2

Um par de tubérculos fundidos (nos machos ou nas fêmeas) ou muito próximos (apenas nas fêmeas) na área III (fig. 55, 59); apenas grânulos entre o cômodo ocular e as

apófises centrais da margem anterior (fig. 55, 59); macho sem apófise apical dorsal no fêmur (figs. 57-61).....5

5 – Macho: Apófise externa da coxa IV com ápice direcionado para trás; apófise dorso-basal alta com dois ramos curtos. Fêmea: Fêmur IV com fileira prolateral de espinhos maiores. (figs. 55-58).....*A. pectinifemur*

Macho: Apófise externa da coxa IV com ramos curtos; apófise dorso-basal baixa com dois ramos de tamanho próximo do de sua base. Fêmea: Fêmur IV com espinhos maiores retrolaterais e prolaterais. (figs. 59-69).....*A. spinifrons*

***Acrogonyleptes exochus* (Mello-Leitão, 1931)**

(figs. 45-49, 130, 131, 168, 169)

Acrogonyleptoides exochus Mello-Leitão, 1931a: 134 (fig. 7) [desc]; 1935: 106 [cit]; B. Soares, 1945a: 194 [cit]; 1945b: 353 [cit]; Soares & Soares, 1946: 105 [sist]; 1949: 158 [cat]; Pinto-da-Rocha & Caron 1989: 1023 [cit].

Acrogonyleptes exochus Soares & Soares, 1984: 306 (fig. 15-16) [redesc]; Kury, 2003: 141 [cat].

Acrogonyleptoides piraquarensis Soares & Soares, 1946: 103 (fig. 2) [desc]; 1949: 158 [cat]; 1984: 306 (*syn. Acrogonyleptes exochus*) [sist]; Pinto-da-Rocha & Caron 1989: 1023 [cit].

Paraproweyhia curitibae Soares & Soares, 1947a: 139 (fig. 1) [desc]; 1949: 207 [cat]; 1984: 303 (*syn. Hernandaria heloisae* (H. Soares, 1945)) [sist]. ***syn.n.***

Diagnose. *A. exochus* é afim de *A. granulatus* e *A. sp.n.* 1 pelo palpo com fêmur mais fino que o restante dos artículos e seu tarso biconvexo, pelas 2 apófises simples nos ângulos da margem anterior e pela presença de um tubérculo diferenciado na margem lateral maior que os outros. *A. exochus* diferencia-se das outras espécies do gênero pelo espinho único no oculario e pela pigmentação mais forte na área III, deixando-a mais escura que o resto do corpo e pigmentação reticulada nas outras áreas.

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 45, 49). Duas apófises simples nos ângulos da margem anterior do prossoma. Oculario com um único espinho médio central. Área III com o par principal de tubérculos fundidos com os ápices arredondados livres. Margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes exceto um maior, podendo ser mais comprido que

largo (comprido), na porção mais larga do mesotergo, na altura da área III, podendo ter mais 1 ou 2 tubérculos (1/0) um pouco menores próximos. Margem posterior do escudo dorsal e tergito livres com tubérculos arredondados de tamanhos semelhantes; margem posterior e tergito livre I inerme, tergitos livres II e III com um espinho grande central, o do tergito III maior.

Palpos. Fêmur e trocanter alongados, de diâmetro menor que a tíbia e o tarso. Tarso biconvexo. Tíbia Ili/IiIi (Ili) ectal; II/Ii/IiIi mesal. Tarso II ectal e mesal.

Pernas (fig. 46-48). Apófise apical externa da coxa IV oblíqua, robusta, com o ápice mais largo, bifurcada; ramo dorsal acuminado e ventral arredondado, de tamanhos semelhantes; apófise apical interna grande e acuminada, de tamanho próximo aos espinhos centrais dos tergitos livres. Fêmur IV levemente curvo para dentro com 2-5 (3) espinhos no 1/3 basal, um espinho maior submediano apicalmente, e 1-2 (2) espinhos apicais, de mesmo tamanho dos basais, direcionados para trás; fileira de espinhos prolaterais, crescentes apicalmente, os mais apicais curvos para trás. Apófise dorso-basal maior que o diâmetro do fêmur, bifurcada, com o ramo intermo acuminado e muito grande, maior que a base, e o externo pequeno e curvo para baixo, de ápice arredondado. Fórmula tarsal: 5, 7/10 (10), 6/7 (8), 7/9

Pênis (fig. 130, 131). Placa ventral com a sua concavidade apical rasa e estreita, em forma de “U”; lobo lateral muito grande, mais comprido que largo; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais, equidistantes das apicais dorsais e ventrais. Processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral. Glande com o estilo de ápice oblíquo e com projeções subapicais ventrais.

Coloração (fig. 168, 169). Marrom-claro, metatarsos e tarsos das pernas e palpos amarelados, perna IV enegrecida. Pigmentação epidérmica reticulada, com a área III com reticulação mais densa, ficando mais escura ou toda negra.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,4-5,6 (5,6), largura: 5,1-6,4 (6,4); pernas: I: 6,7-8,8 (8,8), II: 15,5-21 (21), III: 11,5-15,9 (15,9), IV: 15,9-20,5, fêmur IV do macho: 4,1-6,2 (6,2); palpo: 4-5 (4).

Fêmeas (fig. 169). Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: espinhos principais da margem posterior e tergitos livres maiores, podendo haver um menor no tergito livre I também; margem lateral com tubérculo principal maior e

cônico; fêmur IV com fileira de espinhos esparsos na metade basal retrolateral e dorsal e em uma fileira prolateral inteira.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,1-5,7, largura: 4,4-5,9; pernas: I: 6,8-8,3, II: 15-22, III: 10,9-14,7, IV: 15,1-20,3; palpo: 4-5.

Material examinado: BRASIL. Paraná: Rio Negro, T. Borgmeyer, s/ data, 1 ma (MNRJ11391, holótipo de *A. exochus*); Guaratuba (Serra da Prata), Gengnagel, X/1947, 1 ma (HSCP207); Curitiba, Gengnagel, XII.1950, 1 ma (HSCP208); *Ibidem*, Gengnagel, XII/1948, 1 fe (HSCP209); Balsa Nova (Serra de São Luiz), R. Pinto-da-Rocha, A. B. Kury & A. P. L. Giupponi, III/1999, 2 ma e 1 fe (MZSP18141); Rio Jacutinga, I. Knysak, IV/1980, 4 fe (IBSP745); Quatro Barras (Alto da Serra), R. Pinto-da-Rocha, XI/1987, 2 ma e 1 fe (MHNCI6401); Quatro Barras, R. Pinto da Rocha, XI/1988, 1 ma e 1 fe (MHNCI6302); Campina Grande do Sul (Faz. Capivari), V. G. Persson, s/ data, 1 fe e 2 i (MHNCI6792); Piraquara, R. Pinto-da-Rocha & A. Chagas, IV/1999, 1 ma e 2 fe (MZSP18669); Piraquara (Banhado), G. Hatschbach, VII/1945, 1 ma (MHNCI3624, holótipo de *A. piraquarensis*); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha & A. Chagas, IV/1999, 1 ma e 2 fe (MZSP18679); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha & R.S. Bérnils, I/1991, 2 ma e 2 fe (MHNCI6844). Santa Catarina: Rancho Queimado, A.B. Bonaldo, X/1994, 2 ma e 2 fe (MCN1253); *Ibidem*, A.B. Bonaldo, I/1995, 3 ma e 5 fe (MCN1277); *Ibidem*, A.B. Bonaldo, XI/1995, 3 fe (MCN1293). Rio Grande do Sul: Caxias do Sul (Vila Oliva), A. Lise, IV/1975, 1 ma (MCN450); s/ dados de coleta, 1 ma (MHNCI34).

***Acrogonyleptes granulatus* (H. Soares, 1966), revalid, comb.n.**

(figs. 50-54, 102, 134-136)

Pseudoacrogonyleptoides granulatus H. Soares, 1966a: 89 [desc]; Soares & Soares, 1984: 306 (figs. 15-16)
(*syn. Acrogonyleptes exochus* Mello-Leitão, 1931) [sist].

Diagnose. *A. granulatus* é afim de *A. exochus* e *A. sp.n. 1* pelo palpo com fêmur mais fino que o restante dos artículos e seu tarso biconvexo, pelas 2 apófises simples nos ângulos da margem anterior e pela presença de um tubérculo diferenciado na margem lateral maior que os outros. Apresenta tubérculos baixos e convergentes, como *A. sp.n. 2*, e distingui-se das outras espécies do gênero pelos 3 fortes espinhos nos tergitos livres II e III.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 50, 53). Duas apófises simples nos ângulos da margem anterior do prossoma. Oculário com um par de tubérculos pequenos, curvos para dentro e de ápice arredondado. Área III com o par principal de tubérculos fundidos com os ápices arredondados livres. Margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes exceto um maior na porção mais larga do mesotergo, mais comprido do que largo. Margem posterior do escudo dorsal e tergito livres com tubérculos arredondados de tamanhos semelhantes; margem posterior desarmada, tergito livre I com um tubérculo cônico maior e tergitos livres II e III com um espinho grande central, o do tergito III maior, e mais um par de espinhos paramedianos menores.

Palpos (fig. 102). Fêmur e trocanter alongados, de diâmetro menor que a tíbia e o tarso. Tarso biconvexo. Tíbia III ectal e mesal. Tarso II ectal e mesal.

Pernas (fig. 51, 52). Apófise apical externa da coxa IV oblíqua, comprida, com o ápice mais largo, bifurcada; ramo dorsal acuminado, maior, e ventral arredondado; apófise apical interna grande e acuminada, de tamanho próximo aos espinhos centrais dos tergitos livre. Fêmur IV levemente curvo para dentro com 3-4 espinhos no 1/3 basal, um espinho maior submediano apicalmente, e 2-3 espinhos apicais, de mesmo tamanho dos basais, direcionados para trás; fileira de espinhos prolaterais, crescentes apicalmente, os mais apicais curvos para trás; alguns dos espinhos menores têm o ápice truncado. Apófise dorso-basal maior que o diâmetro do fêmur, bifurcada, com o ramo intermo acuminado e muito grande, maior que a base, e o externo pequeno e curvo para baixo, de ápice arredondado. Fórmula tarsal: 5, 8/11 (8/9), 6/7 (6/7), 7/9 (7).

Pênis (fig. 134-136). Placa ventral com a sua concavidade apical rasa e estreita, em forma de “V”; lobo lateral tão comprido quanto largo; setas apicais dorsais curtas; seta mediana um pouco maior que as setas mais ventrais apicais, posicionada na mesma linha das apicais dorsais; . Processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral e um eixo mais robusto e longo longitudinal. Glande com o estilo de ápice oblíquo e com pequenas projeções subapicais ventrais.

Coloração. Marrom claro, pernas mais claras e os palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,7-4,2, largura: 3,7-4,7; pernas: I: 6,5-7,2, II: 15-17,3, III: 10-11,5, IV: 13,8-15,8; , fêmur IV do macho: 3,7-4,2; palpo: 4-4,9.

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: fêmur IV com fileira de espinhos esparsos na metade basal retrolateral e dorsal e em uma fileira prolateral inteira.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,8-4,6 (3,8), largura: 3,6-4,3 (4,2); pernas: I: 6,1-8,2 (6,1), II: 14,3-19,6 (15), III: 9,6-14,2 (9,6), IV: 12,4-18,4 (12,4), fêmur IV do macho: 3,7-4,2; palpo: 3,4-4,9 (3,4).

Material examinado: BRASIL. Paraná: Piraquara (Banhado), Gofferjé, 1947, 1 fe (CGPC917, holótipo de *Pseudoacrogonyleptoides granulatus*). Santa Catarina: Rancho Queimado, L.Moura, X/1995, 1 fe (MCN1297). Rio Grande do Sul: Cambará do Sul, A.B. Bonaldo, XI/1993, 1 fe (MCN1204); Caxias do Sul (Vila Oliva), A. Lise, I/1976, 1 ma (MCN447); Caxias do Sul (Vila Oliva), A. Lise, IV/1975, 1 ma (MCN450); São Francisco de Paula, s/ coletor, III/1988, 7 ma, 7 fe e 4 i (MCN1352); São Francisco de Paula (Potreiro Velho), A. Lise, III/1997, 17 ma e 7 fe (MCP186); *Ibidem*, A. Lise, III/1997, 2 ma e 2 fe (MCP226); *Ibidem*, A. Lise, V/1997, 2 ma e 1 fe (MCP228); *Ibidem*, A. Lise, VI/1997, 4 fe (MCP229); *Ibidem*, A. Lise, II/1998, 3 ma e 3 fe (MCP231).

***Acrogonyleptes pectinifemur* (Soares & Soares, 1947) revalid. comb.n.**

(figs. 55-58, 137-139)

Melloleitania pectinifemur Soares & Soares, 1947b: 251, 253, figs. 2-3 [desc]; 1949: 191 [cat]; H. Soares, 1966a: 89 [cit]; H. Soares, 1966b: 118 [cit]; Soares & Soares, 1984: 306 (*syn. A. curitiba* (B. Soares, 1943) [sist].

Diagnose. *Acrogonyleptes pectinifemur* é muito semelhante a *A. spinifrons* diferenciando-se do restante do gênero pelo grande tamanho do corpo e o par de espinhos divergentes no oculario. Distingui-se de *A. spinifrons* pela apófise externa da coxa IV do macho com ápice comprido e direcionado para trás, pela apófise dorso-basal do fêmur IV do macho alta e pela armação mais forte no fêmur IV, como um pente, retrolateral e prolateral no macho e prolateral na fêmea.

Redescrição do macho.

Dorso (fig. 55, 58). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises simples ou com a interna bifurcada, com ramos ventrais ou laterais. Oculario com um par

de espinhos médios divergentes. Par principal de tubérculos da área III fundidos, com os ápices livres, robustos. Margens laterais do escudo dorsal com tubérculos em toda a sua extensão, com alguns maiores na porção mais larga do escudo adominal. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres com 1 tubérculo central maior arredondado, com uma fileira de tubérculos arredondados de tamanhos pouco menores que os centrais e com grânulos esparsos entre os tubérculos.

Palpos. Tíbia III/iII ectal; III/Iii mesal. Tarso II ectal; II mesal.

Pernas (fig. 56, 57). Apófise apical externa da coxa IV transversal, com 2 ramos apicais, o dorsal acuminado e direcionado para trás, muito mais comprido que o ventral, arredondado. Fêmur IV levemente curvo para dentro, com espinhos retrolaterais quase equidistantes crescentes medianamente, com 2 muito maiores; fileira de espinhos prolaterais, crescentes medianamente, os mais apicais curvos para trás. Apófise dorso-basal alta, maior que o diâmetro do fêmur, bifurcada, ramo interno acuminado, de tamanho semelhante à externa, essa curva para baixo; base maior que os ramos com um tubérculo na sua face anterior. Fórmula tarsal: 5, 8/10, 7, 7/8.

Pênis (fig. 137, 139). Seta mediana pequena na mesma direção da linha de setas apicais dorsais. Flabelo do processo ventral com projeções em sua borda ventral e um eixo longitudinal mais longo e robusto. Glande com o estilo de ápice oblíquo e sem projeções; presença de processo dorsal comprido e granuloso.

Coloração. Marrom enegrecido, homogêneo, área III mais escura e os metatarsos e tarsos das pernas mais claro.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,8-6,1, largura: 5,2-6,8; pernas: I: 8,3-11,2, II: 18,5-23,8, III: 14,4-17,6, IV: 19,2-26,2, fêmur IV do macho: 5,8-8,7; palpo: 3,2-4,7.

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: pares principais de tubérculos das áreas menores; espinhos principais da margem posterior e tergitos livres maiores; fêmur IV com fileira de espinhos crescentes apicalmente prolaterais, muito maiores do que os tubérculos do resto do segmento.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,9-6, largura: 5,2-6; pernas: I: 8,3-10, II: 15,1-19,2, III: 13,5-15,4, IV: 18,2-21,6; palpo: 3,5-4,5.

Material examinado: BRASIL. Santa Catarina: Florianópolis, Springmann, X/1945, 1 ma e 1 fe (MZSP978, parátipos) , 2 ma e 1 fe (MZSP941, parátipos); Florianópolis, C. N.

Gofferjé, II/1947, 1 ma e 1 fe (HSCP265) , 1 ma e 2 fe (MZSP1342); Florianópolis (Canavieiras), C. N. Gofferjé, I/1950, 3 fe (HSCP906); Florianópolis (Costa da Lagoa), D. Pedroso, II/2002, 5 ma e 1 fe (MNRJ4961).

***Acrogonyleptes spinifrons* Roewer, 1917 revalid.**

(figs. 59-69, 103, 140-146)

Acrogonyleptes spinifrons Roewer, 1917: 136 (fig. 32) [desc]; 1923: 508 (fig. 635) [redesc]; 1930: 360 [cha]; Mello-Leitão, 1932: 317 (fig. 187) [redesc, cha]; Soares & Soares, 1949: 157 [cat]; 1984: 306 (*syn. A. armatifrons* (Roewer, 1917)) [sist].

Melloleitania curitibae B. Soares, 1943: 207 (fig. 2) [desc]; 1945a: 195 [sist]; H. Soares, 1945: 215 (fig. 2) [desc]; 1966a: 89 [cit]; 1966b: 118 [cit]; Soares & Soares 1949: 190 [cat]; Pinto-da-Rocha & Caron 1989: 1023 [cit]. ***syn.n.***

Acrogonyleptes **Erro! Indicador não definido.** *curitibae*: Soares & Soares 1984: 306 (figs. 11-14) [redesc]; Pinto-da-Rocha, 2002: 379 (fig. 10) [cit]; Hara & Gnaspini, 2003: (fig. 3) [cit]; Kury, 2003: 141 [cat].

Melloleitania riodarensis Soares & Soares 1945: 370 (fig. 2) [desc]; Tavares, 1980: 157 (figs. 1-4) [redesc]; Soares & Soares, 1984: 306 (*syn. Acrogonyleptes curitibae*) [sist].

Melloleitania riodariensis (grafia errada): Soares & Soares, 1949: 191 [cat]; H. Soares, 1966b: 118 [cit]; Pinto-da-Rocha & Caron, 1989: 1023 [cit].

Diagnose. *Acrogonyleptes spinifrons* é muito semelhante a *A. pectinifemur* pelo grande tamanho em relação as outras espécies da subfamília e pelos espinhos médios e divergentes no oculario. Distingue-se dessa espécie pelo tamanho dos espinhos laterais do fêmur IV, menores, pela forma da apófise dorso-basal do fêmur, baixa e larga, e pela forma e direcionamento do ramo apical da apófise externa da coxa IV do macho, robusta e oblíqua. *A. spinifrons* é uma espécie muito polimórfica, tendo alguns caracteres como as apófises centrais e laterais da margem anterior, a ornamentação do oculario, da margem posterior e tergitos livres, da margem lateral e área III, do fêmur IV e o formato da apófise apical externa da coxa IV bastante variáveis.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 59, 62). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises simples, com a interna bifurcada ou trifurcada, com ramos ventrais ou laterais, ou com 3

apófises (2, ramificada lateralmente). Oculário com um par de espinhos médios divergentes. Par principal de tubérculos da área III fundidos, inteiros ou na base, sempre com os ápices livres, ou inteiramente livres, mas muito próximos, robustos ou finos, altos ou baixos (fundidos e robustos). Margens laterais do escudo dorsal com tubérculos em toda a sua extensão, com alguns maiores na porção mais larga do escudo adominal. Margem posterior do escudo dorsal e tergito livre I com apenas a fileira de tubérculos arredondados de tamanhos próximos ou essa fileira e 1 tubérculo maior arredondado, cônico ou 1 espinho centrais (tubérculo arredondado); tergitos livres II e III com uma fileira de tubérculos arredondados menores e 1 tubérculo maior cônico ou 1 espinho centrais, maior o do tergito III; margem posterior e tergitos livres com grânulos esparsos entre os tubérculos.

Palpos (fig. 103). Tíbia iIi/Ii (Iii) ectal; IiI/II/Iiii/Iii/Ii (II) mesal. Tarso IiI ectal; II mesal.

Pernas (fig. 60, 61, 63-39). Apófise apical externa da coxa IV transversal ou oblíqua, com o ápice mais robusto, com 2 ramos apicais curtos, o dorsal acuminado e o ventral arredondado. Fêmur IV curvo para dentro com espinhos retrolaterais esparsos de vários tamanhos, maior mediano - com a distância entre esse e o próximo anterior maior do que entre os outros; fileira de espinhos prolaterais, crescentes medianamente, os mais apicais curvos para trás; tubérculos dorsais medianos maiores que os do resto do segmento. Apófise dorso-basal pequena, de tamanho próximo ao diâmetro do fêmur, bifurcada, o ramo interno acuminado, maior ou de tamanho próximo à externa, essa curva para baixo; presença em alguns indivíduos de processo quadrado na base anterior da apófise. Fórmula tarsal: 5/6, 7/11, 6/7, 7.

Pênis (fig. 140-146). Seta mediana pequena mais ventral que a linha de setas apicais dorsais. Flabelo do processo ventral arredondado com projeções em sua borda ventral. Glande com o estilo de ápice oblíquo e sem projeções; presença de processo dorsal comprido e granuloso.

Coloração. Marrom enegrecido, homogêneo, área III mais escura e os metatarsos e tarsos das pernas mais claro.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 5,4-7,2, largura: 5,2-7,4; pernas: I: 9,1-11,1, II: 17,5-23,6, III: 14,2-18,9, IV: 21,5-26,2; fêmur IV do macho: 5,7-6,9; palpo: 4,3-5,3.

Fêmeas. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: pares principais de tubérculos das áreas menores; espinhos principais da margem posterior e tergitos livres maiores; fêmur IV com fileira de espinhos crescentes apicalmente, retro e prolaterais, semelhantes, e espinhos dorsais e ventrais na metade basal.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 5,3-7,3 (7,3), largura: 5,5-7,8 (7,8); pernas: I: 8,1-13,3 (13,3), II: 16-23,4, III: 12,6-18,5, IV: 18,1-24,4; palpo: 3,9-5,3 (5,1).

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Santos (localidade errada?), 1 fe (SMFD1329, tipo de *Acrogonyleptes spinifrons*). Paraná: Tunas do Paraná (Parque Estadual Campinhos), R. Pinto-da-Rocha, XI/1989, 1 fe (MHNCI6663); Bocaiúva do Sul (Volta Grande), R. Hertel, X/1944, 2 fe (MHNCI3348/3349); *Ibidem*, R. Hertel, IV/1944, 1 ma (MHNCI66); *Ibidem*, R. Hertel, VI/1943, 1 ma (MHNCI68); *Ibidem*, Hertel, X/1944, 1ma e 2 fe (MZSP1035); Piraquara (Rincão), C. N. Gofferjé, IX/1948, 1 ma e 1 fe (HSCP35); *Ibidem*, H. Gofferjé, VI/1950, 2 ma e 2 fe (MHNCI6163); *Ibidem*, C. N. Gofferjé, V/1948, 1 ma e 2 fe (HSCP144); Morretes (Marumbi), Hatschbach, XII/1943, 1 fe (MHNCI67, “alótipo”); Morretes, Hatschbach, III/1946, 1 fe (MZSP1032); São José dos Pinhais, C. N. Gofferjé, I/1950, 1 ma (HSCP43); Curitiba, Pe. J. Moure, IV/1942, 1 ma (MHNCI65, holótipo de *Melloleitania curitiba*); Curitiba (Rincão), C. N. Gofferjé, V/1948, 1 ma (HSCP776); *Ibidem*, C. N. Gofferjé, IV/1948, 1 ma e 1 fe (HSCP946); Curitiba (Almirante Tamandaré, sub-bosque de bracinga), sem coletor, XII/1982, 1 ma (HSCP832); Curitiba, Gengnagel, XII/1948, 1 ma e 1 fe (HSCP945); *Ibidem*, C. N. Goffergé, V/1948, 4 ma e 4 fe (MZSP1259); *Ibidem*, Gengnagel, 1945, 1 ma (MZSP933); Campo Largo (Ferraria), sem nome do coletor, I/1967, 1 ma e 2 fe (MHNCI, sem número); Morretes, G. Hatschbach, III/1946, 1 ma (MZSP1031); Reserva do Iguaçu (Rondinha, Faz. do Pinho), Moura-Leite & Morato, X/1991, 1 ma (MHNCI s/nº); Pinhão (Rio dos Touros), R. Pinto-da-Rocha & Barreto, XI/1991, 2 ma e 3 fe (MZSP14734); Teixeira Soares (Rio D’Areia), R. Lange, IX/1944, 1 ma (MHNCI1076, holótipo de *M. riodareiensis*). Santa Catarina: Blumenau (Parque Natural Municipal Nascentes do Garcia), Equipe Biot, I/2003, 1 ma (IBSP5853); Rancho Queimado, A. B. Bonaldo, X/1994, 1 ma (MCN1251); Pouso Redondo, R. Pinto-da-Rocha, A. B. Kury & A. Giupponi, III/1999; 1 ma e 3 fe (MZSP18180); Pouso Redondo (Serra Geral), R. Pinto-da-Rocha, A. B. Kury & A. Giupponi, III/1999, 1 ma e 1 fe (MZSP18181); Paulo Lopes (Parque Estadual da Serra do Tabuleiro), Equipe Biot, I/2003, 4 ma e 1 fe (IBSP5370); Lajes, A. Castro, I/1976, 2

ma e 2 fe (HSCP791); Lajes, A. Castro, I/1976, 1 ma e 4 fe (MNRJ17382); Tubarão, E. Lerner, II/1986, 1 ma e 1 fe (MCN994). Rio Grande do Sul: Iraí, A. Lise, XI/1975, 1 ma e 2 fe (MCN336); Iraí, A. Lise, XI/1975, 1 fe (MCN449); Tenente Portela (PE do Turvo), H. Bischoff, XI/1978, 1 ma (MCN595); Derrubadas (Parque Estadual do Turvo), A. Bonaldo, A. B. Kury & R. Pinto-da-Rocha, II/1996, 1 ma e 1 fe (MNRJ6963); São Francisco de Paula (Potreiro Velho), A. Lise, V/1999, 1 ma e 1 fe (MCP236); Cambará do Sul, A. B. Bonaldo & Moura, IV/1994, 1 ma e 1 fe (MCN1238); Torres, L. Buckup, X/1954, 4 ma e 3 fe (MCN168); Maquiné (FEPAGRO), Equipe Biota, I/2002, 3 ma e 5 fe (IBSP4403).

***Acrogonyleptes* sp.n. 1**

(figs. 70-75, 132-133)

Diagnose. Diferencia-se facilmente das outras espécies do gênero pelo tubérculo alto e único na área III, pelo par de tubérculos muito baixos e afastados no oculario e pelo fêmur IV do macho reto e comprido armado de 3 espinhos retrolaterais medianos. *A. sp.n. 1* é afim de *A. exochus* e *A. granulatus* pelo palpo com fêmur mais fino que o restante dos artículos e seu tarso biconvexo, pelas 2 apófises simples nos ângulos da margem anterior e pela presença de um tubérculo maior que os outros na margem lateral.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 70, 73-75). Duas apófises simples nos ângulos da margem anterior do prossoma. Oculario com um par de tubérculos pequenos, arredondados e afastados. Área III com um único tubérculo alto e arredondado no ápice. Margem lateral com uma fileira de tubérculos de tamanhos semelhantes exceto um maiores (2), podendo ser mais comprido que largo, acuminado ou arredondado (comprido e acuminado), na porção mais larga do mesotergo, na altura da área III, podendo ter mais 1 ou 2 tubérculos (1) um pouco menores próximos. Margem posterior do escudo dorsal e tergito livres com tubérculos arredondados de tamanhos semelhantes; margem posterior inerme, tergitos livres I-III com um espinho grande central, mais um par paramediano menor ou alguns decrescentes externamente.

Palpos. Fêmur e trocanter alongados, de diâmetro menor que a tíbia e o tarso. Tarso biconvexo. Tíbia III ectal e mesal. Tarso II ectal e mesal.

Pernas (fig. 71, 72). Apófise apical externa da coxa IV quase transversal, comprida, com o ápice mais largo, bifurcada; ramo dorsal acuminado, maior, e ventral arredondado;

apenas grânulos no ápice interno da coxa IV. Fêmur IV reto e comprido com 3-5 (4) espinhos grandes medianos, levemente curvos para trás, mais alguns pequenos apicais e basais; fileira de espinhos prolaterais, crescentes apicalmente, apicais curvos distalmente. Apófise dorso-basal de tamanho semelhante ao do fêmur, bifurcada, com os ramos de tamanhos semelhantes, o interno acuminado e o externo com ápice arredondado. Fórmula tarsal: 5, 8/12 (10/11), 7/8 (7), 8/9 (8).

Pênis (fig. 132, 133). Placa ventral com a sua concavidade apical rasa e estreita, em forma de “U”; lobo lateral muito grande, mais comprido que largo; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais, equidistantes das apicais dorsais e ventrais. Processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral e um eixo longitudinal mais robusto e comprido. Glande com o estilo de ápice oblíquo e com projeções subapicais ventrais.

Coloração. Marrom; pernas, exceto o fêmur IV, mais claras; palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,6-4,9 (4,4), largura: 3,7-5,5 (4,8); pernas: I: 7,5-9,7 (8,4), II: 20-25,7 (24,8), III: 13,5-16,8 (16), IV: 19,3-24,1 (23,2), fêmur IV do macho: 5,6-7,0 (6,7); palpo: 4,5-6,1 (5,2).

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: espinhos principais da margem posterior e tergitos livres maiores; margem lateral com tubérculo principal maior e cônico; fêmur IV com fileira de espinhos esparsos na metade basal retrolateral e dorsal.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4-4,4, largura: 3,9-4,7; pernas: I: 8,5-9, II: 23,7-26,1, III: 15,8-16,2, IV: 21,5-24,6; palpo: 5-5,6.

Material examinado: Santa Catarina: Ilhota (Parque Botânico Morro do Baú), R. Pinto-da-Rocha, R. S. Bérnils & R. Lingnau, IV/1999, 4 ma e 1 fe (parátipos, MZSP18653); Blumenau (Parque Ecológico Spitzkopf), R. Pinto-da-Rocha, R. S. Bérnils & R. Lingnau, III/1999, 13 ma e 6 fe (1 ma holótipo e 18 parátipos, MZSP18385), 3 ma (parátipos, MZSP18322); *Ibidem*, A. Bonaldo, A. B. Kury & R. Pinto-da-Rocha, II/1996, 1 ma, 4 fe e 1 i (parátipos, MZSP14758); Blumenau (Parque Natural Municipal Nascentes do Garcia), Equipe Biota, I/2003, 1 ma e 1 fe (parátipos, IBSP5894); Paulo Lopes (Parque Estadual da Serra do Tabuleiro), Equipe Biota, I/2003, 1 ma (IBSP5232), 1 ma (parátipos, IBSP5444).

Acrogonyleptes sp.n. 2

(figs. 76-79, 104, 147-150)

Diagnose. Diferencia-se das demais espécies do gênero pelas apófises do ângulo da margem anterior trifurcada, um forte espinho mediano anterior ao oculário, área III com 3 a 4 tubérculos fundidos, formando uma robusta elvação, a apófise apical externa da coxa IV é bastante larga, uma apófise dorso-apical no fêmur IV e o metatarso com sua porção mais distal mais robusta. Além disso, apresenta tubérculos baixos convergentes e margem lateral com tubérculos baixos semelhantes entre si, caracteres compartilhados com algumas espécies de *Hernandaria*.

Descrição do macho.

Dorso (fig. 76, 79). Ângulos da margem anterior do escudo dorsal com 2 apófises, sendo a interna trifurcada; par de apófises central da margem anterior maiores que as dos ângulos; alguns espinhos pequenos na face anterior ao oculário e posteriores às apófises centrais da margem anterior. Oculário com um par de tubérculos próximos, fracos, com ápice arredondado e levemente curvos para dentro. Área do prossoma atrás do oculário, áreas I e II com um par principal de tubérculos arredondados, o da II alongado longitudinalmente e os das áreas maiores e; III com 2 pares, um na frente do outro, ou com um par anterior e um tubérculo posterior (2 pares) fundidos em uma única protuberância muito grande de ápices arredondados; I-III com tubérculos de vários tamanhos de cada lado, além do par mediano principal. Margens laterais do mesotergo com tubérculos esparsos de tamanhos semelhantes, maiores que os grânulos. Margem posterior e tergitos livres com uma fileira de tubérculos arredondados menores e 1 tubérculo maior central cônico, reduzindo de tamanho da margem até o tergito III, mais grânulos esparsos.

Palpos (fig. 104). Tíbia II ectal, I mesal. Tarso II ectal, II mesal.

Pernas (fig. 77, 78). Apófise apical externa da coxa IV muito robusta e transversal com 2 ou 3 (2) ramos apicais curtos, acuminados, de tamanhos semelhantes. Fêmur IV curto com espinhos retrolaterais crescentes da base até um bem maior posicionado no 1/3 apical, os 2 últimos levemente curvos para trás e para cima; poucos espinhos apicais menores que os basais; fileira prolateral de espinhos crescentes menores que os apicais retrolaterais; apicais prolaterais curvos para trás; apófise dorso-basal alta, maior que o diâmetro do fêmur, curva para frente e bifurcada, com dois ramos iguais acuminados direcionados para cima; 1 tubérculo na base da apófise na sua face anterior; presença de

uma apófise apical dorsal formada por um acúmulo de tubérculos, um pouco menor que a apófise basal. Metatarso IV com o calcâneo mais grosso que o astrágalo. Fórmula tarsal: 4/5 (5), 6/7 (7), 6, 6/7 (7).

Pênis (fig. 147, 150). Placa ventral com os ápices curvos para dentro; concavidade apical mais funda que larga; setas basais bem próximas em fileira horizontal, com a mais ventral bem menor e bem afastada das outras, inseridas em um lobo lateral muito grande; seta mediana pequena como as setas mais ventrais apicais, equidistantes das apicais dorsais e ventrais. Estilo de ápice oblíquo e sem projeções; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral e um eixo mais robusto longitudinal.

Coloração. Enegrecido, homogêneo; tarsos das pernas e o calcâneo da perna IV marrom-claro; palpos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,0-5,1 (5,1), largura: 3,7-4,9 (4,9); pernas: I: 4,7-7,4 (7,4), II: 8,7-15,2 (15,2), III: 7,3-11,4 (11,4), IV: 10,7-15,4 (15,4), fêmur IV do macho: 2,5-4,4 (4,4); palpo: 2,5-4,4 (3,1).

Fêmea. Além dos caracteres dimórficos já citados, a fêmea diferencia-se do macho por: pares principais de tubérculos das áreas menores; os da área III não fundidos mas bem próximos, ou o par posterior fundido; tubérculos da margem posterior e tergitos livres maiores, podendo ter mais alguns cônicos crescentes medianamente; fêmur IV com a fileira de tubérculos ventro-prolateral maiores e crescentes apicalmente.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,2-5,5, largura: 3,7-5,3; pernas: I: 5,1-6,9, II: 8,8-14,7, III: 7,1-11,7, IV: 10,6-16,4; palpo: 2,4-3,7.

Material examinado: BRASIL. Rio Grande do Sul: Cambará do Sul, A. B. Bonaldo, XI/1993, 1 ma e 2 fe (parátipos, MCN1205); São Francisco de Paula, A. Lise, I/1981, 1 ma (parátipo, MCN712); Torres (São Pedro), Lise, A., XI/1976, 1 fe (parátipo, MCN448); Maquiné (FEPAGRO), Equipe Biota, I/2002, 1 ma e 1 fe (1 ma holótipo e 1 fe parátipo, MZSP28161); Canela (Barragem dos Bugres), A. Silva, XI/1998, 1 fe (parátipo, MCN1384); sem dados da coleta (parátipos, MCPs/nº).

***Multumbo* Roewer, 1927**

Multumbo Roewer, 1927: 351 [desc]; 1932: 317 [redesc, cha]; Mello-Leitão, 1932: 117 [redesc]; 1935: 97 [cha]; 1949: 24 [sist]; Soares & Soares, 1948: 608 [cat, redesc, cha]; Kury, 1992: 283 [redesc]; 2003: 134 [cat]; Pinto-da-Rocha, 1994: 29 [cit]; DaSilva & Kury, 2007: 31 [redesc, sist].

Espécie-tipo: *Multumbo terrenus* Roewer, 1927

Diagnose: Dimorfismo sexual: basitarso I do macho inflado; armação da perna IV do macho presente ou ausente. Todos os tubérculos e grânulos do corpo arredondados, exceto o par principal de tubérculos do oculario, apenas de ápice arredondado. Par de apófises centrais da margem anterior do escudo dorsal menores que as dos ângulos, um pouco afastadas e convergentes, podendo ou não se tocar no ápice. Prossoma com um dobramento oblíquo entre o oculario e a margem lateral, com a porção anterior até a margem anterior do escudo sem camuflagem de detritos, quase lisa. Oculario largo, alto e robusto com um par de tubérculos fortes, altos, arredondados no ápice, direcionados obliquamente para frente. Três áreas no mesotergo. Grânulos concentrados nas áreas próximos aos sulcos. Área III com o par principal de tubérculos separados. Margem lateral com poucos tubérculos maiores na porção mais larga do mesotergo. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres com tubérculos de tamanhos semelhantes. Áreas genital e estigmática mais afundadas que as coxas e a margem posterior da área estigmática. Densidade de grânulos reduzida nas áreas estigmática e genital com a presença de um par de tubérculos na base da área genital e ausência de camuflagem de detritos. Palpo com o fêmur de diâmetro semelhante ao dos outros segmentos. Pernas com tubérculos pequenos e esparsos, exceto no fêmur IV de *M. dimorphicus*. Tarso I com 6 segmentos. Pênis com a placa ventral tão longa quanto larga, com lados oblíquos e com a sua concavidade apical em forma de “U”. Setas basais da placa ventral com a mais ventral menor, inseridas em um lobo lateral curto e largo.

***Multumbo terrenus* Roewer, 1927**

(figs. 80-82, 156-157, 164)

Multumbo terrenus Roewer, 1927: 351 (fig. 17) [dexc]; 1932: 317 (fig. 33) [redesc]; Mello-Leitão, 1932: 118 (fig. 65) [redesc]; Soares & Soares, 1948: 608 [cat]; Soares & Bauab-Vianna, 1972: 204 [cit]; Kury, 1992: 283 (figs. 7-11) [redesc]; 2003: 134 [cat]; DaSilva & Kury, 2007: 31 [cit].

Redescrição de macho e fêmea.

Dorso (fig. 80, 82). Margem anterior com um par de apófises centrais convergentes, porém não se encontram no ápice, menores que as dos ângulos; 2 apófises nos ângulos, a mais externa pode ser ramificada no ápice (simples). Todos tubérculos e grânulos do corpo arredondados, exceto o par principal de tubérculos do oculario, altos, apenas de ápices arredondados, muito fortes e paralelos. Dobramento do tegumento oblíquo, levemente curvo para dentro, desde o lado do oculario até a altura do ozóporo, afastada da margem lateral; com 1-3 tubérculos (1); porção anterior até a margem anterior lisa ou com alguns poucos grânulos esparsos (lisa) e sem camuflagem de detritos. Prossoma atrás do oculario, áreas I-III com um par de tubérculos principais, os da I mais afastados, os da I-II maiores que os do prossoma e os da III maior que os outros; I-III com mais um par de tubérculos paramedianos de mesmo tamanho dos tubérculos do prossoma. Marca central longitudinal no mesotergo com falta de pigmentação e limitada por uma fileria de grânulos, semelhante a um sulco. Granulação concentrada próxima aos sulcos das áreas e no prossoma ao lado do oculario. Margem lateral com granulação pouco densa, mais densa no prossoma; presença de 1-5 (1 e 2) tubérculos na maior largura do escudo dorsal, na altura da área III. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres com uma fileira de tubérculos esparsos, maiores na porção média e nos segmentos posteriores.

Ventre. Grânulos de tamanho semelhante aos do escudo dorsal, enfileirados nos esternitos livres e distribuídos homogeneamente nas coxas, exceto na porção mais proximal, que é lisa; áreas estigmática e área genital com menor densidade de grânulos e com um par de tubérculos na base da área genital; opérculo genital granuloso.

Palpos. Fêmur de diâmetro semelhante ao dos outros segmentos. Tíbia II mesal; Ili ectal. Tarso II mesal; Ili ectal.

Pernas (fig. 81). I com tubérculos um pouco mais fortes no ventre do trocanter e do fêmur. Basitarso I do macho inflado. Demais segmentos das pernas com tubérculos pequenos, esparsos. Fórmula tarsal: 6, 10/12 (10/11), 7, 7/8 (8).

Pênis (fig. 156, 157). Placa ventral alargada na porção das setas basais, com os lados retos e oblíquos; ápice levemente direcionado para dentro. Seta mediana um pouco menor que as 2 apicais ventrais; setas apicais maiores posicionada bem no ápice, afastadas

das menores; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, as 4 em uma fileira horizontal inserida em um lobo lateral. Estilo de ápice oblíquo com pequenas projeções ventrais; processo ventral com flabelo com projeções no ápice.

Coloração. Homogeneamente marrom-enegrecido; pernas marrom mais claro; palpos, quelíceras, trocanter I, ápice dos metatarsos e os tarsos amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,9-5,4 (5,4), largura: 4,4-5,3 (4,9); pernas: I: 8,3-10,6 (10,1), II: 24,8-28,8 (24,9), III: 16,7-19 (16,7), IV: 24,2-28,4 (24,2), fêmur IV: 7,5-8,5 (8,5); palpo: 3,9-5 (5).

Material examinado: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo (Rio Grande de Cima, Fazenda São João), A. B. Kury & R. Pinto-da-Rocha, X/1988, 1 fe (MNRJ6330); Teresópolis, 1 fe (SMFD1425); Teresópolis (Fazenda Vale da Revolta), R. Sachsse, II/1989, 1 ma (MNRJ6424); Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos), A. Kury; A. Giupponi, D. Pedroso & V. Orrico, VIII/2005, 2 ma (MNRJ16196); Silva Jardim (Aldeia Velha, Fazenda Bom Retiro), A. B. Kury, M. Khalil & A. Duran, I/1994, 1 ma e 1 fe (MNRJ6843); Cachoeiras de Macacu (Boca do Mato), R. Pinto-da-Rocha & A.B. Kury, X/1988, 1ma (MHNCI6389); Guapimirim (Estação Ecológica Estadual Paraíso), R. Pinto-da-Rocha & R.S. Bérnils, VII/1996, 2 ma e 1 fe (MZSP15493); Guapimirim (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, próximo ao condomínio do Garrafão), A. F. Barbosa, X/2001, 1 ma (MNRJ4686); Rio de Janeiro, 1 ma e 1 fe (SMFD259, lectótipo ma e paralectótipo fe, aqui designados).

***Multumbo dimorphicus* daSilva & Kury, 2007**

Essa espécie diferencia-se de *M. terrenus* apenas por apresentar dimorfismo sexual com armação na perna IV do macho (ver DaSilva & Kury, 2007).

***Piassagera* Roewer, 1928**

Piassagera Roewer, 1928:123 [desc]; 1932: 322 [redesc, cha]; Giltay, 1930: 242 [redesc]; Mello Leitão, 1932: 115 [redesc]; 1935: 95 [cha]; 1949, 24 [sist]; Soares & Soares, 1948: 614 [cat, redesc, cha]; Kury, 1992: 280 (figs. 1-6, 20-21) [redesc]; Kury, 2003: 136 [cat]; Pinto-da-Rocha, 1994: 29 [cit]; DaSilva & Kury, 2007: 31 [sist].

Espécie-tipo: *Piassagera brienii* Roewer, 1928

Diagnose. Dimorfismo sexual: basitarso I do macho inflado. Corpo com alta densidade de grânulos amarelos. Margem anterior com única apófise acuminada central. Oculário baixo com um par de tubérculos baixos e fracos. Porção anterior ao oculário lisa. Três áreas no mesotergo. Áreas do mesotergo com par de tubérculos principais pouco diferenciados dos grânulos. Área III com o par principal de tubérculos separados. Margem lateral com granulação semelhante ao resto do mesotergo. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres I e II com grânulos. Grande espinho no tergito livre III, quase do tamanho do escudo dorsal, granuloso. Densidade de grânulos reduzida nas áreas estigmática e genital com a presença de um par de tubérculos na base da área genital. Palpo com o fêmur de diâmetro semelhante ao dos outros segmentos. Pernas compridas, finas, com tubérculos fracos. Tarso I com 5 segmentos. Pênis com a placa ventral tão longa quanto larga, com a sua concavidade apical em forma de “U”. Setas basais da placa ventral com a mais ventral menor, posicionadas em uma fileira oblíqua inserida em um lobo lateral curto e largo.

***Piassagera brienii* Roewer, 1928**

(figs. 83, 84, 151-153, 170)

Piassagera Brienii Roewer, 1928:123 (figs. 1-2) [desc].

Piassagera brienii: Giltay, 1930: 243 (fig. 4) [redesc]; Mello Leitão, 1932: 115 (fig. 65) [redesc]; Roewer, 1932: 322 (figs. 38-39) [redesc]; Soares & Soares, 1948: 614 [cat]; Kury, 1992: 281 (figs. 1-6, 20-21) [redesc]; 2003: 136 [cat]; Kury & Pinto-da-Rocha, 2007: 197(fig. 4.29.h).

Redescrição de macho e fêmea.

Dorso (fig. 83, 84). Margem anterior com única apófise acuminada central; 2 apófises nos ângulos, de mesmo tamanho da central. Oculário com um par de tubérculos

baixos arredondados ou altos cilíndricos (baixos), afastados. Granulação densa homogênea em todo escudo dorsal, exceto na porção anterior ao oculario, lisa. Prossoma atrás do oculario com um par de tubérculos; áreas sem tubérculos diferenciados. Margem lateral com tubérculos próximos no prossoma, na altura do sulco I. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres I e II com grânulos menores do que do resto do escudo dorsal, com um par de tubérculos um pouco maiores; tergito livre III com um espinho muito grande, de tamanho próximo ao escudo dorsal, granuloso e com uma fileira de grânulos maiores e juntos em toda a sua margem posterior.

Ventre. Grânulos enfileirados nos esternitos livres e margem posterior da área estigmática com densidade menor que nos tergitos livres; coxa IV com poucos grânulos maiores; áreas estigmática e área genital com menos grânulos e com um par de tubérculos na base da área genital; opérculo genital com poucos grânulos no ápice.

Palpos. Fêmur de diâmetro semelhante ao dos outros segmentos. Tíbia IiIi mesal;, IiI/IiIi (IiIi) ectal. Tarso IiI mesal; IiI ectal.

Pernas. Todas as pernas compridas e finas com tubérculos esparsos. Basitarso I do macho inflado. Fórmula tarsal: 6, 10/13 (11), 7, 7/9 (8).

Pênis (fig. 151, 153). Ápices da placa ventral levemente direcionados para dentro; seta mediana um pouco maior que as 2 apicais ventrais, afastada do grupo de setas apicais dorsais e posicionada um pouco mais ventral; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, organizadas em uma fileira quase horizontal inserida em um lobo lateral. Estilo de ápice oblíquo com pequenas projeções ventrais subapicais; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral.

Coloração (fig. 170). Marrom-avermelhado com grânulos e tubérculos amarelos; pernas e palpos amarelados, ambos com pigmentação reticulada negra; espinho do tergito livre III enegrecido.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 2,5-3,4 (2,7), largura: 2,5-3,3 (3,3); pernas: I: 7,9-9 (8,8), II: 21,8-26,3 (24), III: 13,7-15,8, IV: 19,4-23,4 (21), fêmur IV: 6,1-7,8 (6,8); palpo: 3,7-4,3 (4,1).

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Salesópolis (Estação Biológica de Boracéia), S. A. Vanin, II/1973, 1 ma (MZSP12032); *Ibidem*, Expedição MZSP, X/1982, 1 ma e 1 fe (MZSP14005); *Ibidem*, L. R. Fontes & P. Terra, I/1979, 1 ma e 1 fe

(MZSP21436); *Ibidem*, P. Biasi, II/1961, 3 ma e 1 fe (MZSP10592); Cubatão (Piassagüera), 1ma (SMFD991, tipo), (Brien, X/1922 (Kury, 1992); São Paulo (P.E. Serra do Mar, Núcleo Curucutu), T. Pavão, VIII/2003, 1 ma (MZSP28161).

***Pseudotrogulus* Roewer, 1932**

Pseudotrogulus Roewer, 1932: 277, 308 [desc, cha]; Mello-Leitão, 1935: 97 [cha]; Soares & Soares, 1948: 615 [cat, redesc, cha]; Kury, 1992: 285 [redesc]; 2003: 137 [cat]; Pinto-da-Rocha, 1994: 29 [cit]; Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002: 173, 176 [redesc, sist]; DaSilva & Kury, 2007: 31 [cit]

Espécie-tipo: *Pseudotrogulus telluris* Roewer, 1932

Diagnose. Ausência de dimorfismo sexual (exceção: *P. funebris* com dimorfismo no basitarso I). Presença de tubérculos e/ou grânulos esbranquiçados no escudo dorsal e/ou nas pernas. Apófise central da margem anterior ausente, única ou em par, convergente. Prossoma com um dobramento oblíquo entre o oculario e a margem lateral, com a porção anterior até a margem anterior do escudo sem camuflagem de detritos, quase lisa (exceção: *P. sp.n. 2*). Oculario alto e robusto, com tubérculos fortes e altos (exceção: *P. sp.n. 2*), convergentes ou paralelos, obliquamente direcionados para frente. Três áreas no mesotergo (exceção: *P. sp.n. 2*, com 4 áreas). Área III com o par principal de tubérculos separados. Margem lateral com poucos tubérculos maiores na porção mais larga do mesotergo (exceção: *P. sp.n. 2*). Margem posterior e tergito livre I com alguns tubérculos ou espinhos maiores e tergitos livres II e III com um tubérculo ou espinho mediano maior (exceção: *P. sp.n. 2*). Região em volta do sulco formado pela porção proximal ventral da coxa IV e as áreas genital e estigmática, as porções proximais das coxas I-III, até a região oral, são lisas e sem camuflagem de detritos. Áreas genital e estigmática mais afundadas que as coxas e a margem posterior da área estigmática (exceção: *P. sp.n. 1*). Parte ventral das coxas e margem posterior da área estigmática cobertas densamente com grânulos altos e fortes (exceção: *P. sp.n. 1*). Densidade de grânulos reduzida nas áreas estigmática e genital com a presença de um par de tubérculos na base da área genital (exceção: *P. sp.n. 2*). Palpo com o fêmur de diâmetro semelhante ao dos outros segmentos. Tubérculos ventrais do fêmur I mais fortes que os outros das pernas. Tubérculos ventrais esbranquiçados mais altos nos outros fêmures (exceção: *P. telluris*). Pênis com a placa ventral tão longa quanto larga, com a sua concavidade apical em forma de “U”. Setas basais da placa ventral com a mais ventral menor, posicionadas em uma fileira oblíqua inserida em um lobo lateral curto e largo. Tarso I com 5 segmentos (exceção: *P. sp.n. 2*, com 3 segmentos).

Chave de identificação das espécies de *Pseudotrogulus*

1 – Quatro áreas no mesotergo; par de tubérculos principais do oculário baixos e fracos; margem anterior do escudo dorsal coberto por tubérculos fortes e contínuos entre as apófises centrais e laterais; poucos tarsômeros: 3, 5, 5, 5 (fig. 97-99).....*P. sp.n.* 2

Três áreas no mesotergo (fig. 85, 93); par de tubérculos principais do oculário altos (fig. 86, 95); margem anterior do escudo dorsal lisa ou com tubérculos esparsos, além das apófises centrais e laterais (fig. 83, 85); número de tarsômeros igual ou superior a 5, 7, 6, 6.....2

2 – Par principal de tubérculos da área III e tubérculo mediano do tergito livre III arredondados (fig. 88, 91); dobramento ao lado do oculário com tubérculos alongados e muito grandes, fundidos na base (figs. 88, 163).....3

Par principal de tubérculos da área III e tubérculo mediano do tergito livre III cônicos (fig. 85, 95); dobramento ao lado do oculário com tubérculos cônicos normais (figs. 85, 93).....4

3 – Margem posterior com alta densidade de grânulos brancos justapostos; fêmures das pernas com tubérculos ventrais maiores (fig. 88-89, 172).....*P. mirim*

Margem posterior com grânulos esparsos marrons; fêmures das pernas sem nenhum tubérculo maior (fig. 90-92).....*P. telluris*

4 – Grande parte dos grânulos esbranquiçados; tubérculo muito grande, cônico e granuloso no tergito livre III; tubérculos do oculário convergentes (fig. 85-87, 171).....*P. funebris*

Grânulos da mesma cor do tegumento, concentrados próximos aos sulcos das áreas no mesotergo; tergito livre III com 3 tubérculos um pouco maiores que os do tergito livre II; tubérculos do oculário paralelos (fig. 93-96).....*P. sp.n.* 1

***Pseudotrogulus funebris* Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002**

(figs. 85-87, 154-157, 171)

Pseudotrogulus funebris Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002: 173 [desc].

Diagnose. Diferencia-se dos outros *Pseudotrogulus* pelos grânulos do escudo dorsal esbranquiçados em alta densidade, pelos tubérculos juntos e cônicos na margem lateral, também esbranquiçados e o tubérculo cônico, muito grande e granuloso no tergito livre III. É o único do gênero a ter 8 tarsômeros na perna IV

Redescrição de macho e fêmea.

Dorso (fig. 85, 86). Margem anterior com um par de apófises paralelas; 2 ou 3 (3) apófises nos ângulos, de mesmo tamanho das centrais. Oculário alto com um par de tubérculos muito fortes, convergentes, ocupando toda a parte de cima e de mesma altura que o cômodo. Dobramento do tegumento curvo para dentro, saindo do lado do oculário e terminando na altura do ozóporo, afastada da margem lateral; com 4-5 (4 e 5) tubérculos cônicos. Prossoma atrás do oculário com ou sem um par de tubérculos (presente); áreas I-II com um par de tubérculos um pouco maiores que os do oculário, os da área I mais afastados; III com um par de tubérculos grandes e cônicos, mais um par de tubérculos paramedianos de mesmo tamanho dos tubérculos das I-II. Granulação bastante densa, exceto na porção anterior à margem sub-anterior, dos lados do oculário, em uma faixa central do oculário até a frente do par principal de tubérculos da III, na margem lateral ao lado da III, no ângulo anterior da I e no ângulo posterior da III. Margem lateral com 1-3 (3) tubérculos maiores, cônicos e quase fundidos na altura da área III. Margem posterior do escudo dorsal com um par e tergitos livres com 3 tubérculos, os centrais dos tergitos II e III cônicos e retos, os demais curvos para trás; o central do tergito III muito grande e coberto por grânulos; tergito livre III em toda a sua margem posterior com uma fileira de grânulos levemente maiores e justapostos.

Ventre. Áreas estigmática e genital com menor densidade de grânulos que nas coxas e com um par de tubérculos na base da área genital; opérculo genital com poucos grânulos no ápice.

Palpos. Tíbia Ili mesal, IiIi ectal. Tarso IiI mesal, IiI ectal.

Pernas (fig. 87). I com tubérculos fortes no ventre do trocanter e fêmur; fêmur I com 9-12 (10) tubérculos ventrais, um pouco maior que os dorsais; basitarso I inflado no macho. Demais segmentos das pernas com tubérculos pequenos, esparsos, com os fêmures II-IV com 1-13 tubérculos maiores ventrais. Fórmula tarsal: 5, 9, 7, 8.

Pênis (fig. 154-157). Seta mediana muito maior que as 2 apicais ventrais e afastada do grupo de setas apicais dorsais; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, as 3 mais dorsais em uma fileira oblíqua - em um dos lados do exemplar examinado está presente uma seta a mais semelhante às basais junto das setas apicais. Estilo de ápice oblíquo; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral.

Coloração (fig. 171). Coxa IV, escudo dorsal e tergitos livres I-II enegrecidos, exceto na porção central, do oculário ao tergito II, marrom-claro; todos grânulos dorsais e tubérculos das pernas, par de tubérculos do oculário e tubérculos da margem lateral esbranquiçados – demais tubérculos são da cor do tegumento; pernas marrom-claro; palpos, quelíceras, coxa e trocanter I e apófises da margem anterior do escudo dorsal amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3-3,7 (3,2), largura: 3-3,6 (3); pernas: I: 6,9-7,3 (7,3), II: 15,6-17 (17), III: 11,2-12 (12), IV: 15,6-16,8 (16,8), fêmur IV: 4,3-5,1 (5,1); palpo: 4-4,3 (4,2).

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Santo André (Paranapiacaba, Estação Biológica do Alto da Serra), R. Pinto-da-Rocha, C. Firmo & E. Chaves, IX/1998, 1 ma (MZSP16645, holótipo), 1 ma e 2 fe (MZSP16646, parátipo); *Ibidem*, R. Pinto da Rocha & S. Reidel, XII/1999, 2 ma e 2 fe (MNRJ4393, parátipo); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha, C. Firmo & R. Cordenonsi, V/1998, 1 ma (MZSP16644, parátipo); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha & S. Casari, I/1997, 1 fe (MZSP 17664); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha *et al.*, VIII/1999, 2 ma e 2 fe (MZSP 18885).

***Pseudotrogulus mirim* Kury, 1992**

(figs. 88, 89, 113, 114, 172)

Pseudotrogulus mirim Kury, 1992: 286 (figs. 14-19, 22-23) [desc]; Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002: 173 [sist]; Kury, 2003: 137 [cat].

Diagnose. É muito semelhante a *P. telluris* pela forte margem sub-anterior no escudo dorsal, tubérculos grandes do escudo dorsal, par de tubérculos isolados na área estigmática e 3 tubérculos grandes e arredondados dos tergitos livres II-III. Diferencia-se de *P. telluris*, pelos grânulos concentrados, pequenos e brancos da margem posterior do escudo dorsal e pelos tubérculos ventrais dos fêmures das pernas maiores que os outros do mesmo segmento.

Redescrição de macho e fêmea.

Dorso (fig. 88, 89). Tubérculos do escudo dorsal e tergitos livres grandes, muito maiores que os grânulos, todos arredondados. Margem anterior com 1 ou 2 apófises centrais menores que as dos ângulos, ou ausente (1); 2 a 4 apófises nos ângulos (3, mais externa embaixo). Oculário alto com um par de tubérculos muito fortes, ocupando toda a parte de cima e de mesma altura que o cômodo, convergentes. Margem sub-anterior curva para dentro, saindo do lado do oculário e terminando ao lado do ozóporo, formada por 5-7 (6/7) tubérculos grandes, compridos, cilíndricos e direcionados horizontalmente para frente. Um par de tubérculos maiores no prossoma atrás do oculário e nas áreas I-III, os da área I mais afastados e os da área III maiores. Grânulos concentrados em duas faixas paramedianas atrás do oculário até a área I, próximo ao sulco I, em volta dos sulcos II e III, exceto na faixa longitudinal central, atrás e entre os tubérculos da área III, na margem lateral, desde a área I, na margem posterior e nos tergitos livres; maior concentração de grânulos menores em uma faixa contínua na margem posterior e ângulo posterior da margem lateral. Tergito livre I sem ou com 1 ou 3 tubérculos (ausente); tergitos livres II-III com 3 tubérculos; o central maior em cada segmento; o central do tergitos livres anterior de tamanho próximo aos paramedianos do tergitos livres posterior; o central do tergitos livres III muito grande.

Ventre. Área estigmática, exceto sua margem posterior, lisa e área genital com apenas um par de tubérculos na base; opérculo genital com poucos grânulos no ápice.

Palpos. Tíbia III/IiIi/IIIi (IiIi) mesal; IiIi ectal. Tarso IiI mesal; IiI ectal.

Pernas. I com tubérculos fortes no ventre do trocanter e na metade basal ventral e em todo dorso do fêmur; fêmur I com 7-8 tubérculos ventrais o dobro do tamanho dos dorsais. Trocanter I e coxas II-IV com um tubérculo alto apical retrolateral; coxa IV com tubérculos arredondados e maiores apicais dorsais. Demais segmentos das pernas com tubérculos pequenos, esparsos, com os fêmures II-IV com 3-5 tubérculos maiores ventrais. Fórmula tarsal: 5, 7/8, 6, 6.

Pênis (fig. 113, 114). Ápices da placa ventral levemente direcionadas para dentro; seta mediana um pouco maior que as 2 apicais ventrais e afastada do grupo de setas apicais dorsais; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, as 3 mais dorsais em uma fileira oblíqua inseridas em um lobo lateral. Estilo de ápice reto e com projeções ventrais; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral e um eixo mais forte e longo.

Coloração (fig. 172). Marrom-enegrecido, com as porções lisas nas laterais das áreas I-II, metade posterior da área III e tergitos livres negros; par principal de tubérculos do oculario, ápice dos metatarsos e tarsos e grânulos da margem posterior e porção posterior da margem lateral esbranquiçados – os tubérculos das áreas podem ser levemente esbranquiçados em alguns indivíduos (escuros); palpos, quelíceras, coxa e trocanter I e apófises da margem anterior do escudo dorsal amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 3,3-4,3 (4), largura: 3-3,9 (3,9); pernas: I: 6,4-8 (7,4), II: 15,9-24,4 (22), III: 10,9-16,9 (15,4), IV: 14,7-22,2 (21), fêmur IV: 4-7,2 (6,5); palpo: 3,2-4,1 (3,9).

Material examinado: BRASIL. Rio de Janeiro: Mangaratiba (Reserva Ecológica Rio das Pedras, em frente ao Club Mediterranée), A. Giupponi, XI/2004, 1 ma e 1 fe (MNRJ17675); Angra dos Reis, W. Bokermann, XI/1991, 1 ma (MZSP11865); Angra dos Reis (estrada Lídice-Angra, 500 m), A. B. Kury, R. Pinto-da-Rocha, & L. Mestre, II/1997, 1 ma e 3 fe (MNRJ5537); Parati (Parati-Mirim, Rodovia Rio-Santos), A. B. Kury, & L. A. S. Kury, VI/1989, 2 ma e 1 fe (MNRJ6530, parátipos). São Paulo: Ubatuba (Picinguaba, Morro do Cuscuzeiro), G. Machado, XII/1995, 1 fe (MZSP16314); Ubatuba (Parque Estadual da Ilha de Anchieta, Fazenda Angelin), Equipe Biota, VIII/2001, 1 fe (IBSP3355); Ilhabela, Equipe Biota, X/2001, 2 fe (IBSP3746); Ilhabela (Trilha da Figueira), R. J.

Sawaia, V/1997, 1 ma (MZSP16856); Salesópolis (Estação Biológica de Boracéia), R. Pinto-da-Rocha, S. Casari, M. Ramirez & R. S. Bérnils, I/1999, 1 ma (MZSP21665); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha *et al.*, V/2001, 1 ma e 2 fe (MZSPs/nº); *Ibidem*, A. D. Brescovit *et al.*, IX/2000, 1 ma (IBSP1718).

***Pseudotrogulus telluris* Roewer, 1932**

(figs. 90-92, 158-161)

Pseudotrogulus telluris Roewer, 1932: 309 (fig. 25) [desc]; Mello-Leitão, 1935: 97 [cit]; Soares & Soares, 1948: 615 [cat]; Kury, 1992: 285 [sist]; Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002: 173 [sist]; Kury, 2003: 137 [cat].

Diagnose. É muito semelhante a sua espécie-irmã *P. mirim* pelo forte dobramento no prossoma, tubérculos grandes do escudo dorsal, par de tubérculos isolados na área estigmática e 3 tubérculos grandes e arredondados dos tergitos livres II-III, principalmente o maior central do tergito livre III. *P. telluris* distingui-se facilmente pelos grânulos afastados e normais da margem posterior do escudo dorsal, pela ausência de tubérculos maiores no ventre dos fêmures das pernas e pela cor branca do par de tubérculos da área III e tubérculos das pernas.

Redescrição.

Dorso (fig. 90, 91). Tubérculos do escudo dorsal e tergitos livres grandes, muito maiores que os grânulos, todos arredondados. Margem anterior com 1 ou 2 apófises centrais menores que as dos ângulos ou ausente (2); 2 ou 3 apófises nos ângulos (3, lateral). Oculário alto com um par de tubérculos muito fortes, ocupando toda a parte de cima e de mesma altura que o cômodo, convergentes. Dobramento do tegumento curvo para dentro, do lado do oculário até o lado do ozóporo, formado por 5 ou 6 tubérculos grandes, compridos, cilíndricos e direcionados horizontalmente para frente, o mais próximo ou o segundo do oculário é o maior. Um par de tubérculos no prossoma atrás do oculário e nas áreas I-III, os da I mais afastados e os da III maiores. Grânulos concentrados em duas faixas paramedianas atrás do oculário até a área I, próximo ao sulco I, em volta dos sulcos II e III, exceto na faixa longitudinal central, atrás e entre os tubérculos da área III, na margem lateral, desde a área I, na margem posterior e nos tergitos livres. Tergitos livres II e III com

3 tubérculos, o central maior em cada segmento; o central do II de tamanho próximo aos paramedianos do III; o central do III muito grande.

Ventre. Área estigmática, exceto sua margem posterior, lisa e área genital com apenas um par de tubérculos na base; opérculo genital com poucos grânulos no ápice.

Palpos. Tíbia III/IiIi (IiIi) mesal e ectal. Tarso II mesal, IiI ectal.

Pernas (fig. 92). Trocanter I com tubérculos fortes no ventre; fêmur I com tubérculos fortes em todo dorso e com 6 tubérculos ventrais o dobro do tamanho dos dorsais. Trocanter I e coxas II-IV com um tubérculo alto apical retrolateral; coxa IV com tubérculos arredondados e maiores apicais dorsais. Demais segmentos das pernas com tubérculos pequenos, esparsos e homoganeamente distribuídos. Fórmula tarsal: 5, 7/9 (8), 6, 6/7 (6).

Pênis (fig. 158-161). Ápices da placa ventral levemente direcionadas para dentro; seta mediana de mesmo tamanho das 2 apicais ventrais e afastada do grupo de setas apicais dorsais; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, a mais dorsal posicionada mais apicalmente e as outras 3 em uma fileira horizontal em um lobo lateral. Estilo de ápice reto e com projeções ventrais; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral e um eixo mais forte e longo.

Coloração. Marrom-avermelhado escuro, com as porções lisas nas laterais das áreas do escudo dorsal negras; todos os tubérculos dos fêmures das pernas, o par principal de tubérculos do oculario, da área III e o ápice dos metatarsos e o tarsos esbranquiçados – alguns indivíduos têm o par da área I esbranquiçadas (marrom); palpos, quelíceras, coxa e trocanter I e apófises da margem anterior do escudo dorsal amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 4,1-4,6 (4,4), largura: 3,5-5 (5); pernas: I: 7,3-7,7 (7,7), II: 21,3-25,3 (25,3), III: 14,3-16,3 (16), IV: 19,1-22,2 (22,2), fêmur IV: 5,8-7,2 (7,2); palpo: 4,1-4,2 (4,2).

Material examinado: BRASIL. Caldeirão, Rio Madeira (procedência errada?), 1 fe (SMFD1406, tipo). Rio de Janeiro: Teresópolis (Faz. Vale da Revolta), R. L. C. Baptista, I/1995, 1 ma (MNRJ4595); Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos), Equipe Biota, VIII/2001, 1 ma e 1 fe (IBSP2269); *Ibidem*, R. Pinto-da-Rocha, B. Dietz & R. Rosa, XI/1999, 1 fe (MZSP28163); Rio de Janeiro (Parque Estadual da Pedra Branca, Pau da Fome), A. Giupponi, D. Pedroso & A. C. Gonçalves, VIII/2004, 1 fe (MNRJ17630).

Pseudotrogulus sp.n.1

(figs. 93-96, 105, 115-116)

Diagnose. Essa é a menor espécie de Hernandariinae, de tamanho próximo a *P. sp.n.* 2. Também compartilha com *P. sp.n.* 2 as apófises centrais da margem anterior do escudo dorsal altas, como as dos ângulos, e convergentes. Diferencia-se das outras espécies de *Pseudotrogulus* pela margem lateral quase lisa e pelos tubérculos do oculario fortes, cônicos, paralelos e não-convergentes. Diferencia-se de *P. sp.n.* 2 pela granulação heterogênea e bem menos densa e pelos tubérculos da área III, margem posterior e tergitos livres cônicos.

Descrição.

Dorso (fig. 93, 95). Margem anterior com um par de apófises convergentes; 2 ou 3 (2/3) apófises nos ângulos, a terceira é ventral. Oculario alto com um par de tubérculos muito fortes, ocupando toda a parte de cima e de mesma altura que o cômodo, paralelos. Dobramento do tegumento curvo para dentro, do lado do oculario até a altura do ozóporo, afastado da margem lateral; com 3 ou 4 (4) tubérculos cônicos. Prossoma atrás do oculario, áreas I-III com um par de tubérculos principais, os do prossoma e área II mais afastados; III com um par de tubérculos cônicos, mais uma par de tubérculos paramedianos de mesmo tamanho dos tubérculos das I-II. Granulação pouco densa, concentrada próxima aos sulcos das áreas, no prossoma atrás do oculario, na margem posterior e nos tergitos livres. Margem lateral lisa, a não ser por 3-5 (4) tubérculos na altura das áreas II e III. Margem posterior do escudo dorsal e tergito livre I com um par, tergito livre II com 2 ou 3 (3) e tergito livre-III com 3 tubérculos maiores, todos cônicos, os centrais dos tergitos II e III maiores.

Ventre. Grânulos do tamanho dos do escudo dorsal em fileira nos esternitos livres e distribuídos homogeneamente e nas coxas, exceto na porção mais proximal, lisa; áreas estigmática e área genital com menor densidade de grânulos e com um par de tubérculos na base da área genital; opérculo genital com poucos grânulos no ápice.

Palpos (fig. 105). Tíbia Ii/IiI (IiIi) mesal; II ectal. Tarso IiI mesal; IiI ectal.

Pernas (fig. 94, 96). I com tubérculos fortes no ventre do trocanter e na metade basal ventral e em todo dorso do fêmur; fêmur I com 5-6 (5) tubérculos ventrais o dobro do

tamanho dos dorsais. Demais segmentos das pernas com tubérculos pequenos, esparsos, com os fêmures II-IV com 2-9 (6, 3, 5, respectivamente) tubérculos maiores ventrais. Fórmula tarsal: 4/5 (5), 7/9 (9), 6/7 (7), 6/8 (8).

Pênis (fig. 115-116). Seta mediana um pouco maior que as 2 apicais ventrais e afastada do grupo de setas apicais dorsais; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, as 3 mais dorsais em uma fileira oblíqua inserida em um lobo lateral. Estilo de ápice reto; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral.

Coloração. Homogeneamente marrom-claro; palpos e quelíceras amarelos; tubérculos ventrais dos fêmures das pernas e os da margem lateral esbranquiçados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 2,2-2,4 (2,3), largura: 2-2,4 (2,2); pernas: I: 4-4,6 (4,6), II: 7,8-8,4 (7,9), III: 5,7-6,4 (5,9), IV: 8-8,7 (8,1), fêmur IV: 2,1-2,3 (2,1); palpo: 2,5-2,7 (2,6).

Material examinado: BRASIL. São Paulo: Cotia (Reserva do Morro Grande, Quilombo), M. C. Silveira, III/2003, 1 ma e 1 fe (MZSP28164, holótipo ma e parátipo fe); *Ibidem*, J. P. Guadanucci, XII/2002, 1 fe (MZSP25767); Cotia (Reserva do Morro Grande, Grilos), G. R. S. Ruiz, III/2003, 1 ma (MZSP25768); Cotia (Reserva do Morro Grande, Torres), G. R. S. Ruiz, III/2003, 1 ma e 1 fe (MZSP25769).

***Pseudotrogulus* sp.n.2**

(figs. 97-99, 117, 118)

Diagnose. É tão pequena quanto *Pseudotrogulus* sp.n.1, embora tenha as pernas mais longas. Distingui-se das outras espécies de *Pseudotrogulus* pela margem anterior do escudo dorsal coberta por tubérculos na mesma fileira das apófises centrais e laterais, pelo ocúlar e seus respectivos tubérculos baixos, pelo corpo coberto por uma densa granulação, pela cor esbranquiçada de todos os tubérculos do escudo dorsal e tergitos livres (os grânulos são da cor da superfície lisa), pelas 4 áreas no mesotergo e um menor número de tarsômeros entre todos Hernandariinae (3, 5, 5, 5).

Descrição.

Dorso (fig. 97, 98). Margem anterior com um par de fortes apófises convergentes; 3 apófises fortes nos ângulos, 2 dorsais paralelas e semelhantes e a terceira é ventral e menor; 3 a 4 tubérculos fortes entre os pares de apófises, cobrindo toda a margem. Oculário baixo,

um pouco maior que a altura dos olhos, com um par de tubérculos afastados e pequenos, como os outros tubérculos do prossoma. Prossoma com alguns tubérculos esparsos, concentrados na porção mediana atrás do oculario. Quatro áreas no mesotergo; áreas I-III de comprimentos semelhantes e área IV com metade do comprimento; I-III com um par de tubérculos principais, mais alguns esparsos, todos arredondados; os da I são mais afastados e os da II mais próximos; os da I-II de tamanhos semelhantes e os da III bem maiores; IV com 2 pares de tubérculos menores em uma fileira horizontal. Granulação bastante densa, cobrindo todo o escudo dorsal. Margem lateral lisa com 2 tubérculos pequenos na altura da área II. Margem posterior do escudo dorsal e tergitos livres com uma fileira de tubérculos arredondados, 2 deles são maiores.

Ventre. Coxas, esternitos livres, porção central das áreas estigmática e genital cobertas densamente com grânulos fortes; a porção entre esses segmentos são lisas; opérculo genital com grânulos menores.

Palpos. Tíbia IliI mesal, IiI ectal. Tarso IiI mesal, IiI ectal.

Pernas (fig. 99). I com tubérculos fortes no ventre do trocanter e em fileira nos 2/3 proximais ventrais, na porção média lateral e em todo o dorso do fêmur; fêmur I com 6 tubérculos ventrais extremamente altos. Coxa IV com um tubérculo alto apical retrolateral e 3 tubérculos grandes e arredondados apicais dorsais; trocanter IV com um tubérculo retrolateral basal. Demais segmentos das pernas com tubérculos pequenos, esparsos, com o fêmur II com 4 tubérculos ventrais e 3 prolaterais, fêmur III com 2 ou 3 ventrais e 2 prolaterais e fêmur IV com 3 ventrais, maiores. Fórmula tarsal: 3, 5, 5, 5.

Pênis (fig. 117, 118). Seta mediana aproximadamente de metade do tamanho e afastada das 3 apicais dorsais; seta basal mais ventral bem menor que as outras basais, as 3 mais dorsais em uma fileira oblíqua inserida em um lobo lateral. Estilo de ápice reto e pequenas projeções subapicais; processo ventral com flabelo com projeções em sua borda ventral.

Coloração. Geral marrom; laterais do prossoma e áreas I-IV e os tergitos livres negros; todos os tubérculos do corpo e os tubérculos maiores das pernas esbranquiçados; trocanteres, apófises da margem anterior do escudo dorsal, palpos e porção atrás do oculario amarelados.

Medidas: escudo dorsal: comprimento: 2,6, largura: 2,1; pernas: I: 4,25, II: 10,3, III: 7,9, IV: 10,8, fêmur IV: 3,0; palpo: 2,4.

Material examinado: BRASIL. Paraná: Guaraqueçaba (PR-405, estrada para Curitiba), M.B. da Silva *et al.*, XII/2005, 1 ma (MZSP28165, holótipo).

Nota sobre *Ariaeus* Sørensen, 1932

O gênero monotípico *Ariaeus* Sørensen, 1932 é retirado de Hernandariinae e realocado em Gonyleptinae. De acordo com E. Vasconcelos (com. pess.), *Ariaeus tuberculatus* é sinônimo-júnior de *Geraecomorbius clavifemur* Mello-Leitão, 1927 e a alteração será formalizada em artigo futuro.

3.6. Literatura citada

- Acosta, L.E. 1996. Die Typus-Exemplare der von Carl-Friedrich Roewer beschriebenen Pachylinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Senckenbergiana biologica*, 76(1/2): 209-225.
- Amorim, D. S. 1997. Elementos Básicos de Sistemática Filogenética. 2ª Ed. Holos, Editora & Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Canals, J. 1936. Observaciones biológicas en arácnidos del orden Opiliones. *Revista Chilena de Historia Natural*, 40:61-63.
- Canals, J. 1943. Descripción de nuevos géneros y especies de Opiliones de la subfamilia Pachylinae. *Notas del Museo de la Plata, Zoologia*, 8(63):1-22.
- Capocasale, R. 1966. Opiliones del Uruguay. *Discocyrtus prospicius* Holmberg, el alotipo hembra de *Pygophalangodus gemignanii uruguayensis* Ringuelet (Gonyleptidae) y *Metalibitia rosascostai* sp. nov. (Cosmetidae). *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle* 2ª S., 37(4): 631-644.
- Capocasale, R. 1968. Nuevos aportes paratypes el conocimiento de la distribución geográfica de los opiliones de Uruguay. *Neotropica*, 14(44): 65-71.
- Capocasale, R. 2003. Diversidad de la biota uruguaya. Opiliones. *Anales del Museo de Historia Natural y Antropología, Montevideo*, 10(2): 1-8.
- Carpenter, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4: 291-296.
- Carpenter, J. M. 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics*, 10: 215–220.
- Curtis, D. J. & G. Machado 2007. Ecology. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 280-308. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.

- da Silva, M. B. 2002. Análise filogenética e biogeográfica e revisão sistemática de Goniosomatinae (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- DaSilva, M. B. & A. B. Kury 2007. On the loss of sexual dimorphism in the Hernandariinae now including *Multumbo* Roewer and *Piassagera* Roewer (Opiliones, Gonyleptidae). *Zootaxa*, 1558: 29-37.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18(4): 374-385.
- Ferreira, C. P. 2006. Revisão sistemática e análise filogenética do gênero *Metavononoides* Roewer, 1927 (Arachnida, Opiliones, Cosmetidae). Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Firmo, C. L. & R. Pinto-da-Rocha 2002. A new species of *Pseudotrogulus* Roewer and assignment of the genus to the Hernandariinae (Opiliones, Gonyleptidae). *Journal of Arachnology*, 30: 173-176.
- Frers, A. G. 1917. Nota sobre “*Apembolephaenus Jorgei*” Holmberg. *Comunicaciones de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales, Physis*, 3: 405-406.
- Giltay, L. 1930. Liste des Arachnides brésiliens récoltés par la Mission belgo-brésilienne Jean Massart. In: Bouillenne, R., Ledoux, P. Brien, P. & A. Navez. *Une Mission Biologique Belge au Brésil*, 2: 234-245. Imprimerie Medicale et Scientifique, Bruxelles.
- Gnaspini, P., da Silva, M. B. & F. C. Pöker 2004. The occurrence of two adult instars among Grassatores (Arachnida: Opiliones) – A new type of life-cycle in arachnids. *Invertebrate Reproduction and Development*, 45 (1): 29-39.
- Gnaspini, P. & M. R. Hara 2007. Defense mechanisms. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Pp. 374-399. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Goloboff, P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.
- Goloboff, P. 1999. Nona, ver. 2.0. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina.

- Goloboff, P., Farris, J. S. & K. Nixon 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Publicado pelos autores, acesso em: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>
- Goodnight, J. C. & M. L. Goodnight 1947. Studies on the phalangid fauna of Central America. *American Museum Novitates*, 1340: 1-21.
- Hara, M. R. 2005. Revisão sistemática e análise filogenética do gênero *Eusarcus* Perty, 1833 (Arachnida, Opiliones, Laniatores). Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Hara, M. R. & P. Gnaspini 2003. Comparative study of the defensive behavior and morphology of the gland opening area among harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) under a phylogenetic perspective. *Arthropod, Structure & Development*, 32: 257-275.
- Holmberg, E. L. 1909. Gonyleptidarum novum genus. *Apuntes de Historia. Natural de Buenos Aires Zoologia*, 1(3): 38-39.
- International Commission of Zoological Nomenclature 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4º ed. Disponível em: <http://www.iczn.org/iczn>
- Kästner, A. 1937. Chelicerata. 7. Ordnung der Arachnida: Opiliones Sundeval = Weberknechte. In: W. Kukenthal & T. Krumbach (eds) *Handbuch der Zoologie*. Vol.3, no.2. pp.300-393. Walter de Gruyter & Co., Berlin e Leipzig.
- Kornet, D. J. & H. Turner 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Systematic Biology*, 48(2): 365-379.
- Kury, A. B. 1989. Notes on Mitobatinae III: a remarkable new Brazilian species of *Mitobates* Sundevall, 1833 (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *Boletim do Museu Nacional Rio de Janeiro (N. S., Zoologia)*, 328: 1-12.
- Kury, A. B. 1990. Synonymic notes on *Mitobates* Sundevall, with redescription of the type species, *M. conspersus* (Perty) (Opiliones: Gonyleptidae: Mitobatinae). *Bulletin of the British Arachnology Society*, 8(6): 194-200.
- Kury, A. B. 1992. The false Cranainae of the Brazilian Atlantic Forest (Opiliones, Gonyleptidae). *Tropical Zoology*, 5(2): 279-291.

- Kury, A. B. 1994. On the identity of the enigmatic *Leptocnema* Koch (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Mitteilungen aus dem Zoologisches Museum in Berlin*, 70(1): 93-98.
- Kury, A. B. 1997. The genera *Saramacia* and *Syncranaus* Roewer, with note on the status of the Manaosbiidae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptoidea). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 374: 1-22.
- Kury, A. B. 2003. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. esp. monográfico n°. 1: 5-337.
- Kury, A. B. 2007. Laniatores. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 159-246. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Kury, A. B. & G. Giribet 2007. Phylogeny and biogeography. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) Harvestmen: the biology of Opiliones. Pp. 62-87. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Kury, A. B. & R. Pinto-da-Rocha 1997. Notes on the Brazilian harvestmen genera *Progonyleptoidellus* Piza and *Iporangaia* Mello-Leitão (Opiliones, Gonyleptidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 41(1): 109-115.
- Kury, A. B. & R. Pinto-da-Rocha 2007. Gonyleptidae Sundevall, 1833. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 196-203. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Lee, D. C. & H. N. Bryant 1999. A reconsideration of the coding of inapplicable characters: assumptions and problems. *Cladistics*, 15: 373-378.
- Lipscomb, D. L. 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. *Cladistics*, 8: 45-65.
- Machado, G. & R. Macías-Ordóñez 2007a. Social behavior. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 400-413. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Machado, G. & R. Macías-Ordóñez 2007b. Reproduction. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds) Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 414-454. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.

- Machado, S. F., Ferreira, R. L. & R. P. Martins 2003. Aspects of the population ecology of *Goniosoma* sp (Arachnida Opiliones Gonyleptidae) in limestone caves in southeastern Brazil. *Tropical Zoology*, 16 (1): 13-31.
- Mello-Leitão, C. F. de 1923. Opiliões Laniatores do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 24: 105-197.
- Mello-Leitão, C. F. de 1926. Notas sobre Opiliones Laniatores sul-americanos. *Revista do Museu Paulista*, 14: 327-383.
- Mello-Leitão, C. F. de. 1927a. Arachnideos de Santa Catharina. *Revista do Museu Paulista*, 15: 395-419.
- Mello-Leitão, C. F. de. 1927b. Generos novos de Gonyleptideos (nota prévia). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 3(2): 13-22.
- Mello-Leitão, C. F. de 1930a. Gonyleptidas novos ou pouco conhecidos da Republica Argentina, da subfamilia Pachylinae. *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 2(3):137-142.
- Mello-Leitão, C. F. de 1930b. Nota sobre Arachnideos argentinos. *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 2(4): 211-214.
- Mello-Leitão, C. F. de 1931a. Opiliões novos ou críticos. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 33(3):117-148.
- Mello-Leitão, C. F. de 1931b. Nota sobre arachnideos argentinos. III Opiliões novos ou críticos. IV Aranhas novas. *Annais da Academia Brasileira de Ciências*, 3(2):83-97.
- Mello-Leitão, C. F. de 1932. Opiliões do Brasil. *Revista do Museu Paulista*, 17(2):1-505.
- Mello-Leitão, C. F. de 1933a. Notas sobre os opiliões do Brasil descritos na obra póstuma de Sørensen: "Descriptiones Laniatorum". *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 9(2): 99-114.
- Mello-Leitão, C. F. de 1933b. Novos Gonyléptidae do Brasil Meridional. *Archivos da Escola Superior de Agricultura e Medicina Veterinária*, 10(2): 133-151.
- Mello-Leitão, C. F. de 1935. Algumas notas sobre os Laniatores. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 36(1934): 89-116.

- Mello-Leitão, C. F. de 1939. Les Arachnides et la zoogéographie de l'Argentine. *Physis*, 17: 601-630.
- Mello-Leitão, C. F. de 1949. Famílias, subfamília, espécies e gêneros novos de opiliões e notas de sinonímia. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, n.s. zool. 94: 1-33.
- Mendes, A. C. 2005. Revisão sistemática e análise filogenética de Heteropachylinae Kury, 1994 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Muñoz Cuevas, A. 1973. Sur les caractères génériques de la famille des Gonyleptidae (Arachnida, Opilions, Laniatores). *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle*, 3e série 87(113): 225-234.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9. Publicado pelo autor, Ithaca, New York, USA.
- Osses, F., Willemart, R. H., Chelini, M. C., Machado, G., Andrade, R. & M. B. da Silva 2005. Função da armação das pernas de machos de *Neosadocus* sp. (Opiliones: Gonyleptidae) em brigas intra-sexuais. p. 202. In: Actas de Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología.
- Pimentel, R. A. & R. Riggins 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics*, 3: 201-209.
- Pinto-da-Rocha, R. 1994. A new species of *Santinezia* from central Amazonia, with systematic comments on the genus (Arachnida, Opiliones, Cranida). *Andrias*, 13: 29-32
- Pinto-da-Rocha, R. 1997. Systematic review of the neotropical family Stygnidae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptoidea). *Arquivos de Zoologia*, 33(4):163-342.
- Pinto-da-Rocha, R. 2002. Systematic review and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). *Arquivos de Zoologia*, 36(4): 357-464.
- Pinto-da-Rocha, R. & S. Caron 1989. Catálogo do Material-tipo da coleção de Arachnida Rudolf Bruno Lange do Museu de História Natural "Capão de Imbuia", Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 49(4): 1021-1029.

- Pinto-da-Rocha, R. & G. Giribet 2007. Taxonomy. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds). Harvestmen: the biology of Opiliones. pp. 88-246. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Pinto-da-Rocha, R., Machado G. & G. Giribet 2007 (eds). Harvestmen: the biology of Opiliones. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts e London.
- Pogue, M. G. & M. F. Mickevich 1990. Character definitions and character state delineation: the bête noire of phylogenetic inference. *Cladistics*, 6: 319-361.
- Ringuelet, R. A. 1955a. Noticias sobre los Opiliones del Uruguay. *Notas del Museo de La Plata*, 18(163): 279-297.
- Ringuelet, R. A. 1955b. Los Opiliones misioneros. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina*, 6-7: 1-2.
- Ringuelet, R. A. 1955c. Noticias sobre los Opiliones del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina*, 6-7: 7.
- Ringuelet, R. A. 1957. Biogeografía de los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Contribuciones Científicas de la Universidad de Buenos Aires, ser. Zool.*, 1(1): 5-33.
- Ringuelet, R. A. 1959. Los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 5(2): 125-439.
- Ringuelet, R. A. 1963. Opiliofauna Uruguaya. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 24: 35-51.
- Rodrigo, A. 1992. Two optimality criteria for selecting subsets of most parsimonious trees. *Systematic Biology*, 41(1): 33-40.
- Roewer, C. F. 1913. Die Familie der Gonyleptiden der Opiliones-Laniatores. *Archiv für Naturgeschichte*, 79A(4): 1-256 e 79A(5):257-473.
- Roewer, C. F. 1917. 52 neue Opilioniden. *Archiv für Naturgeschichte*, 82A(2): 90-158.
- Roewer, C. F. 1923. Die Weberknechte der Erde. Systematische Bearbeitung der bisher bekannten Opiliones. Gustav Fischer, Jena.

- Roewer, C. F. 1927. Brasilianische Opilioniden, gesammelt von Herrn Prof. Bresslau in Jahre 1914. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 40(3):333-352.
- Roewer, C. F. 1928. Opilions nouveaux de Brésil. *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 68: 123-127.
- Roewer, C. F. 1929. Weitere Weberknechte III. III. Ergänzung der: "Weberknechte der Erde", 1923. *Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Verein Zu Bremen*, 27(2): 179-284.
- Roewer, C. F. 1930. Weitere Weberknechte IV. IV. Ergänzung der: "Weberknechte der Erde", 1923. *Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Verein Zu Bremen*, 27(3): 341-452.
- Roewer, C. F. 1931. Weitere Weberknechte V. V. Ergänzung der: "Weberknechte der Erde", 1923. *Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Verein Zu Bremen*, 28(2-3): 101-164.
- Roewer, C. F. 1932 Weitere Weberknechte VII (7.Ergänzung der Webernechte der Erde, 1923). *Archiv für Naturgeschichte, Berlin*, 1(2): 275-350.
- Roewer, C. F. 1943. Weitere Weberknechte XI. Über Gonyleptiden. *Senckenbergiana*, 26(1-3): 12-68.
- Soares, B. A. M. 1943. Alguns opiliões do estado de Paraná. *Archivos do Museu Paranaense* 3: 205-213.
- Soares, B. A. M. 1944. Notas sobre opiliões da coleção do Museu Nacional do Rio de Janeiro. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia do Estado de São Paulo*, 6(15): 163-180.
- Soares, B. A. M. 1945a. Opiliões do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense*, 4(8): 191-206.
- Soares, B. A. M. 1945b. Opiliões da coleção do Museu Nacional do Rio de Janeiro. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 4(9): 341-393.
- Soares, B. A. M. & H. E. M. Soares 1945. Mais opiliões pertencentes ao Museu Paranaense. *Revista Agrícola, Piracicaba*, 20(9-12): 365-377.

- Soares, B. A. M. & H. E. M. Soares 1946. Novos Opiliões de Banhado (Estado do Paraná). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia do Estado de São Paulo*, 7(8): 101-111.
- Soares, B. A. M. & H. E. M. Soares 1947a. Opiliões paranaenses da coleção Joram Leprevost. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 8(12): 137-144.
- Soares, B. A. M. & H. E. M. Soares 1947b. Opiliões da coleção Gofferjé (Opiliones – Gonyleptidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 8(21): 249-259.
- Soares, B. A. M. & H. E. M. Soares. 1948. Monografia dos gêneros de opiliões neotrópicos I. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 5(9): 553-635.
- Soares, B. A. M. & Soares, H. E. M. 1949. Monografia dos gêneros de opiliões neotrópicos II. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 7(2): 151-239.
- Soares, B. A. M. & Soares, H. E. M. 1954. Monografia dos gêneros de opiliões neotrópicos III. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 8(9): 225-302.
- Soares, H. E. M. 1945. Contribuição ao estudo dos opiliões do Estado do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense*, 4(9): 207-230.
- Soares, H. E. M. 1966a. Opiliões da coleção Gofferjé (Opiliones: Gonyleptidae, Phalangodidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia do Estado de São Paulo*, 18(10): 77-102.
- Soares, H. E. M. 1966b. Opiliões pertencentes à coleção “Eugênio W. Gruman” (Opiliones, Cosmetidae, Gonyleptidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia do Estado de São Paulo*, 18(12): 117-123.
- Soares, H. E. M. 1972. Opera Opiliologica Varia. II (Opiliones: Gonyleptidae, Phalangiidae, Phalangodidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 32(1): 65-74.
- Soares, H. E. M. & B. A. M. Soares 1984. Opera opiliologica varia XXV. (Opiliones, Gonyleptidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 28(3): 301-314.
- Soares, H. E. M. & B. A. M. Soares 1985a. Opera opiliologica varia XXII (Opiliones: Gonyleptidae). *Naturalia*, 10: 157-200.

- Soares, H. E. M. & B. A. M. Soares 1985b. Contribution à l'étude des opilions (Opiliones: Cosmetidae, Phalangodidae, Gonyleptidae) du Paraguay. *Revue suisse de Zoologie*, 92(1): 3-18.
- Soares, H. E. M. & M. J. Bauab-Vianna 1972. Algunas notas sobre opiliones con la descripción de allotypi y nuevas formas (opiliones, Gonyleptidae). *Physis*, Secc. C, 31(82): 203-218.
- Sørensen, W. 1884. Opiliones Laniatores (Gonyleptides W. S. Olim) Musei Hauniensis. *Naturhistorisk Tidsskrift*, 14(3): 555-646.
- Sørensen, W. 1895. Viaggio del dottor A. Borelli nella Republica Argentina e nel Paraguay. XVII Opiliones Laniatores. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della R. Università di Torino*, 10(210): 1-6.
- Sørensen, W. 1902. Gonyleptiden (Opiliones Laniatores). *Hamburger Magalhaensische Sammelreise*, 5: 1-36.
- Sørensen, W. 1932. Descriptiones Laniatorum (Arachnidorum Opilionum Subordinis). (Opus posthumum recognovit et edidit Kai L. Henriksen). *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter., Naturvidenskabelig og Mathematisk Afdeling* (=Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark, København, ser. 9, 3(4): 197-422.
- Strong, E. E. & D. Lipscomb 1999. Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, 15: 363-371.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tavares, M. L. R. 1980. Novas ocorrências de opiliões no Rio Grande do Sul e descrição da fêmea de *Melloleitania riodariensis* Soares & Soares, 1945 (Gonyleptidae). *Iheringia*, 55: 155-159.
- Tourinho, A. L., & A. B. Kury 2003. A review of *Jussara*, with descriptions of six new species (Arachnida, Opiliones, Sclerosomatidae) from Brazil. *Tropical Zoology*, 16(2): 209-275.
- Valentinis de Martínez, S. 1974. Consideraciones ecológicas sobre algunas especies de opiliones (Aracnida) halladas en el Depto. La Capital (Santa Fe; Argentina).

Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Zoologia, 7: 1-11.

- Vasconcelos, E. G. 2003. Revisão taxonômica de *Mischonyx* Bertkau, 1880 (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, 44(4): 482-500.
- Wilkinson, M. 1995. A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, 11: 297-308.
- Yamaguti, H. Y. 2006. Revisão sistemática, análise filogenética e biogeográfica da subfamília Bourguiiinae Melllo-Leitão, 1923 (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

3.7. Índice de nomes taxonômicos citados na revisão

- Acrogonyleptes*, 181, 183, 187, 188, 192, 193, 195, 196, 197, 198, 200, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 209, 210, 212, 213, 216, 217, 218, 219, 220, 223, 227, 230, 231, 251, 252, 257
- Acrogonyleptes armatifrons*, 219, 233, 259
- Acrogonyleptes curitibae*, 220, 257, 259
- Acrogonyleptes exochus*, 188, 215, 220, 251, 252, 253, 255, 262
- Acrogonyleptes granulatus*, 188, 202, 215, 220, 251, 252, 253, 255, 262
- Acrogonyleptes pectinifemur*, 218, 220, 253, 257, 259
- Acrogonyleptes* sp.n.1, 193, 194, 207, 208, 222, 252, 253, 255, 262
- Acrogonyleptes* sp.n.2, 205, 251, 252, 255, 264
- Acrogonyleptes spinifrons*, 193, 218, 219, 220, 251, 253, 257, 259, 261
- Acrogonyleptes unus*, 219, 241
- Acrogonyleptoides*, 251
- Acrogonyleptoides exochus*, 251, 253
- Acrogonyleptoides piraquarensis*, 253, 255
- Apembolephaeninae, 228
- Apembolephaeninas, 228
- Apembolephaenus*, 181, 230
- Apembolephaenus calcaratus*, 233, 235
- Apembolephaenus jorgei*, 182, 230, 238
- Apembolephaenus Jorgei*, 238
- Apembolephaenus setulosus*, 240, 241
- Apembolepheninae, 228
- Apembolephenus*, 230
- Apembolephenus jorgei*, 238
- Apembolephenus setulosos*, 240
- Apembolephenus setulosus*, 240
- Ariaeus*, 181, 219, 283
- Ariaeus tuberculatus*, 181, 219
- Bourguyia trochanteralis*, 184
- Bourguyiinae, 178
- Bourguyinae, 184
- Caelopyginae, 178, 184, 188, 191, 207, 208, 209, 210, 216, 217, 222, 224
- Caelopygus elegans*, 184
- Glysteroides*, 180
- Glysterus*, 180
- Goniosomatinae, 178
- Gonyleptes fragilis*, 184, 198, 200, 213
- Gonyleptinae, 178, 181, 182, 184, 188, 191, 195, 209, 216, 217, 219, 222, 223, 225
- Gonyleptoides marumbiensis*, 184, 208, 209
- Grassatores, 225
- Hernandaria*, 179, 180, 181, 183, 187, 188, 190, 192, 195, 196, 198, 199, 202, 203, 205, 206, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 216, 217, 219, 220, 223, 227, 230, 231, 233, 236, 240, 242, 247, 251, 264
- Hernandaria armatifrons*, 199, 203, 204, 205, 218, 231, 232, 233, 238
- Hernandaria calcarata*, 219, 233
- Hernandaria heloisae*, 196, 200, 208, 212, 214, 227, 232, 235, 244, 253
- Hernandaria scabricula*, 179, 180, 182, 199, 203, 204, 208, 218, 231, 233, 234, 237, 238
- Hernandaria setulosa*, 214, 227, 231, 232, 240, 249

Hernandaria sp.n.1, 214, 233, 236, 244
Hernandaria sp.n.2, 232, 233, 245, 247
Hernandaria sp.n.3, 209, 211, 215, 218, 225, 233, 245, 247
Hernandaria sp.n.4, 233, 240, 242, 249
Hernandaria una, 190, 195, 212, 215, 232, 233, 241, 249
Hernandaria. scabricula, 232
Hernandariidae, 228
Hernandariinae, 178, 179, 180, 181, 182, 184, 185, 187, 188, 190, 191, 192, 194, 195, 196, 197, 200, 202, 203, 204, 205, 207, 208, 209, 210, 213, 214, 215, 216, 217, 219, 221, 222, 223, 224, 225, 227, 228, 229, 279, 281, 283
Hernandariinas, 228
Hernandarioides, 179, 180
Hernandaroidæ, 181, 228
Hernandria, 179
Heteropachylinæ, 178
Jussara, 178
Melloleitania, 251
Melloleitania curitibae, 259, 261
Melloleitania pectinifemur, 182, 251, 257
Melloleitania riodarensis, 259, 261
Melloleitania riodariensis, 259
Metagonyleptes armatifrons, 219, 233, 235
Metavononoides, 178
Metaxundarava, 231
Metaxundarava heterotypica, 231, 241, 244
Mischonyx, 178, 188, 190, 192, 194, 200, 213, 217, 221, 222
Mischonyx insulanus, 184
Mischonyx squalidus, 184
Multumbo, 182, 183, 187, 188, 189, 192, 193, 195, 197, 199, 200, 201, 203, 206, 209, 210, 216, 218, 220, 221, 224, 225, 227, 230, 266
Multumbo dimorphicus, 182, 211, 212, 213, 217, 220, 221, 224, 225
Multumbo terrenus, 182, 192, 212, 224, 266
Ogloblinia loretoensis, 184, 195, 216
Pachylinæ, 178, 180, 181, 184
Paraproweyhia, 251
Paraproweyhia curitibae, 182, 251, 253
Piassagera, 182, 183, 188, 189, 190, 192, 198, 201, 209, 220, 221, 224, 228, 229, 269
Piassagera brieni, 182, 188, 190, 192, 198, 201, 205, 206, 209, 210, 212, 221, 225, 228, 269
Piassagera Brieni, 269
Proampycus, 230
Proampycus spinifrons, 230, 238, 239
Progonyleptoidellinae, 178, 184, 188, 191, 207, 208, 209, 210, 216, 217, 222, 224, 225
Progonyleptoidellus striatus, 184, 207, 208, 209, 213
Proweyhia, 230, 231
Proweyhia heloisae, 235, 237
Proweyhia una, 219, 231, 241, 244
Pseudoacrogonyleptoides, 251
Pseudoacrogonyleptoides granulatus, 251, 255, 257
Pseudotrogulus, 181, 183, 185, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 196, 198, 199, 200, 202, 203, 204, 205, 206, 208, 209, 210, 211, 212, 216, 217, 220, 221, 224, 227, 230, 272, 273, 274, 280, 281
Pseudotrogulus funebris, 181, 197, 198, 206, 209, 225, 227, 272, 273, 274

Pseudotrogulus mirim, 181, 182, 191,
192, 193, 199, 200, 201, 225, 273, 275,
278

Pseudotrogulus sp.n.1, 201, 202, 225,
227, 272, 273, 279, 281

Pseudotrogulus sp.n.2, 188, 193, 196,
198, 201, 203, 210, 220, 221, 272, 273,
279, 280, 281

Pseudotrogulus telluris, 181, 191, 192,
193, 199, 200, 201, 211, 225, 272, 273,
276, 278

Saramacia, 179, 180

Sodreaninae, 178, 184, 188, 191, 207,
208, 209, 216, 217, 222, 225

Sphaerobunus fulvigranulatus, 184, 217

Stygnoleptes, 180

Zortalia leprevosti, 184

Fig.: 1-3, *Hernandaria armatifrons*. Fig. 1, hábito dorsal (macho, MZSP14760); 2, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (macho, MZSP15954); 3, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (macho, MZSP15954). Escala: 1 mm.

4

5

Fig.: 4-5, *Hernandaria armatifrons*. Fig. 4, corpo, vista lateral (macho, MZSP15954); 5, trocânter-metatarso da perna I direita, vista retrolateral (macho, MZSP14716). Escala: 1 mm.

Fig.: 6-8, *Hernandaria heloisae*. Fig. 6, hábito dorsal (macho tipo, MHNCI154) ; 7, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (tipo, MHNCI154); 8, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (tipo, MHNCI154). Escala: 1 mm.

9

10

Fig.: 9-10, *Hernandaria heloisae*. Fig. 9, corpo, vista lateral (macho, IBSP3543); 10, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (macho, IBSP s/nº, Cotia). Escala: 1 mm.

Fig.: 11-13, *Hernandaria scabricula*. Fig. 11, hábito dorsal (macho, SMFD3864); 12, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (SMFD1311); 13, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (MNRJ1415). Escala: 1 mm.

14

15

Fig.: 14-15, *Hernandaria scabricula*. Fig. 14, corpo, vista lateral (macho, MNRJ1415); 15, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (macho, MNRJ1415). Escala: 1 mm.

Fig.: 16-18, *Hernandaria setulosa* (macho tipo, MNRJ26924). Fig. 16, hábito dorsal; 17, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral; 18, fêmur IV direito do macho, vista dorsal. Escala: 1 mm.

19

20

Fig.: 19-20, *Hernandaria setulosa*. Fig. 19, corpo, vista lateral (macho paralectótipo, MNRJ26924); 20, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (macho lectótipo, MNRJ26924). Escala: 1 mm.

Fig.: 21-23, *Hernandaria una*. Fig. 21, hábito dorsal (macho tipo, MNRJ1468); 22, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MNRJ5972); 23, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (macho tipo, MNRJ1468). Escala: 1 mm.

24

25

26

Fig.: 24-26, *Hernandaria una*. Fig. 24, corpo, vista lateral (macho, MHNCI6400); 25 e 26, fêmur IV direito do macho, 25, vista dorsal (MNRJ5972), 26, vista prolateral (tipo, MNRJ1468). Escala: 1 mm.

Fig.: 27-29, *Hernandaria* sp.n. 1 (tipo, MZSP17114). Fig. 27, hábito dorsal; 28, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral; 29, fêmur IV direito do macho, vista dorsal. Escala: 1 mm.

Fig.: 30, *Hernandaria* sp.n. 1, corpo, vista lateral (tipo, MZSP17114). Escala: 1 mm.

Fig.: 31-33, *Hernandaria* sp.n. 2. Fig. 31, hábito dorsal (macho tipo, MZSP18326); 32, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MZSP18331); 33, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (MNRJ6953). Escala: 1 mm.

Fig.: 34 e 35, *Hernandaria* sp.n. 2. Fig.: 34, corpo, vista lateral (IBSP5854); 35 trocânter-tarso da perna I (MZSP18660). Escala: 1 mm.

36

37

38

Fig.: 36-38 *Hernandaria* sp.n. 3 (macho tipo, MNRJ18660). Fig. 36, hábito dorsal; 37, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral; 38, fêmur IV direito do macho, vista dorsal. Escala: 1 mm.

Fig.: 39, *Hernandaria* sp.n. 3, corpo, vista lateral (macho tipo, MZSP18660). Escala: 1 mm.

Fig.: 40-42, *Hernandaria* sp.n. 4 (macho tipo, MNRJ14313). Fig. 40, hábito dorsal; 41, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral; 42, fêmur IV direito do macho, vista dorsal. Escala: 1 mm.

43

44

Fig.: 43-44, *Hernandaria* sp.n. 4 (macho tipo, MNRJ14313). Fig. 43, corpo, vista lateral; 44, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral. Escala: 1 mm.

Fig.: 45-48, *Acrogonyleptes exochus*. Fig. 45, hábito dorsal (MZSP18669); 46, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MHNCI6401); 47-48, fêmur IV direito do macho, vista dorsal; seta: referente ao caráter 61 da “Análise Cladística” (MZSP18679 e MCN1277, respectivamente). Escala: 1 mm.

49

Fig.: 49, *Acrogonyleptes exochus*, corpo, vista lateral (MCN1277). Escala: 1 mm.

50

51

52

Fig.: 50-52, *Acrogonyleptes granulatus* (MCP186). Fig. 50, hábito dorsal; 51, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral; 52, fêmur IV direito do macho, vista dorsal. Escala: 1 mm.

53

54

Fig.: 53-54, *Acrogonyleptes granulatus*. Fig.: 53, corpo, vista lateral (MCN447); 54, par de tubérculos principais da área III, vista frontal (MCN450). Escala: 1 mm.

Fig.: 55-57, *Acrogonyleptes pectinifemur*. Fig. 55, hábito dorsal (MZSP978); 56, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MNRJ4961); 57, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (MZSP978). Escala: 1 mm.

58

Fig.: 58, *Acrogonyleptes pectinifemur*, corpo, vista lateral (MZSP1342). Escala: 1 mm.

Fig.: 59-61, *Acrogonyleptes spinifrons* (macho, MHCNI65). Fig. 59, hábito dorsal; 60, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral ; 61, fêmur IV direito do macho, vista dorsal. Escala: 1 mm.

Fig.: 62-65, *Acrogonyleptes spinifrons*. Fig.: 62, corpo, vista lateral (macho, IBSP5370); 63-65, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MCN595, MCN168, HSCP791, respectivamente). Escala: 1 mm.

66

67

68

69

Fig.: 66-69, *Acrogonyleptes spinifrons*. Fig. 66-67, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (MCN595, MHNCI172, respectivamente); 68-69, apófise externa da coxa IV, vista dorsal (MCN595, HSCP945, respectivamente). Escala: 1 mm.

Fig.: 70-72, *Acrogonyleptes* sp.n.1. Fig. 70, hábito dorsal (macho tipo, MZSP18385); 71, apófise basal dorsal do fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MZSP18653); 72, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (macho tipo, MZSP18385). Escala: 1 mm.

Fig.: 73-75, *Acrogonyleptes* sp.n.1. Fig. 73, corpo, vista lateral (MZSP18653); 74-75, tubérculo principal da área III (IBSP5232, IBSP5894, respectivamente). Escala: 1 mm.

76

77

78

Fig.: 76-78, *Acrogonyleptes* sp.n.2. Fig. 76, hábito dorsal (MCP s/n°); 77, fêmur IV direito do macho, vista prolateral (MCN712); 78, fêmur IV direito do macho, vista dorsal (MCP s/n°). Escala: 1 mm.

79

Fig.: 79, *Acrogonyleptes* sp.n.2, corpo, vista lateral (MCN712). Escala: 1 mm.

Fig.: 80, *Multumbo terrenus*, hábito dorsal (fêmea paralectótipo, SMFD259). Escala: 1 mm.

81

82

Fig.: 81-82, *Multumbo terrenus*. Fig. 81, corpo, vista lateral (macho, MHNCI6839); 82, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (macho, MZSP15493). Escala: 1 mm.

83

84

Fig. 83-84, *Piassagera brieni*. Fig.: 83, hábito dorsal (MZSP14015), 84, corpo, vista lateral (MZSP14005). Escala: 1 mm.

85

Fig.: 85, *Pseudotrogulus funebris*, hábito dorsal (MZSP18885). Escala: 1 mm.

86

87

Fig.: 86-87, *Pseudotrogulus funebris*. Fig. 86, corpo, vista lateral (macho tipo, MZSP16645); 87, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (MZSP21666). Escala: 1 mm.

88

89

Fig. 88-89, *Pseudotrogulus mirim* (fêmea, MZSP16314). Fig.: 88, hábito dorsal, 89, vista lateral. Escala: 1 mm.

Fig.: 90, *Pseudotrogulus telluris*, hábito dorsal (macho, MNRJ4595). Escala: 1 mm.

91

92

Fig.: 91-92, *Pseudotrogulus telluris*. Fig. 91, corpo, vista lateral (fêmea, IBSP2269); 92, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (macho tipo, SMFD1406). Escala: 1 mm.

93

94

Fig.: 93-94, *Pseudotrogulus* sp.n.1. Fig. 93, hábito dorsal (macho tipo, IBSP s/n°); 94, fêmur IV direito, vista prolateral (fêmea, IBSP s/n°). Escala: 1 mm.

95

96

Fig.: 95-96, *Pseudotrogulus* sp.n.1. Fig. 95, corpo, vista lateral (MZSP25768); 96, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (fêmea IBSP s/nº). Escala: 1 mm.

97

Fig.: 97, *Pseudotrogulus* sp.n. 2. Fig. 97, hábito dorsal (MZSP s/nº). Escala: 1 mm.

98

99

Fig.: 98-99, *Pseudotrogulus* sp.n.2. Fig. 98, corpo, vista lateral (MZSP s/n°); 99, trocânter-tarso da perna I direita, vista retrolateral (MZSP s/n°). Escala: 1 mm.

100

101

102

Fig.: 100-102, pedipalpos esquerdos, vista ventral. Fig. 100, *Hernandaria heloisae*; 101, *Hernandaria* sp.n. 2; 102, *Acrogonyleptes granulatus*. Escala: 1 mm.

103

104

105

Fig.: 103-105, pedipalpos esquerdos, vista ventral. Fig. 103, *Acrogonyleptes spinifrons*; 104, *Acrogonyleptes* sp.n.2; 105, *Pseudotrogulus* sp.n.1. Escala: 1 mm.

Fig. 106-109, pênis. Fig. 106-107, *Hernandaria setulosa* (MNRJ26924, paralectótipo); 108-109, *H. sp.n.4* (MNRJ14313, holótipo); 106 e 108, vista dorsal; 107 e 109, vista lateral. Escala: 0,075 mm.

Fig.: 110-112, pênis. Fig. 110-111, *H. sp.n.2* (IBSP5854, parátipo), 110, vista dorsal, 111, vista lateral; 112, *H. sp.n.1* (MNRJ17114, holótipo), vista dorsal. Escala: 0,075 mm.

113

114

115

116

Fig.: 113-116, pênis. Fig. 113-114, *Pseudotrogulus mirim* (MZSPs/n°); 115-116, *P. sp.n.1* (MZSP25768); 113 e 115, vista dorsal; 114 e 116, vista lateral. Escala: 0,075 mm.

Fig.: 117-118, pênis. Fig. 117-118, *Pseudotrogulus* sp.n.2 (MZSP28165, holótipo); 117, vista dorsal; 118, vista lateral. Escala: 0,05 mm.

Figs. 119-122. Pênis. 119 e 120, *Hernandaria armatifrons* (MZSP15954), 119, vista dorsal, 120, vista lateral, 121 e 122, *Hernandaria heloisae* (MZSP1338), 121, vista dorsal, 122, vista lateral, .
Escalas: 0,05 mm.

Figs. 123-125. Pênis de *Hernandaria scabricula* (MNRJ1415), 123, vista dorsal, 124, vista lateral, 125, vista apical. Escalas: 0,05 mm.

Figs. 126-129. Pênis. 126 e 127, *Hernandaria una* (MZSP18668), 126, vista dorsal, 127, vista lateral, 128 e 129, *Hernandaria* sp.n. 3 (MZSP18660) , 128, vista dorsal, 129, vista lateral, . Escalas: 0,05 mm.

Figs. 130-133. Pênis. 130 e 131, *Acrogonyleptes exochus* (MZSP18679), 130, vista dorsal, 131, vista lateral, 132 e 133, *Acrogonyleptes* sp.n.1 (MZSP18653), 132, vista dorsal, 133, vista lateral.
Escalas: 0,05 mm.

Figs. 134-136. Pênis de *Acrogonyleptes granulatus*. 134, vista dorsal (MCN1352), 135, vista lateral (MCN1352), 136, vista apical (MCN228). Escalas: 0,05 mm.

Figs. 137-139. Pênis de *Acrogonyleptes pectinifemur*. 137, vista dorsal (MNRJ4961), 138, vista lateral (MNRJ4961), 139, vista apical da glândula (HSCP265). Escalas: 0,05 mm.

140

141

142

143

Figs. 140-143. Pênis de *Acrogonyleptes spinifrons* (MCN595). 140, vista dorsal, 141, vista lateral, 142, detalhe das setas apicais, 143, detalhe da seta mais basal do grupo apical. Escalas: 140 e 141: 0,05 mm, 142: 0,025 mm, 143: 0,005 mm.

Figs. 144-146. Pênis de *Acrogonyleptes spinifrons* (MCN595). 144, vista lateral da glânde, 145, processo dorsal, 146, vista apical do processo ventral e do *stylus*. Escalas: 144: 0,05 mm, 145: 0,0125 mm, 146: 0,05 mm.

Figs. 147-150. Pênis de *Acrogonyleptes* sp.n.2 (MCPs/nº). 147, vista dorsal, 148, vista lateral, 149, vista lateral do processo ventral e do *stylus*, 150, vista apical do processo ventral e do *stylus*. Escalas: 147, 148 e 149: 0,05 mm, 150: 0,025 mm.

Figs. 151-153. Pênis de *Piassagera brieni* (MZSP17613). 151, vista dorsal, 152, vista lateral, 153, vista apical. Escalas: 151 e 152, 0,05 mm, 153, 0,03 mm.

Figs. 154-157. Pênis. 154 e 155, *Pseudotrogulus funebris* (MZSP21666), 154, vista dorsal, 155, vista lateral, 156 e 157, *Multumbo terrenus* (MZSP15493), 156, vista dorsal, 157, vista lateral.
Escala: 0,05 mm.

Fig. 158-161. Pênis de *Pseudotrogulus telluris* (MNRJ4595). 158, vista dorsal, 159, vista lateral, 160, vista lateral do processo ventral e do *stylus*, 161, vista apical do processo ventral e do *stylus*. Escalas: 158 e 159: 0,05 mm, 160 e 161, 0,025 mm.

Fig. 162, ozóporo esquerdo de *Pseudotrogulus mirim*, vista lateral. 163, dobramento da porção sub-anterior do prossoma com fortes tubérculos de *P. mirim*, apontados pelas setas, vista frontal. 164, tegumento coberto por detritos do escudo dorsal de *Multumbo terrenus*, vista dorsal.

Figs. 165-172. Fotografias de espécimes vivos de Hernandariinae. 165. macho de *Hernandaria armatifrons*. 166. macho de *H. una*. 167. macho de *H. sp.n.2*. 168. macho de *Acrogonyleptes exochus*; 169. fêmea de *A. exochus*. 170. *Piassagera brieni*. 171. *Pseudotrogulus funebris*. 172. *Pseudotrogulus mirim*.

Fig. 173. Consenso estrito (L=278; ci=.34; ri=.68) de 2 árvores mais parcimoniosas (L=277; ci=.35; ri=.68) representando a relação filogenética das espécies de Hernandariinae resultado da análise da matriz da tab. 1. Os estados de caracteres com transformações únicas estão representadas por círculos pretos e transformações homopláticas por círculos brancos. As transformações ambíguas estão representados em otimização ACCTRAN. Os números embaixo dos nós são os suportes de Bremer.

Fig. 174-176. Cladogramas utilizando matriz com os caracteres não-ordenados. 174, consenso estrito de 24 árvores mais parcimoniosas. 175, pesagem sucessiva utilizando os maiores índices de retenção (ri) dos caracteres entre as 24 árvores. 176, o mesmo, usando os menores ri.

Fig. 177-180. Cladogramas utilizando matriz com os caracteres não-ordenados sob pesagem implícita. 177, resultado usando constante de concavidade 4, 5 ou 6. 178, constante de concavidade 3. 179, constante de concavidade 2. 180, constante de concavidade 1.

Fig. 181-184. Cladogramas utilizando matriz com 14 caracteres ordenados sob pesagem implícita. 181, resultado usando constante de concavidade 6. 182, constante de concavidade 3, 4 ou 5. 183, constante de concavidade 2. 184, constante de concavidade 1.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
<i>B. trochanteralis</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1
<i>O. loretoensis</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1
<i>S. fulvigranulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	1
<i>G. fragilis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	-	0	0	0
<i>G. marumbiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	0	0	0
<i>Z. leprevosti</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0
<i>C. elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0
<i>P. striatus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0
<i>M. squalidus</i>	1	0	1	0	0	0	0	0/1	1	0	2	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>M. insulanus</i>	1	0	1	0	0	0	0	0/1	1	0	2	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
A. sp.n. 2	0	1	1	0	0	0	1	1	2	1	2	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1
A. spinifrons	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1/2	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1
A. pectinifemur	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1
A. sp.n. 1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	2	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1
A. exochus	1	2	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1
A. granulatus	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0
H. armatifrons	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1
H. scabricula	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1
H. una	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1
H. sp.n.2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1
H. sp.n.3	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	?	1	0	?	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	?
H. sp.n.4	0	1	1	0	0	1	1	?	2	1	2	0	0	1	1	?	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	?
H. heloisae	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
H. setulosa	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0
H. sp.n.1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	1	0	?	2	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	?
M. terrenus	2	0	1	1	0	0	1	1	2	0/1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0
M. dimorphicus	2	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0
Pias. brienii	0	0	0	0	1	0	2	0	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	0	-	1	0	0
P. sp.n. 2	0	0	0	0	1	0	2	1	2	1	2	0	0	1	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0
P. funebris	2	1	1	1	1	0	2	1	2	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0
P. sp.n. 1	2	0	1	1	1	0	2	1	2	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0
P. telluris	2	1	1	1	1	0	2	1	1	1/2	2	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0
P. mirim	2	1	1	1	1	0	2	1	1	1/2	2	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0

Tab. 1. Matriz dos estados de caracteres de cada terminal utilizada na análise cladística de Hernandariinae.

Taxa	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	
<i>B. trochanteralis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	1	4	-	0	0	0	0	0	0	0	
<i>O. loretoensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	
<i>S. fulvigranulatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	3	0	0	0	1	1	1	0	0	
<i>G. fragilis</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	2	1	0	1	0	
<i>G. marumbiensis</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	4	-	0	2	2	1	1	1	0	
<i>Z. leprevosti</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	-	0	2	0	0	1	2	1	0	1	0	
<i>C. elegans</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	
<i>P. striatus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	
<i>M. squalidus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	
<i>M. insulanus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	0	0	0	
<i>A. sp.n. 2</i>	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	1	0	1	3	0	1	0	0	1	3	2	1	0	0	
<i>A. spinifrons</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2/3	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	0/1	0	1	3	2	1	0	1	
<i>A. pectinifemur</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	1	0	1	3	0	2	0	0	1	3	2	1	0	1	
<i>A. sp.n. 1</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	0	1	3	1	1	1	0	
<i>A. exochus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	2/3	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	3	2	1	1	0	
<i>A. granulatus</i>	0/1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	3	2	1	1	0	
<i>H. armatifrons</i>	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	
<i>H. scabricula</i>	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	0	0	1	2	1	1	1	0	
<i>H. una</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	0	0	0	1	1	3	0	2	0	1	1	2	1	1	0	0	
<i>H. sp.n.2</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	1	2	2	1	0	0	
<i>H. sp.n.3</i>	0	?	1	?	0	?	0	0	0	0	0	0	1	1	2	3	0	0	0	0	?	0	1	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0	
<i>H. sp.n.4</i>	0	?	2	?	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	
<i>H. heloisae</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	3	0	1	0	0	0	1	1	1	1	3	0	0	1	2	0	0	0	0	
<i>H. setulosa</i>	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	
<i>H. sp.n.1</i>	0	?	1	?	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	0	0	?	0	1	2	1	3	0	0	1	2	1	0	0	0	
<i>M. terrenus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	1	0	
<i>M. dimorphicus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	2	1	1	0	1	0	
<i>Pias. brienii</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	1	1	0	
<i>P. sp.n. 2</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	4	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	0	0	
<i>P. funebris</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	0	0	
<i>P. sp.n. 1</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	0	0	
<i>P. telluris</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	0	1	0
<i>P. mirim</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	0	1	0

Tab. 1. continuação