UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Análise taxonômica, cladística e biogeográfica de *Spelaeochnes* Mahnert, 2001 (Arachnida,
Pseudoscorpiones, Chernetidae)

Diego Monteiro von Schimonsky

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras
de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para
obtenção do título de Doutor em Ciências - Área:
BIOLOGIA COMPARADA

RIBEIRÃO PRETO – SP

2018

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Análise taxonômica, cladística e biogeográfica de *Spelaeochnes* Mahnert, 2001 (Arachnida,
Pseudoscorpiones, Chernetidae)

VERSÃO REDUZIDA

Diego Monteiro von Schimonsky
Orientador: Prof.^a Dr.^a Maria Elina Bichuette

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras
de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para
obtenção do título de Doutor em Ciências - Área:
BIOLOGIA COMPARADA

RIBEIRÃO PRETO – SP

2018

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo na Publicação

Serviço de Documentação

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto

von Schimonsky, Diego Monteiro

Análise taxonômica, cladística e biogeográfica de *Spelaeochnes* Mahnert, 2001 (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chernetidae), 2018.

149 p.: il.; 30 cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Bichuette, Maria Elina

1. Aracnídeos. 2. Biogeografia. 3. Caverna. 4. Pseudoescorpião. 5. Taxonomia. 6. Sistemática.

von Schimonsky, D. M. Análise taxonômica, cladística e biogeográfica de *Spelaeochernes Mahnert*, 2001 (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chernetidae). Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área de concentração: Biologia Comparada.

Aprovado em:

Ribeirão Preto, 06 de dezembro de 2018.

Banca examinadora:

Nome: Prof^a. Dr^a Maria Elina Bichuette

Instituição: Universidade Federal de São Carlos - UFSCar

Assinatura: _____

Nome: Dr^a Cristina Anne Rheims

Instituição: Instituto Butantan

Assinatura: _____

Nome: Dr. Antonio Domingos Brescovit

Instituição: Instituto Butantan

Assinatura: _____

Nome: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

Instituição: Universidade Federal de São Carlos

Assinatura: _____

Nome: Dr. Marcel Santos de Araújo

Instituição: Universidade Federal de São Carlos

Assinatura: _____

*À minha esposa, parceira e companheira de todas as horas,
aos meus familiares, importantes nessa minha jornada,
aos meus professores, mestres e educadores,
in memoriam do amigo Rafael Soave Guerta, que se dedicava aos encantos do
estudo da vida e nos deixou antes da hora,
Dedico...*

*“Try not to become a person of success,
but rather try to become a person of value”.*

Albert Einstein

*“More the knowledge lesser the ego,
lesser the knowledge more the ego”.*

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente à Prof.^a Dr.^a Maria Elina Bichuette (Lina) que me abriu as portas para o Laboratório de Estudos Subterrâneos, ainda no longínquo ano de 2006, quando eu estava no começo da graduação e a professora Lina há pouco assumia seu cargo na UFSCar. Sou grato pelas oportunidades desde então, de trabalhos, de conversas, de viagens à campo e pela dedicação desprendida a mim, assim como à amizade e confiança conquistadas, construídas e sustentadas ao longo dos anos, de modo que pude aprender um pouco sobre o mundo das cavernas e o mundo dos pseudoescorpiões, sempre com o estímulo pelo senso crítico e paixão por este ambiente e os organismos que ali habitam.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pelo financiamento através da bolsa de doutorado concedida.

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, em especial as secretárias Vera Cassia Cicilini de Lucca e Renata Aparecida de Andrade Cavallari pela disposição, boa vontade e pró-atividade em sempre ajudar nas dúvidas e trâmites surgidos no decorrer do caminho, assim como a coordenação deste programa, atualmente representado pelos professores Tiana Kohlsdorf e Milton Groppo Junior.

Agradeço também a todos os professores por quem passei, desde a minha formação inicial, mas em especial aos mais recentes na pós-graduação, pela minha formação pessoal e profissional.

Agradeço aos membros da banca examinadora deste trabalho, pela avaliação criteriosa e sugestões a fim de melhorar o trabalho.

Agradeço especialmente minha esposa Luiza Sardilli von Schimonsky, que ao longo da nossa caminhada, tem cada vez mais reforçado o meu respeito, carinho, amor e prazer da convivência. Sou muito grato ao nosso caminhar juntos, nas diferentes etapas, pelas nossas conversas, confissões, confusões, sonhos e pelo seu grande apoio e paciência por minhas escolhas. Obrigado por me auxiliar, me permitir ser e me fazer uma pessoa melhor tanto no aspecto pessoal, quanto profissional, com mais entendimento e responsabilidade na vida.

Agradeço aos meus familiares por fazerem parte da minha construção e da minha história. Meus pais Sandra Regina Monteiro e Irineu Cesar Scandiuizzi, minha irmã Carolina Monteiro Scandiuizzi e meu avô Arci Monteiro. Agradeço também à família adquirida pós casamento, sogras, sogros, cunhados, tios e avós, Maria Beatriz Sardilli, Dorival Alonso Junior, Arthur Sardilli Alonso, Liliane Daguer, Bernhard von Schimonsky, Bárbara Daguer von Schimonsky, Angelo Sardilli, Leyla Castro, Angelo Sardilli Neto, Odete Segreto. Também sou grato pelos que já partiram e fizeram parte da minha vida. Todos de uma maneira ou de outra, cada um do seu jeitinho, contribuíram para a minha formação pessoal e profissional e desenvolvimento ao longo dessa jornada.

Agradeço aos amigos do Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES, Jonas Gallão, Camile Fernandes, Tamires Zepon, Jéssica Gallo, Jessica Tagliatela, Dayana Torres, Cristina Borges, Natalia Bueno, Leonardo de Assis, Gabriela Rabello. A todos, obrigado pela convivência, discussões produtivas e improdutivas, risadas e cafezinhos. Aos amigos que passaram pelo LES e já não estão mais, em especial Bianca Rantin e ao Bruno Gabriel do Monte. Vocês são de algum modo, parte do que sou.

Agradeço ao meu amigo Jonas Eduardo Gallão, pela amizade e convivência, pelas discussões de temas polêmicos ou não, pelo compartilhamento de ideias e de ideais, pelas risadas, pelas críticas e pela parceria ao longo dos anos.

Agradeço ao meu amigo Danilo Janczur Tomaz, pela amizade, acolhimento e convivência nos últimos anos, ao meu amigo Bruno Barretto de Souza, parceiro nas etapas de Ribeirão, pela amizade, discussões nos últimos anos e também ao amigo Leandro Lofeu pela camaradagem de sempre.

Agradeço aos curadores dos museus, e seus técnicos, em especial das coleções de Arachnida: Ricardo Pinto-da-Rocha (MZUSP), Adriano B. Kury (MNRJ).

Agradeço as professoras Angélica Penteado (INCT – HYMPAR) e Odete Rocha por disponibilizarem equipamentos para trabalhos de microscopia e aquisição de imagens e desenhos. E a técnica Luciana Fernandes, pelos auxílios com fotografias de material para análise tanto em Lupa quando em Microscópio Eletrônico.

Agradeço a outros órgãos financiadores, que por meio desses diversos financiamentos para o laboratório e para a professora Maria Elina Bichuette, foram coletados materiais para serem trabalhados nesta tese. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Cimento Bravo (Paripiranga, Bahia); International Paper (Altinópolis, São Paulo); Eletronorte e Leme Engenharia (Altamira, Pará), BAMIN e HIDROVIA (São Desidério/BA).

Agradeço aos Grupos de Espeleologia parceiros do LES Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE). E também aos guias e mateiros de diversas localidades, pois sem eles esse trabalho não se realizaria. Ramiro H. dos Santos (Terra Ronca, Goiás); Jussyklebson Silva de Sousa (São Desidério, Bahia); Emílio Calvo (Mambaí, Goiás); Fabiano P. de Jesus (Central, Bahia); Raimundo C. dos Santos (Xiquinho, Igatu, Bahia); Raimundo J. da Silva (Iraquara, Bahia); Sinaldo O. Nascimento (Itaetê, Bahia); Jurandir A. dos Santos (PETAR, São Paulo); entre outros (Seu Eliseu, Gastão, China, Diego, Ziro, Branco, Renilton, Seu Avaristo, Seu Elias, Cristie).

Agradeço aos órgãos ambientais pelas licenças concedidas nos diversos projetos do LES Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade/Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (SISBIO/ICMBIO); Goiás - Secretaria de Meio Ambiente, Recursos Hídricos, Infraestrutura, Cidades e Assuntos Metropolitanos (SECIMA); PETAR e PEI/SP - Fundação Florestal/COTEC (FF/COTEC); Minas Gerais - Instituto Estadual de Florestas (IEF), Bahia - Instituto Estadual do Meio Ambiente (INEMA), entre outros.

Agradeço aos que doaram material para o LES, em especial aos que doaram pseudoescorpiões - L. M. Cordeiro; L. M. C. Borghezan; M. Bolfarini; E. Trajano; R. F. Ferreira; F. P. Franco; R. Bessi; R. Andrade.

A todos estes e aos que por falha minha não foram lembrados aqui ou por ventura não nomeados, muito obrigado por fazerem parte desta trajetória.

GRATIDÃO!

RESUMO

VON SCHIMONSKY, D. M. Análise taxonômica, cladística e biogeográfica de *Spelaeochnes* Mahnert, 2001 (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chernetidae). 2018. 149 p. Tese (Doutorado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

Dentre as ordens de Arachnida, Pseudoscorpiones é a quarta mais diversa. Os organismos deste grupo se assemelham aos escorpiões superficialmente, porém não possuem uma cauda com agulhão e são bem menores, com tamanhos variando entre 0,5 mm a 1,0 cm. São animais relativamente comuns e com hábitos criptobióticos, podendo ser encontrados em diferentes habitats, inclusive cavernas. A família Chernetidae é a mais diversa com cerca de 690 espécies ao redor do globo e contém o gênero *Spelaeochnes* Mahnert, 2001, descrito com oito espécies para mais de 100 cavernas ao longo do território brasileiro. Foi realizada uma análise filogenética do gênero *Spelaeochnes*, bem como uma análise biogeográfica, além da elucidação sobre a obrigatoriedade deste gênero no ambiente subterrâneo. A partir do estudo morfológico, foi verificada a ocorrência de uma nova espécie para o gênero, com a descrição desta. Ainda, foram elencados caracteres contínuos, merísticos e caracteres discretos para a realização das análises filogenéticas. Estas foram realizadas com todas as espécies de *Spelaeochnes* (9), mais espécies de *Epichnes* Muchmore, 1982, *Hesperochnes* Chamberlin, 1924, *Neochelanus* Beier, 1964, *Maxchnes* Feio, 1960, *Austrochnes* Beier, 1932 e *Tuberochnes* Muchmore, 1997, todas Chernetidae, como grupo interno e duas espécies de *Progarypus* Beier, 1931 (Olpidae), como grupo externo, totalizando 18 táxons terminais e 71 caracteres. Ainda, foi mapeada a distribuição de *Spelaeochnes* e, a partir da análise biogeográfica, verificou-se que algumas espécies compõem e reforçam áreas de endemismo já propostas, enquanto outras espécies, com distribuições mais amplas, podem representar espécies crípticas. *Spelaeochnes* não foi recuperado como monofilético, é um gênero com caracteres conservativos e faz-se necessário estudos morfológicos aprofundados, principalmente na anatomia interna e moleculares para delimitar espécies crípticas. Este gênero tem relação com *Austrochnes* da Australasia e *Hesperochnes* do Neártico, ambos com ocorrência no ambiente subterrâneo. Ainda *Spelaeochnes* pode representar um relictogonduânico. Foi verificado que a ocorrência deste gênero é exclusiva do ambiente subterrâneo e, portanto, foi considerado aqui como troglóbio. Por fim, as espécies deste gênero já se encontram sob ameaça devido diferentes impactos (e.g. mineração, hidrelétricas, agronegócio, turismo), especialmente em áreas não protegidas legalmente, onde a maioria das cavernas brasileiras ocorre.

Palavras-chave: aracnídeos, caverna, filogenia, pseudoescorpião, sistemática, taxonomia, troglóbio

ABSTRACT

VON SCHIMONSKY, D. M. Taxonomic, cladistic and biogeographical analysis of *Spelaeochnes* Mahnert, 2001 (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chernetidae). 2018. 149 p. Tese (Doutorado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

Among the Arachnida order, Pseudoscorpiones is the fourth more diverse. These organisms resemble scorpions morphologically, but they don't have a tail with a needle and they are much smaller in size, ranging from 0.5 mm to 1.0 cm. They are relatively common and they have cryptobiotic habits, being able to be found in different habitats, including caves. The Chernetidae family is the most diverse with about 690 species around the world, and contains the genus *Spelaeochnes* Mahnert, 2001, described with eight species for more than 100 caves along the Brazilian territory. A phylogenetic analysis of *Spelaeochnes* was carried out, as well as a biogeographical analysis, besides the elucidation about the mandatory occurrence of this genus in the subterranean environment. From the morphological study the occurrence of a new species for the genus was verified with subsequent description of it. Also, continuous, meristic characters and discrete characters were included in the phylogenetic analysis. These analyses were made with all species of *Spelaeochnes* (9), and other species of *Epichernes* Muchmore, 1982, *Hesperochnes* Chamberlin, 1924, *Neochelanops* Beier, 1964, *Maxchnes* Feio, 1960, *Austrochnes* Beier, 1932 e *Tuberochnes* Muchmore, 1997, all Chernetidae, as ingroup and two species of *Progarypus* Beier, 1931 (Olpiidae) as outgroup, with 18 terminal taxa and 71 characters. Furthermore, the distribution of this species was mapped and based on the biogeographical analysis. It was verified that some species compose and reinforce areas of endemism already proposed, while other species with wider distributions may represent cryptic species. *Spelaeochnes* was not recovered as monophyletic, it is a genus with conservative characters and molecular studies are necessary to delimit cryptic species. This genus is related to *Austrochnes* from Australasia and *Hesperochnes* from the Nearctic that also occur in the subterranean environment. *Spelaeochnes* may still represent a Gondwanan relict. It was verified that the occurrence of this genus is unique to the subterranean environment and, therefore, it was considered here as a troglobite. Finally, species of this genus are already under threat due to different impacts (e.g. mining, hydroelectric powerplants, agribusiness, tourism), especially in non-legally protected areas, where most Brazilian caves occur.

Key words: arachnids, cave, phylogeny, pseudoscorpion, systematics, taxonomy troglobite

NOTA TAXONÔMICA

Esta tese é parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências, área de concentração: Biologia Comparada. Desta maneira, não é considerada uma publicação de acordo com os requisitos do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Assim, os **nomes de táxons (espécies e grupo de espécies) e novas combinações aqui propostas são provisórios**, não publicados de acordo com as regras do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999: Artigo 9) e, portanto, sem valor taxonômico perante as regras do Código (ICZN, 1999, Artigo 10), de modo que esses nomes **não devem ser citados em nenhuma circunstância**, devendo aguardar sua publicação em periódicos científicos.

1. INTRODUÇÃO

1.1 O meio subterrâneo

O meio subterrâneo é um ambiente abaixo da superfície, a partir das últimas camadas de solo em interface com as primeiras camadas de rocha. Compreende, portanto, um conjunto de espaços do subsolo, interconectados, de tamanhos variáveis, que podem estar preenchidos por ar e/ou água (JUBERTHIE; DECU, 1994; JUBERTHIE, 2000).

Esse ambiente, também conhecido como meio hipógeo, desenvolve-se em diferentes habitats. É uma rede de espaços que se forma principalmente em áreas cársticas (Figura 1), onde a rocha é passível de sofrer dissolução química, especialmente devido à ação de água acidificada. O carste desenvolve-se principalmente em rochas carbonáticas, como calcários e dolomitos e ocupa cerca de 15% da superfície terrestre (FORD; WILLIAMS, 2007) (Figura 2). Contudo, o meio hipógeo também ocorre em outros tipos de rochas, como arenitos (sedimentares), granitos e basalto (magmáticas), este com a formação de tubos em lava, formações ferruginosas, bem como em depósitos de sedimentos em contato com a zona inferior do solo (FORD; WILLIAMS, 2007; PALMER, 2007).

Figura 1. Esquema de uma área cárstica. 1. Paisagem não cárstica, 2. Paisagem cárstica, 3. Afloramento rochoso, 4 e 5. Epicarste. 6. Riacho epircárstico, 7. Dolina/entrada caverna, 8. Caverna, 9. Riacho em nível de base, 10. Lago subterrâneo, 11. Ressurgência ou Sumidouro, 12. Rio epígeo. A- Exocarste e epicarste. B- Zona Vadosa. C- Zona Freática. B e C Endocarste. (Ilustração de Pedro P. Rizzato).

Uma paisagem cárstica típica de um terreno carbonático pode ser dividida em horizontes/perfis: exocarste, epicarste e endocarste. O exocarste possui formações cársticas de superfície (como dolinas, sumidouros, ressurgências, torres e lapiás). Já o epicarste desenvolve-se na zona de contato do solo com a rocha, com sistemas heterogêneos de fendas, nos quais a água infiltra por percolação verticalmente e horizontalmente, e pode ser armazenada por períodos variáveis de tempo, desde alguns anos a milhares de anos, possibilitando a formação de bolsões (PIPAN, 2005; CULVER; PIPAN, 2009). Por fim, o endocarste representa as feições cársticas subterrâneas típicas e pode apresentar duas zonas distintas, a vadosa (preenchida por ar) e a freática (preenchida por água). Neste estão as cavernas propriamente ditas com suas formações de espeleotemas (PILÓ, 2000).

A formação dos ambientes subterrâneos e o desenvolvimento destes ocorre também devido ao intemperismo químico das rochas carbonáticas e ao intemperismo mecânico, como processos erosivos causados pela ação de ventos, chuvas, abatimentos no sistema (quedas de blocos de rochas, capturas de rios), tectonismo, derramamentos magmáticos e consequente resfriamento da lava (JUBERTHIE, 2000), o que possibilita formação de sistemas com diferentes graus de conexão entre si, dependendo da rocha matriz (CULVER; PIPAN, 2009).

Há diversos meios subterrâneos, aquáticos e terrestres, dos quais as cavernas são mais conhecidas, exploradas e constituem grande parte deste ambiente. Na definição clássica, as cavernas constituem condutos e galerias de grandes dimensões que podem ser acessadas pelo ser humano (JUBERTHIE; DECU, 1994; PALMER, 2007).

Figura 2. Mapa mundial com a ocorrência das áreas cársticas (em vermelho). Retirado de Ford e Williams (2007).

Outros tipos de habitats subterrâneos podem ser: Meio Subterrâneo Superficial (MSS - *Milieu Souterrain Superficiel*) (JUBERTHIE et al., 1980; 1981) o qual é constituído por fissuras da zona de infiltração do carste, além da área de contato entre a rocha fraturada e a zona inferior do solo (JUBERTHIE; DECU, 1994); Meio Subterrâneo Aluvial (Alluvial MSS), constituído por um meio subterrâneo superficial em locais de drenagens de rios secos (ORTUÑO et al., 2013); epicarste também constitui um meio subterrâneo que pode conter uma fauna associada, exclusiva e especializada (PIPAN, 2005); hiporreico, é um habitat exclusivamente aquático que ocorre em um conjunto de sedimentos nos fundos das calhas de rios, recobertos por argila impermeável e formado geralmente em áreas não cársticas (CULVER; PIPAN, 2009); meio intersticial, é aquático, ocorre ao longo das margens de corpos d'água (rios e lagoas), é constituído por micro espaços entre o sedimento, preenchido por água (CULVER; PIPAN, 2009).

As condições ambientais no meio subterrâneo diferenciam-se daquelas do meio epígeo, principalmente pela pequena amplitude de variações abióticas (principalmente com relação à temperatura), elevada umidade relativa do ar (nos ambientes terrestres) e ausência completa e permanente de luz (nas zonas mais profundas). Essa relativa estabilidade climática pode estar sujeita à variação, geralmente anual, de parâmetros tais como correntes de ar, níveis de água e, ecologicamente, aporte de alimento (CULVER; PIPAN, 2009).

Tais condições modificam-se com a distância a partir da entrada e do contato com o meio epígeo. Desta maneira, habitats suficientemente grandes, principalmente as cavernas, dividem-se em três zonas ambientais delimitadas de acordo com a influência do meio epígeo (Figura 3) (HOWARTH, 1983; TRAJANO, 1987).

A zona de entrada (ZE) representa a interface entre o meio epígeo e o meio hipógeo, com incidência direta de luminosidade e grande variação dos outros fatores abióticos como no meio epígeo. A zona de penumbra (ZP) é a região entre a zona de entrada e a zona afótica, com incidência indireta de luminosidade, a qual vai diminuindo conforme há o afastamento da entrada. Já a zona afótica (ZA) é a região mais profunda da caverna, onde não há incidência de luz, a atmosfera é relativamente estável e há pouca influência do meio externo (POULSON; WHITE, 1969; HOWARTH, 1980; CULVER; PIPAN, 2009).

Figura 3. Esquema de zonação em uma caverna hipotética, evidenciando as diferentes zonas (entrada, penumbra e afótica). Modificado de Moulds (2007).

Neste ambiente relativamente estável, a condição de escuro constante é considerada a mais marcante, influenciando direta ou indiretamente o tipo de comunidade presente, e também as particularidades ecológicas e evolutivas das populações (LANGECKER, 2000). Desta maneira, condiciona a ausência de organismos fotossintetizantes (produtores primários) e, em consequência, geralmente há grande dependência de itens alóctones como fonte energética, trazidos por enxurradas, raízes de plantas ou animais do meio externo. A produção autóctone é restrita à atividade de bactérias quimiossintetizantes. Assim, há modificações nas teias alimentares em relação aos organismos epígeos e uma tendência à escassez alimentar (BARR, 1967; POULSON; WHITE, 1969; JUBERTHIE; DECU, 1994; POULSON; LAVOIE, 2000; CULVER; PIPAN, 2009). Contudo, há casos que essa tendência não se aplica, especialmente em cavernas da região Neotropical que podem possuir abundância e diversidade de recursos (RESENDE; BICHUETTE, 2016; ZEPON; BICHUETTE, 2017).

1.1.1 Organismos subterrâneos

Em função das particularidades do ambiente hipógeo, a colonização dos habitats subterrâneos não é possível por todos os organismos que ocorrem na superfície, mas sim àqueles capazes de sobreviver nesse ambiente, por possuírem características que facilitariam sua sobrevivência, como orientação não visual na captura de presas, hábito generalista e tolerância à elevada umidade (higrofilia) (CULLINGFORD, 1962; BICHUETTE; TRAJANO, 2003).

Frequentemente, essas chamadas “pré-adaptações” são caracteres vantajosos em um novo habitat ou regime seletivo – exaptações (GALÁN, 2000) – e as populações que efetivamente colonizam o meio hipógeo podem apresentar diferentes condições de especializações e/ou adaptações (GIBERT; DEHARVENG, 2002).

Contudo, a diversidade de organismos subterrâneos é alta e pode ser específica de alguns habitats. O MSS pode conter uma fauna especializada com representantes de diversas Ordens de invertebrados como Isopoda, Coleoptera, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Araneae, Opiliones, entre outros (JUBERTHIE, 2000; ORTUNO et al., 2013), bem como para o MSS Aluvial.

O epicarste, apresenta uma diversidade da fauna aquática com representantes de Rotífera, Copepoda e diversas ordens de Insecta por exemplo (SIMÕES et al., 2013). Há poucos registros de feições epicársticas no Brasil e, mesmo incipiente, há o único vertebrado registrado em todo o mundo neste meio subterrâneo, um bagre da família Trichomycteridae (*Ituglanis epikarsticus* Bichuette e Trajano, 2004). Este está presente em aquíferos superiores, formados por água de percolação em uma única caverna (BICHUETTE; TRAJANO, 2004).

Por fim, o Meio Hiporreico pode conter representantes de Amphipoda e Isopoda aquáticos (CULVER; PIPAN, 2009), além de se caracterizar como uma via de colonização para peixes subterrâneos (BICHUETTE et al., 2015).

Em geral, o ambiente subterrâneo pode conter a maioria dos táxons de invertebrados existentes no meio epígeo, bem como dentre os vertebrados, peixes e as salamandras (WHITE; CULVER, 2012).

1.1.2 Classificação Ecológico-Evolutiva

Ao longo dos anos de estudos em biologia subterrânea, a fauna subterrânea foi categorizada em relação ao seu modo de vida (SCHINER, 1854; RACOVITZA, 1907; THINÈS; TERCAFS, 1972; SKET, 2008; TRAJANO, 2012 para citar alguns). Trajano e Carvalho (2017) fazem o resgate histórico dessas classificações e as detalha, a fim de apresenta-las sob as perspectivas mais atuais e aceitas.

De modo geral, a classificação atual baseia-se nos trabalhos de Schiner-Racovitza com adição de conceitos de metapopulações (TRAJANO, 2012). Assim, três categorias ecológico-evolutivas no sistema, então conhecido como Schiner-

Racovitza, são utilizadas para classificar a fauna subterrânea: **trogloxenos** – populações de organismos encontrados regularmente no meio hipógeo, mas que necessitam retornar periodicamente à superfície para completar seu ciclo de vida, devido às necessidades encontradas somente no ambiente epígeo (pode ser relacionado à alimentação, reprodução); **troglófilos** – populações de organismos capazes de completar seu ciclo de vida tanto no meio hipógeo quanto no epígeo, com fluxo gênico entre as populações dos dois ambientes (inclui populações subterrâneas e epígeas da mesma espécie); **troglóbios** – populações de organismos restritos ao meio hipógeo, que evoluíram em isolamento ao longo de milhares de anos, sob regime seletivo do ambiente subterrâneo.

Esta classificação é a mais utilizada, contudo, a despeito das diferenças entre as outras possíveis classificações, não há questionamentos no que se refere aos troglóbios e aos troglófilos. As discrepâncias encontradas são devido à categorização dos troglloxenos e alguns consideram a categoria de acidentais – aqueles que estão no ambiente subterrâneo por algum acaso, ou acidente) – como organismos subterrâneos, o que não é válido (TRAJANO; BESSI, 2017). Cabe ressaltar que as três categorias ecológico-evolutivas são igualmente subterrâneas, adaptadas ao modo de vida hipógeo, cada um do seu modo particular (TRAJANO; BESSI, 2017).

Em resumo, Trajano (2012) aplica a classificação de população fonte (*“source population”*) e população periférica (*“sink population”*) (FONG, 2004) às três categorias classicamente reconhecidas. Desta maneira, os troglóbios correspondem exclusivamente a populações fontes subterrâneas, os troglófilos incluem populações fonte tanto no meio epígeo, quanto no meio hipógeo com possibilidade de troca gênica, e os troglloxenos possuem as populações fontes no meio epígeo, porém utilizando recursos do ambiente subterrâneo (TRAJANO; CARVALHO, 2017).

1.1.3 Troglomorfismos

Os organismos troglóbios podem possuir modificações associadas ao isolamento em meio subterrâneo denominados troglomorfismos (CHRISTIANSEN, 1962, 2012), que são estados de caráter associado à especiação neste ambiente, de ausência permanente de luz e alta umidade relativa do ar. Os troglomorfismos mais comuns são: a regressão, até ausência, dos olhos e da pigmentação melânica cutânea e o alongamento de apêndices (BARR, 1968; HOLSINGER; CULVER, 1988).

O conhecimento atual acerca dos troglomorfismos, ou caracteres troglomórficos, vai além de características morfológicas. Sabe-se que essas características também podem ser fisiológicas, ecológicas e comportamentais (HOLSINGER; CULVER, 1988; BICHUETTE, 1998). Desta maneira, os troglomorfismos podem ser a causa da impossibilidade das populações troglóbias não conseguirem ocupar ambientes epígeos, contudo, essas características não as definem como troglóbias (TRAJANO; BESSI, 2017). Além disso, os troglomorfismos podem estar presentes em táxons não subterrâneos, como representantes da fauna de solo (endógea) ou animais de profundidade marinha (THINÈS; PROUDLOVE, 1986).

Portanto, nem todos os organismos troglóbios apresentam características troglomórficas, seja devido ao curto espaço de tempo de isolamento ou mesmo às características genéticas do táxon (e.g. GNASPINI; HOENEN, 1999). Desta maneira, é imprescindível a amostragem e conhecimento da fauna epígea, a fim de determinar as categorias ecológico-evolutivas, já que, se populações do táxon considerado são registradas fora do ambiente subterrâneo, a hipótese sobre a restrição é rejeitada, e a espécie é considerada troglófila.

1.2 A Ordem Pseudoscorpiones

Os pseudoescorpiões são um grupo de pequenos aracnídeos com tamanhos que variam de 0,5 mm a 1 cm de comprimento. Estes se assemelham superficialmente aos escorpiões com pedipalpos quelados, porém não possuem uma cauda terminada em agulhão (HARMS; DUNLOP, 2017). São organismos criptobióticos (hábito de viver escondido ou entocado) e vivem geralmente em micro espaços, mas também podem ser encontrados entre folhijo, detritos vegetais, sob troncos caídos ou cascas de árvores, em reentrâncias de rochas, ninhos de insetos e de vertebrados e em cavernas (HOFF, 1959; MORIKAWA, 1962; WEYGOLDT, 1969; MUCHMORE, 1990; REDDELL, 2012). Assim, a maioria das espécies passa a maior parte de suas vidas no interior de fendas, e raramente aparecem em solo exposto (WEYGOLDT, 1969).

Estes animais são relativamente comuns, contudo seus representantes são pouco conhecidos. Isto é devido ao seu tamanho reduzido e ao hábito criptobiótico, aliado a poucos especialistas do grupo no mundo e ao material contido em amostras que, muitas vezes, são negligenciadas (WEYGOLDT, 1969; HARVEY, 2002; RODRIGUES; TIZO-PEDROSO, 2018).

Alguns fatores ambientais são importantes para a sobrevivência destes animais, como umidade elevada e temperaturas que pouco variam. Entretanto, há representantes de pseudoescorpiões em condições áridas e até em deserto, como algumas espécies de Olpiidae e Cheliferidae que vivem sob temperaturas elevadas, essencial para completarem seu ciclo de vida. Contudo, não é conhecida a relevância de condições como a acidez do solo ou a salinidade do ambiente na distribuição dos representantes deste grupo (WEYGOLDT, 1969).

Este táxon apresenta, para algumas espécies, um comportamento denominado foresia, o qual possibilita sua dispersão. Neste, o pseudoescorpião prende-se a animais maiores, invertebrados ou vertebrados (WEYGOLDT, 1969), e deslocam-se com eles. Aguiar e Bührnheim (1998) encontraram para a região amazônica que das 64 espécies descritas para àquela região, 19 delas estavam em associação com insetos voadores. Em geral, os pseudoescorpiões possuem uma baixa capacidade de dispersão intrínseca (andando) e geralmente as espécies não foréticas tendem a ter distribuições limitadas, como algumas espécies encontradas em ambientes subterrâneos (e.g. *Pseudochthonius strinatii* Beier, 1969; *Spelaeobochica muchmorei* Andrade e Mahnert, 2003, restritos à um único sistema subterrâneo) (GARDINI 2013, 2014; HARRISON et al., 2014; COSGROVE et al., 2016; HARVEY et al., 2016).

Até o momento, não foram encontrados pseudoescorpiões foréticos no ambiente subterrâneo brasileiro. Contudo há registros de foresia em pelo menos 10 famílias de pseudoescorpiões (POINAR et al., 1998), inclusive com dispersão por vertebrados como aves (HARVEY et al., 2015) e morcegos (FINLAYSON et al., 2015) o que segundo alguns autores (MOULDS et al., 2007) pode ser um importante meio para a colonização de alguns ambientes subterrâneos.

Uma análise filogeográfica de uma espécie amplamente distribuída na Europa, *Chernes hahnii* (Koch, 1839), sugere que a foresia em pseudoescorpiões pode ser a maneira mais eficiente de dispersão em larga escala geográfica (OPATOVA; ŠT'ÁHLAVSKÝ, 2018). Alguns autores (POINAR et al., 1998) discutem o comportamento de foresia neste táxon e indicam os dípteros, lepidópteros e coleópteros como principais vetores destes organismos. Contudo, as informações são escassas quanto à especificidade nesta relação do animal forético e seu vetor (ZEH; ZEH, 1997).

Com relação à biologia geral de Pseudoscorpiones no Brasil, alguns trabalhos foram realizados. Há estudos de história natural (ANDRADE, 1999), populacional (ANDRADE, 2004) e de comportamento alimentar e social (DEL-CLARO; TIZO-PEDROSO, 2009; TIZO-PEDROSO; DEL-CLARO, 2018), bem como estudos mais focados na distribuição (AGUIAR; BÜHRNHEIM, 1996; AGUIAR et al., 2006) e conservação desta fauna (VON SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019).

1.2.1 Morfologia

O corpo dos pseudoescorpiões é dividido em prosoma (anterior) e opistosoma (posterior) (Figura 4a). No prosoma estão inseridos todos os seis pares de apêndices destes organismos: quelícera bissegmentada (Figura 4b), pedipalpo terminando em estruturas de pinças (Figura 4c) e quatro pares pernas locomotoras (Figura 4a). Grande parte dos pseudoescorpiões possuem um ou dois pares de olhos com lentes simples, contudo, há aqueles que possuem redução ou ausência ocular.

O opistosoma é achatado dorso ventralmente e apresenta 12 segmentos; 11 tergitos dorsais e 11 esternitos ventrais, dos quais o primeiro e o segundo esternitos são fundidos para formar a placa genital. Os décimos segundo tergito/esternito são fundidos para formar uma placa com cone anal (Figura 4a). Entre os tergitos e os esternitos há uma membrana pleural. Tanto o corpo quanto os apêndices são recobertos por diversos tipos de cerdas.

As quelíceras estão posicionadas anteriormente e constituem o primeiro par de apêndices, utilizadas para alimentação e autolimpeza, formando a parte anterior da cavidade oral. Esta é bissegmentada, uma parte constituída pelo corpo da quelícera mais o dedo fixo e a outra com um dedo móvel oposto ao dedo fixo. Possuem estruturas sensoriais (cerdas e órgãos liriformes).

Os caracteres sinapomórficos de pseudoescorpiões, as sérrulas interior e exterior (para autolimpeza) e a saída da glândula de seda pela *galea*, estão presentes neste apêndice. Além destas, possui uma estrutura denominada *rallum*, também utilizada na autolimpeza e importante na taxonomia do grupo (JUDSON, 2007).

Os pedipalpos constituem o segundo par de apêndices e possuem diversas funções, como segurar presas, defesa e também para acasalamento. Estes são formados pela coxa, trocânter, fêmur, tíbia e tarso. A tíbia forma a mão da quelça e o dedo fixo, e o tarso origina o dedo móvel. Há cerdas sensoriais (tricobótrios) que são importantes para identificação das espécies. Os dedos dos pedipalpos possuem uma

fileira de dentes e em algumas espécies há também presença de dentes acessórios. Alguns táxons podem apresentar aberturas para as glândulas de veneno na extremidade anterior dos dedos da quela, apesar de táxons menos derivados não apresentarem essas glândulas (Chthonioidea).

As pernas, somente com função locomotora, possuem sete artículos (coxa, trocânter, fêmur, patela, tíbia, metatarso e tarso), entretanto, são reduzidas a seis segmentos em alguns táxons (metatarso e tarso fundidos).

Figura 4. Esquema da morfologia externa de um pseudoescorpião, *bauplan* geral. A. Corpo inteiro, vista ventral (direita) e dorsal (direita); B. Quelícera esquerda em vista lateral externa; C. Quela do pedipalpo direito em vista lateral. Figuras sem escala, modificadas de A. Chamberlin (1931) e B, C. Hoff (1949).

Com relação à morfologia interna, em algumas famílias, a genitália é importante taxonomicamente. Nas fêmeas algumas características como disposição das setas do opérculo genital, tamanho e forma do divertículo e tamanho e forma das placas cribriformes, bem como seus poros, são úteis na definição de grupos e identificação de gêneros e até espécies (LEGG, 2008). O uso da espermateca nos grupos que as possuem pode ser útil no entendimento das relações entre gêneros e

interespecíficas também. Em Chernetidae, bem como em Atemnidae, esta estrutura se mostrou útil na taxonomia (MUCHMORE, 1974).

1.2.2 Sistemática

A Ordem Pseudoscorpiones possui cerca de 3.465 espécies descritas, distribuídas em 461 gêneros e 26 famílias viventes (HARVEY, 2013). Apresenta grande diversidade dentre as ordens de Arachnida, atrás apenas de Araneae, Acariformes, Parasitiformes e Opiliones (HARVEY, 2002).

Esta ordem é recuperada como grupo irmão de Solifugae em diversas análises filogenéticas com dados morfológicos (WEYGOLDT; PAULUS, 1979; SHULTZ, 1990; WHEELER; HAYASHI, 1998; GIRIBET et al., 2002; SHULTZ, 2007; LEGG et al., 2013), contudo em outras análises, Pseudoscorpiones é recuperado como grupo irmão de Scorpiones (GARWOOD; DUNLOP, 2014) (Figura 5). Sharma e colaboradores (2014) também os colocam juntos devido a alguns genes conservativos.

Figura 5. Hipóteses de relacionamento dos grupos de aracnídeos baseados em dados morfológicos ou morfológicos e moleculares. A maior parte das hipóteses (A-E) coloca Pseudoscorpiones e Solifugae como grupos irmãos, baseados em dados morfológicos. Uma das hipóteses (F) coloca Pseudoscorpiones como grupo irmão de Scorpiones, baseado em dados morfológicos e moleculares. (Figura modificada de Giribet (2018)).

A reconstrução de alguns táxons de Arachnida (Arachnopulmonata – clado que contém o que era conhecido como Pulmonata e foi renomeado (SHARMA et al., 2014) e contém Scorpiones + Tetrapulmonata (Araenae + Pedipalpi) parecem bem suportadas em diferentes análises com dados morfológicos e moleculares. Entretanto, não há evidências suficientes com suporte de relacionamento para os outros grupos (apulmonados – outras ordens de aracnídeos que não possuem pulmões) (GIRIBET, 2018). Desta maneira, não há consenso na relação de Pseudoscorpiones com os outros grupos de aracnídeos (Figura 6), uma vez que dependendo dos dados e da análise, as hipóteses de relacionamento são diferentes.

Figura 6. Hipótese de relacionamento das ordens de aracnídeos vivos e fósseis. Visão de classificação atual com resolução em alguns táxons, não derivado de nenhuma análise específica. (Figura modificada de Giribet (2018)).

Contudo, vários autores reconhecem um relacionamento próximo entre Pseudoscorpiones e Solifugae, em um clado chamado Haplocnemata. Este clado é recuperado de modo consistente em diversas análises (WEYGOLDT; PAULUS, 1979; VAN DER HAMMEN, 1989; SCHULTZ, 1990; WHEELER; HAYASHI, 1998; GIRIBET et al., 2002) com as seguintes sinapomorfias: complexo de alimentação formado por quelícera bissegmentada, com articulação ventrolateral intrínseca, e uma articulação dorsolateral com a carapaça, rostrossoma com aparato pré oral formado anteriormente pela projeção do epístomo afixado dorsalmente até a parte alargada da coxa do pedipalpo, margeado lateralmente pela projeção dos pedipalpos. O epístome forma a parte dorsal de um “bico” com a parte ventral formada pela apófise esternal fundida entre as coxas dos pedipalpos. O aparato locomotor consiste nas coxas que se encontram ao longo da linha mediana ventral, patela alongada como fêmur e uma apotele nos adultos, modificada como um *empodium* ou púvilus reversível. E sistema respiratório formado inteiramente (Pseudoscorpiones) ou em parte (Solifugae) por aberturas traqueais pareadas nos esternitos 3 e 4 (SHULTZ, 2007). Em Haplocnemata, Pseudoscorpiones é monofilético com duas sinapomorfias que suportam tal hipótese (SHULTZ, 2007): (i) presença de glândulas de seda, as quais

descarregam a seda via dedo móvel da quelícera através de uma estrutura denominada *galea*, e (ii) a presença de sérrula exterior e interior nos dedos das quelíceras (Figura 7).

Figura 7. Fotografias em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), evidenciando as sinapomorfias de Pseudoscorpiones (Fotos: Luciana Bueno dos Reis Fernandes). A, setas 1 e 2: sérrula interior e exterior da quelícera, respectivamente. B, seta 3: sérrula interior na quelícera e, seta 4, *galea*. Escala: A. 200 μm ; B. 50 μm .

As relações para as famílias de pseudoescorpiões ainda não foram arduamente estudadas como se observa para outros aracnídeos (e.g., aranhas e/ou opiliões) (SHARMA; GIRIBET, 2014; WHEELER et al., 2017). Entretanto, há diversas propostas de classificação desde o ano de 1879 (MURIENNE et al., 2008).

Uma importante contribuição quanto à proposta de classificação é a primeira análise cladística para a Ordem obtida a partir de dados morfológicos oriundos de 24 táxons e 126 caracteres (HARVEY, 1992) (Figura 8). Desde então, essa classificação passou por poucas modificações (MURIENNE et al., 2008), porém ainda apresenta relações inconclusivas (politomias) para alguns clados. Uma destas politomias está na superfamília Cheliferoidea, entre Chernetidae, Atemnidae e Cheliferidae, a outra está dentro de Neobisioidea, para Neobisiidae, Syarinidae e Parahyidae.

Murienne e colaboradores (2008) reconstruíram uma filogenia para a maior parte dos grupos de pseudoescorpiões utilizando dados moleculares, os quais corroboraram a monofilia da Ordem e da maior parte das superfamílias (Feaelloidea, Chthonioidea, Cheiridioidea e Sternophoroidea), porém a monofilia não foi recuperada para outras (Neobisioidea, Cheliferoidea e Garypoidea). Até o presente, essas são as filogenias apresentadas para pseudoescorpiões em nível de família e a classificação de Harvey (1992), com algumas modificações, é a mais aceita atualmente (Figura 9).

Algumas propostas foram apresentadas para elucidar relações de parentesco e entender o posicionamento filogenético de alguns gêneros, com dados morfológicos (HARVEY, 1993, 1994; HARVEY; VOLSCHENK, 2007a) ou moleculares (HARRISON et al., 2014; MOULDS et al., 2007; HARVEY et al., 2016), porém, nenhum trabalho considerou os dois tipos de dados na mesma análise.

Figura 8. Cladograma das relações entre as famílias de pseudoescorpiões reconhecidas por Harvey (1992), baseado na análise de parcimônia de 126 caracteres morfológicos. Destacado em vermelho as politomias dentro de A. Neobisioidae (Neobisiidae + Syarinidae + Parahyidae) e B. Cheliferoidea (Cheliferidae + Chernetidae + Atemnidae) (modificado de Muriene et al. (2008)).

Figura 9. Árvore filogenética com tempo evolutivo, redesenhada de Harvey (1992) com modificações de acordo com Muriene et al. (2008). Linhas pontilhadas indicam famílias sem registro fóssil e linhas sólidas indicam famílias com registro fóssil. Ainda, as idades mínimas estimadas (em milhões de anos) de acordo com o registro fóssil (modificado de Harms e Dunlop, (2017)).

1.2.3 Taxonomia

1.2.3.1 Pseudoescorpiões do Brasil

O conhecimento acerca dos pseudoescorpiões no Brasil é fragmentado e dados de habitat, distribuição e ecologia, especialmente dos que ocorrem em cavernas, ainda são incipientes (MAHNERT, 2001), entretanto, um levantamento recente apresenta a distribuição desses organismos em nível de Gênero para cavernas do Brasil (VON SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019).

Há no Brasil 173 espécies descritas, distribuídas em 16 famílias (Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Chernetidae, Chthoniidae, Feaellidae, Garypinidae, Geogarypidae, Ideoroncidae, Lechytiidae, Olpiidae, Pseudochiridiidae, Syarinidae, Tridenchthoniidae e Withiidae) (HARVEY, 2013; HARVEY et al., 2016; VON SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019). Deste modo, o Brasil é o quinto país com maior riqueza de pseudoescorpiões até o momento, atrás dos Estados Unidos da América (426), Itália (262), Espanha (245) e Austrália (181) (HARVEY, 2013). No Neotrópico, o Brasil é o país com maior riqueza, com o México em segundo lugar (162), seguido por Chile (92) e Argentina (76) (HARVEY, 2013).

Nota-se que o Brasil como um país mega diverso, apresenta relativamente uma riqueza baixa deste grupo de organismos, se compararmos com países onde a diversidade geral é pequena como por exemplo Espanha e Itália, evidenciando o quão pouco conhecido é a fauna de pseudoescorpiões no Brasil, com este grande potencial para fauna.

A maior parte do conhecimento das espécies brasileiras são de inventários de fauna, ou descrições de espécies, em locais diversos do país, contudo sem qualquer estimativa regional. Porém, para pequenas porções da região amazônica brasileira há estimativas sobre diversidade taxonômica deste grupo, como por exemplo para a Reserva Florestal Adolpho Ducke, próximo à Manaus, com cerca de 40 espécies registradas (MAHNERT, 1979), baixo amazonas, próximo à Belém com cerca de 10 espécies registradas (MAHNERT, 1975), na região do Rio Urucu, em Coari, há cerca de 20 espécies (AGUIAR; BÜHRNHEIM, 1998; AGUIAR, 1999). Para a região amazônica como um todo há cerca de 75 espécies registradas, com uma estimativa de que haja mais de 150 espécies (ADIS; HARVEY, 2000). Além destas, há cerca de 20 espécies que ocorrem em cavidades ao longo do território nacional (MAHNERT, 2001).

1.2.3.2 Chernetidae Menge, 1855

Chernetidae é a maior da ordem Pseudoscorpiones, com uma diversidade de cerca de 690 espécies descritas no mundo em mais de 110 gêneros, ocorrendo em todos os continentes (exceto Antártida) em diferentes habitats (sob troncos, rochas, cavernas, etc).

O nome Chernetidae foi proposto por Menge (1855), para trocar o nome da ordem Pseudoscorpiones para Chernetidae, mas somente após as revisões de Chamberlin (1931) e Beier (1932) (HARVEY, 2013), Chernetidae foi revalidado e redefinido como uma família única dentro desta Ordem e, a partir de então, passou a ser aceito nesta categoria taxonômica.

A monofilia desta família é sustentada em análises baseadas em caracteres morfológicos (CHAMBERLIN, 1931, HARVEY, 1992) (presença de fenda sensorial proximal no tarso, aparato de veneno ausente ou substancialmente reduzido no dedo fixo da quela e dedos da quela geralmente com pelo menos um dente acessório (MUCHMORE, 1982), genitália masculina típica de Chernetidae (LEGG, 1971). Contudo, em uma filogenia utilizando caracteres moleculares (MURIENNE et al., 2008), a maioria dos espécimes de Chernetidae utilizados também recuperaram a monofilia da família. Entretanto, alguns gêneros agruparam com outras famílias e os autores não consideraram essas discrepâncias como válidas, uma vez que a monofilia da família é bem suportada baseada nos caracteres morfológicos (MURIENNE et al., 2008).

No Brasil, Chernetidae conta com cerca de 39% (67) das espécies descritas do país (173) (HARVEY, 2013), e apresenta a distribuição mais ampla dentre as famílias de pseudoescorpiões subterrâneos do Brasil, com registros em cavernas das regiões Norte (Pará, Tocantins), Nordeste (Bahia, Ceará e Sergipe), Centro-Oeste (Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul), Sudeste (Minas Gerais, São Paulo) e Sul (Paraná, Rio Grande do Sul e Santa Catarina) (VON SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019). Está presente em diferentes áreas cársticas e não cársticas, nas mais diferentes litologias, tais como arenito, arenito metamorfoisado, calcário, gnaiss, canga e quartzito (VON SCHIMONSKY, 2014).

1.2.3.3 *Spelaeochnes* Mahnert, 2001

O gênero *Spelaeochnes* (Figura 10), foi proposto em um estudo taxonômico de algumas espécies de pseudoescorpiões cavernícolas brasileiros e incluiu amostras de 102 cavernas. Este pode ser identificado pela combinação dos seguintes caracteres: presença de 4 lâminas no *rallum*; tergitos e esternitos divididos (exceto XI); carapaça com dois sulcos transversais, granulada, sem qualquer modificação central na parte posterior; o formato da espermateca que consiste em dois pequenos sacos, com ou sem granulações e opostos ou não entre si, unidos por uma base que pode ser estreita ou alargada; presença de uma seta tátil curta no tarso IV e a posição desta seta; o padrão de distribuição dos tricobótrios; duto de veneno bem desenvolvido no dedo móvel da quela e duto de veneno pequeno no dedo fixo; e presença de duas setas táteis no tergito XI (MAHNERT, 2001).

Spelaeochnes é similar em algumas características com *Semeiochnes* Beier, 1932 e *Neochelanops* Beier, 1964 devido ao padrão dos tricobótrios (tricobótrios *ist* próximo do mesmo nível que *est*, *it* próximo do mesmo nível que *et*, *st* um pouco mais próximo de *t* do que de *sb*; número de lâminas do *rallum* (4); formato da *galea* (ramificada); e presença de uma seta curta no tarso IV. Mas difere destes pelo padrão de forma da espermateca. Com relação à espermateca, o gênero *Epichnes* Muchmore 1982 é semelhante, porém a espermateca deste é mais delgada e além disso, este gênero apresenta uma seta longa no tarso IV. O gênero *Rophalochnes* Beier, 1932 possui uma seta curta no tarso IV, mas este difere em possuir 3 lâminas no *rallum*, além da morfologia da espermateca e o padrão dos tricobótrios (MAHNERT, 2001). Contudo, não há hipóteses de relacionamento para estes gêneros e suas espécies.

Figura 10. Exemplar de *Spelaeochnes eleonora* (♂) em vista dorsal (Foto: Luciana Bueno dos Reis Fernandes). Escala 2 mm.

Foram descritas oito espécies para o gênero *Spelaeochnes* (*S. altamirae* Mahnert, 2001, *S. armatus* Mahnert, 2001, *S. bahiensis* Mahnert, 2001, *S. dentatus* Mahnert, 2001, *S. dubius* Mahnert, 2001, *S. eleonora* Mahnert, 2001, *S. gracilipalpus* Mahnert, 2001 e *S. pedroi* Mahnert, 2001), com espécimes machos e fêmeas para todas essas espécies e algumas delas com indivíduos em estádios de ninfas. *Spelaeochnes dentatus* é a espécie tipo (MAHNERT, 2001) e além dos machos e fêmeas, foi utilizado ninfas de todos os estádios (tritoninfa, deutoninfa e protoninfa) na sua descrição.

Embora estas espécies só tenham sido registradas no ambiente subterrâneo, não foram consideradas troglóbias, por não serem restritas a este

ambiente e devido à ausência de troglomorismos (que podem ser encontradas em organismos exclusivamente subterrâneos).

Ademais, Mahnert (2001) discute brevemente o relacionamento entre essas espécies, de acordo com suas características morfológicas e ocorrências, contudo, sem qualquer tipo de análise filogenética, de tal modo que estas espécies devem ser divididas em dois grupos, de acordo com o formato do fêmur do pedipalpo: alargamento abrupto (*S. eleonora*e e *S. altamirae*) ou gradualmente alargado desde o pedicelo (*S. dentatus*, *S. armatus*, *S. dubius*, *S. pedroi*, *S. bahiensis* e *S. gracilipalpus*), ainda de acordo com Mahnert (2001), neste último agrupamento, poderia haver duas linhagens distintas: as espécies com dimorfismo sexual, na qual o macho possui alguma protuberância na quela do pedipalpo (*S. dentatus* e *S. armatus*) e as espécies que possuem os dedos da quela abertos (“gaping”) (*S. bahiensis* e *S. pedroi*). Com relação às espécies *S. dubius* e *S. pedroi* estas supostamente pertenceriam à primeira linhagem, com dimorfismo sexual (MAHNERT, 2001).

Recentemente foi ampliado consideravelmente a distribuição da família Chernetidae, com registros do gênero *Spelaeochnes* em 152 cavernas, além das amostradas em Mahnert (2001) chegando a um registro atual de 221 cavernas em várias regiões do Brasil (Figura 11) (VON SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019). Deste modo, com a ampla distribuição deste táxon ao longo do território brasileiro, e em aparente associação com áreas cársticas e o ambiente subterrâneo, a ocorrência das espécies do gênero *Spelaeochnes* pode elucidar questões acerca do isolamento no ambiente subterrâneo, bem como a distribuição nesses ambientes. Essa distribuição pode ser influenciada por fatores, como as diferentes litologias encontradas nas diferentes áreas cársticas (VON SCHIMONSKY, 2014), bem como o clima, a altitude, a latitude, a fitofisionomia na qual estão inseridos e a composição da fauna epígea.

Figura 11. Mapa com a distribuição do gênero *Spelaeocharnes* no Brasil, de acordo com as Regiões Biogeográficas propostas por Morrone (2014). Os círculos (●) e losangos (◆) vermelhos são as localidades onde há registros do gênero *Spelaeocharnes*.

1.2.4 Pseudoescorpiões em cavernas

Frequentemente são encontradas populações de pseudoescorpiões em habitats subterrâneos em todo o mundo, com numerosos representantes troglóbios (HERTAULT, 1994; REDDELL, 2012). As famílias Chthoniidae, Neobisiidae e Bochicidae mostram-se representativas no meio subterrâneo (ou hipógeo).

A maioria das famílias de Pseudoscorpiones (Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Chernetidae, Chthoniidae, Garypidae, Ideoroncidae, Neobisiidae, Pseudochiridiidae, Pseudogarypidae, Sternophoridae, Syarinidae, Tridenchthoniidae e Withiidae) possui pelo menos algum representante subterrâneo. Dentre estes, alguns apresentam características troglomórficas (HARVEY et al., 2000; REDDELL, 2012). As principais características troglomórficas que os pseudoescorpiões podem apresentar são: a redução de olhos e pigmentação melânica cutânea, alongamento de apêndices e aumento no número de tricobótrios (CHAMBERLIN; MALCOLM, 1960).

Esses animais são escassamente mencionados, principalmente em estudos taxonômicos e levantamentos faunísticos em geral (ANDRADE, 2004). Em alguns casos são citados em estudos qualitativos e quantitativos sobre fauna associada a acúmulos de guano no meio hipógeo (DECU; DECU, 1964; NEGREIA; NEGREIA, 1971; MARTIN, 1977; GNASPINI; TRAJANO, 2000; ANDRADE; GNASPINI, 2002).

Os pseudoescorpiões registrados em cavernas são troglóbios ou troglófilos. A categorização como troglófenos é improvável devido ao tamanho reduzido dos organismos e mobilidade restrita, o que dificultaria grandes deslocamentos em intervalos de tempo regulares até o ambiente epígeo.

Na maioria dos casos, pseudoescorpiões hipógeos com estados de caracteres troglomórficos típicos (redução/ausência de pigmentação, olhos e alongamento de apêndices), são considerados troglóbios; caso essas características não estejam presentes, são considerados troglófilos (ANDRADE, 2004). Porém, a fauna epígea de pseudoescorpiões em geral é pouco conhecida em algumas regiões, como na América do Sul (MAHNERT; ADIS, 2002), o que torna difícil a comparação com parentes epígeos para validação dessas características e verificação do status ecológico-evolutivo (troglóbios ou troglófilos).

No Brasil, foram registradas populações subterrâneas pertencentes a 12 famílias de Pseudoscorpiones (Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Chernetidae, Chthoniidae, Geogarypidae, Ideoroncidae, Lechytiidae, Olpiidae, Pseudochiridiidae, Syarinidae e Tridenchthoniidae) em 22 gêneros, no total de 29 espécies descritas (MAHNERT, 2001; RATTON; MAHNERT; FERREIRA, 2012; HARVEY et al., 2016; VIANA; SOUZA; FERREIRA, 2018; VON SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019), cerca de 17% do total (173) de espécies descritas (epígeas e hipógeas).

No meio subterrâneo, os pseudoescorpiões podem ser encontrados em diferentes substratos, tais como rocha, banco de sedimento ou associados a acúmulos de matéria orgânica, de acordo com a espécie ou mesmo o estágio de desenvolvimento considerado. Muitos têm sido frequentemente registrados em acúmulos de guano de morcegos, com algumas espécies restritas a este tipo de substrato (*Maxchernes iporangae* Mahnert e Andrade, 1998) (GNASPINI-NETTO, 1989; GNASPINI; TRAJANO, 1994, 2000; MAHNERT, 2001). Poucas espécies foram estudadas quanto à estrutura populacional ou comportamento alimentar (e.g. *M.*

iporangae), apresentando população relativamente numerosa (GNASPINI; TRAJANO, 2000, ANDRADE; GNASPINI 2002; ANDRADE, 2004).

Alguns dos pseudoescorpiões encontrados em cavernas brasileiras são descritos por Mahnert (2001). Além de *Pseudochthonius strinatii* (Chthoniidae), o referido autor considerou *P. biseriatus* Mahnert, 2001 e *Ideoroncus cavicola* Mahnert, 2001 como restritos ao ambiente subterrâneo (troglóbios).

Adicionalmente, Andrade e Mahnert (2003) descreveram uma espécie de Bochicidae, *Spelaeobochica muchmorei*, com características troglomórficas acentuadas, como o alongamento dos apêndices. Esta espécie pode ser considerada um dos pseudoescorpiões mais modificados em todo o mundo, rivalizando com um outro Bochicidae descrito em Portugal (*Titanobochica magna* Zaragoza e Reboleira, 2010) (REBOLEIRA et al., 2010).

Recentemente, mais duas espécies da família Bochicidae foram descritas para o Brasil e consideradas exclusivas do ambiente subterrâneo: *S. iuiu* Ratton, Mahnert e Ferreira, 2012 e *S. goliath* Viana, Souza e Ferreira 2018. Também foi identificada uma espécie da família Pseudochiridiidae (*Pseudochiridium* aff. *insulae* Hoff, 1964) em uma caverna brasileira, como registro único da família na América do Sul (VON SCHIMONSKY; BICHUETTE; MAHNERT, 2014).

1.2.5 Pseudoescorpiões fósseis

Os fósseis de pseudoescorpiões são raros ao compararmos à diversidade dos grupos recentes. Grande parte destes fósseis estão preservados em âmbar em diversas regiões do mundo (Figura 12). O registro mais antigo é datado do Devoniano e está preservado em folhelhos, e a maioria dos registros está preservada em âmbar datados do Cretáceo e do Cenozóico (HARMS; DUNLOP, 2017).

Figura 12. Mapa mundial evidenciando as localidades de depósitos fossilíferos com registros de pseudoescorpiões. 1, Gilboa; 2, âmbar Libanês; 3, âmbar de Archingeay; 4, âmbar Álava; 5, âmbar da Birmânia; 6, âmbar de Nova Jersey; 7, âmbar Canadense; 8, âmbar de Fushun (Chinês); 9, âmbar de Paris; 10, âmbar Báltico; 11, âmbar de Rivno; 12, âmbar Romeno; 13, âmbar de Bitterfeld; 14, Aix-en-Provence; 15, âmbar Dominicano; 16, âmbar dos Chiapas (Mexicano); 17, âmbar do Kauri (Nova Zelândia); 18, copal do Leste Africano; 19, copal de Madagascar; 20, copal Colombiano. Retirado de Harms & Dunlop (2017).

Harms e Dunlop (2017) apresentam uma síntese dos fósseis de pseudoescorpiões no mundo com atualmente 49 espécies fósseis descritas na literatura, das quais três ainda são viventes. Estes autores apresentam os registros mais antigos das famílias viventes e os colocam em uma filogenia como indicativo de mínima idade para a maioria das linhagens reconhecidas (Figura 9). Além disso, discorrem sobre dados ecológicos e tafonômicos desses animais, inclusive a respeito dos registros de foresia preservados também em âmbar.

1.3 Biogeografia e pseudoescorpiões

Biogeografia é a área de ciência que estuda a distribuição espacial dos táxons de modo a estabelecer a relação entre as áreas de ocorrência atuais e como estas teriam se originado (PLATNICK; NELSON 1978), a fim de reconstruir historicamente a evolução dos organismos no espaço e tempo (MORRONE; CRISCI, 1995), baseando-se em filogenias (HENDERSON, 1991).

Deste modo, a distribuição disjunta atual dos organismos filogeneticamente relacionados, resultado de processos evolutivos, pode ser devido a dois eventos distintos: (1) **dispersão** – ancestral comum mais recente ocorria em uma área hoje ocupada, e dispersou para outra(s) área(s), passando barreiras pré-existentes e os descendentes que sobreviveram, sofreram processos graduais de diferenciação que resultaram em dois táxons distintos; e (2) **vicariância** – população ancestral ocupava uma área, e devido ao surgimento de barreiras que provocaram o isolamento dessas populações, estas passaram por processos de diferenciação, resultando em novos táxons. No processo de dispersão, a barreira geográfica é pré-existente, e, portanto, mais antiga que os táxons atuais, enquanto no processo de vicariância, o surgimento da barreira que causa o isolamento das populações apresenta a mesma idade que a dos grupos atualmente disjuntos (NELSON; PLATNICK, 1981; DOS SANTOS, 2008).

Nesse escopo a biogeografia cladística fundamenta-se na premissa de correspondência entre o relacionamento filogenético dos táxons, o padrão de distribuição e história geológica da Terra (NIHEI, 2016), com o objetivo de procurar por padrões gerais de relacionamento entre áreas, possibilitando que os processos causais possam ser inferidos e interpretados (PLATNICK; NELSON, 1979; NELSON; PLATNICK 1981; HUMPHRIES; PARENTI, 1999; PARENTI, 2007, NIHEI, 2016)

Desse modo, é preciso inicialmente a obtenção de cladogramas de áreas (ROSEN, 1978; NELSON; PLATNICK, 1981; HUMPHRIES; PARENTI, 1999) e caso haja incongruências em relação aos cladogramas obtidos para diversos táxons/áreas, faz-se necessário resolver tais incongruências para gerar cladogramas gerais de área (NELSON; PLATNICK, 1981; MORRONE; CRISCI, 1995; EBACH, 2001; SANTOS, 2007). A partir disso, diversos métodos de análise podem ser aplicados (e.g. CRISCI, 2001; MORRONE, 2005; NIHEI, 2016).

Um destes métodos, o *Parsimony Analysis of Endemicity* (PAE ou Análise de Parcimônia de Endemicidade) (ROSEN; SMITH, 1988), classifica as áreas de

acordo com as espécies compartilhadas, o que permite identificar relações das áreas como unidades básicas da biogeografia (MORRONE; CRISCI, 1995; URTUBEY et al., 2010). Esta abordagem faz-se como primeiro passo na descoberta das relações históricas entre as áreas de endemismo, as quais devem ser testadas posteriormente com métodos da biogeografia cladística (MORRONE, 2005; NIHEI, 2016), ainda que não haja consenso quanto à eficiência dos métodos de análise biogeográfica (MORRONE; CRISCI, 1995; CRISCI, 2001).

O endemismo é um conceito associado do resultado de fatores históricos da distribuição, como a vicariância e fatores ecológicos, compatível com as atuais áreas de ocorrência dos táxons (CROTHER; MURRAY, 2011; MORRONE, 2014). Contudo, áreas de endemismo são regiões geográficas com ocorrência de diversos táxons restritos à essas áreas (DA SILVA et al., 2004; SZUMIK; GOLOBOFF, 2004; SIRGRIST; CARVALHO, 2009), ou seja, são regiões com distribuição de dois ou mais táxons monofiléticos, que exibem congruência filogenética e distribucional e com os respectivos grupos próximos, ocorrendo em outras regiões definidas do mesmo modo (CARVALHO, 2016).

Há vários trabalhos biogeográficos com foco em diferentes grupos de aracnídeos (GRIFFIN, 1998; HARVEY, et al., 2017) como aranhas (RAVEN, 1984; PUGH, 2004; POLOTOW; BRESCOVIT, 2006; RIX; HARVEY, 2012), Opiliões (BOYER et al., 2007; POPKIN-HALL, 2013; YAMAGUTI; PINTO-DA-ROCHA, 2009; DASILVA; GNASPINI, 2009; DASILVA; et al., 2016) e pseudoescorpiões (HARVEY, 1996; MOULDS et al., 2007; HARVEY et al., 2016). Dentre estes, os Opiliões são mais bem estudados quanto à biogeografia na região neotropical.

Com relação aos pseudoescorpiões, não há trabalhos biogeográficos na região Neotropical, especialmente considerando os organismos que ocorrem no ambiente subterrâneo. De modo geral, há registros de pseudoescorpiões em cavernas brasileiras desde o início da década de 1980, porém com trabalhos focados em levantamentos faunísticos (DESSEN et al., 1980; TRAJANO; GNASPINI-NETTO, 1981; PINTO-DA-ROCHA, 1995; TRAJANO; BICHUETTE, 2010; GALLÃO; BICHUETTE, 2018), alguns relacionados à taxonomia do grupo com pouca notoriedade quanto à distribuição do grupo no Brasil (MAHNERT, 2001). Com isso, o gênero *Spelaeochnes*, que apresenta ampla distribuição no Brasil (Figura 9), pode contribuir para o conhecimento biogeográfico das províncias biogeográficas do Brasil.

Mahnert (2001) discute que no Brasil há três distritos em relação à distribuição da fauna de pseudoescorpiões, o qual segue o encontrado para outros animais (e.g. dípteros, coleópteros, hemípteros, lepidópteros). Seriam distritos com fauna predominante amazônica, uma fauna predominantemente tropical do nordeste do Brasil até o Sudeste e uma fauna mais ao sul, caracterizada por elementos subtropicais (MAHNERT, 2001).

Esta divisão de áreas biogeográficas é concordante com Amorim e Pires (1996), os quais descrevem para o Brasil, três áreas não relacionadas: norte-amazônica, noroeste-amazônica e floresta atlântica (componente sudeste), utilizando organismos distintos como primatas e dípteros. Todavia, estudos mais recentes demonstraram que o componente noroeste-amazônico pode ser subdividido em duas áreas não relacionadas (sudoeste-amazônica e sudeste-amazônica (MORRONE, 2006; NIHEI; CARVALHO, 2007; DA SILVA; NOLL, 2014).

2. OBJETIVOS

Os objetivos principais desta Tese são (1) realizar uma análise filogenética do gênero *Spelaeochnes*, (2) elucidar a questão de restrição e obrigatoriedade deste gênero ao meio subterrâneo, e (3) realizar uma análise biogeográfica do gênero *Spelaeochnes* para verificar um possível padrão biogeográfico.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADIS, J.; HARVEY, M. S. How many Arachnida and Myriapoda are there world-wide and in Amazonia? **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 35, n. 2, p. 139-141, 2000.
- AGUIAR, N. O. **Diversidade e história de pseudoescorpiões (Arachnida), em floresta primária de terra firme, no Alto Rio Urucu, Coari, Amazonas**. 1999. 113f. Tese (Doutorado) – Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas, Manaus.
- AGUIAR, N. O.; BÜHRNHEIM, P. F. Phoretic pseudoscorpions associated with flying insects in Brazilian Amazônia. **The Journal of Arachnology**, v. 26, n. 3, p. 452-459, 1998.
- AMORIM, D. S. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, SP: Holos, p. 1-314, 1997.
- AMORIM, D. S. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, SP: Holos. P. 1-156, 2002.
- AMORIM, D. S.; PIRES, M. R. S. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: BICUDO C. E. M.; MENEZES N. A. (Ed.). **Biodiversity in Brazil, a first approach**. São Paulo: CNPq, p. 183-219, 1996.
- ANDRADE, R. **Estudo da história natural do pseudoescorpião cavernícola *Maxchernes iporangae* (Chernetidae)**. 1999. 74f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ANDRADE, R. **Estudo populacional do pseudo-escorpião cavernícola *Maxchernes iporangae* (Chernetidae, Pseudoscorpiones)**. 2004. 126 f. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ANDRADE, R.; GNASPINI, P. Feeding in *Maxchernes iporangae* (Pseudoscorpiones, Chernetidae) in captivity. **The Journal of Arachnology**, v. 30, n. 3, p. 613-617, 2002.
- ANDRADE, R.; MAHNERT, V. *Spelaeobochica muchmorei* sp. n., a new cavernicolous pseudoscorpion (Pseudoscorpiones: Bochicidae) from Brazil (São Paulo State). **Revue Suisse de Zoologie**, v. 110, n. 3, p. 541-546, 2003.
- BARR, T. C. Observations on the ecology of caves. **The American Naturalist**, v. 101, n. 922, p. 475-491, 1967.
- BARR, T.C. Cave Ecology and the Evolution of Troglobites. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W.C. (Ed.). **Evolutionary Biology**. Boston, MA: Springer, 1968.
- BEIER, M. **Pseudoscorpionidea II: Subord. C. Cheliferinea**. Berlin: Walter de Gruyter & Co, 1932.
- BICHUETTE, M. E. **Distribuição e biologia de gastrópodes de água doce, gênero *Potamolithus*, no Vale do Alto Ribeira, São Paulo (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae)**. 1998. 127f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Epigean and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 63, n. 5, p. 1100-1121, 2003.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Three new subterranean species of *Ituglanis* from central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 15, p. 243-256, 2004.

BICHUETTE, M. E.; SIMÕES, L. B.; VON SCHIMONSKY, D. M.; GALLÃO, J. E. Effectiveness of quadrat sampling on terrestrial cave fauna survey-a case study in a Neotropical cave. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 37, n. 3, p. 345-351, 2015.

BOYER, S. L.; CLOUSE, R. M.; BENAVIDES, L. R.; SHARMA, P.; SCHWENDINGER, P. J.; KARUNARATHNA, I.; & GIRIBET, G. Biogeography of the world: a case study from cyphophthalmid Opiliones, a globally distributed group of arachnids. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 12, p. 2070-2085, 2007.

CARVALHO, C. J. B. Áreas de endemismo. In: CARVALHO, C. J.B.; ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: análise de tempo, espaço e forma**. 2ª edição. Rio de Janeiro, Roca, 2016.

CHAMBERLIN, J. C. **The arachnid order Chelonethida**. Stanford, Stanford University Press, 1931.

CHAMBERLIN, J. C.; MALCOLM, D. R. The occurrence of false scorpions in caves with special reference to cavernicolous adaptation and to cave species in the North American fauna (Arachnida-Chelonethida). **The American Midland Naturalist**, v. 64, n. 1, p. 105-115, 1960.

CHRISTIANSEN, K. A. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca**, v. 2, p. 76-78, 1962.

CHRISTIANSEN, K. A. Morphological adaptations. In WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of caves (Second Edition)**. Elsevier. Waltham, p. 517-528, 2012.

COSGROVE, J. G.; AGNARSSON, I.; HARVEY, M. S.; BINFORD, G. J. Pseudoscorpion diversity and distribution in the West Indies: sequence data confirm single island endemism for some clades, but not others. **The Journal of Arachnology**, v. 44, n. 3, p. 257-271, 2016.

COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 71-86, 2003.

CRISCI, J. V. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 157-168, 2001.

CROTHER, B. I.; MURRAY, C. M. Ontology of areas of endemism. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 6, p. 1009-1015, 2011.

CULLINGFORD, C.H. D. **British caving: An introduction to speleology**. Routledge and K. Paul, London, 1962.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. (2009). **The biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford University Press, Oxford, 2009.

DA SILVA, J. M. C.; DE SOUSA, M. C.; CASTELLETTI, C. H. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, v. 13, n. 1, p. 85-92, 2004.

DA SILVA, M.; NOLL, F. B. Biogeography of the social wasp genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 5, p. 833-842, 2015.

DASILVA, M. B.; GNASPINI, P. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. **Invertebrate Systematics**, v. 23, n.6, p. 530-624, 2009.

DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUSA, A. M. (2016). A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distribution data. **Cladistics**, v. 31, n. 6, p. 692-705, 2016.

DECU, A.; DECU, V. Recherches sur la synusie du guano des grottes d'Olténie et du Banat (Roumanie) (Note préliminaire). In **Annales de Spéléologie**, v.19, n. 4, p. 781-797, 1964.

DEL-CLARO, K.; TIZO-PEDROSO, E. Ecological and evolutionary pathways of social behavior in Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones). **Acta Ethologica**, v. 12, n. 1, p. 13-22, 2009.

DESSEN, E. M. B.; ESTON, V. R.; SILVA, M. S.; TEMPERINI-BECK, M. T.; TRAJANO, E. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, v. 32, n. 6, p. 714-725, 1980.

DOS SANTOS, C. M. D. **Biogeografia cladística aplicada à evolução biogeográfica dos Tabanomorpha (Diptera, Brachycera)**. 2008. 284f. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.

EBACH, M. C. Extrapolating cladistic biogeography: a brief comment on van Veller et al. (1999, 2000, 2001). **Cladistics**, v. 17, n. 4, p. 383-388, 2001.

EBERHARD, J. R.; BERMINGHAM, E. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 36, p. 288-304, 2005.

FARRIS, J. S. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Biology**, v. 18, n. 4, p. 374-385, 1969.

FONG, D.W. Intermittent pools at headwaters of subterranean drainage basins as sampling sites for epikarst fauna. In JONES, W. K.; CULVER, D. C.; HERMAN, J. S. (Ed.). **Proceedings of the Symposium Held**. Karst Waters Institute, Shepherdstown, p. 114-188, 2004.

FORD, D.; WILLIAMS, P. D. **Karst hydrogeology and geomorphology**. John Wiley & Sons, Chichester, 2013.

GALÁN, C. **Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco**. Pág. web Sociedad de Ciencias Aranzadi. Dpto. Espeleología. Artículos de consulta, p. 1-47, 2002.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, n. 746, p. 1-23, 2018.

GARDINI, G. A revision of the species of the pseudoscorpion subgenus *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from Italy and neighbouring areas. **Zootaxa**, v. 3655, n. 1, p. 1-151, 2013.

GARDINI, G. The species of the *Chthonius heterodactylus* group (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from the eastern Alps and the Carpathians. **Zootaxa**, v. 3887, n. 2, p. 101-137, 2014.

GARWOOD, R. J.; DUNLOP, J. Three-dimensional reconstruction and the phylogeny of extinct chelicerate orders. **PeerJ**, v. 2, p. e641, 2014.

GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity: This article emphasizes the truncated nature of subterranean biodiversity at both the bottom (no primary producers) and the top (very few strict predators) of food webs and discusses the implications of this truncation both from functional and evolutionary perspectives. **AIBS Bulletin**, v. 52, n. 6, p. 473-481, 2002.

GIRIBET, G.; EDGECOMBE, G. D.; WHEELER, W. C.; BABBITT, C. Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. **Cladistics**, v. 18, n. 1, p. 5-70, 2002.

GIRIBET, G. Current views on chelicerate phylogeny—A tribute to Peter Weygoldt. **Zoologischer Anzeiger**, v. 273, p.7-13, 2018.

GNASPINI, P. Bat guano ecosystems. A new classification and some considerations, with special references to Neotropical data. **Mémoires de Biospéologie**, v. 19, p. 135-138, 1992.

GNASPINI, P.; HOENEN, S. Considerations about the troglophilic habit: the cave cricket model. **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 151-158, 1999.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista brasileira de Entomologia**, v. 38, n. 3, p. 549-584, 1994.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Guano communities in tropical caves. In WILKENS, H; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier: Amsterdam, p. 251-268, 2000.

GNASPINI-NETTO, P. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil. Primeira aproximação. **Revista brasileira de Entomologia**, v. 33, n. 2, p. 183-192, 1989.

GOLOBOFF, P. A. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, v. 9, n. 1, p. 83-91, 1993.

- GOLOBOFF, P. A. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. **Cladistics**, v. 15, n. 4, p. 415-428, 1999.
- GOLOBOFF, P. A.; MATTONI, C. I.; QUINTEROS, A. S. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, v. 22, n. 6, p. 589-601, 2006.
- GOLOBOFF, P. A.; CARPENTER, J. M.; ARIAS, J. S.; ESQUIVEL, D. R. M. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 758-773, 2008a.
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, 2008b.
- GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, n. 3, p. 221-238, 2016.
- GRIFFIN, R. E. Species richness and biogeography of non-acarine arachnids in Namibia. **Biodiversity & Conservation**, v. 7, n. 4, p. 467-481, 1998.
- HARMS, D.; DUNLOP, J. A. The fossil history of pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones). **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Fossil Record**, v. 20, n. 2, p. 215-238, 2017.
- HARRISON, S. E.; GUZIK, M. T.; HARVEY, M. S.; AUSTIN, A. D. Molecular phylogenetic analysis of Western Australian troglobitic chthoniid pseudoscorpions (Pseudoscorpiones: Chthoniidae) points to multiple independent subterranean clades. **Invertebrate Systematics**, v. 28, n. 4, p. 386-400, 2014.
- HARVEY, M. S. The phylogeny and classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). **Invertebrate Systematics**, v. 6, n. 6, p. 1373-1435, 1992.
- HARVEY, M. S. The systematics of the Hydiae (Pseudoscorpionida: Neobisioidea). **Invertebrate Systematics**, v. 7, n. 1, p. 1-32, 1993.
- HARVEY, M. S. Redescription and the systematic position of the Brazilian genus *Xenochernes* Feio (Pseudoscorpionida: Chernetidae). **The Journal of Arachnology**, v. 22, n. 2, p. 131-137, 1994.
- HARVEY, M. S. The biogeography of Gondwanan pseudoscorpions (Arachnida). **Revue Suisse de Zoologie**, v. 1, p. 255-264, 1996.
- HARVEY, M. S. The neglected cousins: what do we know about the smaller arachnid orders?. **The Journal of Arachnology**, v. 30, n. 2, p. 357-372, 2002.
- HARVEY, M. S. **Pseudoscorpions of the World**, version 3.0. Western Australian Museum, Perth. 2013. Accessed 10 July 2018. Online at <http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/pseudoscorpions>
- HARVEY, M. S. *Balgachernes occultus*, a new genus and species of pseudoscorpion (Pseudoscorpiones: Chernetidae) associated with balga (*Xanthorrhoea preissii*) in south-western Australia, with remarks on *Austrochernes* and *Troglochernes*. **Records of the Western Australia Museum**, v. 33, n. 1, p. 115-130, 2018.

- HARVEY, M. S.; VOLSCHENK, E. S. Systematics of the Gondwanan pseudoscorpion family Hyidae (Pseudoscorpiones: Neobisioidea): new data and a revised phylogenetic hypothesis. **Invertebrate Systematics**, v. 21, n. 4, p. 365-406, 2007a.
- HARVEY, M. S.; VOLSCHENK, E. S. A review of some Australasian Chernetidae: *Sundochernes*, *Troglochernes* and a new genus (Pseudoscorpiones). **The Journal of Arachnology**, v. 35, n. 2, p. 238–277, 2007b.
- HARVEY, M.S.; SHEAR, W.A.; HOCH, H. Onychophora, Arachnida, myriapods and Insecta. In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. (Ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier: Amsterdam. 791 p. 2000.
- HARVEY, M. S.; LOPES, P. C.; GOLDSMITH, G.R.; HALAJIAN, A.; HILLYER, M.J.; HUEY, J.A. A novel symbiotic relationship between sociable weaver birds (*Philetairus socius*) and a new cheliferid pseudoscorpion (Pseudoscorpiones: Cheliferidae) in southern Africa. **Invertebrate Systematics**, v. 29, 444–456, 2015.
- HARVEY, M. S.; ANDRADE, R.; PINTO-DA-ROCHA, R. The first New World species of pseudoscorpion family Feaellidae (Pseudoscorpiones: Feaelloidea) from the Brazilian Atlantic Forest. **The Journal of Arachnology**, v. 44, n. 2, p. 227-234, 2016.
- HARVEY, M. S.; RIX, M. G.; HARMS, D.; GIRIBET, G.; VINK, C. J.; WALTER, D. E. The biogeography of Australasian arachnids. In EBACH, M. C. (Ed.). **Handbook of Australasian biogeography**, p. 267-294. CRC Press, Boca Raton, 2017.
- HENDERSON, I. M. Biogeography without area?. **Australian Systematic Botany**, v. 4, n. 1, p. 59-71, 1991.
- HENNIG, W. **Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik**. Deutscher Zentralverlag: Berlin, 1950.
- HENNIG, W. Phylogenetic systematics. **Annual Review of Entomology**, v. 10, p. 97-116, 1965.
- HENNIG, W. **Phylogenetic Systematics**. Urbana: University of Illinois. 1966.
- HEURTAULT, J. Pseudoscorpions. In: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (Ed.). **Encyclopaedia biospeologica**. Société de Biospeologie, Moulis and Bucarest, v. 1, p. 185-196. 1994.
- HOFF, C. C. The pseudoscorpions of Illinois. **Illinois Natural History Survey Bulletin**, v. 24, n. 4, 1949.
- HOFF, C. C. The ecology and distribution of the pseudoscorpions of north-central New Mexico. **Publications in Biology**. University of New Mexico, v. 8, p. 1-68. 1959.
- HOLSINGER, J. R.; CULVER, D.C. The Invertebrate cave fauna of Virginia and a part of eastern Tennessee – Zoogeography and Ecology. **Brimleyana**, n. 14, p. 1-162, 1988.
- HOWARTH, F. G. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 394-406. 1980.

HOWARTH, F. G. Ecology of cave arthropods. **Annual review of entomology**, v. 28, n. 1, p. 365-389, 1983.

HUMPHRIES, C. J.; PARENTI, L. R. **Cladistic biogeography**. Oxford University Press, Oxford, 1999.

JUBERTHIE, C. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier: Amsterdam, p. 17-39, 2000.

JUBERTHIE, C.; DECU, V. Structure et diversité du domaine souterrain: particularités des habitats et adaptations des espèces. In _____ (Ed.). **Encyclopaedia biospeologica**, v. 1, p. 5-22, 1994.

JUBERTHIE, C.; DELAY, B.; BOUILLON, M. Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. **Mémoires de Biospéologie**, v. 7, p. 19-52, 1980.

JUBERTHIE, C.; BOUILLON, M.; DELAY, B. Sur l'existence du milieu souterrain superficiel en zone calcaire. **Mémoires de Biospéologie**, v. 8, p. 77-93, 1981.

JUDSON, M. L. I. A new and endangered species of the pseudoscorpion genus *Lagynochthonius* from a cave in Vietman, with notes on chelal morphology and the composition of the Tyrannochthoniini (Arachnida, Chelonethi, Chthoniidae). **Zootaxa**, v. 1627, n. 1, p. 53-68, 2007.

KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, D. M. **Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis**. Oxford University Press: Oxford, 1998.

LANGECKER, T. G. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier: Amsterdam, p. 135-158, 2000.

LEGG, G. **The comparative and functional morphology of the genitalia of the British Pseudoscorpiones**. 1971. 107f. Tese (Doutorado) – Universidade de Manchester, Inglaterra.

LEGG, D. A.; SUTTON, M. D.; EDGECOMBE, G. D. Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. **Nature communications**, v. 4, p. ncomms3485, 2013.

MAHNERT, V. Pseudoscorpione (Arachnida) aus dem Amazonas-Gebiet (Brasilien). **Revue Suisse de Zoologie**, v. 86, p. 719-810, 1979.

MAHNERT, V. Cave-dwelling pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpiones) from Brazil. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 108, n. 1, p. 95-148, 2001.

MAHNERT, V. Re-description of eight species described by Luigi Balzan from South America (Argentina, Brazil, Paraguay) (Pseudoscorpiones: Chernetidae). **Opuscula Zoologica (Budapest)**, v. 47, n. 1, p. 73-85, 2016.

- MAHNERT, V.; ADIS, J. Pseudoscorpiones. In ADIS, J. (Ed.). **Amazoniaian Arachnida and Myriapoda**. Pensoft Publishers, Sofia – Moscow, p. 367-380, 2002.
- MARTIN, B. The influence of patterns of guano renewal on bat guano arthropod communities. **Cave Research Foundation Annual Report**. p. 24-36. 1977.
- MENGE, A. Über die Scheerenspinnen, Chernetidae. **Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig**, v. 5, p. 1-41, 1855.
- MORIKAWA, K. Ecological and some biological notes on Japanese pseudoscorpions. **Memoirs of Ehime University**, v. 4, p. 417-435. 1962
- MORRONE, J.J. Cladistic biogeography: identity and place. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 7, p. 1281-1284, 2005.
- MORRONE, J. J. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. **Annual Review Entomology**, v. 51, p. 467-494, 2006.
- MORRONE, J. J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, v. 3782, n. 1, p. 1-110, 2014.
- MORRONE, J. J.; CRISCI, J. V. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual review of ecology and systematics**, v. 26, n. 1, p. 373-401, 1995.
- MOULDS, T.A. Subterranean fauna of the Eneabba, Jurien and South Hill River (Nambung) Karst areas, Western Australia. **Technical report, Department of Environment and Conservation, Western Australia - Midwest region**, 2007.
- MOULDS, T. A.; MURPHY, N.; ADANS, M.; REARDON, T.; HARVEY, M. S.; JENNINGS, J.; AUSTIN, A. D. Phylogeography of cave pseudoscorpions in southern Australia. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 951-962. 2007.
- MUCHMORE, W. B. Pseudoscorpionida. In PARKER, S. P. (Ed.). **Synopsis and Classification of Living Organisms**, McGraw-Hill, New York, p. 96-102, 1982.
- MUCHMORE, W. B. Pseudoscorpionida. In DINDAL, D. L. (Ed.). **Soil Biology Guide**, John Wiley and Sons, New York, p. 503-527, 1990.
- MURIENNE, J.; HARVEY, M. S.; GIRIBET, G. First molecular phylogeny of the major clades of Pseudoscorpiones (Arthropoda: Chelicerata). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 49, n. 1, p. 170-184, 2008.
- NEGREA, A.; NEGREA, S. Sur la synusie du guano des grottes du Banat (Roumanie). **Travail de l'Institute de Spéologie "Émile Racovitza"**, v. 10, p. 81-122. 1971.
- NELSON, G.; PLATNICK, N. I. **Systematics and biogeography**. Columbia University Press, New York, 1981.
- NIHEI, S. Biogeografia cladística. In: CARVALHO, C.J.B.; ALMEIDA, E.A.B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: análise de tempo, espaço e forma**. 2ª ed. Roca, Rio de Janeiro. 2016.

- NIHEI, S.; DE CARVALHO, C. J. B. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. **Systematic Entomology**, v. 32, n. 3, p. 477-501, 2007.
- NIXON, K. C. The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. **Cladistics**, v. 15, n. 4, p. 407-414, 1999.
- NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On Outgroups. **Cladistics**, v. 9, p. 413-426, 1993.
- OPATOVA, V.; ŠTÁHLAVSKÝ, F. Phoretic or not? Phylogeography of the pseudoscorpion *Chernes hahnii* (Pseudoscorpiones: Chernetidae). **The Journal of Arachnology**, v. 46, n. 1, p. 104-113, 2018.
- ORTUÑO, V. M.; GILGADO, J. D.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; SENDRA, A.; PÉREZ-SUÁREZ, G.; HERRERO-BORGONÓN, J. J. The “alluvial mesovoid shallow substratum”, a new subterranean habitat. **Plos One**, v. 8, n. 10, p. e76311, 2013.
- PALMER, A. N. **Cave geology**. Cave Books, p. 454, 2007.
- PARENTI, L. R. Common cause and historical biogeography. In EBACH, M. C.; TANGEY, R. S. **Biogeography in a changing world** (Ed.). p. 61-77, CRC Press, Boca Raton, 2007.
- PARINS-FUKUCHI, C. Use of continuous traits can improve morphological phylogenetics. **Systematics Biology**, v.0, n. 0, p. 1-13, 2017.
- PILÓ, L. B. Geomorfologia cárstica (Revisão de Literatura). **Revista brasileira de geomorfologia**, v. 1, n. 1, 2000.
- PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis avulsos de Zoologia**, v. 39, p. 6, 1995.
- PIPAN, T. **Epikarst – a promising habitat: copepod fauna, its diversity and ecology: a case study from Slovenia (Europe)**. p. 101, Založba ZRC, ZRC Publishing, 2005.
- PLATNICK, N. I.; NELSON, G. A method of analysis for historical biogeography. **Systematic Zoology**, v. 27, n. 1, p. 1-16, 1978.
- PLATNICK, N. I. Philosophy and the transformation of cladistics. **Systematic Zoology**, v. 28, n. 4, p. 537-546, 1979.
- POINAR, G. O.; CURCIC, B. P. M.; COKENDOLPHER, J. C. Arthropd phoresy involving pseudoscorpions in the past and present. **Acta Arachnologica**, v. 47, p. 79-96. 1998.
- POLOTOW, D.; BRESCOVIT, A. D. Revision of the Neotropical spider genus *Itatiaya* Mello-Leitão (Araneae, Ctenidae) with considerations on biogeographic distribution of species. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 2, p. 429-442, 2006.
- POPPER, K. The logic of scientific discovery. Harper and Row; New York. 1959.

- PORZECANSKI, A. L.; CRACRAFT, J. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. **Journal of Biogeography**, v. 32, p. 261-275, 2005.
- POULSON, T. L.; LAVOIE, K. H. The trophic basis of subsurface ecosystems. In WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier: Amsterdam, p. 231-249, 2000.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The cave environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971-981, 1969.
- PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação**. Editora Planta, Londrina, PR. 2001.
- PUGH 1, P. J. A. Biogeography of spiders (Araneae: Arachnida) on the islands of the Southern Ocean. **Journal of Natural History**, v. 38, n. 12, p. 1461-1487, 2004.
- RACOVITZA, E. G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de zoologie expérimentale et générale. Biospéologica I**, v.4, n. 6, p. 371-48, 1907.
- RATTON, P.; MAHNERT, V.; FERREIRA, R. L. A new cave-dwelling species of *Spelaeobochica* (Pseudoscorpiones: Bochicidae) from Brazil. **The Journal of Arachnology**, v. 40, n. 3, p. 274-280, 2012.
- RAVEN, R. J. Systematics and biogeography of the mygalomorph spider family Migidae (Araneae) in Australia. **Australian Journal of Zoology**, v. 32, n. 3, p. 379-390, 1984.
- REBOLEIRA, A. S. P. S.; ZARAGOZA, J. A.; GONÇALVES, F.; OROMI, P. *Titanobochica*, surprising discovery of a new cave-dwelling genus from southern Portugal (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae). **Zootaxa**, v. 2681, n. 1, p. 1-19, 2010.
- REDDELL, J. R. Spiders and related groups. In WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Ed.) **Encyclopedia of caves (Second Edition)**. Elsevier. Waltham, MA, USA. p. 786-797. 2012.
- RESENDE, L. P. A.; BICHUETTE, M. E. Sharing the space: coexistence among terrestrial predators in Neotropical caves. **Journal of Natural History**, v. 50, n. 33-34, p. 2107-2128, 2016.
- RIX, M. G.; HARVEY, M. S. Phylogeny and historical biogeography of ancient assassin spiders (Araneae: Archaeidae) in the Australian mesic zone: evidence for Miocene speciation within Tertiary refugia. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 62, n. 1, p. 375-396, 2012.
- RODRIGUES, S. M.; PEDROSO, E. T. "Estado da Arte": Um olhar sobre as publicações em revistas envolvendo pseudoscorpídeos. In **Anais do Congresso de Ensino, Pesquisa e Extensão da UEG (CEPE)** (ISSN 2447-8687), 2018.
- ROIG-JUÑENT, S. R.; COSCARÓN, S. Biogeographical history of the Neotropical and Neantarctic Simuliidae (Diptera). **Revista do Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 3, p. 119-134, 2001.

ROSEN, D. E. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. **Systematic Zoology**, v. 27, n. 2, p. 159-188, 1978.

ROSEN, B. R.; SMITH, A. B. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 37, n. 1, p. 275-306, 1988.

SANTOS, C. M. D.; AMORIM, D. S. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 47, n. 4, p. 63-73, 2007.

SANTOS, C. M. D.; FALASCHI, R.L. Missing data in phylogenetic analysis: comments on support measures. **Darwiniana**, v. 45, (suplemento), p. 25–26, 2007.

SCHINER, I. R. Fauna der Adelsberger-Lueger-und Magdalenen-Grotte. In SCHIMIDL, A. (Ed.). **Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas**. p. 231–272, Braunmüller, Wien (Austria), 1854.

SCHUH, R. T. **Biological Systematics**. Cornell University: Ithaca. 2000.

SCOTLAND, R. W.; PENNINGTON, R. T. **Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. Taylor & Francis Inc: London, 2000.

SHARMA, P. P.; KALUZIAK, S. T.; PEREZ-PORRO, A. R.; GONZALEZ, V. L.; HORMIGA, G.; WHEELER, W. C.; GIRIBET, G. Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. **Molecular Biology and Evolution**, v. 31, n. 11, p. 2963-2984, 2014.

SHARMA, P. P.; GIRIBET, G. A revised dated phylogeny of the arachnid order Opiliones. **Frontiers in Genetics**, v. 5, n. 255, p.1-13, 2014.

SHULTZ, J. W. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. **Cladistics**, v. 6, n. 1, p. 1-38, 1990.

SHULTZ, J. W. Morphology of the prosomal endoskeleton of Scorpiones (Arachnida) and a new hypothesis for the evolution of cuticular cephalic endoskeletons in arthropods. **Arthropod structure & development**, v. 36, n. 1, p. 77-102, 2007.

SIDDALL, M.E. Measures of support. In: de SALLE, R.; GIRIBET, G.; WHEELER, W. (Ed.) **Techniques in Molecular Systematics and Evolution**. Birkhäuser Verlag: Switzerland, p. 81–101. 2002.

SIGRIST, M. S.; CARVALHO, C. J. B. D. Historical relationships among areas of endemism in the tropical South America using Brooks Parsimony Analysis (BPA). **Biota Neotropica**, v. 9, n. 4, p. 79-90, 2009.

SIMÕES, L. B, FERREIRA, T. C. S.; BICHUETTE, M. E. Aquatic biota of different karst habitats in epigean and subterranean systems of Central Brazil–visibility versus relevance of taxa. **Subterranean Biology**, v. 11, p. 55-74, 2013.

SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals?. **Journal of Natural History**, v. 42, n. 21-22, p. 1549-1563, 2008.

STEPHEN, C. D. R.; NIEMILLER, M. T.; BOND, J. E. **Unravelling the eastern North American Hesperochernes (Pseudoscorpiones, Chernetidae) species complex**. In: 24th International Conference on Subterranean Biology, Oral Abstracts, Aveiro, Portugal, 2018.

SZUMIK, C. A.; GOLOBOFF, P. A. Areas of endemism: an improved optimality criterion. **Systematic biology**, v. 53, n. 6, p. 968-977, 2004.

THINÈS, G.; PROUDLOVE, G. *Pesces*. In BOTOSANEANU, L. (Ed.). **Stygofauna Mundi**. p. 709-733. E. J. Brill, Leiden, 1986.

THINÈS, G.; TERCAFS, R. **Atlas de la vie souterraine: Les animaux cavernicoles**. Albert de Visscher, Bruxelles, 1972.

TIZO-PEDROSO, E.; DEL-CLARO, C. Capture of large prey and feeding priority in the cooperative pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator*. **Acta Ethologica**, v. 21, p. 109-117, 2018.

TRAJANO, E. **Biologia do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e de seu provável ancestral, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae)**. 1987. 211f. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. In WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of caves (Second Edition)**. Elsevier. Waltham, p. 275-277, 2012.

TRAJANO, E.; BESSI, R. A classificação Schiner-Racovitza dos organismos subterrâneos: uma análise crítica, dificuldades para aplicação e implicações para conservação. **Espeleo-Tema**, v. 28, n. 1, p. 87-102, 2017.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia Subterrânea: introdução**. p. 92. Redespeleo, São Paulo, 2006.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1-16, 2010.

TRAJANO, E.; DE CARVALHO, M. R. Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. **Subterranean biology**, v. 22, p. 1-26, 2017.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 7, n. 3, p. 383-407, 1991.

URTUBEY, E.; STUESSY, T. F.; TREMETSBERGER, K.; MORRONE, J. J. The South American biogeographic transition zone: an analysis from Asteraceae. **Taxon**, v. 59, n. 2, p. 505-509, 2010.

VAN DER HAMMEN, L. **An introduction to comparative arachnology**. p. 576. SPB Academic Publishing bv, Netherlands, 1989.

VIANA, A. C. M.; SOUZA, M. F.; FERREIRA, R. L. *Spelaebochica goliath* (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae), a new troglobitic pseudoscorpion from Brazil. **Zootaxa**, v. 4402, n. 3, p. 585-594, 2018.

VON SCHIMONSKY, D. M. **Distribuição dos pseudoescorpiões cavernícolas brasileiros: há influência da litologia?**. 2014. 92f, Dissertação (Mestrado), Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

VON SCHIMONSKY, D. M.; BICHUETTE, M.E. Distribution of cave-dwelling pseudoscorpions (Arachnida) in Brazil. **The Journal of Arachnology**, 2019, no prelo.

VON SCHIMONSKY, D. M.; BICHUETTE, M. E.; MAHNERT, V. First record of the family Pseudochiridiidae (Arachnida, Pseudoscorpiones) from continental South America – a *Pseudochiridium* from a Brazilian cave. **Zootaxa**, v. 3889, n. 3, p. 442-446, 2014.

WEYGOLDT, P. **The biology of pseudoscorpions**. p. 145. Harvard University Press, Cambridge, 1969.

WEYGOLDT, P.; PAULUS, H. F. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata 1 II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 17, n. 3, p. 177-200, 1979.

WHEELER, W. C. **Systematics: a course of lectures**. John Wiley & Sons, 2012.

WHEELER, W. C.; CODDINGTON, J. A.; et al. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. **Cladistics**, v. 33, n. 6, p. 574-616, 2017.

WHEELER, W. C.; HAYASHI, C. Y. The phylogeny of the extant chelicerate orders. **Cladistics**, v. 14, n. 2, p. 173-192, 1998.

WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Ed.). **Encyclopedia of caves (Second Edition)**. Academic Press, Waltham, 2012

WILEY, E. O.; LIEBERMAN, B. S. **Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics**. John Wiley & Sons, 2011.

YAMAGUTI, H. Y.; PINTO-DA-ROCHA, R. Taxonomic review of Bourguyiinae, cladistic analysis, and a new hypothesis of biogeographic relationships of the Brazilian Atlantic Rainforest (Arachnida: Opiliones, Gonyleptidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 156, n. 2, p. 319-362, 2009.

POPKIN-HALL, Z. Biogeography of Mite Harvestmen (Arachnida, Opiliones, Cyphophthalmi) in Eastern Australia. **Biology Honors Projects**. n. 10, 2013. http://digitalcommons.macalester.edu/biology_honors/10

ZEH, J. A.; ZEH, D. W. Sex via the substrate: mating system and sexual selection in pseudoscorpions. In CHOE, J.; CRESPI, B. J. (Ed.). **Social competition and cooperation in insects and arachnids, v. 1. Evolution of mating system**, p. 329-339, Princeton University Press, Princeton. 1997.

ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E. Influence of substrate on the richness and composition of Neotropical cave fauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 3, p. 1615-1628, 2017.