

Guilherme Gainett Cardoso Martins de Carvalho Florez

Estruturas sensoriais tarsais de opiliões (Arachnida,  
Opiliones): morfologia funcional, evolução e uso em  
sistemática

Tarsal sensory structures in harvestmen (Arachnida,  
Opiliones): functional morphology, evolution and their  
use in systematics

São Paulo

2016

Guilherme Gainett Cardoso Martins de Carvalho Florez

Estruturas sensoriais tarsais de opiliões (Arachnida,  
Opiliones): morfologia funcional, evolução e uso em  
sistemática

Tarsal sensory structures in harvestmen (Arachnida,  
Opiliones): functional morphology, evolution and their  
use in systematics

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São Paulo, para  
obtenção de título de Mestre em Ciências, na  
Área de Zoologia

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Hirata Willemart  
São Paulo

2016

## Ficha Catalográfica

Gainett, Guilherme

Estruturas sensoriais tarsais de opiliões  
(Arachnida, Opiliones): morfologia funcional, evolução e  
uso em sistemática

vii+ 158 páginas

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências  
da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia

1. Gonyleptidae
2. Sensilla
3. Quimiorreceptores
4. Detectores de umidade
5. Detectores de temperatura

Comissão Julgadora:

---

Prof (a). Dr (a).

---

Prof (a). Dr (a)

---

Prof. Dr. Rodrigo Hirata Willemart (orientador)

## Resumo

Opiliões (Arachnida, Opiliones) são especialmente dependentes da quimiorrecepção de contato, além de serem muito dependentes de altos níveis de umidade e de temperaturas amenas. No entanto, o conhecimento acerca das estruturas que detectam esses estímulos é muito limitado em opiliões, quando comparado ao que se sabe sobre outros aracnídeos. Além disso, são raros os estudos investigando a morfologia interna dessas estruturas - um tipo de informação essencial para a determinação de suas funções- e o potencial das sensilla para a sistemática. Neste trabalho, nós investigamos as sensilla tarsais de todos os pares de perna do opilião *Heteromitobates discolor* (Laniatores, Gonyleptidae), buscando refinar o conhecimento das sensilla quimiorreceptoras e investigar a localização dos receptores de temperatura e umidade, através de microscopia eletrônica de varredura (MEV) e transmissão. Para determinar a abrangência dos resultados obtidos com *H. discolor* e testar o uso de algumas estruturas para a sistemática do grupo, realizamos uma amostragem com MEV em espécies das quatro subordens de Opiliones (Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi e Laniatores), com foco em Laniatores (subordem com 2/3 das espécies do grupo). Na primeira parte, fornecemos a primeira evidência morfológica de receptores olfativos em Laniatores (em *H. discolor*), mostrando que há abundância e diversidade de sensilla olfativas. Além disso, fornecemos evidência (com MEV) de cerdas olfativas em 17 famílias de Laniatores, o que sugere que a olfação é mais importante para os Laniatores do que previamente considerado. Na segunda parte, fornecemos a primeira evidência morfológica de detectores de umidade e temperatura em opiliões (em *H. discolor*), discutindo os mecanismos de funcionamento dessas estruturas e uma associação morfológica entre elas, localizada na parte mais distal das pernas I e II. Por fim, mostramos que essas sensilla candidatas a detectores de umidade e temperatura são extremamente conservadas em Laniatores (28 famílias), e que existem estruturas comparáveis em espécies de Cyphophthalmi, Eupnoi e Dyspnoi. Com uma análise de reconstrução de estado ancestral em uma filogenia de Opiliones compilada da literatura, mostramos que as variações na morfologia externa dessas estruturas fornecem informação filogenética em vários níveis de relacionamento em Opiliones. Esse estudo contribui para o conhecimento de aspectos básicos da anatomia celular de sensilla em Opiliones, refinando o conhecimento sobre a função das sensilla tarsais e fornecendo uma base para fomentar o uso de sensilla para a sistemática do grupo.

## Abstract

Harvestmen (Arachnida, Opiliones) are especially dependent on contact chemoreception, and are dependent on high humidity levels and amenable temperatures. However, knowledge on the sensory structures (sensilla) that detect such stimuli is limited in harvestmen when compared with other arachnid orders. Besides, there are few studies investigating the internal morphology of these structures –which is important for inferring function – and the potential of sensilla for systematics. To refine the knowledge on chemoreceptive sensilla and investigate the identity of hygro- and thermoreceptors, we investigated the tarsal sensilla of all leg pairs of the species *Heteromitobates discolor* (Laniatores, Gonyleptidae), using scanning electron microscopy (SEM) and transmission electron microscopy. To determine scope of the results obtained with *H. discolor* and to test the use of some structures for systematics, we surveyed (with SEM) species in all four suborders of Opiliones (Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi and Laniatores), with focus in Laniatores (suborder with 2/3 of harvestmen species). In the first part, we provide the first morphological evidence of olfactory receptors in a species of Laniatores (*H. discolor*), showing that olfactory sensilla are abundant and diverse. Also, we show evidence (with SEM) of olfactory sensilla on 17 families of Laniatores, which suggests that olfaction is more important for Laniatores than previously considered. In the second part, we provide the first morphological evidence of hygro- and thermoreceptors in harvestmen (in *H. discolor*) discussing the functioning mechanisms of these structures and their morphological inter-association on the distal-most part of leg pairs I and II. Finally, we show that these putative hygro- thermoreceptive sensilla are widespread in species of Laniatores (28 families) and that comparable structures occur on species of the suborders Cyphophthalmi, Eupnoi and Dyspnoi. With an ancestral state reconstruction on a compiled phylogeny of Opiliones, we show that morphological variations on these sensilla are informative on several levels of phylogenetic relationships in Opiliones. This study contributes for the basic knowledge on the cellular anatomy of Opiliones sensilla, refining the function of tarsal sensillar types and providing a base for their use in systematics.

## Contextualização e rumos do projeto

Opiliones é a uma das maiores ordens de aracnídeos em termo de número de espécies, atrás apenas das megadiversas ordens Acariformes, Parasitiformes (ambas na antiga ordem “Acari”) e Araneae (Beccaloni, 2009). As cerca de 6600 espécies descritas (Kury, 2016) estão divididas em uma subordem fóssil, a recém descrita Tetrophthalmi (Garwood et al., 2014), e quatro subordens viventes: Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi e Laniatores (Kury, 2013). Os Cyphophthalmi são conhecidos em inglês como “*mite harvestmen*” (“opiliões ácaros”) devidos ao seu diminuto tamanho (1-2mm) e inconspicuidade (Giribet et al., 2012); os Dyspnoi são opiliões com perna curta, alguns com belas ornamentações do oculário (tubérculo dos olhos) (Pinto-da-Rocha e Giribet, 2007); os Eupnoi variam desde grupos com pernas curtas como os Dyspnoi, até os delicados “*Daddy-long-legs*” (*Opa Langbein*, no alemão) com pernas bem finas e longas (Pinto-da-Rocha e Giribet, 2007); e os Laniatores, grupo de opiliões mais esclerotizados, que incluem a maior parte da variação de ornamentos e espinhos, colorações e comportamentos observados no grupo (Pinto-da-Rocha e Giribet, 2007; Buzatto e Machado, 2014; Giribet e Sharma, 2015).

Uma característica comum aos opiliões é o segundo par de pernas alongado, tradicionalmente considerado como os apêndices sensoriais. Também possuem função especialmente sensorial o primeiro par de pernas (nos Phalangida: Eupnoi + Dyspnoi + Laniatores) e o pedipalpo (nos Palpatores: Eupnoi + Dyspnoi) (referências em Willemart et al., 2009). No entanto, o conhecimento acerca das estruturas sensoriais - ou sensilla - dos opiliões é muito limitado quando comparado às outras ordens de aracnídeos (eg. Foelix e Chu-Wang, 1973a, 1973b; Barth e Blickhan, 1984; Foelix, 1985; Punzo, 1998; Coons e Alberti, 1999; Gaffin e Brownell, 2001; Barth, 2002; Talarico et al., 2005, 2006, 2007/08, 2008; Santer e Hebets, 2011), especialmente quanto a morfologia interna. Histologia é especialmente relevante, pois observar apenas a morfologia externa é geralmente insuficiente para determinar função de um receptor (Altner e Prillinger, 1980; Zacharuk, 1985). Na subordem Laniatores, que representa 2/3 das espécies de Opiliones, há apenas um único paper (Proud e Felgenhauer, 2013) mostrando um corte transversal de uma sensillum. Essa é uma grande lacuna do conhecimento, se considerarmos que a maioria das informações acerca da biologia sensorial de opiliões provém principalmente de espécies de Laniatores Neotropicais (Willermart et al., 2009).

O conhecimento sobre a morfologia e biologia sensorial de Opiliones foi recentemente revisado em Cyphophthalmi (Willemart e Giribet, 2010) e Phalangida (Eupnoi, Dyspnoi e Laniatores) (Willemart

et al., 2009). Para os opiliões, a quimiorrecepção é uma modalidade sensorial muito importante em diversos contextos, um paradigma suportado por diferentes frentes de evidência. Evidências de estudos comportamentais demonstram a importância da quimiorrecepção no forrageamento (Willemart and Chelini, 2007; Costa and Willemart, 2013), aprendizado associativo (dos Santos et al., 2013), comunicação e reconhecimento intraespecífico (Machado et al., 2002; Donaldson e Grether, 2007; Grether e Donaldson, 2007; Willemart e Hebets, 2011; Teng et al., 2012). Na frente morfológica, há evidências de quimiorreceptores nas quatro subordens viventes de Opiliones: Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi e Laniatores. Presentes em todas as subordens, as *sensilla chaetica* são consideradas até o momento os receptores táteis/gustatórios dos opiliões. Há evidência para dois receptores olfativos: as *solenidia* (não reportadas em Laniatores) e os *dorsal prosomal spines* (apenas em Dyspnoi) (referências em Willemart et al., 2009, Willemart e Giribet, 2010). Em Laniatores, no entanto, cerca de 2/3 das espécies de opiliões, não há evidência morfológica de receptores olfativos, apesar de evidências comportamentais de olfação existirem (Machado et al., 2002, Costa e Willemart, 2013, dos Santos et al. 2013, Hashimoto e Hayashi, 2014). Outras cerdas de função desconhecida foram reportadas, como as *falciform hairs* e as *sensilla basiconica* (Willemart et al., 2007, 2009). Outro aspecto relevante da biologia sensorial dos opiliões é a dependência de ambientes úmidos e temperaturas amenas, em especial as espécies Neotropicais (Santos, 2003, 2007). Apesar de ser sabido que os opiliões são capazes perceber mudanças de temperatura e umidade (Todd, 1949; Immel, 1954; Clingenpeel e Edgar, 1966; Santos, 2003, 2007), a identidade e a localização das *sensilla* responsáveis pela detecção é desconhecida.

Neste contexto, meu projeto inicial de mestrado se propunha a investigar a morfologia interna dos potenciais receptores olfativos em uma espécie de Laniatores (*Heteromitobates discolor*; Gonyleptidae), focando nas cerdas *falciform hairs* e *sensilla basiconica*. Com meu estágio de 4 meses na Harvard University (EUA), no laboratório do Prof. Gonzalo Giribet obtive acesso ilimitado à microscopia eletrônica de varredura e uma das maiores coleções de Opiliones do mundo. Nesse estágio, coletei praticamente toda a informação de morfologia externa apresentada nessa dissertação. Com o estágio de 6 meses na Ernst-Moritz-Arndt Universität Greifswald (Alemanha) com o Dr. Peter Michalik, tive acesso a uma excelente infraestrutura de microscopia eletrônica de transmissão. Com esses dois estágios, pude investigar em mais detalhe a morfologia interna de todas as *sensilla* do tarso de *H. discolor*, expandindo a investigação para além dos quimiorreceptores, e amostrando a morfologia externa do tarso de grande parte da diversidade de Opiliones, com ênfase em Laniatores. Esse é um trabalho inteiramente colaborativo, como fica evidente na lista de autores por capítulo.

No Capítulo 1 (“*Not so touchy after all: ultrastructure of chemoreceptive tarsal sensilla in an armored harvestman (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae) and evidence of olfaction in 17 families of Laniatores*”), me atendo aos objetivos iniciais do projeto: realizamos o primeiro estudo detalhado sobre a morfologia interna de sensilla em Laniatores, na espécie *Heteromitobates discolor* (Laniatores, Gonyleptidae), com foco nos quimiorreceptores. No Capítulo 2 (“*Ultrastructure of putative hygro-thermoreceptive tarsal sensilla on a Neotropical armored harvestman (Arachnida, Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae)*”), fornecemos a primeira evidência morfológica de detectores de umidade e temperatura em opiliões, estudando as sensilla basiconica e uma nova sensilla, que chamamos de apical-hood sensilla. Os dois tipos de cerda formam uma tríade na ponta das pernas sensoriais, que estão intimamente associadas em sua morfologia interna. Por fim, no Capítulo 3 (“*Widespread tarsal sensilla in harvestmen (Arachnida, Opiliones): characters for multi-level phylogenetic relationships and implications for sensory biology*”) investigamos a distribuição filogenética da tríade identificada nas pernas I e II, explorando o potencial dessas estruturas para a sistemática de Opiliones e botando em perspectiva os resultados do Capítulo 2.



## Conclusão

As informações de ultraestrutura de sensilla aqui apresentadas revelam características histológicas do sistema sensorial nunca antes investigadas nesse grupo, como padrões de inervação periférica e organização básica de uma sensilla. Além disso, fornecem evidência de olfação em uma grande parte das famílias de Laniatores e a primeira evidência morfológica de higo- e termorreceptores em opiliões. Essas informações seviram de base para comparação de sensilla entre grupos de opiliões e fomentar seu uso como caracteres para sistemática. As informações sobre a distribuição filogenética das sensilla na ponta das pernas I e II (candidatos à higo/termorreceptores) são uma primeira tentativa de usar cerdas tarsais como caracteres, as quais possuem demonstrável potencial para elucidar relações filogenéticas em vários níveis de relacionamento. Além disso, colocam em perspectiva os resultados obtidos com a espécie *Heteromitobates discolor*, permitindo generalização de algumas informações de ultraestrutura para um maior número de espécies de Opiliones e contribuindo para o conhecimento da biologia sensorial do grupo.

Por fim, esse estudo evidencia diversas características nas sensilla de opiliões - como canais longitudinais em diversas cerdas olfativas de parede simples, fendas longitudinais nas sensilla basiconica e sua evaporação, a dupla inervação e estrutura emaranhada da parede da apical-hood sensilla – que são de difícil comparação com a literatura de sensilla de insetos. Defendo que o fato dessas características aparentemente fugirem do padrão e serem incomuns é na verdade devido à falta de conhecimento sobre sensilla em aracnídeos em geral. A literatura em Insecta é vasta e muito avançada em relação ao que se sabe sobre aracnídeos. Isso fica ainda mais evidente se considerarmos o fato de que ao menos quatro eventos independentes de colonização do meio terrestre ocorreram no filo Arthropoda (Insecta, crustáceos Isopoda, Myriapoda e Chelicerata) (Lozano-Fernandez et al., 2016). Ao menos quatro vezes essas linhagens foram selecionadas para sentir cheiro, perceber mudanças de temperatura e de umidade num ambiente com ar, o que, apesar da incrível universalidade do plano básico de uma sensilla (eg. Altner e Prillinger, 1980; Keil e Steinbrecht, 1984), nos levaria a esperar soluções ligeiramente diferentes. Portanto, é de se esperar que novos estudos com aracnídeos cada vez mais encontrem excentricidades no funcionamento das sensilla. Um promissor campo de investigação é a ontogenia de uma sensillum em aracnídeos, que conta com apenas 4 publicações (Araneae: Harris 1977; Acariformes: Haupt e Coineu, 1978; Solifugae: Haupt, 1982; Uropygi: Haupt, 1996), comparadas com mais de um século com muitos estudos em insetos. Investigações nessa linha poderiam responder

perguntas como: “Double-walled sensilla em aracnídeos são formadas ontogeneticamente da mesma forma que as de insetos? (eg. Ameismeier 1985); “Quais similaridades do plano básico de uma sensilla de um inseto e de um aracnídeo são homologias e quais são convergências?; “Se são convergências morfológicas, seriam os genes envolvidos no desenvolvimento homólogos ou exclusivos de cada grupo? Espero que algumas das informações aqui levantadas fomentem o interesse por perguntas em qualquer um desses níveis de indagação: desde a anatomia do cílio sensorial da apical-hood sensilla e seu uso na sistemática, até, quem sabe, a evolução dos sistemas sensoriais em Arthropoda.

## Referências

- Acosta, L.E., Machado, G., 2007. Diet & Foraging, in: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds.), *The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 309–338.
- Agnarsson, I., Miller, J.A., 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics* 24, 1032–1038. doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00229.x
- Akkerhuis, G.J.O., Sabelis, M.W., Tjallingii, W.F., 1985. Ultrastructure of chemoreceptors on the pedipalps and first tarsi of *Phytoseiulus persimilis*. *Exp. Applied Acarol.* 1, 235–251.
- Alberti, G., Coons, L.B., 1999. Acari: Mites, in: Harrison, F., Foelix, R. (Eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, Volume 8B: Chelicerate Arthropoda. Wiley-Liss, New York, pp. 515–1216.
- Alberti, G., Lipke, E., Giribet, G., 2008. On the ultrastructure and identity of the eyes of Cyphophthalmi based on a study of *Stylocellus* sp. (Opiliones, Stylocellidae). *J. Arachnol.* 36, 379–387.
- Almeida-Neto, M., Machado, G., Pinto-da-Rocha, R., Giaretta, A.A., 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: An alternative rescue effect to explain Rapoport’s rule? *J. Biogeogr.* 33, 361–375. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01389.x
- Altner, H., Loftus, R., 1985. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygrometers. *Annu. Rev. Entomol.* 30, 273–95.
- Altner, H., Prillinger, L., 1980. Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo-, and hygrometers and

its functional significance. *Int. Rev. Citol.* 69–139. doi:10.1016/S0074-7696(08)62427-4

Altner, H., Thies, G., 1978. The multifunctional sensory complex in the antennae of *Allacma fusca* (Insecta). *Zoomorphologie* 91, 119–131.

Altner, H., Sass, H., Altner, I., 1977. Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*. *Cell Tissue Res.* 176, 389–405. doi:10.1007/BF00221796

Altner, H., Tichy, H., Altner, I., 1978. Lamellated outer dendritic segments of a sensory cell within a poreless thermo- and hygrosensitive sensillum of the insect *Carausius morosus*. *Cell Tissue Res.* 191, 287–304. doi:10.1007/BF00222425

Altner, H., Routil, C., Loftus, R., 1981. The structure of bimodal chemo-, thermo-, and hygrosensitive sensilla on the antenna of *Locusta migratoria*. *Cell Tissue Res.* 215, 289–308.

Altner, H., Schaller-Selzer, L., Stetter, H., Wohlrab, I., 1983. Poreless sensilla with inflexible sockets. *Cell Tissue Res.* 234, 279–307.

Anton, S., Tichy, H., 1994. Hygro- and thermoreceptors in tip-pore sensilla of the tarsal organ of the spider *Cupiennius salei*: innervation and central projection. *Cell Tissue Res.* 278, 399–407. doi:10.1007/BF00414182

Barth, F.G., 2002. Spider senses - technical perfection and biology. *Zoology (Jena)*. 105, 271–85. doi:10.1078/0944-2006-00082

Barth, F.G., Stagl, J., 1976. The slit sense organs of arachnids. A comparative study of their topography on the walking legs (Chelicerata, Arachnida). *Zoomorphologie* 86, 1–23. doi:10.1007/BF01006710

Barth, F.G., Blickhan, R., 1984. Mechanoreception, in: Bereiter-Hahn, J., Maltoltsy, A.G., Richards, K.S. (Eds.), *Biology of the Integument, I, Invertebrates*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York Tokyo, pp. 555–577.

Beccaloni, J., 2009. *Arachnids*. University of California Press.

Benedetti, A., 2012. Revisão e análise cladística da subfamília Metasarcinae Kury, 1994 (Opiliones; Laniatores; Gonyleptidae). MSc thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

- Blumenthal, H., 1935. Untersuchungen über das “Tarsalorgan” der Spinnen. *Zeitschrift für Morphol. und ökologie der Tiere* 29, 667–719.
- Botero-Trujillo, R., Flórez, E.D., 2011. A revisionary approach of Colombian *Ananteris* (Scorpiones, Buthidae): two new species, a new synonymy, and notes on the value of trichobothria and hemispermatophore for the taxonomy of the group. *Zootaxa* 2904, 1–44.
- Bragagnolo, C., Hara, M.R., Pinto-da-Rocha, R., 2015. A new family of Gonyleptoidea from South America (Opiliones, Laniatores). *Zool. J. Linn. Soc.* 173, 296–319. doi:10.1111/zoj.12207
- Brazeau, M.D., 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. *Biol. J. Linn. Soc.* 104, 489–498. doi:10.1111/j.1095-8312.2011.01755.x
- Brozek, J., Bourgoïn, T., 2013. The phylogenetic information carried by a new set of morphological characters in planthoppers: The internal mouthpart structures and test in the Cixiidae model (Hemiptera: Fulgoromorpha). *Zoomorphology* 132, 403–420. doi:10.1007/s00435-013-0195-2
- Buzatto, B. A., Machado, G., 2014. Male dimorphism and alternative reproductive tactics in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Behav. Processes* 109, 2–13. doi:10.1016/j.beproc.2014.06.008
- Caetano, D.S., Machado, G., 2013. The ecological tale of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) evolution: phylogeny of a Neotropical lineage of armoured harvestmen using ecological, behavioural and chemical characters. *Cladistics* 1–21.
- Chapman, R.F., 1998. Chemoreception, in: Chapman, R.F. (Ed.), *The Insects. Structure and Function*. Cambridge University Press, pp. 636–654.
- Chelini, M.C., Willemart, R.H., Gnaspini, P., 2011. Caves as a Winter Refuge by a Neotropical Harvestman (Arachnida, Opiliones). *J. Insect Behav.* 24, 393–398. doi:10.1007/s10905-011-9264-x
- Chu-Wang, I.-W., Axtell, R.C., 1973. Comparative fine structure of the claw sensilla of a soft tick, *Argas (Pesigargas) arboreus* Kaiser, Hoogstall and Kohls, and a hard tick, *Amblyomma americanum* L. *J. Parasitol.* 59, 545–555.
- Clingenpeel, L.W., Edgar, A.L., 1996. Certain ecological aspects of *Phalangium opilio* (Arthropoda, Opiliones). *Pap. Michigan Acad. Sci. Arts Lett.* 51, 119–126.

- Cokendolpher, J.C., MacKay, W.P., Muma, M.H., 1993. Seasonal population phenology and habitat preferences of montane harvestmen (Arachnida: Opiliones) from southwestern New Mexico. *Southwest. Nat.* 38, 236. doi:10.2307/3671428
- Coons, L.B., Axtell, R.C., 1973. Sensory setae of the first tarsi and palps of the mite *Macrocheles muscaedomesticae*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 66, 539–544. doi:10.1093/aesa/66.3.539
- Coons, L.B., Alberti, G., 1999. Acari: Ticks, in: Harrison, F.W., Foelix, R.F. (Eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 8B: Chelicerate Arthropoda*. Wiley-Liss, New York, pp. 267–514.
- Costa, T.M., Willemart, R.H., 2013. First experimental evidence that a harvestman (Arachnida: Opiliones) detects odors of non-rotten dead prey by olfaction. *Zool.* 30, 359–361. doi:10.1590/S1984-46702013000300018
- Costa, T.M., Silva, N.F.S., Willemart, R.H., 2016. Prey capture behavior in three Neotropical armored harvestmen (Arachnida, Opiliones). *J. Ethol.* doi:10.1007/s10164-016-0464-x
- Curtis, D.J., Machado, G., 2007. Ecology, in: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds.), *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 280–308.
- DaSilva, M.B., 2014. A new species of *Serracutisoma* (Opiliones: Gonyleptidae: Goniosomatinae) from the coastal Atlantic Rain Forest of Paraná and São Paulo states, Brazil. *Zool.* 31, 370–376. doi:10.1590/S1984-46702014000400008
- DaSilva, M.B., Gnaspini, P., 2009. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. *Invertebr. Syst.* 23, 530–624. doi:10.1071/IS09022
- Donaldson, Z.R., Grether, G.F., 2007. Tradition without social learning: scent-mark-based communal roost formation in a Neotropical harvestman (*Prionostemma* sp.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 801–809. doi:10.1007/s00265-006-0311-0
- dos Santos, G.C., Hogan, J.A., Willemart, R.H., 2013. Associative learning in a harvestman (Arachnida, Opiliones). *Behav. Processes* 100, 64–66. doi:10.1016/j.beproc.2013.07.021

- Dumpert, K., 1978. Spider odor receptor: Electrophysiological proof. *Experientia* 34, 754–756.  
doi:10.1007/BF01947305
- Edgar, A.L., 1971. Studies on the biology and ecology of Michigan Phalangida (Opiliones). *Misc. Publ. Museum Zool. Univ. Michigan* 144, 1–64.
- Ehn, R., Tichy, H., 1994. Hygro- and thermoreceptive tarsal organ in the spider *Cupiennius salei*. *J. Comp. Physiol. A Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 174, 345–350.
- Fernandes, N.D.S., Willemart, R.H., 2014. Neotropical harvestmen (Arachnida, Opiliones) use sexually dimorphic glands to spread chemicals in the environment. *Comptes Rendus Biol.* 337, 269–275.  
doi:10.1016/j.crv.2014.01.004
- Foelix, R.F., 1975. Occurrence of synapses in peripheral sensory nerves in arachnids. *Nature* 254, 146–148.
- Foelix, R.F., 1976. Rezeptoren und periphere synaptische Verschaltungen bei verschiedenen Arachnida. *Entomol. Ger.* 3, 83–87.
- Foelix, R.F., 1985a. Sensory Nerves and Peripheral Synapses, in: *Neurobiology of Arachnids*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 189–200. doi:10.1007/978-3-642-70348-5\_10
- Foelix, R.F., 1985b. Mechano- and chemoreceptive sensilla, in: Barth, F.G. (Ed.), *Neurobiology of Arachnids*. Pringer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 118–134.
- Foelix, R.F., 2011. *Biology of spiders*. Oxford University Press, New York.
- Foelix, R.F., Axtell, R.C., 1971. Fine structure of tarsal sensilla in the tick *Amblyomma americanum* (L.). *Zeitschrift für Zellforsch. und mikroskopische Anat.* 114, 22–37.
- Foelix, R.F., Axtell, R.C., 1972. Ultrastructure of Haller's organ in the tick *Amblyomma americanum* (L.). *Zeitschrift für Zellforsch. und mikroskopische Anat.* 124, 275–292.
- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.-W., 1972. Fine structural analysis of palpal receptors in the tick *Amblyomma americanum* (L.). *Zeitschrift für Zellforsch. und mikroskopische Anat.* 129, 548–560.  
doi:10.1007/BF00316749

- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.-W., 1973a. The morphology of spider sensilla I. mechanoreceptors. *Tissue Cell* 5, 451–460. doi:10.1016/S0040-8166(73)80037-0
- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.-W., 1973b. The morphology of spider sensilla II. chemoreceptors. *Tissue Cell* 5, 461–478. doi:10.1016/S0040-8166(73)80038-2
- Foelix, R.F., Schabronath, J., 1983. The fine structure of scorpion sensory organs. I. Tarsal sensilla. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 6, 53–67.
- Foelix, R.F., Chu-Wang, I.-W., Beck, L., 1975. Fine structure of tarsal sensory organs in the whip spider *Admetus pumilio* (Amblypygi, Arachnida). *Tissue Cell* 7, 331–346. doi:10.1016/0040-8166(75)90009-9
- Foelix, R.F., Troyer, D., 1980. Giant neurons and associated synapses in the peripheral nervous system of whip spiders. *J. Neurocytol.* 9, 517–35.
- Foelix, R.F., Stocker, R.F., Steinbrecht, R.A., 1989. Fine structure of a sensory organ in the arista of *Drosophila melanogaster* and some other dipterans. *Cell Tissue Res.* 258, 277–287. doi:10.1007/BF00239448
- Foelix, R.F., Troyer, D., Igelmund, P., 2002. Peripheral synapses and giant neurons in whip spiders. *Microsc. Res. Tech.* 58, 272–282. doi:10.1002/jemt.10136
- Gaffin, D., Brownell, P., 2001. Chemosensory behavior and physiology, in: Brownell, P., Polis, G. (Eds.), *Scorpion Biology and Research*. Oxford University Press, pp. 185–203.
- Gainett, G., Sharma, P.P., Pinto-da-Rocha, R., Giribet, G., Willemart, R.H., 2014. Walk it off: predictive power of appendicular characters toward inference of higher-level relationships in Laniatores (Arachnida: Opiliones). *Cladistics* 30, 120–138. doi:10.1111/cla.12029
- García, L.F., Torrado-León, E., Talarico, G., Peretti, A. V., 2015. First characterization of the behavioral repertory in a ricinuleid: *Cryptocellus narino* Platnick & Paz 1979 (Arachnida, Ricinulei, Ricinoididae). *J. Insect Behav.* 28, 447–459. doi:10.1007/s10905-015-9517-1

- Garwood, R.J., Sharma, P.P., Dunlop, J. a, Giribet, G., 2014. A Paleozoic stem group to mite harvestmen revealed through integration of phylogenetics and development. *Curr. Biol.* 24, 1017–23. doi:10.1016/j.cub.2014.03.039
- Giribet, G., Kury, A.B., 2007. Phylogeny & Biogeography, in: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds.), *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets, pp. 62–87.
- Giribet, G., Sharma, P.P., 2015. Evolutionary Biology of Harvestmen (Arachnida, Opiliones). *Annu. Rev. Entomol.* 60, 157–175. doi:10.1146/annurev-ento-010814-021028
- Giribet, G., Rambla, M., Carranza, S., Bagnuà, J., Riutort, M., Ribera, C., 1999. Phylogeny of the arachnid order Opiliones (Arthropoda) inferred from a combined approach of complete 18S and partial 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11, 296–307. doi:10.1006/mpev.1998.0583
- Giribet, G., Edgecombe, G.D., Wheeler, W.C., Babbitt, C., 2002. Phylogeny and systematic position of opiliones: A combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18, 5–70. doi:10.1006/clad.2001.0185
- Giribet, G., Vogt, L., González, A.P., Kury, A.B., 2010. A multilocus approach to harvestman (Arachnida: Opiliones) phylogeny with emphasis on biogeography and the systematics of Laniatores. *Cladistics* 26, 408–437.
- Giribet, G., Sharma, P.P., Benavides, L.R., Boyer, S.L., Clouse, R.M., Bivort, B.L.D.E., Dimitrov, D., Kawauchi, G.Y., Muriene, J., Schwendinger, P.J., 2012. Evolutionary and biogeographical history of an ancient and global group of arachnids ( Arachnida : Opiliones : Cyphophthalmi ) with a new taxonomic arrangement. *Biol. J. Linn. Soc.* 105, 92–130.
- Gleeson, R.A., 1982. Morphological and behavioral identification of the sensory structures mediating pheromone reception in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Biol. Bull.* 163, 162–171.
- Gnaspini, P., 1995. Reproduction and postembryonic development of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from southeastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Invertebr. Reprod. Dev.* 28, 137–151. doi:10.1080/07924259.1995.9672474



- Grether, G.F., Donaldson, Z.R., 2007. Communal roost site selection in a neotropical harvestman: habitat limitation vs. tradition. *Ethology* 113, 290–300. doi:10.1111/j.1439-0310.2006.01328.x
- Grünert, U., Ache, B.W., 1988. Ultrastructure of the aesthetasc (olfactory) sensilla of the spiny lobster, *Panulirus argus*. *Cell Tissue Res.* 251, 95–103. doi:10.1007/BF00215452
- Guffey, C., Townsend, V.R., Felgenhauer, B.E., 2000. External morphology and ultrastructure of the prehensile region of the legs of *Leiobunum nigripes* (Arachnida, Opiliones). *J. Arachnol.* 28, 231–236.
- Harris, D.J., 1977. Hair regeneration during moulting in the spider *Ciniflo similis* (Araneae, Dictynidae). *Zoomorphologie* 88, 37–63. doi:10.1007/BF00993303
- Hashimoto, K., Hayashi, F., 2014. Cantharidin world in nature: a concealed arthropod assemblage with interactions via the terpenoid cantharidin. *Entomol. Sci.* 17, 388–395. doi:10.1111/ens.12074
- Haug, T., 1985. Ultrastructure of the dendritic outer segments of sensory cells in poreless ('no-pore') sensilla of insects. *Cell Tissue Res.* 242, 313–322. doi:10.1007/BF00214543
- Haupt, J., 1982. Hair regeneration in a solfugid chemotactile sensillum during moulting (Arachnida: Solifugae). *Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol.* 191, 137–142. doi:10.1007/BF00848452
- Haupt, J., 1996. Fine structure of the trichobothria and their regeneration during moulting in the whip scorpion *Typopeltis crucifer* Pocock, 1894. *Acta Zool.* 77, 123–136.
- Haupt, J., Coineau, Y., 1978. Moulting and morphogenesis of sensilla in a prostigmatid mite (Acari, Actinotrichida, Actinedida: Caeculidae). *Cell Tissue Res.* 186, 63–79. doi:10.1007/BF00219655
- Hess, E., Vlimant, M., 1982. The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum* Fabricius (Ixodidae, Metastriata) I. Wall pore and terminal pore sensilla. *Rev. suisse Zool.* 89, 713–729. doi:10.5962/bhl.part.82470
- Hess, E., Vlimant, M., 1983a. The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum* Fabricius (Ixodidae, Metastriata). II. No pore sensilla. *Rev Suisse Zool* 90, 157–167.
- Hess, E., Vlimant, M., 1983b. The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum* Fabricius (Ixodidae, Metastriata) III. Mapping of sensory hairs and evolution of the relative importance of sensory

- modalities during postembryonic development. *Rev. suisse Zool.* 90, 887–897.  
doi:10.5962/bhl.part.117751
- Hess, E., Loftus, R., 1984. Warm and cold receptors of two sensilla on the foreleg tarsi of the tropical bont tick *Amblyomma variegatum*. *J. Comp. Physiol. A* 155, 187–195. doi:10.1007/BF00612636
- Hess, E., Vlimant, M., 1986. Leg sense organ of ticks, in: Sauer, J.R., Hair, J.A. (Eds.), *Morphology, Physiology and Behavioral Biology of Ticks*. Ellis Horwood, Chichester, pp. 361–390.
- Igelmund, P., 1987. Morphology, sense organs, and regeneration of the forelegs (whips) of the whip spider *Heterophrynus elaphus* (Arachnida, Amblypygi). *J. Morphol.* 193, 75–89.  
doi:10.1002/jmor.1051930108
- Immel, V., 1954. Zur biologie und physiologie von *Nemastoma quadripunctatum* (Opiliones, Dyspnoi). *Zool. Jahrbuch, Abteilung für Syst.* 83, 129–184.
- Itoh, T., Yokohari, F., Tominaga, Y., 1984. Two types of antennal hygro- thermoreceptive sensilla of the cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Zoolog. Sci.* 1, 533–543.
- Juberthie, C., 1979. Un Cyphophthalme nouveau d'une grotte de Nouvelle-Calédonie: *Troglosiro aelleni* n. gen., n. sp. (Opilion Sironinae). *Rev. Suisse Zool.* 86, 221–231.
- Juberthie, C., 1988. Un nouvel opilion cyphophthalme aveugle d'Australie: *Austropurcellia* gen. nov., *scoparia* n.sp. *Mémoires de Biospéologie* 15, 133–140.
- Juberthie, C., 2000. A new blind Cyphophthalmi (Opiliones) from Queensland (Australia). *Mémoires de Biospéologie* 27, 149–154.
- Juberthie, C., Lopez, A., Juberthie-Jupeau, L., 1981. Étude ultrastructurale des sensilles thoraciques dorsales et paramédianes chez *Sabacon paradoxum* Simon (Palpatores, Sabaconidae), in: *Atti Della Societa Toscana Di Scienze Naturali, Memoire, Serie B* 88 (Suppl.). pp. 27–33.
- Karanovic, T., Kim, K., 2014. Suitability of cuticular pores and sensilla for harpacticoid copepod species delineation and phylogenetic reconstruction. *Arthropod Struct. Dev.* 43, 615–658.  
doi:10.1016/j.asd.2014.09.003

- Keil, T.A., 1996. Sensilla on the maxillary palps of *Helicoverpa armigera* caterpillars: in search of the CO(2)-receptor. *Tissue Cell* 28, 703–17. doi:10.1016/S0040-8166(96)80073-5
- Keil, T.A., 1997. Comparative morphogenesis of sensilla: A review. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 26, 151–160. doi:10.1016/S0020-7322(97)00017-2
- Keil, T.A., 2012. Sensory cilia in arthropods. *Arthropod Struct. Dev.* 41, 515–534. doi:10.1016/j.asd.2012.07.001
- Keil, T.A., Steinbrecht, R.A., 1984. Mechanosensitive and olfactory sensilla, in: King, R.C., Akai, H. (Eds.), *Insect Ultrastructure*, Vol. 2. Plenum Publishing Corporation.
- Krantz, G.W., Walter, D.E., 2009. *A Manual of Acarology*, Third Edit. ed. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. doi:10.1653/024.092.0323
- Kury, A.B., 1993. Análise filogenética de Gonyleptoidea (Arachnida, Opiliones, Laniatores). PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Kury, A.B. 2000 onwards. Classification of Opiliones. Museu Nacional/UFRJ website. Online at: <http://www.museunacional.ufrj.br/mndi/Aracnologia/opiliones.html>
- Kury, A.B., 2013. Order Opiliones Sundevall, 1833. *Zootaxa* 3703, 27–33.
- Kury, A.B., 2014. Why does the Tricommatinae position bounce so much within Laniatores? A cladistic analysis, with description of a new family of Gonyleptoidea (Opiliones, Laniatores). *Zool. J. Linn. Soc.* 172, 1–48. doi:10.1111/zoj.12165
- Kury, A.B., Villarreal M., O., 2015. The prickly blade mapped: establishing homologies and a chaetotaxy for macrosetae of penis ventral plate in Gonyleptoidea (Arachnida, Opiliones, Laniatores). *Zool. J. Linn. Soc.* 174, 1–46. doi:10.1111/zoj.12225
- Lee, J.-K., Selzer, R., Altner, H., 1985. Lamellated outer dendritic segments of a chemoreceptor within wall-pore sensilla in the labial palp-pit organ of the butterfly, *Pieris rapae* L. (Insecta, Lepidoptera). *Cell Tissue Res.* 240, 525–529. doi:10.1007/BF00222343
- Lopez, A., Emerit, M., Rambla, M., 1980. Contribution a l'étude de *Sabacon paradoxum* Simon 1879 (Opiliones, Palpatores, Ischyropsalididae). Stations nouvelles, particularités électromi-

croscopiques du prosoma et de ses appendices, in: Comptes Rendus de La 5è Colloque d'Arachnologie IX. pp. 147–161.

Lozano-Fernandez, J., Carton, R., Tanner, A.R., Puttick, M.N., Blaxter, M., Vinther, J., Olesen, J., Giribet, G., Edgecombe, G.D., Pisani, D., 2016. A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371, 20150133. doi:10.1098/rstb.2015.0133

Luque, C.G., 1993. The slit sense organs. Contribution to the knowldgeof species *Sabacon pasoniaum* Luque 1991 (Opiliones: Palpatores: Sabaconidae). *Mémoires de Biospéologie* 20, 131–137.

Machado, G., Oliveira, P.S., 1998. Reproductive biology of the neotropical harvestman (*Goniosoma longipes*) (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *J. Zool.* 246, 359–367. doi:10.1017/S0952836998009881

Machado, G., Raimundo, R.L.G., Oliveira, P.S., 2000. Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *J. Nat. Hist.* 34, 587–596. doi:10.1080/002229300299453

Machado, G., Bonato, V., Oliveira, P.S., 2002. Alarm communication: a new function for the scent-gland secretion in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Naturwissenschaften* 89, 357–60. doi:10.1007/s00114-002-0337-8

Macías-Ordóñez, R., 2000. Touchy harvestmen. *Nat. Hist.* 109, 58–61.

Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 ([http:// mesquiteproject.org](http://mesquiteproject.org)).

Martens, J., Hoheisel, U., Götze, M., 1981. Vergleichende anatomie de legeröhren der Opiliones als beitrage zur phylogenie der ordnung (Arachnida). *Zool. Jb. Anat.* 13–76.

McIver, S.B., 1973. Fine structure of antennal sensilla coeloconica of culicine mosquitoes. *Tissue Cell* 5, 105–112. doi:10.1016/S0040-8166(73)80009-6

McIver, S.B., 1985. Mechanoreception, in: Kerkut, G.A., Gilbert, L.I. (Eds.), *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon Press, Oxford, pp. 71–132.

- Milledge, G. a., 2011. A revision of *Storenosoma* Hogg and description of a new genus, *Oztira* (Araneae: Amaurobiidae). *Rec. Aust. Museum* 63, 1–32. doi:10.3853/j.0067-1975.63.2011.1579
- Murayama, G.P., Willemart, R.H., 2015. Mode of use of sexually dimorphic glands in a Neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones) with paternal care. *J. Nat. Hist.* 49, 1937–1947. doi:10.1080/00222933.2015.1006283
- Nation, J.L., 2008. Integument, in: *Insect Physiology and Biochemistry*. CRC Press, pp. 91–122.
- Piersanti, S., Reborá, M., Almaas, T.J., Salerno, G., Gaino, E., 2011. Electrophysiological identification of thermo- and hygro-sensitive receptor neurons on the antennae of the dragonfly *Libellula depressa*. *J. Insect Physiol.* 57, 1391–1398. doi:10.1016/j.jinsphys.2011.07.005
- Pinto-da-Rocha, R., Giribet, G., 2007. Taxonomy, in: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds.), *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 88–246.
- Pinto-da-Rocha, R., Bragagnolo, C., Marques, F.P.L., Antunes Junior, M., 2014. Phylogeny of harvestmen family Gonyleptidae inferred from a multilocus approach (Arachnida: Opiliones). *Cladistics* 30, 519–539. doi:10.1111/cla.12065
- Platnick, N.I., Abraham, N., Álvarez-Padilla, F., Andriamalala, D., Baehr, B.C., Baert, L., Bonaldo, A.B., Brescovit, A.D., Chousou-Polydouri, N., Dupérré, N., Eichenberger, B., Fannes, W., Gaublomme, E., Gillespie, R.G., Grismado, C.J., Griswold, C.E., Harvey, M.S., Henrard, A., Hormiga, G., Izquierdo, M.A., Jocqué, R., Kranz-Baltensperger, Y., Kropf, C., Ott, R., Ramirez, M.J., Raven, R.J., Rheims, C.A., Ruiz, G.R.S., Santos, A.J., Saucedo, A., Sierwald, P., Szuts, T., Ubick, D., Wang, X.-P., 2012. Tarsal organ morphology and the phylogeny of goblin spiders (Araneae, Oonopidae), with notes on basal genera. *Am. Museum Novit.* 3736, 1–52.
- Proud, D.N., Tibbetts, J. A., Moore, M.K., Townsend, V.R., 2011. Diversity of Neotropical Harvestmen (Arachnida: Opiliones) Inhabiting Logs and Palm Fronds in the Rain Forests of Trinidad. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 104, 241–248. doi:10.1603/AN10077
- Proud, D.N., Felgenhauer, B.E., 2013. The harvestman tarsus and tarsal flexor system with notes on appendicular sensory structures in Laniatores. *J. Morphol.* 274, 1216–29. doi:10.1002/jmor.20173

- Punzo, F., 1998. The Biology of Camel-Spiders. Springer US, Boston, MA. doi:10.1007/978-1-4615-5727-2
- Raven, R.J., Stumkat, K., Michael, R.G., 2001. Revisions of Australian ground-hunting spiders : I . Amauropelma gen . novo ( Araneomorphae : Ctenidae ) 227, 187–227.
- Rebora, M., Piersanti, S., Gaino, E., 2008. The antennal sensilla of the adult of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). Arthropod Struct. Dev. 37, 504–510. doi:10.1016/j.asd.2008.03.003
- Resch, R., Ehn, R., Tichy, H., Friedbacher, G., 1998. In-situ investigation of humidity-induced changes on human hair and antennae of the honey bee, *Apis mellifera* L., by scanning force microscopy. Appl. Phys. A 66, 607–611.
- Rodriguez, A.L., Townsend, V.R., 2015. Survey of cuticular structures on leg IV of cosmetid harvestmen (Opiliones: Laniatores: Gonyleptoidea). J. Arachnol. 43, 194–206. doi:http://dx.doi.org/10.1636/0161-8202-43.2.194
- Rodriguez, A.L., Townsend, V.R., Johnson, M.B., White, T.B., 2014a. Interspecific variation in the microanatomy of cosmetid harvestmen (Arachnida, Opiliones, Laniatores). J. Morphol. 20, 1–20. doi:10.1002/jmor.20312
- Rodriguez, A.L., Townsend, V.R., Proud, D.N., 2014b. Comparative study of the microanatomy of four species of harvestmen (Opiliones, Eupnoi). Ann. Entomol. Soc. Am. 107, 496–509.
- Ruchty, M., Romani, R., Kuebler, L.S., Ruschioni, S., Roces, F., Isidoro, N., Kleineidam, C.J., 2009. The thermo-sensitive sensilla coeloconica of leaf-cutting ants (*Atta vollenweideri*). Arthropod Struct. Dev. 38, 195–205. doi:10.1016/j.asd.2008.11.001
- Sabelis, M.W., Baan, H.E., 1983. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. Entomol. Exp. Appl. 33, 303–314. doi:10.1111/j.1570-7458.1983.tb03273.x
- Santer, R.D., Hebets, E.A., 2011. The sensory and behavioural biology of whip spiders (Arachnida, Amblypygi), in: Casas, J. (Ed.), Advances in Insect Physiology. Elsevier Ltd., Burlington, pp. 1–64. doi:10.1016/B978-0-12-415919-8.00001-X

- Santos, F.H., 2003. Estudo de parâmetros fisiológicos relacionados ao modo de vida cavernícola em Goniosomatinae (Opiliones, Gonyleptidae). Universidade de São Paulo.
- Santos, F.H., 2007. Ecophysiology, in: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds.), Harvestmen: The Biology of Opiliones. Cambridge, Massachusetts, pp. 473–488.
- Santos, F.H., Gnaspini, P., 2002. Notes on the foraging behavior of the Brazilian cave harvestman *Goniosoma Spelaeum* (Opiliones, Gonyleptidae). J. Arachnol. 30, 177. doi:10.1636/0161-8202(2002)030[0177:NOTFBO]2.0.CO;2
- Schaller, D., 1978. Antennal sensory system of *Periplaneta americana* L. Cell Tissue Res. 191, 121–139. doi:10.1007/BF00223221
- Schneider, D., Steinbrecht, R.A., 1968. Checklist of insect olfactory sensilla. Symp. Zool. Soc. London 23, 279–297.
- Schmitz, H., Bleckmann, H., Mürtz, M., 1997. Infrared detection in a beetle. Nature 386, 773–774. doi:10.1038/386773a0
- Schwendinger, P.J., 2007. Oncopodidae Thorell, 1876, in: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds.), Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 211–214.
- Schwendinger, P.J., Martens, J., 2004. A taxonomic revision of the family Oncopodidae IV. The genus *Oncopus* Thorell (Opiliones, Laniatores). Rev. Suisse Zool. 111, 139–174.
- Sharma, P., Giribet, G., 2009. Sandokanid phylogeny based on eight molecular markers — The evolution of a southeast Asian endemic family of Laniatores (Arachnida, Opiliones). Mol. Phylogenet. Evol. 52, 432–447. doi:10.1016/j.ympev.2009.03.013
- Sharma, P.P., Giribet, G., 2011. The evolutionary and biogeographic history of the armoured harvestmen – Laniatores phylogeny based on ten molecular markers, with the description of two new families of Opiliones (Arachnida). Invertebr. Syst. 25, 106–142.
- Sharma, P.P., Giribet, G., 2014. A revised dated phylogeny of the arachnid order Opiliones. Front. Genet. 5, 255. doi:10.3389/fgene.2014.00255

- Shultz, J., 1998. Phylogeny of Opiliones (Arachnida): an assessment of the “ Cyphopalpatores” concept. *J. Arachnol.* 257–272.
- Silva, N.F. dos S., Willemart, R.H., 2015. Foraging, oviposition sites and notes on the natural history of the harvestman *Heteromitobates discolor* (Opiliones, Gonyleptidae). *Biota Neotrop.* 15, 1–5. doi:10.1590/1676-06032015018614
- Spicer, G.S., 1987. Scanning electron microscopy of the palp sense organs of the harvestman *Leiobunum townsendi* (Arachnida: Opiliones). *Trans. Am. Microsc. Soc.* 106, 232. doi:10.2307/3226252
- Stange, G., Stowe, S., 1999. Carbon-dioxide sensing structures in terrestrial arthropods. *Microsc. Res. Tech.* 47, 416–427. doi:10.1002/(SICI)1097-0029(19991215)47:6<416::AID-JEMT5>3.0.CO;2-X
- Steinbrecht, R.A., 1984. Chemo-, Hygro- and Thermoreceptors, in: Bereiter-Hahn, J., Matoltsy, A.G., Richards, K.S. (Eds.), *Biology of the Integument*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 523–553. doi:10.1007/978-3-662-00989-5
- Steinbrecht, R.A., 1987. Functional morphology of pheromone-sensitive sensilla, in: *Pheromone Biochemistry*. Elsevier, pp. 353–384. doi:10.1016/B978-0-12-564485-3.50016-6
- Steinbrecht, R.A., 1989. The fine structure of thermo-/hygrosensitive sensilla in the silkworm *Bombyx mori*: Receptor membrane substructure and sensory cell contacts. *Cell Tissue Res.* 255, 49–57. doi:10.1007/BF00229065
- Steinbrecht, R.A., 1996. Structure and function of insect olfactory sensilla. *Ciba Found. Symp.* 200, 158–174.
- Steinbrecht, R.A., 1997. Pores structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 26, 229–245. doi:10.1016/S0020-7322(97)00024-X
- Steinbrecht, R.A., 1998. Bimodal thermo- and hygrosensitive sensilla. *Microsc. Anat. Invertebr.* vol. 11B 405–422.
- Steinbrecht, R.A., Müller, B., 1976. Fine structure of the antennal receptors of the bed bug, *Cimex lectularius* L. *Tissue Cell* 8, 615–636. doi:10.1016/0040-8166(76)90035-5



- Steinbrecht, R.A., Müller, B., 1991. The thermo-/hygrosensitive sensilla of the silkworm, *Bombyx mori*: morphological changes after dry- and moist-adaptation. *Cell Tissue Res.* 266, 441–456. doi:10.1007/BF00318585
- Steinbrecht, R.A., Lee, J.K., Altner, H., Zimmermann, B., 1989. Volume and surface of receptor and auxiliary cells in hygro-/thermoreceptive sensilla of moths (*Bombyx mori*, *Antheraea pernyi*, and *A. polyphemus*). *Cell Tissue Res.* 255, 59–67. doi:10.1007/BF00229066
- Strong, E.E., Lipscomb, D., 1999. Character coding and inapplicable data. *Cladistics* 15, 363–371. doi:10.1111/j.1096-0031.1999.tb00272.x
- Talarico, G., Palacios-Vargas, J.G., Silva, M.F., Alberti, G., 2005. First ultrastructural observations on the tarsal pore organ of *Pseudocellus pearsei* and *P. boneti* (Arachnida, Ricinulei). *J. Arachnol.* 33, 604–612. doi:10.1636/04-110.1
- Talarico, G., Palacios-Vargas, J.G., Silva, M.F., Alberti, G., 2006. Ultrastructure of tarsal sensilla and other integument structures of two *Pseudocellus* species (Ricinulei, Arachnida). *J. Morphol.* 267, 441–463. doi:10.1002/jmor
- Talarico, G., Palacios-Vargas, J.G., Alberti, G., 2007. Taste while chewing? Sensory structures in the chelicerae of *Pseudocellus pearsei* (Chamberlin & Ivie, 1938) (Ricinulei, Arachnida). *Rev. Ibérica Aracnol.* 15, 47–53.
- Talarico, G., Palacios-Vargas, J.G., Alberti, G., 2008. The pedipalp of *Pseudocellus pearsei* (Ricinulei, Arachnida) – ultrastructure of a multifunctional organ. *Arthropod Struct. Dev.* 37, 511–521. doi:10.1016/j.asd.2008.02.001
- Teng, B., Dao, S., Donaldson, Z.R., Grether, G.F., 2012. New communal roosting tradition established through experimental translocation in a Neotropical harvestman. *Anim. Behav.* 84, 1183–1190. doi:10.1016/j.anbehav.2012.08.022
- Tichy, H., Barth, F.G., 1992. Fine structure of olfactory sensilla in myriapods and arachnids. *Microsc. Res. Tech.* 22, 372–391. doi:10.1002/jemt.1070220406
- Tichy, H., Loftus, R., 1996. Hygroceptors in insects and a spider: humidity transduction models. *Naturwissenschaften* 220, 255–263.

- Tichy, H., Kallina, W., 2010. Insect hygrosensor responses to continuous changes in humidity and air pressure. *J. Neurophysiol.* 103, 3274–3286. doi:10.1152/jn.01043.2009
- Tichy, H., Kallina, W., 2013. The evaporative function of cockroach hygrosensors. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0053998
- Tichy, H., Gingl, E., Ehn, R., Papke, M., Schulz, S., 2001. Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): Identification and sensory reception. *J. Comp. Physiol. - A Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 187, 75–78. doi:10.1007/s003590000175
- Todd, V., 1949. The habits and ecology of the British harvestmen (Arachnida, Opiliones), with special reference to those of the Oxford district. *J. Anim. Ecol.* 18, 209–229. doi:10.2307/1600
- Tominaga, Y., Yokohari, F., 1982. External structure of the sensillum capitulum, a hygro- and thermoreceptive sensillum of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Cell Tissue Res.* 226, 309–318. doi:10.1007/BF00218361
- Tomasiewicz, B., Framenau, V.W., 2005. Larval chaetotaxy in wolf spiders (Araneae, Lycosidae): systematic insights at the subfamilial level. *J. Arachnol.* 33, 415–425. doi:10.1636/05-4.1
- Townsend, V.R., Bertram, M.S., Milne, M. a., 2015. Variation in ovipositor morphology among laniatorean harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Zoomorphology* 134, 487–497. doi:10.1007/s00435-015-0269-4
- Wachmann, E., 1970. Der Feinbau der sog. Kugelhaare der Fadenkanker (Opiliones, Nemastomatidae). *Zeitschrift für Zellforsch. und mikroskopische Anat.* 103, 518–525. doi:10.1007/BF00337525
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J., 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol. Evol.* 19, 639–644. doi:10.1016/j.tree.2004.09.011
- Wijnhoven, H., 2013. Sensory structures and sexual dimorphism in the harvestman *Dicranopalpus ramosus* (Arachnida: Opiliones). *Arachnol. Mitteilungen* 46, 27–46. doi:10.5431/aramit4605
- Willemart, R.H., Gnaspini, P., 2003. Comparative density of hair sensilla on the legs of cavernicolous and epigeal harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Zool. Anz.* 242, 353–365.

- Willemart, R.H., Gnaspini, P., 2004. Spatial distribution, mobility, gregariousness, and defensive behaviour in a Brazilian cave harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Anim. Biol.* 54, 221–235. doi:10.1163/1570756042484674
- Willemart, R.H., Chelini, M.-C., 2007. Experimental demonstration of close-range olfaction and contact chemoreception in the Brazilian harvestman, *Iporangaia pustulosa*. *Entomol. Exp. Appl.* 123, 73–79. doi:10.1111/j.1570-7458.2007.00527.x
- Willemart, R.H., Giribet, G., 2010. A scanning electron microscopic survey of the cuticle in Cyphophthalmi (Arachnida, Opiliones) with the description of novel sensory and glandular structures. *Zoomorphology* 129, 175–183. doi:10.1007/s00435-010-0110-z
- Willemart, R.H., Hebets, E.A., 2011. Sexual differences in the behavior of the harvestman *Leiobunum vittatum* (Opiliones, Sclerosomatidae) towards conspecific cues. *J. Insect Behav.* 25, 12–23. doi:10.1007/s10905-011-9268-6
- Willemart, R.H., Chelini, M.C., de Andrade, R., Gnaspini, P., 2007. An ethological approach to a SEM survey on sensory structures and tegumental gland openings of two neotropical harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Ital. J. Zool.* 74, 39–54. doi:10.1080/11250000601090529
- Willemart, R.H., Farine, J.P., Gnaspini, P., 2009. Sensory biology of Phalangida harvestmen (Arachnida, Opiliones): A review, with new morphological data on 18 species. *Acta Zool.* 90, 209–227. doi:10.1111/j.1463-6395.2008.00341.x
- Willemart, R.H., Pérez-González, A., Farine, J.P., Gnaspini, P., 2010. Sexually dimorphic tegumental gland openings in Laniatores (Arachnida, Opiliones), with new data on 23 species. *J. Morphol.* 271, 641–653. doi:10.1002/jmor.10822
- Wolff, J.O., Schönhofer, A.L., Martens, J., Wijnhoven, H., Taylor, C.K., Gorb, S.N., 2016. The evolution of pedipalps and glandular hairs as predatory devices in harvestmen (Arachnida, Opiliones). *Zool. J. Linn. Soc.* n/a–n/a. doi:10.1111/zoj.12375
- Yokohari, F., 1978. Hygroreceptor mechanism in the antenna of the cockroach *Periplaneta*. *J. Comp. Physiol. A* 124, 53–60. doi:10.1007/BF00656391

- Yokohari, F., 1981. The sensillum capitulum, an antennal hygro- and thermoreceptive sensillum of the cockroach, *Periplaneta americana* L. *Cell Tissue Res.* 216, 525–543. doi:10.1007/BF00218361
- Yokohari, F., 1983. The coelocapitular sensillum, an antennal hygro- and thermoreceptive sensillum of the honey bee, *Apis mellifera* L. *Cell Tissue Res.* 233, 355–365. doi:10.1007/BF00238302
- Yokohari, F., Tateda, H., 1976. Moist and dry hygrometers for relative humidity of the cockroach, *Periplaneta americana* L. *J. Comp. Physiol. A* 106, 137–152. doi:10.1007/BF00620495
- Yokohari, F., Tominaga, Y., Tateda, H., 1982. Antennal hygrometers of the honey bee, *Apis mellifera* L. *Cell Tissue Res.* 226, 63–73.
- Zacharuk, R.Y., 1985. Antenna and sensilla, in: Kerkut, G.A., Gilbert, L.I. (Eds.), *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon press, pp. 1–69.