



LEOPOLDO FERREIRA DE OLIVEIRA BERNARDI

**FILOGENIA, BIOGEOGRAFIA E ECOLOGIA
DE ÁCAROS Opilioacarida With 1904 (Acari:
Parasitiformes)**

LAVRAS – MG

2015

LEOPOLDO FERREIRA DE OLIVEIRA BERNARDI

FILOGENIA, BIOGEOGRAFIA E ECOLOGIA DE ÁCAROS

Opilioacarida With 1904 (Acari: Parasitiformes)

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

LAVRAS – MG

2015

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha
Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados
informados pelo (a) próprio(a) autor(a).**

Bernardi, Leopoldo Ferreira de Oliveira.

Filogenia, Biogeografia e Ecologia de Ácaros Opilioacarida With
1904 (Acari: Parasitiformes) / Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi. –
Lavras: UFLA, 2015.

232p. : il.

Tese(doutorado)–Universidade Federal de Lavras, 2015.

Orientador: Rodrigo Lopes Ferreira.

Bibliografia.

1. Opilioacarida. 2. Filogenia. 3. Biogeografia. 4. Distribuição
Potencial. 5. Taxonomia. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

LEOPOLDO FERREIRA DE OLIVEIRA BERNARDI

FILOGENIA, BIOGEOGRAFIA E ECOLOGIA DE ÁCAROS

Opilioacarida With 1904 (Acari: Parasitiformes)

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 26 de fevereiro de 2015.

Dr. Mauricio Sergio Zacarias	EMBRAPA
Dr. Marconi Souza Silva	UFLA
Dr. Rogério Almir Pepato	UFMG
Dr. Tadeu José Abreu Guerra	UFMG

Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

LAVRAS – MG

2015

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Setor de Ecologia, pela oportunidade concedida para a realização do mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos no Brasil e no exterior.

Aos colegas da acarologia, Fábio Hernades, Michel Valim, Felipe Dantas-Torres, Marcelo Labruna, Almir Pepato, Patrícia, Marçal, Erika, Gisele e, principalmente, ao professor Paulo Rebelles (EPAMIG) e ao grande colega de longas conversas, Maurício Sergio Zacarias (Embrapa). Obrigado pelo auxílio e por me encorajar com o trabalho com os pequeninos seres.

Aos colegas de laboratório que todos os dias me ensinam e me ajudam a realizar cada um dos meus sonhos científicos. A presença de cada um de vocês fez com que cada linha deste trabalho fosse construída de maneira mais fácil e mais divertida.

Aos amigos que não deixaram de me apoiar em cada passo, dentro e fora da universidade.

A minha grande companheira, Lívia, pela sua paciente leitura de parte deste trabalho, pelas inúmeras horas de discussões estatísticas, pelo grande carinho e pelo grande amor... Muito obrigado pelo apoio e por me ajudar a compreender um pouco melhor sobre como aproveitar os bons momentos da vida.

Aos meus familiares, primos, tias, avós, principalmente minhas duas irmãs e duas lindas sobrinhas, Marília e Valentina, Henriqueta e Olívia. Ao meu cunhado Geraldo (Ser humano). Agradeço à minha mãe de criação, Maria Aparecida (Tiquinha), pelo carinho que me foi dado durante vários anos de minha vida. Aos meus pais, Bernardo e Simone, é difícil expressar a gratidão.

Ao pessoal da Pós-Graduação em Ecologia Aplicada da Universidade Federal de Lavras, principalmente aos professores pelos ensinamentos.

A um grande número de pessoas que enviaram material presente nesta tese. Seus nomes estão listados ao final de cada artigo e em todas as publicações.

Ao professor Marcel, que se tornou um amigo e foi imprescindível para a conclusão desta tese.

Ao meu orientador, professor Rodrigo, que incentivou o desenvolvimento deste projeto e ao colega e amigo Marconi, que também esteve sempre me apoiando. Espero contar com estes colegas para uma eterna parceria...

E, por último, ao professor Hans Klompen que, apesar da diferença entre a entonação de nossas risadas e entre nosso senso de humor, me recebeu abertamente na Universidade de Ohio, se tornou um grande colega, parceiro e que me fez ainda mais entusiasmado com o estudo dos ácaros.

“The magic of the microscope is not that it makes little creatures larger, but that it makes a large one smaller. We are too big for our world. The microscope takes us down from our proud and lonely immensity and makes us, for a time, fellow citizens with the great majority living things. It lets us share with them the strange and beautiful world where a meter to a mile and yesterday was years ago”

Treat A.S. 1974 - Mites in Moths and Butterflies

RESUMO GERAL

A ordem Opilioacarida (Arachnida; Parasitiformes) é considerada, por muitos acarologistas, um grupo raro, que retém características primitivas, o que pode ser um ponto importante para o entendimento da evolução de toda a linhagem dos Parasitiformes. Apesar da relevância da ordem, ainda são escassos os estudos que visam compreender um pouco mais sobre a sua filogenia e ecologia. Na presente tese apresenta-se, pela primeira vez, uma filogenia para os nove gêneros da ordem (*Salfacarus*, *Panchaetes*, *Indiacarus*, *Phalangi acarus*, *Opilioacarus*, *Amazonacarus*, *Caribeacarus*, *Brasilacarus* e *Neocarus*) e para espécies ainda não descritas pertencentes à Austrália e ao Brasil. Tais análises foram baseadas em critérios de parcimônia com base em dados morfológicos. Com os resultados obtidos foi observado que os gêneros *Neocarus*, *Caribeacarus* e *Brasilacarus* são parafiléticos em relação a *Amazonacarus*; *Salfacarus* não apresenta características únicas para que possa ser considerado um gênero separado de *Panchaetes* e *Indiacarus* e *Phalangi acarus* foram considerados sinônimos de *Opilioacarus*. Assim, somente *Panchaetes*, *Opilioacarus* e *Neocarus* foram considerados gêneros válidos. Além disso, para algumas espécies brasileiras não descritas, é proposto um novo gênero (*Tupiniacarus* gen. nov.) que apresenta semelhanças morfológicas com espécies australianas. As demais espécies encontradas no território brasileiro foram consideradas como pertencentes ao gênero *Neocarus* e são descritas em um dos artigos da tese. Uma breve discussão sobre o dimorfismo sexual, a partir de observações das modificações presentes na morfologia externa das espécies de Opilioacarida, é apresentada. Após as análises morfológicas e tendo como base a nova classificação proposta para os Opilioacarida, foi elaborado um estudo sobre a distribuição de habitats potencialmente adequados para cada um dos gêneros, além de ser testada a possibilidade de sobreposição de nicho entre *Panchaetes*, *Opilioacarus*, *Neocarus*, o novo gênero proposto de espécimes brasileiros e um grupo de espécies australianas ainda não descritas. Para isso, foram utilizados métodos de máxima entropia e modelagem de nicho. Os resultados obtidos mostraram que as regiões com maior adequabilidade ambiental se concentram, principalmente, na região intertropical. Além disso, apesar de serem raros os locais onde são encontrados os gêneros em simpatria, existem sobreposições na distribuição potencial e entre as condições dos habitats ocupadas. Assim, observou-se a sobreposição entre os nichos ambientais ocupados pelos gêneros. Entretanto, gêneros filogeneticamente próximos nem sempre apresentam maior semelhança entre seus nichos e áreas potencialmente adequadas ambientalmente.

Palavras-chave: Opilioacarida. Filogenia. Taxonomia. Distribuição Potencial. Nicho.

GENERAL ABSTRACT

The order Opilioacarida (Arachnida; Parasitiformes) is considered by many acarologists to be a rare group that retains primitive features, which can be an important point for understanding the evolution of the entire line of Parasitiformes. Despite the relevance of the order, there are few studies aimed at understanding more about their phylogeny and ecology. This thesis presents, for the first time, a phylogeny for the 9 genera of order (*Salfacarus*, *Panchaetes*, *Indiacarus*, *Phalangi acarus*, *Opilioacarus*, *Amazonacarus*, *Caribeacarus*, *Brasilacarus* and *Neocarus*) and for as yet undescribed species from Australia and Brazil. These analyzes were based on parsimony criteria of morphological data. With the results it was observed that genera *Neocarus*, *Caribeacarus* and *Brasilacarus* are paraphyletic in relation to *Amazonacarus*; *Salfacarus* has no unique features, so it can be considered a separate genus of *Panchaetes*; *Indiacarus* and *Phalangi acarus* were considered synonymous with *Opilioacarus*. Thus, only *Panchaetes*, *Opilioacarus* and *Neocarus* were considered valid genera. Furthermore, for some undescribed Brazilian species, a new genus is proposed (*Tupiniacarus* gen. nov.), that shows morphological similarities with Australian species. The other species found in Brazil were considered as belonging to the genus *Neocarus* and are described in one of the chapters of the thesis. A brief discussion of sexual dimorphism, from observations of these changes in the external morphology of the species Opilioacarida is presented. After morphological analysis and based on the new proposed classification for the Opilioacarida, we designed a study on the distribution of potentially suitable habitats for each genus as well as testing the possibility of niche overlap among *Panchaetes*, *Opilioacarus*, *Neocarus*, the new proposed genus of Brazilian specimens and a group of still undescribed Australian species. For this, maximum entropy and niche modeling methods were used. The results showed that regions with greater environmental suitability are focused primarily in the intertropical region. In addition, although locals where genera are found in sympatry are rare, there are overlaps in potential distribution and among the conditions of the occupied habitats. Thus, there is overlap among the environmental niches occupied by the genera. However, phylogenetically close genera do not always present higher similarity among their niches and potentially environmentally appropriate areas.

Keywords: Opilioacarida. Phylogeny. Taxonomy. Potential distribution. Niche.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	10
1	INTRODUÇÃO GERAL	10
	REFERÊNCIAS	14
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
3	OBJETIVOS	23
4	HIPÓTESES	24
	REFERÊNCIAS	26
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	31
	ARTIGO 1 Primeira análise sobre a filogenia de ácaros Opilioacarida (Arachnida: Parasitiforme) e a descrição de um novo gênero e uma nova espécie brasileira.....	31
1	INTRODUÇÃO	33
2	MATERIAL E METODOS	37
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	40
	REFERÊNCIAS	61
	ARTIGO 2 Distribuição potencial de ácaros Opilioacarida no mundo e considerações sobre os nichos potenciais dos gêneros.....	93
1	INTRODUÇÃO	95
2	MATERIAIS E MÉTODOS	98
3	RESULTADOS	105
4	DISCUSSÃO	124
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	133
	ARTIGO 3 New species of Opilioacaridae Chamberlin & Mulaik, 1942 (Parasitiformes, Opilioacarida) from Brazil, with comments on sexual dimorphism in the group	147
1	INTRODUCTION	147
2	MATERIAL AND METHODS	150
3	SPECIES DESCRIPTION	153
4	SEXUAL DIMORPHISM	189
5	FINAL REMARKS	198
	REFERENCES	200

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Apesar de este grupo de espécies de ácaros já ter sido chamado de Notostigmata, uma referência à presença de estigmas na região dorsal do opistossoma, e Opilioacariforme, uma referência à sua semelhança com os organismos da ordem Opiliones, atualmente esta pequena ordem, que contém uma única família, mas de espécies cosmopolitas, é designada como Opilioacarida, tal como apresentado formalmente nos trabalhos de Beaulieu e colaboradores (2011), Walter e Harvey (2009).

Desde a descrição formal da Ordem, que data de mais de um século, realizada por With, em 1904, até os dias de hoje, os Opilioacarida têm chamado a atenção dos acarologistas. Suas características morfológicas externas, como o grande volume corporal em relação à maior parte dos ácaros, corpo com resquílios de segmentação, dois pares de olhos na região do disco podossomal, ânus posicionado em porção terminal do segmento e outras tantas características, fizeram com que este grupo fosse tratado como ácaros primitivos, levando certo número de pesquisadores curiosos a dedicar parte de suas pesquisas ao estudo de espécimes desta ordem. Mas, mesmo com suas peculiaridades e a dedicação de alguns acarologistas, esta ordem sempre foi considerada rara, contando com poucas coletas, muitas vezes restritas a poucos exemplares. Isto fez com que, até o começo dos anos 2000, apenas 19 espécies tivessem sido descritas, mantendo os Opilioacarida como a menor ordem dentre todos os ácaros. Somente após 2002, principalmente devido aos esforços de pesquisadores como Vázquez M.M. e Klompen H., que realizaram um maior número de coletas destes organismos e começaram a auxiliar outros acarologistas em seus trabalhos, é que houve um grande aumento na descrição de espécies, que culminou com o

cenário atual, chegando a 46 espécies descritas e outras tantas aguardando para serem estudadas.

Ainda não se tem conhecimento de em qual região do globo se encontra a maior riqueza de espécies de Opilioacarida, mas, atualmente, as Américas vêm ganhando destaque, principalmente pelo fato de haverem alguns acarologistas empenhados na coleta e no estudo deste grupo. E, apesar de crescente, o conhecimento a respeito dos Opilioacarida ainda é focado em descrições de espécies e estudos morfológicos, sendo raros os trabalhos desenvolvidos com o objetivo de se entender aspectos da biologia ou da ecologia das espécies. Neste contexto, a presente tese foi pensada no intuito de se tentar preencher algumas lacunas que julgamos importantes para o andamento das pesquisas com Opilioacarida, tais como filogenia e distribuição geográfica do grupo, além da descrição de novas espécies, estudos de sua morfologia e biologia. Assim, o presente trabalho está estruturado em três artigos, todos eles escritos em forma de artigo, que abordam diferentes áreas do conhecimento.

No primeiro artigos é realizada uma análise cladística em que são apresentadas as relações de parentesco entre nove gêneros atuais (*Salfacarus* Hammen, 1977; *Panchaetes* Naudó, 1963; *Opilioacarus* With, 1902; *Phalangiacarus* Coineau & Hammen, 1979; *Indiacarus* Das & Bastawade, 2007; *Neocarus* Chamberlin & Mulauk, 1942; *Caribeacarus* Vázquez & Klompen, 2009; *Amazonacarus* Vázquez, Araújo & Feres, 2014 e *Brasilacarus* Vázquez, Araújo & Feres, 2015), três espécies australianas e uma espécie brasileira não descrita. Além disso, com base nos resultados obtidos, é proposto um novo gênero para uma espécie brasileira. Este capítulo é considerado, por nós, de grande importância, já que, desde a criação da ordem, diversas espécies e novos gêneros foram criados sem que uma análise cladística fosse levantada. Assim, o intuito inicial é tentar organizar a ordem de forma natural,

propondo gêneros a partir agrupamentos monofiléticos resgatados pela análise realizada com dados morfológicos.

No segundo artigo são utilizadas abordagens estatísticas baseadas em modelagem de nicho ecológico, no intuito de se obter a distribuição geográfica de possíveis locais potencialmente adequados ambientalmente para as espécies de Opilioacarida. Estes resultados possibilitam o planejamento de coletas que tenham o intuito de encontrar novas espécies do grupo, além de contribuir com o conhecimento a respeito de quais fatores ambientais podem influenciar a distribuição dos Opilioacarida pelo mundo. Foi analisada, ainda, a relação entre sobreposição de nicho e a proximidade filogenética dos grupos de espécies.

Os demais artigos têm foco voltado para as espécies encontradas nas Américas, com especial atenção ao Brasil. No terceiro artigo são descritas 10 novas espécies encontradas no sudeste e no nordeste brasileiros. Além disso, a ocorrência de dimorfismo neste grupo é discutida de forma abrangente.

Apesar de este documento conter quatro artigos, outros sete trabalhos relacionados ao estudo dos Opilioacariformes foram produzidos durante o andamento do doutorado e fazem parte do processo que tem como resultado a presente tese. Dentre os eles estão a descrição das espécies *Neocarus potiguar* (BERNARDI; ZACARIAS; FERREIRA, 2012) e *Neocarus caipora* (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2014); a descrição da espécie *Caribeacarus brasiliensis* (BERNARDI et al., 2013a), que inclui ainda uma breve discussão sobre desenvolvimento, dimorfismo e biogeografia de um grupo restrito de espécies; a descrição e uma análise sobre o desenvolvimento e a presença dimorfismo da espécie *Neocarus proteus* (BERNARDI et al., 2013b); a descrição do processo regenerativo das pernas de uma espécie de Opilioacarida, além da primeira observação de crescimento pós-adulto nesta ordem e dentre todos os Parasitiformes (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2013); a

descrição da espécie fóssil preservada em âmbar (DUNLOP; BERNARDI, 2014), que representa registro mais antigo de um espécime de ácaro do grupo dos Parasitiformes. Por último, e não menos importante, um projeto de parceria com outros pesquisadores foi realizado no intuito de estabelecer homologias entre caracteres morfológicos importantes presentes nos grandes grupos que compõem os Parasitiformes, além de apresentar, de forma detalhada, alguns aspectos do desenvolvimento pós-embriônico dos Opilioacarida (KLOMPEN; VÁZQUEZ; BERNARDI, 2015). Todos os trabalhos citados fazem parte do processo de doutoramento, mas, por já estarem publicados em revistas científicas e estarem acessíveis com o auxílio de outros meios, não constam deste documento.

O intuito geral desta tese foi o de estudar os Opilioacarida do ponto de vista taxonômico, filogenético, biogeográfico e ecológico, com o objetivo de fornecer dados que possam subsidiar futuros estudos que tenham o intuito de melhorar ainda mais o conhecimento a respeito desta ordem e de sua relação com outros ácaros.

REFERÊNCIAS

- BEAULIEU, F. et al. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: ZHANG, Z.-Q. (Ed.). . **Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Zootaxa)**. Auckland: Magnolia Press, 2011. v. 3148p. 123–128.
- BERNARDI, L. F. O. et al. Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. **Invertebrate Systematics**, v. 27, p. 294–306, 2013a.
- BERNARDI, L. F. O. et al. A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. **ZooKeys**, v. 358, p. 69–89, 2013b.
- BERNARDI, L. F. O.; KLOMPEN, H.; FERREIRA, R. L. Adult growth in Opilioacaridae With 1904 (Acari: Parasitiformes: Opilioacarida). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 1904, n. 6, p. 788–790, 2013.
- BERNARDI, L. F. O.; KLOMPEN, H.; FERREIRA, R. L. *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from Brazilian Amazon caves. **Acarologia**, v. 54, n. 1, p. 47–56, 2014.
- BERNARDI, L. F. O.; ZACARIAS, M. S.; FERREIRA, R. L. A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Acari: Opilioacarida) from Brazilian caves and karst areas. **Zootaxa**, v. 68, p. 53–68, 2012.
- DUNLOP, J. A.; BERNARDI, L. F. O. An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 9, p. 759–763, 16 jul. 2014.
- KLOMPEN, H.; VÁZQUEZ, M. M.; BERNARDI, L. F. O. Post-embryonic development in the mite suborder Opilioacarida, with notes on segmental homology in Parasitiformes (Arachnida). **Experimental & Applied Acarology**, 2015.
- WALTER, D. E.; HARVEY, M. S. Order Opilioacarida. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (Eds.). **A Manual of Acarology**. third ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 104–106.
- WITH, C. J. The Notostigmata, a new suborder of Acari. **Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Foreningi Kjøbenhavn**, p. 137–192, pl. 134–136, 1904.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

Os Opilioacarida (ou Opilioacariformes), como seu próprio nome indica, são ácaros com características que fazem lembrar pequenos Opiliões. Devido às suas características pouco comuns (tamanho corporal médio bastante superior ao da maior parte dos ácaros e a presença de pernas longas e corpo geralmente pálido ou azulado), provavelmente, muitos pesquisadores, até mesmo acarologistas, confundem espécimes dessa ordem com imaturos de insetos e outros aracnídeos. Tais fatos, possivelmente, contribuíram para manter os raros e esparsos relatos de espécimes desta ordem em todo o mundo.

A primeira citação formal da ordem só se deu em 1902, quando foi publicado um resumo, por Carl Johannes With, no “Congres des Naturalistes et Medecins du Nord”, realizado em Helsinque. Já a publicação formal veio dois anos mais tarde, quando With, em 1904, fez descrições das espécies, utilizando a morfologia interna e externa de três novas espécies, *Opilioacarus segmentatus* With 1904, *Opilioacarus italicus* With 1904 e *Adenacarus arabicus* With 1904. Entretanto, mesmo após mais de 100 anos da descrição da ordem e alguns estudos detalhados sobre a morfologia do grupo (e.g. (KAISER; ALBERTI, 1991; KLOMPEN; VÁZQUEZ; BERNARDI, 2015; VAN DER HAMMEN, 1966, 1968, 1969, 1977; VÁZQUEZ; KLOMPEN, 2002), a classificação dos Opilioacarida ainda desperta discussões entre aqueles que trabalham com filogenia de ácaros. A inclusão dos Opilioacarida entre os Parasitiformes, formando um grupo monofilético em conjunto com Mesostigmata, Ixodida e Holothyrida, ou permanecendo fora deles, como um grupo irmão, não é consenso (e.g. (DUNLOP; ALBERTI, 2007; KLOMPEN; LEKVEISHVILI; BLACK, 2007; KLOMPEN; VÁZQUEZ; BERNARDI, 2015; KLOMPEN, 2010; LEHTINEN, 1991; MURRELL et al., 2005; PEPATO; KLIMOV, 2015; PEPATO; ROCHA; DUNLOP, 2010). No entanto, até que resultados mais

concretos estejam disponíveis, utilizou-se, neste trabalho, a classificação proposta por Lindquist, Krantz e Walter (2009) e Beaulieu e colaboradores (2011), segundo a qual os Opilioacarida são tratados como ordem e incluídos dentro dos Parasitiformes.

Atualmente, o principal foco dos estudos voltados para os Opilioacarida tem sido taxonômico, com ênfase em descrições de novas espécies. Somente nos últimos 12 anos o número de espécies válidas passou de 20 para 46 espécies (incluindo 3 registros fósseis) e uma subespécie, sendo todas elas incluídas em uma única família (Opilioacaridae) e 13 gêneros (*Adenacarus* Hammen 1966; *Amazonacarus* Vázquez, Araújo & Feres 2014; *Brasilacarus* Vázquez, Araújo & Feres 2015; *Caribeacarus* Vázquez & Klompen, 2009; *Indiacarus* Das & Bastawade, 2007; *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942; *Opilioacarus* With, 1902; *Paracarus* Chamberlin & Mulaik, 1942; *Phalangi acarus* Coineau & Hammen, 1979; *Panchaetes* Naudo, 1963; *Salfacarus* Hammen, 1977; *Siamacarus* Leclerc 1989; *Vanderhammenacarus* Leclerc 1989) (Tabela 1) (DUNLOP; BERNARDI, 2014; VÁZQUEZ; KLOMPEN, 2015). Apesar do pequeno número de espécies conhecidas, sabe-se que existem ainda muitas outras a serem descritas que recentemente têm sido encontradas, principalmente na Austrália, no México e no Brasil (BERNARDI et al., 2013a; KLOMPEN, 2000; VÁZQUEZ; KLOMPEN, 2015; WALTER; PROCTOR, 1998).

A distribuição geográfica das espécies atuais de Opilioacarida se estende por todos os continentes, excetuando-se a Antártida, sendo encontrados, atualmente, em um total de 25 países (Estados Unidos, México, Cuba, Porto Rico, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Brasil, Argentina, Uruguai, Itália, Grécia, Argélia, Angola, Gabão, Madagascar, Costa do Marfim, Tanzânia, África do Sul, Iêmen, Cazaquistão, Índia, Tailândia e Austrália) (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2014; BERNARDI; ZACARIAS; FERREIRA, 2012; BERNARDI et al., 2013a; CALUGAR, 2013; CAMIN; CLARK; BOURDEAU,

1958; CHAMBERLIN; MULAIK, 1942; COINEAU; VAN DER HAMMEN, 1974; DAS; BASTAWADE, 2006; GRANDJEAN, 1936; JUVARA-BALS; BALTAC, 1977; LECLERC, 1989; NAUDO, 1963; REDIKORZEV, 1937; SILVESTRI, 1905; VAN DER HAMMEN, 1966, 1968, 1969; VÁZQUEZ; ARAÚJO; FERES, 2014; VÁZQUEZ; KLOMPEN, 2002, 2009, 2010; WALTER; PROCTOR, 1998; WITH, 1904)(Figura 1) (Tabela 1). Nove de seus 13 gêneros conhecidos estão presentes no Velho Mundo e apenas *Amazonacarus*, *Brasilacarus*, *Neocarus* e *Caribeacarus* são encontrados nas Américas do Norte, Central e do Sul (DUNLOP; BERNARDI, 2014; VÁZQUEZ; ARAÚJO; FERES, 2014; VÁZQUEZ; KLOMPEN, 2002, 2009).

O sul da América do Norte (Texas, Novo México e Arizona, além do México) e a América Central (tanto a região continental quanto as ilhas oceânicas) são os locais com a maior riqueza, com 2 gêneros e 13 espécies e uma subespécie descritos (JUVARA-BALS; BALTAC, 1977; VÁZQUEZ; KLOMPEN, 2002, 2009). Na América do Sul, até o momento, são encontrados todos os três gêneros presentes no continente e foram descritas sete espécies (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2014; BERNARDI; ZACARIAS; FERREIRA, 2012; BERNARDI et al., 2013a, 2013b; SILVESTRI, 1905; VÁZQUEZ; ARAÚJO; FERES, 2014, 2015).

As espécies descritas presentes na América do Sul são *Neocarus platensis* Silvestri 1905, que ocorre ao norte da Argentina, no Uruguai e na região sul do Brasil (município de Sinimbu, RS) (SILVESTRI, 1905; VAN DER HAMMEN, 1969), entretanto, é provável que estas ocorrências sejam correspondentes a múltiplas espécies (obs. pessoal); *Neocarus ojastii* Lehtinen 1980, com ocorrência na Venezuela e as espécies brasileiras *Amazonacarus setosus* Vázquez, Araújo e Feres 2014; *Amazonacarus paraensis* Vázquez, Araújo & Feres 2014; *Caribeacarus brasiliensis* Bernardi, Silva, Zacarias, Klompen & Ferreira 2012; *Neocarus potiguar* Bernardi, Zacarias & Ferreira

2012; *Neocarus proteus* Bernardi, Klompen, Zacarias & Ferreira 2013 e *Neocarus caipora* Bernardi, Klompen & Ferreira 2014 (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2014; BERNARDI; ZACARIAS; FERREIRA, 2012; BERNARDI et al., 2013a, 2013b; VÁZQUEZ; ARAÚJO; FERES, 2014). Contudo, as ocorrências de espécies não descritas estão espalhadas por países como Brasil, Bolívia e Argentina, sendo que somente no Brasil já foram encontradas mais de 20 espécies, todas, provavelmente, novas para a ciência (observação pessoal).

O desconhecimento a respeito da ordem Opilioacarida não se restringe somente ao campo taxonômico. A distribuição das espécies e os fatores que determinam suas ocorrências, aspectos comportamentais, tais como cópula e ovoposição e outras informações ecológicas e biogeográficas ainda não foram estudados de forma sistemática, sendo poucos os estudos voltados para estes campos (BERNARDI et al., 2013a; DUNLOP; BERNARDI, 2014; KLOMPEN, 2000; LECLERC, 1989; PALACIOS-VARGAS; VÁZQUEZ, 1988; VÁZQUEZ; PALACIOS-VARGAS, 1989; WALTER; PROCTOR, 1998). Provavelmente, por não pertencerem a um grupo com importância econômica, estudos mais detalhados acerca dos Opilioacarida ainda são bastante incipientes. Além disso, como já foi dito, existem poucas registros de ocorrências de espécimes, o que pode dificultar ainda mais o estudo detalhado destes ácaros.

As informações comportamentais sobre os Opilioacarida se resumem aos itens alimentares, como restos de invertebrados mortos e pólen, que foram encontrados no sistema digestivo de algumas espécies australianas (WALTER; PROCTOR, 2013), ou por observações feitas em laboratório (KLOMPEN, 2000; WALTER; PROCTOR, 1998). Estes animais têm o hábito de se esconder, procurando abrigo, principalmente quando na presença de luz incidente, além de utilizarem a primeira perna para o reconhecimento do ambiente. Seu tempo de vida é pouco conhecido, mas alguns espécimes chegaram a alguns meses de

vida, em laboratório (KLOMPEN, 2000; PALACIOS-VARGAS; VÁZQUEZ, 1988; VÁZQUEZ; PALACIOS-VARGAS, 1989). Sabe-se que os Opilioacarida apresentam um processo regenerativo, podendo recuperar seus apêndices perdidos após os eventos de muda (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2013; COINEAU; LEGENDRE, 1975; KLOMPEN, 2000), e também existe o relato de espécimes que apresentam processo de crescimento, mesmo após atingir a fase adulta, fato único entre os Parasitiformes (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2013). Já as informações sobre seu comportamento e ecologia em ambiente natural são esparsas e estão relacionadas, principalmente, à descrição do habitat em que foram encontrados. Há, ainda, um único relato sobre a coexistência de duas espécies, encontradas fazendo pequenas agregações no mesmo micro-habitat (BERNARDI; KLOMPEN; FERREIRA, 2014).

Embora os Opilioacarida sejam considerados cruciais para a elucidação de questões básicas sobre a origem e o parentesco entre os grandes grupos de ácaros, ainda existe um grande desconhecimento em relação a aspectos básicos referentes à taxonomia, ao comportamento e à ecologia desta ordem. Nesta perspectiva, no presente trabalho pretendeu-se não somente descrever novas espécies deste grupo presentes no Brasil, como também responder a algumas questões básicas sobre as relações filogenéticas entre os gêneros vivos. Por fim, objetivou-se compreender quais fatores ambientais, tais como temperatura e precipitação máxima e mínima locais, são responsáveis pela distribuição das espécies conhecidas.

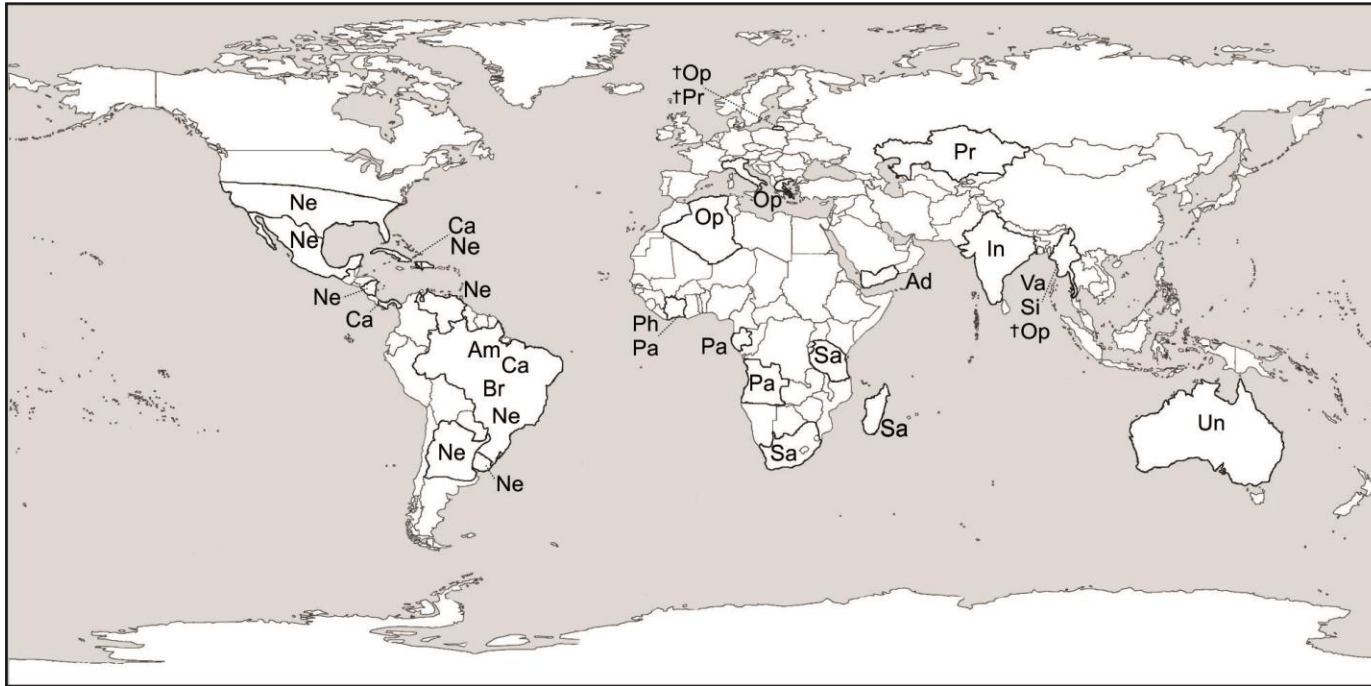


Figura 1 Países onde se tem a ocorrência de Opilioacarida registrada na literatura. Ad: *Adenacarus*; Am: *Amazonacarus*; Br: *Brasilacarus*; Ca: *Caribeacarus*; In: *Indiacarus*; Ne: *Neocarus*; Pa: *Panchaetes*; Ph: *Phalangiacarus*; Pr: *Paracarus*; Op: *Opilioacarus*; Sa: *Salfacarus*; Si: *Siamacarus*; Va: *Vanderhammenacarus*; Un: undescribed genus

Tabela 1 As espécies de Opilioacarida descritas e sua ocorrência no mundo

Gênero/Espécie	Região	País
<i>Adenacarus arabicus</i> (With, 1904)	Oriente Médio	Iêmen
<i>Amazonacarus setosus</i> Vázquez <i>et al.</i> 2014	América do Sul	Brasil
<i>Amazonacarus paraensis</i> Vázquez <i>et al.</i> 2014	América do Sul	Brasil
<i>Brazilacarus cocaris</i> Vázquez <i>et al.</i> 2014	América do Sul	Brasil
<i>Caribeacarus brasiliensis</i> Bernardi <i>et al.</i> 2013	América do Sul	Brasil
<i>Caribeacarus panamensis</i> Vázquez & Klompen, 2009	América Central	Panamá
<i>Caribeacarus armasi</i> Vázquez & Klompen, 2009	América Central	Cuba
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i> (Juvara-Bals & Baltac, 1977)	América Central	Cuba
<i>Indiacarus pratyushi</i> Das & Bastwade, 2007	Ásia	Índia
<i>Neocarus platensis</i> (Silvestri, 1905)	América do Sul	Argentina, Uruguai
<i>Neocarus caipora</i> Bernardi <i>et al.</i> 2014	América do Sul	Brasil
<i>Neocarus potiguar</i> Bernardi <i>et al.</i> 2012	América do Sul	Brasil
<i>Neocarus proteus</i> Bernardi <i>et al.</i> 2013b	América do Sul	Brasil
<i>Neocarus orghidani</i> (Juvara-Bals & Baltac, 1977)	América Central	Cuba
<i>Neocarus texanus</i> Chamberlin & Mulaik, 1942	América do Norte	EUA
<i>Neocarus bajacalifornicus</i> Vázquez & Klompen, 2002	América do Norte	México
<i>N. b. chamelaensis</i> Vázquez & Klompen, 2009	América do Norte	México
<i>Neocarus calakmulensis</i> Vázquez & Klompen, 2009	América do Norte	México
<i>Neocarus chactemalensis</i> Vázquez & Klompen, 2015	América do Norte	México
<i>Neocarus comalensis</i> Vázquez & Klompen, 2015	América do Norte	México
<i>Neocarus nohbecanus</i> Vázquez & Klompen, 2002	América do Norte	México
<i>Neocarus sinkaanensis</i> Vázquez & Klompen, 2002	América do Norte	México
<i>Neocarus veracruzensis</i> Vázquez & Klompen, 2009	América do Norte	México
<i>Neocarus nicaraguensis</i> Vázquez & Klompen, 2002	América Central	Nicarágua
<i>Neocarus ojustii</i> Lehtinen, 1980	América do Sul	Venezuela
† ? <i>Opilioacarus aenigmus</i> Dunlop <i>et al.</i> 2010	Europa [Eocene]	Âmbar Báltico

Tabela 1, conclusão

Gênero/Espécie	Região	País
† ? <i>Opilioacarusgroehni</i> Dunlop & Bernardi, 2014	Ásia [Cretaceous S.]	Âmbar de Burmese
<i>Opilioacarus segmentatus</i> With, 1902	Europa, África	Grécia, Argélia
<i>Opilioacarus italicus</i> With, 1904	Europa	Itália
<i>Panchaetes dundoensis</i> Naudo, 1963	África	Angola
<i>Paracarus hexophthalmus</i> (Redikorzev, 1937)	Ásia	Cazaquistão
<i>Panchaetes papillosus</i> (André, 1947)	África	Costa do Marfim
† <i>Paracarus pristinus</i> Dunlop <i>et al.</i> 2004	Europa [Eocene]	Âmbar Báltico
<i>Phalangi acarus broseti</i> Coineau & van der Hammen, 1979	África	Gabão
<i>Salfacarus dispar</i> van der Hammen, 1977	África	África do Sul
<i>Salfacarus lawrencei</i> van der Hammen, 1977	África	África do Sul
<i>Salfacarus antsiranensis</i> Vázquez & Klompen, 2010	África	Madagascar
<i>Salfacarus kirindiensis</i> Vázquez & Klompen, 2010	África	Madagascar
<i>Salfacarus legendrei</i> van der Hammen, 1977	África	Madagascar
<i>Salfacarus mahafaliensis</i> Vázquez & Klompen, 2010	África	Madagascar
<i>Salfacarus ranobensis</i> Vázquez & Klompen, 2010	África	Madagascar
<i>Salfacarus robustipes</i> van der Hammen, 1977	África	Madagascar
<i>Salfacarus tanzaniensis</i> van der Hammen, 1977	África	Tanzânia
<i>Siamacarus dalgeri</i> Leclerc, 1989	Ásia	Tailândia
<i>Siamacarus withi</i> Leclerc, 1989	Ásia	Tailândia
<i>Vanderhammenacarus deharvengi</i> Leclerc, 1989	Ásia	Tailândia
espécies não descritas Walter & Proctor (1998)	Oceania	Austrália

3 OBJETIVOS

Os relatos de ocorrências geográficas e as descrições de espécies têm grande importância, já que melhoram o conhecimento a respeito da biodiversidade e auxiliam na tomada de decisões que visam à proteção de grupos ameaçados de extinção e raros. Entretanto, apesar de relevantes, estas informações pouco têm a acrescentar a respeito da biologia e da ecologia dos organismos. Com exceção de poucos trabalhos, as informações taxonômicas são praticamente todo o conhecimento que se tem a respeito da ordem Opilioacarida. Outras questões relevantes relacionadas a filogenia, biogeografia e ecologia, dentre outras, ainda permanecem completamente desconhecidas, sendo necessários investimentos para que se possa esclarecê-las. Tendo em vista a existência de grandes lacunas no conhecimento dos Opilioacarida, além de esta ordem apresentar características que fazem dela um interessante modelo para se testar algumas hipóteses biogeográficas e ecológicas (como ampla distribuição geográfica e baixa mobilidade), com a presente tese o intuito foi o de avançar sobre as seguintes questões:

- a) Qual a relação filogenética entre os gêneros *Salfacarus*, *Panchaetes*, *Opilioacarus*, *Caribeacarus*, *Amazonacarus*, *Neocarus* e espécies não descritas da Austrália e do Brasil?
- b) A proposta atual agrupa as espécies em gêneros que correspondem a clados monofiléticos?
- c) Quais gêneros e espécie de Opilioacarida estão presentes no território no brasileiro?
- d) Qual a amplitude de distribuição observada para cada um dos gêneros de Opilioacarida no mundo?

- e) Qual a amplitude de distribuição potencial de habitats adequados ambientalmente observada para cada um dos gêneros de Opilioacarida no mundo?
- f) Existe sobreposição entre as áreas potencialmente adequadas ambientalmente e os nichos ambientais ocupados pelos gêneros de Opilioacarida no mundo?
- g) Gêneros próximos filogeneticamente apresentam maior conservação de seus nichos do que gêneros filogeneticamente distantes?

4 HIPÓTESES

- a) Como já indicado em trabalhos anteriores (BERNARDI et al., 2013b; HARVEY, 1996), acreditamos que os gêneros de Opilioacarida não estejam agrupados respeitando-se clados monofiléticos porque ainda não foram feitas análises filogenéticas por meio do uso de critérios, tais como o de parcimônia, e não se sabe quais caracteres são mais adequados para a definição dos gêneros. Assim, grupos de espécies, provavelmente, estão separados ou foram agrupados de forma arbitrária.
- b) Apesar de se conhecerem poucas ocorrências de Opilioacarida, estes organismos estão distribuídos por diversos tipos climáticos, em que está presente uma grande diversidade de habitat. Dessa forma, espera-se encontrar grandes áreas potencialmente adequadas ambientalmente para as espécies deste grupo. Áreas estas que devem abranger territórios muito maiores do que aqueles ocupados pelas espécies conhecidas, estando estes localizados, principalmente, na região intertropical, onde está a maior parte das ocorrências conhecidas.

- c) A sobreposição de áreas potencialmente adequadas ambientalmente entre os gêneros de Opilioacarida deve ocorrer mesmo para aqueles que são separados por grandes distâncias geográficas ou filogenéticas, já que as espécies já descritas ocupam habitats semelhantes, como é o caso das regiões áridas do sul dos Estados Unidos e do nordeste brasileiro, onde são encontradas espécies do gênero *Neocarus*, e porções do continente, onde está presente o gênero *Salfacarus*. Mas, devido à teoria do sinal filogenético, espera-se que espécies filogeneticamente próximas tenham maior sobreposição nas áreas potencialmente adequadas ambientalmente.

REFERÊNCIAS

- BEAULIEU, F. et al. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: ZHANG, Z.-Q. (Ed.) . **Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Zootaxa)**. Auckland: Magnolia Press, 2011. v. 3148p. 123–128.
- BERNARDI, L. F. O. et al. Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. **Invertebrate Systematics**, v. 27, p. 294–306, 2013a.
- BERNARDI, L. F. O. et al. A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. **ZooKeys**, v. 358, p. 69–89, 2013b.
- BERNARDI, L. F. O.; KLOMPEN, H.; FERREIRA, R. L. Adult growth in Opilioacaridae With 1904 (Acari: Parasitiformes: Opilioacarida). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 1904, n. 6, p. 788–790, 2013.
- BERNARDI, L. F. O.; KLOMPEN, H.; FERREIRA, R. L. *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from Brazilian Amazon caves. **Acarologia**, v. 54, n. 1, p. 47–56, 2014.
- BERNARDI, L. F. O.; ZACARIAS, M. S.; FERREIRA, R. L. A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Acari: Opilioacarida) from Brazilian caves and karst areas. **Zootaxa**, v. 68, p. 53–68, 2012.
- CALUGAR, A. Effect of pollution with cement dust on the edaphic gamasid mite fauna (Acari: Gamasina) in different forest ecosystems from Romania. **Acarologia**, v. 53, n. 2, p. 151–161, 2013.
- CAMIN, J. H.; CLARK, G. M.; BOURDEAU, F. G. **The palpal “tined seta” in the Mesostigmata, a homologue of the palpal claw in the Onychopalpida (Acarina)** (E. C. Becker, Ed.) Proceedings of the 10th International Congress of Entomology. Montreal: Mortimer, 1958
- CHAMBERLIN, R. V; MULAİK, S. On a new family in the Notostigmata. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 55, p. 125–131, 1942.

COINEAU, Y.; LEGENDRE, R. Sur un mode de regeneration appendiculaire inedit chez les Arthropodes : la regeneration des pattes marcheuses chez les Opilioacaridés (Acari: Notostigmata). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, v. 280, p. 41–43, 1975.

COINEAU, Y.; VAN DER HAMMEN, L. The postembryonic development of Opilioacarida, with notes on new taxa and on a general model for the evolution. In: **Proceedings of 4th International Congress of Acarology**. p. 437–441.

DAS, N. P. I.; BASTAWADE, D. B. The first report of the Acarina suborder Opilioacarida from India, with description of new genus *Indiacarus* and a new species *Indiacarus pratyusshi*. **Acarologia**, v. 47, n. 1-2, p. 3–11, 2006.

DUNLOP, J. A.; ALBERTI, G. The affinities of mites and ticks: a review. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 46, n. 1, p. 1–18, 4 set. 2007.

DUNLOP, J. A.; BERNARDI, L. F. O. An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 9, p. 759–763, 16 jul. 2014.
GRANDJEAN, F. Un acarien synthétique: *Opilioacarus segmentatus* With. **Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord**, v. 27, p. 413–444, 1936.

HARVEY, M. S. Small arachnids and their value in Gondwanan biogeographic studies. In: HOPPER, S. D. (Ed.) . **Gondwanan heritage: past, present and future of the western Australian biota**. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, 1996. p. 155–162.

JUVARA-BALS, I.; BALTAC, M. Deux nouvelles espèces d'*Opilioacarus* (Acarina: Opilioacarida) de Cuba. In: ORGHIDAN T et al. (Eds.). **Résultats des Expéditions Biospéologiques Cubano-Roumaines á Cuba**. Bucuresti: Academiei Republicii Socialiste Romania, 1977. p. 169–184.

KAISER, T.; ALBERTI, G. The fine structure of the lateral eyes of *Neocarus texanus* Chamberlin and Mulaik , 1942 (Opilioacarida, Acari, Arachnida, Chelicerata). **Protoplasma**, v. 163, p. 19–33, 1991.

KLOMPEN, H. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyridus* (Parasitiformes: Neothyridae). **Acarologia**, v. 50, n. 2, p. 269–285, 30 jun. 2010.

KLOMPEN, H.; LEKVEISHVILI, M.; BLACK, W. C. Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 43, n. 3, p. 936–951, jun. 2007.

KLOMPEN, H.; VÁZQUEZ, M. M.; BERNARDI, L. F. O. Post-embryonic development in the mite suborder Opilioacarida, with notes on segmental homology in Parasitiformes (Arachnida). **Experimental and Applied Acarology**, v. 67, n. 2, p. 183–207, 2015.

KLOMPEN, J. S. H. Prelarva and larva of *Opilioacarus* (Neocarus) *texasus* (Chamberlin and Mulaik) (Acari: Opilioacarida) with notes on the patterns of setae and lyrissures. **Journal of Natural History**, v. 34, p. 1977–1992, 2000.

LECLERC, P. Considerations paleobiogeographiques a propos la decouverte en Thaïlande d'opilioacariens nouveaux (Acari - Notostigmata). **Compte rendu dès seances de la Société Biogéographie**, v. 65, n. 4, p. 162–174, 1989.

LEHTINEN, P. T. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. In: DUSBÁBEK, F.; BUKVA, V. (Eds.). **Modern Acarology**. Prague: The Hague, 1991. v. 2p. 101–113.

LINDQUIST, E. E.; KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. Classification. In: KRANTZ, G.; WALTER, D. E. (Eds.). **A Manual of Acarology**. Third Edit ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 97.

MURRELL, A. et al. Relationships among the three major lineages of the Acari (Arthropoda: Arachnida) inferred from small subunit rRNA: parphyly of the Parasitiformes with respect to the Opilioacariformes and relative rates of nucleotide substitution. **Invertebrate Systematics**, v. 19, p. 383–389, 2005.

NAUDO, M. H. Acariens Notostigmata de l'Angola. **Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola**, v. 29, p. 13–24, 1963.

PALACIOS-VARGAS, J. G.; VÁZQUEZ, M. M. Primer registro de acaros del orden Opilioacarida en Nicaragua. **Revista Nicaraguense de Entomologia**, v. 4, p. 45–49, 1988.

PEPATO, A. R.; KLIMOV, P. B. Origin and higher-level diversification of acariform mites – evidence from nuclear ribosomal genes, extensive taxon sampling, and secondary structure alignment. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, p. 178–198, 2015.

PEPATO, A. R.; ROCHA, C. E. F.; DUNLOP, J. A. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. **BMC Evolutionary Biology**, v. 10, p. 1–23, 2010.

REDIKORZEV, V. Eine neue Opilioacarus-Art. **Zoologischer Anzeiger**, v. 118, p. 10–12, 1937.

SILVESTRI, F. Note Aracnologiche I-III. **Redia**, v. 2, p. 239–261, 1905.

VAN DER HAMMEN, L. Studies on Opilioacarida (Arachnida) I. Description of *Opilioacarus texanus* (Chamberlin & Mulaik) and revised classification of the genera. **Zoologische Verhandelingen**, n. 86, p. 1–80, 1966.

VAN DER HAMMEN, L. Studies on Opilioacarida (Arachnida) II. Redescription of *Paracarus hexophtalmus* (Redikorzev). **Zoologische Mededelingen**, v. 43, n. 5, p. 57–76, 1968.

VAN DER HAMMEN, L. Studies on Opilioacarida (Arachnida) III. *Opilioacarus platensis* Silvestri, and *Adenacarus arabicus* (With). **Zoologische Mededelingen**, v. 44, n. 8, p. 113–131, 1969.

VAN DER HAMMEN, L. Studies on Opilioacarida (Arachnidea) IV. The genera *Panchaetes* Naudó and *Salfacarus* gen. nov. **Zoologische Mededelingen**, v. 51, n. 4, p. 43–78, 1977.

VÁZQUEZ, M. M.; ARAÚJO, M. S. DE; FERES, R. J. F. A new genus and two new species of Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) from Amazonia, Brazil with a key to world genera. **Zootaxa**, v. 3814, n. 2, p. 151–176, 2014.

VÁZQUEZ, M. M.; ARAÚJO, M. S. DE; FERES, R. J. F. *Brasilacarus cocaris* (Acari: Opilioacaridae), a new genus and species from Amazonia, Brazil. **Zootaxa**, v. 3915, n. 3, p. 375–389, 2015.

VÁZQUEZ, M. M.; KLOMPEN, H. The family Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) in North and Central America, with description of four new species. **Acarologia**, v. 42, p. 299–322, 2002.

VÁZQUEZ, M. M.; KLOMPEN, H. New species of new world Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. **Zootaxa**, n. 2061, p. 23–44, 2009.

VÁZQUEZ, M. M.; KLOMPEN, H. The genus *Salfacarus* (Acari: Opilioacarida) in Madagascar. **Zootaxa**, v. 21, n. 2482, p. 1–21, 2010.

VÁZQUEZ, M. M.; KLOMPEN, H. The family Opilioacaridae (Parasitiformes: Opilioacarida) in Mexico, description of two new species and notes on biology and geographical distribution. **Zootaxa**, v. 3957, n. May, p. 535–552, 2015.

VÁZQUEZ, M. M.; PALACIOS-VARGAS, J. G. Algunas observaciones sobre el comportamiento de los acaros Opilioacaridos (Acari: Notostigmata). **Revista Nicaraguense de Entomología**, v. 6, p. 1–6, 1989.

WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari. **Experimental & Applied Acarology**, v. 22, p. 39–50, 1998.

WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. **Mites: Ecology, Evolution & Behaviour**. Second edi ed. New York/London: Springer, 2013.

WITH, C. J. The Notostigmata, a new suborder of Acari. **Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Foreningi Kjøbenhavn**, p. 137–192, pl. 134–136, 1904.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1

Primeira análise sobre a filogenia de ácaros Opilioacarida (Arachnida: Parasitiforme) e a descrição de um novo gênero e uma nova espécie brasileira

Artigo apresentado nas normas da revista ZOOTAXA (Versão para submissão)

RESUMO

Apesar de sua importância como um dos grupos fundamentais para o entendimento das relações filogenéticas entre os Parasitiformes, os Opilioacarida nunca foram submetidos a uma análise visando compreender as relações entre os gêneros desta ordem. Dessa forma, o presente trabalho foi realizado com o objetivo de propor uma primeira análise cladística para a Ordem, utilizando caracteres morfológicos. Tal análise mostrou que os gêneros *Neocarus*, *Caribeacarus* e *Brasilacarus* são parafiléticos em relação a *Amazonacarus*, e *Salfacarus* e *Panchaetes* não apresentam caracteres suficientes para serem considerados gêneros distintos. Já as relações entre *Indiacarus*, *Phalangiacarus* e *Opilioacarus* não são claras, tendo sido obtida uma politomia entre eles. No intuito de se buscar uma classificação que resulte em agrupamentos monofiléticos, é proposto que os gêneros *Amazonacarus*, *Caribeacarus* e *Brasilacarus* sejam sinonimizados a *Neocarus*; que *Salfacarus* seja sinonimizado a *Panchaetes* e o agrupamento politômico que inclui *Indiacarus* e *Phalangiacarus* seja sinonimizado a *Opilioacarus*, resultando, ao final, em somente três gêneros válidos, *Neocarus*, *Panchaetes* e *Opilioacarus*. Além da construção de uma análise comparativa realizada entre os grupos de espécie, é apresentada a descrição de um novo gênero para espécimes coletados no Brasil que, nesta análise, é grupo irmão de espécies ainda não descritas da Austrália.

Palavras-chave: Taxonomia. Morfologia. Opilioacaridae. Acari.

ABSTRACT

Despite its importance as one of the key groups for understanding the phylogenetic relationships among Parasitiformes, the Opilioacarida have never been subjected to an analysis aimed at understanding the relationships among genera of this order. Thus, this paper aims to propose a first cladistic analysis for the Order, using morphological characters. Such an analysis shows that genera *Neocarus*, *Caribeacarus* and *Brasilacarus* are paraphyletic in relation to *Amazonacarus*; *Salfacarus* and *Panchaetes* not have enough characters to be considered distinct genera, and relations among *Indiacarus*, *Phalangiacarus* and *Opilioacarus* are unclear, a polytomy being obtained among them. In order to seek a classification that results in monophyletic groups, it is proposed that the genera *Amazonacarus*, *Caribeacarus* and *Brasilacarus* are synonymized to *Neocarus*; that *Salfacarus* is synonymized to *Panchaetes*; and the polytomous grouping that includes *Indiacarus* and *Phalangiacarus* are synonymized to *Opilioacarus*, the end result being only 3 valid genera, *Neocarus*, *Panchaetes* and *Opilioacarus*. Besides the construction of a comparative analysis among the species groups, the description of a new genus for specimens collected in Brazil is presented that, in this analysis, is a sister group of undescribed species in Australia.

Keywords: Taxonomy. Morphology. Opilioacaridae. Acari.

1 INTRODUÇÃO

A ordem Opilioacarida With 1904 é uma das menores dentre os ácaros, apresentando somente 46 espécies e uma subespécie descrita (Dunlop & Bernardi 2014; Vázquez & Klompen 2015). Apesar do pequeno número de espécies, este grupo pode ser uma das peças fundamentais para a reconstituição da filogenia dos Parasitiformes, pois apresenta características morfológicas consideradas primitivas (Grandjean 1936; van der Hammen 1970), como, por exemplo, opistossoma com remanescentes fracamente demarcados da segmentação primária do corpo, dois ou três pares de ocelos (exceto para ausência de ocelos nas espécies de *Siamacarus* Leclerc 1989), tarso dividido em todas as pernas, um par de garras tarsais presentes nos palpos, corpo volumoso e capacidade de ingerir partículas sólidas como alimentos (Walter & Harvey 2009).

Apesar de os Opilioacarida terem sido assinalados, em alguns trabalhos, como um grupo distinto e basal aos ácaros, recentemente, estudos filogenéticos, tanto com o uso de morfologia como molecular, dão suporte para a hipótese de que Opilioacarida é parte dos Parasitiformes (Klompen 2010; Klompen *et al.* 2007, 2015; Murrell *et al.* 2005; Pepato & Klimov 2015; Pepato *et al.* 2010; Shultz 2007). Além disso, os Opilioacarida apresentam um escasso registro fóssil, com dois espécimes datando do eoceno (ca. 44–49 Ma) (Dunlop *et al.* 2004, 2008) e um espécime do Cretáceo superior (ca. 99 MA) (Dunlop & Bernardi 2014). Tais registros têm datas semelhantes à de outros Parasitiformes, tais como Ixodida (Klompen & Grimaldi 2001), sendo relativamente recentes quando comparados aos registros fósseis de Acariformes, que datam do Devoniano inferior (ca. 410 MA) (Dunlop *et al.* 2014).

O conhecimento atual sobre os Opilioacarida tem demonstrado que este grupo é encontrado, preferencialmente, em zonas tropicais e subtropicais, habitando uma grande diversidade de ambientes, tais como florestas úmidas,

regiões secas, cavernas, elevadas altitudes e algumas raras coletas de espécimes em cascas de árvores, dentre outros locais. O grupo é amplamente distribuído no mundo, com registros em 25 países (Estados Unidos, México, Cuba, Porto Rico, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Brasil, Argentina, Uruguai, Itália, Grécia, Argélia, Angola, Gabão, Madagascar, Costa do Marfim, Tanzânia, África do Sul, Iêmen, Cazaquistão, Índia, Tailândia e Austrália) e em todos os continentes, exceto a Antártida (e.g. Bernardi *et al.* 2012, 2013a, 2014; Coineau & van der Hammen 1974; Das & Bastawade 2006; Juvara-Bals & Baltac 1977; Thaler & Knoflach 2002; Vázquez & Klompen 2009, 2010, 2015; Vázquez *et al.* 2014, 2015; Walter & Proctor 1998). A maior parte das espécies é encontrada nas Américas, com destaque para o Brasil (oito espécies) e o México (sete espécies e uma subespécie) (e.g. Dunlop & Bernardi 2014; Vázquez & Klompen 2015; Vázquez *et al.* 2015).

Mesmo com o aumento significativo no número de espécies e gêneros descritos nos últimos 15 anos (mais de 25 espécies e 4 novos gêneros), pouco se tem feito para se compreender as relações filogenéticas dentro deste grupo. Apesar de os novos gêneros recentemente descritos apresentarem caracteres únicos para as suas espécies, eles compartilham características que previamente já haviam sido utilizadas como diagnósticas para outros gêneros, o que faz com que algumas diagnoses sejam pouco consistentes e confusas. Como exemplo disso podem ser citados os gêneros *Amazonacarus* e *Caribeacarus*, que compartilham um grande número de setas foliadas (tipo *d*) nos palpos (Vázquez & Klompen 2009; Vázquez *et al.* 2014). Isso também ocorre em gêneros mais antigos, como é o caso *Panchaetes* e *Salfacarus*, considerados distintos apenas devido à presença de coronídiás em outros segmentos da perna que não no telotarsus. Este caráter, no entanto, aparentemente é homoplásico, já que está presente em algumas espécies do gênero *Neocarus* (Bernardi *et al.* 2013a).

Situações como as anteriormente citadas acabam por tornar os Opilioacarida uma pequena ordem, de poucas espécies, mas com relações filogenéticas não esclarecidas e gêneros com diagnose pouco clara.

As únicas hipóteses acerca da filogenia do Opilioacarida e as relações entre seus gêneros foram propostas por van der Hammen (1970) e Harvey (1996). Mais recentemente, Bernardi e colaboradores (2013) apresentaram uma relação cladística das espécies de *Caribeacarus*, mas nenhuma inferência a respeito da relação deste grupo com outros gêneros foi feita.

Apesar de van der Hammen (1970) ter proposto a primeira filogenia para o grupo, esta análise foi baseada em apenas seis caracteres e o resultado obtido, como descrito pelo próprio autor, é baseado em uma classificação fenética, mesmo porque, no momento da elaboração deste estudo, não estavam disponíveis as ferramentas que, atualmente, são utilizadas para análises filogenéticas. Harvey (1996), apesar de utilizar técnicas recentes de cladística para a sua reconstituição filogenética, não apresenta os caracteres utilizados para a sua análise e os resultados entram em confronto direto com a hipótese proposta por van der Hammen (1970). Para Harvey (1996), na base dos Opilioacarida estão gêneros com nenhuma ou poucas setas nos segmentos opistossomais (*Paracarus* e *Siamacarus*), havendo um progressivo aumento no número de setas que culminaria nos gêneros com setas em todos os segmentos (*Salfacarus* e *Panchaetes*). Já para van der Hammen (1970), a presença de setas em todos os segmentos opistossomais seria um caráter plesiomórfico e não apomórfico.

Devido à ausência de uma análise cladística prévia dos Opilioacarida e a utilização de caracteres controversos na proposição de novos gêneros, o presente trabalho foi realizado no intuito de investigar as relações filogenéticas entre oito gêneros conhecidos de Opilioacarida (*Neocarus*, *Caribeacarus*, *Amazonacarus*, *Brasilacarus*, *Opilioacarus*, *Palangiacarus*, *Salfacarus* e *Panchaetes*) e algumas espécies não descritas da Austrália e da América do Sul, como um esforço inicial

para se tentar estabelecer uma classificação natural, que seja reflexo das relações entre as espécies. Além disso, é apresentada a descrição de um novo gênero baseado em espécimes coletados no Brasil e nos resultados obtidos na classificação cladística aqui apresentada.

2 MATERIAL E METODOS

2.1 Material examinado

Foram incluídas na análise filogenética, no total, 45 espécies de Opilioacarida e, como grupo externo, optou-se por utilizar duas espécies de Holothyrida (*Diplothyrus schubarti* Lehtinen 1999 e *Diplothyrus lecorrei* Klompen 2010), uma espécie de Ixodida (*Amblyomma americanum* (Linnaeus, 1758)) e uma espécie de Mesostigmata (*Lasioseius alli* Chant). Foram utilizadas quatro espécies de *Salfacarus*, uma espécie de *Phalangi acarus*, sete espécies de *Neocarus* e duas espécies de *Caribeacarus*, além das espécies de *Diplothyrus*, de *Amblyomma* e *Lasioseius*, que se encontram depositadas na Ohio State University Acarology Collection (OSAL), Museum of Biological Diversity, Columbus, OH, USA. Ainda, 12 espécies de *Neocarus*, uma espécie de *Caribeacarus*, uma espécie de um novo gênero de Opilioacarida descrito neste trabalho, além de três espécies não descritas de um novo gênero da Austrália, que se encontram depositadas na Arachnology Collection at Western Australian Museum, Austrália. Os gêneros *Indiacarus*, *Opilioacarus*, *Brasilacarus* e *Amazonacarus* tiveram seus caracteres examinados a partir de dados presentes na literatura e por informações cedidas pelos autores da descrição das espécies.

O exame dos caracteres e a descrição do novo gênero foram realizados por meio de espécimes montados em lâminas e lamínulas. Devido ao grande volume corporal dos espécimes, estes foram dissecados e clareados em ácido láctico ou solução de Nesbitt, sendo, posteriormente, montados utilizando-se meio de Hoyer.

A preparação dos desenhos dos novos gêneros e o exame dos caracteres presentes na morfologia externa que foram utilizados na confecção da matriz

foram realizados com o auxílio de um microscópio Zeiss Axioscope 3 com contraste de fase, conectado a uma câmara clara; as medidas foram tomadas por meio de uma ocular milimetrada e são apresentadas em micrômetros (μm).

A nomenclatura das setas e de outros caracteres morfológicos segue os estudos de van der Hammen (1969, 1976) e Vázquez e Klompen (2002, 2009). A segmentação corporal e a homologia de algumas estruturas, como as setas *St1*, *St2*, *St3* e *St5*, seguem as ideias publicadas Klompen, Vázquez e Bernardi (2015). A terminologia utilizada para as setas esternais é uma proposta que visa unificar a nomenclatura utilizada em todos os Parasitiformes (Klompen *et al.* 2015).

A abreviação dos estágios de desenvolvimento utilizada no texto segue trabalhos previamente publicados (e.g. Bernardi *et al.* 2013a; Klompen *et al.* 2015; Vázquez & Klompen 2009) e são: PN= protoninfa, DN= deutoninfa, TN= tritoninfa, F= fêmea e M= macho.

Para a construção da matriz, os caracteres foram tratados preferencialmente como binários, mas alguns deles podem apresentar mais de dois estados (caráter multiestado). A montagem da matriz com a lista de caracteres morfológicos foi realizada com o auxílio do software livre vSysLab (Johnson 2010). Os terminais que apresentaram caracteres que não puderam ser observados foram marcados como “?” e aqueles que apresentaram caracteres de estado inaplicável foram marcados como “--”. Todos os caracteres foram tratados como não aditivos.

2.2 Análise cladística

A busca pela árvore mais parcimoniosa foi conduzida no programa TNT v1.1 (Goloboff *et al.* 2008b), utilizando-se do algoritmo *New Technology Search*, adotando-se a configuração padrão com algumas modificações da seguinte forma: *Sectorial search* (Goloboff 1999) em modo “default”; *Ratchet* com 200 interações e perturbação de fase ajustada para 8 em

ambos, “up-weighting” e “down-weighting”; *Drift* (Goloboff 1999), com 20 ciclos, e 10 turnos para *Tree Fusing* (Goloboff 1999). Este procedimento foi repetido até que o comprimento mínimo fosse atingido cem vezes. *Random seed* foi definido para 0.

Para o processo de busca da árvore mais parcimoniosa, os caracteres foram submetidos à análise aplicando pesagem implícita. Nesta análise são atribuídos diferentes pesos contra as homoplasias durante a busca pelas árvores e isto é feito de acordo com o valor encontrado para a constante k (quanto menor for o valor de k , mais elevada a resistência contra homoplasia) (Goloboff 1993; Goloboff *et al.* 2008a). Para o cálculo da constante k , foi utilizado o script (setk.run) desenvolvido pelo Dr. Salvador Arias, que calcula, quando carregado no programa TNT, o valor mais adequado para esta constante, tendo como base a matriz de dados a ser utilizada. Para este estudo, o valor de k obtido foi de 6,875.

Para o cálculo de suporte dos ramos obtidos na análise cladística foi utilizado “Symmetric Resampling analysis”, com auxílio do programa TNT, utilizando-se o módulo de busca tradicional (com parâmetros em “default”) e 1.000 réplicas.

O cladograma obtido durante as análises foi tratado visualmente no programa Winclada v1.00.08 (NIXON, 1999-2002) e, posteriormente, em um programa de edição de imagem. Para o cladograma final, as sinapomorfias estão representadas por círculos pretos e as homoplasias, por círculos brancos. Somente as mudanças não ambíguas são mostradas.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Um total de 76 caracteres foi delimitado, dos quais 11 eram pertencentes ao palpo, 2 ao subcapitulum, 17 a quelicera, 2 ao prossoma, 12 ao opistossoma, 17 à região externa e genital, 2 ao ovopositor e 13 às pernas (Apêndice I). A codificação dos caracteres é apresentada em uma matriz e mostrada em detalhes no Apêndice III.

A análise com pesagem implícita resultou em três cladogramas igualmente parcimoniosos e a topologia da árvore gerada pelo consenso estrito é mostrada na Figura 1. A análise de reamostragem simétrica retornou uma árvore na qual não foi encontrado suporte para grandes clados, mostrando uma grande politomia entre *Opilioacarus*, *Phalangiacarus* e *Indiacarus*, e também uma politomia para e as espécies dos gêneros não descritos da Austrália e Brasil (Figura 2).

A partir do cladograma gerado pela análise foi possível reconhecer que os gêneros de Opilioacarida foram criados, em sua maioria, baseando-se em homoplasias, ou, então, por autoapomorfias que sustentam ramos terminais ou espécies inseridas dentro de grandes clados monofiléticos. Alguns gêneros, como *Caribeacarus*, *Neocarus* e *Brasilacarus*, são constituídos de agrupamentos parafiléticos e suas classificações são revistas a seguir.

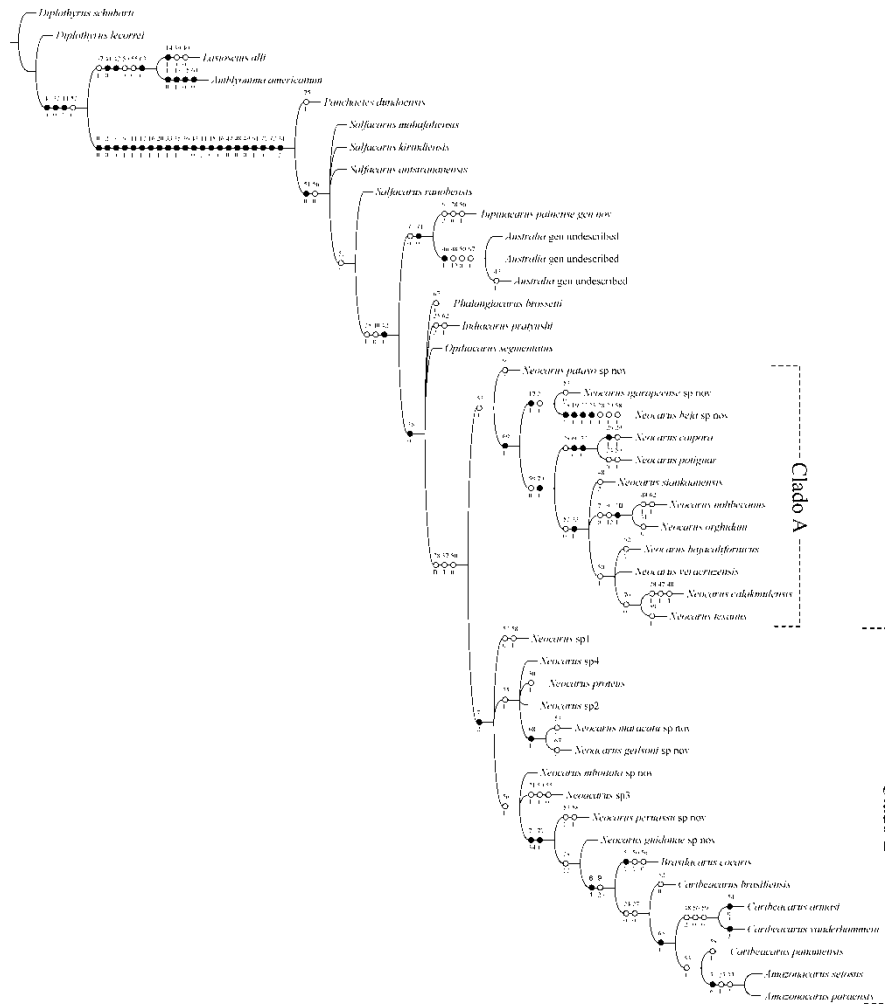


Figura 1 Consenso estrito de seis árvores igualmente parcimoniosas (194 passos, CI = 52, RI = 78) obtidas a partir de pesagem implícita (as novas espécies correspondem àquelas que estão descritas no artigo 3, sendo seus nomes apresentados aqui para facilitar o entendimento do resultado)

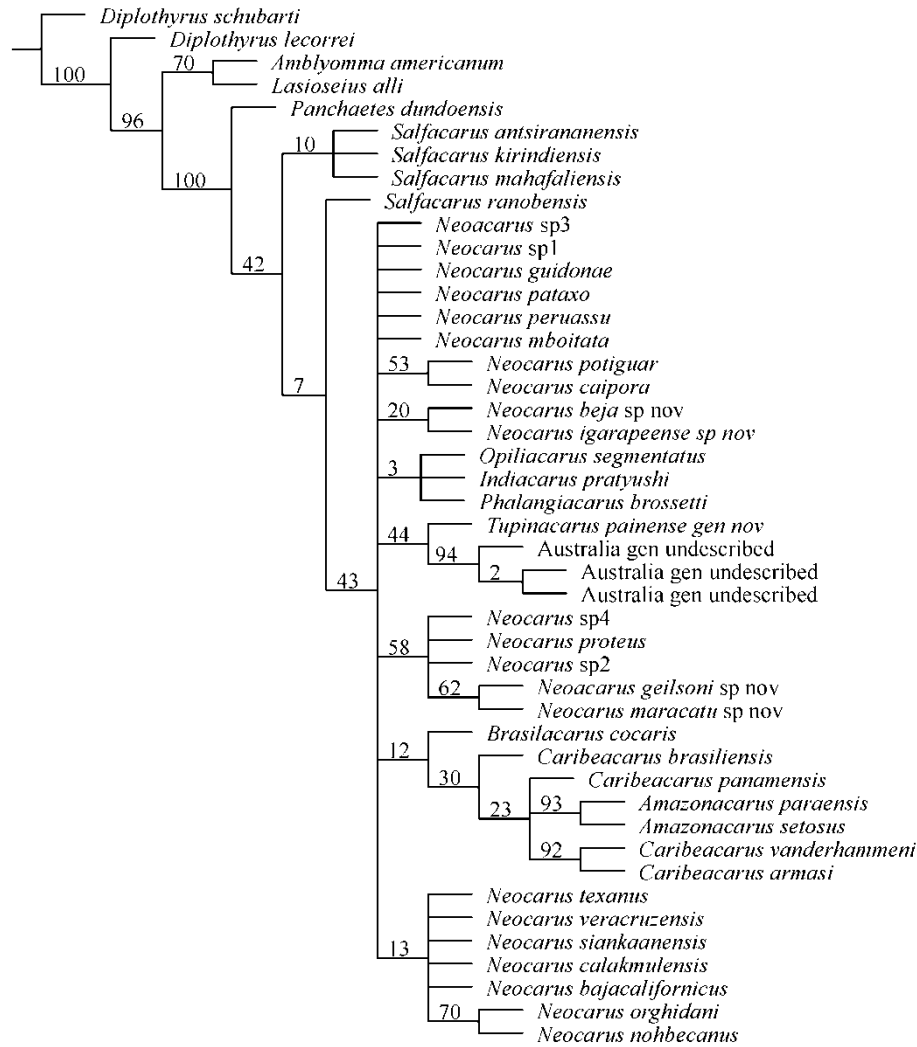


Figura 2 Valores para as frequências dos GC (reamostragem simétrica) são mostrados abaixo dos ramos. Ramos sem valores ou foram colapsados ou foram realocados pela amostragem simétrica (as novas espécies correspondem àquelas que estão descritas no artigo 3, sendo seus nomes apresentados aqui para facilitar o entendimento do resultado)

3.1 *Salfacarus* e *Panchetes*

A separação dos gêneros *Panchaetes* e *Salfacarus* foi proposta por van der Hammen (1977), tendo como princípio a presença de coronidia na tíbia II e IV (caracter 75). Tal característica seria exclusiva para as espécies *Panchaetes papilosus* André 1947 e *Panchetes dudoenensis* Naudó 1963, sendo estas estruturas ausentes em espécies de *Salfacarus*. Entretanto, como apresentado por Bernardi e colaboradores (2013a), atualmente se sabe que a presença de coronidia na tíbia II e IV não é uma característica exclusiva das espécies *P. papilosus* e *P. dudoenensis*, já que também ocorre em espécies de *Neocar*, tais como *N. proteus* Bernardi et al 2013 e pelo menos outras três espécies deste gênero não descritas da América do Sul, provenientes do nordeste e do sudeste brasileiro. Dessa forma, este caractere compreende uma homoplasia compartilhada por espécies de gêneros geograficamente e filogeneticamente distantes.

A análise cladística realizada neste trabalho evidenciou que *Salfacarus* e *Panchaetes* são separados por uma única característica homoplásica. Entretanto, tais gêneros compartilham, como caracteres sinapomorficos, a presença de setas papiliformes nas porções ventrais, laterais e dorsais de todos os segmentos opistosomais arranjados de forma irregular (caract. 36, 39, 40, 41 e 42). O caractere 42 é um importante sinapomorfia que sustenta todos os outros gêneros de Opilioacarida em um clado diferente de *Salfacarus* e *Panchaetes*. Nesta perspectiva, a presença de coronidias na tíbia II e IV passa a ser um caractere com pouca informação para a constituição de agrupamentos genéricos. Entretanto, a sua presença não deve ser descartada em análises morfológicas, pois este caractere pode ser importante e deve ser utilizado na diferenciação entre espécies. Tendo em vista que *Salfacarus* é parafilético em relação a *Panchaetes*, propõe-se aqui a invalidação do gênero *Salfacarus* e o retorno de

todas as espécies deste gênero para o gênero *Panchaetes*, criado por Naudo (1963). A lista de todas as espécies inclusas e a diagnose do gênero *Panchaetes* são apresentadas a seguir.

Panchaetes Naudo (1963)

Panchaetes papillosus **comb. nov.**(André, 1947)

Panchaetes dundoensis Naudo, 1963

*Panchaetes dispar***comb. nov.**(van der Hammen, 1977)

*Panchaetes lawrencei***comb. nov.** (van der Hammen, 1977)

*Panchaetes legendrei***comb. nov.** (van der Hammen, 1977)

*Panchaetes robustipes***comb. nov.** (van der Hammen, 1977)

*Panchaetes tanzaniensis***comb. nov.** (van der Hammen, 1977)

*Panchaetes antsiranensis***comb. nov.** (Vázquez & Klompen, 2010)

*Panchaetes kirindiensis***comb. nov.** (Vázquez & Klompen, 2010)

*Panchaetes mahafaliensis***comb. nov.**(Vázquez & Klompen, 2010)

*Panchaetes ranobensis***comb. nov.** (Vázquez & Klompen, 2010)

Diagnose do gênero

1. Dois pares de olhos presentes do escudo propodossomal.
2. Orgão de With membranoso e discoide.
3. Porções dorsais, ventrais e laterais dos principais segmentos do opistossoma (VII to XVIII) nas DN até os adultos com múltiplas setas papiliformes arranjadas irregularmente dentro dos segmentos.
4. Cinco ou seis setas foliadas (tipo *d*) no tarsu do palpo nos adultos.
5. Lobules das setas foliadas (tipo *d*) robustos e arredondados, nunca filiformes.
6. Seta *St1* em tamanho similar ao da seta *St5*.

7. Setas papiliformes nas pernas II, III e IV predominante em número, nas DN até adultos.

8. Setas longas (provavelmente sensoriais) ausentes em todas as pernas

3.2 *Phalangi acarus*, *Indiacarus* e *Opilioacarus*

A análise cladística realizada neste trabalho mostrou que *Opilioacarus* With 1902, *Phalangi acarus* Coineau & van der Hammen 1974 e *Indiacarus* Das & Bastawade 2007 estão incluídos em uma politomia. Apesar de esta politomia dificultar a interpretação das relações de parentesco entre estes gêneros, é pouco provável que cada um dos três ramos represente gêneros isolados, tendo em vista a presença de características compartilhadas pelas espécies. Dentre estas características, destaca-se a presença de setas papiliformes arranjadas em linha na porção dorsal do último segmento do opistossoma (caract. 38), 4 ou 5 setas foliadas (caract.7) com lóbulos largos (caract.8) no palpo. Além disso, algumas características diagnósticas do gênero *Indiacarus* são homoplásicas, ocorrendo também em espécies de *Neocarus* (e.g. múltiplas setas no segmento basal da quelícera e múltiplos dentículos no dígito móvel da quelícera). E as demais características presentes na descrição compreendem sinapomorfias para todos os Opilioacarida. Assim, não existem características sinapomórficas que possam definir *Indiacarus* como um gênero separado do restante dos gêneros presentes na politomia.

O gênero *Phalangi acarus* apresenta como única característica apomórfica o alongamento da perna I (2,8 vezes mais longo que o idiossoma = 5,6 mm). No entanto, o tamanho deste apêndice é muito variável entre as espécies de Opilioacarida, podendo atingir até 5,5 mm (2,5 vezes o tamanho do corpo) em espécimes de *Neocarus brasiliensis* (Bernardi *et al* 2013) e mais de 12 mm em *Siamacarus dalgeri* Leclerc 1989. Esta grande variação torna este

caractere indubitavelmente pouco informativo para a determinação genérica. Além disso, o alongamento de apêndices pode ser produto da seleção por pressões ecológicas específicas do ambiente no qual a espécie está inserida, como é o caso das espécies de *Siamacarus* descritas por Leclerc (1989). Espécies deste gênero são troglóbias (estritamente cavernícolas) e o alongamento de suas pernas provavelmente se deu em resposta às pressões seletivas impostas pelo meio subterrâneo (Leclerc 1989).

Tendo em vista a ausência de caracteres que justifiquem a separação entre os gêneros *Opilioacarus*, *Phalangiacarus* e *Indiacarus*, é proposta aqui a sinonimização de *Phalangiacarus* e *Indiacarus*, e a inclusão de suas respectivas espécies em *Opilioacarus*. As principais características diagnósticas para o gênero compreendem a presença de um par de setas ventrais e quatro ou cinco setas papiliformes dorsais arranjadas em linha, no segmento pré-anal do opitossoma. Entretanto, a presença de setas papiliformes arranjadas em linha no segmento pré-anal compreende um caractere homoplásico (que também ocorre em duas espécies terminais do clado 2 de *Neocarus*), sugerindo a hipótese de que este caractere tenha surgido de forma independente nos dois grupos de espécies.

Além disso, existe uma separação geográfica entre os gêneros, sendo *Neocarus* encontrado exclusivamente no continente americano (e.g. Bernardi *et al.* 2013b; van der Hammen 1969; Vázquez & Klompen 2002), enquanto *Opilioacarus* apresenta uma maior distribuição, sendo encontrado na região mediterrânea da Europa (Brignoli 1967; Thaler & Knoflach 2002), na África (Grandjean 1936) e na Índia (Das & Bastawade 2006). Nesta perspectiva, a separação de *Neocarus* e *Opilioacarus* é feita em caráter conservativo e o esclarecimento entre as relações filogenéticas destes gêneros, provavelmente, será mais bem elucidada por meio de análises que conciliem dados morfológicos e moleculares.

A lista de todas as espécies incluídas e a diagnose do gênero *Opilioacarus* são apresentadas a seguir.

Opilioacarus With 1902

Opilioacarus segmentatus With, 1902

Opilioacarus italicus With, 1904

Opilioacarus brosetti **comb. nov.** (Coineau & van der Hammen, 1979)

Opilioacarus pratyushi **comb. nov.** (Das & Bastwade, 2007)

†? *Opilioacarus aenigmus* Dunlop et al., 2010

† ? *Opilioacarus groehni* Dunlop & Bernardi, 2014

Diagnose do gênero

1. Dois pares de olhos presentes no escudo propodossomal.
2. Órgão de With membranoso e discoide.
3. Principais segmentos do opistossoma (VII to XVI) nas PN até nos adultos sem setas.
4. Segmento pré-anal com acréscimo de setas, iniciando com uma seta dorsal nas PN e chegando a quatro ou cinco setas nos adultos. Porção ventral do opistossoma sempre com um par de setas entre PN até adultos.
5. Cinco ou seis setas foliadas (tipo *d*) no tarso do palpo nos adultos.
6. Lobules das setas foliadas (tipo *d*) robustos e arredondados, nunca filiformes.
7. Seta *St1* em tamanho similar ao da seta *St5*.
8. Seta papiliforme nas pernas II, III e IV, predominante em números em relação aos demais tipos.
9. Setas longas (provavelmente sensoriais) ausentes em todas as pernas (exceto na espécie fóssil ?*Opilioacarus groehni*, que apresenta uma seta longa não identificada na perna IV).

3.3 *Neocarus*, *Caribeacarus*, *Amazonacarus* e *Brasilacarus*

O gênero *Neocarus* é suportado por três homoplasias (caract. 28, 37 e 50) sendo revertidas, posteriormente, em ramos terminais. Dois grandes clados estão presentes dentro deste gênero. O clado A é suportado por uma homoplasia (caract.53) e é constituído por espécies presentes na América do Sul (n=5) e nas Américas Central (n=1) e do Norte (n=6). O clado B é suportado por uma sinapomorfia (caract.7) e uma homoplasia (caract. 5), sendo composto, em grande maioria, por espécies brasileiras (n=14), mas também estão incluídas espécies de ilhas (n=2) e da porção continental (n=1) da América Central.

É consenso entre os autores que recentemente descreveram espécies deste grupo (e.g. Bernardi *et al.* 2013a; Vázquez & Klompen 2009; Vázquez *et al.* 2014) que as espécies presentes no clado A devem ser incluídas no gênero *Neocarus*. No entanto, o clado B, obtido com as análises do presente trabalho, sugere que algumas classificações recentes devem ser revistas, conforme se discutido a seguir.

O gênero *Caribeacarus* Vázquez and Klompen (2009), presente no clado B, mostrou-se parafilético em relação a *Amazonacarus*. No momento de descrição deste gênero, a presença de sete ou mais setas foliadas do tipo *d* no palpo foi utilizada como o caractere exclusivo e que definiria as espécies desse grupo, em oposição às espécies de *Neocarus*, que apresentariam apenas cinco setas foliadas do tipo *d* no palpo. Entretanto, como demonstrado na presente análise, onde estão incluídas algumas espécies ainda não descritas, nota-se que existe uma grande variação no número dessas setas. Espécies como *Neocarus mboitata* sp. nov, *Neocarus peruassu* sp. nov e *Neocarus guidonae* sp. nov apresentam de 6 a 8 ou de 7 a 9 setas foliadas do tipo *d* no palpo, respectivamente. Além disso, boa parte das espécies de *Neocarus* brasileiras conhecidas, tais como *N. proteus*, *N. potiguar*, *N. caipora* e outras ainda não

descritas, apresenta uma variação no número destas setas (5 ou 6 setas foliadas do tipo *d*). Estas variações não eram conhecidas no momento da proposição do gênero *Caribeacarus* (Bernardi *et al.* 2012, 2013a, 2014).

Dessa forma, é provável que o acréscimo de setas *d* no palpo tenha se dado de forma progressiva dentro de um clado monofilético, incluído dentro do gênero *Neocarus*, a partir de um ancestral em que o provável estado plesiomórfico seja 4 ou 5 setas foliadas do tipo *d*. Em função da condição de caractere contínuo, o número de setas *d* presentes no palpo não deve ser considerado como diagnóstico para a diferenciação de gêneros, apesar de apresentar informações importantes sobre a relação entre as espécies do clado B. Além disso, o número elevado de setas *d* no palpo é, provavelmente, um caractere homoplásico e o aumento em número dessas estruturas pode ter ocorrido duas vezes de forma independente em Opilioacarida, tendo em vista que as espécies *Siamacarus dalgeri* e *Siamacarus withi* apresentam 10 ou 11 setas deste tipo no palpo. Infelizmente, maiores conclusões a respeito da evolução deste caráter não podem ser feitas, já que a inclusão do gênero *Siamacarus* na análise não foi possível, devido à descrição relevante mas pouco informativa (em relação a muitos caracteres) apresentada por Leclerc (1989), além de os tipos deste gênero não terem sido localizados, o que faz da presente afirmação apenas um hipótese inicial.

Brasilacarus foi descrito, por Vázquez, Araújo e Feres (2015), como um gênero distinto dos demais grupos de espécies presentes no Brasil por apresentar uma característica distinta, que é a presença de setas do palpo com serrilhamento e refração luminosa, resgatada na análise como caractere autoapomórfico da espécie. Entretanto, a proposição de novos gêneros baseada somente em caracteres autoapomórficos não é aconselhada, pois eles não são informativos para a determinação das relações de parentesco entre espécies ou clados. Outros caracteres presentes nas espécie deste gênero (e.g. presença de três setas dorsais

no segmento pré anal e 8 *d*-type setae on palp) colocam este gênero em meio ao clado B de *Neocarus*, fazendo de *Brasilacarus* um gênero parafilético em relação a *Amazonacarus*.

Amazonacarus, descrito por Vázquez, Araújo e Feres (2014a), foi recuperado como um clado terminal dentro do clado B do gênero *Neocarus*. Os caracteres inicialmente propostos como diagnósticos para este gênero (6 ou 8 setas no segmento pré-anal) foram definidos como homoplasias na presente análise, com índice de retenção correspondente a 66. Outras características, tais como presença de uma seta com o topo em forma de coroa na perna I e um grande número e o formato de setas foliadas do tipo *d* no palpo, foram determinantes, incluindo as espécies de *Amazonacarus* dentro do clado de *Neocarus*, e não como um clado à parte.

A presença de múltiplas setas arranjadas em linha no segmento pré-anal do corpo, que ocorre em espécies do ramo terminal do clado B de *Neocarus* (no qual estão inseridos *Neocarus setosus* e *Neocarus paraensis*), é uma homoplasia, recuperada em espécies de *Opilioacarus*. Além disso, a presente análise demonstra que, ao contrário do que foi proposto por van der Hammen (1970), a presença de poucas setas na porção dorsal do segmento pré-anal pode vir a ser uma plesiomorfia em relação ao maior número de setas. Em algumas linhagens, como no caso de *Neocarus*, pode ocorrer o acréscimo de setas.

Os trabalhos que apresentam informações sobre a ontogenia de espécies de *Neocarus* e *Opilioacarus*, que têm múltiplas setas arranjadas em linha no segmento pré-anal (Coineau & van der Hammen 1974; Vázquez *et al.* 2014), demonstraram que existe um acréscimo gradual de setas ao longo do desenvolvimento, sendo o número máximo de setas somente atingido nos adultos. Tal condição sugere que os processos que levaram à origem deste caractere tenham sido semelhantes em ambos os grupos de espécies, mesmo que em momentos independentemente.

A grande diversidade de espécies, o grande número de novidades evolutivas e, principalmente, a falta de uma análise filogenética resultaram em uma grande confusão taxonômica envolvendo as espécies deste grupo. Além disso, as proposições de novos gêneros baseadas em características homoplásticas, autoapomórficas e pouco informativas também contribuíram para o quadro de incertezas taxonômicas no grupo.

Estudos moleculares podem auxiliar na compreensão das reais relações presentes dentro de clados morfologicamente muito diversos, como o caso de *Neocarus*. No entanto, até que dados dessa natureza sejam publicados, a proposição de novos gêneros baseados em homoplasias ou caracteres autoapomorficos deve ser evitada.

Neocarus compreende o gênero de maior complexidade morfológica dentre os Opilioacarida. O grande número de novidades evolutivas presentes em seus clados faz com que seu diagnóstico ainda permaneça confuso. Dessa forma, a lista de todas as espécies incluídas e uma tentativa de diagnose do gênero *Neocaruss* são apresentadas a seguir.

Neocarus Chamberlin & Mulaik, 1942

Neocarus platensis (Silvestri, 1905)

Neocarus texanus Chamberlin & Mulaik 1942

Neocarus vanderhammeni **comb. nov.** (Juvara-Bals & Baltac, 1977)

Neocarus orghidani **comb. nov.** (Juvara-Bals & Baltac, 1977)

Neocarus ojustii Lehtinen, 1980

Neocarus nicaraguensis Vázquez & Klompen, 2002

Neocarus nohbecanus Vázquez & Klompen, 2002

Neocarus sinkaanensis Vázquez & Klompen, 2002

Neocarus bajacalifornicus Vázquez & Klompen, 2002

Neocarus bajacalifornicus chamelaensis Vázquez & Klompen, 2009

- Neocarus calakmulensis* Vázquez & Klompen, 2009
- Neocarus veracruzensis* Vázquez & Klompen, 2009
- Neocarus armasi* **comb. nov.** (Vázquez & Klompen, 2009)
- Neocarus brasiliensis* **comb. nov.** (Bernardi, Silva, Zacarias, Klompen & Ferreira, 2013)
- Neocarus panamensis* Vázquez & Klompen, 2009
- Neocarus potiguar* Bernardi, Klompen & Ferreira, 2012
- Neocarus proteus* Bernardi, Klompen, Zacarias & Ferreira, 2013
- Neocarus caipora* Bernardi, Klompen & Ferreira, 2014
- Neocarus paraensis* **comb. nov.** (Vázquez, Araujo & Feres, 2014)
- Neocarus setosus* **comb. nov.** (Vázquez, Araujo & Feres, 2014)
- Neocarus cocaris* **comb. nov.** (Vázquez, Araujo & Feres, 2015)
- Neocarus chactemalensis* Vázquez & Klompen, 2015
- Neocarus comalensis* Vázquez & Klompen, 2015

Diagnose do gênero

1. Dois pares de olhos presentes no escudo propodossomal.
2. Orgão de With membranoso e discoide.
3. Principais segmentos do opistossoma (VII até XVI) nas PN, até nos adultos sem setas.
4. Espécies com apenas uma seta dorsal e duas setas ventrais no segmento pré-anal nas PN até os adultos, exceto pelas espécies *N. paraensis* e *N. setosus*, que apresentam um acréscimo de setas dorsais após o estágio de PN, chegando a apresentar 4 ou 5 setas.
5. Setas foliadas do palpo (tipo *d*) variável em número, podendo ter de 5 até 12.
6. Lóbulos das setas foliadas (tipo *d*), podendo ser robustos e arredondados ou filiformes.

7. Seta *St1* em tamanho similar ao da seta *St5*.
8. Seta papiliforme nas pernas II – IV predominante em número.
9. Setas longas (provavelmente sensoriais) ausentes em todas as pernas.

3.4 *Vanderhammenacarus e Siamacarus*

Tanto *Vanderhammenacarus* como *Siamacarus* foram descritos por Leclerc (1989), mas poucas informações e ilustrações correspondentes a detalhes da região genital, presença de coronidia, formato de setas e ovipositor, dentre outras, foram apresentadas pelo autor, o que dificulta a inclusão destas espécies neste trabalho. Entretanto, a presença de setas em todos os segmentos opistosomais em *Vanderhammenacarus* é um forte indicativo de que este gênero deve ser reavaliado e suas espécies possam pertencer a *Panchaetes*. Já o gênero *Siamacarus* apresenta dois caracteres únicos, a presença do órgão de With em formato bífido e de setas sensoriais (chamadas de tricobotrias por Leclerc no artigo de descrição) na porção ventral das pernas II, III e IV. Tais caracteres, provavelmente, validam o gênero e, como são únicos e bastante distintos das demais espécies, podem ser essenciais para uma revisão taxonômica da família e ser conclusivas sobre a correta classificação e elaboração de uma hipótese de parentesco para as espécies de *Siamacarus*. Infelizmente, tal revisão só seria possível com a análise de todos os instares desta espécie, o que possibilitaria compreender o desenvolvimento e avaliar a peculiaridade de cada estrutura.

3.5 *Tupiniacarus* n. gen. e as espécies Australianas

No presente estudo não se tem a intenção de apresentar a descrição do gênero no qual estão incluídas as espécies australianas, e uma análise mais detalhada será reservada para uma futura publicação. Entretanto, a presente

análise resgatou um único clado, sustentado por uma sinapomorfia (caract.74) e uma homoplasia (caract.7) em que estão inseridas as espécies australianas e o novo gênero aqui proposto para uma espécie brasileira. O gênero *Tupiniacarus* é sustentado por três homoplasias (caract.9, 28 e 56) e o clado com as espécies australianas sustentado por uma sinapomorfia (caract. 46) e três homoplasias (caract.48, 50 e 67).

A principal diferença entre as espécies australianas e brasileiras está no fato de que, em *Tupiniacarus*, as setas dorsais do opistossoma estão restritas somente ao segmento pré-anal, enquanto no grupo de espécies australianas estas setas se estendem por mais 3 ou 4 segmentos, não cobrindo toda a porção dorsal do opistossoma. Além disso, as espécies australianas são as únicas, dentro de Opilioacarida, que apresentam a seta *St1* modificada, sendo maior que duas vezes o tamanho das setas *St2*, *St3* e *St5*.

Apesar de estes gêneros apresentarem características que os colocam em um mesmo clado, no presente trabalho foi adotada uma classificação mais conservadora, separando ambos os gêneros tendo em vista a grande distância geográfica que os separa e a existência de características únicas presentes nas espécies australianas. Entretanto, análises futuras, especialmente utilizando métodos moleculares, podem auxiliar e aperfeiçoar esta classificação. A seguir é apresentada uma diagnose prévia para o gênero das espécies australianas e para *Tupiniacarus*. A descrição detalhada do novo gênero e da nova espécie brasileira é apresentada no Apêndice II.

Diagnose prévia do gênero que engloba as espécies australianas

1. Dois pares de olhos presentes no escudo propodossomal.
2. Órgão de With membranoso e discoide.

3. Alguns segmentos opistossomais(XIII to XVIII), mas não todos, com setasarranjadas irregularmente na porção dorsal. O aumento no número destas setas ocorre apartir do estágio de DN.

5. Porção ventral do segmento pré-anal com apenas um par de setas entre os estágios de DN até adulto.

6. Quatro setas foliadas (tipo *d*) no palpo dos adultos.

7. Seta *St1* duas e meia vezes mais longa que as setas *St2*, *St3* e *St5*.

8. PN até adultos com setas do adulto com estrias e mucronada predominantes em número nas pernas II, III e IV.

9. Setas longas (provavelmente sensoriais) ausentes em todas as pernas.

Tupiniacarus novo gênero

1. Dois pares de olhos presentes no escudo propodossomal.

2. Orgão de With membranoso e discoide.

3. Setas presenetes somente no segmento pre-anal, e arranjadas de forma irregular.

5. Porção ventral do segmento pre-anal com um par de setas em todos os estágios.

6. Quatro setas foliadas (*d*) no palpo do tarsu.

7. Seta *St1* subigualàssetas *St2*, *St3* e *St5*.

8. PN até os adultos com setas estriadas e mucronadas em maior número nas pernas.

9. Setas longas (provavelmente sensoriais) ausentes em todas as pernas.

3.5 Notas finais sobre a filogenia

Opilioacarida compreende um grupo raro e com características bastante singulares (Grandjean 1936; Walter & Harvey 2009). No entanto, mesmo com

um grande número de trabalhos taxonômicos, até então não havia sido proposta uma filogenia para o grupo, na qual fossem apresentadas, de forma detalhada, a construção dos caracteres envolvidos na análise e uma discussão sobre a relação entre os gêneros. Até o momento, apenas van der Hammen (1970) e Harvey (1996) haviam apresentado uma análise prévia do grupo, mas ambos os trabalhos apresentam problemas, ou por não apresentarem uma análise cladística adequada, ou por não detalharem quais caracteres foram utilizados no estudo.

Os resultados aqui encontrados apresentam uma congruência parcial com as propostas prévias de van der Hammen (1970) sobre a evolução das setas dorsais do opistossoma. A diminuição do número de setas, provavelmente, é derivada de um processo de perda destas estruturas, sendo que *Panchaetes* apresenta o possível estado plesiomórfico para a ordem, com toda a região do opistossoma coberto por setas. No entanto, van der Hammen (1970) não previu que poderiam existir reversões deste estado, gerando processos de ganho de setas, como é o caso das espécies *Neocarus setosus* e *Neocarus paraensis*.

A proposta de Harvey (1996) é contrária aos resultados obtidos aqui e aqueles apresentados por van der Hammen (1970). Para este autor, poucas ou nenhuma setas opistossomais seria o estado plesiomórfico para a ordem e os gêneros *Paracarus* e *Siamacarus* estariam na base do cladograma do grupo. Apesar de não ser congruente, ambas as propostas devem ser consideradas em qualquer análise futura, pois o registro fóssil de grupo é escasso e a definição do estado plesiomórfico acaba se tornando difícil. Mas, vale ressaltar que todas as demais ordens de Parasitiformes (Ixodida, Mesostigmata e Holothyrida) apresentam setas por todos os segmentos opistossomais, o que pode sugerir que este seja realmente o estado plesiomórfico para este caractere.

Mesmo apresentando algumas divergências com os resultados apresentados por Harvey (1996), o presente trabalho é congruente com a hipótese de que as espécies de *Salfacarus* e *Panchaetes* pertenceriam ao

mesmoclado, sendo este um clado irmão das espécies não descritas da Austrália. Apesar de não ter sido incluído na presente análise, existe um forte indicativo de que *Vanderhammenacarus* também é um grupo próximo aos gêneros citados anteriormente, como também é apresentado por Harvey (1996). Além disso, *Opilioacarus* e *Phalangiacarus* estão presentes dentro de uma politomia em ambos os estudos. Tais congruências entre o presente estudo e os resultados previamente apresentados por Harvey (1996) ajudam a sustentar as propostas aqui apresentadas.

As hipóteses de distribuição e origem dos Opilioacarida vêm sendo propostas, principalmente, com base na distribuição de grandes clados ou grupos de espécies que compartilham características apomórficas (e.g. Harvey 1996; Leclerc 1989) ou a partir de registros fósseis (Dunlop & Bernardi 2014; Dunlop *et al.* 2008). O presente trabalho sustenta a hipótese da provável existência dos Opilioacarida durante pelo menos o período jurássico superior, posterior à fragmentação da Pangeia. No supercontinente Gondwana teria sido possível a dispersão de grupos de espécies irmãs, que teriam como característica comum a presença de setas arranjadas irregularmente no opisthosoma. Espécies com esta característica, hoje, ocorrem na Austrália (gênero não descrito), no Brasil (*Tupiniacarus*), na Tailândia (*Vanderhammenacarus*), além da África e de Madagascar (*Panchaetes*), hipótese semelhante àquela apresentada por Leclerc (1989), Harvey (1996) e Dunlop & Bernardi (2014). No entanto, é importante mencionar que os eventos específicos que levaram à separação destes gêneros devem ser discutidos detalhadamente em futuros trabalhos, elaborados especificamente para este propósito.

A presente proposta de filogenia tem como característica plesiomórfica para Opilioacarida a presença de um grande número de setas arranjadas irregularmente no opisthosoma e foi elaborada tendo como base Holothyrida como agrupamento externo à filogenia. Entretanto, estudos moleculares poderão

vir a auxiliar, confirmando ou refutando esta hipótese, já que o estabelecimento de homologies entre as ordens ainda é pouco estudado e difícil de estabelecer.

Os resultados aqui apresentados são a primeira hipótese sobre a filogenia de Opilioacarida baseada em um método cladístico, em que são apresentados com detalhe todos os caracteres utilizados na análise. E, apesar de ser um grupo pequeno, com poucas espécies, não havia propostas claras para a sua organização e a classificação atual não seguia uma organização natural. Além disso, os resultados obtidos também podem servir de suporte e como base para futuros trabalhos que tenham outras abordagens, tais como biogeográfica, evolutiva e ecológica.

O presente trabalho não tem o intuito de ser o final das discussões sobre a filogenia de Opilioacarida, mas sim o início de estudos nesta área.

3.6 Chave para os gêneros de Opilioacarida, baseada em adultos e nas espécies atuais

1a. Tritosterno achatado, com 4-5 cerdas em cada uma das esternapofises.....	<i>Adenacarus</i> Van der Hammen
1b. Tritosterno com 2 setas em cada esternapofise.....	2
2a Três pares de olhos, órgão de With com duas ramificações esclerotizadas.....	3
2b. Dois pares de olhos, órgão de With discoide e hialínico.....	4
3a Presença de uma longa seta sensorial nas pernas, seta presente no segmento pré-anal.....	<i>Siamacarus</i> Leclerc
3b. Seta sensorial na perna ausente, seta presente no segmento pré-anal.....	<i>Paracarus</i> Chamberlin & Mulaik
4a. Setas opistossomais presentes em todos os segmentos na região dorsal, lateral e ventral.....	<i>Panchaetes</i> Nausdo
4b Setas opistossomais presentes somente na região dorsal.....	5
5a. Múltiplas setas presentes na porção dorsal em pelo menos um segmento do opistossoma.....	6
5b. Apenas uma única seta presente no segmento pré-anal do opistossoma.....	<i>Neocarus</i> Chamberlin & Mulaik (parte)
6a. Múltiplas setas dorsais do opistossoma arranjadas irregularmente.....	8
6b. Múltiplas setas dorsais do opistossoma arranjadas em linha e presentes somente no segmento pré-anal.....	7
7a. Setas restritas ao segmento pré-anal.....	<i>Tupiniacarus</i> gen nov. Bernardi et al
7b. Setas podendo estar presente outros segmentos além do pré-anal	gênero não descrito da Australia
8a. Múltiplas setas do tipo <i>d</i> do palpo ($n > 6$) e com 6 ou mais lobos.....	<i>Neocarus</i> Chamberlin & Mulaik (parte)
8b. Apenas 5 ou menos setas <i>d</i> do palpo com 4 ou menos lobos.....	<i>Opilioacarus</i>

*Obs.: *Vanderhammenacarus* Leclerc foi descrito baseado em uma tritoninfa preservada de forma incompleta e, dessa forma, é difícil a inserção deste gênero na presente chave

AGRADECIMENTOS

A Andrés Porta, Martin Ramirez, Mark Harvey, David Walter, Almir Pepato, Leonardo Sousa Carvalho, Marcus Paulo A. de Oliveira, Pablo Martinez, Marconi Souza Silva e às empresas BioEspeleo Consultoria Ambiental, Spelayon, Carste e Ativo Ambiental, que gentilmente enviaram espécimes e informações sobre ocorrências de Opilioacarida. Algumas coletas de Opilioacarida tiveram apoio financeiro do PPBio Semiárido, Critical Ecosystem Partnership Fund, Conservação Internacional do Brasil, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Brasil – nº477712/2006–1), Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (Fapemig/Brazil). Bernardi LFO teve suporte financeiro cedido pela CAPES (PDSE 1202-12-0 e bolsa de doutorado, e Ferreira RL conta com uma bolsa de pesquisado do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - processo nº. 301061/2011-4).

REFERÊNCIAS

- Bernardi, L.F.O., Klompen, H. & Ferreira, R.L. (2014) *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from Brazilian Amazon caves. *Acarologia* 54, 47–56.
- Bernardi, L.F.O., Klompen, H., Zacarias, M.S. & Ferreira, R.L. (2013a) A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. *ZooKeys* 358, 69–89.
- Bernardi, L.F.O., Silva, F.A.B., Zacarias, M.S., Klompen, H. & Ferreira, R.L. (2013b) Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. *Invertebrate Systematics* 27, 294–306.
- Bernardi, L.F.O., Zacarias, M.S. & Ferreira, R.L. (2012) A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Acari: Opilioacarida) from Brazilian caves and karst areas. *Zootaxa* 68, 53–68.
- Brignoli, P.M. (1967) Su *Opilioacarusitalicus* (With) (Acarina, Notostigmata). *Fragmenta Entomologica (Roma)*, 111–121.
- Coineau, Y. & van der Hammen, L. (1974) The postembryonic development of Opilioacarida, with notes on new taxa and on a general model for the evolution. In: *Proceedings of 4th International Congress of Acarology.*, pp. 437–441.
- Das, N.P.I. & Bastawade, D.B. (2006) The first report of the Acarina suborder Opilioacarida from India, with description of new genus *Indiacarus* and a new species *Inidacaruspratyusshi*. *Acarologia* 47, 3–11.
- Dunlop, J.A. & Bernardi, L.F.O. (2014) An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. *Naturwissenschaften* 101, 759–763.
- Dunlop, J.A., Penney, D. & Jekel, D. (2014) A summary list of fossil spiders and their relatives. In: *World Spider Catalog*. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, Bern, pp. 275.
- Dunlop, J.A., Sempf, C. & Wunderlich, J. (2008) A new opilioacarid mite in Baltic amber. In: W. Nentwig, E. M., and K. C (Eds), *European Arachnology 2008*. Natural History Museum Bern, Bern, pp. 59–70.

- Dunlop, J.A., Wunderlich, J. & Poinar Jr., G.O. (2004) The first fossil opilioacariform mite (Acari: Opilioacariformes) and the first Baltic amber camel spider (Solifugae). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 94, 261–273.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9, 83–91.
- Goloboff, P.A. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics* 15, 415–428.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. (2008a) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24, 758–773.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008b) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.
- Grandjean, F. (1936) Un acarien synthétique: *Opilioacarus segmentatus* With. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 27, 413–444.
- Van der Hammen, L. (1969) Studies on Opilioacarida (Arachnida) III. *Opilioacarus platensis* Silvestri, and *Adenacarus arabicus* (With). *Zoologische Mededelingen* 44, 113–131.
- Van der Hammen, L. (1970) La phylogénèse des Opilioacarides, et leurs affinités avec les autres acariens. *Acarologia* 12, 465–473.
- Hammen, L. van der (1976) 2 *Glossaire de la terminologie acarologique (Glossary of acarological terminology)*, vol. 2. *Opilioacarida*. The Hague, Leiden.
- Van der Hammen, L. (1977) Studies on Opilioacarida (Arachnida) IV. The genera *Panchaetes* Naudo and *Salfacarus* gen. nov. *Zoologische Mededelingen* 51, 43–78.
- Harvey, M.S. (1996) Small arachnids and their value in Gondwanan biogeographic studies. In: S. D. Hopper (Ed), *Gondwanan heritage: past, present and future of the western Australian biota*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, pp. 155–162.

Johnson, N.F. (2010) Future taxonomy today: new tools applied to accelerate the taxonomic process. In: A. Polaszek (Ed), *Systema Naturae 250: The Linnaean Ark*. CRC Press Taylor & Francis Group, London, pp. 137–147.

Juvara-Bals, I. & Baltac, M. (1977) Deux nouvelles espèces d'*Opilioacarus* (Acarina: Opilioacarida) de Cuba. In: Orghidan T, Núñez A Jiménez, V. Decou, S. Negrea, and N. V. Bayés (Eds), *Résultats des Expéditions Biospéologiques Cubano-Roumaines á Cuba*. Academiei Republicii Socialiste Romania, Bucuresti, pp. 169–184.

Klompen, H. (2010) Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyridus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50, 269–285.

Klompen, H. & Grimaldi, D. (2001) First mesozoic record of a Parasitiform mite: a larval Argasid tick in cretaceous amber (Acari: Ixodida: Argasidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94, 10–15.

Klompen, H., Lekveishvili, M. & Black, W.C. (2007) Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 936–951.

Klompen, H., Vázquez, M.M. & Bernardi, L.F.O. (2015) Post-embryonic development in the mite suborder Opilioacarida, with notes on segmental homology in Parasitiformes (Arachnida). *Experimental and Applied Acarology* 67, 183–207.

Leclerc, P. (1989) Considerations paleobiogéographiques a propos la decouverte en Thaïlande d'opilioacariens nouveaux (Acari - Notostigmata). *Compte rendu dès seances de la Société Biogéographie* 65, 162–174.

Moraza, M.L. (2004) Tarsus I chaetotaxy and structure in Anactinotrichida mites: characters with phylogenetic value. In: G. Weigmann, G. Alberti, A. Wohltmann, and S. Ragusa (Eds), *Phytophaga XIV: Acarine biodiversity in the natural and human sphere (Proceedings of the Symposium of the European Association of Acarologists)*. Tipolitgrafia Luxofraph, Palermo, pp. 347–359.

Murrell, A., Dobsona, S.J., Walter, D.E., Campbell, N.J.H., Shao, R. & Barker, S.C. (2005) Relationships among the three major lineages of the Acari (Arthropoda: Arachnida) inferred from small subunit rRNA: paraphyly of the

Parasitiformes with respect to the Opilioacariformes and relative rates of nucleotide substitution. *Invertebrate Systematics* 19, 383–389.

Naudo, M.H. (1963) Acariens Notostigmata de l'Angola. *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola* 29, 13–24.

Nixon, K.C. (1999-2002). *Winclada, Version 1.0000*. Published by the author, Ithaca, New York, NY.

Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (2012) Cladistics On homology. *Cladistics* 28, 160–169.

Pepato, A.R. & Klimov, P.B. (2015) Origin and higher-level diversification of acariform mites – evidence from nuclear ribosomal genes, extensive taxon sampling, and secondary structure alignment. *BMC Evolutionary Biology* 15, 178–198.

Pepato, A.R., Rocha, C.E.F. & Dunlop, J.A. (2010) Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology* 10, 1–23.

Shultz, J.W. (2007) A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150, 221–265.

Thaler, K. & Knoflach, B. (2002) Neue *Opilioacarus*-Funde (Acari, Notostigmata) in Peloponnes und Agais (Gricchenland). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 46, 271–273.

Vázquez, M.M., Araújo, M.S. de & Feres, R.J.F. (2014) A new genus and two new species of Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) from Amazonia, Brazil with a key to world genera. *Zootaxa* 3814, 151–176.

Vázquez, M.M., Araújo, M.S. de & Feres, R.J.F. (2015) *Brasilacarus cocaris* (Acari: Opilioacaridae), a new genus and species from Amazonia, Brazil. *Zootaxa* 3915, 375–389.

Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2002) The family Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) in North and Central America, with description of four new species. *Acarologia* 42, 299–322.

Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2009) New species of new world Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. *Zootaxa*, 23–44.

Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2010) The genus *Salfacarus* (Acari: Opilioacarida) in Madagascar. *Zootaxa* 21, 1–21.

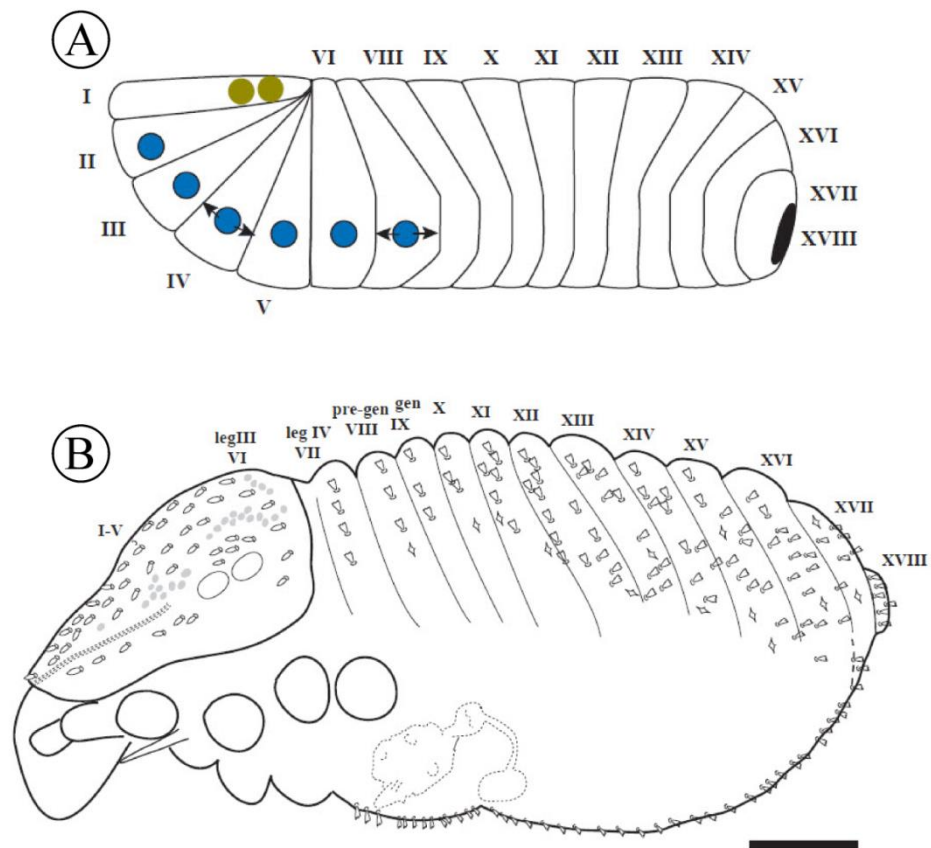
Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2015) The family Opilioacaridae (Parasitiformes: Opilioacarida) in Mexico, description of two new species and notes on biology and geographical distribution. *Zootaxa* 3957, 535–552.

Walter, D.E. & Harvey, M.S. (2009) Order Opilioacarida. In: G. W. Krantz and D. E. Walter (Eds), *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, pp. 104–106.

Walter, D.E. & Proctor, H.C. (1998) Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari. *Experimental & Applied Acarology* 22, 39–50.

APÊNDICE I

A: Schematic drawing. B: Idiosoma female (*Salfacarus kirindiensis* Vázquez & Klompen), lateral view showing external segmentation. Legs and palps not shown; setation incomplete. pre-gen: pre-genital; gen: genital. Scale bar 200 μ m (figure published in Klompen *et al.* 2015b).



APÊNDICE II

New genus description

Tupiniacarus n. gen.

Differential diagnosis:

1. With 2 pairs of eyes and With's organ membranous and discoid (3 pairs of eyes and With's organ biramous and setiform in *Paracarus* and *Siamacarus withi*. Eyes absent on *Siamacarus dalgeri*).
2. Main opisthosomal segments (VII to XVI) in adults without setae (with numerous setae in *Salfacarus*, and *Vanderhammenacarus*)
3. Dorsal setae on pre-anal segment increase from 1 in PN to in adult, additional two ventral setae in all instars
4. Pre-anal segment XVII in PN with one dorsal seta, DN with 3 arranged triangularly (TN with preanal segment in poorly condition) and in adult with multiple dorsal setae arranged irregularly, never in lines (condition exclusive for the new genus) (9 in ♀), additional two ventral setae in all instars (*Opilioacarus* with dorsal setae on segment XVII arranged in lines, *Panchaetes* with setae covering all opisthosomal segments arranged irregularly).
5. Palp tarsus with 4 foliate setae (shared with *Opilioacarus*)
6. Dorsal setae on basitarsus II of the PN long, robust, ribbed, never pappilliform and always mucronate. Present setae abundant and dominant is leg II – IV in all instars (condition exclusive for the new genus).
7. Seta *St1* subequal in length to *St5* (shared with all Opilioacaridae genera excepted for Australian species)

Tupiniacarus painense n. sp.

(Plates I - VI)

Plate I: A,B and D - Collection site of *Tupiniacarus pains* sp. nov.; C Detail of the alive specimen.

Plate II: *Tupiniacarus pains* sp. nov. female adult. Palp, laterodorsal (A) and lateroventral (B) view; Chelicera (C); Subcapitulum ventral (D); detail of foliate *d*-type setae (E).

Plate III: *Tupiniacarus pains* sp. nov. female adult. Sternogenital view (A); detail of the ovipositor (B - C) (finger like projection arrowed); sternapophysis (D); detail of pre-genital (E) and genital setae (F).

Plate IV: *Tupiniacarus pains* sp. nov. female adult. Pre-anal setae on dorsal portion of opisthosoma (A - B); detail of pre-anal setae (C); posterolateral view of acrotarsus II.

Plate V: Tibia II of protonymph, *Neocarus proteus* Bernardi et al 2014 (A); *Neocarus armasi* Vázquez and Klompen 2009 (B); *Tupiniacarus pains* sp. nov. (C). Detail of dorso lateral seta on tibia II of adult, *Neocarus proteus* Bernardi et al 2014 (D); *Tupiniacarus pains* sp. nov. (E)

Plate VI: Partial view of dorsal shield (A); detail of the seta and lyrifissure (ly) present on dorsal shield (B); partial view of anterior portion of dorsal shield (C); setae present on dorsal shield (D) (arrowed um figure C); mucronated setae on tibia II; Partial view of anterior portion of tibia II, *Tupiniacarus pains* (F) and *Neocarus* sp. (G).

Description based on adults

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1''*, *ch2'* and *ch2''*). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small medial teeth and terminal hook, movable digit with 1 teeth and a well

developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticles in the males and females. A small sensillum placed basally is observed on internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralarial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous and barbed marginally; rutella (*pl3*) with a distinct row of 5 teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. Presents 4 circumbuccal (*cb*), and 9–10 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 1 or 2 pair of seta (on *vm1* series) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; Trochanter with 4 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 8-17 *r* and 9-8 papilliform (= *p*-type) setae; genu with 46-48 *r* and 0-2 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 26-30 smooth or slightly barbed (*s*-type) and 36-42 *r*-type setae. Palp tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 4-5 *d* (leaf-like), and approximately 0-1 *s*, 18-19 *ch*, 8-9 *sm* and 5-6 *v* setae. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 or 5 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lobe is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma; Anterior dorsal shield with 225-240 papilliform setae, two pairs of eyes and one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 8-9 dorsal setae on adults, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 22-25 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at tip and one long and slightly barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 ribbed, tapering (*St1*), and 3 smaller ribbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering and ribbed (*St2* and *St3*) and 7-8 pairs of ribbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs very large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures) (female

specimen with additional abnormal pair of median lyrifissures, probably originated from an irregularly growth/development of the specimen). Setae *St2* and *St3* similar in size. Pregenital capsules each with 1 tapering seta (*St5*) and 9 ribbed setae. Pregenital and genital area in females, pregenital area with 3 tapering (with a shorter tip) and ribbed setae, and genital area with 12 tapering (long and thin tip) and ribbed setae. Ovipositor observed only invaginated, consisting of a tube-like structure with 6 fingers like projections at apex. Multiple gland-like structures present in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I longer than others (leg I, 797.5 μm ; leg II, 405 μm ; leg III 460 μm ; leg IV 745 μm). Telotarsus I has a highly modified group of dorsal setae located in the apical portion, close to the tarsal claws, homologous to the Haller's organ of ticks (Moraza 2004). One solenidion (*wp*) is present on basitarsus I in males and females. 1 solenidion (*φ*) are present on telotarsus I in males and females. Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, acrotarsi II–IV present 3 pairs of smooth ventral setae, 2 pair of lightly barbed ventrolateral setae (positioned distally), 2 pairs of smooth lateral setae, and 1 pair of smooth laterodorsal setae (positioned distally). All Pretarsi with one pair of claws and 2 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present just on basitarsus of leg II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Notes on habitat and natural history:

The karst region where specimens of *T. pains* were found is considered an area of environmental, historical and economic importance in Brazil. Furthermore, this region is located at the greatest concentration of limestone caves known to

Brazil (over 1,200 recorded caves). However, since the 1960s the area has undergone intense impacts due to mining activities, which remove the limestone to produce cement and lime. Such activities are causing irreversible impacts on the landscape. In addition, it also highlights the intense changes suffered by the vegetation of the area (especially due to the expansion of agricultural activities), which has resulted in a rather fragmented landscape, where remaining vegetation is associated with only the tops of outcrops (inappropriate areas for human use). Despite the huge number of caves in the area, specimens were only found outside caves, although, many times, in areas just near caves or cave entrances. Accordingly, the species lives in external environments, which are extremely altered in the area. It is important to highlight the rarity of this species. In several visits paid to the area (since 1999), not only caves but also external environments were sampled, and only few specimens (4) were found.

Material examined:

Holotype: female from Brazil: Minas Gerais State, Pains, Farm “Fazenda Faroeste”, Coords, coll. Pepato, A and Bernardi LFO, DATE.

Paratypes: 1TN from Brazil: Minas Gerais State, Pains, Farm “Fazenda do Brega”, Coords, coll. Pepato, A and Bernardi LFO , DATE; 3 DN and 2 PN from Brazil: Minas Gerais State, Pains, Farm “Fazenda do Brega”, Coords, coll. Ferreira RL, DATE

Etymology:

"Tupi" is the language originally spoken by a large number of indigenous people living in Brazil and neighboring countries, particularly before the European invasion that occurred in the year 1500. Thus the *Tupiniacarus* name was created in honor of these indigenous peoples.

Plate I

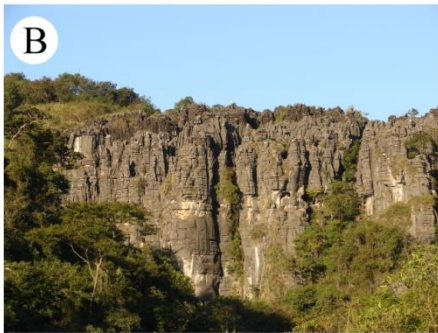
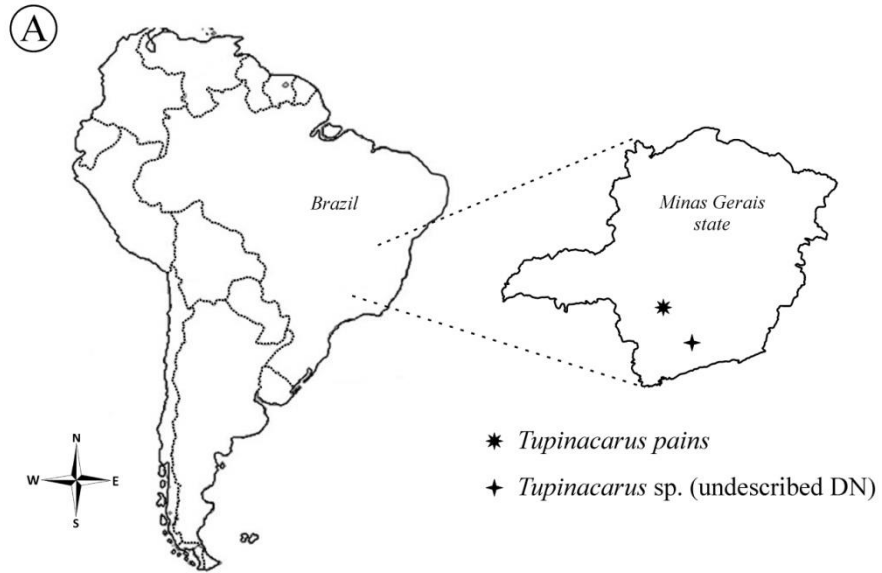


Plate II

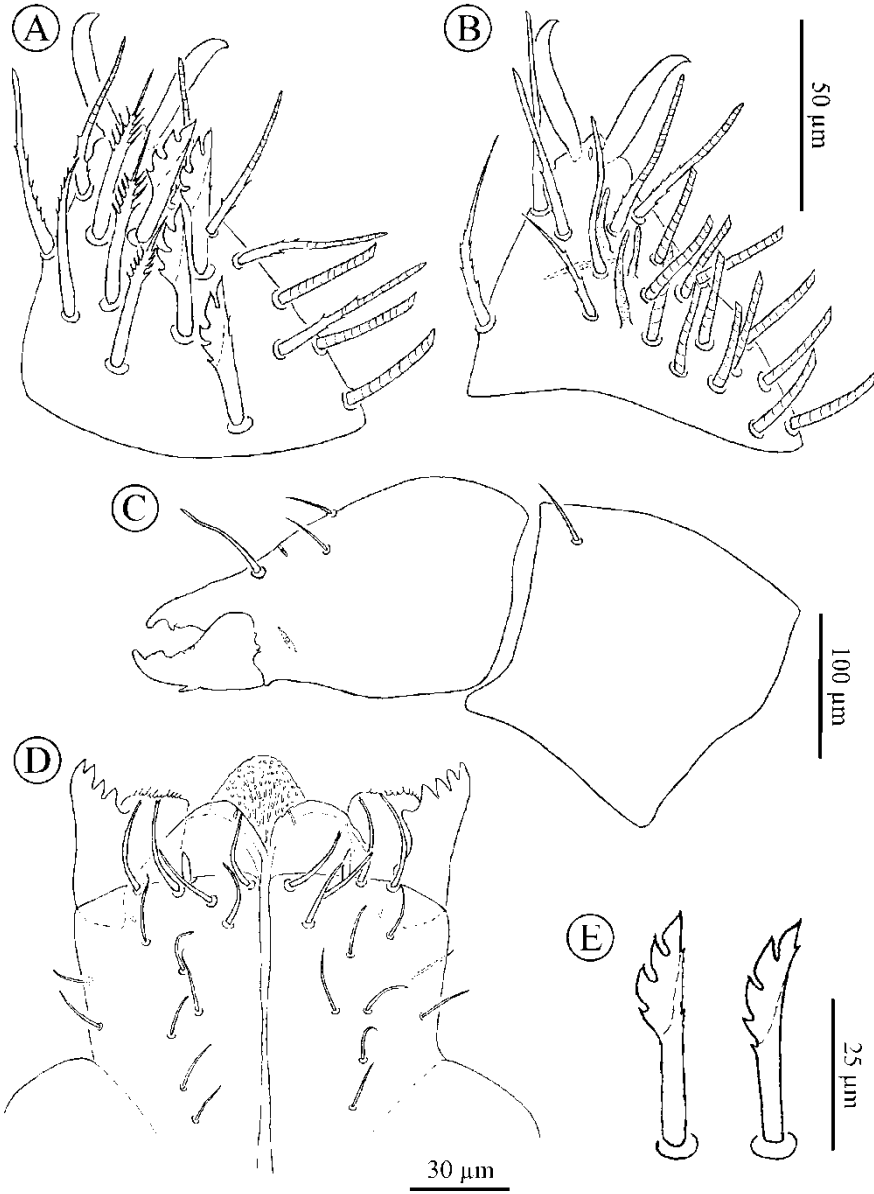


Plate III

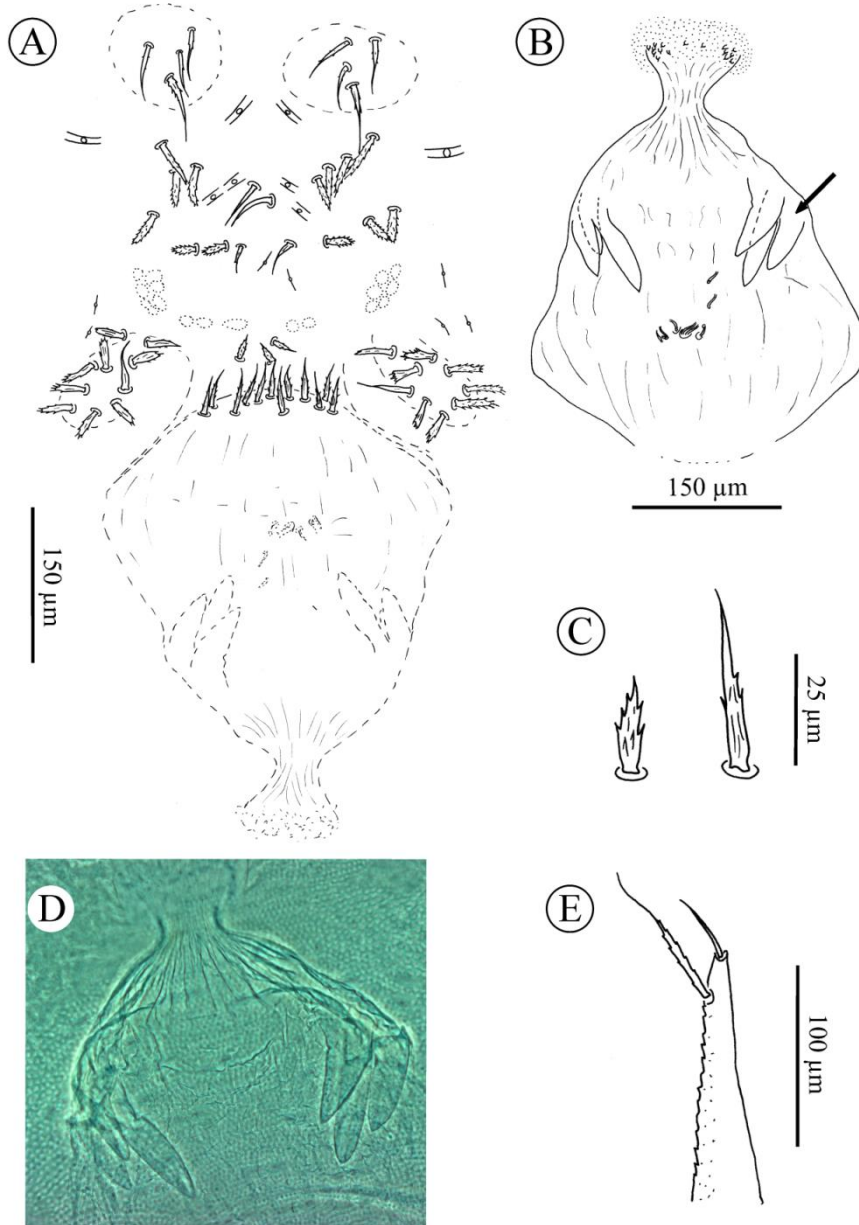


Plate IV

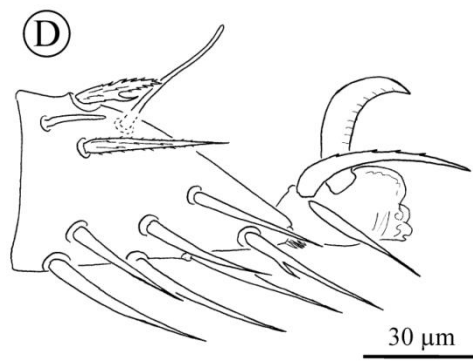
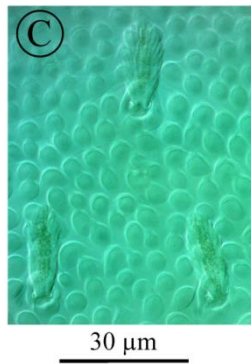
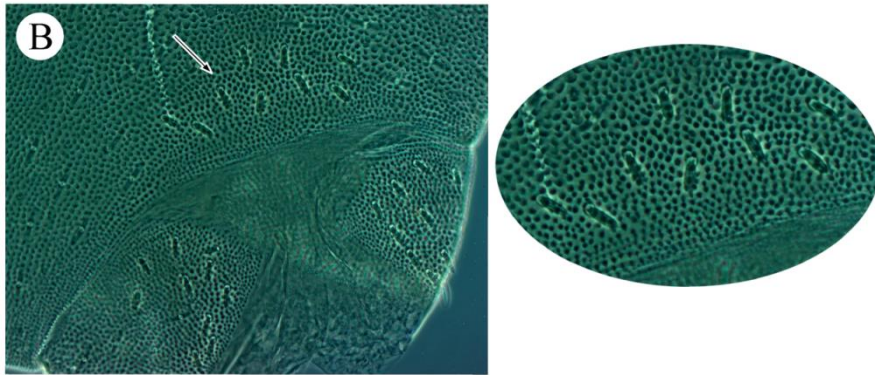
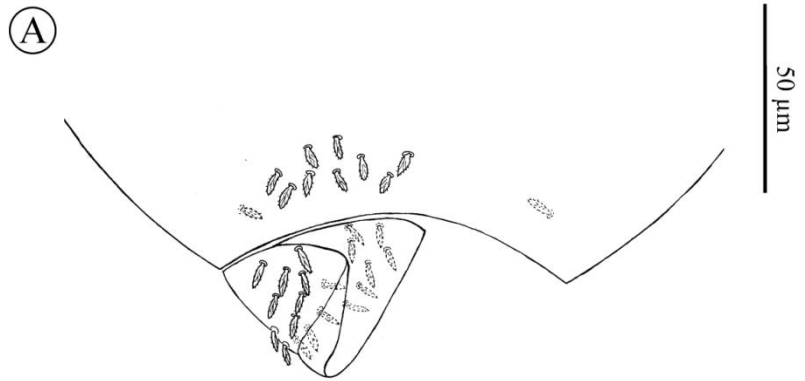


Plate V

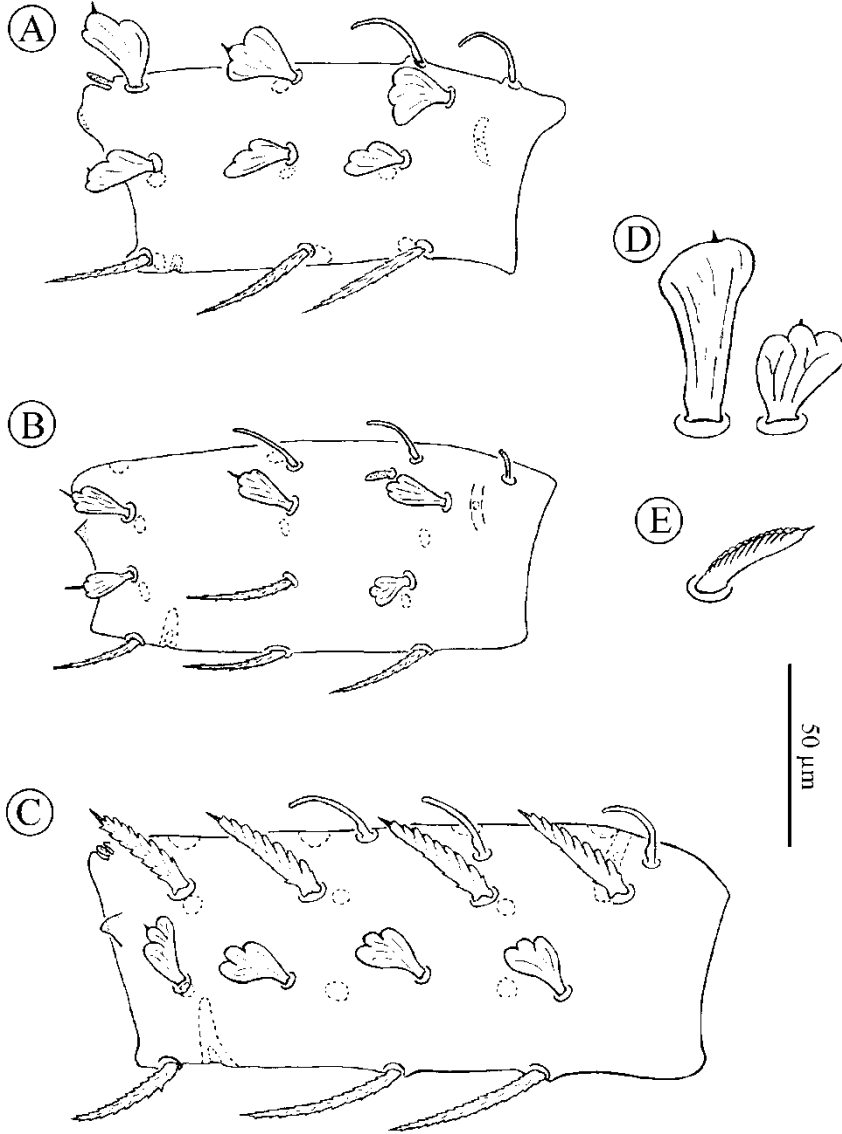
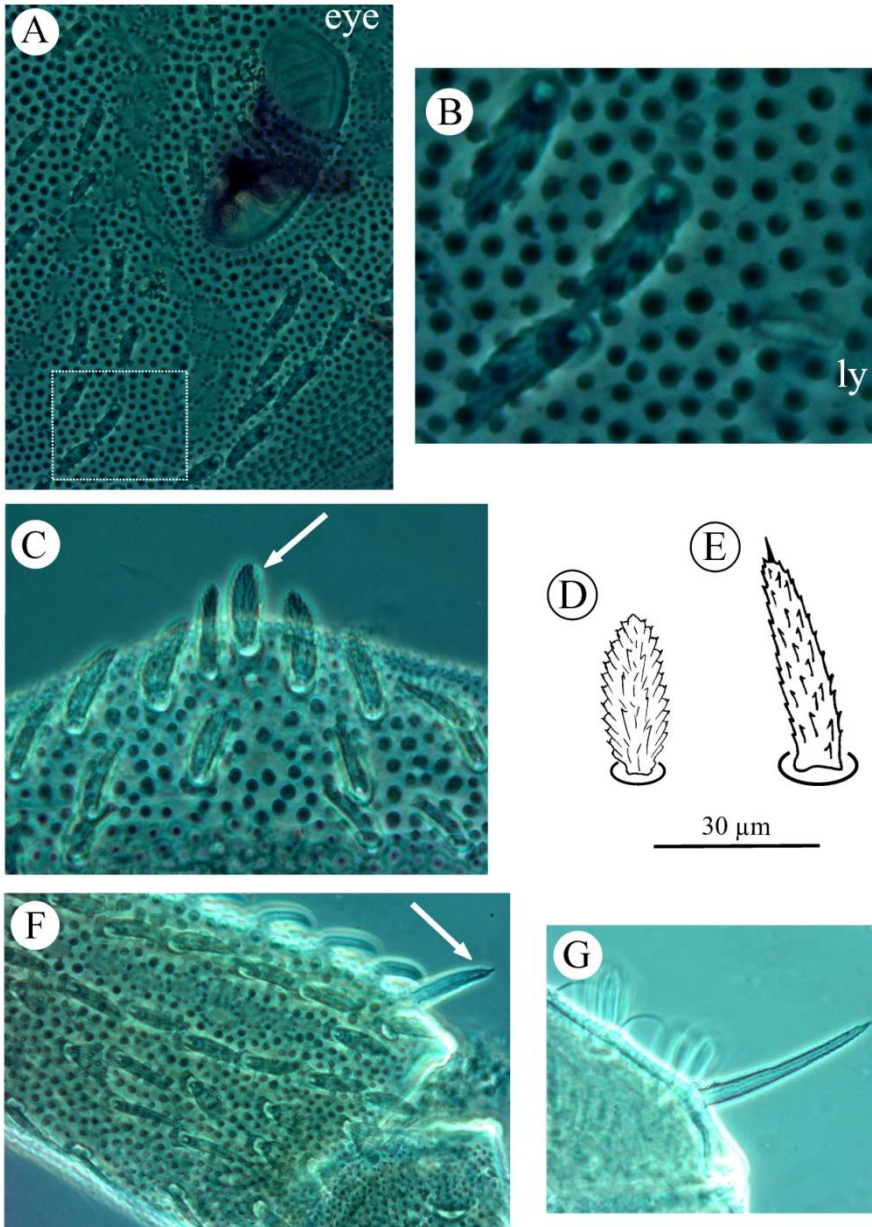


Plate VI



APÊNDICE III

List of characters

Palp

0 Palpal tarsus: (0) well development, at least half as large as the tibia; (1) reduced to a small portion at the tip of the tibia or tibiotarsus

1 Pretarsal claw on palp: (0) absent; (1) present

2 Pretarsal claw in shape of: (0) claw; (1) apotele

3 Position of the pretarsal claw on palp: (0) apical; (1) lateral

4 Setae thick and spatulated at palpal tibia: (0) absent; (1) present

5 Serrated and shiny, fleshy setae with a whip-like tip, emerging from a rugose surface at the palpal tarsus; (0) absent; (1) present

6 Foliate, *d*-type, setae on palp tarsus: (0) absent; (1) present

7 Number of *d*-type setae on palp tarsus in adult: (0) 4; (1) 5; (2) 6; (3) 7; (4) 8; (5) 9; (6) 10; (7) 12;

8 Lobes of *d*-type setae: (0) stout with rounded or pointed tip, but never filiform; (1) slender with thin, filiform tips;

9 Number of lobes on each *d*-type seta: (0) 3; (1) 4; (2) 5; (3) 6; (4) 7

10 Modified *sm*-type setae on palp tarsus of male1: (0) absent; (1) present;

Subcapitulum

11 'With's organ on subcapitulum: (0) absent; (1) present

12 Structure like rutellum at subcaptulum: (0) absente; (1) present

Chelicera

13 Chelicera: (0) chelate, with fixed and movable digits distinctly; (1) non-chelate

- 14 Sperm transfer structure on male chelicera (spermatodactyl): (0) absent; (1) present
- 15 Setae on the fixed digit of the chelicera: (0) absent; (1) present
- 16 Seta *cht* on basal segment of the chelicera: (0) absent; (1) present
- 17 Seta *cht* on basal segment of male chelicera: (0) shorter than seta *ch1*"; (1) longer than seta *ch1*"
- 18 Seta *cht* on basal segment of male chelicera: (0) with attenuated and thin tip; (1) rounded tip
- 19 Antero-dorsal membrane wrapping the dorsal setae *ch1*" and *ch2*" in males: (0) absent; (1) present
- 20 Number of setae on the fixed digit: (0) one; (1) multiple (3 or more)
- 21 Setae *ch2*" on fixed digit of male chelicera: (0) single, without modifications (1) represented by multiple setae in a small area of the basal portion of the fixed digit
- 22 Setae *ch2*" in males with: (0) an attenuated and thin tip; (1) rounded tip
- 23 Setae *ch2*" in male with: (0) an attenuated and thin tip; (1) rounded tip;
- 24 Ventral denticles on movable digit in males: (0) absent or weakly developed present; (1) distinct
- 25 Number of ventral denticles on movable digit in males: (0) one; (1) two (2) more than 2, often with different sizes
- 26 Scale-like process, axial on movable digit in male: (0) absent; (1) present
- 27 Ventral denticles on movable digit in female chelicera: (0) absent or weakly developed; (1) present, distinct
- 28 Number of the ventral denticles on movable digit in female: (0) one; (1) two (2) more than 2, often with different sizes
- 29 Scale-like process, axial on movable digit in female: (0) absent; (1) present

Prosoma

30 Prosomal eyes: (0) absent; (1) present

31 Number of eyes: (0) one pair; (1) two pairs

Opisthosoma

32 Thon's organ system: (0) absent; (1) present

33 Number of stigma: (0) one pair; (1) four pairs

34 Distinct peritreme: (0) absent; (1) present

35 Position of anus: (0) ventral; (1) terminal

36 Holotrichous mechanoreceptors between prodorsal shield and preanal segments: (0) in form of setae and a few lyrifissures; (1) lyrifissures only

37 Number of the dorsal setae on the pre-anal segment (XVII): (0) none; (1) two ventral and one dorsal in all instars (holotrichous); (1) increasing from three in protonymphs to multiple in adults (hypertrichous);

38 Multiple dorsal setae on the pre-anal segment (XVII): (0) arranged in straight lines; (1) irregularly, never in lines;

39 Hypertrichous mechanoreceptors (in shape of setae) on dorsum of segments XV-XVI: (0) absent; (1) present

40 Hypertrichous mechanoreceptors (in shape of setae) on dorsum of segments VII-XIV: (0) absent; (1) present

41 Arrange of hypertrichous mechanoreceptors (in shape of setae) on dorsum of segments VII-XIV: (0) in lines; (1) irregularly

42 Ventral setae on opisthosomal segments: (0) absent restricted to one pair on pre-anal segment in all instars; (1) restricted to one pair on pre-anal segment in pn, multiple setae in post-protonymphal instars arranged in irregular whorls; (2) restricted to one pair on pre-anal segment in pn, multiple setae in post-protonymphal instars arranged in lines;

43 Setal shape on ventral and dorsal portion of body: (0) ribbed and papilliform; (1) smooth with a fine tip (setiform);

Sternal and genital region

44 Sternapophyses/tritosternum: (0) absent; (1) present, bases fused; (2) present, bases not fused;

45 Shape of sternal seta *St1* in juveniles and adults: (0) barbed, tapering with a fine tip; (1) smooth with a fine tip

46 Sternal setae *St2* in females: (0) barbed, tapering with a fine tip; (1) barbed, stout, with a blunt tip; (2) smooth with a fine tip;

47 Sternal seta *St2* in male: (0) barbed, tapering with a fine tip; (1) barbed, stout, with a blunt tip; (2) smooth with a fine tip

48 Sternal seta *St3* in adults: (0) barbed, tapering, with a fine tip; (1) barbed, stout, with a rounded tip; (2) barbed, stout, with a blunt tip; (3) smooth with a fine tip

49 Sternal setae *St4*: (0) absent; (1) present

50 Setae in female pre-genital area: (0) absent; (1) present

51 Pre-genital setae in females: (0) barbed with a blunt tip; (1) barbed base, but tapering, fine tip; (2) smooth with a fine tip;

52 Setae in genital area of female: (0) absent; (1) present

53 Genital setae in females: (0) barbed and ribbed; (1) smooth

54 Tip of genital setae in females: (0) stout and blunt; (1) thin and attenuate thin

55 Setae in male pre-genital area: (0) absent; (1) present

56 Pre-genital setae in males: (0) barbed, stout, and ribbed; (1) thin, with an attenuate tip;

57 Setae in genital area in males: (0) absent; (1) present

58 Genital setae in males: (0) barbed and ribbed; (1) smooth

59 Tip of genital setae in males: (0) blunt; (0) thin and attenuated tip;

60 Male genital valves: (0) triangular; (1) rectangular or curved; (2) circular or semi circular

Ovipositor

61 Ovipositor: (0) absent; (1) present

62 Terminal setae on the ovipositor: (0) absent; (1) present

Legs

63 Fourth leg in the larval stage: (0) completely absent; (1) vestigial

64 Sensilla on anterior portion of tarsus I: (0) including multiple sensilla below surface and an anterior pit (Haller's organ); (1) including one sensillum below surface and another emerging; (2) present, but not arranged in below surface structures;

65 Crown-like sensillum on tarsus I: (0) inserted in dorsal sensory field, simple, without distinct tip; (1) near the tip of the tarsus, away from dorsal sensory field (tip well developed, with a distinct crown)

66 Modified setae on the base of the male telofemur I: (0) absent; (1) present

67 Solenidion *wa* on the legs II: (0) positioned basal on acrotarsus; (1) positioned apical on telotarsus;

68 Solenidion *wa* on tarsi III and IV; (0) absent; (1) present

69 Tip of setae I of ambulacra II-IV in females: (0) smooth and attenuate; (1) serrate

70 Tip of setae I of ambulacra II-IV in males: (0) smooth and attenuate; (1) serrate

71 Ventral portion of the acrotarsi II-IV with: (0) 3 pairs of setae; (1) 4 pairs of setae; (2) 5 pairs of setae; (3) 6 pairs of setae multiple setae;

72 In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with: (0) 1 pair of setae; (1) 2 pairs of setae; (2) 3 pairs of setae; (3) 4 pairs of setae multiple setae;

73 Setae *lv* of acrotarsi with: (0) one small barb, rarely two, when two barbs are present, one is median, the other tiny and basal; (1) multiple, distinct barbs on the middle of the setae;

74 Papilliform setae on dorsal and lateral portion of basitarsi II-III: (0) completely absent or restricted to a couple of setae in all instars, only robust, ribbed type setae present; (1) absent in all instars, only fine and smooth setae; (2) present in DN to adults, usually ribbed and mucronate

75 Coronidia on tibia II, III e IV, and genu II-III in adults: (0) absent; (1) present

APÊNDICE IV

Morphological data matrix constructed for the analyses; inapplicable states are indicated as –, unknown states as ?

Species	Characters									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Diplothyrsus schubarti</i>	1	1	1	1	1	0	0	-	-	
<i>Diplothyrsus lecorrei</i>	1	1	1	1	1	0	0	-	-	
<i>Lasioseius alli</i>	1	1	1	1	0	0	0	-	-	
<i>Amblyomma americanum</i>	1	0	1	-	0	0	0	-	-	
<i>Salfacarus ranobensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Panchaetes dundoensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Australia</i> gen nov sp1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Australia</i> gen nov sp2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Australia</i> gen nov sp3	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Indiacarus pratyushi</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Opiliacarus segmentatus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	2,3	0	
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	3,4,5	0	
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	1,2	0	
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	3,4,5	0	
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Neocarus</i> sp4	0	1	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Neocarus</i> sp1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Neocarus proteus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1,2	0	
<i>Neocarus</i> sp2	0	1	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Neocarus</i> sp3	0	1	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	1,2	0	
<i>Neocarus beja</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus caipora</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	0	1	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Neocarus potiguar</i>	0	1	0	0	0	0	1	1,2	0	
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus calakmulensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus nohbecanus</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Neocarus siankaanensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1,2	0	
<i>Neocarus veracruzensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus texanus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus orghidani</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	4,5	1	
<i>Caribeacarus armasi</i>	0	1	0	0	0	0	1	5	1	
<i>Caribeacarus panamensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	5	1	
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	0	1	0	0	0	0	1	7	1	
<i>Amazonacarus setosus</i>	0	1	0	0	0	0	1	6	1	
<i>Amazonacarus paraensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	6	1	
<i>Brasilacarus cocaris</i>	0	1	0	0	0	1	1	4	1	

Species	Characters								
	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Diplothyrsus schubarti</i>	-	0	0	0	0	0	1	0	-
<i>Diplothyrsus lecorrei</i>	-	0	0	0	0	0	1	0	-
<i>Lasioseius alli</i>	-	0	0	0	0	1	1	0	-
<i>Amblyomma americanum</i>	-	0	0	0	1	0	0	0	-
<i>Salfacarus ranobensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Panchaetes dundoensis</i>	2	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Australia</i> gen nov sp1	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Australia</i> gen nov sp2	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Australia</i> gen nov sp3	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	2	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Indiacarus pratyushi</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	1,2	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	1,2	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	2	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	0,1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus</i> sp4	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus</i> sp1	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus proteus</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus</i> sp2	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus</i> sp3	1	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Neocarus beja</i> sp nov	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Neocarus caipora</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	1	?	1	1	0	0	1	1	?
<i>Neocarus potiguar</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus calakmulensis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus nohbecanus</i>	1,2	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus siamkaanensis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus veracruzensis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus texanus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Neocarus orghidani</i>	2	1	1	1	0	0	1	1	?
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	3	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Caribeacarus armasi</i>	3	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Caribeacarus panamensis</i>	3	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	3	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Amazonacarus setosus</i>	3,4	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Amazonacarus paraensis</i>	3,4	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Brasilacarus cocaris</i>	2,3	0	1	1	0	0	1	1	0

Species	Characters								
	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Diplothyurus schubarti</i>	-	0	0	?	-	-	0	-	0
<i>Diplothyurus lecorrei</i>	-	0	0	?	-	-	0	-	0
<i>Lasioseius ali</i>	-	0	0	?	-	-	0	-	0
<i>Amblyomma americanum</i>	-	0	0	-	-	-	0	-	0
<i>Salfacarus ranobensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	2	0
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	2	0
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	2	0
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	2	0
<i>Panchaetes dundoensis</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	0
<i>Australia</i> gen nov sp1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Australia</i> gen nov sp2	0	0	1	0	0	0	1	0,1	0
<i>Australia</i> gen nov sp3	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	0	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Indiacarus pratyushi</i>	0	0	1	0	0	0	1	2	?
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	?
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus</i> sp4	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus</i> sp1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus proteus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus</i> sp2	0	0	1	0	0	0	?	?	?
<i>Neocarus</i> sp3	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Neocarus beja</i> sp nov	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Neocarus caipora</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Neocarus potiguar</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	0
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus calakmulensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus nohbecanus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus siamkaanensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	?	?
<i>Neocarus veracruzensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0,1	0
<i>Neocarus texanus</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	?
<i>Neocarus orghidani</i>	?	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	0
<i>Caribeacarus armasi</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	0
<i>Caribeacarus panamensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	0
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	?
<i>Amazonacarus setosus</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	?
<i>Amazonacarus paraensis</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	?
<i>Brasilacarus cocaris</i>	0	0	1	0	0	0	1	2	?

Species	Characters								
	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Diplothyurus schubarti</i>	0	-	0	0	-	1	0	1	0
<i>Diplothyurus lecorrei</i>	0	-	0	0	-	1	0	1	0
<i>Lasioseius alli</i>	0	-	0	0	-	0	0	1	0
<i>Amblyomma americanum</i>	0	-	0	1	0	0	0	0	0
<i>Salfacarus ranobensis</i>	1	1,2	0	1	1	0	1	0	1
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	1	2	0	1	1	0	1	0	1
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	1	1,2	0	1	1	0	1	0	1
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	1	2	0	1	1	0	1	0	1
<i>Panchaetes dundoensis</i>	?	?	?	1	1	0	1	0	1
<i>Australia</i> gen nov sp1	?	?	?	1	1	0	1	0	1
<i>Australia</i> gen nov sp2	1	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Australia</i> gen nov sp3	1	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	?	?	?	1	1	0	1	0	1
<i>Indiacarus pratyushi</i>	1	2	?	1	1	0	1	0	1
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	?	?	?	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	1	1,2	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus</i> sp4	?	?	?	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus</i> sp1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus proteus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus</i> sp2	?	?	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus</i> sp3	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus beja</i> sp nov	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus caipora</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus potiguar</i>	1	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus calakmulensis</i>	1	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus nohbecanus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus siamkaanensis</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus veracruzensis</i>	1	0,1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus texanus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Neocarus orghidani</i>	?	?	?	1	0	0	1	0	1
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	0	?	0	1	1	0	1	0	1
<i>Caribeacarus armasi</i>	0	?	0	1	1	0	1	0	1
<i>Caribeacarus panamensis</i>	0	?	0	1	1	0	1	0	1
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	0	?	?	1	1	0	1	0	1
<i>Amazonacarus setosus</i>	1	2	?	1	1	0	1	0	1
<i>Amazonacarus paraensis</i>	1	2	?	1	1	0	1	0	1
<i>Brasilacarus cocaris</i>	1	2	?	1	1	0	1	0	1

Species	Characters								
	36	37	38	39	40	41	42	43	44
<i>Diplothyrsus schubarti</i>	0	2	1	1	1	1	2	1	0
<i>Diplothyrsus lecorrei</i>	0	2	1	1	1	1	2	1	0
<i>Lasioseius alli</i>	0	1	?	0	0	0	3	1	1
<i>Amblyomma americanum</i>	0	1	?	1	1	0	3	1	1
<i>Salfacarus ranobensis</i>	1	2	1	1	1	1	2	0	2
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	1	2	1	1	1	1	2	0	2
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	1	2	1	1	1	1	2	0	2
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	1	2	1	1	1	1	2	0	2
<i>Panchaetes dundoensis</i>	1	2	1	1	1	1	2	0	2
<i>Australia</i> gen nov sp1	1	2	1	1	0	?	1	0	2
<i>Australia</i> gen nov sp2	1	2	1	0,1	0	?	1	0	2
<i>Australia</i> gen nov sp3	1	2	1	1	0	?	1	0	2
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	1	2	1	0	0	?	1	0	2
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	1	2	0	0	0	?	1	0	2
<i>Indiacarus pratyushi</i>	1	2	0	0	0	?	1	0	2
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	1	2	0	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus</i> sp4	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus</i> sp1	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus proteus</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus</i> sp2	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus</i> sp3	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus beja</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus caipora</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus potiguar</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus calakmulensis</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus nohbecanus</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus siamkaanensis</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus veracruzensis</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus texanus</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Neocarus orghidani</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Caribeacarus armasi</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Caribeacarus panamensis</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2
<i>Amazonacarus setosus</i>	1	2	0	0	0	?	1	0	2
<i>Amazonacarus paraensis</i>	1	2	0	0	0	?	1	0	2
<i>Brasilacarus cocaris</i>	1	1	?	0	0	?	1	0	2

Species	Characters								
	45	46	47	48	49	50	51	52	53
<i>Diplothyrsus schubarti</i>	1	2	2	3	1	1	2	1	1
<i>Diplothyrsus lecorrei</i>	1	2	2	3	1	1	2	1	1
<i>Lasioseius alli</i>	1	2	2	3	1	0	-	0	-
<i>Amblyomma americanum</i>	1	2	2	3	1	0	-	0	-
<i>Salfacarus ranobensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-
<i>Panchaetes dundoensis</i>	0	0	0	0	0	1	2	0	-
<i>Australia</i> gen nov sp1	0	1	0	2	0	?	?	?	?
<i>Australia</i> gen nov sp2	0	1	0	1	0	0	-	1	0
<i>Australia</i> gen nov sp3	0	1	1	2	0	0	-	1	0
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	0	0	?	0	0	1	1	1	0
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	?
<i>Indiacarus pratyushi</i>	0	?	0	0	0	1	0	1	?
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	0	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	0
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	1
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	1
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	0
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	1
<i>Neocarus</i> sp4	0	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>Neocarus</i> sp1	0	0	0	0	0	0	-	0	-
<i>Neocarus proteus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0,1
<i>Neocarus</i> sp2	0	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>Neocarus</i> sp3	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	0
<i>Neocarus beja</i> sp nov	0	0	0	0	0	0	-	1	1
<i>Neocarus caipora</i>	0	0	0	0	0	0	-	1	1
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	0	0	?	0	0	0	-	1	0
<i>Neocarus potiguar</i>	0	0	0	0	0	1	0,1	1	1
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-
<i>Neocarus calakmulensis</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	-
<i>Neocarus nohbecanus</i>	0	0	0	1	0	0	-	0	-
<i>Neocarus siamkaanensis</i>	0	0	0	2	0	0	-	0	-
<i>Neocarus veracruzensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-
<i>Neocarus texanus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-
<i>Neocarus orghidani</i>	0	0	0	0	0	0	-	0	-
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	-	0	-
<i>Caribeacarus armasi</i>	0	0	0	2	0	0	-	1	0
<i>Caribeacarus panamensis</i>	0	0	0	0	0	0	-	1	1
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	0	0	0	2	0	0	1	1	0
<i>Amazonacarus setosus</i>	0	0	0	1	0	0	-	1	1
<i>Amazonacarus paraensis</i>	0	0	0	1	0	0	-	1	1
<i>Brasilacarum cocaris</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0

Species	Characters									
	54	55	56	57	58	59	60	61	62	
<i>Diplothyrsus schubarti</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	-	
<i>Diplothyrsus lecorrei</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	-	
<i>Lasioseius alli</i>	-	0	-	0	-	-	?	0	-	
<i>Amblyomma americanum</i>	-	0	-	0	-	-	?	0	-	
<i>Salfacarus ranobensis</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	-	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	-	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	-	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Panchaetes dundoensis</i>	-	1	1	0	-	-	?	1	0	
<i>Australia</i> gen nov sp1	?	1	0	1	0	0	1	1	?	
<i>Australia</i> gen nov sp2	0,1	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Australia</i> gen nov sp3	1	1	0	?	?	?	?	1	0	
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	1	?	1	?	?	?	?	1	0	
<i>Phalangi acarus brossetti</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Indiacarus pratyushi</i>	0,1	1	0,1	1	?	1	1	1	1	
<i>Opiliacarus segmentatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	0,1	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	1	1	0,1	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	1	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	1,2	1	0,1	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus</i> sp4	?	1	0,1	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus</i> sp1	-	1	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Neocarus proteus</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus</i> sp2	?	1	0	1	0	1	1	1	?	
<i>Neocarus</i> sp3	1	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	1	1	0	1	0	0,1	1	1	0	
<i>Neocarus beja</i> sp nov	1	0,1	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Neocarus caipora</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	1	?	?	?	?	?	?	1	0	
<i>Neocarus potiguar</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	-	1	0	1	0	0	1	1	1	
<i>Neocarus calakmulensis</i>	-	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus nohbecanus</i>	-	1	0	1	0	0	1	1	1	
<i>Neocarus siankaanensis</i>	-	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus veracruzensis</i>	-	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Neocarus texanus</i>	-	1	0	1	0	1	1	1	0	
<i>Neocarus orghidani</i>	-	1	0	1	0	0	1,2	1	0	
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	-	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>Caribeacarus armasi</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Caribeacarus panamensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Amazonacarus setosus</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>Amazonacarus paraensis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>Brasilacarus cocaris</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	

Species	Characters								
	63	64	65	66	67	68	69	70	71
<i>Diplothyrsus schubarti</i>	1	2	0	0	-	-	-	-	4
<i>Diplothyrsus lecorrei</i>	1	2	0	0	-	-	-	-	4
<i>Lasioseius alli</i>	0	2	0	0	-	-	-	-	4
<i>Amblyomma americanum</i>	0	0	0	0	-	-	-	-	4
<i>Salfacarus ranobensis</i>	?	1	?	?	0	0	0	0	0
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	?	1	?	?	0	0	0	0	0
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	?	1	?	?	0	0	0	0	0
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	1	1	?	?	0	0	0	0	0
<i>Panchaetes dundoensis</i>	1	1	?	?	0	0	?	?	0
<i>Australia</i> gen nov sp1	1	1	0	0	1	0	?	0	0
<i>Australia</i> gen nov sp2	?	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Australia</i> gen nov sp3	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	1	1	0	?	0	0	0	?	0
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	1	1	0	?	1	0	?	0	0
<i>Indiacarus pratyushi</i>	?	1	0	?	0	?	0	0	?
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	?	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	?	1	0	?	0	0	0	?	0
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	?	1	0	?	0	0	0	?	1
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	?	1	0	0	0	0	0	0	0,1
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	?	1	0	0	0	0	0	0	0,1
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	?	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Neocarus</i> sp4	1	1	0	?	0	0	?	0	0
<i>Neocarus</i> sp1	?	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Neocarus proteus</i>	?	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neocarus</i> sp2	?	1	0	0	0	0	0	?	0
<i>Neocarus</i> sp3	?	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	?	1	0	0	0	0	?	0	0
<i>Neocarus beja</i> sp nov	?	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus caipora</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	?	1	0	?	1	1	0	?	0
<i>Neocarus potiguar</i>	?	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Neocarus calakmulensis</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0,1
<i>Neocarus nohbecanus</i>	?	1	0	0	0	0	?	?	0
<i>Neocarus siamkaanensis</i>	?	1	0	?	0	0	1	1	0
<i>Neocarus veracruzensis</i>	?	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Neocarus texanus</i>	?	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neocarus orghidani</i>	?	1	?	0	0	0	?	?	0
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	?	1	0	0	0	0	0	0	1,2,3
<i>Caribeacarus armasi</i>	?	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Caribeacarus panamensis</i>	?	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	?	1	1	?	0	0	0	?	1
<i>Amazonacarus setosus</i>	?	1	1	?	?	?	?	?	?
<i>Amazonacarus paraensis</i>	?	1	1	?	?	?	?	?	?
<i>Brasilacarus cocaris</i>	?	1	0	0	?	?	?	?	?

Species	Characters			
	72	73	74	75
<i>Diplothyurus schubarti</i>	4	-	1	0
<i>Diplothyurus lecorrei</i>	4	-	1	0
<i>Lasioseius alli</i>	4	-	1	0
<i>Amblyomma americanum</i>	4	-	1	0
<i>Salfacarus ranobensis</i>	1,2	0	2	0
<i>Salfacarus mahafaliensis</i>	1	0	2	0
<i>Salfacarus kirindiensis</i>	1,2	0	2	0
<i>Salfacarus antsiranensis</i>	1	0	2	0
<i>Panchaetes dundoensis</i>	1	?	2	1
<i>Australia</i> gen nov sp1	1	0	0	0
<i>Australia</i> gen nov sp2	1	0	0	0
<i>Australia</i> gen nov sp3	1	0	0	0
<i>Tupinacarus painense</i> gen nov	1	0	0	0
<i>Phalangi acarus brosetti</i>	1	0	2	0
<i>Indiacarus pratyushi</i>	?	?	2	0
<i>Opiliacarum segmentatus</i>	?	?	2	?
<i>Neocarus mboitata</i> sp nov	1	0	2	0
<i>Neocarus peruassu</i> sp nov	1,2	0	2	0
<i>Neocarus pataxo</i> sp nov	1,2	0	2	0
<i>Neocarus guidonae</i> sp nov	1,2	0	2	0
<i>Neocarus maracatu</i> sp nov	1	0	2	1
<i>Neocarus</i> sp4	1	0	2	1
<i>Neocarus</i> sp1	1	0	2	0
<i>Neocarus proteus</i>	1	0	2	1
<i>Neocarus</i> sp2	1	0	2	1
<i>Neocarus</i> sp3	1	0	2	0
<i>Neocarus igarapeense</i> sp nov	1	0	2	0
<i>Neocarus beja</i> sp nov	0,1	0	2	0
<i>Neocarus caipora</i>	0	0	2	0
<i>Neocarus geilsoni</i> sp nov	1	0	2	1
<i>Neocarus potiguar</i>	0	0	2	0
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	1	1	2	0
<i>Neocarus calakmulensis</i>	1	1	2	0
<i>Neocarus nohbecanus</i>	1	?	2	0
<i>Neocarus siamkaensis</i>	1	1	2	0
<i>Neocarus veracruzensis</i>	1	1	2	0
<i>Neocarus texanus</i>	1	1	2	0
<i>Neocarus orghidani</i>	1	1	2	0
<i>Caribeacarus brasiliensis</i>	2,3	0	2	0
<i>Caribeacarus armasi</i>	2	0	2	0
<i>Caribeacarus panamensis</i>	2	0	2	0
<i>Caribeacarus vanderhammeni</i>	2	0	2	0
<i>Amazonacarus setosus</i>	?	?	?	?
<i>Amazonacarus paraensis</i>	?	?	?	?
<i>Brasilacarus cocaris</i>	?	?	?	?

ARTIGO 2

Distribuição potencial de ácaros Opilioacarida no mundo e considerações sobre os nichos potenciais dos gêneros

Artigo apresentado nas normas da revista *Experimental and Applied Acarology* (Versão para submissão)

RESUMO

O presente trabalho foi realizado como objetivo principal de identificar possíveis locais potencialmente adequados ambientalmente para novas ocorrências de espécies de alguns gêneros de Opilioacarida (*Panchaetes*, gênero não descrito da Austrália, *Tupinacarus*, *Opilioacarus* e *Neocarus*) no mundo. Além disso, foi testada a possibilidade de sobreposição de nicho entre os grupos estudados. Para este propósito, foi utilizado o método de máxima entropia, além de ferramentas de modelagem de nicho. Os modelos mostraram que as áreas com grande adequabilidade ambiental para espécies de ácaros deste grupo se concentram, principalmente, na região intertropical, com exceção do gênero *Opilioacarus*, que apresentou distribuição abrangendo grandes áreas em porções de elevada latitude. Apesar de serem raros os locais com sobreposições na distribuição geográfica de dois ou mais gêneros, as condições de habitats por eles ocupados apresentam grande semelhança (acima de 60%), resultando em uma sobreposição dos nichos. Provavelmente, a distribuição geográfica real dos Opilioacarida é limitada pelo baixo poder de dispersão das espécies e a presença de barreiras geográficas, já que, ambientalmente, o potencial de distribuição para cada um dos gêneros é muito maior do que o apresentado por suas ocorrências conhecidas.

Palavras-chave: Acari. Opilioacaridae. Biogeografia. Maxent. ENMtools.

**POTENTIAL DISTRIBUTION OF OPILIOACARIDA MITES IN THE
WORLD AND CONSIDERATIONS ON POTENTIAL NICHES OF THE
GENERA**

ABSTRACT

This study aimed to identify possible potentially suitable sites for new occurrences of species of some genera of Opilioacarida (*Panchaetes*, undescribed genus of Australia, *Tupinacarus*, *Opilioacarus* and *Neocarus*) in the world. In addition, the study tested the possibility of niche overlap among the groups. For this purpose, the maximum entropy method as well as niche modeling tools were used. The models showed that areas with high environmental suitability for a species group are concentrated mainly in the intertropical region with the exception of the *Opilioacarus* genus that had a distribution covering large areas portions at high-latitude. Although sites with overlapping geographical distribution of two or more genera are rare, the habitat conditions occupied by them show great similarity (over 60%), resulting in niche overlaps. Probably, the actual geographical distribution of Opilioacarida is limited by the low dispersion capability of the species and the presence of geographic barriers, since environmentally, the potential distribution for each of the genera is much higher than that shown by its known occurrences.

Keywords: Acari. Opilioacaridae. Biogeography. Maxent. ENMtools.

1 INTRODUÇÃO

Opilioacarida é uma pequena ordem de ácaros Parasitiformes que, atualmente, é composta por 39 espécies e uma subespécie vivente, além de três espécies fósseis, duas delas datando do Eoceno (ca. 44–49 Ma) (Dunlop et al. 2004; Dunlop et al. 2008) e uma do Cretáceo superior (Cenomaniano) (ca. 99 milhões de anos atrás) (Dunlop and Bernardi 2014). Estes organismos representam o registro fóssil mais antigo dentre os Parasitiformes e também são considerados um grupo chave na resolução do parentesco entre as linhagens de ácaros, pois apresentam muitas características consideradas primitivas para o grupo (Walter and Harvey 2009). Além de sua importância no contexto filogenético e taxonômico, os Opilioacarida são considerados uma ordem rara, com poucos registros e as poucas espécies descritas apresentam distribuições restritas e ocorrências esparsas (Leclerc 1989; Das and Bastawade 2006; Walter and Harvey 2009; Vázquez and Klompen 2010; Bernardi et al. 2013b; Bernardi et al. 2014).

Apesar dos mais de 100 anos transcorridos desde a primeira descrição realizada por With (1904), grande parte do conhecimento gerado para Opilioacarida é ainda baseado em trabalhos de taxonomia (e.g. Juvara-Bals & Baltac, 1977; Naudó, 1963; van der Hammen, 1969, 1976). Recentemente, várias espécies têm sido descritas para as Américas do Sul e Central e também o México (e.g. Bernardi et al., 2014, 2013; Vázquez, Araújo, & Feres, 2014; Vázquez & Klompen, 2002, 2009). No entanto, apenas alguns poucos trabalhos apresentam importantes informações sobre a biologia e a distribuição das espécies deste grupo (Leclerc 1989; Vázquez and Palacios-Vargas 1989; Klompen 2000; Bernardi et al. 2013b), existindo, ainda, grandes lacunas a serem preenchidas.

Neste contexto, uma possível ferramenta que pode ajudar a entender a biologia de grupos de espécies com escassos registros de coleta são os modelos ambientais de nicho (“environmental niche models”, ENM). Estes softwares utilizam ferramentas estatísticas para gerar modelos de predição potencial de distribuição geográfica, baseados em dados de ocorrência. Assim, podem prever, em escala global, onde podem ser encontrados locais com características ambientais adequadas à ocorrência de um determinado grupo ou espécie estudada (Phillips et al. 2006). Além disso, podem ser utilizadas ferramentas de Geographic Information System (GIS), que auxiliam no entendimento das condições dos habitats nos quais as espécies são encontradas.

Para a geração dos modelos por meio de estratégias de modelagem ecológica de nicho (MEN) são necessários parâmetros ambientais globais, gerados a partir de uma base de dados de coletas de campo, que está disponibilizada para livre acesso (e.g. Hijmans et al. 2005). Tais modelos potenciais de distribuição geográfica, quando utilizados em conjunto com dados ambientais, têm gerado excelentes resultados, solucionando questões ligadas à ecologia e à conservação, à resposta da fauna a fatores climáticos, à avaliação do potencial invasivo de espécies exóticas, a efeitos globais da mudança climática e à ecologia evolutiva e especiação, incluindo similaridade de nicho entre dois ou mais grupos taxonômicos (Anderson et al. 2002; Peterson and Holt 2003; Thomas et al. 2004; Engler et al. 2004; Arif et al. 2007; Neto et al. 2010; McCormack et al. 2010; Rinnhofer et al. 2012; Amaro and Morais 2013).

Tendo em vista a aplicabilidade destas ferramentas e as escassas informações sobre os Opilioacarida, o presente trabalho foi realizado como objetivo de identificar possíveis locais potencialmente adequados para novas ocorrências de espécies deste grupo. Para tal, utilizou-se o método de máxima entropia (Phillips et al. 2006). Além disso, tentou-se elucidar as preferências

ambientais de diferentes gêneros, apresentando hipóteses sobre quais parâmetros ambientais podem vir a influenciar suas distribuições.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Pontos de ocorrências das espécies

Para a obtenção do modelo de adequabilidade ambiental foram utilizados somente dados de presença (ocorrências verdadeiras), uma vez que ausências podem significar coletas realizadas de forma inadequada, ou locais com deficiência amostral. Somente dados de espécies atuais foram utilizados neste trabalho. Os pontos de ocorrência de cada espécie foram obtidos por meio de coordenadas geográficas disponíveis para ácaros Opilioacarida presentes na literatura publicada, dados de coletas de campo conduzidas no Brasil entre 2003 e 2014, e informações presentes de espécies de museus na Argentina (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") e na Austrália (Western Australian Museum). Espécies que não apresentavam coordenadas geográficas do local de coleta tiveram seus pontos de ocorrência determinados a partir de um local de referência, como uma cidade, a região central de uma unidade de conservação, povoado ou qualquer outro ponto geográfico próximo que pudesse ser reconhecido e tivesse sido citado pelo autor do trabalho. Ocorrências com grandes imprecisões ou pouco informativas, nas quais não era citada qualquer referência à localidade de coleta, foram excluídas da análise.

A classificação taxonômica utilizada neste trabalho segue Bernardi e colaboradores (2015 em revisão), em que *Caribeacarus*, *Amazonacarus* e *Brasilacarus* são considerados sinônimos de *Neocarus*; *Phalangiacarus* e *Indiacarus* são considerados sinônimos de *Opilioacarus* e *Salfacarus* é considerado sinônimo de *Panchaetes*. O gênero *Siamacarus* não foi considerado nesta análise, uma vez que as duas espécies do gênero são troglóbias (restritas ao ambiente cavernícola). Assim, suas ocorrências atuais não são necessariamente determinadas pelas condições vigentes no sistema epígeo. Os demais gêneros

(*Adenacarus*, *Paracarus* e *Vanderhammenacarus*) não foram utilizados no presente trabalho, devido à existência de apenas uma única ocorrência para cada um destes gêneros, muitas vezes com local de coleta impreciso, o que impossibilita resultados confiáveis ou, até mesmo, a realização das análises.

2.2 Análise de distribuição potencial

Os mapas com os potenciais de distribuição geográfica de áreas com grande adequabilidade ambiental para o grupo foram preparados utilizando-se o método de máxima entropia, por meio do software livre “Maxent, versão 3.3.3K” (Phillips et al. 2006). Este software trabalha com a tentativa de previsão de ocorrência de habitats favoráveis à existência de uma espécie alvo, levando em consideração somente dados de presença, a partir de uma série de variáveis ambientais analisadas de forma isolada e quando atuando em conjunto (para mais detalhes veja Elith et al. 2011).

A escolha pelo software Maxent baseou-se nos estudos de Hernandez e colaboradores (2006) e Wisz e colaboradores (2008), nos quais foram testados quatro métodos de modelagem (Bioclim, Domain, GARP, and Maxent). Esses estudos demonstraram que o algoritmo do software Maxent teve o desempenho mais preciso entre eles. Além disso, a precisão da previsão do modelo permaneceu razoavelmente estável em todas as categorias de tamanho de amostra, produzindo níveis de precisão máximos especialmente para as menores classes de tamanho de amostra (Hernandez et al. 2006; Pearson et al. 2006). Além disso, o Maxent tem a vantagem de trabalhar em conjunto com o software ENMTools, o que proporciona a elucidação de outras questões ecológicas dos grupos a serem modelados, tais como análise de sobreposição de nicho e de sobreposição na distribuição espacial das espécies ou grupo de espécies (Warren et al. 2010).

As análises do modelo em relação à presença de habitats potencialmente adequados e de como as variáveis ambientais que afetam a probabilidade de ocorrência das espécies foram realizadas adotando-se a configuração padrão do software Maxent 3.3.3K, com poucas modificações: o formato de saída logística, regularização multiplicador = 1, máximo de interações = 2.000, *convergence threshold* = 10^{-5} , número máximo de *background points* = 30.000 (Phillips and Dudík 2008), e a regra de limite aplicada por meio do mínimo ponto de presença. Para o teste de validade do modelo foi utilizado o *crossvalidate test*, que usa pontos selecionados de forma aleatória durante sua análise. O número de replicações utilizadas no teste foi dependente do número de ocorrências presentes para cada um dos gêneros (réplicas; *Panchetes* n = 15, *Opiliacarus* n = 15 e *Neocarus* n = 15, gênero não descrito da Austrália n = 3, *Tupinacarus* n = 3).

O modelo resultante foi então projetado em um mapa de distribuição geográfica potencial máximo gerado em formato *.asc e posteriormente convertido em uma matriz por meio de uma camada, para ser utilizado em software Sistema de Informação Geográfica (SIG). Após esta primeira etapa, o modelo final foi transformado em um mapa contendo um esquema de cores diferentes e a adequação das condições do ambiente foi dividida em inadequado (cor branca), pouco adequado (azul e esquema de cores verde) e adequado (amarelo e esquema de cores vermelho). Foram considerados de adequabilidade baixa locais com adequação menor que 50%; locais acima deste valor foram considerados habitat adequados ambientalmente. Após a realização das análises para cada um dos gêneros, foi gerado um mapa representando as regiões com maior adequabilidade ambiental (acima de 50%) para toda a ordem a partir da sobreposição das áreas dos mapas dos gêneros.

A área sob a curva (AUC) das características de operação do receptor (ROC) foi utilizada para testar a concordância entre a presença das espécies e a

projectação observada. Os valores de significância da AUC que variam tipicamente de 0,5 (não melhor do que o esperado por acaso) a 1,0 (ajuste perfeito). Os valores entre 0 e 0,5 indicam que um modelo se ajusta menos do que os resultados aleatórios. A abordagem de *jackknife* foi usada para avaliar e explicar a importância de cada variável no modelo de distribuição de espécies, além de ser possível visualizar quanta informação exclusiva cada variável fornece sozinha ou em grupo (Phillips et al. 2006; Elith et al. 2011)

2.3 Variáveis ambientais

Para a análise de distribuição geográfica potencial realizada neste estudo foram utilizados métodos estatísticos que predizem a distribuição de áreas ambientalmente adequadas a um determinado táxon. Tais métodos utilizam dados de ocorrência das espécies e também parâmetros ambientais (e.g. temperatura, precipitação, sazonalidade, altitude) da área geográfica na qual se pretende modelar (Phillips et al. 2006). Para os parâmetros ambientais optou-se por utilizar, inicialmente, um conjunto de 19 variáveis e dados de altitude da área geográfica alvo, que foram obtidas do banco de dados disponível pelo Worldclim em formato de generic grids (raster) (Hijmans et al. 2005; acesso em <http://www.worldclim.org>) (Tabela 1). Os dados climáticos disponibilizados pelo Worldclim foram gerados a partir de uma interpolação de dados obtidos em estações climáticas entre os anos de 1950 e 2000 (Hijmans et al. 2005). A resolução do grid utilizado nas variáveis ambientais foi de 5 arc-minutes.

Para evitar problemas com a multicolinearidade entre os fatores ambientais utilizados como preditores, foi realizada um análise de correlação por meio do software ENMtools 1.4.4 (Warren et al. 2010), no intuito de reduzir de 20 para poucas variáveis ambientais. Para isso foram utilizadas, como regra de corte e exclusão, todas as variáveis que apresentavam valores de correlação acima

de 80% ($r \geq 0,80\%$, coeficiente correlação de Pearson). A escolha das variáveis a serem utilizadas, dentre aquelas que apresentaram correlação, foi feita tendo em vista a biologia do grupo alvo do estudo. Assim, foram escolhidas, para a elaboração dos modelos, sete variáveis que foram consideradas importantes ecologicamente para as espécies em estudo (Tabelas 1 e 2).

Foram considerados, para a execução do modelo de previsão de habitats adequados para as espécies Opilioacarida, todos os continentes, com exceção das áreas polares (continente Antártico e Polo Norte).

2.4 Medidas de nicho ambiental

O conceito de nicho mais aceito atualmente foi formulado por Hutchinson (1957), sendo descrito com um hipervolume n dimensional, que abrange todas as exigências (condições ambientais, recursos, interações, etc.) necessárias a um organismo durante seu ciclo de vida. Entretanto, no presente trabalho, o nicho será medido de forma parcial, sendo utilizadas somente as variáveis descritas anteriormente (Tabela 1) e, por isso, tratado como nicho ambiental. Tal abordagem deve-se à impossibilidade de se medir todas as variáveis que compõem o nicho de uma espécie. Assim, para testar a similaridade entre os nichos ambientais dos gêneros de Opilioacarida foram utilizados os dados de todas as ocorrências conhecidas, além de 1.000 pontos escolhidos aleatoriamente, de forma a representar todas as áreas indicadas como adequabilidade ambiental para cada um dos gêneros nos mapas gerados pela análise de distribuição geográfica potencial no software Maxent. Posteriormente, foram extraídas as informações climáticas e de altitude de cada ponto para serem utilizadas em uma análise de componentes principais (PCA) no software R (R Core Development Team 2014). Tal análise teve como objetivo observar a existência de sobreposições entre as condições ambientais ocupadas por cada um

dos gêneros. Na presença de sobreposição, foi realizado o teste de identidade de nicho introduzido por Warren e colaboradores (2008) e, posteriormente, implementado por meio do Software ENMtools por Warren e colaboradores (2010). Neste teste são calculados os valores de medidas derivadas da distância de Hellinger, I (Warren et al. 2008) que visam quantificar a similaridade do nicho previsto entre dois ou mais grupos de espécies, podendo os valores variar de 0 (nichos totalmente diferenciados) a 1 (modelos de nichos idênticos). Estas medidas de similaridade são obtidas comparando-se dois ou mais mapas de adequabilidade ambiental gerados pelo software Maxent, para duas ou mais espécies ou populações (Warren et al. 2010).

Os valores obtidos a partir do índice de Hellinger foram comparados com a filogenia proposta para a ordem (artigo 1), no intuito de visualizar se existe uma correlação entre proximidade filogenética dos gêneros e similaridade entre as áreas potencialmente adequadas às suas respectivas ocorrências.

Os 1.000 pontos escolhidos aleatoriamente foram utilizados para verificar como as variáveis influenciam a distribuição das áreas potencialmente adequadas para a ordem Opilioacarida. Para tal, utilizou-se uma regressão logística calculada por meio dos modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição de erro binomial no software *R* (R Core Development Team 2014). Para isso, foi atribuído valor 0 para os pontos encontrados em áreas com nenhuma adequabilidade ambiental e valor igual a 1 para aqueles que se encontravam em locais com adequabilidade ambiental.

Para saber como cada uma das variáveis ambientais influencia a distribuição da ordem Opilioacarida pelo mundo, foi realizada uma análise de modelos lineares baseados na distância (DISTLM). Para esta análise, todos os mapas de distribuição potencial para os gêneros estudados foram sobrepostos, sendo mantidos na figura final somente os maiores valores de adequabilidade ambiental, gerando, ao final, padrão unificado para toda a ordem Opilioacarida.

Deste mapa foram extraídos os valores das oito variáveis ambientais (Tabela 1) em 1.000 pontos escolhidos aleatoriamente, sendo estas utilizadas como variáveis preditoras para a análise de DISTLM. Assim, a análise de DISTLM permitiu analisar e modelar a relação existente entre dados multivariados, como uma matriz de similaridade, e uma ou mais variáveis preditoras. Utilizando-se a variável resposta (porcentagem de adequabilidade ambiental para Opilioacaridae) calculou-se uma matriz de distâncias euclidianas entre os pontos. A análise de DISTLM baseada em distâncias euclidianas é equivalente a regressões lineares univariadas simples. Contudo, neste caso, os valores de p são obtidos por meio de permutações (9.999 permutações). A análise foi feita por meio do programa PRIMER v.6 with PERMANOVA+ (Anderson et al. 2006).

3 RESULTADOS

3.1 Mapas de adequabilidade ambiental para os gêneros de *Opilioacarida*

Panchaetes

O modelo de distribuição geográfica de áreas potencialmente adequadas para *Panchaetes* foi elaborado com um total de 21 registros de coleta, sendo que 18 destas ocorrências representam localizações de 10 espécies conhecidas e três registros citados em artigos previamente publicados (van der Hammen 1977; Vázquez and Klompen 2010) (Material Suplementar 1, Figura 1A).

A média dos valores de AUC para a performance do modelo em 15 réplicas foi de 0,963 (desvio padrão = 0,050), o que sugere que o modelo teve um bom poder de predição.

Dentre as sete variáveis ambientais utilizadas para gerar o modelo, aquelas que tiveram a maior contribuição foram a média anual de temperatura (BIO 01) (27,6%), a amplitude da temperatura anual (BIO 07) (25,2%) e a precipitação do quarto mais seco (BIO 17) (14,7%). As demais variáveis tiveram uma contribuição abaixo de 12% de contribuição no modelo gerado (Tabela 1). A variável ambiental com o maior ganho para o modelo, quando utilizada isoladamente (azul-escuro) e que apresentou maior perda na qualidade da análise, quando excluída (azul-claro), foi amplitude térmica anual (BIO 07) (Figura 1B).

O modelo gerado para *Panchaetes* apresentou uma distribuição de áreas com grande adequabilidade ambiental (acima de 50%) que se estende por 1,9% da área modelada do globo. As áreas com grande adequabilidade ambiental estão localizadas nas regiões úmidas e intertropicais, estando distribuídas, principalmente, pela região do litoral leste da África, nordeste da Índia, centro-oeste da China, norte da Austrália, México e norte da América Central, região

leste do Brasil e localidades de pequena abrangência no litoral norte e noroeste da América do Sul (Figura 1C).

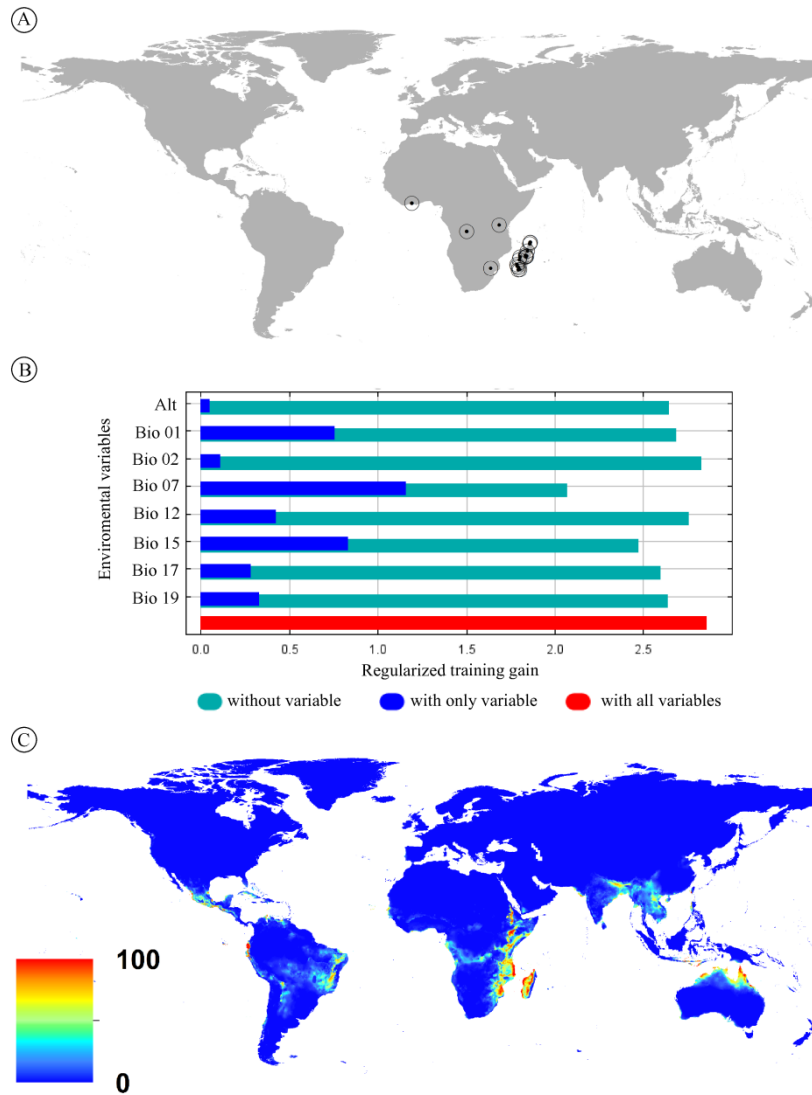


Figura 1 Gênero *Panchaetes* (Opilioacarida). A: Mapa mundial com as ocorrências de espécies; B: Teste de Jackknife para a modelagem das espécies; C: Mapa de adequabilidade ambiental realizado pelo software Maxent

Gênero não descrito da Austrália

O modelo de distribuição geográfica de áreas potencialmente adequadas para espécies do gênero não descrito da Austrália foi elaborado com um total de quatro registros de coleta, sendo todos eles correspondentes a espécies ainda não descritas, e apenas uma havia sido citado previamente na literatura (Walter and Proctor 1998) (Material Suplementar 1, Figura 2A).

A média dos valores de AUC para a performance do modelo em três réplicas foi de 0,946 (desvio padrão = 0,054), o que sugere que o modelo teve um bom poder de predição.

Dentre as sete variáveis ambientais utilizadas para gerar o modelo, a maior contribuição foi dada pela temperatura média anual (BIO 01) (51,4 %), a precipitação no quarto mais frio do ano (BIO 19) (21,9%) e a amplitude da temperatura anual (BIO 07) (13,4%). As demais variáveis tiveram uma contribuição abaixo de 10% no modelo gerado (Tabela 1). A variável ambiental com o maior ganho para o modelo, quando utilizada isoladamente (azul-escuro), foi temperatura média anual (BIO 01) e aquela que apresentou maior perda na qualidade da análise, quando excluída (azul-claro), foi precipitação no quarto mais frio (BIO 19) (Figura 2B).

O modelo gerado para as espécies não descritas da Austrália apresentou uma distribuição de áreas com grande adequabilidade ambiental (acima de 50%) que se estende por 5,68% da área modelada do globo, estando distribuídas, principalmente, na região nordeste e pontualmente no norte e no oeste da América do Sul; no noroeste, sudoeste e leste da África; em Madagascar; no sul da Península Árabe, na Índia e na China, além do norte da Austrália (Figura 2C).

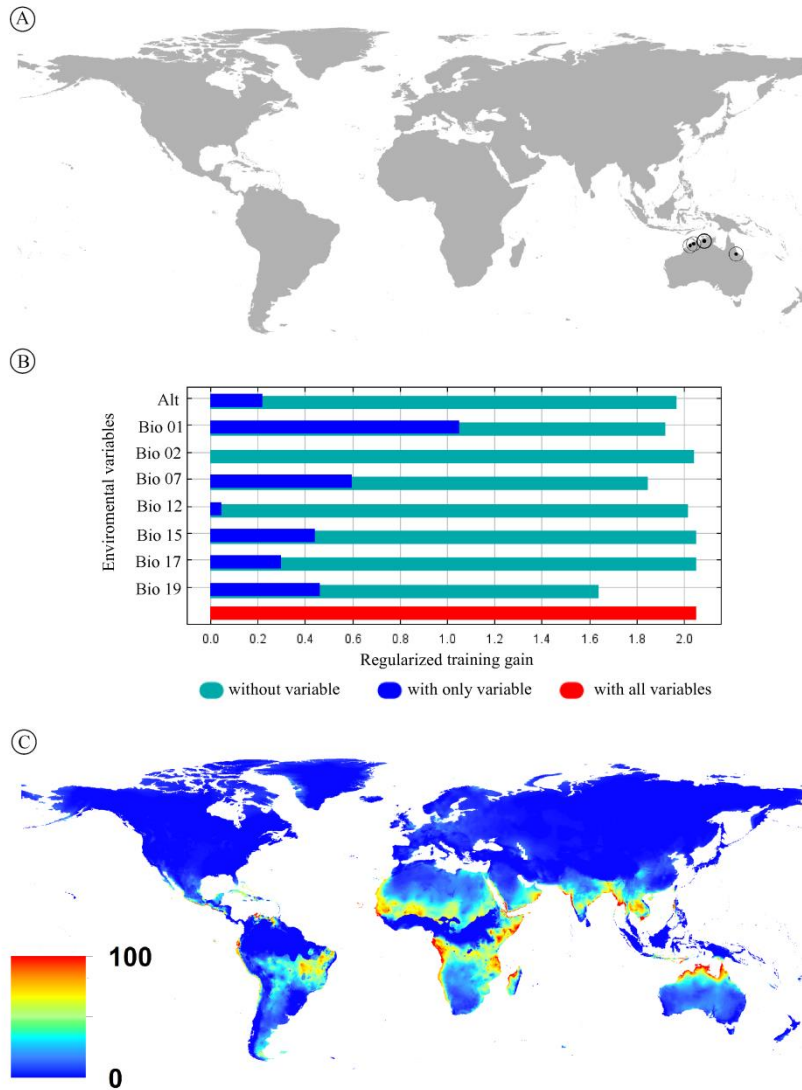


Figura 2 Gênero não descrito da Austrália (Opilioacarida). A: Mapa mundial com as ocorrências de espécies; B: Teste de Jackknife para a modelagem das espécies; C: Mapa de adequabilidade ambiental realizado pelo software Maxent

Tupinacarus

O modelo de distribuição geográfica de áreas potencialmente adequadas para as espécies de *Tupinacarus* foi elaborado com um total de três registros de coleta, sendo um deles correspondentes a uma espécie ainda não descrita (Material Suplementar 1, Figura 3A).

O valor de AUC para a performance do modelo foi de 0,985, o que sugere que o modelo teve um bom poder de predição.

Dentre as sete variáveis ambientais utilizadas para gerar o modelo, a maior contribuição foi dada por temperatura anual média (BIO 01) (30,5%), precipitação no quarto mais seco (BIO 17) (21,8%) e amplitude da temperatura anual (BIO 7) (17,1%). As demais variáveis tiveram uma contribuição abaixo de 17% no modelo gerado (Tabela 1). A variável ambiental com o maior ganho para o modelo, quando utilizada isoladamente (azul-escuro) e que apresentou maior perda na qualidade da análise, quando excluída (azul-claro) foi amplitude da temperatura anual (BIO 07) (Figura 3B).

O modelo gerado para *Tupinacarus* apresentou uma distribuição de áreas com grande adequabilidade ambiental (acima de 50%) que se estende por 6,55% da área modelada do globo. As principais áreas com grande adequabilidade ambiental para espécies de *Tupinacarus* estão presentes, principalmente, na região central e no extremo sul da América do Sul e na porção central da África, em Madagascar, no litoral leste do norte da América Central, no México e nos Estados Unidos (Figura 3C).

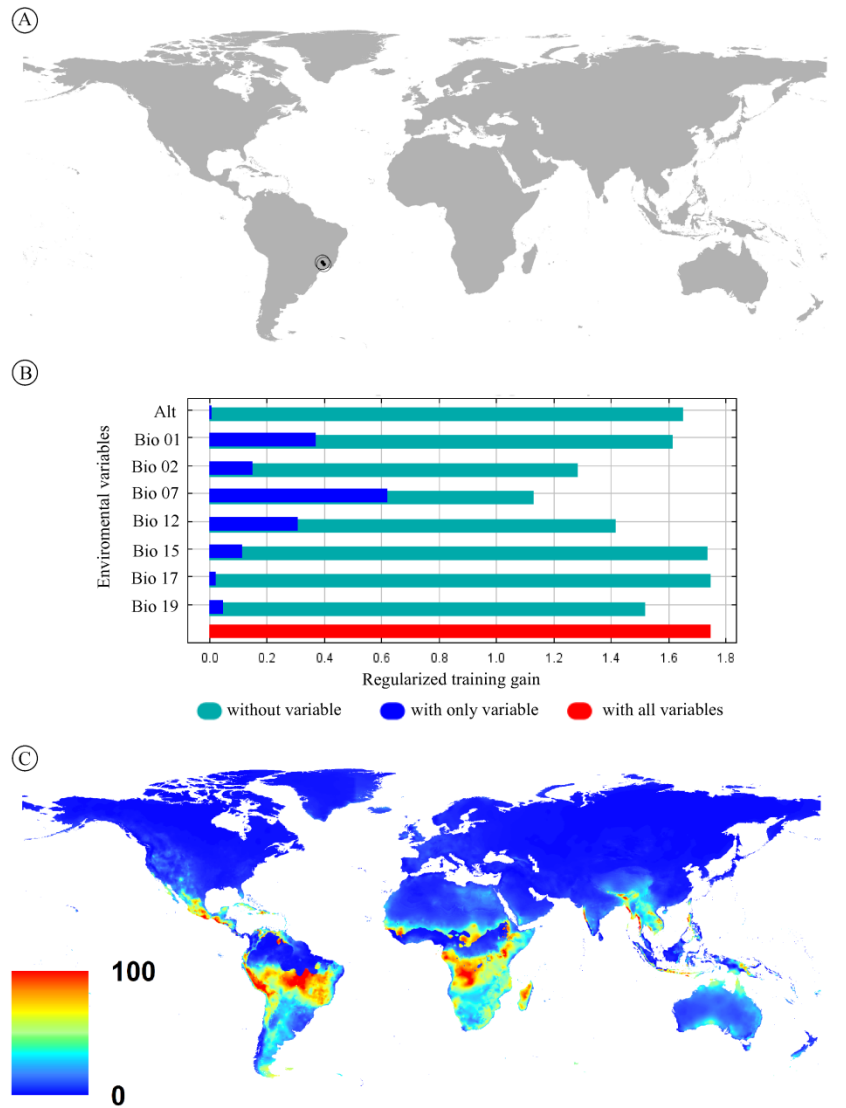


Figura 3 Gênero *Tupinacarus* (Opilioacarida). A: Mapa mundial com as ocorrências de espécies; B: Teste de Jackknife para a modelagem das espécies; C: Mapa de adequabilidade ambiental realizado pelo software Maxent

Opilioacarus

O modelo de distribuição geográfica de áreas potencialmente adequadas para *Opilioacarus* foi elaborado com um total de 11 registros de coleta e estas ocorrências representam localização de quatro espécies conhecidas (Material Suplementar 1, Figura 4A).

A média dos valores de AUC para a performance do modelo em 15 réplicas foi de 0,917 (desvio padrão = 0,180), o que sugere que o modelo teve um bom poder de predição.

Dentre as sete variáveis ambientais utilizadas para gerar o modelo, a maior contribuição foi dada por temperatura média anual (BIO 01) (34,7%), amplitude da temperatura anual (BIO 07) (20,2 %) e precipitação no quarto mais frio (BIO 19) (14,7%). As demais variáveis tiveram uma contribuição abaixo de 12% para o modelo gerado (Tabela 1). A variável ambiental com o maior ganho para o modelo, quando utilizada isoladamente (azul-escuro), foi amplitude da temperatura anual (BIO 07) e aquela que apresentou maior perda na qualidade da análise, quando excluída (azul-claro) foi precipitação no quarto mais seco (BIO 17) (Figura 4B).

O modelo gerado para *Opilioacarus* apresentou uma distribuição de áreas com grande adequabilidade ambiental (acima de 50%) que se estende por 4,62% da área modelada do globo. Este gênero apresentou grandes áreas com adequabilidade ambiental, principalmente no sul europeu e no norte da África, junto ao litoral mediterrâneo. Além destas, destacam-se uma pequena região próxima ao mar Cáspio, a região litorânea de países como o Gabão e o Congo, o litoral sul da Ásia, que abrange alguns países da península árabe, o Irã, o Paquistão, a Índia e uma parte considerável do norte e nordeste da América do Sul (Figura 4C). A presença de áreas adequadas nas regiões norte da Europa, principalmente a Islândia, oeste da Groelândia e Alasca provavelmente compreende imprecisões do modelo. Uma vez que não existe uma variável

ambiental que inclua dados sobre períodos de congelamento de determinados locais no globo, algumas áreas acabam aparecendo como potenciais, embora, de fato, possam não ser (Figura 4C).

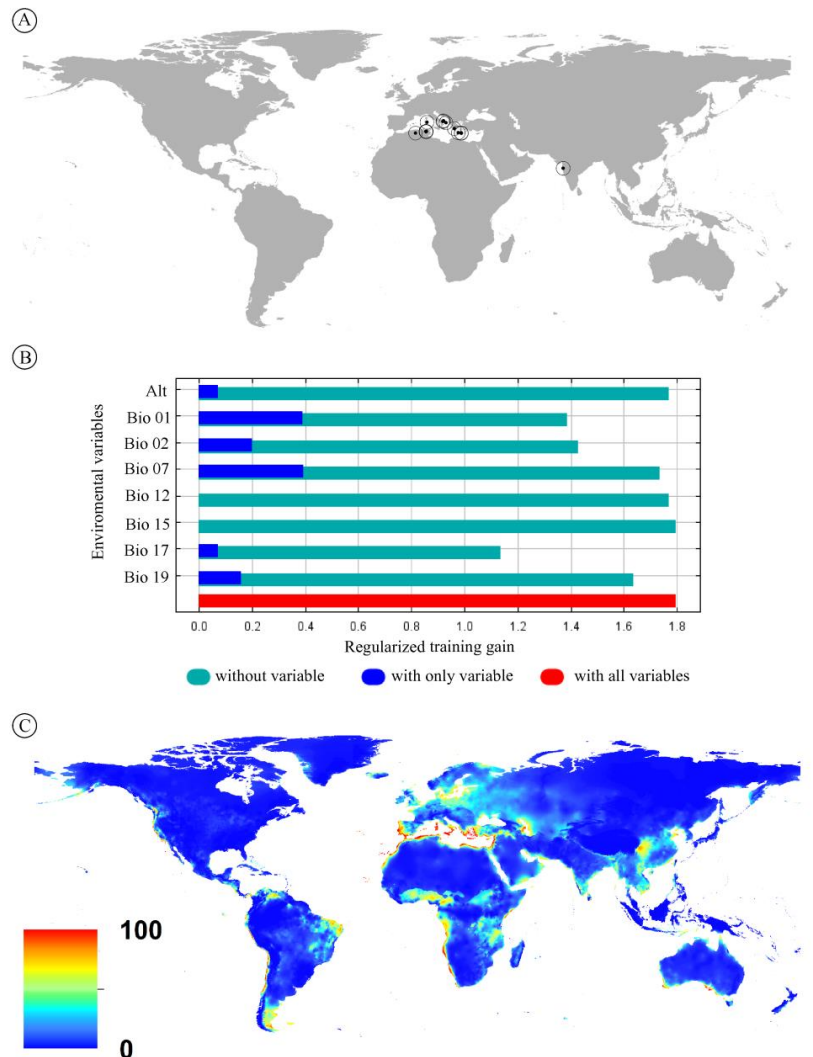


Figura 4 Gênero *Opilioacarus* (Opilioacarida). A: Mapa mundial com as ocorrências de espécies; B: Teste de Jackknife para a modelagem das espécies; C: Mapa de adequabilidade ambiental, realizado pelo software Maxent

Neocarus

O modelo de distribuição geográfica de áreas potencialmente adequadas para *Neocarus* foi elaborado com um total de 71 registros de coleta que representam a localização de uma subespécie e 19 espécies conhecidas, além de 62 ocorrências de espécies ainda não descritas (Material suplementar 1, Figura 5A).

A média dos valores de AUC para a performance do modelo em 15 réplicas foi de 0,94 (desvio padrão = 0,032), o que sugere que o modelo teve um bom poder de predição.

Dentre as sete variáveis ambientais utilizadas para gerar o modelo, a maior contribuição foi dada por temperatura média anual (BIO 01) (43,2%), precipitação anual (BIO 12) (30,2%) e amplitude da temperatura anual (BIO 07) (8,8%). As demais variáveis tiveram uma contribuição abaixo de 5% para o modelo gerado (Tabela 1). A variável ambiental com o maior ganho para o modelo, quando utilizada isoladamente (azul-escuro) foi amplitude da temperatura anual (BIO 07) e aquela que apresentou maior perda na qualidade da análise, quando excluída (azul-claro) foi temperatura média anual (BIO 01) (Figura 5B).

O modelo gerado para *Neocarus* apresentou uma distribuição de áreas com grande adequabilidade ambiental (acima de 50%) que se estende por 9,67% da área modelada do globo. O mapa obtido apresenta uma grande área com elevada adequabilidade ambiental presente entre os trópicos, principalmente localizada na parte central da África, nas Américas do Sul e Central e no sudeste asiático (Figura 5C).

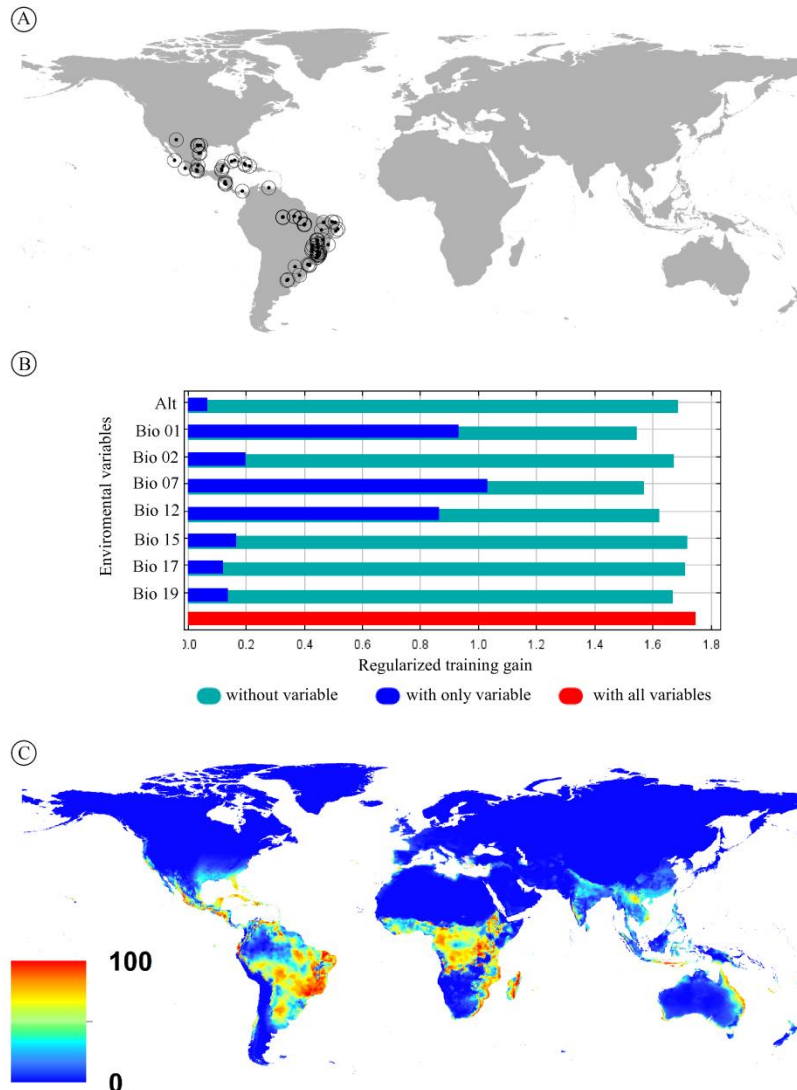


Figura 5 Gênero *Neocaruss* (Opilioacarida). A: Mapa mundial com as ocorrências de espécies; B: Teste de Jackknife para a modelagem das espécies; C: Mapa de adequabilidade ambiental realizado pelo software Maxent

3.2 Mapas de adequabilidade ambiental para a ordem Opilioacarida

O mapa gerado a partir da somatória das potencialidades de cada gênero mostra uma grande concentração de áreas com maior grau de adequabilidade ambiental à presença de Opilioacarida (acima de 50%) em baixas latitudes (regiões tropicais) e uma redução das áreas com o aumento da latitude (Figura 10). Algumas exceções estão localizadas no extremo sul da América do Sul, na África e na Austrália, em pequenas áreas no sul do Estados Unidos e no norte do México, e, principalmente, a região a central da Europa Ocidental.

No entanto, mesmo dentro das áreas de grande adequabilidade ambiental que se concentram na zona intertropical, são observadas lacunas com baixa probabilidade de ocorrência de espécies do gênero. Estas lacunas são observadas, principalmente, em extremos ambientais, como regiões desérticas no centro sul-africano e na porção central da Austrália, no México e na península Arábica. Além disso, algumas áreas que apresentam elevada precipitação, como o noroeste da Amazônia, a região dos Andes e a uma porção central, também são regiões de áreas não adequadas ambientalmente e, conseqüentemente, de baixa probabilidade de ocorrência de espécies da ordem Opilioacarida.

As distribuições das áreas com maior potencial para a ocorrência de Opilioacarida seguem o padrão ambiental já conhecido dos locais de ocorrências conhecidas para a ordem. Atualmente se sabe que o maior número de ocorrências está na faixa de temperatura entre 18 e 28°C e, com raras exceções, em locais onde a temperatura atinge valores inferiores a 0°C (Figuras 6, 7 e 10). Além disso, as espécies ocorrem, preferencialmente, em locais onde a precipitação situa-se entre 500 e 2.000 mm anuais (Figuras 8 e 10). Já outros fatores, como a altitude, parecem não influenciar tanto a distribuição destes organismos, mesmo a que a maioria dos ocorrências ocorra abaixo de 950 metros de altitude (Figura 9).

Os resultados obtidos com o DSTLM mostram que todas as variáveis exercem influência significativa na distribuição das áreas com adequabilidade ambiental para Opilioacarida, sendo as variáveis BIO 7 (amplitude térmica anual) e BIO1 (temperatura média anual) as de maior importância, explicando 51,1% e 43% da variável resposta, respectivamente. A amplitude da temperatura anual tem influência negativa na distribuição das áreas com adequabilidade ambiental para Opilioacarida. A variável BIO 17 (altitude e precipitação no quarto mais seco) também exerceu influência negativa, mas com uma intensidade muito menor. Já a variável Bio 1 (temperatura média anual) tem influência positiva na distribuição das áreas, seguida da BIO1 (sazonalidade da precipitação), BIO19 (precipitação no quarto mais frio) e BIO2 (amplitude da média de temperatura diurna) (Tabela 3).

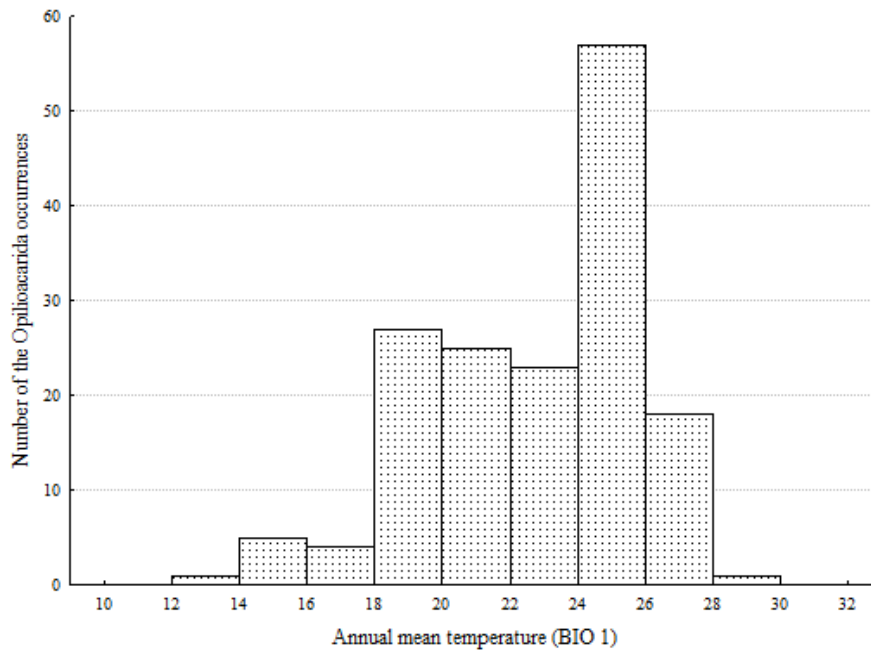


Figura 6 Ocorrências de ácaros Opilioacarida em relação à temperatura média anual (BIO 1)

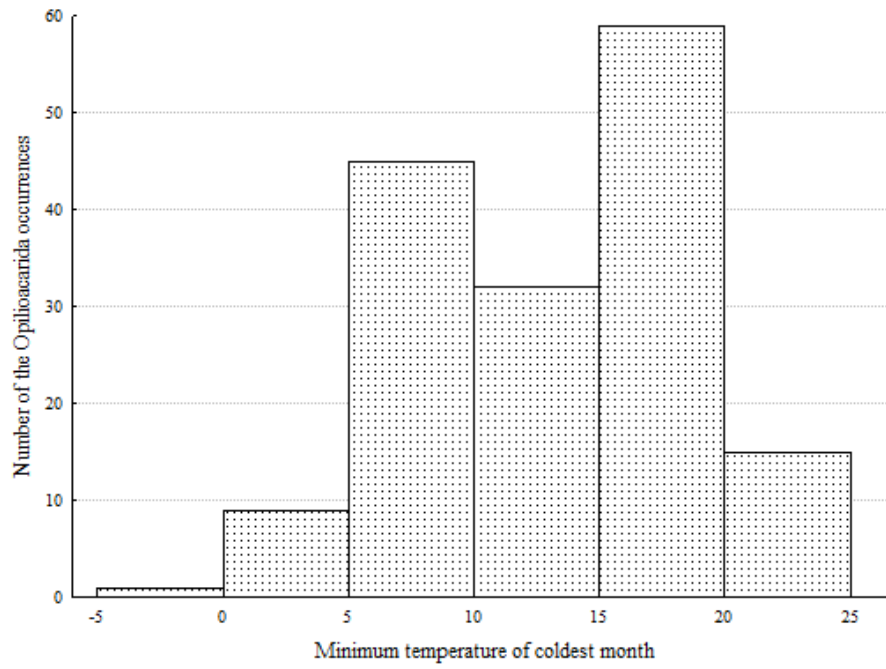


Figura 7 Ocorrências de ácaros Opilioacarida em relação à temperatura mínima do mês mais frio (BIO6)

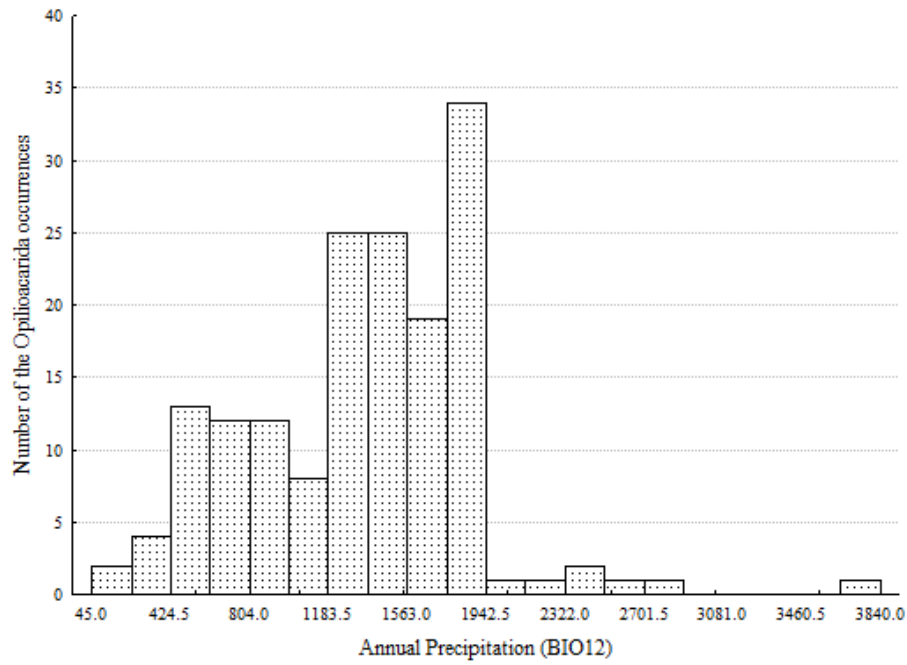


Figura 8 Ocorrências de ácaros Opilioacarida em relação à precipitação anual (BIO12)

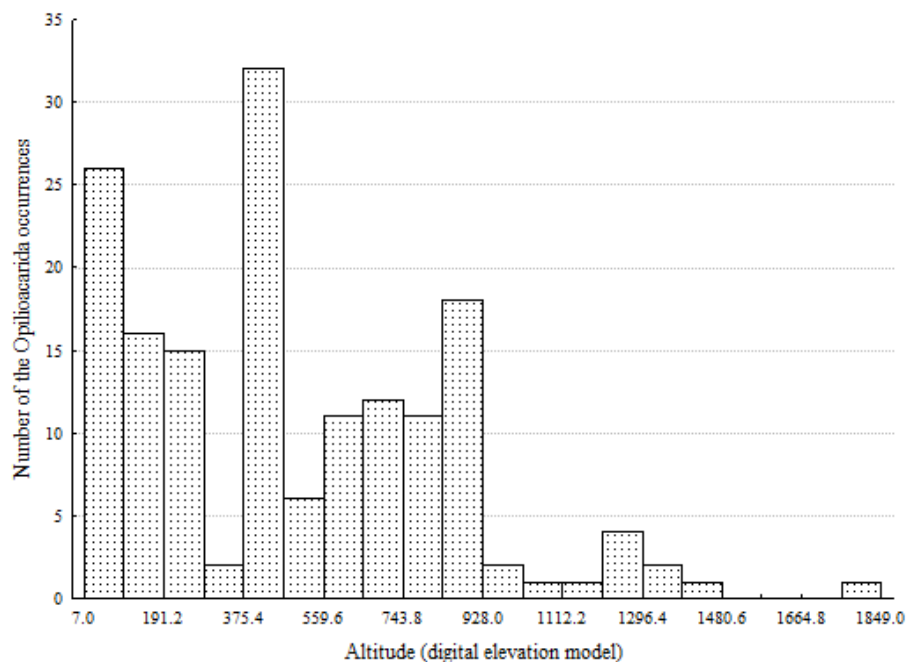


Figura 9 Ocorrências de ácaros Opilioacarida em relação à altitude

Vastas áreas pouco exploradas, com raras ou nenhuma coleta de Opilioacarida, foram consideradas com grande adequabilidade ambiental (acima de 50%), principalmente na África, no sul da Índia e na Ásia continental, além das regiões litorâneas e algumas ilhas ao norte da Austrália, tais como Indonésia e Papua Nova Guiné. Além disso, parte da região sul da Europa, na zona litorânea ao redor do mar Mediterrâneo, onde está localizada a Península Ibérica, também apresentou pontos com grande adequabilidade ambiental, com prováveis chances de ocorrência de Opilioacariformes. As Américas do Sul e Central e o México, além do continente africano, são os locais onde se encontram os maiores territórios contínuos com alta adequabilidade ambiental a espécies da Ordem.

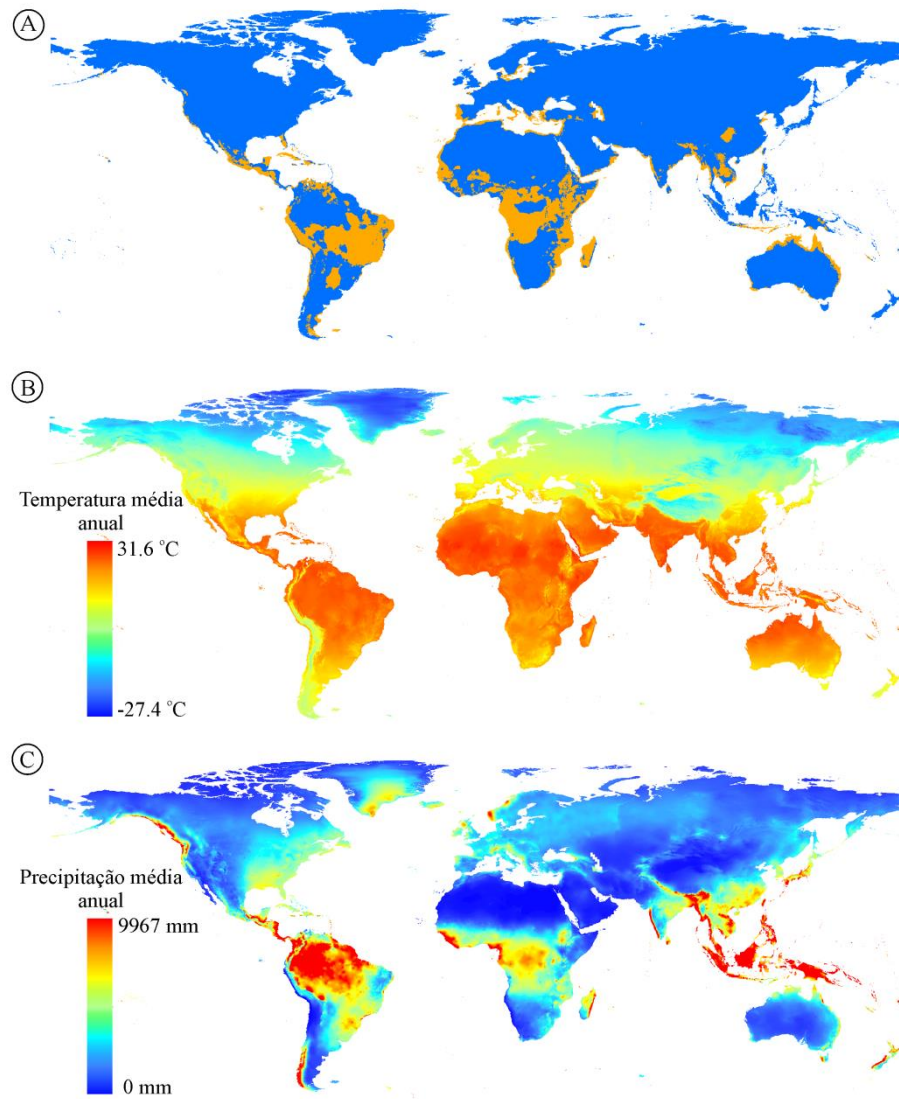


Figure 10 Mapa com a distribuição potencial e amplitude de variáveis ambientais. A: Locais com maior adequabilidade ambiental (maior que 50%) para os gêneros da ordem Opilioacarida; B: Mapa da temperatura média anual (BIO 1); C: Mapa da precipitação média anual (BIO 12)

3.3 Similaridade de nicho

Tanto a dispersão dos pontos no gráfico de PCA quanto os valores observados para a similaridade mostraram grande sobreposição nos nichos entre os gêneros de Opilioacarida (Figura 10). Para os valores de I , *Opilioacarus* e *Panchaetes* apresentaram a menor similaridade ($I = 0,565$), enquanto o máximo valor foi observado entre *Tupinacarus* e as espécies não descritas da Austrália ($I = 0,866$) (Tabela 3). Os valores nem sempre apresentam congruência entre relações de proximidade filogenética e similaridade de nicho ambiental. Este é o caso do gênero *Neocarus*, que tem maior similaridade de nicho com gêneros distantes filogeneticamente com as espécies da Austrália, *Tupinacarus* e *Panchaetes*, do que com o gênero *Opilioacarus*, que está mais próximo na filogenia (Figura 12A). *Opilioacarus* apresenta maior proximidade filogenética com *Neocarus*, mas seu nicho é mais similar ao das espécies não descritas da Austrália e *Tupinacarus* (Figura 12B). Já os gêneros *Tupinacarus* e as espécies australianas são os dois grupos que apresentam maior congruência entre proximidade filogenética e semelhança entre os valores de similaridade de nicho (Figura 12C).

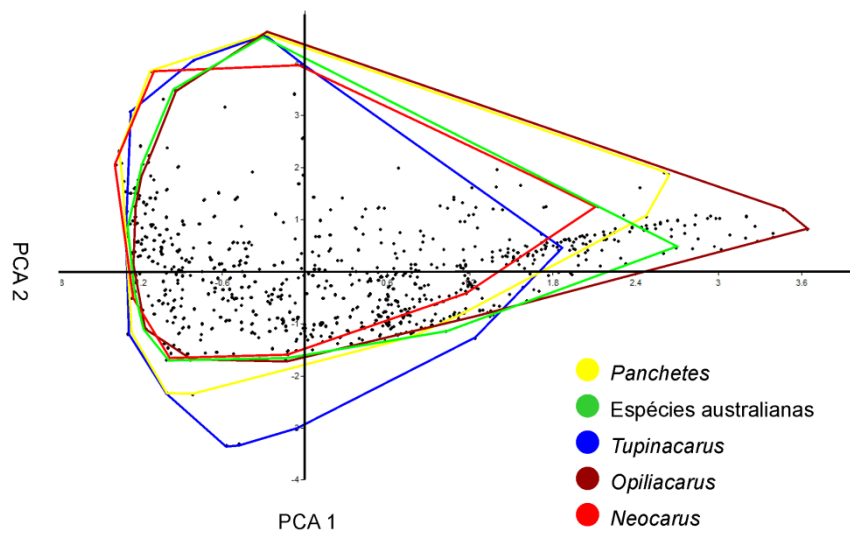


Figura 11 Grafico mostrando os resultados obtidos por meio da análise de componentes principais (PCA1: 87,3%; PCA2: 7,6%), em que foram consideradas 19 variáveis ambientais e a altitude dos locais de ocorrência potencial para os gêneros de Opilioacarida

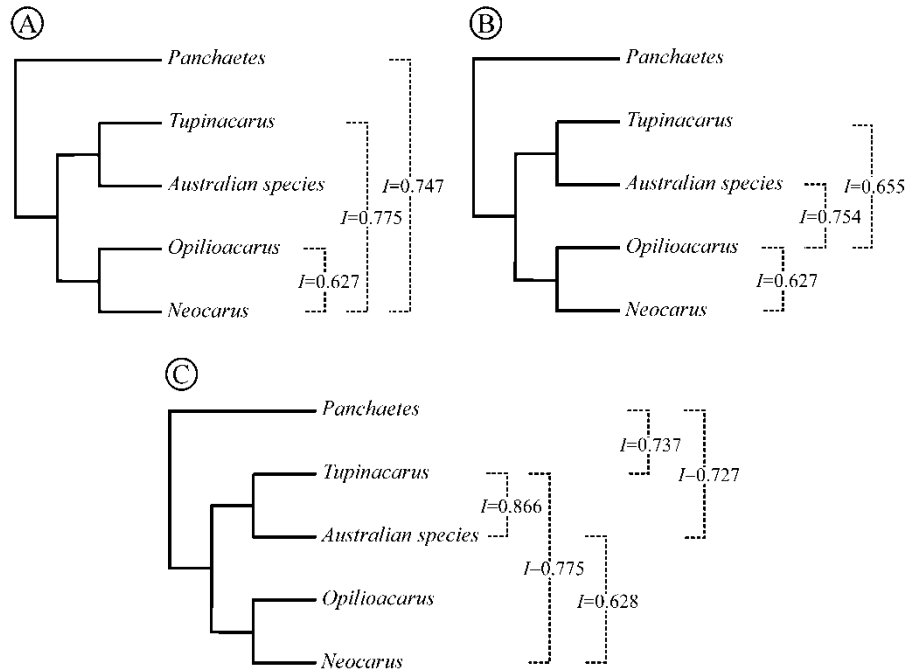


Figura 12 Desenho esquemático representando as relações filogenéticas e similaridade na distribuição de áreas com adequabilidades ambientais (nicho ambiental) entre alguns gêneros da ordem Opilioacarida. A: relações entre filogenia e similaridade de nicho entre *Neocarus* e os gêneros *Opilioacarus*, *Tupinacarus* e *Panchaetes*; B: relações entre filogenia e similaridade de nicho entre *Opilioacarus* e os gêneros *Neocarus*, espécie australiana e *Tupinacarus*; C: relações entre filogenia e similaridade de nicho entre os gêneros de Opilioacarida

4 DISCUSSÃO

Ácaros da Ordem Opilioacarida são bem distribuídos pelo mundo, sendo encontrados em uma grande diversidade de habitat (e.g. ambientes cavernícolas, no folhico, sob rochas, tanto em ambientes semiáridos como em detritos de floresta na região tropical) (Chamberlin and Mulaik 1942; Coineau and van der Hammen 1974; Juvara-Bals and Baltac 1977; Klompen 2000; Bernardi et al. 2012; Bernardi et al. 2014; Vázquez et al. 2014). No entanto, estudos que buscam entender os padrões de distribuição destes organismos são escassos, fazendo com que aspectos ecológicos básicos destes ácaros sejam desconhecidos, podendo dificultar até mesmo o direcionamento de busca e captura de espécimes, o que pode intensificar a condição de raridade desta ordem.

4.1 Áreas potenciais para a ocorrência de Opilioacarida

Os mapas de adequabilidade ambiental mostraram grandes áreas que ainda foram pouco exploradas, mas com grande potencial para a ocorrência de espécies de Opilioacarida. Tal cenário pode representar um forte indicativo da existência de um grande número de espécies ainda não conhecidas, hipótese que vem sendo confirmada com recentes descobertas de novas espécies, principalmente na América do Sul e no México, onde a busca por novas ocorrências tem se intensificado (e.g. Vázquez and Klompen 2009; Bernardi et al 2013b; Bernardi et al 2014; Vázquez et al 2014). Dessa forma, o pequeno número de espécies conhecidas até o momento para a Ordem é, provavelmente, reflexo do pequeno esforço de coletas em diferentes áreas potenciais ao longo do mundo.

A grande diversidade e a vasta amplitude de habitats e áreas potencialmente adequadas à presença de Opilioacarida já eram esperadas, pois este grupo, além de ser amplamente distribuído pelo mundo, abrange uma grande variação latitudinal, passando por áreas de clima temperado ao tropical úmido, situação que ocorre, principalmente, no continente Americano.

É importante lembrar que os modelos são uma estimativa simples da distribuição e da presença potencial de áreas com adequabilidade ambiental para espécies ou grupos de espécies que utilizam uma modelagem estatística e que têm como base a modelagem de máxima entropia do nicho. A modelagem de distribuição de espécies, como usado aqui, não pode substituir o trabalho de campo, que se destina a recolher dados sobre a distribuição real das espécies. Sendo assim, estes modelos devem ser considerados uma ferramenta útil para explorar os dados de forma diferenciada, ajudar a identificar as eventuais lacunas no conhecimento sobre a ocorrência das espécies, além de orientar o trabalho de campo (Engler et al. 2004). Fatores adicionais que não são considerados durante modelagem de nicho (que incluem interações bióticas, barreiras geográficas e história evolutiva) podem ter um peso decisivo na distribuição real da espécie e determinar a ausência da mesma em locais que o modelo determinou como adequado ambientalmente para o objeto de estudo (Anderson et al. 2002). Além disso, como é o caso do modelo apresentado para as espécies do gênero *Opilioacarus*, algumas variáveis que podem ser decisivas para a determinação da distribuição das áreas ambientalmente adequadas podem não estar disponíveis. Nesta perspectiva, grande parte da região central da Europa e áreas de baixa latitude próximas ao continente, provavelmente, não seriam indicadas como ambientalmente adequadas, já que a presença de neve por longos período do ano é um provável fator limitante à distribuição de Opilioacarida.

Os modelos de distribuição potencial são ferramentas importantes e efetivas (Feria A and Peterson 2002; Rinnhofer et al. 2012), mas sua utilização deve ser feita ponderando e considerando os aspectos biológicos das espécies com auxílio de especialistas nos grupos alvos.

4.2 Variáveis ambientais e as ocorrências de Opilioacarida

Ao se analisar os valores de cada uma das variáveis ambientais extraídas de cada um dos locais de ocorrência conhecidas de Opilioacarida, é claramente perceptível a tendência de as espécies se concentrarem em locais de temperaturas médias anuais mais amenas, entre 18 e 28°C. Exceções compreendem raras ocorrências de espécies (n = 2) em locais onde a temperatura atinge valores inferiores a 0°C (Figuras 8 e 9). Os únicos registros de espécies em locais com temperaturas abaixo de 0 °C, até o momento, são coletas de *Opilioacarus texanus* (Chamberlin & Mulaik 1942), na região sul do estado do Arizona e do Texas, nos Estados Unidos da América.

Outros fatores ambientais, como a altitude e a taxa de precipitação, aparentemente exercem menor influência na distribuição das espécies conhecidas de Opilioacarida (Figuras 10 e 11).

A altitude parece ser um dos fatores ambientais de menor influência na distribuição dos Opilioacarida. No entanto, acima de 2.000 m, os registros destes organismos diminuem drasticamente (Figura 10), o que, provavelmente, é resultado das baixas temperaturas que estes locais podem apresentar.

A taxa de precipitação, por outro lado, parece ser limitante somente quando seus valores atingem extremos. As ocorrências de Opilioacarida se tornam pouco frequentes em locais com precipitação anual média abaixo de 500 mm (climas secos ou desérticos) (n = 6; *Neocarus texanus*, *Neocarus bajacalifornicus*, *Opilioacarus segmentatus*, *Panchaetes mahafaliensis*,

Panchaetes ranobensis e *Panchaetes* sp. em Madagascar) e acima de 2.000 mm (n = 5; *Neocarus* sp. no Brasil, *Neocarus setosus*, *Neocarus paraensis*, *Neocarus panamensis* e *Opilioacarus pratyushi*) (Figura 11).

A tolerância a ambientes relativamente secos de regiões semiáridas, como a região nordeste do estado de Rio Grande do Norte, no Brasil, local de ocorrência da espécie *Neocarus potiguar*, e o oeste da Bahia, e de uma espécie ainda não descrita, provavelmente se deve ao comportamento de algumas espécies que tendem a migrar verticalmente no solo, procurando áreas mais úmidas. Algumas espécies brasileiras, em meses de menor pluviosidade, foram encontradas em maiores profundidades no solo, em microclimas aparentemente mais favoráveis que a condição superficial (cerca de 10 cm) (observação pessoal). Isto ocorreu, principalmente, em solos com elevada porosidade, causada por sobreposição de pequenos blocos rochosos. Este comportamento pode ser um fator importante que auxilia na manutenção destas espécies em áreas com estiagem prolongada, já que, abaixo do solo, é possível se encontrar micro-habitats mais úmidos e com temperaturas mais amenas (Bernardi pers. obs.). Esta estratégia comportamental que envolve a migração vertical ainda é pouco conhecida para os Opilioacarida, mas já foi descrita para ácaros de solos em regiões seca. Esta migração se dá em resposta a alterações na umidade e é um trajeto diário de subida em direção ao folhicho que tem início no período da manhã e de retorno ao solo mineral no meio do dia, quando existe grande incidência de luz e o aquecimento da camada superior, que fica exposta (Whitford et al. 1981).

Além de uma possível resposta comportamental que auxilia a manutenção de algumas espécies em regiões com baixa umidade e grande incidência solar, especialmente no Brasil, um grande número de espécies ainda não descritas (n= 9) e algumas já descritas (n = 3) têm sido encontrados não só no meio externo, mas também no interior de cavernas (Bernardi et al. 2012;

Bernardi et al. 2013a; Bernardi et al. 2013b; Bernardi et al. 2014). Cavernas são ambientes estáveis, apresentando pouca variação de temperatura e umidade ao longo do ano, e, por isso, podem funcionar como um importante abrigo temporário para espécies de vertebrados e invertebrados contra condições adversas do meio epígeo (Culver 1982; Machado and Raimundo 2000; Culver and William B White 2005; Gates et al. 2012). Outras espécies, como *Neocarus orghidani*, já foram encontradas no meio hipógeo (Juvara-Bals and Baltac 1977), mas as espécies brasileiras têm sido encontradas em cavernas com grande frequência. Embora a maioria das espécies brasileiras não seja troglóbia (restritas ao ambientes cavernícolas), em alguns locais são encontradas populações estabelecidas e com centenas de indivíduos. Tal fato pode ser um forte indicativo de que cavernas sejam abrigos favoráveis ao estabelecimento de grandes populações de Opilioacarida, pelo menos no Brasil.

4.2 Relações filogenéticas e a similaridade de nicho

Apesar de o nicho ser considerado uma característica que pode mudar durante o processo evolutivo e ontogenético, grande parte das pesquisas aponta para a hipótese de que a mudança ocorre de forma lenta. Além disso, as espécies tendem a reter as características de seus ancestrais, já que novas espécies geralmente surgem a partir da separação geográfica em conjuntos isolados de populações originados de um único grupo ancestral (Wiens 2012). Assim, o nicho pode ser conservado por longos períodos do tempo evolutivo de uma linhagem, podendo restringir sua distribuição potencial (veja WIENS; GRAHAM, 2005 e WIENS, 2004, para uma discussão inicial). A conservação do nicho e a relação com a filogenia já foram relatados em diversos grupos de espécies de mamíferos, aves, insetos e plantas (e.g. PETERSON; SOBERÓN; SÁNCHEZ-CORDERO, 1999; PRINZING et al., 2001). Entretanto, neste

estudo, foram observadas divergências entre esta relação entre nicho e proximidade filogenética. Apesar de todos os gêneros apresentarem um valor elevado no índice de Hellinger (H) (acima de 0,56) e uma grande sobreposição entre os valores ambientais de ocorrência das espécies, gêneros próximos filogeneticamente nem sempre apresentam as maiores similaridades em seus nichos e sobreposições entre as áreas de potencial ocorrência. A divergência deste padrão é clara ao se observar os mapas de adequabilidade para as espécies de *Opilioacarus*, que divergem em relação àquela obtido para *Neocarus* (Figuras 4C e 5C).

Apesar de ser um resultado pouco comum, a inexistência de relação entre proximidade filogenética e similaridade de nicho pode ocorrer devido à plasticidade genética, que possibilita a colonização de área com diferenças em parâmetros ambientais (Rice et al. 2003; Martínez-meyer et al. 2004). Nos Opilioacarida, essa divergência de nicho e a colonização de amplas e diferentes faixas de condições ambientais podem ter sido causadas pela grande tolerância ambiental que ocorre como consequência de uma plasticidade genética ou, até mesmo, devido à presença de estratégias comportamentais que possibilitam esta grande tolerância nas espécies. Alternativamente, pode-se supor que as linhagens de Opilioacarida são muito antigas e tiveram tempo de se especiar, tendo seus nichos divergindo de linhagens próximas. Isto teria ocorrido em resposta às condições ambientais locais, que seriam diferentes daquelas de onde seus ancestrais estiveram presentes. Infelizmente, ainda não existem hipóteses sobre a origem das linhagens que possam ajudar a entender o processo de diferenciação de nicho neste grupo.

Apesar das incertezas em relação a quais fatores levaram ao surgimento de pontos de divergência entre os nichos de linhagens filogenéticas próximas, é evidente que existe uma grande sobreposição entre as áreas potenciais de ocorrência dos gêneros e que a ordem Opilioacarida é amplamente

distribuída, principalmente na região intertropical do globo. Suas espécies ocorrem em uma grande variedade de habitats e condições climáticas distintas, tais como florestas tropicais úmidas, regiões áridas, cavernas, ambientes rochosos, climas temperados e ambientes insulares (Redikorzev 1937; Juvara-Bals and Baltac 1977; Lehtinen 1980; Klompen 2000; Vázquez and Klompen 2002; Das and Bastawade 2006; Vázquez and Klompen 2010; Bernardi et al. 2012; Bernardi et al. 2014; Vázquez et al. 2014).

4.3 Considerações finais

Apesar de ser crescente o número de espécies descritas, principalmente no continente americano, os estudos sobre questões ecológicas, biogeográficas e comportamentais das espécies e gêneros de Opilioacarida ainda são incipientes. Entender questões que vão além da taxonomia, principalmente conhecer a distribuição das espécies, pode ser uma ferramenta essencial para a conservação de grupos que apresentam raras ocorrências, especialmente no cenário atual, em que é crescente a perda de habitats e da biodiversidade (Wright 2005; Lewis 2009). Nesta perspectiva, este trabalho traz informações essenciais para a conservação dos Opilioacarida, já que grande parte das áreas potenciais para a ocorrência de novas espécies se encontra na região intertropical, que atualmente apresenta as maiores taxas de perda de habitat (Wright 2005). Além disso, a descrição de novas espécies é um processo demorado, principalmente em grupos para os quais existe um pequeno número de pesquisadores empenhados neste processo, como é o caso dos Opilioacarida. Assim, rápida perda da biodiversidade, aliada à falta de taxonomistas, pode levar à extinção de espécies antes mesmo delas serem conhecidas. O planejamento para um melhor esforço amostral desta importante ordem de ácaros, a partir do conhecimento dos locais

potenciais para sua ocorrência, pode ser um primeiro passo no sentido da conservação deste grupo.

AGRADECIMENTOS

A Andrés Porta, Martin Ramirez, Mark Harvey, David Walter, Hans Klompen, Almir Pepato, Leonardo Sousa Carvalho, Marcus Paulo A. de Oliveira, Marconi Souza Silva, BioEspeleo Consultoria Ambiental, Spelayon, Carste e Ativo Ambiental que gentilmente enviaram importante espécimes e informações sobre ocorrências de Opilioacarida. A Natália Carvalho, pela ajuda com a geoestatística. Algumas coletas de Opilioacarida tiveram apoio financeiro do PPBio Semiárido, Critical Ecosystem Partnership Fund, Conservação Internacional do Brasil, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Brazil – nº477712/2006-1), Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (Fapemig/Brasil). Bernardi LFO teve suporte financeiro da CAPES (PDSE 1202-12-0 e bolsa de doutorado, e Ferreira RL conta com uma bolsa de pesquisador do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - processo nº. 301061/2011-4).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaro G, Morais EGF (2013) Potential geographical distribution of the red palm mite in South America. *Exp Appl Acarol* 60:343–55. doi: 10.1007/s10493-012-9651-9
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2006) PERMANOVA+for PRIMER: Guide to software and statistical methods. none.
- Anderson RP, Gómez-laverde M, Peterson AT (2002) Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Glob Ecol Biogeogr* 11:131–141.
- Arif S, Adams DC, Wicknick JA (2007) Bioclimatic modelling, morphology, and behaviour reveal alternative mechanisms regulating the distributions of two parapatric salamander species. *Evol Ecol Res* 9:843–854.
- Bernardi LFO, Klompen H, Ferreira RL (2014) *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from Brazilian Amazon caves. *Acarologia* 54:47–56. doi: 10.1051/acarologia/20142113
- Bernardi LFO, Klompen H, Zacarias MS, Ferreira RL (2013a) A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. *Zookeys* 358:69–89. doi: 10.3897/zookeys.358.6384
- Bernardi LFO, Silva FAB, Zacarias MS, et al (2013b) Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. *Invertebr Syst* 27:294–306. doi: 10.1071/IS12041
- Bernardi LFO, Zacarias MS, Ferreira RL (2012) A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Acari: Opilioacarida) from Brazilian caves and karst areas. *Zootaxa* 68:53–68.
- Chamberlin R V, Mulaik S (1942) On a new family in the Notostigmata. *Proc Biol Soc Washingt* 55:125–131.
- Coineau Y, van der Hammen L (1974) The postembryonic development of

- Opilioacarida, with notes on new taxa and on a general model for the evolution. In: Proceedings of 4th International Congress of Acarology. pp 437–441
- Culver DC (1982) Cave Life. Harvard University Press, Massachusetts & London
- Culver DC, William B White (2005) Encyclopedia of caves. Elsevier Academic Press, San Diego
- Das NPI, Bastawade DB (2006) The first report of the Acarina suborder Opilioacarida from India, with description of new genus *Indiacarus* and a new species *Inidacarus pratyusshi*. *Acarologia* 47:3–11.
- Dunlop JA, Bernardi LFO (2014) An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. *Naturwissenschaften* 101:759–763 Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J Biogeogr* 34:102–117. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Peterson AT, Holt RD (2003) Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecol Lett* 6:774–782. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00502.x
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V (1999) Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* (80-) 285:1265–1267. doi: 10.1126/science.285.5431.1265
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell* 190:231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography (Cop)* 161–175. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x
- Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc Biol Sci* 268:2383–9. doi: 10.1098/rspb.2001.1801
- R Core Development Team (2014) A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Available in www.R-project.org.

- Redikorzev V (1937) Eine neue *Opilioacarus*-Art. *Zool Anz* 118:10–12.
- Rice NH, Martínez-Meyer E, Peterson AT (2003) Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biol J Linn Soc* 80:369–383.
- Rinnhofer LJ, Roura-Pascual N, Arthofer W, et al (2012) Iterative species distribution modelling and ground validation in endemism research: an Alpine jumping bristletail example. *Biodivers Conserv* 21:2845–2863. doi: 10.1007/s10531-012-0341-z
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, et al (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–8. doi: 10.1038/nature02121
- van der Hammen L (1969) Studies on *Opilioacarida* (Arachnida) III. *Opilioacarus platensis* Silvestri, and *Adenacarus arabicus* (With). *Zool Meded* 44:113–131.
- van der Hammen L (1977) Studies on *Opilioacarida* (Arachnidea) IV. The genera *Panchaetes* Naudo and *Salfacarus* gen. nov. *Zool Meded* 51:43–78.
- Vázquez MM, Araújo MS de, Feres RJF (2014) A new genus and two new species of *Opilioacaridae* (Acari: Parasitiformes) from Amazonia, Brazil with a key to world genera. *Zootaxa* 3814:151–176.
- Vázquez MM, Klompen H (2010) The genus *Salfacarus* (Acari: *Opilioacarida*) in Madagascar. *Zootaxa* 21:1–21.
- Vázquez MM, Klompen H (2009) New species of new world *Opilioacaridae* (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. *Zootaxa* 23–44.
- Vázquez MM, Klompen H (2002) The family *Opilioacaridae* (Acari: Parasitiformes) in North and Central America, with description of four new species. *Acarologia* 42:299–322.
- Vázquez MM, Palacios-Vargas JG (1989) Algunas observaciones sobre el comportamiento de los acaros *Opilioacaridos* (Acari: Notostigmata). *Rev Nicar Entomol* 6:1–6.
- Walter DE, Harvey MS (2009) Order *Opilioacarida*. In: Krantz GW, Walter DE

(eds) *A Manual of Acarology*, third edit. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, pp 104–106

Walter DE, Proctor HC (1998) Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari. *Exp Appl Acarol* 22:39–50.

Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010) ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography (Cop)* 33:607–611. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x

Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868–83. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

Whitford WG, Freckman DW, Elkins NZ, et al (1981) Diurnal migration and responses to simulated rainfall in desert soil microarthropods and nematodes. *Soil Biol Biochem* 13:417–425. doi: 10.1016/0038-0717(81)90087-0

Wiens JJ (2012) What is speciation and how should we study it? *Am Nat* 163:914–923.

Wiens JJ (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58:193–197.

Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:519–539. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431

Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, et al (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers Distrib* 763–773. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x

With CJ (1904) The Notostigmata, a new suborder of Acari. *Vidensk Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Foren Kjøbenhavn* 137–192, pl. 134–136.

Wright SJ (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol Evol* 20:553–60. doi: 10.1016/j.tree.2005.07.009

. doi: 10.1007/s00114-014-1212-0

Dunlop JA, Sempf C, Wunderlich J (2008) A new opilioacarid mite in Baltic amber. In: Nentwig W, M E, C K (eds) *European Arachnology 2008*. Natural

History Museum Bern, Bern, pp 59–70

Dunlop JA, Wunderlich J, Poinar Jr. GO (2004) The first fossil opilioacariform mite (Acari: Opilioacariformes) and the first Baltic amber camel spider (Solifugae). *Trans R Soc Edinb Earth Sci* 94:261–273.

Elith J, Phillips SJ, Hastie T, et al (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib* 17:43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x

Engler R, Guisan A, Rechsteiner L (2004) An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *J Appl Ecol* 41:263–274. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x

Feria A TP, Peterson AT (2002) Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Divers Distrib* 8:49–56. doi: 10.1046/j.1472-4642.2002.00127.x

Gates JE, Feldhamer GA, Griffith LA, Raesly RL (2012) Status of cave-dwelling bats in Maryland: importance of marginal habitats. *Wildl Soc Bull* 12:162–169.

Hammen L van der (1976) *Glossaire de la terminologie acarologique (Glossary of acarological terminology)*, vol. 2. Opilioacarida. The Hague, Leiden

Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography (Cop)* 5:773–785.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, et al (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276

Juvara-Bals I, Baltac M (1977) Deux nouvelles espèces d'*Opilioacarus* (Acarina: Opilioacarida) de Cuba. In: Orghidan T, Núñez A Jiménez, Decou V, et al. (eds) *Résultats des Expéditions Biospéologiques Cubano-Roumaines á Cuba*. Academiei Republicii Socialiste Romania, Bucuresti, pp 169–184

Klompfen JSH (2000) Prelarva and larva of *Opilioacarus* (Neocarus) *texanus* (Chamberlin and Mulaik) (Acari: Opilioacarida) with notes on the patterns of

setae and lyrissures. *J Nat Hist* 34:1977–1992.

Leclerc P (1989) Considerations paleobiogeographiques a propos la decouverte en Thaïlande d'opilioacariens nouveaux (Acari - Notostigmata). *Compte rendu dès seances la Soc Biogeogr* 65:162–174.

Lehtinen PT (1980) A new species of Opilioacarida (Arachnida) from Venezuela. *Acta Biol Venez* 10:205–214.

Lewis OT (2009) Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. *Basic Appl Ecol* 10:97–102. doi: 10.1016/j.baae.2008.08.010

Machado G, Raimundo RLG (2000) Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones : Gonyleptidae). *J Nat Hist* 587–596.

Martínez-meyer E, Peterson AT, Hargrove WW (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Glob Ecol Biogeogr* 13:305–314.

McCormack JE, Zellmer AJ, Knowles LL (2010) Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation? Insights from tests with niche models. *Evolution* 64:1231–44. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00900.x

Naudo MH (1963) Acariens Notostigmata de l'Angola. *Publicações Cult da Cia Diam Angola* 29:13–24.

Neto MP, Reis PR, Zacarias MS, Silva RA (2010) Influence of rainfall on mite distribution in organic and conventional coffee systems. *Coffee Sci* 5:67–74.

Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT (2006)

Tabela 1 As variáveis ambientais e a estimativa das suas contribuições em relação ao modelo gerado pelo software Maxent^o

Variáveis		Porcentagem de contribuição (%)				
		<i>Panchaetes</i>	Gênero da Australia	<i>Tupinacarus</i>	<i>Opilioacarus</i>	<i>Neocarus</i>
Alt	Altitude	36	9,1	3	4,5	3,4
BIO1	Temperatura média anual	27,6	51,4	30,5	34,7	43,2
BIO2	Amplitude da média diurna	11,7	0,7	6,1	11,3	2,4
BIO7	Amplitude da temperatura anual	25,2	13,4	17,1	20,2	8,8
BIO12	Precipitação anual	3	2,3	4,3	3	30,2
BIO15	Sazonalidade da precipitação	3,2	0,8	1	0,3	3,6
BIO17	Precipitação no quarto mais seco	14,7	0,4	21,8	11,3	4
BIO19	Precipitação no quarto mais frio	11,1	21,9,8	16,2	14,7	4,5
BIO3	Isotermalidade			Corr		
BIO4	Sazonalidade da temperatura			Corr		
BIO5	Máx.temp. no mês mais quente			Corr		
BIO6	Min. temp. no mês mais frio			Corr		
BIO8	Média da temp. do quarto mais úmido			Corr		
BIO9	Média da temp. do quarto mais seco			Corr		
BIO10	Média da temp. do quarto mais quente			Corr		
BIO11	Média da temp. do quarto mais frio			Corr		
BIO13	Precipitação no mês mais úmido			Corr		
BIO14	Precipitação no mês mais seco			Corr		
BIO16	Precipitação no quarto mais úmido			Corr		
BIO18	Precipitação no quarto mais seco			Corr		

Corr = variáveis que apresentaram autocorrelação acima de 80% e não foram utilizadas durante a análise de distribuição potencial de áreas com adequabilidade ambiental, e por este motivo não têm valores nesta tabela

Tabela 2 Valores obtidos por meio de análise de correlação Spearman entre as variáveis ambientais (raster data, 5 arc-minutes resolution) obtidas no Worldclim (Global Climate Data). Estão assinaladas as correlações $\geq 80\%$

	Alt	Bio1	Bio2	Bio3	Bio4	Bio5	Bio6	Bio7	Bio8	Bio9	Bio10	Bio11	Bio12	Bio13	Bio14	Bio15	Bio16	Bio17	Bio18	Bio19		
Alt*	1,00																					
Bio1*	-0,18	1,00																				
Bio2*	0,19	0,52	1,00																			
Bio3	0,02	0,84	0,38	1,00																		
Bio4	-0,04	-0,83	-0,20	-0,89	1,00																	
Bio5	-0,27	0,90	0,71	0,62	-0,51	1,00																
Bio6	-0,14	0,97	0,35	0,89	-0,94	0,76	1,00															
Bio7*	0,00	-0,73	0,02	-0,82	0,97	-0,36	-0,88	1,00														
Bio8	-0,32	0,81	0,53	0,64	-0,50	0,85	0,71	-0,39	1,00													
Bio9	-0,10	0,94	0,43	0,81	-0,86	0,79	0,95	-0,78	0,61	1,00												
Bio10	-0,30	0,94	0,62	0,66	-0,59	0,99	0,83	-0,46	0,87	0,83	1,00											
Bio11	-0,12	0,98	0,42	0,89	-0,93	0,80	1,00	-0,85	0,73	0,95	0,85	1,00										
Bio12	-0,09	0,38	-0,25	0,57	-0,56	0,12	0,49	-0,62	0,26	0,38	0,21	0,46	1,00									
Bio13	-0,07	0,46	-0,11	0,58	-0,57	0,24	0,53	-0,59	0,37	0,42	0,31	0,51	0,90	1,00								
Bio14	-0,08	0,06	-0,37	0,23	-0,25	-0,13	0,17	-0,35	-0,06	0,11	-0,07	0,13	0,71	0,40	1,00							
Bio15	0,15	0,36	0,51	0,28	-0,19	0,43	0,27	-0,06	0,45	0,26	0,41	0,31	-0,17	0,14	-0,52	1,00						
Bio16	-0,07	0,45	-0,13	0,58	-0,57	0,22	0,52	-0,60	0,36	0,41	0,29	0,51	0,92	0,99	0,43	0,09	1,00					
Bio17	-0,08	0,09	-0,37	0,26	-0,28	-0,11	0,20	-0,38	-0,04	0,14	-0,05	0,16	0,75	0,43	0,99	-0,51	0,47	1,00				
Bio18	-0,02	0,23	-0,20	0,36	-0,34	0,03	0,29	-0,39	0,26	0,16	0,11	0,27	0,80	0,74	0,56	-0,11	0,76	0,59	1,00			
Bio19	-0,10	0,25	-0,24	0,43	-0,41	0,06	0,36	-0,48	0,08	0,31	0,12	0,32	0,76	0,59	0,67	-0,27	0,61	0,70	0,38	1,00		

* Variáveis utilizadas na elaboração dos modelos de áreas com adequabilidade ambiental

Tabela 3 Resultados obtidos com a análise de DISTLM, mostrando o efeito independente de cada variável ambiental na distribuição das áreas com adequabilidade ambiental para a ordem Opilioacarida

Variável	Pseudo-F	P	R ²	Influência na variável resposta
Amplitude da temperatura anual - Bio7	1371,1	0,001	0,51856	Negativa
Temperatura média anual - Bio1	961,29	0,001	0,43024	positiva
Precipitação anual - Bio12	160,36	0,001	0,11187	Positiva
Sazonalidade da precipitação - Bio15	115,69	0,001	0,0833	Positiva
Precipitação no quarto mais frio - Bio19	19,575	0,001	0,0151	Positiva
Amplitude da média diurna - Bio2	18,363	0,001	0,0142	Positiva
Altitude	10,173	0,003	0,00793	Negativa
Precipitação no quarto mais seco - Bio17	6,9514	0,006	0,00543	Negativa

Tabela 4 Sobreposição do nicho (*I* - relativo a distância de Hellinger) entre os gêneros de Opilioacarida

	Gênero				
	<i>Panchaetes</i>	australiano	<i>Tupinacarus</i>	<i>Opilioacarus</i>	<i>Neocarus</i>
<i>Panchaetes</i>	1				
Gênero australiano	0,727	1			
<i>Tupinacarus</i>	0,737	0,866	1		
<i>Opilioacarus</i>	0,565	0,754	0,655	1	
<i>Neocarus</i>	0,747	0,628	0,775	0,627	1

APÊNDICE I

Lista das espécies utilizadas para a construção dos modelos de distribuição geográfica das áreas potencialmente adequadas ambientalmente para Opilioacarida.

Espécie	País	Graus	
		Latitude	Longitude
<i>Panchaetes dundoensis</i>	Angola	-7,331065	20,82786
<i>Panchaetes papilosus</i>	Costa do Marfim	5,444674	-3,884418
<i>Panchaetes dispar</i>	África do Sul	-23,95227	31,56136
<i>Panchaetes lawrencei</i>	África do Sul	-23,95227	31,56136
<i>Panchaetes antsiranensis</i>	Madagascar	-12,95548	49,14430
<i>Panchaetes antsiranensis</i>	Madagascar	-12,32117	49,31985
<i>Panchaetes antsiranensis</i>	Madagascar	-12,26233	49,37444
<i>Panchaetes legendrei</i>	Madagascar	-20,16197	44,46779
<i>Panchaetes legendrei</i>	Madagascar	-24,52642	44,62428
<i>Panchaetes legendrei</i>	Madagascar	-18,88520	47,45312
<i>Panchaetes legendrei</i>	Madagascar	-18,88520	47,45312
<i>Panchaetes legendrei</i>	Madagascar	-18,44022	47,84118
<i>Panchaetes mahafaliensis</i>	Madagascar	-24,65265	43,97909
<i>Panchaetes ranobensis</i>	Madagascar	-23,05754	43,58639
<i>Panchaetes</i> sp.	Madagascar	-22,23838	43,381155
<i>Panchaetes</i> sp.	Madagascar	-23,52210	44,14235
<i>Panchaetes</i> sp.	Madagascar	-18,89767	44,82981
<i>Panchaetes robustipes</i>	Madagascar	-18,13994	47,22350
<i>Panchaetes robustipes</i>	Madagascar	-18,66572	47,32179
<i>Panchaetes robustipes</i>	Madagascar	-16,16331	48,15109
<i>Panchaetes tanzaniensis</i>	Tanzânia	-4,472603	35,42402
undescribed specie	Austrália	-15,63333	125,25
undescribed specie	Austrália	-14,83333	126,8166
undescribed specie	Austrália	-19,43333	146,18333
undescribed specie	Austrália	-12,83333	132,83333
<i>Tupinacarus Ingai</i>	Brasil	-21,34687	-44,9912
<i>Tupinacarus painense</i>	Brasil	-20,31297	-45,687
<i>Tupinacarus painense</i>	Brasil	-20,4168	-45,7720
<i>Opilioacarus pratyushi</i>	Índia	18,7	73,48333
<i>Opiliacarus segmentatus</i>	Argélia	35,21782	4,191515
<i>Opiliacarus segmentatus</i>	Argélia	36,46223	7,28406
<i>Opilioacarus italicus</i>	Itália	40,29248	9,577181

APÊNDICE I, continua

Espécie	País	Graus	
		Latitude	Longitude
<i>Opilioacarus italicus</i>	Grécia	37,29250	22,42902
<i>Opilioacarus italicus</i>	Grécia	35,35920	24,26353
<i>Opilioacarus italicus</i>	Grécia	35,16229	25,70895
<i>Opilioacarus italicus</i>	Grécia	35,25861	25,72095
<i>Opilioacarus italicus</i>	Itália	40,62806	17,03349
<i>Opilioacarus italicus</i>	Itália	40,94294	17,28128
<i>Opilioacarus italicus</i>	Itália	40,07952	18,48107
<i>Neocarus Argentina</i>	Argentina	-25,6224	-54,4692
<i>Neocarus Argentina</i>	Argentina	-31,8931	-58,2345
<i>Neocaru</i> sp.	Brasil	-13,41689	-44,19712
<i>Neocaru</i> sp.	Brasil	-13,42099	-44,18889
<i>Neocaru</i> sp.	Brasil	-13,2483	-44,3877
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,49325	-43,93116
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-15,90962	-46,37145
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-17,15117	-46,7931
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,82340	-43,68908
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,82340	-43,68908
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-25,01795	-47,89843
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-5,333076	-41,50880
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-13,28636	-41,86930
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-16,9308	-44,1429
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-18,62611	-44,41254
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-18,9978	-43,39806
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-18,99788	-43,39872
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,00137	-43,39571
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,0016	-43,39639
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,0016	-43,39589
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,02279	-43,39483
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,04264	-43,38462
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,04788	-43,38802
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,04868	-43,38623
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,04876	-43,38736
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,16607	-43,27509
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-19,16923	-43,27289
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-6,03307	-50,16144
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-6,03307	-50,16145
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-6,03307	-50,16146

APÊNDICE I, continua

Espécie	País	Graus	
		Latitude	Longitude
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,10937	-44,28201
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,11089	-44,27514
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,11254	-44,28699
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,11416	-44,26628
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,11416	-44,26628
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-13,25986	-44,56869
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-18,62658	-44,41291
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-5,3313	-36,1436
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-8,79762	-42,4171
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-24,56492	-48,67101
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-20,12653	-44,35644
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-21,5389	-44,8042
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-8,33071	-34,94949
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-15,11655	-44,242
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-9,22704	-35,91317
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-24,61144	-47,88570
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-15,44813	-39,36228
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-15,08555	-44,2613
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-15,14435	-44,2352
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-15,19129	-44,40346
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-21,1396	-44,1865
<i>Neocarus</i> sp.	Brasil	-17,98753	-46,89503
<i>Neocarus paraensis</i>	Brasil	-2,52261	-54,72267
<i>Neocarus setosus</i>	Brasil	-2,51705	-55,00045
<i>Neocarus cocaris</i>	Brasil	-3,011269	-60,06690
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,03326	-50,15164
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,07482	-50,19462
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,09114	-50,11892
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,10382	-50,12582
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,10593	-50,13376
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,10596	-50,13254
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,12074	-50,12884
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,12224	-50,12859
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,12526	-50,1319
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,12832	-50,13482
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,12835	-50,13579
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,12857	-50,13504

APÊNDICE I, continua

Espécie	País	Graus	
		Latitude	Longitude
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,13085	-50,1349
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,13185	-50,1349
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,13385	-50,13387
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,13813	-50,13309
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,14088	-50,13565
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,14101	-50,13493
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,40285	-50,38265
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,40536	-50,36598
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,41782	-50,30223
<i>Neocarus brasiliensis</i>	Brasil	-6,41782	-50,30223
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-3,25443	-52,18653
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,03347	-50,16179
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,0343	-50,16814
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,10189	-50,13495
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,3955	-50,32239
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,39785	-50,35887
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,39794	-50,31309
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,40285	-50,38265
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,40485	-50,37122
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,4061	-50,36598
<i>Neocarus caipora</i>	Brasil	-6,41188	-50,33501
<i>Neocarus platensis</i>	Brasil	-29,5012	-52,49991
<i>Neocarus platensis</i>	Brasil	-31,4289	-57,84359
<i>Neocarus potiguar</i>	Brasil	-5,03624	-37,56018
<i>Neocarus potiguar</i>	Brasil	-5,03624	-37,56018
<i>Neocarus potiguar</i>	Brasil	-5,03624	-37,5709
<i>Neocarus potiguar</i>	Brasil	-5,03654	-37,56019
<i>Neocarus potiguar</i>	Brasil	-5,05221	-37,53971
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,3477	-43,44694
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,3487	-43,44696
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,34912	-43,44774
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,34967	-43,44416
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,34973	-43,44283
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,34973	-43,44283
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,34978	-43,44408
<i>Neocarus proteus</i>	Brasil	-20,34989	-43,44288
<i>Neocarus orghidani</i>	Cuba	22,61994	-83,72556

APÊNDICE I, conclusão

Espécie	País	Graus	
		Latitude	Longitude
<i>Neocarus orghidani</i>	Cuba	22,63668	-83,75678
<i>Neocarus armasi</i>	Cuba	23,16373	-82,28844
<i>Neocarus vanderhammeni</i>	Cuba	20,51	-75,49
<i>Neocarus vanderhammeni</i>	Cuba	21,02343	-77,40382
<i>Neocarus vanderhammeni</i>	Cuba	21,60678	-77,78203
<i>Neocarus panamensis</i>	Panamá	9,06667	-78,75
<i>Neocarus sp.</i>	México	18,1527	-99,5395
<i>Neocarus sp.</i>	México	20,79709	-99,18750
<i>Neocarus sp.</i>	México	18,8251	-99,8333
<i>Neocarus bajacalifornicus</i>	México	23,18	-109,9
<i>N. bajacalifornicus chamelaensis</i>	México	19,49903	-105,0456
<i>Neocarus siankaanesis</i>	México	19,12298	-88,33946
<i>Neocarus siankaanesis</i>	México	20,41632	-87,65058
<i>Neocarus comalensis</i>	México	18,46	-99,41
<i>Neocarus chactemalensis</i>	México	18,523	-88,2703
<i>Neocarus sp.</i>	Nicarágua	12,58273	-86,78012
<i>Neocarus sp.</i>	Nicarágua	12,60326	-86,85691
<i>Neocarus nicaraguensis</i>	Nicarágua	12,21822	-86,33542
<i>Neocarus nicaraguensis</i>	Nicarágua	13,29198	-86,65440
<i>Neocarus texanus</i>	USA	12,58297	-86,83389
<i>Neocarus texanus</i>	USA	30,04351	-99,14283
<i>Neocarus texanus</i>	USA	26,39445	-98,69463
<i>Neocarus texanus</i>	USA	26,46520	-98,15716
<i>Neocarus texanus</i>	USA	29,79877	-99,11903
<i>Neocarus texanus</i>	USA	30,03555	-98,00560
<i>Neocarus texanus</i>	USA	30,08773	-99,45587
<i>Neocarus texanus</i>	USA	32,59700	-109,0981
<i>Neocarus ojastii</i>	Venezuela	10,58275	-66,58662

ARTIGO 3

New species of Opilioacaridae Chamberlin & Mulaik, 1942 (Parasitiformes, Opilioacarida) from Brazil, with comments on sexual dimorphism in the group

Artigo apresentado nas normas da revista ZOOTAXA (Versão para submissão)

Abstract

In the present paper 10 new species of *Neocarus* are described from caves and the surrounding epigeal environment in São Paulo (1 sp.), Minas Gerais (5 ssp.), Bahia (1 sp.), Pernambuco (1 sp.), Piauí (1 sp.) and Rio Grande do Norte (1 sp.) state, Brazil. In addition, notes about sexual dimorphism and development in some species of the genus *Salfacarus*, *Neocarus* and *Caribeacarus* are presented. Dimorphism was expressed on the chelicerae, palps, subcapitulum, dorsal shield and legs. It appears in tritonymphal instars and is maintained in the adults.

Keywords: Neotropics, development, acari, *Neocarus*, taxonomy

1 INTRODUCTION

Currently mites are divided into two major groups (Acariformes and Parasitiformes) that may or may not, be sister groups (see e.g. Pepato *et al.* (2010), Klompen (2010), for initial discussion). Parasitiformes consists of four orders: Mesostigmata, Ixodida, Holothyrida and Opilioacarida (Lindquist *et al.* 2009). Among these, we highlight the Opilioacarida, a numerically small, but interesting, because they are organisms that have traits considered primitive, such as a large body size of a few millimeters, evidence of external segmentation on the opisthosoma and the retention of two or three pairs of well-defined lateral eyes (Walter & Krantz 2009).

The Opilioacariformes were initially described by With (1904) and currently the order is composed of a single family (Opilioacaridae), 6 genera and 40 species and one living subspecies. However, this number may represent only a small fraction of the real diversity. The group also includes three fossil species, two of them, *Paracarus prismus* Dunlop *et al.*, 2004 and *?Opilioacarus aenigmus* Dunlop *et al.* 2008 from the Eocene (c.38-54 Mya), and a third species of *?Opilioacarus groehni* Dunlop & Bernardi 2014, considered the oldest record of the order, from the Upper Cretaceous, about 99 Mya (Dunlop & Bernardi 2014; Dunlop *et al.* 2004, 2008).

Although widely distributed throughout the tropical and subtropical zones of the planet, it is in the Americas where the largest number of known species of Opilioacaridae are concentrated. In this continent a total of 19 species and one sub-species are now found, notably in Brazil (7 spp.) and Mexico (5 spp., and 1 subsp.) (Bernardi *et al.* 2013a; b, 2014; Vázquez & Klompen 2002, 2009; Vázquez *et al.* 2014). Continuing the description of the diversity of this group in the Americas, in this work we present 10 new *Neocarus* species, described from collections made in Brazil. Furthermore, a detailed analysis of

sexual dimorphism present in these new species is featured with new observations on previously described species of the genera *Neocarus*, *Caribeacarus* and *Salfacarus*.

2 MATERIAL AND METHODS

2.2 Descriptions

Most material was studied as slide-mounted specimens. For this purpose, specimens were dissected, cleared in lactic acid or Nesbitt's solution and mounted on slides using Hoyer's medium (Walter & Krantz 2009). Due to the considerable size of these mites, parts of a single mite were often mounted on several different slides.

Drawings were prepared using a Zeiss Axioscope 3 phase contrast microscope, connected to a drawing tube; measurements were taken using an ocular micrometer and are presented in micrometers (μm).

The nomenclature of setae and other morphological characters follows van der Hammen (1969, 1976) and Vázquez and Klompen (2002, 2009). The terminology used for the sternal setae (*St1*, *St2*, *St3* and *St5*) is an attempt to unify the nomenclature used in Parasitiformes (H. Klompen, M.M. Vázquez and L.F.O. Bernardi, submitted).

To help the description, morphological characters were scored and listed in the data matrix development mode of vSysLab (Johnson 2010) and were exported as proto-species descriptions.

Specimens are deposited at the Mite Reference Collection, Department of Entomology and Acarology, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (**MZLQ**), Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP, Brazil; Collection of Subterranean Invertebrates (**ISLA**), Section of Zoology, Department of Biology, Universidade Federal de Lavras, Lavras-MG, Brazil; Acarological Collection (**UFMG-AC**), Institute of Biological Science, Department of Zoology, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte-

MG, Brazil; and Ohio State University Acarology Collection (**OSAL**), Museum of Biological Diversity, Columbus, OH, USA.

Notes on the habitat and natural history are provided for some species. Such information is not given for all species due to the fact that some were not collected by the authors, and such information was not recorded.

Instar abbreviations used during the text: PN= protonymph; DN= deutonymph; TN= tritonymph; F= female; M= male.

2.3 Sexual dimorphism analysis

In addition to the species described in this work, the study on sexual dimorphism was conducted using specimens deposited in the collections of the Ohio State University Acarology (OSAL) and the Federal University of Lavras (ISLA). These collections include described and undescribed species of *Salfacarus* from Madagascar, *Neocarus* from Argentina, Brazil, Nicaragua, Mexico and USA, *Caribeacarus* from Brazil, Panama, Cuba and Dominican Republic, and an undescribed genus and species from Australia. The described and undescribed species present in these collections and examined for the dimorphism analysis are; *Salfacarus antsiranensis* Vázquez & Klompen 2010 (PN, DN, TN and adults ♂♀), *S. kirindiensis* Vázquez & Klompen 2010 (TN and adults ♀♂), *S. mahafaliensis* Vázquez & Klompen 2010 (TN and adults ♂♀), *S. ranobensis* Vázquez & Klompen (PN, DN, TN and adults ♂♀), *Neocarus texanus* Chamberlin & Mulaik 1942 (larvae, adult ♀), 1942; *N. bajacalifornicus* Vázquez & Klompen 2002 (PN, DN, TN and adults ♂♀), *N. bajacalifornicus chamelaensis* Vázquez & Klompen 2009 (PN, DN, TN and adults ♂♀), *N. nicaraguensis* Vázquez & Klompen 2002 (adults ♂♀), *N. nohbecanus* Vázquez & Klompen 2002 (PN and adult ♀), *N. siankaanensis* Vázquez & Klompen 2002 (PN, DN, TN and adults ♂♀), *N. calakmulensis*

Vázquez & Klompen 2009 (PN, DN, TN and adults ♂♀), *N. veracruzensis*
Vázquez & Klompen 2009 (TN and adults ♂♀), *N. potiguar* Bernardi et al 2012
(PN, DN, TN and adults ♂♀), *N. proteus* Bernardi et al 2013 (PN, DN, TN and
adults ♂♀), *N. caipora* Bernardi et al 2014 (Larvae, PN, DN, TN and adults
♂♀), *Caribeacarus armasi* Vázquez & Klompen 2009 (PN, DN, TN and adults
♂♀), *C. panamensis* Vázquez & Klompen 2009 (adults ♂♀), *C. brasiliensis*
Bernardi et al 2013 (PN, DN, TN and adults ♂♀), and 3 species of an
undescribed genus and species from Australia (Larvae, PN, DN, TN and adults
♂♀).

Characters considered sexually dimorphic were established by direct
comparison between specimens of adult males and females. When possible, all
recognized characters were also examined in juveniles, to establish when and in
what shape each dimorphic character appears.

3 SPECIES DESCRIPTION

Order Opilioacarida With, 1904

Family Opilioacaridae With, 1904

Genus *Neocarus* Chamberlin & Mulaik 1942

Species included in *Neocarus*:

Neocarus texanus Chamberlin & Mulaik 1942. Type species (= *N. arizonensis* Chamberlin & Mulaik 1942; synonymy Van der Hammen (1966): 4)

N. platensis (Silvestri 1905)

N. orchidani (Juvara-Bals & Baltac 1977)

N. ojustii Lehtinen 1980

N. bajacalifornicus (Vázquez & Klompen 2002)

N. bajacalifornicus chamelaensis Vázquez & Klompen 2009

N. nicaraguensis (Vázquez & Klompen 2002)

N. nohbecanus (Vázquez & Klompen 2002)

N. siankaanensis (Vázquez & Klompen 2002)

N. calakmulensis Vázquez & Klompen 2009

N. veracruzensis Vázquez & Klompen 2009

N. paraensis (Vázquez, Araujo & Feres, 2014)

N. setosus (Vázquez, Araujo & Feres, 2014)

N. cocaris (Vázquez, Araujo & Feres, 2015)

N. iporangensis n. sp. Bernardi et al

N. igarapeense n. sp. Bernardi et al

N. aleijadinho n. sp. Bernardi et al

N. beja n. sp. Bernardi et al

N. mboitata n. sp. Bernardi et al

N. peruassu n. sp. Bernardi et al

N. pataxo n. sp. Bernardi et al

N. guidonae n. sp. Bernardi et al

N. maracatu n. sp. Bernardi et al

N. geilsoni n. sp. Bernardi et al

3.1 *Neocarus iporangensis* n. sp.

Plate I – Ventral view of subcapitulum (A); lateral view of chelicerae (B); ventral and view of palp tarsu.

Plate II – View of female sternitogenital region (A); Detail of ovipositor (B); Detail of genital seta (C); Detail of normal setae found on leg I (D); Detail of unique seta found on proximal portion of tibia I (E) (arrowed on figure G); Leg I (F and G), portion where is found unique seta is indicated in the figure.

Differential diagnosis:

A naked pre genital region, presence of barbed and tapering seta and the shape of ovipositor are unique character to identification of the present species.

Description: (based on female only)

Gnathosoma

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2*' and *ch2*""). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 medial teeth and terminal hook, movable digit with 1 teeth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticles in the males and females. A small sensillum placed basally is observed on internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous and barbed marginally; rutella (*pl3*) with a

distinct row of 5 teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. Presents 4 circumbuccal (*cb*), and 6–10 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 2 or 3 pair of seta, on *vm* series, with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; Trochanter with 2-3 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 16-19 *r* and 5-8 papilliform (= *p*-type) setae; genu with 21-29-*r* and 3-4 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 15-18 smooth or slightly barbed (*s*-type) and 31-37 *r*-type setae. Palp tarsus with lyrifissures *ia* and *ip* present. Tarsus setation including 5 *d* (leaf-like), and approximately 0-1 *s*, 17-18 *ch*, 10-12 *sm* and 6-7 *v* setae. Leaf-like setae (*d*-type) with 5 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 138-240 papilliform setae, two pairs of eyes and one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with one dorsal setae on adults, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 10-12 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at tip and one long and slightly barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 ribbed, tapering (*St1*), and 3-4 ribbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering and ribbed (*St2* and *St3*) and 5-6 pairs of ribbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs very large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures) (female specimen with additional abnormal pair of median lyrifissures, probably originated from an irregularly growth/development of the specimen). Setae *St2* and *St3* similar in size. Pregenital capsules each with 1 tapering seta (*St5*) and 4-

5 ribbed setae. Pregenital and genital area in female nude, and genital area with 6 tapering (long and thin tip) and ribbed setae. Ovipositor observed only invaginated, consisting of a tube-like structure with two or a single pair of gland-like structures in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I longer than others (leg I, 2495 μm ; leg II, 1825 μm ; leg III 1860 μm ; leg IV, 2430 μm). Telotarsus I has a highly modified group of dorsal setae located in the apical portion, close to the tarsal claws, homologous to the Haller's organ of ticks (Moraza 2004). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral portion of the acrotarsi II-IV with 3 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 pairs of setae. All Pretarsi with one pair of claws and 2 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present just on basitarsus of leg II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype – 1 female, Brazil: São Paulo State, Iporanga, Natural State Parque “Parque estadual turístico do Alto Ribeira”, entrance of cave “Gruta do Laboratório (Gruta Ressurgência das Areias)”, 24°33'51''S 48°40'04'', coll. Ferreira RL, 06.IV.2012..

Paratype – 1 female and 1 TN, Brazil: São Paulo State, Iporanga, Natural State Parque “Parque estadual turístico do Alto Ribeira”, entrance of cave “Gruta do Laboratório (Gruta Ressurgência das Areias)”, 24°33'51''S 48°40'04'', coll. Ferreira RL, 06.IV.2012.

Etymology: The species is named after the municipality in which the specimen were collected.

3.2 *Neocarus igarapeense* n. sp.

Plate III – View of male (A) and female (B) sternitogenital region; lateral view of chelicerae male (B) and detail of seta present on fixed digit (C); lateral view of chelicerae female (D); sternapophyses (E).

Plate IV – Ventral view of male (A) and female (B) of subcapitulum; anterolateral (C) and posterolateral (D) of acrotarsus II; view of male palp genu (E) and palp tibia (F); detail of dimorphic smooth setae present on male palp genu (G) and palp tibia (H).

Differential diagnosis:

Male has a unique dimorphism expressed by a long and pointed setae on basal portion of chelicera, an agglomeration of pointed setae on fixed digit of chelicera present on chelicerae, palp tibia and palp genu, and a smooth setae on palp tibia and genu.

Description:

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2*' and *ch2*""). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 teeth, and movable digit with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticles in the males and females. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralaial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4

circumbuccal (*cb*), and 7-11 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 1-2 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 2-3 ribbed, tapering (= *r*-type) setae in both sex. Male with a distinct dimorphism on genu, femur and tibia; femur with 17-18 *r*-type setae, 0-3 smooth setae at dorso-anterior portion, papiliforme setae absent; genu carrying 11-14 smooth laterodorsal setae and 30-37 *r*-type setae; tibia with 15-20 smooth and enlarged setae on dorsolateral portion, 15-23 *s*-type and 14-26 *r*-type setae. Female with a normal genu, femur and tibia; femur with 9-10 *r*-type and 9-11 *p*-type setae; genu carrying 23-24 *r* and 5-6 *p*-type setae; 30-36 smooth or light barbed (*s*-type) and 14-17 *r*-type setae. Tarsal palp in both sex with lyrifissures *ia* and *ix* present. Tarsus setation including 5-6 *d* (leaf-like), and approximately 16-19 *ch*, 10-12 *sm*, 4-5 *v* and 0-1 *s* seta. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 or 5 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Female anterior dorsal shield normal with approximately 155 papilliform setae; male with more than 170 setae on dorsal shield, and a distinct dimorphism on dorsal shield expressed by long and barbed setae agglomerated at anterior portion of the shield. Both sex with two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed, rostrum rounded.

Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 12-16 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in

adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 2-4 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 4-5 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 4 ribbed setae. Pregenital area in male with, 3 ribbed setae with thin or blunt tip, genital area with 5-6 lightly or strong ribbed and tapering setae (one male with one ribbed and blunt setae on genital area). In females, pregenital area nude and genital area with 5 barbed and thin tip seta. Male genital valves rectangular to rounded in shape. Ovipositor observed invaginated and in poorly condition, consisting of a tube-like structure with a central opening, and with 2 or 3 gland-like structures in its median portion.

Legs; Leg I longer than others (leg I, 2750-2770 μm ; leg II, 1660 – 1850 μm ; leg III 1770 – 1880 μm ; leg IV, 2475 – 2590 μm). Telotarsus I has a highly modified group of dorsal setae located in the apical portion, close to the tarsal claws, homologous to the Haller's organ of ticks (Moraza 2004). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral portion of the acrotarsi II-IV with 3 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 pairs of setae. All Pretarsi with one pair of claws and 2 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present just on basitarsus of leg II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype 1 female, Brazil: Minas Gerais State, Igarapé, unnamed Cave, 20°07'33.8''S 44°21'21.7''W, coll. Soares LGS, 18.I.2011.

Paratype 2 males, Brazil: Minas Gerais State, Igarapé, unnamed Cave, 20°07'33.8''S 44°21'21.7''W, coll. Soares LGS, 18.I.2011.

Etymology: The species is named after the municipality in which the specimens were collected.

3.3 *Neocarus aleijadinho* n. sp.

Plate V – View of male subcapitulum (A) and sternitogenital region (B); view of male chelicerae (C) and dimorphic set of setae on fixed digit (D).

Plate VI – Ventral (A) and dorsal (B) view of male palp; dorsal shield of male (C) and detail of dimorphic smooth setae (D) arrowed on figure C.

Differential diagnosis:

Male has a unique dimorphism expressed by a long and pointed seta on basal portion of chelicera, an agglomeration of short setae on fixed digit of chelicera present on chelicerae, and presents a set antero lateral smooth setae on dorsal shield.

Description: (based on male only)

Chelicera: Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2'* and *ch2"*) and a 15 to 17 setae agglomerated, placed at basally on dorsal portion, all on fixed digit are short present a rounded tip. Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small teeth, and movable digit

with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticle. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 7-8 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 2-3 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 23 *r* and 3-4 papilliform (= *p*-type) setae; genu carrying 33-37 *r* and 0-1 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 23-30 *r*-type setae and 27-29 smooth or light barbed (*s*-type). Palp tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 5 *d* (leaf-like), and 13-14 *ch*, 10 *sm*, 5 *v* and 2 *s* seta. Leaf-like setae (*d*-type) with 3 or 4 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lobe is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 165 normal papilliform setae and on pair of the agglomerated of 17 smooth setae, with a rounded tip, present anterior to the eyes, on the margin of the shield. Two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 10 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 2-3 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 4-5 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs large, the

third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 3-4 ribbed setae. Pregenital area i with, respectively, 4 ribbed with variable tip, 2 with a thin and 2 with blunt tip; genital area with 12 ribbed and tapering setae. Male genital valves rectangular to rounded in shape. *Legs*; Leg I and leg II absent in the specimen (leg III 1850 μm ; leg IV, 3510 μm). Acrotarsus II (observed in a TN) with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral portion of the acrotarsi II-IV with 3 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 pairs of setae. All Pretarsi with one pair of claws and 2 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present on basitarsus of legs II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

(Obs: the only TN♀ studied present a pregenital area with 1 ribbed setae with a blunt tip, and genital area with 6 tapering and ribbed setae. Dorsal shield normal, just papiliforme setae was observed. Chelicerae normal, present one setae on basal segment and 3 setae at fixed digit)

Material examined:

Holotype 1 male, Brazil: Minas Gerais State, Congonhas, unnamed Cave, 43°55'50.7''S 43°55'50.7''W, coll. Soares LGS, 21.II.2011.

Paratype 1 TN, Brazil: Minas Gerais State, Congonhas, unnamed Cave, 20°07'33.8''S 44°21'21.7''W, coll. Soares LGS, 18.I.2011.

Etymology:

Aleijadinho (Antônio Francisco Lisboa) was an excellent artist and a icon of the “Barroco”, a period in the Brazilian culture during the Sec. XVIII and XIX. He was born in Congonhas, city where the specimen was found.

3.4 *Neocarus beja* n. sp.

Plate VII – Cave “Gruta da Lagoa Azul” (A) collection site of *Neocarus beja* sp. nov.; detail of alive specimen (B)

Plate VIII – Detail of dorsal shield (A) and dimorphic setae present on antero lateral portion (B); Detail of male (C) and female (D) genital seta; Sternitogenital region of male (E) and female (F).

Plate IX – Ventral view of male (A) and female (B) subcapitulum; lateral view of female chelicerae (C) and detail of movable digit (D).

Plate X – Lateral view of chelicerae in TN male (A) and adult male (B); detail of unique set of setae in male chelicera (C).

Plate XI – Lateral view of male chelicera (A) and their unique set of setae (B and C).

Plate XII – View of palp femur of male with dimorphic set of setae (A and B); View of male palp femur with dimorphic set of setae (C) and female (D); View of male palp tibio-tarsu (E) with more setae than female (F).

Differential diagnosis:

Male has a unique dimorphism expressed by a long and stout setae on basal portion of chelicera, two agglomeration of setae one free and another wrapped by a membrane on fixed digit of chelicera present on chelicerae. Palp genu with an unique type of setae, and papal tibia preset a set of barbed seta on anterior and another in posterior portion. A few males also present a long setae

on anterior portion of dosal shield. Combined to a ribbed and barbed genital setae on male.

Description:

Chelicera; Male chelicerae with evident dimorphism, carrying on basal segment 4 or 5 large and smooth setae (*cht*), and fixed digit with *ch2'* small and robust; *ch1''* dorsal lyrifissure and an agglomerate of the modified setae wrapped by a membrane; dorso-basal portion of the fixed digit carrying an agglomerate of the approximately 13-16 small setae 3 setae. Antiaxial lyrifissure (*ia*) present. Female chelicerae normal, carrying 1 seta (*cht*) on basal segment, fixed digit with 3 setae (*ch1''*, *ch2'* and *ch2''*). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. In both sex, fixed digit with 2 small teeth, and movable digit with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 2 ventral denticle in females and 1 in males. Female chelicerae also carry on movable digit one rounded membranous processes present in middle of the anterolateral portion. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous and barbed marginally; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. Male subcapitulum with evident dimorphism, carrying 4 circumbuccal (*cb*) seta, and 16-21 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae, agglomerated principally at laterals. Female subcapitulum normal, carrying 4 circumbuccal (*cb*), and 6–10 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 1-2 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; males carrying more ribbed setae on trochanter setae than females, respectively 6-11 and 3-5 ribbed and tapering (= *r*-type); male with a distinct dimorphism on femur and genu, carrying on femur 33-55 *r*-type setae

with a thin and elongated tip agglomerated principally on basal and anterior dorsal portion, 11-20 *r*-type normal with a short tip and 0-1 *p*-type setae; genu with 60-68 smooth setae with pointed (some setae present a anterior portion a spatulate form) or spatulate tip and 28-32 *r*-type setae. Tibia with 17-25 *r*-type setae and 20-36 smooth or light barbed (*s*-type), males carrying more smooth setae than females (30-36 and 18-23 respectively). Female femur normal carrying 9-11 *r* and 9-13 papilliform (= *p*-type) setae; genu with 24-30 *r* and 4-8 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Palp tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 5 *d* (leaf-like) (just one male with 4 setae), and approximately 11-12 *ch*, 10-11 *sm*, 5-6 *v* and 1-2 *s* seta. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with - papilliform setae, two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 12-19 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 2-4 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 4-7 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 3-6 ribbed setae. Pregenital area in male nude,

genital area with 7-8 ribbed and tapering setae. In females, pregenital area nude and genital area with 17-29 smooth and pointed setae, some setae are strongly curved. Male genital valves rectangular to rounded in shape. Pregenital area in female nude, genital area with 9-11 smooth and pointed setae. Ovipositor is a tube-like structure, with a central opening guarded by 3 rounded projections, 2 laterally and one central. A single pair of gland-like structures in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I longer than others (leg I, 4220 – 4430 μm leg II, 1990 – 2730 μm ; leg III 1900 – 2440 μm ; leg IV, 3550 – 3740 μm). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral portion of the acrotarsi II-IV with 3 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 pairs of setae. All Pretarsi with one pair of claws and 1 or 2 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present on basitarsus of legs II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype 5 female and 2 male Brazil: Minas Gerais State, Paracatu, Cave “Gruta da Lagoa Rica”, 43°55'50.7''S 43°55'50.7''W, coll. Ferreira RL et al, 08.I.2011.

Paratypes 1PN and 8TN, Brazil: Minas Gerais State, Paracatu, Cave “Gruta da Lagoa Rica”, 17°09'04.2''S 46°47'35''W, coll. Ferreira RL et al, 08.I.2011.

Notes on habitat and natural history:

Specimens were only found in the type locality, the Lagoa Rica cave, situated in Paracatu municipality, Minas Gerais state. This limestone cave is located within the Bambui Carbonatic Group, which encompasses a large part of the central and western area of the Minas Gerais state.

The cave has a single entrance that was partially destroyed some decades ago due to mining activities. Accordingly, the initial part of the cave is severely altered due to the explosions. The cave presents two main galleries, interconnected by a narrow conduit. The first gallery comprises a voluminous chamber with a sloped floor, which descends until reaching a lake, in the innermost area. The second (and most internal) gallery is almost all flooded by the lake. Specimens of *N. beja* were only found in the first gallery. They were observed freely walking on the cave floor, although some individuals were found sheltered under faller rocks. We have visited the cave two times. In the first visit (in the rainy season), several specimens were found. However, in the second visit to the cave (in the dry season), no specimen was observed. In this second visit, the cave floor was visibly drier. The cave is protected and inserted within a mining company, and visits are allowed only for research.

Etymology: Dona Beja (Ana Jacinta de São José) was one of most beautiful woman of Minas Gerais during sec. XIX, but her beauty made another woman jealous and caused problems during her whole life. She was forced to become a prostitute, but a famous one because of her beauty.

3.5 *Neocarus mboitata* n. sp.

Plate XIII – Ventral view of male female subcapitulum (A); lateral view of chelicerae (B); sternapophyses (D); palp genu of male (C and D); setae found on palp genu of male (E), dimorphic seta is arrowed and showed in figure F.

Plate IV – Sternitogenital region of female (A) and male (B); female genital setae (C); male pregenital (D) and genital (E) setae; *d*-type setae found on palp tarsu (F); ventral (G) and dorsal (H) view of palp tarsu.

Differential diagnosis:

Presence of differentiated papiliforme setae on palp genu in males is a unique character for the present specie.

Description based on adults:

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*chl*", *ch2'* and *ch2"*). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small teeth, movable digit with 1 large anterior and 1 smaller posterior teeth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticles in the males and females. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 6–12 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 2 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 3-4 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 21-27 *r* and 10-19 papilliform (= *p*-type) setae; male with a distinct dimorphism

on genu, and carrying 40-51 *r*-type, 5-8 modified *p*-type, 2-1 normal *p*-type seta and 2 smooth (*s*-type) setae; female genu normal and carrying 47-51 *r* and 4-6 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 6-10 smooth (*s*-type) and 54-66 *r*-type setae. Palp tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 0-2 *s*, 6 or 7 *d* (leaf-like), and approximately 19-20 *ch*, 10 *sm* and 10-11 *v* setae. Leaf-like setae (*d*-type) with 3 or 4 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lobe is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 98-108 papilliform setae, two pairs of eyes and one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 6-8 type of the setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 2 smaller setae ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 3-5 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs very large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* and *St3* similar in size. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 4-5 ribbed setae. Pregenital area in male with, respectively, 2-4 ribbed, tapering setae and genital area with 6-11 ribbed and tapering setae. In females, pregenital area nude and genital area with 8 ribbed and tapering setae. Male genital valves rounded in shape. Ovipositor only observed invaginated, and is a structure consisting of a tube-like structure. A single pair of gland-like structures in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I–II and IV absent in all specimens (leg III 2860–2905 μm). Additionally, Ventral portion of the acrotarsi III with: 3 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II–IV with: 2 pairs of setae. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present only on tibia II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype 1 female, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Gruta do Janelão”, 15°06'57.96''S 44°14'29.76''W, coll. Ferreira RL, VI.2003.

Paratype 1 TN, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Gruta do Janelão”, 15°06'57.96''S 44°14'29.76''W, coll. Ferreira RL, VI.2003. 1 male, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Gruta do Janelão”, 15°06'57.96''S 44°14'29.76''W, coll. Ferreira RL, V.2008. 1 male, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Lapa do Brejal”, 15°05'6.36''S 44°15'39.24''W, coll. Ferreira RL, VI.2003.

Etymology: M'boitatá or boitatá is a fire snake, a creature present in common Brazilian folklore, with an origin in the indigenous culture of the "guarani". Mboi = snake, and tatá = fire.

3.6 *Neocarus peruassu* n. sp.

Plate XV – Cave “Gruta do Janelão” (A and B) collection site of *Neocarus peruassu* sp. nov.; detail of alive specimen (C)

Plate XVI – Sternitogenital region of male (A); ventral view of male subcapitulum (B); pre-genital (C) and genital (D) seta of male; *d*-type setae found on palp tarsu (E); lateral view of chelicerae (F).

Differential diagnosis:

A combination of big size of legs, in addition to smooth genital setae on females and males; presence of 7 or more foliate setae (*d*-type) on palp and ventral portion of acrotarsus with 4 or more setae is unique for the present species.

Description based on adults:

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2*' and *ch2*""). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small teeth, and movable digit with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1, rarely 2 (n=1), ventral denticles in the males and females. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth (one specimen with 6 teeth in the right rutella and another with 4 in left rutella), inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 11-20 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 2-4 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 6-10 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 24-27-*r* and 24-papilliform (= *p*-type) setae; genu with 67-78 *r* and 8-9 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 6-10 smooth (*s*-type) and 85-93 *r*-type setae. Palp tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 1 *s*, 7-9 *d* (leaf-like), and approximately 20-25 *ch*, 7-9 *sm* and 18-20 *v* setae. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 or 5 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 130-160 papilliform setae, two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 10-15 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 2-3 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 3-6 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs very large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 4-6 ribbed setae. Pregenital area in male with, respectively, 9 ribbed, tapering setae and genital area with 5 smooth and tapering setae. In females, pregenital area nude and genital area with 6-10 smooth and tapering setae. Male genital valves rounded in shape. Ovipositor only observed invaginated, consisting of a tube-like structure with a central opening guarded by

one pair of small oval structures on laterals. A single pair of gland-like structures in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I longer than others (leg I 5480 – 5890, leg II, 2500 – 3630 μm ; leg III 2510 – 3780 μm ; leg IV, 3730 – 5360 μm). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, acrotarsi II–IV present 4 pairs of smooth ventral setae, 2 pair of lightly barbed ventrolateral setae (positioned distally), 2 pairs of smooth lateral setae, and 1 pair of smooth laterodorsal setae (positioned distally). All Pretarsi with one pair of claws and 2 or 3 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present only on basitarsus of leg II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype 1 female, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Gruta do Janelão”, 15°06'57.96''S 44°14'29.76''W, coll. Ferreira RL, V.2008.

Paratype 2 female, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Lapa do Rezar”, 15°08'38.04"S 44°14'5.28"OW, coll. Ferreira RL, VI.2003. 6 female, 1 male and 2 juveniles, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Gruta do Janelão”, 15°06'57.96''S 44°14'29.76''W, coll. Ferreira RL, VI.2003. 1 female male, Brazil: Minas Gerais State, Januária/Itacarambi, Natural State Parque “Parque Estadual Cavernas do Peruaçu”, Cave “Lapa do Brejal”, 15°05'6.36''S 44°15'39.24''W, coll. Ferreira RL, VI.2003.

Notes on habitat and natural history:

Specimens were found in the “Gruta do Janelão” cave, located in Cavernas do Peruaçu National Park, Northern Minas Gerais State, Brazil. The region comprises an ecotone between the Cerrado formation (Brazilian Savannah) and the Caatinga formation (Semi-arid). Thus, it is relatively hot and dry, possessing two distinct seasons: drought from April to August, and rainy from October to March.

The “Gruta do Janelão” has a total extension of 4,740 m, with the Peruaçu river trespassing its main channel (Auler et al. 2001). This cave certainly constitute a distinct cave system in Brazil, with conduits up to 100 m high. The main gallery has several connections to the epigeal environment, each of them with a distinct morphology. Some of these large entrances are horizontals, others verticals and some are of diagonal conformation and steeply inclined. These huge and numerous connections to the external environment, causes a high level of interference from the epigeal system in the cave atmosphere. Furthermore, most vertical entrances are located in the first half of the cave conduit which is, thus, illuminated. Accordingly, only the second half of the cave is dark. Although the Peruaçu river trespass all the main cave conduit, the cave soil in areas far from the river are quite dry, especially due to the strong winds that are canalized to the cave by the canyon in which the cave is embedded.

Specimens were only found in one area in the dark part of the cave (Figure XX). The population is considerably big, and several specimens can be seen in that area, although many usually shelter themselves under fallen rocks. They have never been observed near the river, under moist substrates. They seems to prefer dry sediments. Tourists regularly visit this cave, but only its illuminated area. Thus, the population is safe from touristic impacts as trampling.

Etymology: The species is named after the Natural State Park “Cavernas do Peruaçu” (Caves of Peruaçu) in which the specimens were collected.

3.7 *Neocarus pataxo* n. sp.

Plate XVII – Cave “Lapão” (A and D) collection site of *Neocarus pataxo* sp. nov.; detail of alive specimen (B and C).

Plate XVIII – Sternitogenital region of male (E); Pre-genital (F) and genital (G) seta of male; Ventral (H) and dorsal view of palp trasu.

Plate XIX – Ovipositor (A, B and D); detail of female genital seta (C) arrowed in figure B and D.

Plate XX – Lateral view of chelicerae (A), lateral view of male (B) and female (C) palp genu; normal setae present in male and female palp genu (D); dimorphic seta present on male palp genu (E) arrowed in figure B.

Differential diagnosis:

Presence of differentiated setae on palp genu of male and smooth and bifurcated genital setae on female is unique for the present species.

Description based on adults:

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2*' and *ch2*""). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small teeth, and movable digit with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticle in the males and females. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 6-12 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*,

lvp) setae. Female with 2-3 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 3-6 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 8-18 *r* and 7-13 papilliform (= *p*-type) setae; male with a distinct dimorphism on genu, and carrying 24-49 normal *r*-type, 9-18 modified *r*-type (middle rounded and conical at tip) and 3-5 *p*-type setae; female genu normal and carrying 36-40 *r* and 1-5 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 14-25 smooth or light barbed (*s*-type) and 33-57 *r*-type setae. tarsus with lyrifissures *ia* and *it* present. Tarsus setation including 5-6 *d* (leaf-like), and approximately 22-29 *ch* (two specimens with 22-24 and others with 26-29), 11-14 *sm*, 5-9 *v* and 1-3 *s* seta. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 or 5 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lobe is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 105-135 papilliform setae, two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 9-12 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 1-3 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 2-3 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 3-4 ribbed setae. Pregenital area in male with,

respectively, 0-2 ribbed, tapering setae and 4-7 ribbed and with rounded tip, genital area with 5-8 ribbed, tapering setae. In females, pregenital area nude and genital area with setae variable in shape, 5-8 smooth and pointed, 1-4 ribbed and tapering, and 1-3 setae smooth and bifurcted placed laterally. Male genital valves rectangular to rounded in shape. Ovipositor consisting of a tube-like structure with a central opening guarded by one pair of small oval structures on laterals. A single pair of gland-like structures in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I longer than others (leg I, 5010 – 5360; leg II, 2630 – 2910 μm ; leg III 2830 – 2940 μm ; leg IV, 3800 – 3950 μm). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral portion of the acrotarsi II-IV with 3 pairs of setae; 4 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 or 3 pairs of setae. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present on basitarsus II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype 1 female, Brazil: Bahia State, Santa Luzia, Cave “Gruta do Lapão”, 15⁰06’57.96’’S 44⁰14’29.76’’W, coll. Ferreira RL, 30.XII.2009.

Paratype 6 TN, 3 female and 2 males, Brazil: Bahia State, Santa Luzia, Cave Gruta do Lapão, 15⁰06’57.96’’S 44⁰14’29.76’’W, coll. Prous X, 30.XII.2009. 9 males and 3 females Brazil: Bahia State, Santa Luzia, Gruta do Lapão (cave), 15⁰06’57.96’’S 44⁰14’29.76’’W, coll. Bernardi LFO, 30.XII.2009. 1 TN and 3 female, Brazil: Bahia State, Santa Luzia, Cave “Gruta do Lapão”, 15⁰06’57.96’’S 44⁰14’29.76’’W, coll. Ferreira RL, 30.XII.2009.

Notes on habitat and natural history:

Specimens were found in the “Gruta do Lapão” cave (UTM 24L 461.174 / 8.292.143), located in Santa Luzia municipality, in southeastern Bahia State, Brazil. This cave is inserted in conglomeratic rock, and such caves are not common in Brazil. The external biome comprises the Brazilian Atlantic Forest, considered as a hotspot of biodiversity.

The Lapão cave has two entrances, one of which with great dimensions (around 40 meters high). The conduit near the biggest entrance is straight, and it is bifurcated around 150 meter from the entrance. The inner portion of the cave can be reached by climbing on one of those branches. Specimens were only found in the innermost part of this first conduit, in an area located immediately before the bifurcation. This area still receives a weak light during the day, due to the huge dimensions of the cave entrance. The population is big, and several individuals were seen freely walking on the sandy soil of the cave. The main resource in this area is guano from frugivorous bats. Locals visit the cave, thus, trampling is a threat for this population.

Etymology: Pataxó is an indigenous people who lives in the area where found the present species.

3.8 *Neocarus guidonae* n. sp.

Plate XXI – Cave “Gruta Coroa de Frade” (A and D) collection site of *Neocarus guidonae* sp. nov.; detail of alive specimen (B).

Plate XXII – Sternitogenital region of female (A) and male (B); female genital seta (C); pre-genital (D) and genital (E) seta of male; Lateral view of male genu (F); normal setae found on genu; dimorphic seta found on genu of male.

Differential diagnosis:

Until now this species is a bigger opilioacarid mite found Brazil, presenting a smooth, stout and pointed setae on male genu as a unique character for the present species.

Description:

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2'* and *ch2"*). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small teeth, and movable digit with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 2 ventral denticle in females and 1 in males. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 7-16 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 2-3 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 4-7 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 19-23 *r* and 8-24 papilliform (= *p*-type) setae; male with a distinct dimorphism on genu, carrying 16-19 *r*-type, 30-35 shorter smooth pointed setae and 1-2 *p*-type setae; female genu normal, carrying 55-63 *r* and 12-14 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 20-44 *r*-type setae and 24-34 smooth or light barbed (*s*-type) (male with less *r*-type on tibia and carrying a shorter *s*-type setae on dorso basal portion, probably a dimorphic character, but is difficult to discern due the variable size of the setae). tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 7-9 *d* (leaf-like), and approximately 10-13 *ch*, 10-12 *sm*, 5-6 *v* and 1 *s* seta. Leaf-like setae (*d*-type) with 3 or 4 large and

distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 110-122 papilliform setae, two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 8-12 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 1-3 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 4-8 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 3-7 ribbed setae. Pregenital area in male with, respectively, 2-3 ribbed and tapering setae and genital area with 7-8 ribbed and tapering setae. In females, pregenital area nude and genital area with 8-13 ribbed and tapering setae. Male genital valves rectangular to rounded in shape. observed only invaginated and consisting of a tube-like structure with just one principal opening, but in poorly condition to observe more specific details. A single pair of gland-like structures in its median portion, and apex convex.

Legs; Leg I longer than others (leg I 7400 – 5650, leg II, 3640 – 3850 μm ; leg III 3710 – 3800 μm ; leg IV, 5310 – 5800 μm). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, one small solenidion (*wa*), and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral

portion of the acrotarsi II-IV with 3 or 4 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 or 3 pairs of setae. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present on basitarsus of legs II to IV. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype female, Brazil: Piauí State, Coronel José Dias, Gruta da Coroa de Frade, 08°47'51.5''S 42°25'01.6''W, Ferreira RL, Pellegrini TG and Bernardi LFO, 2009.

Paratypes - 4 males and 2 females, Brazil: Piauí State, Coronel José Dias, Gruta da Coroa de Frade, 08°47'51.5''S 42°25'01.6''W, Ferreira RL, Pellegrini TG and Bernardi LFO, 2009.

Notes on habitat and natural history:

Specimens are only known from the type locality, the Coroa de Frade cave situated in Coronel José Dias municipality, Piauí state. This limestone cave is located in a semi-arid biome, called Caatinga. The external area was severely altered in the past decades by mining activities, which partially destroyed the cave entrance. Fortunately, the inner portion of the cave is isolated from the external environment by a constriction of the conduit near the entrance. The specimen was found under a rock in the cave floor. The trophic resources inside the cave are mainly old piles of bat guano. Although there are caves and rock shelters in the entire area, most of them are in sandstones or conglomerate strata. Some of these caves were surveyed but *N. guidonae* was not found, perhaps indicating some habitat preference of this species for the limestone formations.

Etymology: The name was given in honor to Professor Niede Guidon, an excellent archaeologist, who worked to create a Nacional Park in Serra da Capivada, a endangered place in Caatinga biome.

3.9 *Neocarus maracatu* n. sp.

Plate XXIII – Ventral view of female (A) and male (B) subcapitulum; Detail of the With's organ (C); Lateral view of chelicerae (D); Ventral and dorsal view of tarsu.

Plate XXIV – Sternitogenital region of male (E) and female (B); seta *St1* and *St2* (C); Pre-genital (D) and genital (E) seta of male; Detail of ovipositor and genital setae (F).

Plate XXV – Tibia I of male (A and B); normal seta found on tibia I; dimorphic seta found on posterior portion of tibia I (D) arrowed on figure B; genu and femur of male (E) with dimorphic smooth seta; female genu (F).

XXVI – Lateral view of acrotarsu II (A); Lateral view of acrotarsu and anterior portion of base tarsu II (A); partial view of lateral of acrotarsu and anterior portion of base tarsu III (C) and IV (D).

Differential diagnosis:

Presence of solenidium on acrotarsus of leg III and IV, and in some specimesn solenidium (*wa*) dislocated to tibia. Plus presence of dimorphic setae on basal portion of tibia I and long and smooth genital setae. Presence of solenidium on tibia or acrotarsu of leg II, additional of unique presence of solenidium on leg II and IV are unique characters for the present species.

Description:

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2*' and *ch2*""). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 teeth, and movable digit with 1 large tooth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral denticles in the males and females. A small sensillum observed on internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 5-8 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 1-2 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 3-4 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 13-15 *r* and 8-13 papilliform (= *p*-type) setae; male with a distinct dimorphism on genu and carrying 17-22 *r*-type, 21-27 smooth with thin tip setae, and 4-6 *p*-type setae; female genu normal and carrying 23-29 *r*, 0-2 smooth and 1-3 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 19-38 smooth or light barbed (*s*-type) and 18-25 *r*-type setae. tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 5-6 *d* (leaf-like), and approximately 16-22 *ch*, 9-11 *sm*, 4-5 *v* and 1-2 *s* seta. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with 105-135 papilliform setae, two pairs of eyes, one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1

dorsal setae on the females and males, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 9-12 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 3-4 ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 4-6 pairs of long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 3-5 ribbed setae. Pregenital area in male with 4-6 ribbed setae with tip variable in shape, 2 with a thin and pointed or 2-4 blunt tip; genital area with 7-8 ribbed and tapering setae. In females, pregenital area nude and genital area with 18-27 smooth setae with tip variable in shape, thin and pointed or blunt. Male genital valves rectangular to rounded in shape. Ovipositor observed invaginated only, consisting of a tube-like structure with a central opening, and with 2 or 3 gland-like structures in its median portion.

Legs; Leg I longer than others (leg I 4030 μm ; leg II, 1850 – 2110 μm ; leg III 1830 – 2160 μm ; leg IV, 3200 – 3220 μm). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta, and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Solenidion (*wa*) present in acrotarsus or anterior portion of the basitarsus. The variation in the position of the solenidion can be variable in the left or right side of the specimen. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, ventral portion of the acrotarsi II-IV with 3 pairs of setae. In addition to standard set of 1 ventro-lateral and 1 dorso-lateral pair of setae, lateral portion of the acrotarsi II-IV with 2 pairs of setae. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present on leg II to III (basitarsus, tibia and genu), leg IV (always on basitarsus and tibia, and some specimens on genu). Coronidia are short, smooth and

strongly curved middorsally. Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype 1 female, Brazil: Pernambuco State, Recife, soil of restinga forest, 08°19'49''S 34°56'57''W, coll. Pepato A., 06.IX.2010.

Paratype 1TN, 3 female and 1 male, Brazil: Pernambuco State, Recife, soil of restinga forest, 08°19'49''S 34°56'57''W, coll. Pepato A., 06.IX.2010.

Etymology: Maracatu is a folkloric musical rhythm originating in the state of Pernambuco.

3.10 *Neocarus geilsoni* n. sp.

Plate XXVII – Plate XXI – Cave “Gruta da Aroeira” (A and D) collection site of *Neocarus geilsoni* sp. nov.; detail of alive specimen (B and C).

Plate XXVIII – Female subcapitulum (A); Ovipositor (B); Lateral view of chelicerae (C); *d*-type setae of (D); female genital seta (E).

Differential diagnosis:

Ovipositor with five terminal lobes triangular in shape is a unique character for present species.

Description (based on female adult):

Chelicera; Basal segment with 1 (*cht*), fixed digit with 3 setae (*ch1*", *ch2*' and *ch2*"'). Dorsal (*id*) and antiaxial lyrifissure (*ia*) well developed. Fixed digit with 2 small tooth, movable digit with 1 large anterior and 1 smaller posterior teeth and a well developed terminal hook. Movable digit with 1 ventral

denticles in the males and females. A small sensillum observed on Internal surface of movable digit.

Subcapitulum; all 4 pairs of paralabial setae present: *pl1* small, conical; With's organ (*pl2*) membranous; rutella (*pl3*) with 5 distinct teeth, inserted dorso-laterally; *pl4* very small, inserted dorsal on subcapitulum. With 4 circumbuccal (*cb*), and 6–7 median and subcapitular (*vm* (in part), *lvm*, *ldm*, *vp*, *lvp*) setae. Female with 2 pair of seta (*vm* serie) with a rounded tip. Lateral lips with distinct canals.

Palp; trochanter with 4 ribbed, tapering (= *r*-type) setae; femur with 7-9 *r* and 8-15 papilliform (= *p*-type) setae; genu carrying 32-37 *r* and 6-7 *p*-type setae. Tibia and tarsus partially fused. Tibia with 13-18 smooth (*s*-type) and 26-32 *r*-type setae. tarsus with lyrifissures *ia* and *iπ* present. Tarsus setation including 6 *d* (leaf-like), and approximately 19-20 *ch*, 10-11 *sm* and 6 *v* setae. Leaf-like setae (*d*-type) with 4 large and distinct foliated lobes (in some specimens the basally lob is smaller and triangular in shape). Pretarsus with a pair of well developed sessile claws.

Idiossoma

Propodorsal shield; Anterior dorsal shield with approximately 126 papilliform setae, two pairs of eyes and one pair of lyrifissures (probably *J*) observed. Rostrum rounded. Dorsal idiossoma, between segments VII to XVI, without setae but with numerous lyrifissures arranged in lines. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal setae, plus two lateroventrales. Preanal segment (XVII) with 1 dorsal seta on adults, plus two lateroventrales. Anal valves (segment XVIII) each with 12 setae.

Sternitogenital region; Sternapophyses with two setae, one small seta at the tip and one long and barbed seta positioned more basal. Sternal verrucae in adults each with 1 long, tapering (*St1*), and 2 smaller setae ribbed and barbed setae. Remaining sternal area with 2 pairs of tapering (*St2* and *St3*) and 4 pairs of

long, ribbed and barbed setae, and 3 pairs of lyrifissures (two pairs very large, the third smaller; all different in shape and size from "standard" opisthosomal lyrifissures). Setae *St2* slightly longer than *St3*. Pregenital capsules each with 1 long tapering seta (*St5*) and 2-3 ribbed setae. Pregenital area in female nude and genital area with 2 tapering and ribbed. Ovipositor is a tube-like structure, with a central opening guarded by one pair of small oval structures on laterals and apex presents 5 triangular projections, one central and two pairs on laterals. A single pair of gland-like structures in its median portion.

Legs; Leg I longer than others (leg I 3080 μm , leg II, 1660 μm ; leg III 1620 μm ; leg IV, 2530 μm). Acrotarsus II with a ribbed and bifurcate seta and one long and smooth sensillum (probably also a solenidion) in dorsal portion. Solenidion (*wa*) presents on leg II and III and dislocated to anterior portion of the telotarsus. Acrotarsus III and IV carry on the dorsal portion only 3 long and barbed setae. Additionally, acrotarsi II–IV present 3 pairs of smooth ventral setae, 3-4 pair of lightly barbed ventrolateral setae (positioned distally), 2 pairs of smooth lateral setae, and 1 pair of smooth laterodorsal setae (positioned distally). All Pretarsi with one pair of claws and 2 pairs of setae, one pair long and curved, the other small and straight. Pretarsal ambulacrum rounded and smooth. Coronidia are present just leg II (basitarsus, genu and tibia), leg III (basitarsus, genu and tibia) and leg IV (basitarsus and tibia). Coronidia are short, smooth and strongly curved middorsally.

Material examined:

Holotype female, Brazil: Rio Grande do Norte State, Jandaíra, Cave “Gruta da Aroeira”, 05°19'57.8''S 36°08'18.6''W, coll. Ferreira RL, VI.2008.

Paratype – 1 TN, Brazil: Rio Grande do Norte State, Jandaíra, Cave “Gruta apertar da Hora”, 05°19'51.21''S 36°08'35.75''W, coll. Bento D, 22.VII.2009.

Notes on habitat and natural history:

Specimens are known from the Gruta da Aroeira and Gruta Apertar da Hora, both situated in Jandaíra municipality, Rio Grande do Norte state. These caves are located within the Apodi Carbonatic Group, which encompasses a large part of the area to the north of the state of Rio Grande do Norte.

It is important to mention that Bernardi et al. (2012) erroneously included specimens of *N. geilsoni* in the description of *N. potiguar*. In fact, the specimens mentioned by Bernardi et al. (2012) from Jandaíra, as belonging to *N. potiguar* are *N. geilsoni*. The photographs of living specimens presented in Bernardi et al (2012) belongs actually, to *N. geilsoni*.

Although the specimens have been found in caves, it is most probable that the subterranean environment is a habitat colonized occasionally by *N. geilsoni*, as for *N. potiguar*. The latter is well distributed on the western region of the Apodi group, occurring on both caves and external habitats, which seems to be their main habitat (Bernardi et al, 2012).

The Caatinga is a unique biome, being found exclusively in Brazilian territory, and includes a large number of endemic species, which makes it an area of great importance for conservation (Silva *et al.*, 2003). However, these areas are mostly unprotected from strong anthropic pressure such as mining (limestone extraction), petroleum extraction, deforestation and a high presence of trash.

Etymology: Geilson Alves is a friend who always help us during the field trips in Rio Grande do Norte state.

4 SEXUAL DIMORPHISM

The presence, position and shape of the genital openings that occur in the ventral portion on the idiosoma of adult Parasitiformes comprise the main characteristics used for sexual differentiation in this group. However, other secondary morphological characteristics may show sexual dimorphism, with greater or lesser degree of differentiation, and may help in the differentiation between males and females. Among them we can mention the presence of spermatodactyl on the chelicera (the complex structure on the male *Dermanyssidae* chelicera) and other differentiations for the transfer of sperm in males (e.g. *Heterozerconidae*) (Fain 1988; Klompen *et al.* 2013); presence of coxal spines on males (e.g. *Rhodacaridae*, *Parasitidae*, *Heterozerconidae*) (Hunter 1967; Hyatt 1980; Klompen *et al.* 2013); differentiation in the shape of the tectum (e.g. *Parasitidae*) (Hyatt 1980); differences in sizes and shapes of the dorsal shields (e.g. *Ixodidae*, *Ascidae*) (Gwiazdowicz & Halliday 2010), among others. These morphological differences are expressed and more frequent in adults, and their occurrence is rare or nonexistent in juvenile stages, but still poorly studied for most Parasitiforme families (Chant 1958; Wrensch & Johnston 1983).

In *Opilioacariformes*, sexual differentiation is based primarily on internal structures linked to the genital opening. The ovipositor in females and the presence of a set of glands associated to the male genital opening are main features used for sexual differentiation in adults in this group. However, as in other Parasitiformes, some minor dimorphic secondary morphological characteristics have already been described in some species (Bernardi *et al.* 2013a; b, 2014; Coineau & van der Hammen 1974; Juvara-Bals & Baltac 1977; Vázquez & Klompen 2009). However, despite the sexual dimorphism in *Opilioacaridae* having been previously observed by some authors, it has never

been studied in detail and in a large group of species. Furthermore, to date, such dimorphisms were described for a limited number of morphological structures such as chelicera (Juvara-Bals & Baltac 1977), subcapitulum (Bernardi *et al.* 2013a; b, 2014), as well as differences in the size of the legs (Bernardi *et al.* 2013a).

In the present study, it was observed that the secondary sexual differentiation in Opilioacariformes can occur not only in adults, but also in the tritonymph stage, which may be expressed in structures directly associated with the genital opening (with and without addition of differentiation in setae shape) as well as in , subcapitulum, chelicera, prodosomal disk and legs, being present in both males and in females. Moreover, these morphological changes resulting from sexual dimorphism may vary from species to species, not being expressed in the same way throughout the group.

Due to this wide range of morphological changes, dimorphism is described and discussed separately for each structure in which it was observed.

4.1 Chelicera

The first observations on sexual dimorphism in chelicera were made by Juvara-Bals & Baltac (1977) in the *C. vanderhammeni* species, then by Vázquez & Klompen (2002) in *N. siankaanensis* e (Vázquez & Klompen 2009) in *C. armasi*. In the *C. vanderhammeni* and *C. armasi* species, differentiation is easily observed, consisting of an increase in the number and size of the setae on the base and fixed digit of the chelicera of males. In *N. siankaanensis* species, dimorphism is less apparent, being limited to the change in shape of the teeth on the adult male chelicera (Vázquez & Klompen 2002). Among all these species cited above, only in *C. vanderhammeni* has dimorphism been reported for the

TN stage, where the number of setae on the base of the chelicera is generally higher in males (Juvara-Bals & Baltac 1977).

Among the species described in this work, dimorphic morphological variations in the chelicera were found in *N. beja*, *N. aleijadinho* and *N. igarapeense*. In these species, such variations are not restricted only to the increase in the number of setae, they can also be expressed through the modification of the shape of these setae, plus the emergence of unique features, such as membranous processes that alter the chelicerae shape. These characteristics have never been observed in Opilioacariformes.

In *N. Beja* the most significant morphological alterations observed in the chelicera of all the described species of Opilioacaridae were found. In this species there is a major differentiation in the setae located around the *ch1*" setae, which are below a membrane that protrudes into the dorsal anterior region of the fixed digit. This differentiation begins in ♂TN, with the appearance of a few setae with serrated apices. Afterwards, in adult males, these setae are present in greater numbers and become surrounded by membranous process that completely protrude onto a large part this anterior dorsal region of the fixed digit. Considering the ontogeny and location of these modified setae in relation to the liryfissureid, it is theorized that these setae can be derived from *ch1*" setae. Furthermore, it is possible they present a sensory function, and may be involved in the mating process of the species.

Besides the dimorphism described above, in males of this species the appearance of a cluster of small setae with rounded apices is observed in the dorsal posterior region. Observing the ontogenic development of the *N. beja* species, it is possible that these setae are related to an increase in the number and differentiation of *ch2*' seta. In *N. aleijadinho*, as well as in *N. igarapeense*, the appearance of this one cluster of setae is also observed, but in *N. igarapeense* the

setae show a tapered rather than rounded apex, and fewer in number than in the other species.

The base of chelira in *N. Beja*, *N. aleijadinho* and *N. igarapeense* is also marked by the presence of dimorphism. In the 3 species mentioned there is a lengthening of the setae, which can even quadruple in size, assuming a differentiated shape, with the apex rounded in *N. Beja*. Dimorphism in this portion of the chelicera of *N. aleijadinh.* and *N. igarapeense* is quite similar to that found by Juvara-Bals & Baltac (1977) and Vázquez & Klompen (2009) in *C. vanderhammeni* e *C. armasi*.

N. Beja is the only one of the species described herein in which it was possible to observe the entire development of dimorphism in the chelicera from the PN stages to adults. It should be noted that for this species dimorphic characteristics have been found in all ♂ TNs, but it can manifest differently in each individual, with variation in the number, size and location of the setae.

Although less visible, two other dimorphic features were observed in the mobile digit of the chelicera of *Neocarus* and *Salfacarus* species. Only *N. Beja* adult females present the small scale-like process, axially located on the mobile digit. In addition, some females of the *N. guidonae* and *N. Beja* species have a higher number of ventral denticles on mobile digit than males.

Despite the scarce knowledge about the behavior of Opilioacaridae species, these large extreme modifications in the male chelicera suggests that these dimorphisms may be linked to some kind of behavior that involves direct interaction and recognition among the specimens, such as possible mating behavior. This would be similar to the behavior observed in other Parasitiformes orders, in which the male is in direct contact with the female for the transfer of the spermatophore, in addition to using modified chelicera structures to carry it out (Walter & Proctor 2013).

Another indication that there could be mating behavior in these Opilioacaridae species is that in other groups of mites, such as species of the Arrenuridae family (Acariformes: Prostigmatas), there is a direct relationship between the presence of dimorphic structures in the males and the presence of elaborate copulation and its type. In these aquatic Prostigmatas, species with no male dimorphism present indirect mating, and males with marked dimorphism and more complex morphological structures present more elaborate behavior and copulate in intimate contact with the female (Proctor & Wilkinson 2001).

4.2 Subcapitulum

The sexual dimorphism observed in the subcapitulum of the Opilioacaridae species studied is generally quite subtle. It is expressed in females through a small morphological alteration at the apex of the *vm* setae series, which are located below the seta *vm1*, in the innermost region of the subcapitulum. As observed by Bernardi *et al.* (2013a, 2013b, 2014), this morphological modification consists of the rounding of the apex of the setae in females, whereas in male they appear tapered. In some species such as *N. proteus*, *N. beja*, *N. calakmulensis* and *C. brasilienses*, a single pair of setae is presented with the apex rounded in females, whereas other species such as *S. antisiramamensis*, *S. kirindiensis*, *N. pataxo* and *N. peruassu* may present more than one seta, or even the whole *vm* series with the apex rounded.

Espite being a subtle modification in most species, this is the only dimorphic trait that is observed in all species studied. Moreover, it is present from the TN stage and probably can be used for sexing juvenile specimens of all species.

Three other sexual dimorphisms are present in the subcapitulum of Opilioacaridae species. The first is characterized by slightly higher number of

setae on the subcapitulum expressed in females in some species such as *Amazonacarus paraensis* Vázquez *et al.* (2014). The second is the absence of seta *vm1* in ♂TN and adult males observed by Bernardi *et al.* (2013) in *N. proteus*, this being unique to this species so far. The third modification is more evident and is expressed in adult *N. Beja* males. In this species, there is not only a significant increase in the number of setae, but a thickening in the lateral region where generally there are from one to three *lvm* and *ldm* series setae. This thickening can contain up to 21 setae in the lateral region of the subcapitulum of males, but is less evident in the TN stage, not manifesting the DN and PN.

4.3 Palp

Despite the having been an extensively studied region, with emphasis on detailed descriptions of sets of morphologically distinct setae present in this region (van der Hammen 1976; Juvara-Bals & Baltac 1977; Vázquez & Klompen 2002), little attention has been paid to dimorphism present in this limb. The only differences between males and females already mentioned in previous works, are related to the slight increase in the number of setae in the tibiotarsus of females (e.g. *S. antsiranensis* and *S. ranobensis*) (Vázquez & Klompen 2010). This absence of description regarding male Opilioacaridae modifications is not related to lack of dimorphism, but the lack of studies that specifically aim observations at differences between males and females. It is easy to see this since in some species already described by Bernardi *et al.* (2012) in *Neocarus(N. potiguar)* and Vázquez & Klompen, (2010) in *Salfacarus (S. ranobensis e S. antsiranensis)* differences were found in the male when a detailed observation of this structure was conducted.

In general, the sexual dimorphism observed in the of the species studied during this work manifests itself mainly only in males, and is related to changes

in the shape and the density of setae, with no modifications in the integument of this limb. The dimorphism in the of male adults occurs mainly in the dorsal region of the genu, and less frequently in the tibia and femur and the presence of these dimorphic traits in juveniles is less intense (e.g. lower amount of setae than in adults), and appear only in TN.

These dimorphic traits vary among species, which may, as in *N. beja*, display extensively modified setae throughout the longitudinal extent of the genu, and also manifest in the femur. In other species, such as *N. potiguar*, dimorphism is less evident, consisting of light spatulated of only one line of setae near the anterior edge of the paraxial region of the genu.

In a total of 8 species showed dimorphism in some portion of the , showing that despite being little studied, these morphological differences may aid in the description and separation of species. Meanwhile, dimorphism in the , for some species, is exclusive to adults, as in *S. kiridiensis*, and should not be used as a single characteristic for sexing young.

4.4 Idiosoma

Modifications in the idiosoma were only observed in the lateral region of the anterior portion of the dorsal disc in the species *N. Beja*, *N. aleijadinho*, *N. igarapeense* and a yet undescribed species from Argentina. These modifications may include changes only in the distribution pattern of the setae, forming a thickened central set in the anterior central portion, as in the undescribed species in Argentina, or modifications that lead tanto to differentiation in the density pattern together with the modification of the shape of setae, *N. beja*, *N. igarapeense* and *N. aleijadinho*

In the species *N. aleijadinho* modifications caused by dimorphism reach the integument, slightly modifying the shape of the rostrum and also causing the appearance of a greater number of lyrifissures in the region.

Only in *N. Bejawa* is it possible to observe the appearance of a longer seta in the ♂ TN stage. However, both the number of modified setae as well as the size of these setae in TN is less than in adults.

4.5 Legs

Only three types of sexual dimorphism in the legs were observed in the Opilioacaridae species studied. It is noteworthy that two of them have already been described by Bernardi e colaboradores (2013a) for the species *N. proteus*.

In *N. proteus*, the females tend to have, on average, longer legs than adult males, and in adult males only the leg I presents a set of small smooth setae along the tibia, genu, femur and eventually the trochanter. Both of these features are less clear, or are not present in TN. The presence of small smooth setae on leg I, as a dimorphic characteristic, is not unique to *N. proteus*, as can also be observed in males of the species *N. iporangensis*.

The third dimorphic character was observed in leg I in males of *Neocarus maracatu*. In this species a set of differentiated setae, which are not present in females, is found at the base of the tibia.

The modifications present in the legs are more subtle than in other areas of the body where the dimorphism occurs, but still may be important for determining the species characteristics.

4.6 Sternitogenital region

It is in this region where we find the primary characteristics that are used in the sexing of adults, the ovopositor in females and the sex glands of the males. Especially the ovipositor has great taxonomic validity and is widely used for differentiation among species (e.g. Vázquez & Klompen, 2002, 2009, 2010). It is in this region where we find the primary characteristics that are used in the sexing of adults, the ovopositor in females and the sex glands of the males. Especially the ovipositor has great taxonomic validity and is widely used for differentiation among species (e.g. Vázquez & Klompen, 2002; Bernardi *et al.*, 2013a; Vázquez *et al.*, 2014) to date morphological characteristics that can be used to differentiate between species have not found.

The pregenital and genital setae were first characteristics used with dimorphism features in young specimens in the TN stage in Opilioacariformes (Coineau & van der Hammen 1974). These setae are easily used as dimorphic features when there are morphological differences between males and females, as is the case of *Phalangi acarus broseti*, which was the first species for which these differences were described, and also in other species, as in *N. potiguar*, *N. caipora*, *Amazonacarus setosus*, *A. paraensis* and *S. ranobensis*.

Despite this being the first observed dimorphic character and being quite evident in adults, it can be difficult to use in sexing young, since in some species the genital or pre-genital region is bare, in some TN the setae may not be present, even if they are in adults. Lastly, in the TN phase these setae are reduced and tend to be morphologically more simplified than in adults, impeding morphological variations in this structure.

5 FINAL REMARKS

The behavior of Opilioacaridae is perhaps one of the great unknowns that remain about this group. Few studies to date have investigated live specimens, yielding little information about locomotion and feeding of these mites (Klompen 2000; Palacios-Vargas & Vázquez 1988; Vázquez & Palacios-Vargas 1989). Reproduction, including copulation and sperm transfer, remain completely unknown. However, numerous modifications present in a wide diversity of structures in these mites, suggest there may be some type of behavior involving direct contact between individuals. And such behavior may be related to copulation, since all observed modifications are present in the anterior part of the individuals. Furthermore, in some instances these modifications may be related to the appearance of structures that are seemingly related to sensory functions, such as increasing lyrifissures in the seta agglomerations of podosomal disc in *N. aleijadinho* and extreme modifications present in this species, in *N. igarapeense* and mainly in *N. beja*. Moreover, as already cited in previous topics, and for other groups of Parasitiformes, structures like chelicera and are often used in mating processes and exhibit morphological modifications for this purpose (Walter & Proctor 2013).

During the collection of many species (e.g. *N. proteus*, *N. caipora*, *C. brasiliensis*, *N. peruassu*, *N. pataxo*, *N. beja*) and observation of living specimens in the laboratory (*N. proteus* is a species still in description), aggregations of individuals were found and there was no aggressive behavior among them. This fact eventually reinforces the idea that these modifications could be used in the recognition behaviors between the sexes, or even between young and adults. But these ideas are still speculative, and deserve careful studies so that the hypotheses presented here can be confirmed.

The description of dimorphic features for the Opiliocarida is of extreme importance, not only for its extrapolation to behavioral studies, but due to its practical importance in the separation of species.

REFERENCES

- Bernardi, L.F.O., Klompen, H. & Ferreira, R.L. (2014) *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from Brazilian Amazon caves. *Acarologia* 54, 47–56.
- Bernardi, L.F.O., Klompen, H., Zacarias, M.S. & Ferreira, R.L. (2013a) A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. *ZooKeys* 358, 69–89.
- Bernardi, L.F.O., Silva, F.A.B., Zacarias, M.S., Klompen, H. & Ferreira, R.L. (2013b) Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. *Invertebrate Systematics* 27, 294–306.
- Bernardi, L.F.O., Zacarias, M.S. & Ferreira, R.L. (2012) A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Acari: Opilioacarida) from Brazilian caves and karst areas. *Zootaxa* 68, 53–68.
- Chant, D.A. (1958) Immature and adults stages of some British Phytoseiidae Berl., 1916 (Acarina). *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* 43, 599–643.
- Coineau, Y. & van der Hammen, L. (1974) The postembryonic development of Opilioacarida, with notes on new taxa and on a general model for the evolution. In: *Proceedings of 4th International Congress of Acarology.*, pp. 437–441.
- Dunlop, J.A. & Bernardi, L.F.O. (2014) An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. *Naturwissenschaften* 101, 759–763.
- Dunlop, J.A., Sempf, C. & Wunderlich, J. (2008) A new opilioacarid mite in Baltic amber. In: W. Nentwig, E. M., and K. C (Eds), *European Arachnology 2008*. Natural History Museum Bern, Bern, pp. 59–70.
- Dunlop, J.A., Wunderlich, J. & Poinar Jr., G.O. (2004) The first fossil opilioacariform mite (Acari: Opilioacariformes) and the first Baltic amber camel spider (Solifugae). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 94, 261–273.

Fain, A. (1988) Notes on mites associated with Myriapoda. III. Two new species of the genus *Heterozercon* Berlese, 1888 (Acari, Mesostigmata) from Afrotropical Myriapods. *Bulletin & Annales de la Societe Royale D'Entomologie de Belgique* 124, 237–242.

Gwiazdowicz, D.J. & Halliday, B. (2010) A new species of *Antennoseius* from Australia (Acari: Mesostigmata: Ascidae). *Annales Zoologici* 60, 125–132.

Van der Hammen, L. (1969) Studies on Opilioacarida (Arachnida) III. *Opilioacarus platensis* Silvestri, and *Adenacarus arabicus* (With). *Zoologische Mededelingen* 44, 113–131.

Van der Hammen, L. (1976) 2 *Glossaire de la terminologie acarologique (Glossary of acarological terminology)*, vol. 2. *Opilioacarida*. The Hague, Leiden.

Hunter, P.E. (1967) Rhodacaridae and Parasitidae mites (Acarina: Mesostigmata) collected by the British Antarctic Survey. *British Antarctic Survey Bulletin* 13, 31–39.

Hyatt, K.H. (1980) Mites of the subfamily Parasitinae (Mesostigmata: Parasitidae) in the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 38, 237–378.

Johnson, N.F. (2010) Future taxonomy today: new tools applied to accelerate the taxonomic process. In: A. Polaszek (Ed), *Systema Naturae 250: The Linnaean Ark*. CRC Press Taylor & Francis Group, London, pp. 137–147.

Juvara-Bals, I. & Baltac, M. (1977) Deux nouvelles espèces d'*Opilioacarus* (Acarina: Opilioacarida) de Cuba. In: Orghidan T, Núñez A Jiménez, V. Decou, S. Negrea, and N. V. Bayés (Eds), *Résultats des Expéditions Biospéologiques Cubano-Roumaines á Cuba*. Academiei Republicii Socialiste Romania, Bucuresti, pp. 169–184.

Klompen, H. (2010) Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyrsus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50, 269–285.

Klompen, H., Amin, M. & Gerdeman, B.S. (2013) A revision of the genus *Afroheterozercon* (Acari: Heterozerconidae). *Zootaxa* 3626, 301–325.

Klompen, J.S.H. (2000) Prelarva and larva of *Opilioacarus* (*Neocarus*) *texanus* (Chamberlin and Mulaik) (Acari: Opilioacarida) with notes on the patterns of setae and lyrissures. *Journal of Natural History* 34, 1977–1992.

Lindquist, E.E., Krantz, G.W. & Walter, D.E. (2009) Classification. In: G. W. Krantz and Wal (Eds), *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, pp. 97.

Moraza, M.L. (2004) Tarsus I chaetotaxy and structure in Anactinotrichida mites: characters with phylogenetic value. In: G. Weigmann, G. Alberti, A. Wohltmann, and S. Ragusa (Eds), *Phytophaga XIV: Acarine biodiversity in the natural and human sphere (Proceedings of the Symposium of the European Association of Acarologists)*. Tipolitgrafia Luxofraph, Palermo, pp. 347–359.

Palacios-Vargas, J.G. & Vázquez, M.M. (1988) Primer registro de acaros del orden Opilioacarida en Nicaragua. *Revista Nicaraguense de Entomologia* 4, 45–49.

Pepato, A.R., Rocha, C.E.F. & Dunlop, J.A. (2010) Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC evolutionary biology* 10, 1–23.

Proctor, H. & Wilkinson, K. (2001) Coercion and deceit: water mites (Acari: Hydracarina) and the study of intersexual conflict. In: R. B. Halliday, D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton, and M. J. Colloff (Eds), *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*. CSIRO Publishing, Melbourne, pp. 155–169.

Vázquez, M.M., Araújo, M.S. de & Feres, R.J.F. (2014) A new genus and two new species of Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) from Amazonia, Brazil with a key to world genera. *Zootaxa* 3814, 151–176.

Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2002) The family Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) in North and Central America, with description of four new species. *Acarologia* 42, 299–322.

Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2009) New species of new world Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. *Zootaxa*, 23–44.

Vázquez, M.M. & Klompen, H. (2010) The genus *Salfacarus* (Acari: Opilioacarida) in Madagascar. *Zootaxa* 21, 1–21.

Vázquez, M.M. & Palacios-Vargas, J.G. (1989) Algunas observaciones sobre el comportamiento de los acaros Opilioacaridos (Acari: Notostigmata). *Revista Nicaraguense de Entomología* 6, 1–6.

Walter, D.E. & Krantz, G.W. (2009) Collecting, rearing and preparing specimens. In: G. W. Krantz and D. E. Walter (Eds), *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, pp. 83–95.

Walter, D.E. & Proctor, H.C. (2013) Sex and Celibacy. In: D. E. Walter and H. C. Proctor (Eds), *Mites: Ecology, Evolution & Behaviour: Life at a Microscale*. Springer Netherlands, New York/London, pp. 105–159.

With, C.J. (1904) The Notostigmata, a new suborder of Acari. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Foreningi Kjøbenhavn*, 137–192, pl. 134–136.

Wensch, D.L. & Johnston, D.E. (1983) Sexual dimorphism in deutonymphs of mites of the family Parasitidae. *Annals of the Entomological Society of America* 76, 473–474.

Plate I

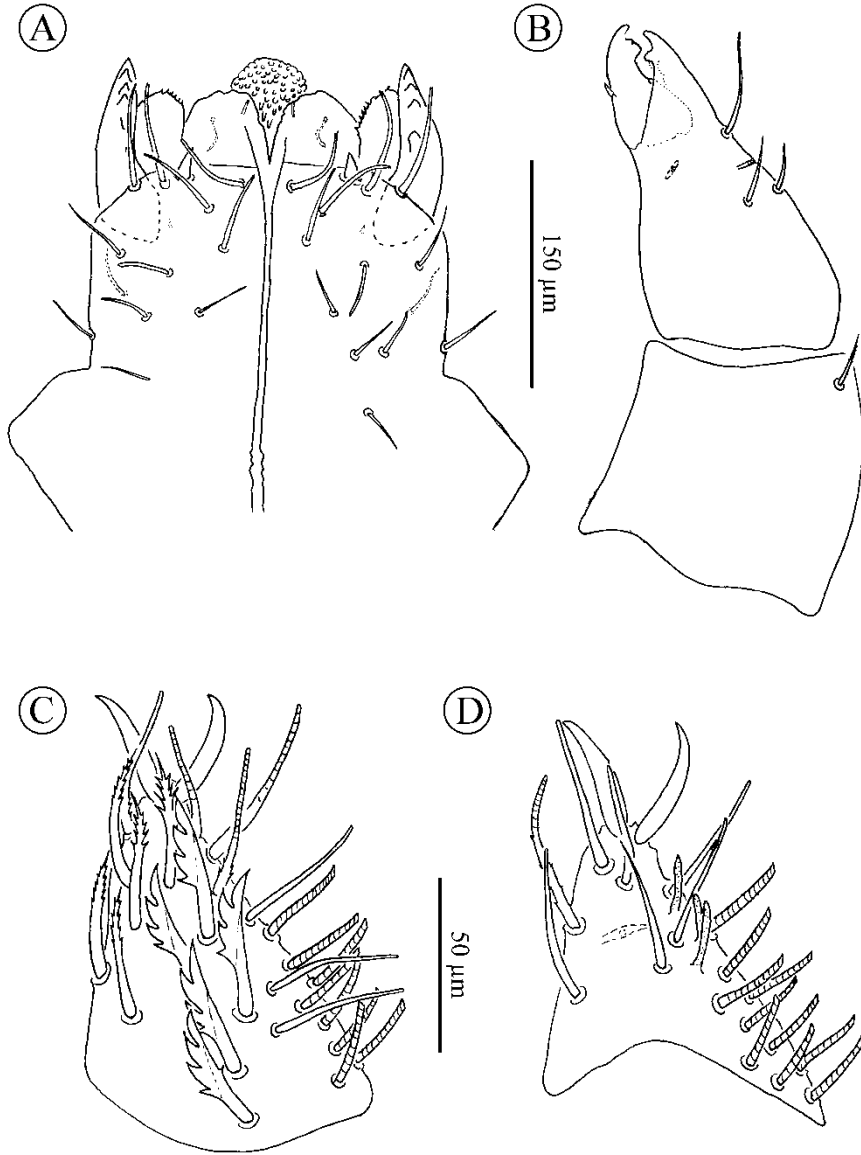


Plate II

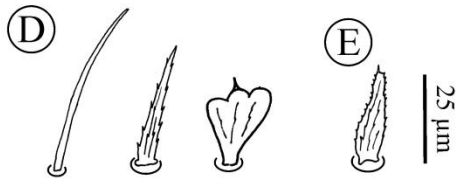
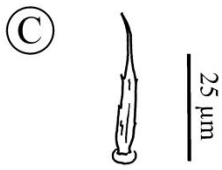
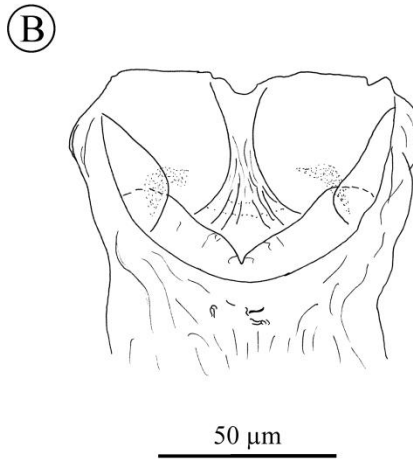
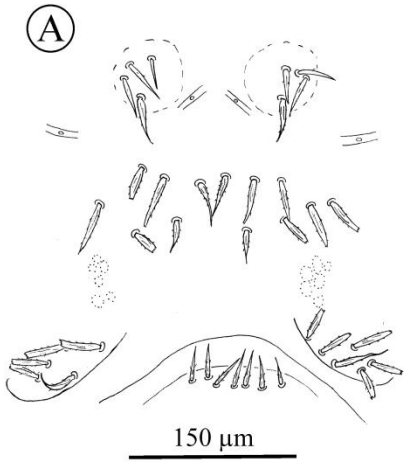


Plate III

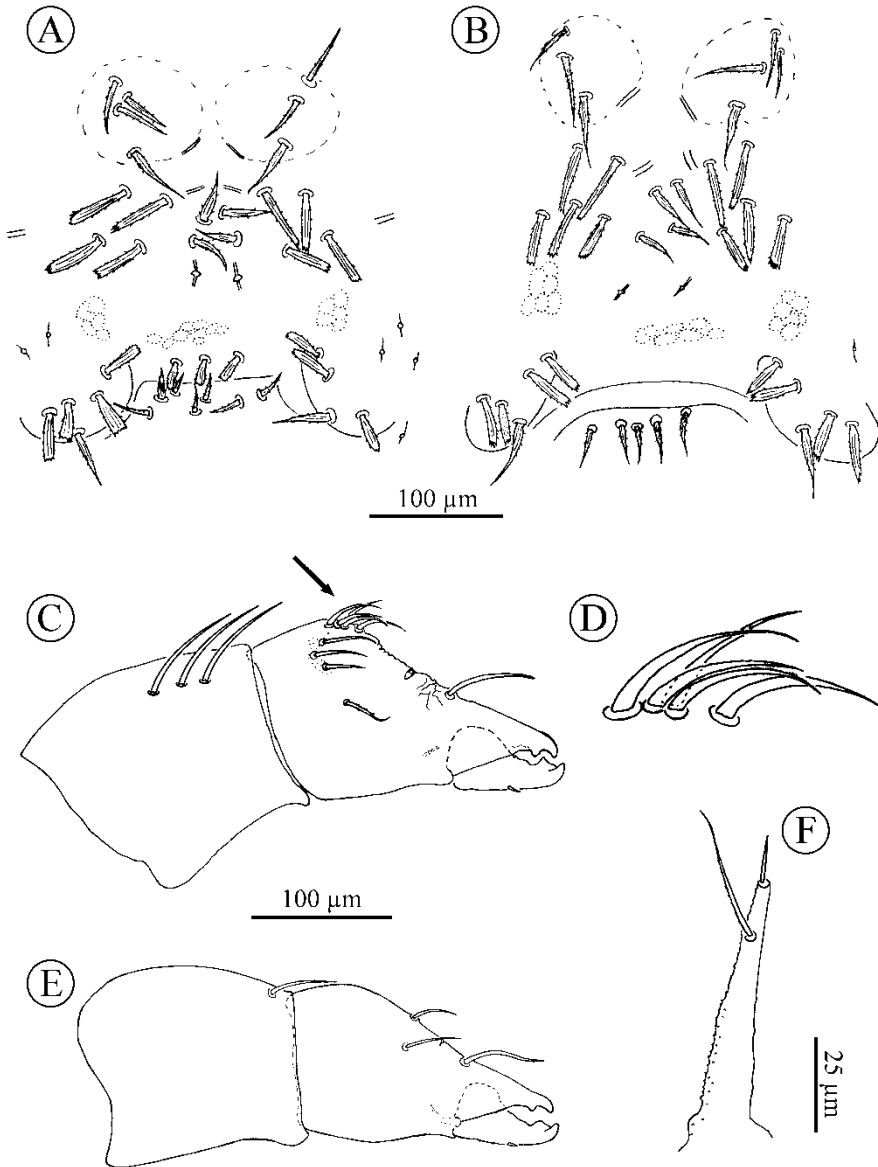


Plate IV

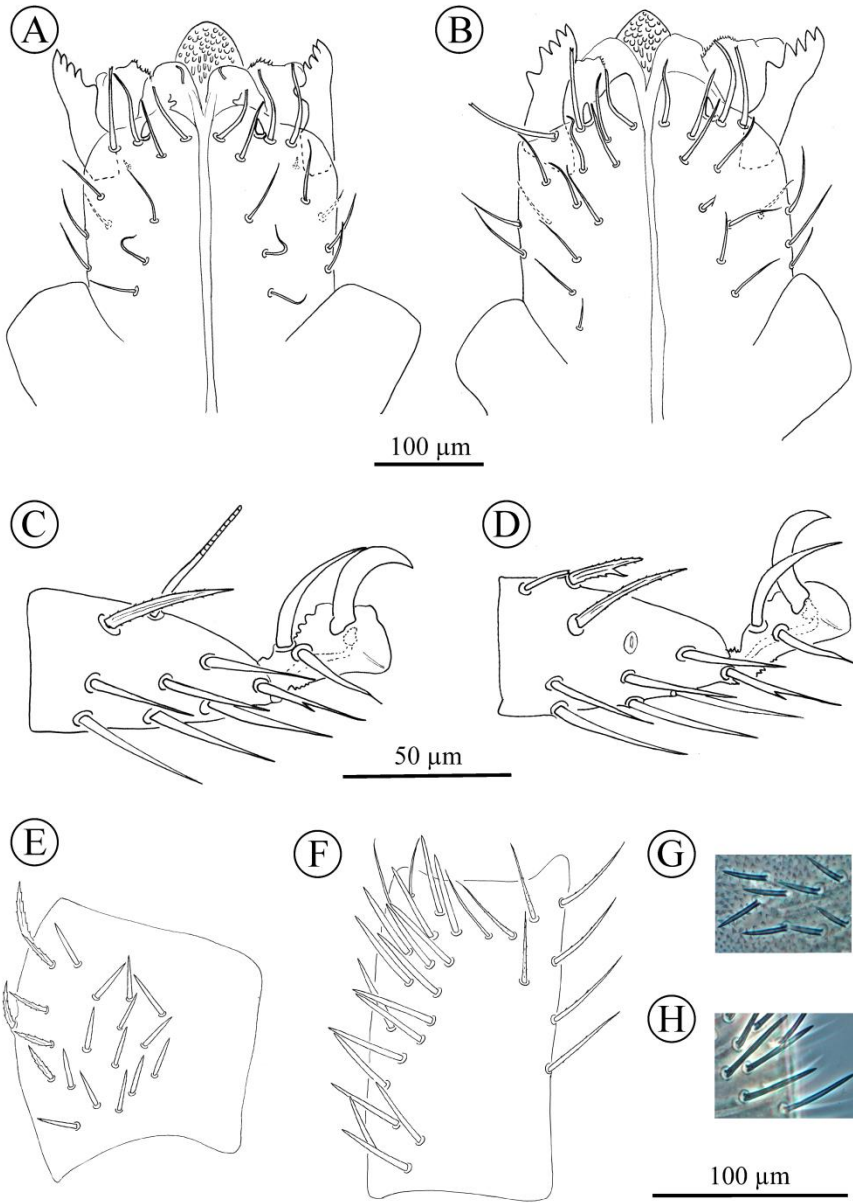


Plate V

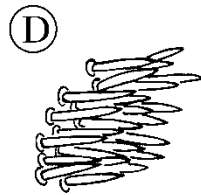
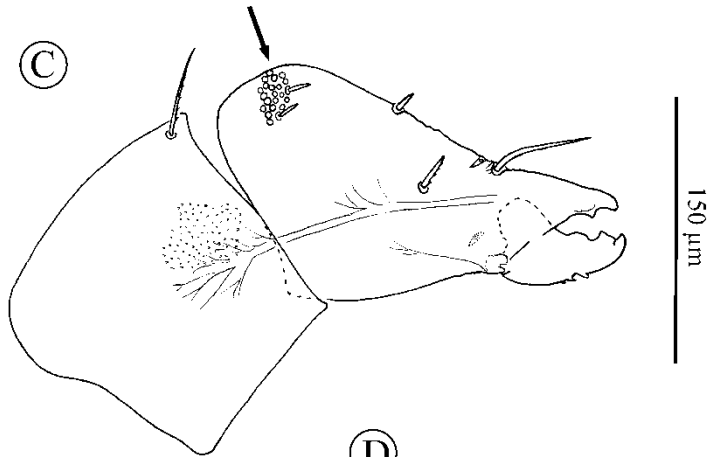
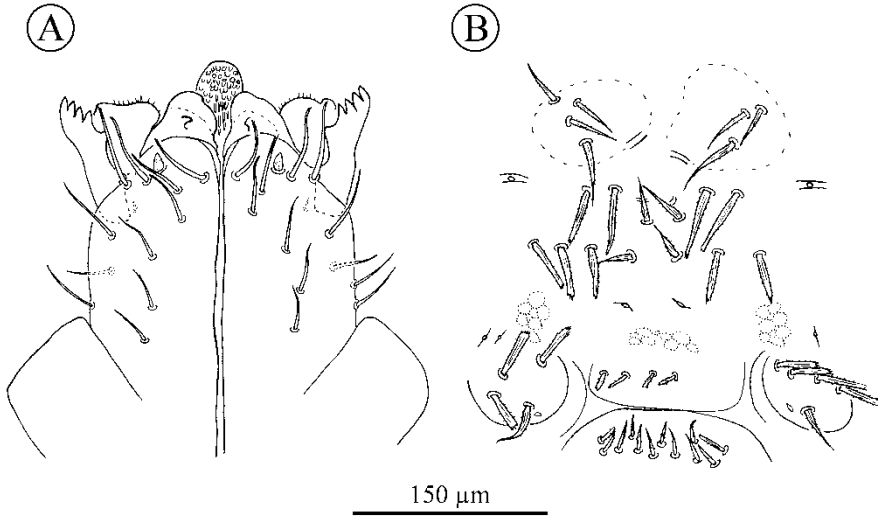


Plate VI

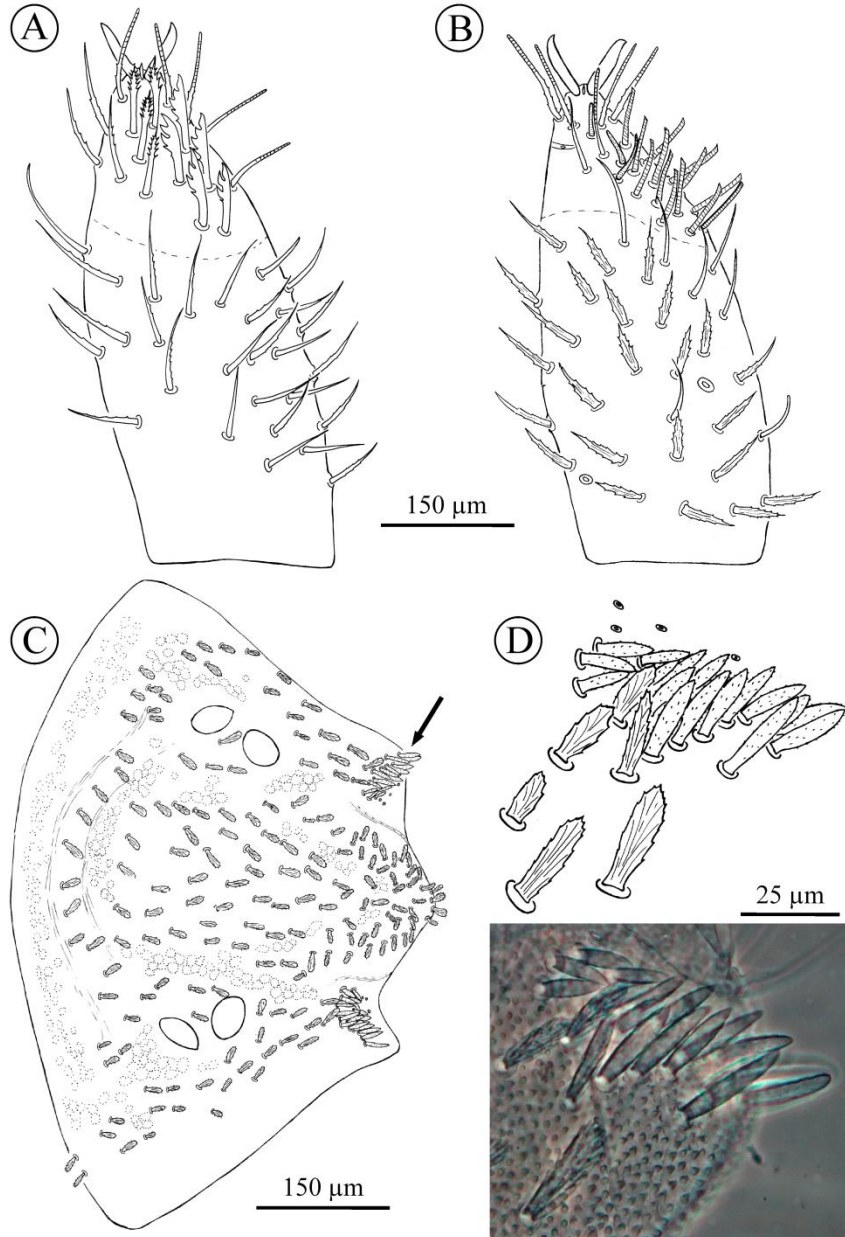


Plate VII



Plate VIII

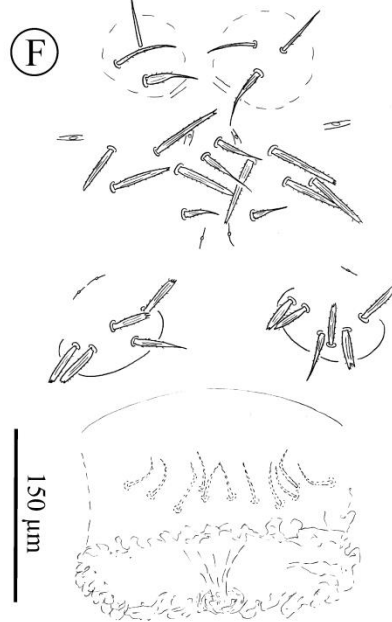
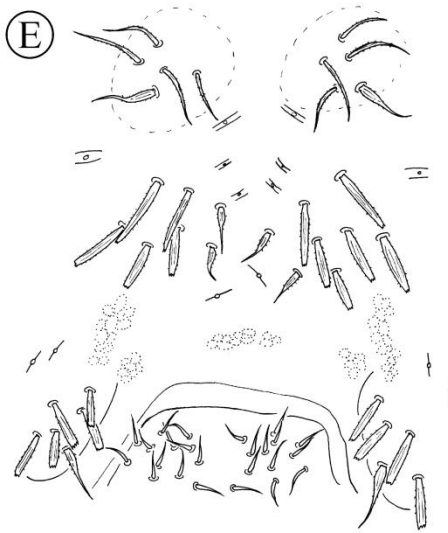
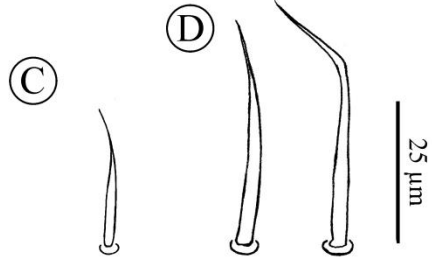
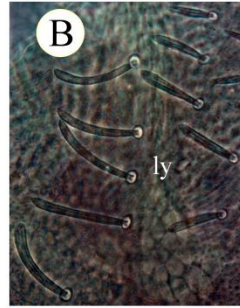
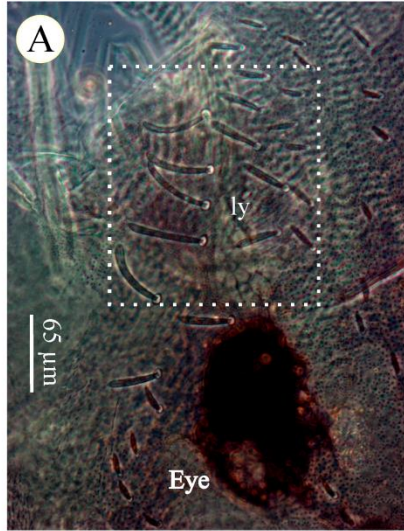


Plate IX

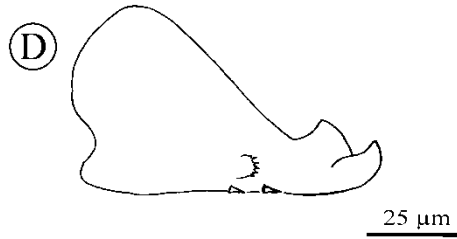
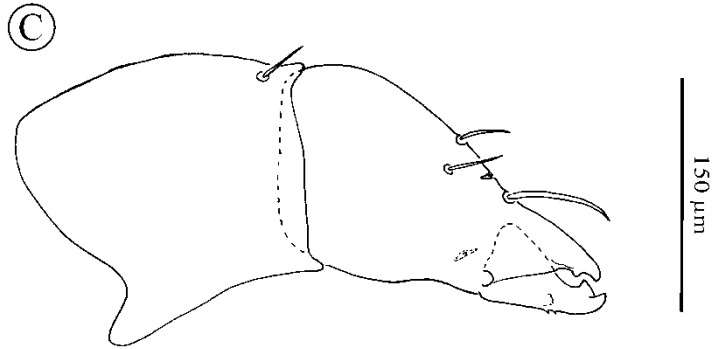
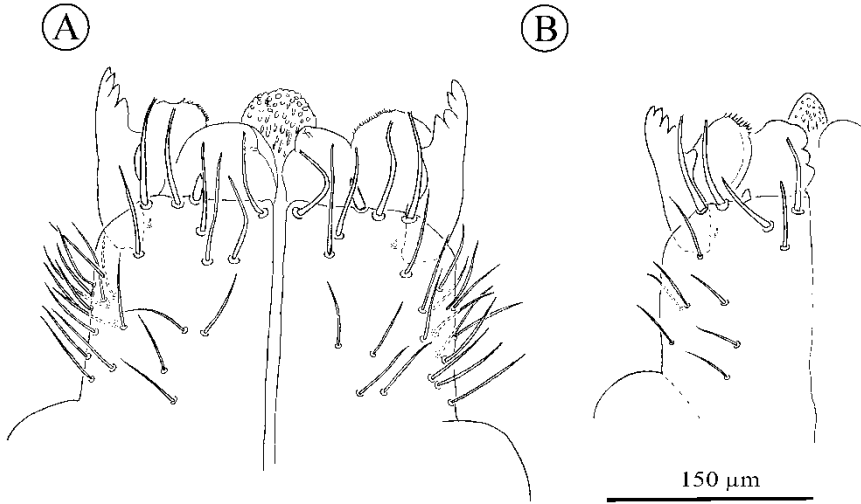


Plate X

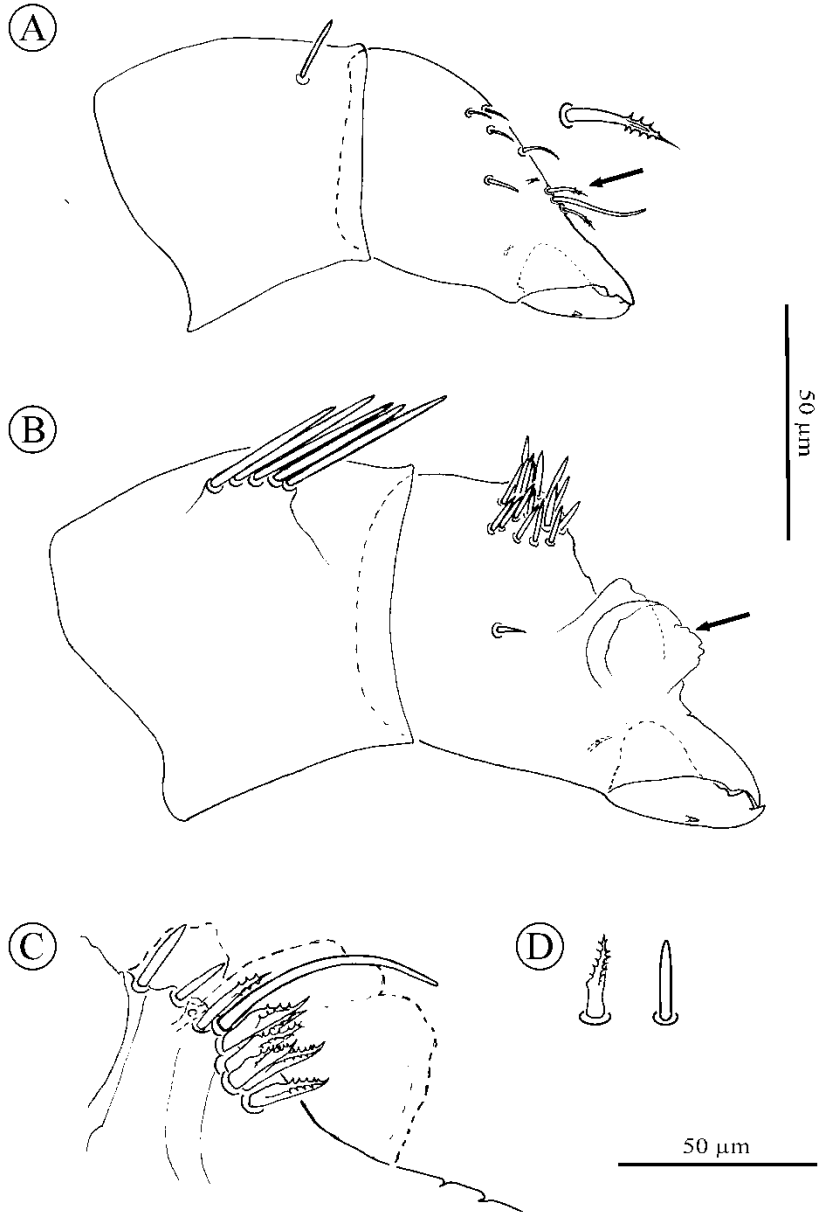


Plate XI

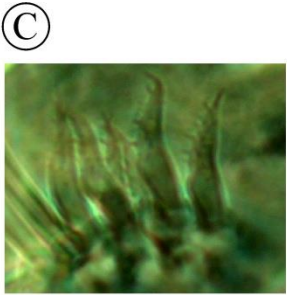
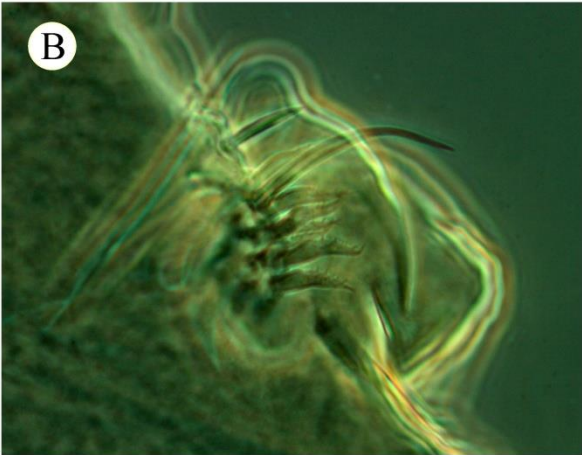
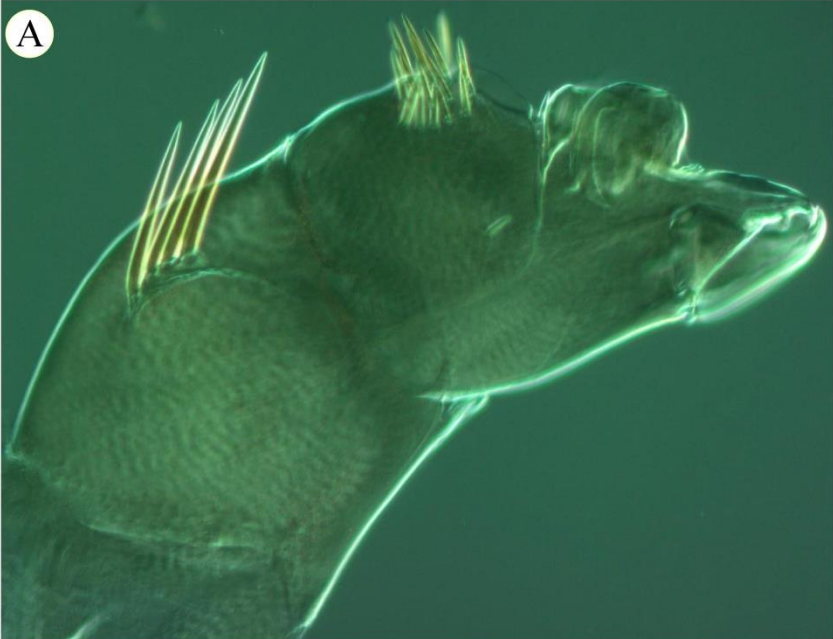


Plate XII

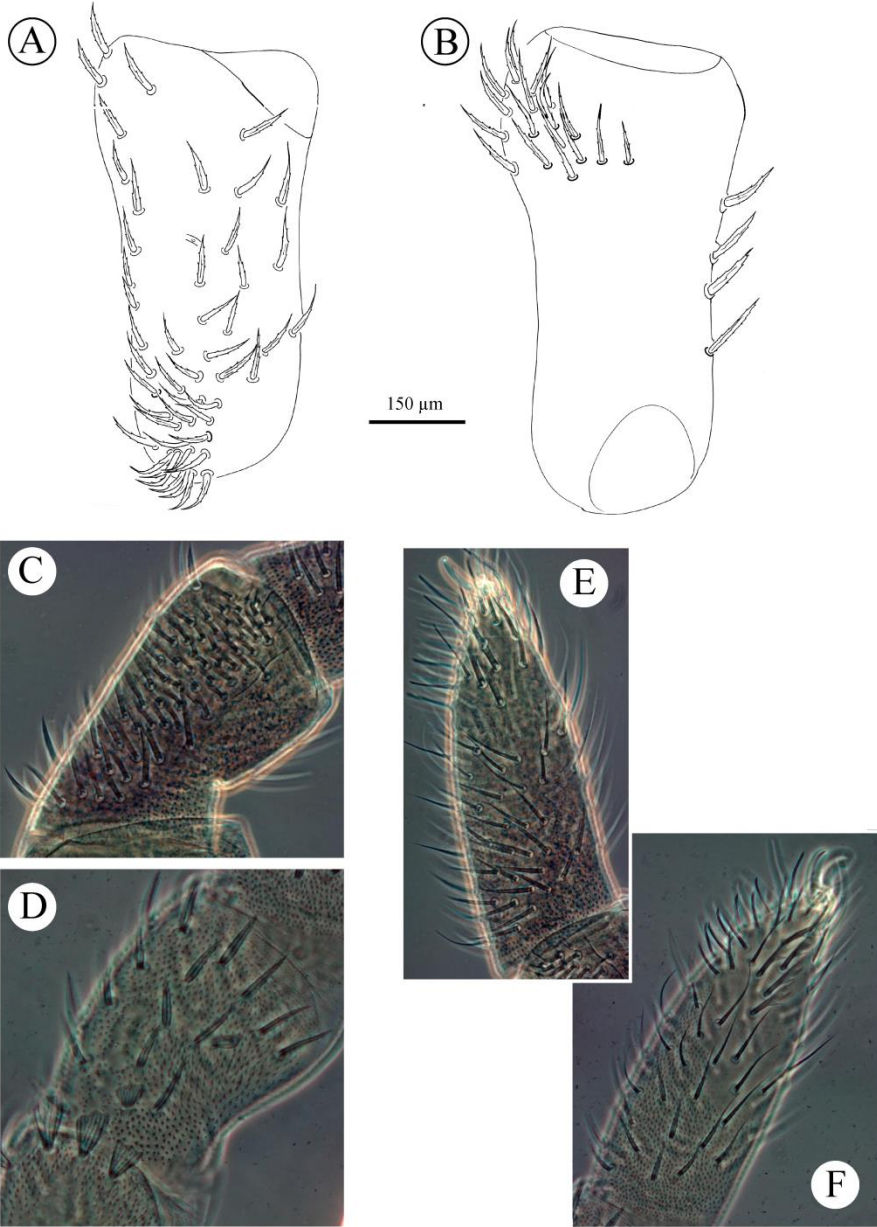


Plate XIII

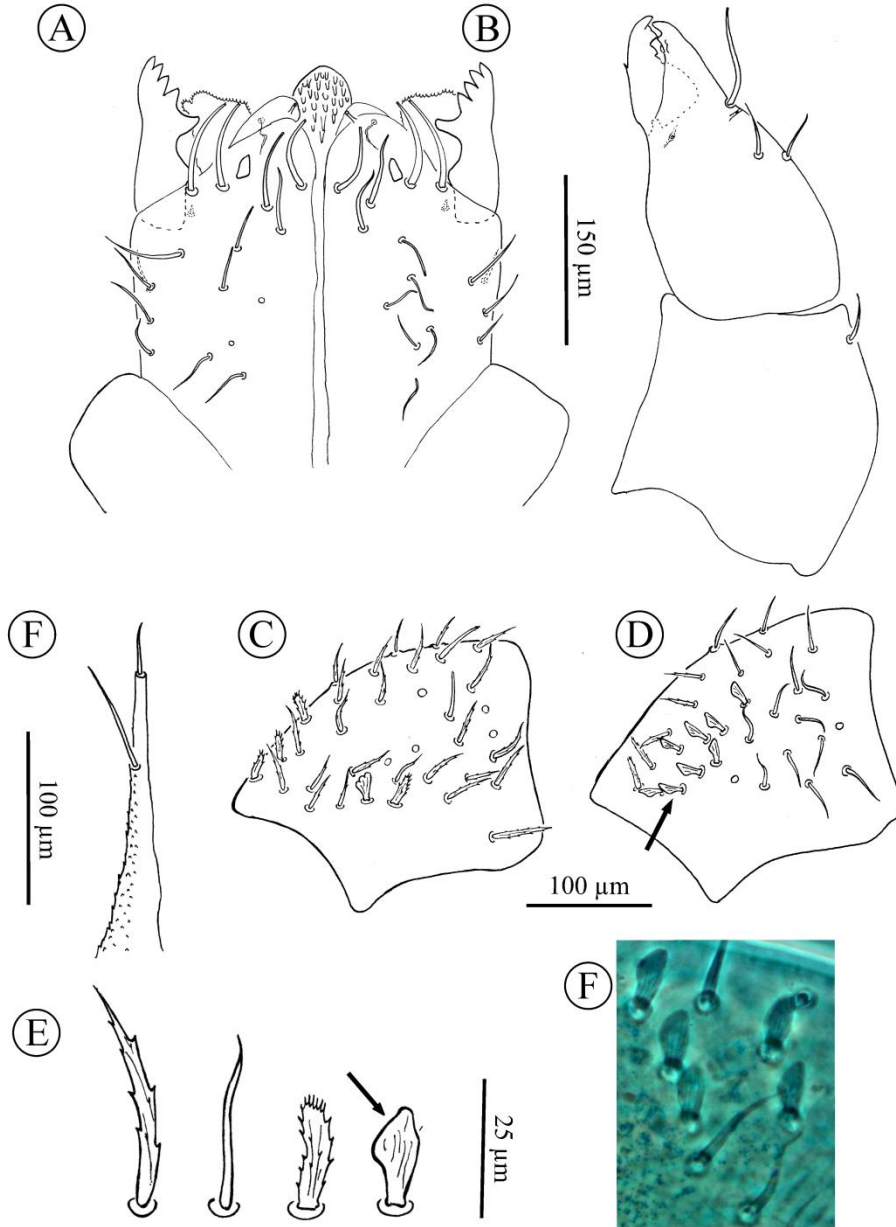


Plate XIV

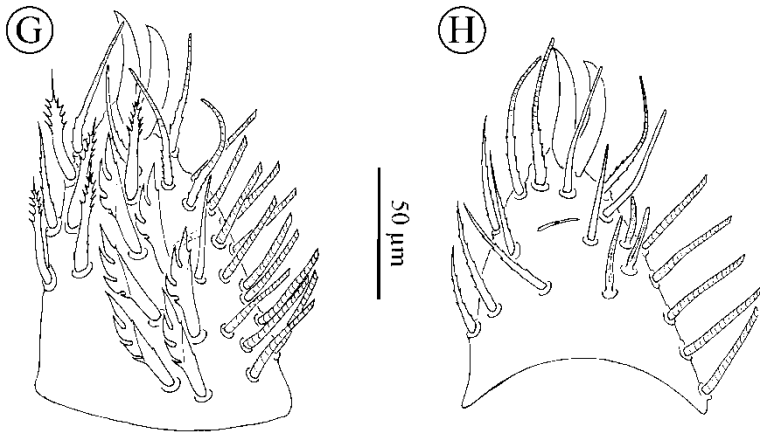
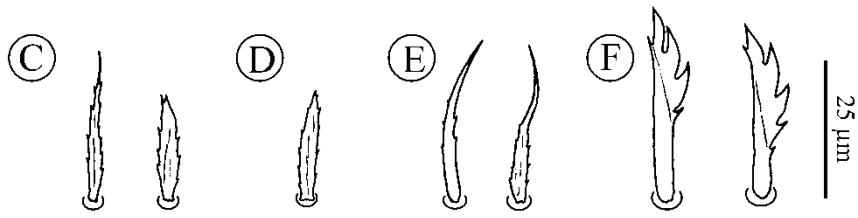
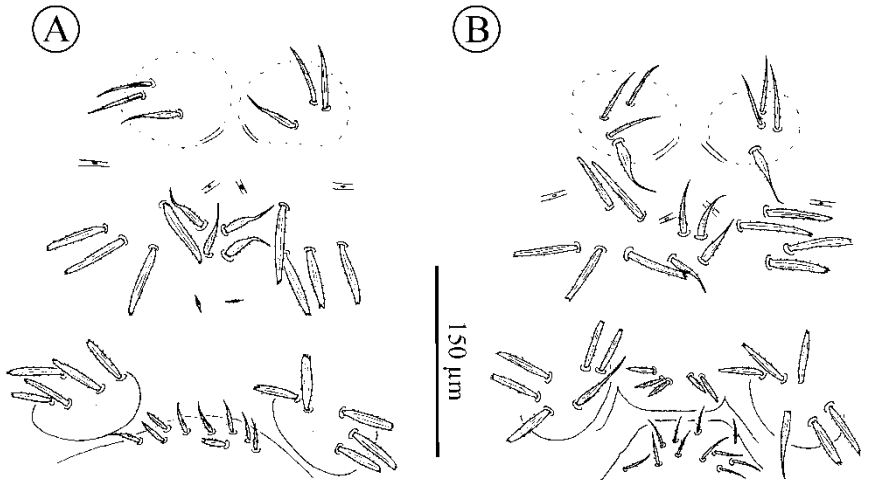


Plate XV

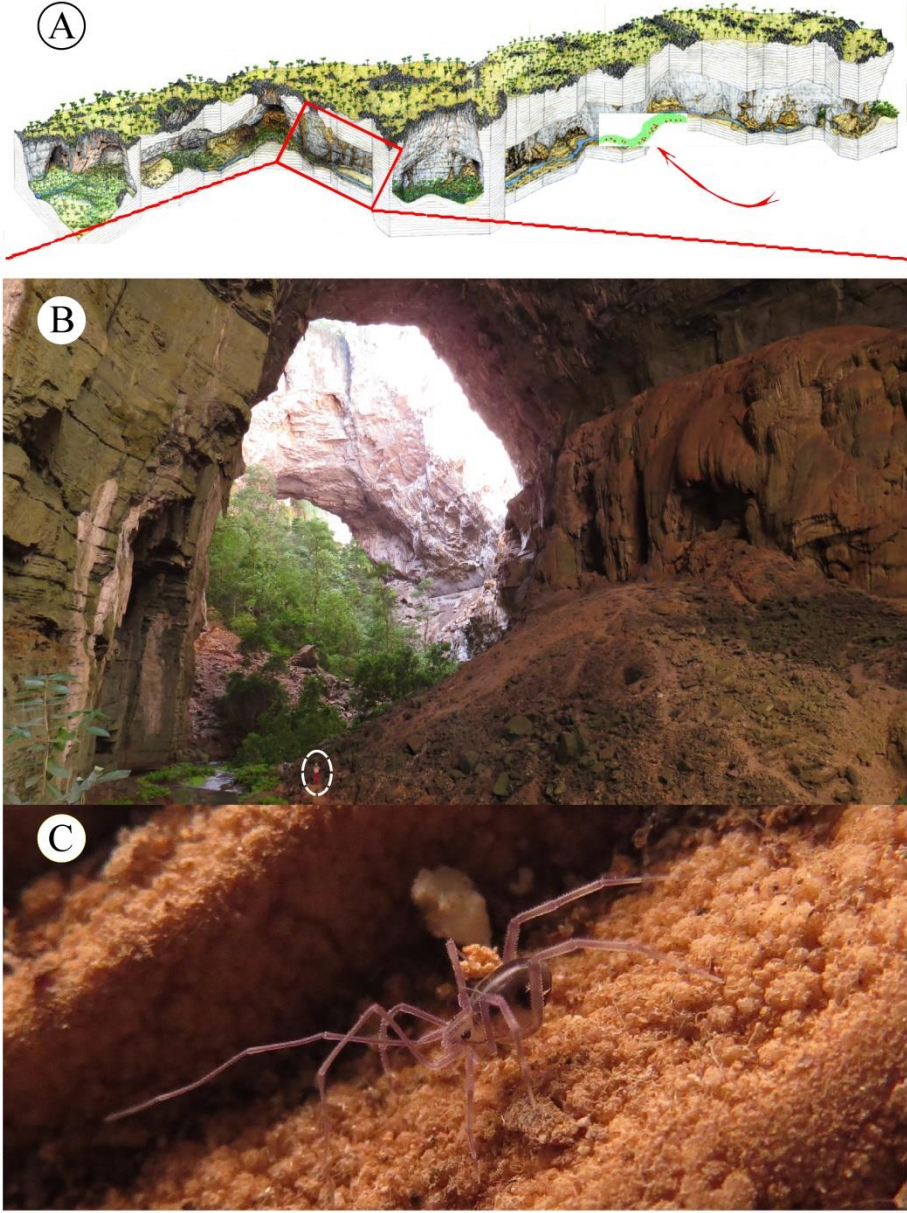


Plate XVI

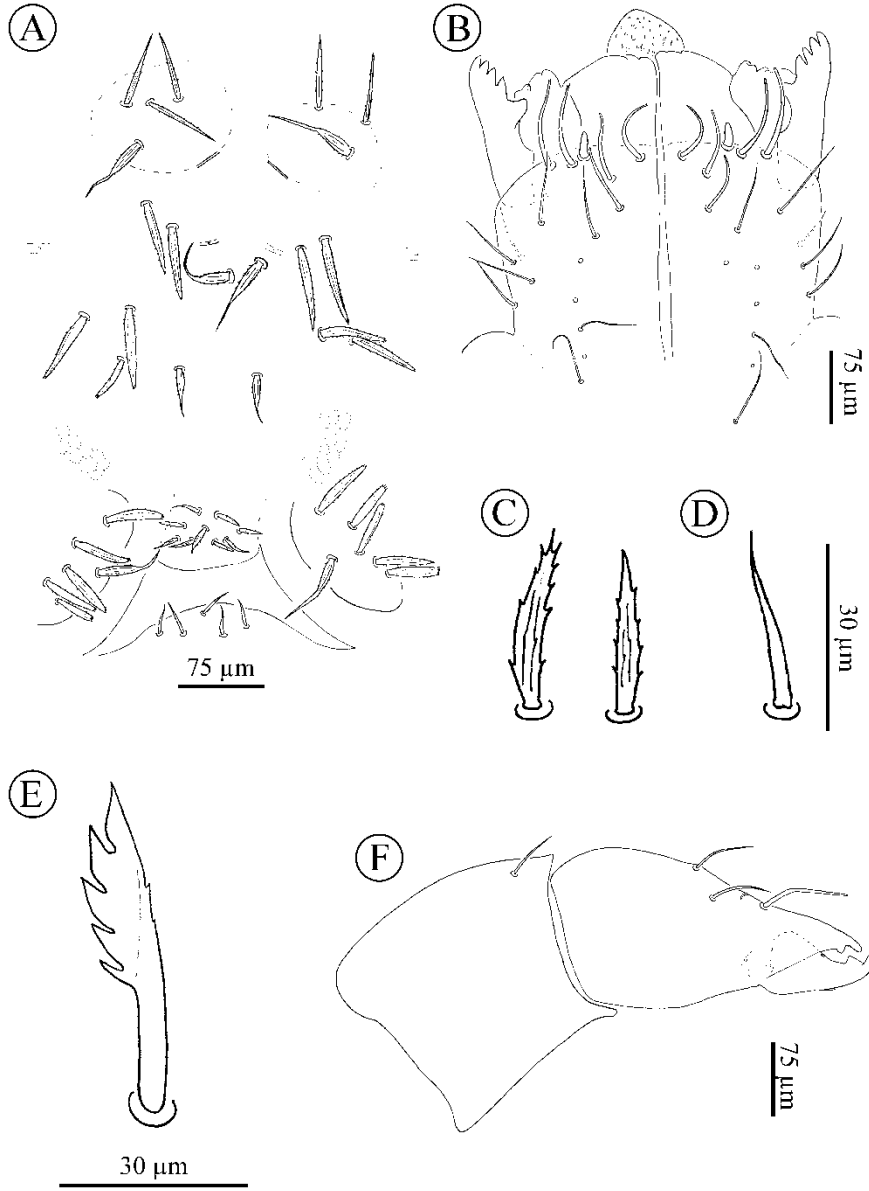


Plate XVII

(A)



(B)



(C)



(D)



Plate XVIII

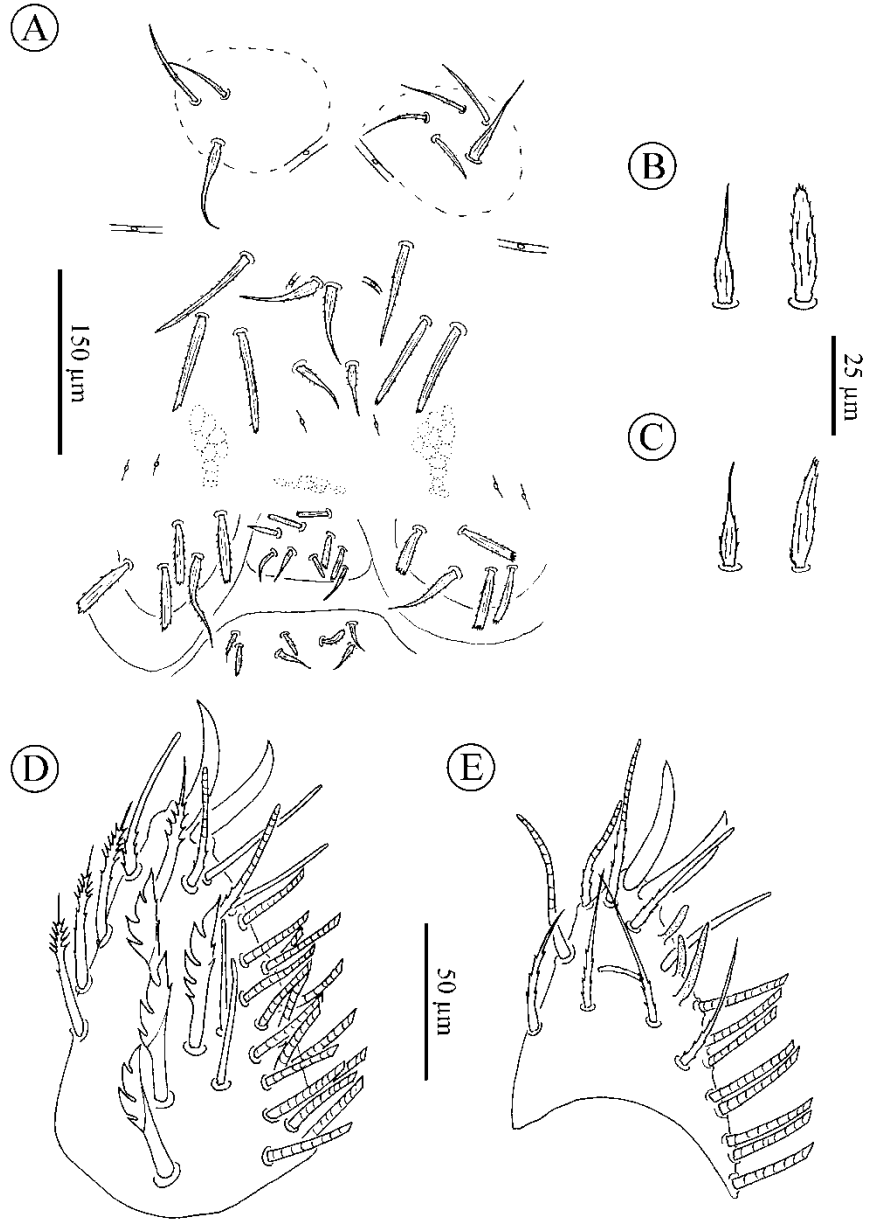


Plate XIX

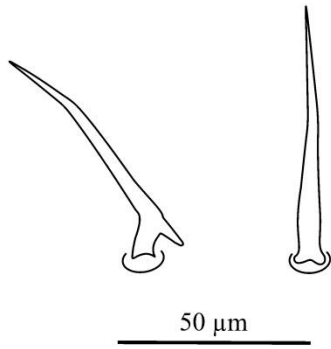
(A)



(B)



(C)



(D)



Plate XX

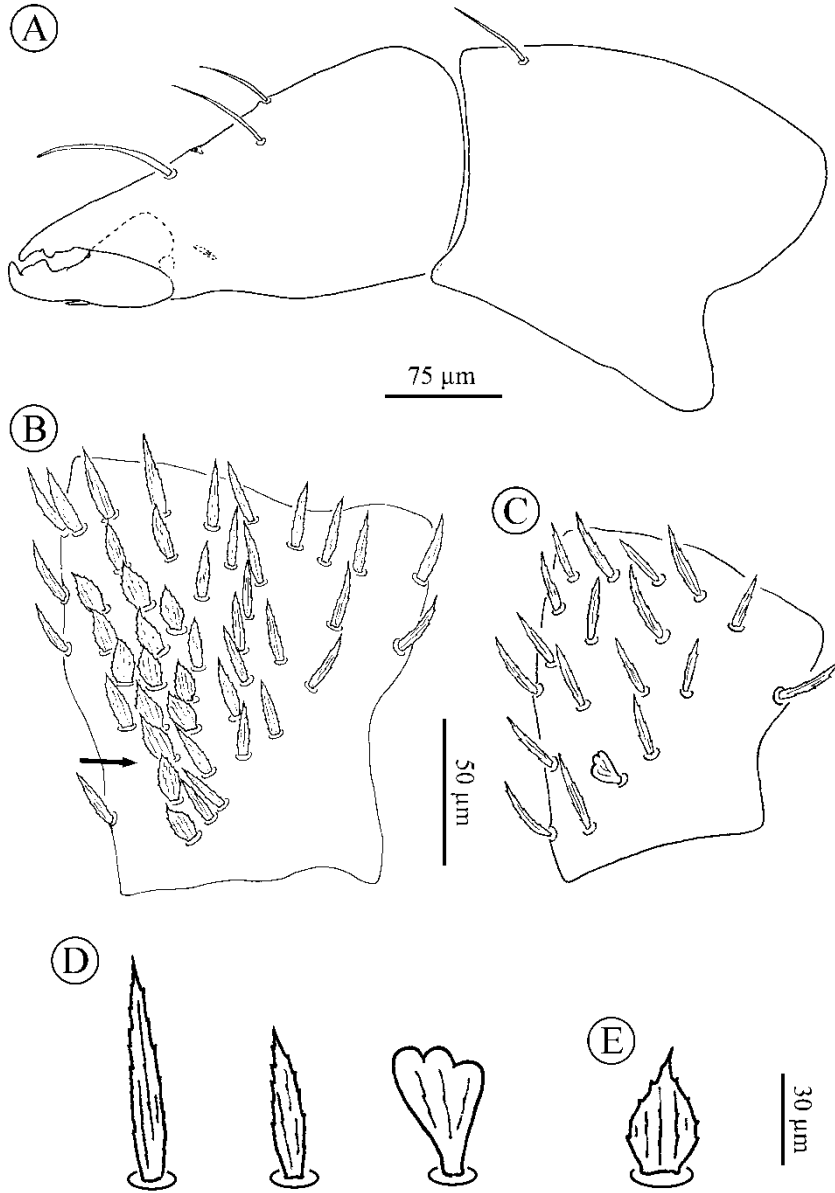


Plate XXI

Ⓐ



Ⓑ



Plate XXII

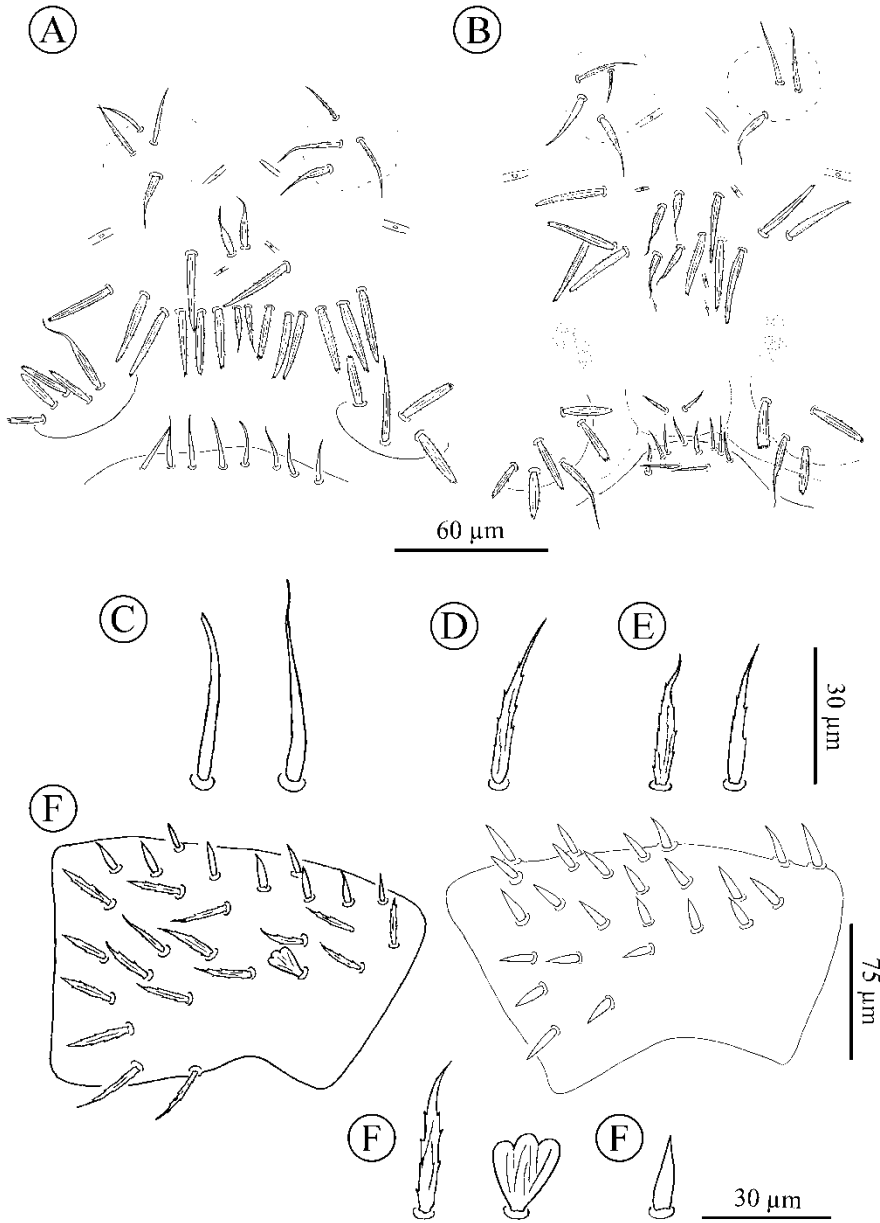


Plate XXIII

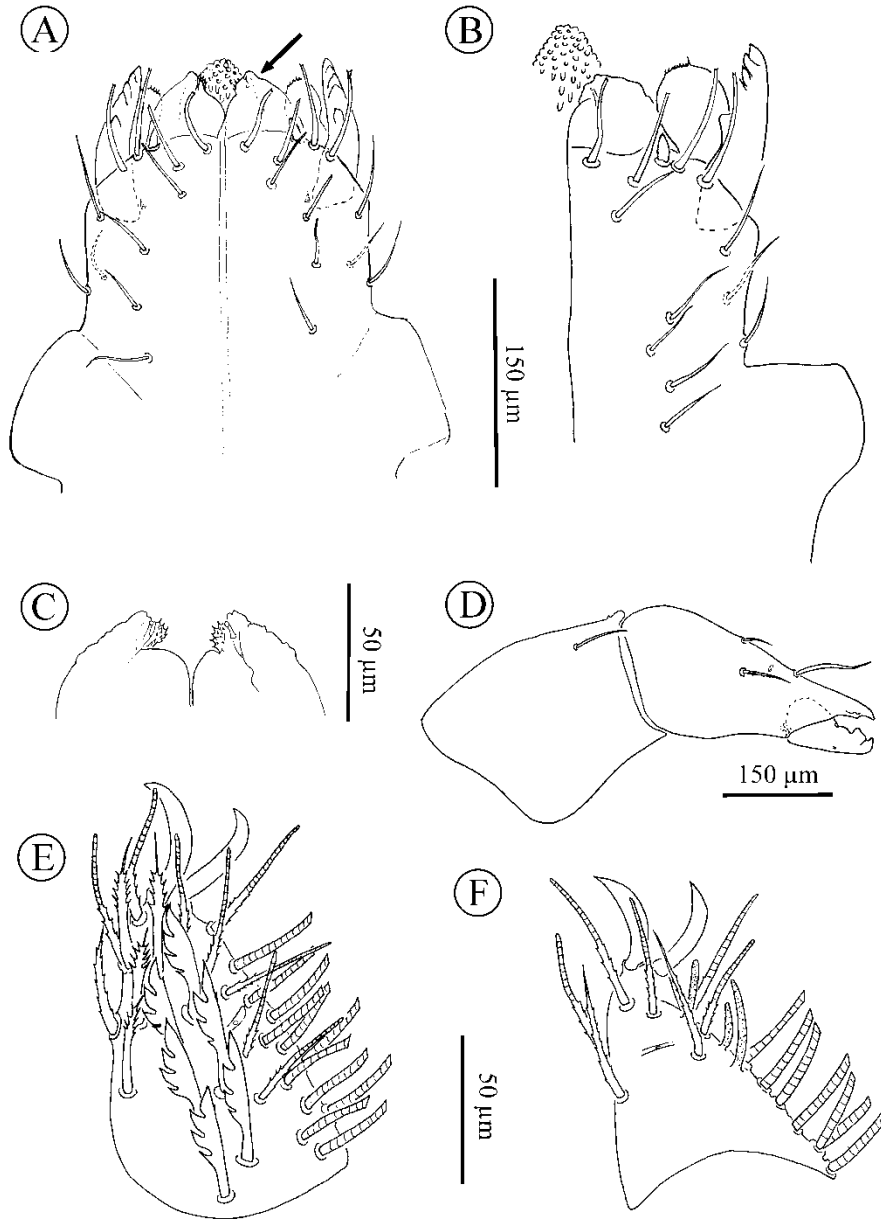


Plate XXIV

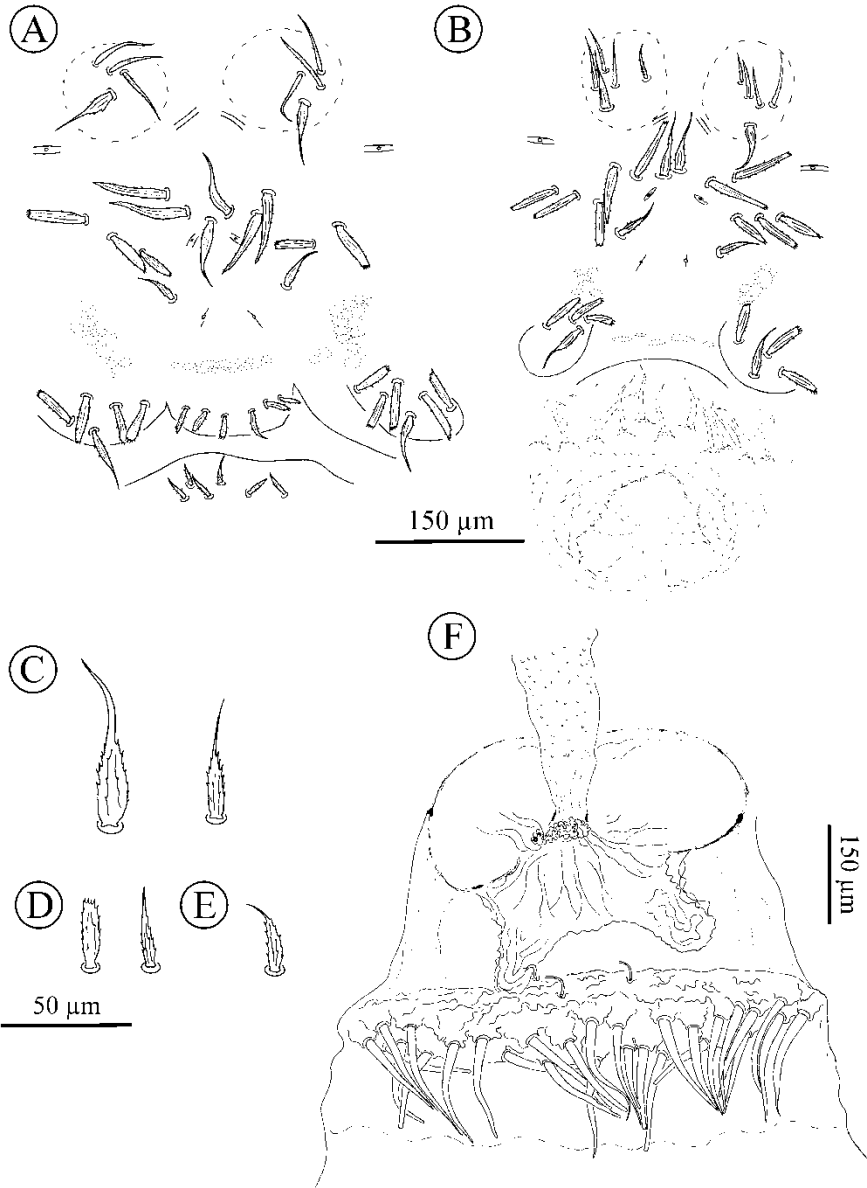


Plate XXV

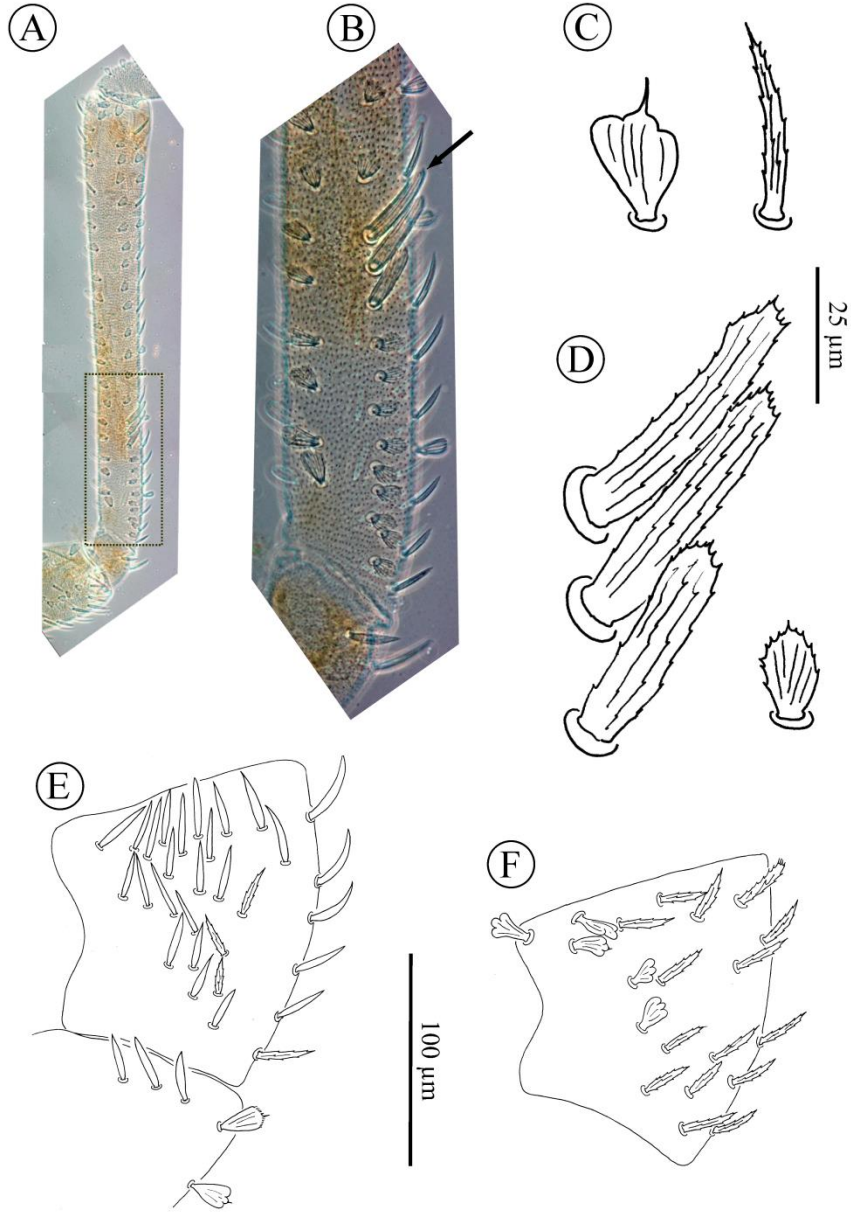


Plate XXVI

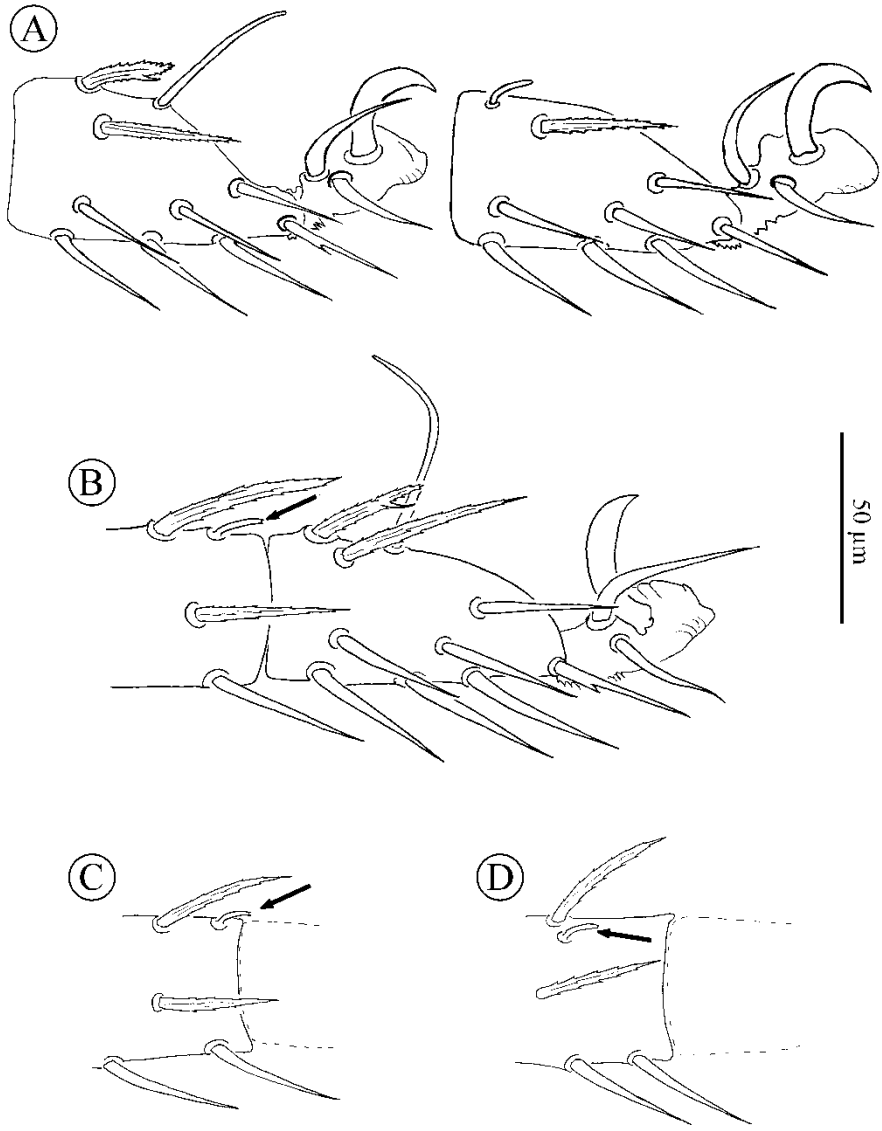


Plate XXVII

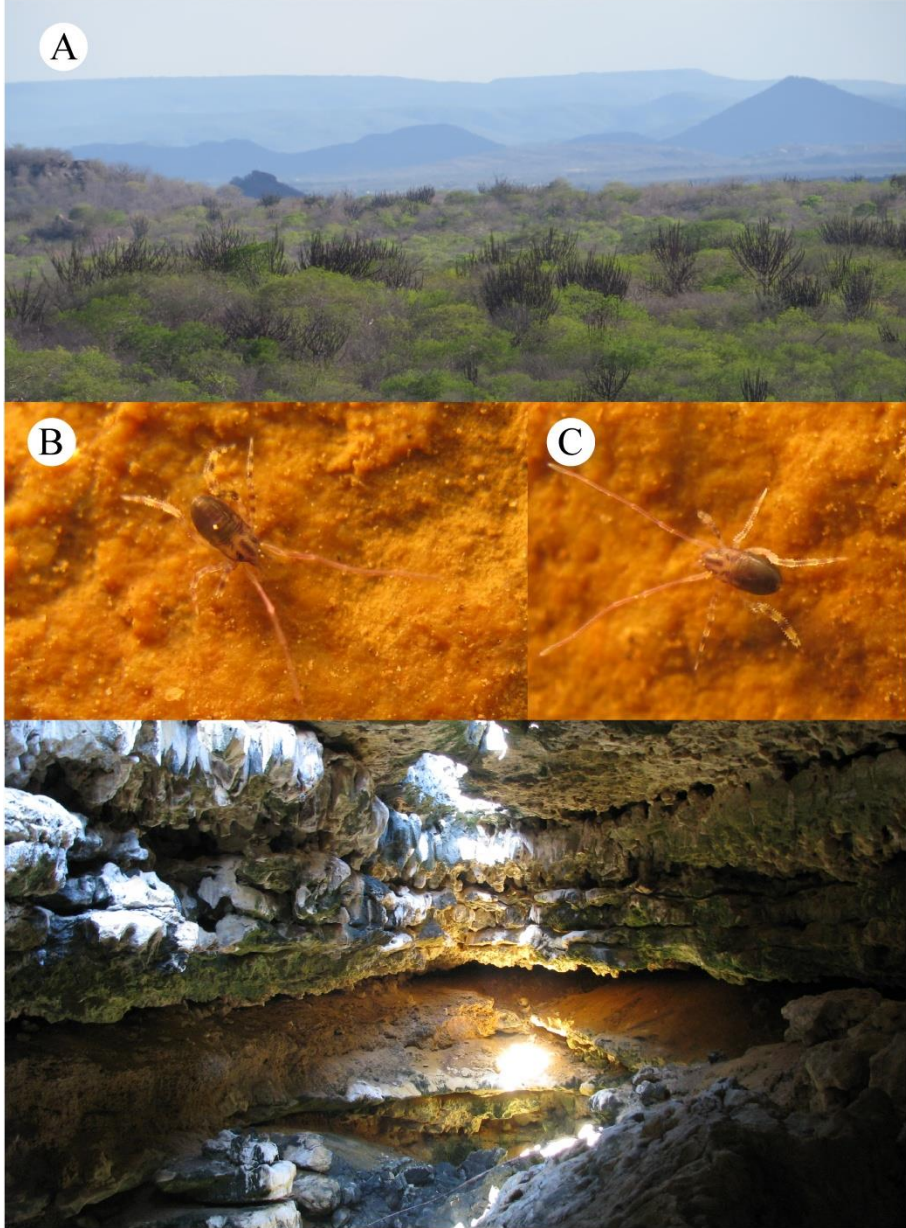


Plate XXVIII

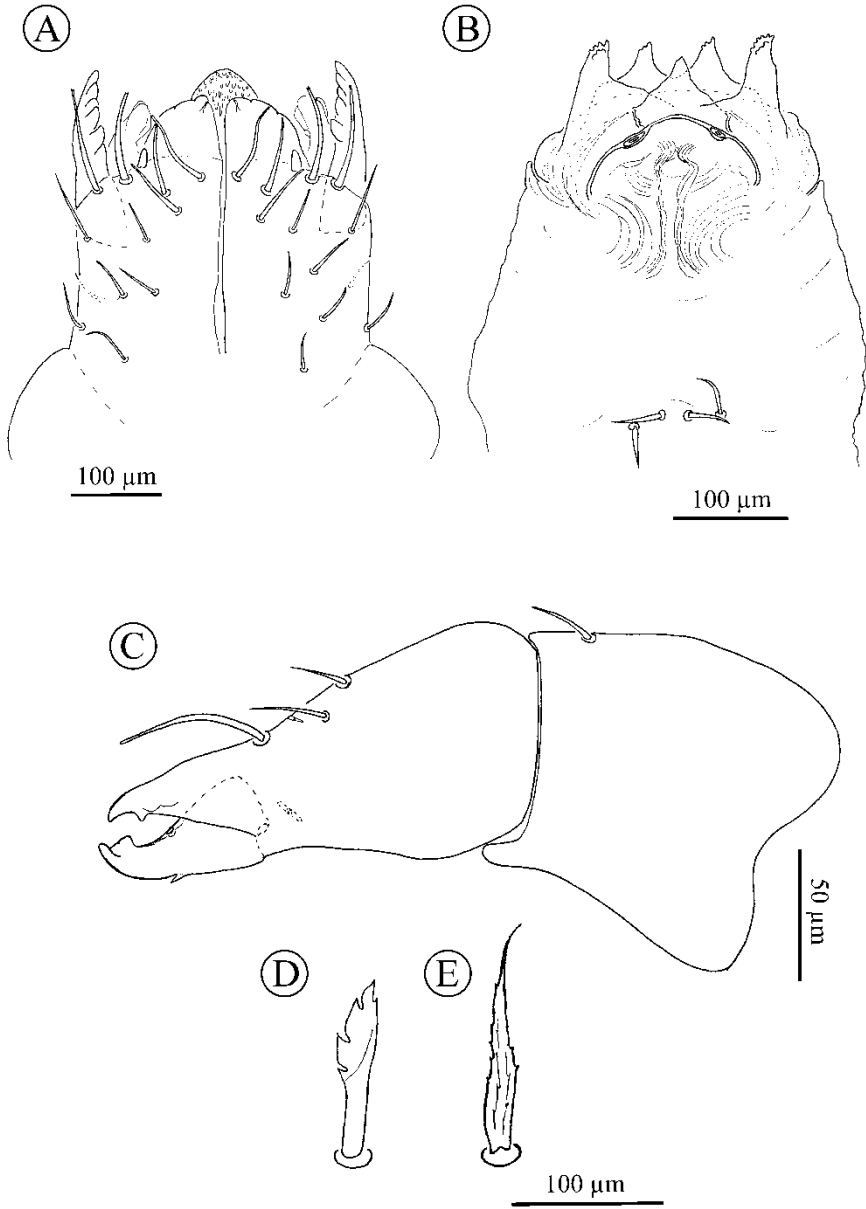
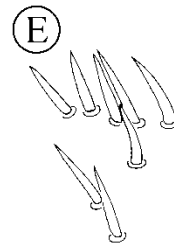
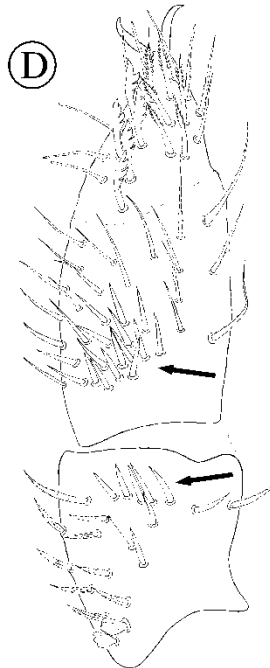
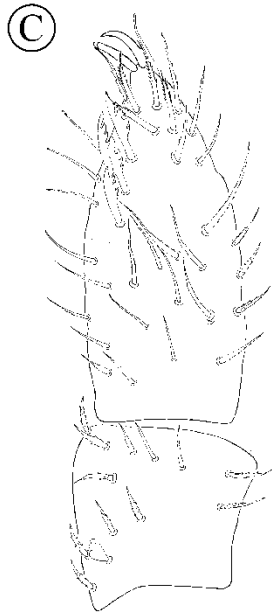
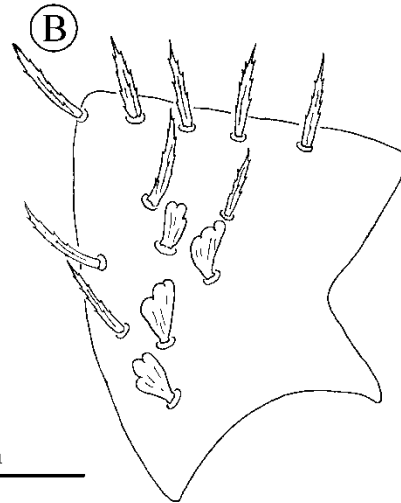


Plate XXIX



50 μm