



MAYSA FERNANDA VILLELA REZENDE SOUZA

**PALPIGRADI (ARACHNIDA): MORFOLOGIA,
BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO**

**LAVRAS – MG
2017**

MAYSA FERNANDA VILLELA REZENDE SOUZA

**PALPIGRADI (ARACHNIDA): MORFOLOGIA, BIOGEOGRAFIA E
CONSERVAÇÃO**

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 obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

Prof. Dr. Marconi Souza Silva
Coorientador

**LAVRAS – MG
2017**

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

Souza, Maysa Fernanda Villela Rezende.

Palpigradi (Arachnida): morfologia, biogeografia e
conservação / Maysa Fernanda Villela Rezende Souza. - 2016.
105 p. : il.

Orientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Coorientador(a): Marconi Souza Silva.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2016.
Bibliografia.

1. Troglomorfo. 2. Área de endemismo. 3. Distribuição
potencial. I. Ferreira, Rodrigo Lopes. II. Silva, Marconi Souza. III.
Título.

MAYSA FERNANDA VILLELA REZENDE SOUZA

**PALPIGRADI (ARACHNIDA): MORFOLOGIA, BIOGEOGRAFIA E
CONSERVAÇÃO**

**PALPIGRADI (ARACHNIDA): MORPHOLOGY, BIOGEOGRAPHY AND
CONSERVATION**

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 obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 20 de dezembro de 2016
Dra. Yasmine Antonini Itabaiana UFOP
Dr. Nelson Henrique de Almeida Curi UNILAVRAS
Dr. Paulo dos Santos Pompeu UFLA
Dr. Júlio Neil Cassa Louzada UFLA

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

Dr. Marconi Souza Silva
Coorientador

**LAVRAS – MG
2017**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer ao meu orientador Rodrigo pelos ensinamentos e pela amizade, além do grande envolvimento no mundo “palpigradológico”, sempre se esforçando para encontrar novos espécimes e contribuindo para coletar o máximo de informação sobre esses pequenos aracnídeos. Essa atitude faz com os espécimes coletados deixem de ser apenas um conjunto de informações morfológicas preservadas em álcool 70% e se tornem objetos de estudos mais amplos. Sou grata também ao meu co-orientador Marconi pela amizade, conselhos, paciência e disponibilidade para ajudar a todo momento.

Também sou extremamente grata a todos os meus familiares, principalmente aos meus pais pela proteção constante e ao meu irmão Francis que sempre foi meu exemplo de determinação, persistência e coragem. Agradeço muito aos meus tios e tias e à Milena (e familiares), minha irmã de coração, por todo apoio e carinho.

Meus sinceros agradecimentos à toda equipe do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS – UFLA) pela amizade e companheirismo e pelos esforços para encontrar e capturar de forma adequada espécimes de Palpigradi. Em especial agradeço à Thaís (Sassanha), amiga de longa data, pelos momentos de agradável companhia ao longo desses anos; e à Rafa (Pepa) e Vanessa (Mommy), pelo apoio, força e amizade. Aos amigos Rafael (Vaca), Lucas (Proto), Leopoldo (Porda), Vanessa (Mommy) e Ana Clara (Honey bee), que contribuíram com a compilação de dados, realização das análises e construção de mapas, o meu muito obrigado.

Agradeço também às demais amigas, principalmente Christlaine, Gabriela, Izabel, Larissa, Sabrina e Ana Carla, pela constante presença em minha vida. Ao Adriano, pelo amor e companheirismo em todas as horas, minha eterna gratidão.

Aos pesquisadores Dr. Erhard Christian e Dr. Mark Harvey pelo auxílio na obtenção de material bibliográfico e aos pesquisadores e/ou curadores Dr. Ricardo Otti, Dr. Ricardo Pinto da Rocha, Dr. Augusto Loureiro Henriques e Dr. Lubomir Kovack pelo envio de espécimes de Palpigrai para serem estudados no Centro de Estudos em Biologia Subterrânea.

Ao Dr. Peter Schwendinger por abrir as portas da Coleção de Aracnídeos do Departamento de Artrópodes II do Museu de história Natural de Genebra e pelo grande auxílio durante toda a estadia no exterior para a realização do doutorado sanduíche. Também agradeço aos demais pesquisadores do departamento pela receptibilidade e troca de conhecimentos. Aos amigos Emmanuel, Tommy, Cristina e Isabel, conquistados durante esta temporada, meus sinceros agradecimentos por terem tornado a estadia em Genebra ainda mais agradável.

Agradeço também aos curadores Sandra Delaunay (Museu-Aquário de Nancy - França), Mark Judson (Museu de História Natural de Paris, França) e Bruno Espinosa (Museu de Nápoles, Itália) por terem permitido acesso ao material-tipo de várias espécies de Palpigradi durante a realização do doutorado sanduíche.

Aos professores do programa de pós-graduação em Ecologia Aplicada, principalmente Júlio Louzada, Carla Ribas e Paulo Pompeu, pelas constantes contribuições e disponibilidade em ajudar, e ao pesquisador Teotônio de Carvalho (Departamento de Solos – UFLA) pela grande ajuda nas análises presentes no Artigo I.

E finalmente, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pela concessão da bolsa de estudos (Doutorado Sanduíche e Doutorado) e à Vale, pelo suporte e apoio financeiro.

RESUMO

A ordem Palpigradi é representada por aracnídeos de pequeno tamanho corporal que vivem em espaços intersticiais do solo, sendo frequentemente encontrados sob pedras, na serrapilheira e em cavernas. Essa é a ordem menos estudada dentro da classe Arachnida e muitos dos seus aspectos biológicos, ecológicos e evolutivos permanecem desconhecidos. Dessa forma, este trabalho tem como objetivo geral investigar aspectos morfológicos e biogeográficos desses aracnídeos através do estudo de espécimes depositados em coleções biológicas e de dados disponíveis na literatura. No primeiro manuscrito, espécies edáficas e troglóbias foram comparadas morfometricamente e foi demonstrado que espécies troglóbias apresentam apêndices mais alongados e maior número de órgãos sensoriais quando comparadas às espécies edáficas. Além disso, as variáveis mais importantes para discriminação desses grupos foram utilizadas para criar um modelo para classificação das espécies com morfologia intermediária em troglomórficas ou edafomórficas. No segundo manuscrito, as ocorrências de palpígrados no Brasil foram compiladas com o objetivo de identificar áreas de endemismo. Dessa forma, aspectos biogeográficos do grupo no Brasil foram abordados, discutindo a importância das cavernas e demais áreas que permaneceram úmidas durante os períodos de mudanças climáticas passadas, bem como do viés amostral, para as áreas de endemismo encontradas. Esses dois primeiros manuscritos contribuem para melhor identificação de troglomorfismos no grupo e mostra as áreas de distribuição dessas espécies no Brasil, incluindo áreas com ocorrência de espécies troglóbias sinendêmicas. As informações geradas nestes dois manuscritos são essenciais para preservação das espécies e seus habitats uma vez que, segundo a atual legislação brasileira, cavernas com pelo menos uma espécie troglomórfica não podem ser alvo de impactos irreversíveis. No terceiro manuscrito, o software MaxEnt foi utilizado para modelar as áreas ambientalmente adequadas à presença de palpígrados edáficos do gênero *Eukoenia* no mundo a partir de dados de ocorrência das espécies e de parâmetros bioclimáticos (temperatura, precipitação e altitude). Foram construídos dois modelos: no primeiro, os registros de ocorrência das espécies distribuídas em mais de um continente (provavelmente dispersadas por ação antrópica) não foram considerados; no segundo, os pontos de ocorrência dessas espécies foram incluídos. Os mapas obtidos para os dois modelos mostram que regiões de maior adequabilidade encontram-se entre os trópicos e na região Mediterrânea. Também foi observado neste estudo que os pontos de ocorrência das espécies de ampla distribuição são coincidentes com as áreas consideradas ambientalmente adequadas à presença das demais espécies do gênero. As áreas identificadas como favoráveis à ocorrência de palpígrados apresentadas neste estudo devem ser consideradas como prioritárias para realização de futuros trabalhos de campo que tenham como objetivo obter material para pesquisas sobre

morfologia, ecologia e comportamento, bem como para estudos moleculares. Ao mesmo tempo, essas áreas podem ser climaticamente propícias ao estabelecimento de populações de espécies introduzidas, ressaltando-se a importância de um maior controle da fauna de invertebrados associada a substrato de plantas e maior conhecimento sobre as interações biológicas e exigências de habitat destes aracnídeos.

Palavras-chave: Troglomorfismo. Biogeografia. Palpigradi. Conservação.

ABSTRACT

The order Palpigradi is represented by small-sized arachnids that live in interstitial spaces of soil, under rocks, leaf litter and caves. This is the less studied order within Arachnida, and many biological, ecological and evolutionary aspects remain unknown. In this sense, the present study aimed to investigate morphological and biogeographical aspects of this order through the study of specimens deposited in biological collections and literature data. In the first manuscript, edaphic and troglobitic species were morphologically compared, and the troglobites presented more elongated appendages as well as more sensitive organs. Furthermore, the most important variables to discriminate these two groups were used to create a model to classify species with intermediate morphology as troglomorphic or edaphomorphic. In the second manuscript the occurrences of palpigrades in Brazil were compiled in order to identify areas of endemism. Then, biogeographical aspects of this group in Brazil were investigated, discussing the importance of caves and other areas that remained wet during previous climatic changes and of the sampling bias for the pointed areas of endemism. These two first manuscripts contribute to the better identification of troglomorphisms in palpigrades and show the distribution area of such species in Brazil, including areas with sinendemic troglobitic species. The information produced in these two manuscripts is essential for the preservation of species and their habitats, since according to the current Brazilian legislation, caves with at least one troglomorphic species cannot be target of irreversible impacts. In the third manuscript, the software MaxEnt was used to model environmentally adequate areas for the presence of edaphic palpigrades of the genus *Eukoenia* in the world based on data of species occurrence and bioclimatic parameters (temperature, rainfall and altitude). Two models were constructed: in the first model, the occurrence records of species distributed in more than one continent (probably dispersed by anthropic actions) were not considered; in the second these points were included. Maps obtained for the two models show that regions with higher adequability are between the tropics and in the Mediterranean region. The occurrence points of widely distributed species coincided with areas considered environmentally adequate for the presence of other *Eukoenia* species. Areas here identified as favorable to the occurrence of palpigrades might be considered priority for future field works that aim to obtain material for research on morphology, ecology and behavior, as well as for molecular researches. Simultaneously, these areas may be considered climatically propitious for the establishment of introduced species, thus highlighting the importance of a better control of invertebrates associated to the substrate of plants and a greater knowledge on biological interactions and habitat requirements of these arachnids.

Keywords: Troglomorphism. Biogeography. Palpigradi. Conservation.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	11
1 INTRODUÇÃO GERAL	12
2 CONCLUSÃO.....	14
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS.....	15
ARTIGO 1 - SEMPRE ANOFTÁLMICOS E DESPIGMENTADOS: DELIMITANDO CARACTERÍSTICAS TROGLOMÓRFICAS EM PALPIGRADI (ARACHNIDA) E SUAS APLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO DE CAVERNAS	16
ARTIGO 2 - ÁREAS DE ENDEMISMO DE PALPIGRADI (ARACHNIDA): IDENTIFICANDO IMPORTANTES REGIÕES PARA CONSERVAÇÃO DESTE GRUPO NO BRASIL.....	44
ARTIGO 3 - ÁREAS FAVORÁVEIS À OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES EDÁFICAS DE <i>EUKOENENIA</i> (PALPIGRADI: ARACHNIDA) NO MUNDO.....	71

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os aracnídeos da ordem Palpigradi, assim como vários outros grupos de pequenos invertebrados que habitam solo, serrapilheira e espaços subterrâneos, apresentam uma enorme carência de estudos. O reduzido tamanho corporal (em média 2 mm) e o hábito críptico dificulta a coleta e análise desses aracnídeos. Consequentemente, vários de seus aspectos biológicos, ecológicos e filogenéticos ainda permanecem desconhecidos. Além disso, muitas espécies, principalmente aquelas restritas às cavernas, têm baixa abundância, o que restringe a possibilidade de trabalhos populacionais a poucas espécies. A alta sensibilidade a fatores microclimáticos também dificulta a manutenção de espécimes por longo tempo em condições de laboratório, inviabilizando a realização de estudos comportamentais. O pouco conhecimento sobre esses animais também faz com que eles permaneçam negligenciados e isto dificulta sua inclusão em ações de conservação.

Nestes casos, informações disponíveis na literatura e espécimes depositados em coleções correspondem a uma importante fonte de dados capaz de aumentar o conhecimento sobre grupos pouco estudados como este.

No Brasil, especificamente, a ordem era representada por apenas duas espécies até o ano de 2010. Nos últimos seis anos, dez novas espécies foram descritas (dentre as quais sete foram incluídas na lista de espécies ameaçadas de extinção do ICMBio 2014, devido à restrita distribuição geográfica) e muitas outras novas espécies têm sido encontradas principalmente no interior de cavernas. Apesar do aumento de estudos sobre taxonomia, estima-se que ainda haja aproximadamente 25 novas espécies para serem descritas depositadas em coleções brasileiras e pouco se tem avançado em relação ao conhecimento sobre os demais aspectos do grupo. Portanto, o grande número de novas espécies encontradas no país fornece uma excelente oportunidade para investigações mais detalhadas.

Tendo em vista o exposto anteriormente, esta tese, composta por três manuscritos, tem o objetivo geral de usar informações obtidas a partir de coleções biológicas e literatura para explorar aspectos morfométricos, biogeográficos e macroecológicos dos aracnídeos da ordem Palpigradi. A importância de estudos mais aprofundados sobre grupos de invertebrados pouco conhecidos é enfatizada uma vez que constituem ferramentas essenciais para conservação dessas espécies e seus habitats.

No Artigo I, as diferenças morfológicas entre espécies troglóbias e edáficas pertencentes ao gênero *Eukoenia* (Eukoeniidae: Palpigradi) são investigadas, sugerindo variáveis morfológicas que têm alto poder de discriminação entre esses dois grupos e gerando um modelo para classificar espécies com status ecológico desconhecido. No Artigo II são abordados aspectos relacionados à distribuição geográfica das espécies brasileiras, bem como áreas de endemismo importantes para conservação do grupo no país. Finalmente, no Artigo III, foram gerados modelos de distribuição potencial para espécies edáficas do gênero *Eukoenia*, indicando locais com condições ambientais adequadas e, portanto, alta probabilidade de coleta destes aracnídeos. Além disso, esses locais correspondem a potenciais áreas para ampliação da distribuição de espécies não-nativas do grupo, que têm sido transportadas acidentalmente junto ao substrato de plantas por ação antrópica.

Para facilitar a submissão dos manuscritos posteriormente à defesa da tese, cada um deles foi elaborado segundo as normas de revistas científicas. Como todos os manuscritos serão traduzidos para a língua inglesa após a incorporação das sugestões feitas pela banca examinadora, algumas figuras já estão com legendas em inglês.

2 CONCLUSÃO

Os aracnídeos da ordem Palpigradi consistem em um bom modelo para testar diferenças morfológicas entre organismos troglóbios e edáficos uma vez que são bem representados por espécies que habitam espaços intersticiais do solo e espécies restritas a cavernas não só no Brasil, mas no mundo todo.

As cavernas (inseridas em diversas litologias e biomas) e as demais áreas que permaneceram úmidas durante os períodos de mudanças climáticas passadas podem ter sido extremamente importantes para diversificação dos palpígrados brasileiros. Várias áreas de endemismo para o grupo são encontradas no país, algumas delas extremamente importantes para conservação do grupo por serem filogeneticamente diversas e apresentarem espécies troglóbias sinendêmicas.

A investigação mais sistemática de troglomorfismos e a documentação de espécies troglóbias se tornaram pesquisas essenciais no Brasil desde 2008, quando as cavernas passaram a ser passíveis de supressão por atividades econômicas. De acordo com a legislação brasileira atual, a presença de uma espécie troglóbia é um dos atributos que assegura a preservação desses ambientes e de toda comunidade associada. Portanto, a realização de estudos focados em um único grupo para o qual se tem carência de conhecimento, sempre associado à investigação sobre ecologia de comunidades subterrâneas como um todo, é essencial para os esforços de preservação destes ambientes.

A região intertropical e a região mediterrânea apresentam áreas com elevada adequabilidade ambiental para ocorrência de palpígrados edáficos do gênero *Eukoenia*. Portanto, são áreas que devem ser consideradas prioritárias para amostragem quando se deseja coletar novos espécimes deste grupo, incluindo material para estudos ecológicos e moleculares. Ao mesmo tempo, essas áreas podem ser consideradas favoráveis ao estabelecimento de populações de espécies introduzidas, ressaltando-se a importância de um maior controle da fauna de invertebrados associada a substrato de plantas.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

ARTIGO 1

**SEMPRE ANOFTÁLMICOS E DESPIGMENTADOS: DELIMITANDO
CARACTERÍSTICAS TROGLOMÓRFICAS EM PALPIGRADI
(ARACHNIDA) E SUAS APLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO DE
CAVERNAS**

O artigo foi redigido conforme as normas do periódico *"Insect Conservation and Diversity"*, ISSN 1752-4598 (versão preliminar)

Sempre anoftálmicos e despigmentados: delimitando características troglomórficas em Palpigradi (Arachnida) e suas aplicações para a conservação de cavernas

Maysa Fernanda Villela Rezende Souza¹ & Rodrigo Lopes Ferreira²

1 Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada da Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil: *mvillelabio@yahoo.com.br*

2 Centro de estudos em Biologia Subterrânea, Setor de Zoologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Resumo. Cavernas e espaços intersticiais do solo são habitats caracterizados pela ausência de luz e portanto, muitos dos invertebrados associados a esses ambientes apresentam características morfológicas típicas, como a redução das estruturas oculares e da pigmentação. Tais características são usualmente utilizadas na tentativa de se determinar se uma espécie é restrita ou não à cavernas, sendo frequentemente denominadas “troglomorfismos”. No entanto, como tais atributos também são observados em organismos de solo, outras características, como o grau de alongamento de apêndices e a potencialização de estruturas sensoriais, devem ser usadas na tentativa de distinguir espécies edáficas e troglóbias. Entretanto, essas características não são de fácil quantificação e para a maioria dos grupos que habitam solo e cavernas, como os aracnídeos da ordem Palpigradi, essas diferenças morfológicas ainda não foram investigadas. O presente trabalho teve como objetivo analisar morfometricamente espécies do gênero *Eukoenia*, na tentativa de verificar se as espécies troglóbias apresentam apêndices mais alongados e maior número de elementos formando os órgãos laterais do prossoma. Além disso, foram indicadas variáveis morfológicas que têm um alto poder de discriminação entre palpígrados troglóbios e edáficos. Essas variáveis foram utilizadas para criar um modelo (análise discriminante linear) para classificação das espécies com morfologias intermediárias em troglomórficas ou edafomórficas. Devido à escassez de estudos sobre invertebrados de solo no Brasil, o uso de ferramentas que utilizam a morfologia das espécies é de fundamental importância, já que a presença de troglomorfismos é um forte indicativo de isolamento e restrição ao ambiente cavernícola. A identificação correta de troglomorfismos é, por sua vez, essencial para conservação das espécies e seus habitats, uma vez que, segundo a atual legislação brasileira, cavernas com pelo menos uma espécie troglomórfica rara não pode ser alvo de impactos irreversíveis. Esse tipo de metodologia poderá ser aplicada em outros grupos de

invertebrados, auxiliando na diferenciação de ecomorfos e tendo implicações ainda mais amplas na conservação de cavernas.

Palavras-chave: Troglomorfismo. Edafomorfismos. Morfologia.

Introdução

As cavernas são considerados filtros ambientais, capazes de selecionar espécies que apresentam pré-adaptações que as permitem colonizar e estabelecer populações em ambientes permanentemente escuros e com escassez de alimento (Culver, 1982; Howarth, 1993). Algumas espécies, denominadas troglóbias, são restritas às cavernas e podem apresentar características morfológicas (conhecidas como troglomorismos) que indicam isolamento nestes ambientes, dentre os quais os mais evidentes são a redução ou ausência de estruturas oculares e da pigmentação (Holsinger & Culver, 1988; Christiansen, 1962, 2005).

No entanto, existem outras espécies encontradas em cavernas que apresentam essas mesmas características, mas não estão restritas a estes ambientes. Invertebrados edáficos, por exemplo, frequentemente acessam e habitam o solo de cavidades subterrâneas (Vandel, 1965), podendo ser classificados como troglófilos (espécies capazes de completar seu ciclo de vida tanto no interior de cavernas como no meio externo) (Holsinger & Culver, 1988). Como a redução das estruturas oculares e da pigmentação também são selecionadas em espaços intersticiais do solo devido à ausência de luz, essas características podem ser consideradas tanto edafomórficas como troglomórficas (Vandel, 1965; Zacharda, 1979; Christiansen, 2005). Este tipo de evolução convergente muitas vezes dificulta a diferenciação entre espécies edáficas e troglóbias. Portanto, outras características, como o grau de alongamento de apêndices e de potencialização de estruturas sensoriais, devem ser consideradas quando se pretende distinguir esses grupos.

As espécies que habitam pequenos espaços intersticiais do solo normalmente têm tamanhos compatíveis a estes interstícios e apresentam apêndices curtos quando comparados a espécies epígeas (Zacharda, 1979; Růžička, 1998; Růžička *et al.*, 2011, 2013; Culver & Pipan, 2009a). Já muitas espécies cavernícolas apresentam aumento do tamanho corporal, alongamento de

apêndices e hipertrofia ou potencialização de órgãos sensoriais (Christiansen, 1962; Poulson, 1963; Zacharda, 1979; Růžička *et al.*, 2013). Entretanto, devido à existência de variados graus de troglomorfismos, muitas vezes é difícil detectar e quantificar estas diferenças. Por isso, concluir se as adaptações morfológicas observadas em uma determinada espécie estão relacionadas ao ambiente edáfico ou cavernícola frequentemente não é uma tarefa fácil.

Como exemplo de invertebrados que habitam tanto espaços intersticiais do solo como cavernas, podemos citar os aracnídeos da ordem Palpigradi. Os representantes desse grupo são encontrados principalmente em espaços intersticiais do solo e serrapilheira, sendo também bastante frequentes no interior de cavernas (Condé, 1996). Nesse grupo, todas as espécies são anoftálmicas e despigmentadas, de modo que estas características (que compreendem os troglomorfismos mais comumente empregados para a maioria dos grupos) não indicam restrição às cavernas. Para eles, outras características troglomórficas são utilizadas, como o alongamento de apêndices, o aumento do tamanho corporal e o aumento do número de lâminas que formam órgãos sensoriais localizados na região antero-lateral do prossoma (Condé, 1996, 1998).

Para quantificar o alongamento de apêndices nestes aracnídeos, Condé (1996, 1998) sugeriu utilizar o valor das razões entre o basitarsus e a tibia da perna IV (bta/ti) e entre o propeltidium e o basitarsus da perna IV ($B/btaIV$). Segundo este autor, o valor da razão bta/ti seria igual, próximo ou maior que 1 nas espécies troglomórficas e teria um valor igual ou inferior a 0.9 nas edafomórficas. Já para a razão $B/btaIV$, esses valores seriam menores que 2 e próximos ou superiores a 3, respectivamente. No entanto, é possível observar que existem lacunas entre os valores destas razões, dificultando a classificação de espécies cujos valores encontram-se no meio dos intervalos sugeridos.

Com relação aos órgãos laterais, as espécies edáficas apresentam, em geral, de 1 a 3 elementos, havendo um aumento no número de elementos nas

espécies troglóbias, que podem apresentar até 13 elementos. Pelo fato de se tornarem mais numerosas nos troglóbios, acredita-se que estas estruturas tenham função sensorial (Condé, 1996, 1998). A presença de 4 a 6 órgãos laterais é observada tanto em espécies troglóbias como edáficas, o que também dificulta classificar as espécies com base nesta característica.

Nos últimos anos, várias espécies novas de Palpigradi têm sido encontradas em cavernas no Brasil (Souza & Ferreira, 2010, 2011a, 2011b, 2012a, 2012b, 2016). Algumas, como *Eukoenia maquinensis* e *E. sagarana*, são inquestionavelmente troglóbias, sendo caracterizadas por apresentarem apêndices extremamente alongados e grande tamanho corporal. Portanto, correspondem a espécies que têm morfologia incompatível com a vida em espaços intersticiais do solo. Outras, por sua vez, já apresentam apêndices sem alongamento aparente, além de já terem sido registradas no solo em ambientes epígeos, como *E. ferratilis*, por exemplo. Existe, ainda, um grande número de espécies com morfologia intermediária que têm sido encontradas em cavernas, sendo difícil aproximá-las morfologicamente das espécies edáficas ou troglóbias. Este fato, associado à escassez de conhecimento sobre invertebrados edáficos em nosso país, dificulta o diagnóstico do status ecológico-evolutivo de muitas espécies deste grupo.

A identificação correta de troglomorfismos em espécies cavernícolas é de extrema importância uma vez que, de acordo com a atual legislação brasileira, cavernas com pelo menos uma espécie troglomórfica rara não pode ser alvo de impactos irreversíveis. Cabe ressaltar que a atual legislação brasileira permite até mesmo a supressão de cavernas, de modo que o diagnóstico preciso do status de uma dada espécie encontrada em cavernas pode ser decisivo para a proteção integral ou destruição de seu habitat.

Dessa forma, devido às dificuldades de identificar a presença de troglomorfismos em algumas espécies e à crescente importância de uma detecção mais precisa dessas características, o presente trabalho tem os seguintes objetivos:

i) Indicar variáveis morfológicas que têm um alto poder de discriminação entre espécies de Palpigradi troglóbias e edáficas e *ii)* Criar um modelo capaz de classificar as espécies em troglomórficas ou edafomórficas, evitando o surgimento de lacunas para este tipo de diagnose.

Metodologia

Medidas e observação dos espécimes

Foram medidos, ao todo, 188 espécimes adultos (machos e fêmeas) pertencentes a 51 espécies do gênero *Eukoenia* que foram coletados em várias regiões do mundo e estão depositados nas seguintes instituições: Museu de História Natural de Genebra (Coleção de Palpigradi do Departamento de Artrópodes II), Universidade Federal de Lavras (Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Foram escolhidas apenas espécies deste gênero pelo fato do mesmo abrigar 80% das espécies descritas nesta ordem, com representantes edáficos e troglóbios.

Os autores também tiveram acesso à coleção do Museu Nacional de História Natural de Paris, onde estão depositados os tipos das espécies descritas por Paul A. Remy. No entanto, os espécimes não foram medidos por estarem extremamente danificados em função do tempo e do método de montagem de lâminas utilizados por esse pesquisador.

Para este estudo, foram utilizados apenas espécimes no qual foi possível medir todas as estruturas morfológicas de interesse, totalizando 124 espécimes adultos pertencentes à 40 espécies. Os demais foram excluídos por não estarem bem preservados.

Foram tomadas medidas lineares do eixo mais longo de cada um dos segmentos (de acordo com Christian *et al.*, 2014) do pedipalpo (tibia = Pti,

basitarsus 1 = Pbta1, basitarsus 2 = Pbta2, tarsus 1 = Pta1, tarsus 2 = Pta2, tarsus 3 = Pta3), perna I (tibia = Iti, basitarsus 1+2 = Ibta1+2, basitarsus 3 = Ibta3, basitarsus 4 = Ibta4, tarsus 1 = Ita1, tarsus 2 = Ita2, tarsus 3 = Ita3) e perna IV (tibia = IVti, basitarsus = IVbta, tarsus 1 = IVta1 e tarsus 2 = IVta2). Além disso, os comprimentos totais de cada segmento (a partir da tíbia) foram obtidos através da soma de seus respectivos segmentos e incluídos nas análises (P = comprimento total do Pedipalpo; LI = comprimento total da Perna I; LIV = comprimento total da Perna IV). O comprimento do segmento basal da quelícera (Seg.) e o valor da razão basitarsus/tibia da perna IV (bta/ti) também foram utilizados. Portanto, foram tomadas um total de 22 medidas morfométricas lineares de cada espécime.

Todas essas medidas foram divididas pelo comprimento do propeltidium (B), que é o escudo dorsal do prossoma (Fig. 1). Esta estrutura foi escolhida para representar o tamanho corporal pelo fato de ser mais esclerotizada que as demais estruturas corporais, sendo raramente danificada durante a coleta e montagem dos espécimes. Por outro lado, o opistossoma está frequentemente deformado, o que dificulta a obtenção de uma medida confiável do comprimento total do corpo. Dessa forma, as variáveis morfométricas utilizadas neste estudo, em sua maioria, representam valores de razões entre o comprimento de segmentos de apêndices (ou comprimento total destes) e o comprimento do propeltidium.

Os segmentos das pernas 2 e 3 não foram medidos pelo fato de serem mais curtas e estarem frequentemente dobradas em espécimes conservados em álcool e em lâminas permanentes, dificultando a realização de medidas precisas. O flagelo também não foi considerado por ser uma estrutura muito frágil e facilmente perdida durante a coleta. Portanto, infelizmente, não se tem informação sobre esta estrutura para a maioria das espécies.

Além das medidas corporais, o número de elementos que formam os órgãos laterais do prossoma de cada indivíduo também foi contabilizado e incluído nas análises. Nos casos em que foi observada assimetria (números

diferentes de lâminas em cada um dos lados), foi utilizado o menor número contabilizado. Portanto, foram utilizadas 23 variáveis. Todos os espécimes utilizados neste estudo encontram-se montados em lâminas permanentes. A observação e as medidas das estruturas foram feitas em microscópio Zeiss AxioScope, utilizando-se uma ocular com escala micrométrica.

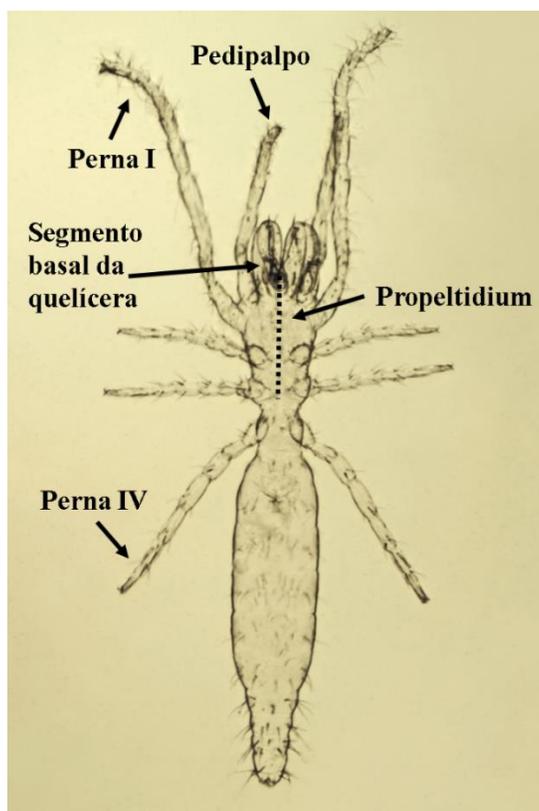


Fig. 1. Espécime de Palpigradi montado em lâmina permanente com indicação do Pedipalpo, Perna I e IV e segmento basal da quelícera. Além disso, é indicado o propeltidium, cujo comprimento foi utilizado para relativização das medidas. Foto: Erhard Christian.

As espécies incluídas neste estudo que ainda estão em processo de descrição foram denominadas *Eukoenia* sp1 – 19.

Organização dos dados para as análises

Primeiramente, as espécies com status ecológico-evolutivo já conhecido foram separadas para criar e validar o modelo. Portanto, aqueles espécimes que foram coletados no solo ou serrapilheira em ambiente epígeo foram classificados como edáficos (e) (alguns espécimes foram coletados no interior de cavernas, no entanto, elas pertencem a espécies que já foram registradas em habitats epígeos). Os espécimes que foram registrados apenas em cavernas, sendo restritos a estes ambientes, foram classificados como troglóbios (t).

Dentre os espécimes pertencentes às espécies anteriormente mencionadas, 70% (doze espécies, 62 espécimes) foi aleatoriamente escolhido para compor os dados de treinamento, que correspondem ao dados que foram utilizados para gerar o modelo (matriz de treinamento) (tabela 1). Os demais espécimes (seis espécies, 19 espécimes) foram separadas para dados de teste, sendo utilizados para validação do modelo (matriz de teste) (tabela 2), gerado a partir dos dados de treinamento. Portanto, foi utilizado um total de 81 espécimes, pertencentes a 18 espécies para gerar e validar o modelo.

O restante dos espécimes analisados neste estudo (44 espécimes pertencentes a 22 espécies) foram classificados de acordo com o modelo gerado. Todos esses espécimes foram coletados no interior de cavernas e têm morfologias variadas; alguns apresentam morfologia intermediária entre espécies edáficas e troglóbias. No entanto, não se tem informação se estas espécies são restritas a cavernas ou se elas apresentam populações em ambientes epígeos.

Tabela 1. Informações sobre localidade, instituição depositária e status ecológico-evolutivo (grupo) das espécies que comporam a planilha de treinamento. As seguintes siglas são utilizadas: ISLA (Invertebrados Subterrâneos de Lavras); MHNG (Museu de História Natural de Genebra); INPA (Intituto Nacinal de Pesquisas Amazônicas); FZRS (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo); T (Troglóbio); E (Edáfico).

Species	Group	Specimens	Locality	Institution
<i>E. sagarana</i>	T	2	Gruta da Morena cave (Cordisburgo, MG, Brazil)	ISLA
<i>E. maquinensis</i>	T	2	Lapa Nova de Maquiné cave (Cordisburgo, MG, Brazil)	ISLA
<i>E. spelaea</i>	T	5	Caves in Slovakia, Croatia, French and Austria	ISLA, MHNG
<i>E. strinatii</i>	T	1	Grotta di Bossea cave (Piémont, Italy)	MHNG
<i>E. brignolii</i>	T	1	L'Abisso, near Castelmarino (Puglia, Italy)	MHNG
<i>E. sp2</i>	T	4	Lapa da Santa and Lapa Grande caves (Montes Claros, MG, Brazil)	ISLA
<i>E. mirabilis</i>	E	5	Portugal/Greece/Italy/France	MHNG
<i>E. janetscheki</i>	E	1	Secondary forest not flooded (Manaus, AM, Brazil)	INPA
<i>E. improvisa</i>	E	1	30 km de Cayenne, route vers Sinemary (French Guiana)	MHNG
<i>E. florenciae</i>	E	38	Minas Gerais, Bahia and Tocantins(Brazil)/ La Réunion	ISLA
<i>E. sp3</i>	E	1	Estação Ecológica Aracuri (RS, Brazil)	FZRS
<i>E. sp4</i>	E	1	Universidade de São Paulo (SP, Brazil)	MZUSP

Tabela 2. Informações sobre localidade, instituição depositária e e status ecológico-evolutivo (grupo) das espécies que comporam a planilha de teste. As seguintes siglas são utilizadas: ISLA (Invertebrados Subterrâneos de Lavras); MHNG (Museu de História Natural de Genebra); T (Troglóbio); E (Edáfico).

Species	Group	Specimens	Locality	Institution
<i>E. bonadonai</i>	T	1	Grotte de la Clue (Alpes-Maritimes, France)	MHNG
<i>E. juberthiei cytheriaca</i>	T	1	Aghia Sophia cave (Cythère, Greece)	MHNG
<i>E. sp1</i>	T	4	Cabeceira d'água cave (Nova Roma, GO, Brazil)	ISLA
<i>E. ferratilis</i>	E	11	Iron Quadrangle region (Minas Gerais, Brazil)	ISLA
<i>E. berlesei virginea</i>	E	1	Virgin Islands, St-John, Calabash Boom (Greater Antilles)	MHNG
<i>E. angusta hindua</i>	E	1	Banaras Hindu University (Varanasi, India)	MHNG

Seleção de variáveis, geração do modelo e classificação das espécies

Primeiramente, foi realizado um teste de Wilcoxon-Mann-Whitney no software Statistica (versão 10), utilizando os dados da matriz de treinamento, com o objetivo de selecionar variáveis que apresentam diferenças entre os espécimes troglóbios e edáficos para serem utilizadas na análise discriminante. Como 91% das variáveis foram significativamente maiores nas espécies troglóbias do que nas edáficas (tabela 3), foi utilizado um método automatizado de seleção de variáveis.

Tabela 3. Resultado do teste de Wilcoxon-Mann-Whitney para todas as variáveis entre espécies troglóbias e edáficas. Os valores de p significativos estão em negrito.

Variável	Valor de p	Variável	Valor de p
LO	0.000000	Ita1/B	0.000006
Pti/B	0.002687	Ita2/B	0.000009
Pbta1/B	0.000000	Ita3/B	0.006280
Pbta2/B	0.000325	PI/B	0.000030
Pta1/B	0.069302	IV Ti/B	0.000025
Pta2/B	0.009046	IV bta/B	0.008923
Pta3/B	0.000074	IV ta1/B	0.000000
P/B	0.000050	IV ta2/B	0.000003
Iti/B	0.000004	IVL/B	0.000008
Ibta 1 + 2/B	0.000001	Seg./B	0.005915
Ibta 3/B	0.000063	bta/ti	0.248062
Ibta 4/B	0.001308		

Dessa forma, o algoritmo de seleção de variáveis *leaps* (A Leaps and Bounds Algorithm for finding the best variable subsets) foi utilizado com o objetivo de selecionar as variáveis morfológicas mais informativas. Esta é uma função de seleção de variáveis sugerida para conjunto de dados de tamanho pequeno ou moderado (até 30 variáveis aproximadamente) e é eficiente em identificar o melhor subconjunto de variáveis de acordo com um determinado

critério (Silva, 2001; Cadima *et al.*, 2012). O critério de qualidade ccr12 (First Squared Canonical Correlation for a multivariate linear hypothesis) foi utilizado para medir a qualidade do subconjunto de variáveis escolhido. Este é o critério mais adequado a modelos lineares multivariados, como a análise discriminante linear (Cadima *et al.*, 2012). A seleção de variáveis foi feita através do pacote Subselect (Cadima *et al.*, 2012) disponível no software R versão 2.15.1.

Posteriormente, uma análise discriminante linear (LDA) foi realizada usando as variáveis selecionadas com o objetivo de gerar um modelo que correspondesse a uma combinação linear de variáveis morfológicas (variáveis independentes) e permitisse a melhor separação das espécies troglóbias e edáficas (variáveis dependentes). Esta análise foi realizada no software R versão 2.15.1., através do pacote MASS (Venables & Ripley, 2002).

A performance do modelo gerado foi avaliada através da sua precisão em classificar novos espécimes, que correspondem aos dados da matriz de teste. Quanto menor a porcentagem de erro, maior a precisão do modelo.

O modelo gerado foi utilizado para classificação dos demais espécimes em edafomórficos ou troglomórficos. Esses termos serão utilizados devido ao fato da classificação ser baseada apenas na morfologia.

Por fim, foi feita uma análise de PCA no software Primer 6 & Permanova+ com a finalidade de observar a distribuição de todos os espécimes medidos neste estudo no espaço morfológico, tendo, portanto, apenas um objetivo exploratório. Para tanto, apenas os dados morfométricos foram utilizados.

Resultados

Primeiramente, duas variáveis selecionadas pelo algoritmo (basitarsus 1 + 2 da perna I e basitarsus da perna IV) perfizeram um modelo que levou a um acerto de 97% ao classificar os dados da matriz de treinamento (somente dois espécimes dentre 61 foram classificados de forma errônea). Posteriormente, foi

testado um modelo composto por três variáveis. Neste caso, o melhor subconjunto selecionado foi composto pelas seguintes variáveis: número de órgãos laterais (LO), tíbia do pedipalpo (Pti) e basitarsus 1 do pedipalpo (Pbta1). Este modelo apresentou 100% de acerto ao classificar tanto os dados de treinamento, como os de teste. Portanto, o seguinte modelo com três variáveis foi selecionado por apresentar o melhor poder preditivo, discriminando totalmente as espécies troglóbias e edáficas (fig. 2):

$$\text{LDA1} = (0.969 \times \text{LO}) - (24.348 \times \text{Pti}) + (90.621 \times \text{Pbta1})$$

Dessa forma, apenas as variáveis presentes no modelo gerado podem ser utilizadas para classificação dos espécimes, simplificando o número de variáveis a serem medidas. Se o valor do modelo for igual ou maior a 8.51, o espécime será classificado como troglomórfico. Um resultado abaixo desse valor classifica o espécime como sendo edafomórfico.

É importante ressaltar que este modelo é aplicável apenas para classificação de espécimes adultos, uma vez que dados de espécimes imaturos não foram incluídos nas análises. Isto deve-se à ausência de informações sobre possíveis problemas relacionados ao crescimento alométrico durante o desenvolvimento desses organismos.

Das 22 espécies destinadas à classificação, 10 tiveram todos seus espécimes classificados como edafomórficos e 12 como troglomórficos. As informações sobre as espécies e a classificação dos espécimes de acordo com o modelo gerado encontram-se na tabela 4. A figura 2 apresenta a distribuição de frequência dos espécimes classificados de acordo com a função discriminante gerada.

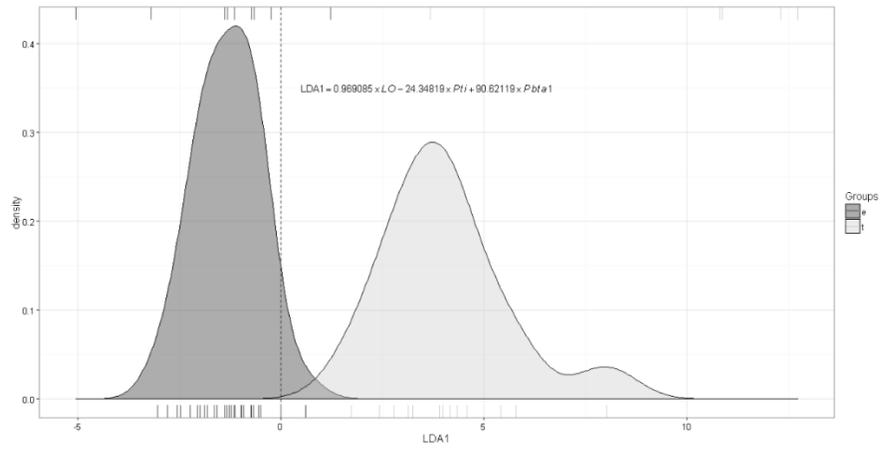


Fig. 2. Distribuição de frequência dos espécimes classificados de acordo com a função discriminante gerada. As linhas visualizadas embaixo representam os dados da matriz de treinamento e as linhas de cima representam os dados de teste. A linha horizontal pontilhada indica o limite a partir do qual as espécies são classificadas em troglomórficas (t) ou edafomórficas (e).

Tabela 4. Classificação das espécies segundo o modelo gerado, bem como informações sobre localidade e instituição depositária. As seguintes siglas são utilizadas: ISLA (Invertebrados Subterrâneos de Lavras); MHNG (Museu de História Natural de Genebra); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo); T (Troglomórfica); E (Edafomórfica). “Continua”

Species	Specimens	Locality	Institution	Classification
<i>E. potiguar</i>	3	Gaves at Rio Grande do Norte state (Brazil)	ISLA	E
<i>E. spelunca</i>	1	Gruta Archimides Passini (Vargem Alta, ES, Brazil)	ISLA	T
<i>E. virgemdalapa</i>	1	Lapa Nova (Vazante, MG, Brazil)	ISLA	T
<i>E. cavatica</i>	1	Gruta Cazanga (Arcos, MG, Brazil)	ISLA	T
<i>E. jequitinhonha</i>	1	Lapa do Córrego do Vieira (Caraiá, MG, Brazil)	ISLA	T
<i>E. sp5</i>	2	Gruta do Manequinho (Lima Duarte, MG, Brazil)	ISLA	E
<i>E. sp6</i>	1	Gruta S11- 23 (Canaã dos Carajás, PA, Brazil)	ISLA	E
<i>E. sp7</i>	1	Gruta do André Huschi (Santa Tereza, ES, Brazil)	ISLA	E
<i>E. sp8</i>	1	Gruta do Caboclo (Brejo da Madre de Deus, PE, Brazil)	ISLA	E
<i>E. sp9</i>	5	Caves at Serra Norte region (Parauapebas, PA, Brazil)	ISLA	E
<i>E. sp10</i>	1	Gruta N4WS-64 (Parauapebas, PA, Brazil)	ISLA	E
<i>E. sp11</i>	1	Gruta GEM 1461 (Canaã dos Carajás, PA, Brazil)	ISLA	T
<i>E. sp12</i>	3	Gruta Casas (Lima Duarte, MG, Brazil)	ISLA	T
<i>E. sp13</i>	3	Gruta do Mocarorô (Rio Pardo de Minas, MG, Brazil)	ISLA, MZUSP	T
<i>E. sp14</i>	1	Lapa do Dim (Jequitaí, MG, Brazil)	ISLA	T
<i>E. sp15</i>	1	Lapa sem fim (Luislândia, MG, Brazil)	ISLA	T
<i>E. sp16</i>	1	Gruta Areias de Baixo (Iporanga, SP, Brazil)	ISLA	T

Tabela 4. Classificação das espécies segundo o modelo gerado, bem como informações sobre localidade e instituição depositária. As seguintes siglas são utilizadas: ISLA (Invertebrados Subterrâneos de Lavras); MHNG (Museu de História Natural de Genebra); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo); T (Troglomórfica); E (Edafomórfica). “Conclusão”

Species	Specimens	Locality	Institution	Classification
<i>E.sp17</i>	1	Gruta da Igrejinha (Ouro Preto, MG, Brazil)	ISLA	E
<i>E.sp18</i>	1	Gruta do Padre (Santana, BA, Brazil)	ISLA	T
<i>E.sp19</i>	11	Caves at Iron Quadrangle region (MG, Brazil)	ISLA, MZUSP	T
<i>E. cf. juberthiei</i>	1	Kerateas cave (Attique, Greece)	NHMG	E
<i>E. madeirae</i>	2	Cavallum II cave (Madeira Island, Portugal)	NHMG	E

No gráfico gerado na análise de PCA (figura 3) foi possível observar a distribuição dos espécimes no espaço morfológico. De acordo com o PC1, que explica 91,2% da variação total dos dados, não foi possível observar a formação de grupos morfológicos discretos, mas sim um gradiente, sendo que as espécies troglóbias apresentam maior variação morfológica do que as edáficas. Alguns espécimes troglomórficos se sobrepõem aos espécimes edafomórficos, sendo que a maioria deles pertence à espécie troglóbia *Eukoenenia spelaea*. Dentre as espécies classificadas, pôde-se observar que a maioria dos espécimes classificados como troglomórficos segundo o modelo gerado, distribuem-se em uma posição intermediária entre os espécimes troglóbios (com maior grau de alongamento de apêndices) e os espécimes edáficos em geral. Os espécimes classificados como edafomórficos, em sua maioria, são morfológicamente semelhantes aos edáficos.

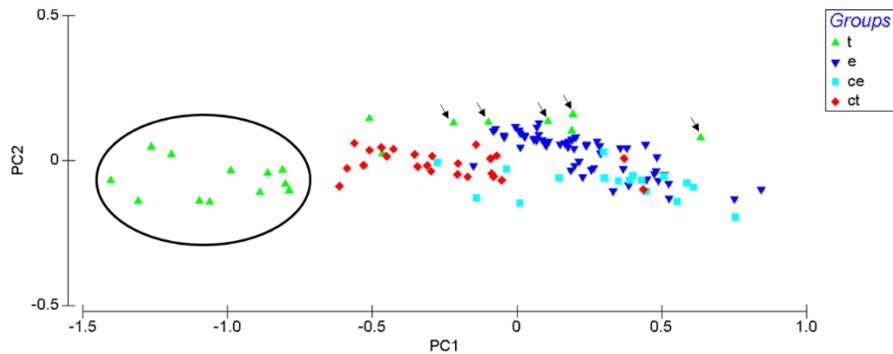


Fig. 3. Gráfico da análise de PCA mostrando a distribuição dos espécimes analisados no espaço morfológico. A elipse delimita as espécies troglóbias com apêndices mais alongados e as setas indicam os espécimes pertencentes à espécie *Eukoenenia spelaea*. As seguintes siglas foram utilizadas: t (espécimes troglóbios); e (espécimes edáficos); ce (espécimes classificados como edafomórficos); ct (espécimes classificados como troglomórficos).

Discussão

O alongamento de apêndices e a potencialização de estruturas sensoriais, embora sejam características amplamente atribuídas às espécies troglóbias na literatura (Ribera & Juberthie, 1994; Zacharda, 1979; Redell, 2005; Mejía-Ortíz *et al.*, 2006; Romero, 2009; Hüppop, 2012), não têm sido alvos de investigações mais aprofundadas (Pipan & Culver, 2012). Principalmente quando considera-se apenas invertebrados terrestres, poucos estudos compararam espécies epígeas (ou endógenas) e troglóbias do mesmo gênero, testando estatisticamente ou usando análises exploratórias para demonstrar o alongamento de apêndices (e. g. Derkarabetian *et al.*, 2010; Růžička, 1998; Růžička *et al.*, 2011).

Conforme esperado, os resultados deste estudo mostraram que as espécies troglóbias de Palpigradi têm apêndices mais longos e maior número de órgãos laterais quando comparadas às espécies edáficas. Segundo alguns autores, o alongamento de apêndices apenas ocorre quando os organismos deixam os interstícios do solo e passam a explorar um grande volume de espaço, como o piso, as paredes e os espeleotemas nas macrocavernas (Peck, 1973; Růžička *et al.*, 2011).

A potencialização das estruturas sensoriais é manifestada nos palpígrados pelo alongamento do primeiro par de pernas, que são mais longas que as demais e portam tricobótrias, sendo semelhantes a antenas e pelo aumento no número de elementos que formam os órgãos laterais. Alguns autores sugerem que essa potencialização sensorial, dada pelo aumento de estruturas mecano ou quimiorreceptoras, podem representar uma adaptação à baixa disponibilidade de alimentos ou facilitar o encontro de parceiros para a reprodução (Aden, 2005; Culver & Pipan, 2009a). Nos palpígrados, o maior desenvolvimento dessas estruturas sensoriais pode estar relacionado ao encontro de presas ou outras fontes de recurso (Smrž, 2013).

A porcentagem total de acerto do modelo indica que as variáveis selecionadas têm um alto poder de discriminar espécies troglóbias e edáficas. A importância do número de lâminas nos órgãos laterais já havia sido reconhecida para diferenciação desses grupos (Condé 1996, 1998). Os segmentos do Pedipalpo, por outro lado, até então não eram levados em consideração quando se desejava identificar a presença de troglomorfismos. Os pedipalpos dos palpígrados são semelhantes a pernas e são utilizados para a locomoção. O alongamento dos pedipalpos é frequentemente observado em outros aracnídeos troglóbios, embora eles possam ter funções diversas nas diferentes ordens (Zacharda, 1979; Lourenço, 1994; Weygoldt, 1994).

Dessa forma, a combinação dessas variáveis em um modelo linear pode ser mais útil na classificação das espécies do que os índices anteriormente utilizados. O valor da razão entre o comprimento do basitarsus e da tíbia da perna IV (bta/ti), sugerido por Condé (1996, 1998) para quantificar o alongamento deste apêndice, foi uma das poucas variáveis a não apresentar diferença significativa entre esses dois grupos, não sendo adequada para diferenciar espécies edáficas e troglóbias.

A classificação de um grande número de espécies com morfologia intermediária como troglomórficas, bem como a grande variação apresentada pelas espécies troglóbias de Palpigradi observada na análise de PCA, pode indicar a presença de variados graus de troglomorfismo. Alguns trabalhos já relataram a ocorrência de espécies de invertebrados do mesmo gênero que apresentam variados graus de alongamento de apêndices, como por exemplo, opiliões (Derkarabetian *et al.*, 2010), besouros (Zinetti *et al.*, 2013) e anfípodes (Trontelj, 2012).

Nesse sentido, é interessante ressaltar que as espécies troglóbias brasileiras analisadas (delimitadas pela elipse na figura 3) apresentaram maior grau de troglomorfismo quando comparadas às demais. Já os espécimes troglóbios

que se sobrepõem morfologicamente às espécies edáficas pertencem à espécie européia *Eukoenenia spelaea*. Essa é uma espécie bem distribuída, com espécimes já registrados no meio subterrâneo superficial, mostrando que ela pode ocorrer em diferentes compartimentos do ambiente subterrâneo (Condé, 1998; Christian & Spötl, 2010; Christian *et al.*, 2014).

Alguns pesquisadores indicam que a presença de diferentes morfologias em organismo troglóbios pode estar relacionada ao tempo de isolamento da linhagem no interior das cavernas (Poulson, 1963; Derkarabetian *et al.*, 2010) ou ao habitat específico no qual a espécie vive, refletindo a heterogeneidade dos ambientes subterrâneos (Culver & Pipan, 2009b; Trontelj, 2012; Konec *et al.*, 2015). A presença de palpígrados troglomórficos com morfologias variadas provavelmente pode ser explicada por ambos esses fatores. Todavia, a ausência de informações sobre tempo de isolamento e divergência das diferentes linhagens impede conclusões mais precisas. Da mesma forma, há pouca informação sobre os micro-habitats ocupados pelas populações das espécies analisadas nos espaços subterrâneos.

Os espécimes edafomórficos, por sua vez, apresentaram menor variação na morfologia, indicando que os espaços intersticiais do solo podem selecionar morfologias mais semelhantes. A possível presença de diferentes graus de edafomorfismo, no entanto, não tem sido investigada, impossibilitando discussões adicionais.

O principal objetivo deste trabalho foi encontrar uma forma mais eficiente de diferenciar as espécies troglomórficas e edafomórficas de Palpigradi. Esse novo método é extremamente vantajoso por indicar variáveis que têm um alto poder de discriminação entre esses dois grupos e por não deixar lacunas de classificação. Todavia, é importante lembrar que modelos apresentam erros e portanto informações sobre o habitat, comportamento e aspectos biológicos do grupo, devem ser levadas em consideração sempre que estiverem disponíveis.

Nesta perspectiva, vale ressaltar que espécies troglóbias reduzem acentuadamente os comportamentos crípticos. Tais espécies são quase sempre observadas caminhando na superfície de substratos, como rochas, espeleotemas e mesmo na superfície de poças d'água. De forma contrária, espécies edafomórficas, mesmo no interior de cavernas, tendem a manter os hábitos crípticos, sendo quase sempre encontradas sob rochas ou em interstícios no solo (Souza & Ferreira, 2010).

Uma questão que pode ser levantada na presente discussão é a necessidade de proposição de um modelo discriminante para a separação de palpígrados troglomórficos e edafomórficos. Idealmente, caso existisse um grande conhecimento sobre a fauna de invertebrados epígea (especialmente a fauna edáfica), espécies troglóbias seriam facilmente diagnosticadas. No entanto, esta é uma realidade bastante distante em países megadiversos como o Brasil, principalmente quando se trata de grupos pouco estudados como os palpígrados. Portanto, o uso de ferramentas que utilizam a morfologia das espécies é essencial, uma vez que essa é uma informação facilmente acessada e a presença de troglomorfismos é um forte indicativo de isolamento e restrição ao ambiente cavernícola (Christiansen, 1962, 2005).

A detecção mais precisa de troglomorfismo nos diferentes grupos de invertebrados cavernícolas passou a ser mais importante a partir de 2008, em decorrência de mudanças na legislação brasileira que regulamenta o uso de cavernas. Estes ambientes, anteriormente integralmente protegidos por lei, passaram a ser categorizados de acordo com seus atributos biológicos e geológicos e apenas cavidades classificadas como sendo de máxima relevância não podem ser suprimidas por empreendimentos econômicos (Brasil, 2008). Essa necessidade de categorização destes ambientes aumentou o número de estudos associados ao licenciamento ambiental, aumentando também o número de invertebrados cavernícolas depositados nas coleções biológicas do país. Dessa forma, um número surpreendentemente grande de novas espécies de Palpigradi

(especialmente troglóbais) têm sido reveladas nos últimos anos, não somente pela pesquisa básica, mas também com o avanço de processos de licenciamento ambiental.

Dentre os atributos biológicos capazes de classificar as cavernas como sendo de máxima relevância, está a presença de espécies troglomórficas. Como exposto anteriormente, a detecção de troglomorfismos em palpígrados não era muito clara e portanto novas pesquisas sobre esse tema se tornaram necessárias para atender à crescente demanda associada à correta classificação das espécies quanto à sua morfologia. Ao definir com maior grau de segurança que uma dada espécie de Palpigradi é troglomórfica, a preservação indefinida de uma caverna no Brasil é assegurada e portanto, a proteção de toda a comunidade subterrânea associada também é garantida.

Finalmente, pode-se concluir que os aracnídeos da ordem Palpigradi consistem em um bom modelo para testar diferenças morfológicas entre organismos troglóbios e edáficos uma vez que são bem representados por espécies que habitam espaços intersticiais do solo e espécies restritas a cavernas. Esse tipo de metodologia poderá ser continuamente aperfeiçoada à medida que novas espécies com status ecológico-evolutivo conhecido forem encontradas para compor o modelo. Além disso, esta é uma ferramenta que pode ser aplicada a outros grupos de invertebrados, auxiliando na diferenciação de ecomorfos e tendo implicações ainda mais amplas na conservação de cavernas.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer ao Dr. Peter Schwendinger por abrir as portas da coleção de aracnídeos do Museu de Genebra e por toda a ajuda durante a estadia no exterior para realização do doutorado sanduíche. Ao Dr. Mark Judson por permitir acesso à coleção de Palpigradi do Museu de Paris. Aos pesquisadores e/ou curadores Dr. Ricardo Otti, Dr. Ricardo Pinto da Rocha, Dr. Augusto

Loureiro Henriques e Dr. Lubomir Kovack pelo envio de espécimes. Aos pesquisadores Dr. Julio Louzada e Dr. Paulo dos Santos Pompeu pelas discussões metodológicas e ao Dr. Teotônio de Carvalho e à Ma. Vanessa Mendes Martins pelo auxílio na análise dos dados. Ao Dr. Erhard Christian pelas fotos e pelas constantes e produtivas discussões sobre os palpígrados. A CAPES e FAPEMIG pelas bolsas de estudos (Doutorado e Doutorado Sanduíche). E finalmente, somos gratos à toda equipe do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, pelos esforços em encontrar e coletar de forma cuidadosa os espécimes de Palpigradi.

Referências

Aden, E. (2005) Adaptation to darkness. *Encyclopaedia of Caves* (ed. by Culver, D.C. & White, W.B.), pp. 1–3. Elsevier Academic Press, Oxford.

Brasil. Decreto n° 6.640 de 7 de novembro de 2008. Dá nova redação aos artigos 1°, 2°, 3°, 4° e 5° e acrescenta os arts. 5A e 5B ao Decreto n° 99.556 de 1° de outubro de 1990. Dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional, e dá outras providências. Diário Oficial da República do Brasil, Brasília, DF, 10 nov. 2008. Seção 1.

Cadima, J., Cerdeira, J.O., Silva, P.D. & Minhoto, M. (2012) The subselect R package (<http://cran.r-project.org/web/packages/subselect/vignettes/subselect.pdf>).

Christian, E. & Spötl, C. (2010) Karst geology and cave fauna of Austria: a concise review. *International Journal of Speleology*, **39** (2), 71–90.

Christian, E., Isaia, M., Paschetta, M. & Bruckner, A. (2014) Differentiation among cave populations of the *Eukoeneria spelaea* species-complex (Arachnida: Palpigradi) in the southwestern Alps. *Zootaxa*, **3794** (1), 52–86.

Christiansen, K.A. (1962) Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, **2**, 75–78.

Christiansen, K. (2005) Morphological adaptations. *Encyclopaedia of Caves* (ed. by Culver, D.C. & White, W.B.), pp. 386–397. Elsevier Academic Press, Oxford.

Condé, B. (1996) Les Palpigrades, 1885–1995: acquisitions et lacunes. *Revue Suisse de Zoologie*, hors série **1**, 87–106.

Condé, B. (1998) Palpigradida. *Encyclopaedia Biospeologica*, vol. 2 (ed. by Juberthie, C. & Decu, V.), pp. 913–920. Société de Biospéologie, Moulis, Bucharest.

Culver, D.C. (1982) *Cave Life, Evolution and Ecology*. Cambridge Harvard University Press.

Culver, D.C. & Pipan, T. (2009a). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press.

Culver D.C. & Pipan, T. (2009b) Superficial subterranean habitats – gateway to the subterranean realm? *Cave and Karst Science*, **35**, 5-12.

Derkarabetian, S., Steinmann, D.B.; & Hedin, M. (2010) Repeated and Time-Correlated Morphological Convergence in Cave-Dwelling Harvestmen (Opiliones, Laniatores) from Montane Western North America. *PLoS ONE*, **5**(5), 1-13.

Holsinger, J.R. & Culver D.C. (1988) The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of Eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. *Brimleyana*, **14**, 1-162.

Howarth, F.G. (1993) High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *The American Naturalist*, **142**, S65–S77.

Hüppop, K. (2012) Adaptation to low food. *Encyclopaedia of Caves*, 2nd edition (ed. by Culver, D.C. & White, W.B.), pp. 1–9. Academic Press, New York.

Konec, M., Prevorčnik, S., Sarbu, S.M., Verovnik, R. & Trontelj, P. (2015) Parallels between two geographically and ecologically disparate cave invasions by the same species, *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea). *Journal of Evolutionary Biology*, **28**, 864–875.

Lourenço, W.R. (1994) Scorpions. *Encyclopaedia Biospeologica*, vol.1 (ed. by Juberthie, C. & Decu, V.), pp. 181–184. Société de Biospéologie, Moulis, Bucharest.

Mejía-Ortíz, L. M., Hartnoll, R. G. & López-Mejía, M. (2006) Progressive troglomorphism of ambulatory and sensory appendages in three Mexican cave decapods. *Journal of Natural History*, **40** (5), 255 – 264.

Peck, S.B. (1973) A systematic revision and the evolutionary biology of the *Ptomaphagus (Adelops)* beetles of North America (Coleoptera, Leiodidae, Catopinae), with emphasis on cave-inhabiting species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **45**, 29–162

Pipan, T. & Culver, D.C. (2012) Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. *Biological Journal of the Linnean Society*, **107**, 1–14.

Poulson, T.L. (1963) Cave adaptation in amblyopsid fishes. *The American Midland Naturalist*, **70**, 257–290.

Redell, J.R. (2005) Spiders and related groups. *Encyclopaedia of Caves* (ed. by Culver, D.C. & White, W.B.), pp. 554–564. Elsevier Academic Press, Oxford.

Ribera, C. & Juberthie, C. (1994) Araneae. Palpigradida. *Encyclopaedia Biospeologica*, vol. 1 (ed. by Juberthie, C. & Decu, V.), pp. 197–214. Soci t  de Biosp ologie, Moulis, Bucharest.

Romero, A. (2009) *Cave Biology: Life in Darkness*. Cambridge University Press.

R zi ka, J. (1998) Cave and rock debris dwelling species of the *Choleva agilis* species group from central Europe (Coleoptera, Leiodidae: Cholevinae). *Phylogeny and Evolution of subterranean and endogean Cholevidae (= Leiodidae Cholevinae)* (ed. by Giachino, P.M. & Peck, S.B.), pp. 261–286. Proceedings of XX International Congress of Entomology, Firenze, 1996. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italy.

R zi ka, V., La ka, V., Mikula, J. & Tuf, I.H. (2011) Morphological adaptations of *Porrhomma* spiders (Araneae: Linyphiidae) inhabiting soil. *Journal of Arachnology*, **39**(2), 355–357.

R zi ka, V.,  milauer, P. & Mlejnek, R. (2013) Colonization of subterranean habitats by spiders in Central Europe. *International Journal of Speleology*, **42** (2), 133–140.

Silva, A.P.D. (2001) Efficient Variable Screening for Multivariate Analysis. *Journal of Multivariate Analysis*, **76**, 35–62.

Smr , J.,  . Kov  ; J. Mike  & Luke ov , A. (2013) Microwhip Scorpions (Palpigradi) Feed on Heterotrophic Cyanobacteria in Slovak Caves – A Curiosity among Arachnida. *PLoS ONE*, **8**(10), 1–5.

- Souza, M.F.V.R. & Ferreira, R.L. (2010) *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) in Brazilian caves with the first troglobiotic palpigrade from South America. *Journal of Arachnology*, **38**, 415–424.
- Souza, M.F. V.R. & Ferreira, R.L. (2011a). A new species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazilian iron ore caves. *Zootaxa*, **2886**, 31–38.
- Souza, M.F.V.R. & Ferreira, R.L. (2011b) A new troglobitic *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. *Journal of Arachnology*, **39** (1), 185–188.
- Souza, M.F.V.R. & Ferreira, R.L. (2012a) *Eukoenenia virgemdalapa* (Palpigradi: Eukoeneniidae): a new troglobitic palpigrade from Brazil. *Zootaxa*, **3295**, 59–64.
- Souza, M.F.V.R. & Ferreira, R.L. (2012b) A new highly troglomorphic species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from tropical Brazil. *Journal of Arachnology*, **40**, 151–158.
- Souza, M.F.V.R. & Ferreira, R.L. (2016) Two new troglobiotic palpigrades (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. *Zootaxa*, **4171**(2), 59–64.
- Trontelj, P., Blejec, A. & Fišer, C. (2012) Ecomorphological convergence of cave communities. *Evolution*, **66** (12), 3852–3865.
- Vandel, A. (1965) *Biospeleology, the Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press, Oxford (English translation of volume published 1964).
- Venables, W. & Ripley, B. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, 4th ed. Springer, New York, NY.
- Weygoldt, P. (1994). Amblypygi. *Encyclopaedia Biospeologica*, vol. 1 (ed. By Juberthie, C. & Decu, V.), pp. 241–247. Société de Biospéologie, Moulis, Bucharest. Moulis, France.
- Zacharda, M. (1979) The evaluation of the morphological characters in Rhagidiidae. *Recent advances in acarology*, vol. II (ed. by Rodriguez, J. G.), p. 509 - 514. Academic Press, New York, San Francisco, London.
- Zinetti, F., Dapporto, L., Vanni, S., Magrini, P., Bartolozzi, L., Chelazzi, G. & Ciofi, C. (2013) Application of molecular genetics and geometric morphometrics to taxonomy and conservation of cave beetles in central Italy. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 921–932.

ARTIGO 2

ÁREAS DE ENDEMISMO DE PALPIGRADI (ARACHNIDA): IDENTIFICANDO IMPORTANTES REGIÕES PARA CONSERVAÇÃO DESTE GRUPO NO BRASIL

O artigo foi redigido conforme as normas do periódico "*PLOS ONE*" (versão preliminar)

Áreas de endemismo de Palpigradi (Arachnida): identificando importantes regiões para conservação deste grupo no Brasil

Maysa Fernanda Villela Rezende Souza¹ & Rodrigo Lopes Ferreira²

1 Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada da Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

2 Centro de estudos em Biologia Subterrânea, Setor de Zoologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Resumo. A insuficiência de estudos sobre taxonomia, biogeografia e ecologia de vários grupos de invertebrados tem sido um tema frequentemente abordado em publicações recentes. Os autores desses artigos ressaltam que muitas espécies permanecem não descritas e, portanto, seus padrões de distribuição também são desconhecidos, tornando inviável o planejamento de ações de conservação que sejam efetivas para esses animais. Dentre os grupos para o qual se tem escassez de informações sobre os aspectos biológicos e biogeográficos, podemos citar os aracnídeos da ordem Palpigradi. No Brasil, especificamente, embora tenha havido um aumento no número de espécies dessa ordem descritas nos últimos anos, pouco se sabe sobre a distribuição real dessas espécies e muitas espécies ainda permanecem não descritas no país. Dessa forma, uma análise de Interpolação Geográfica de Endemismo baseada em 419 registros de 49 espécies de aracnídeos da ordem Palpigradi foi realizada com o objetivo de delimitar áreas de endemismo para esse grupo no Brasil. No total, foram identificadas 18 áreas de endemismo distribuídas nos biomas Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Amazônia. Essas áreas, em sua maioria, estão associadas à áreas de altitude mais elevada e englobam um mosaico de ecoregiões. As áreas delimitadas para Palpigradi são parcialmente congruentes ou estão inseridas em áreas de endemismo delimitadas para outros grupos taxonômicos, incluindo outros aracnídeos como opiliões e aranhas. A presença de grandes lacunas amostrais no país e o fato da maior parte dos registros de ocorrência serem provenientes de coletas realizadas em cavernas dificultam a interpretação dos possíveis fatores históricos ou atuais que determinam a distribuição das espécies. Como muitas áreas encontradas foram definidas a partir de espécies troglóbias (restritas a cavernas), é possível sugerir que estes ambientes constituíram importante refúgio para espécies desse grupo em períodos de climas mais secos no passado. As áreas de endemismo identificadas no presente estudo, embora influenciadas pela alta densidade de coletas em cavernas, representam um primeiro passo para o conhecimento dos padrões

biogeográficos de palpígrados brasileiros, contribuindo para futuros estudos sobre biogeografia histórica e outras abordagens relacionadas à conservação.

Palavras-chave: Biogeografia. Palpígrados. Cavernas. Conservação.

Introdução

A insuficiência de conhecimento sobre vários grupos de invertebrados é um consenso que tem sido frequentemente abordado na literatura [1-5]. Embora os invertebrados compreendam um grupo extremamente abundante e diverso e sejam responsáveis pela manutenção de inúmeras funções dos ecossistemas, eles são geralmente negligenciados em planos de conservação da biodiversidade. Esse fato pode ser atribuído principalmente à escassez de estudo sobre taxonomia, biogeografia e ecologia dos diferentes grupos. Muitas espécies permanecem não descritas e, portanto, seus padrões de distribuição também são desconhecidos. A ausência dessas informações muitas vezes torna inviável o planejamento de ações de conservação que sejam efetivas para esses animais [2,4-7].

Dentre esses grupos, podemos citar a ordem Palpigradi. Como vários grupos de pequenos invertebrados, essa ordem é frequentemente referida como negligenciada, enigmática, rara e pouco estudada nas publicações devido ao grande desconhecimento que ainda se tem sobre esses animais (e.g., [8-12]). Esses aracnídeos têm tamanho corporal bastante reduzido e vivem em espaços intersticiais do solo, serrapilheira, sob pedras e troncos e no interior de cavernas [13]. Embora avanços tenham sido feitos em relação ao conhecimento dessa ordem nos últimos anos, como descrição de novas espécies (e.g., [14-17]) e descobertas sobre seus hábitos alimentares [18], muitos aspectos sobre a ecologia, biologia e comportamento destes organismos ainda baseiam-se, em grande parte, em especulações. Uma primeira hipótese sobre as relações internas da Ordem foi publicada recentemente utilizando dados moleculares [19]. No entanto, devido à dificuldade de coleta desses organismos, poucas espécies puderam ser incluídas, o que tornou os resultados pouco esclarecedores. Mesmo a sua posição dentro de Arachnida ainda é bem duvidosa e controversa [9-11,20,21].

No Brasil, somente nos últimos seis anos, o número de espécies de Palpigradi descritas passou de duas para dez [12,16], sendo que outras 30 novas

espécies foram identificadas até o momento, e aguardam descrição. Portanto, percebe-se que a suposta raridade do grupo refletia apenas a ausência de amostragens em habitats adequados à ocorrência desses aracnídeos, como cavernas e solo de florestas [22]. Apesar do aumento considerável no número de espécies descritas e do aumento da quantidade de espécimes depositados em coleções nos últimos anos, informações acerca da distribuição e biogeografia do grupo ainda permanecem escassas.

Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo compilar dados de ocorrência de espécies de Palpigradi no Brasil, visando identificar áreas de endemismo para esse aracnídeo no país. Além disso, propõe-se que as áreas de endemismo identificadas possam compreender importantes regiões para conservação do grupo.

Metodologia

Dados de ocorrência de espécies

As áreas de endemismo de Palpigradi no Brasil foram delimitadas a partir de coordenadas geográficas obtidas no banco de dados da coleção na qual a espécie está depositada. Esses registros correspondem a espécimes depositados nas seguintes instituições: Universidade Federal de Lavras (Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras - ISLA), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB/RS) e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A maioria dos espécimes depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras e no Museu de Zoologia da USP são provenientes de coletas manuais realizadas em cavernas localizadas nos estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Espírito Santo, Goiás, Bahia, Pernambuco, Rio Grande do Norte e Pará. Já o material do INPA e do FZB/RS foi proveniente de coletas em ambientes externos, utilizando-se extrator de

Kempson na Amazônia e armadilhas do tipo pitfall em floresta de *Pinus* no Rio Grande do Sul, respectivamente.

Todos os espécimes foram montados em lâminas permanentes utilizando-se Hoyer e analisados ao microscópio. Espécimes pertencentes a espécies ainda não descritas foram separados em morfo-espécies. Destaca-se que a separação em morfo-espécies baseou-se em diversos caracteres frequentemente utilizados nas descrições taxonômicas (incluindo caracteres de genitália), assegurando que cada morfo-espécie, de fato, pertence a uma espécie distinta. No caso das espécies já descritas, foram utilizados todos os registros de ocorrência presentes na literatura, assim como os novos registros presentes nas coleções anteriormente mencionadas.

Os registros de ocorrência da espécie *Eukoenenia florenciae*, que se encontra distribuída em cavernas e ambientes epígeos nos estados de Minas Gerais, Bahia e Tocantins, não foram utilizados no presente trabalho. Essa é uma espécie partenogênética (somente fêmeas são conhecidas) que tem distribuição subcosmopolita, sendo frequentemente encontrada próximo à pastagens e em jardins botânicos e casas de vegetação [23,24]. Portanto, não é uma espécie nativa do Brasil, tendo sido introduzida no país por atividade antrópica.

Foram incluídas 49 espécies na análise, totalizando 419 pontos de ocorrência: 41 espécies do gênero *Eukoenenia* (339 pontos), seis espécies de *Allokoenenia* (58 pontos) e duas espécies de *Leptokoenenia* (21 pontos). A maioria das espécies (aproximadamente 67%) foi representada por um único registro, sendo que as demais apresentaram entre 2 e 27 registros, com exceção de *Eukoenenia ferratilis*, com 237 pontos de ocorrência (Figura 1). Dentre as espécies incluídas, quatro são provenientes de coletas realizadas em ambientes epígeos (solo de florestas e matas) e as demais foram coletadas no interior de cavernas. Destas, 23 são troglóbias, estando restritas à ambientes subterrâneos, e 22 são edáficas (habitantes de solo, embora possam também ter sido encontradas em cavernas).

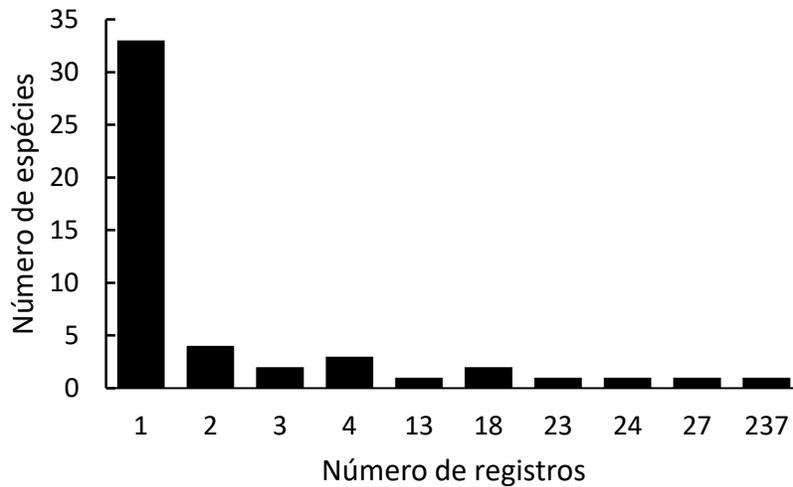


Figura 1. Número de registros das espécies de Palpigradi utilizadas no presente estudo.

Identificação das áreas de endemismo

Neste estudo, a identificação de áreas de endemismo foi feita através do método de Interpolação Geográfica de Endemismos (GIE - Geographical Interpolation of Endemism) proposto por Oliveira *et al.* [25]. Este método é baseado na Interpolação Espacial de Kernel, que é comumente utilizado em Sistemas em Informação Geográficas (GIS). Ele difere dos demais métodos de delimitação de áreas de endemismo (Análise de Parcimônia de Endemicidade - PAE e NDM) principalmente por ser independente de grides. Esta abordagem estima a sobreposição entre a distribuição de espécies através de uma interpolação da região central de distribuição das espécies (centróide) e das zonas de influência definidas a partir da distância entre o centróide e o ponto de ocorrência mais distante de cada espécie [25]. Segundo esses autores, esse método é mais eficaz que os demais por permitir a identificação de áreas de endemismo com bordas onduladas em múltiplas escalas e compostas por mais espécies sinendêmicas do que os outros métodos.

Para a análise, primeiramente a distância entre o centróide e o ponto de ocorrência mais distante de cada espécie foi calculada. Como a maioria das espécies só apresenta um ou poucos registros de ocorrência muito próximos, o valor resultante para essa distância foi de 0 a 10 km para a maioria das espécies. Desta forma, o uso desses valores como base para divisão das espécies em classes, bem como a determinação da área de influência das espécies, como sugerido por Oliveira *et al.* [25], resultaria em uma subestimativa dessas áreas.

Portanto, neste estudo, as espécies foram categorizadas em troglóbias e edáficas. No caso das espécies troglóbias, o valor de distância entre o centróide e o ponto mais distante de distribuição variou de zero (espécies com distribuição pontual) a 53 km. Para as espécies edáficas, esse valor foi de zero a 116 km. O valor máximo de distância para cada categoria foi utilizado como raio de influência de todas as espécies alocadas na respectiva categoria, ou seja, 53 Km e 116 Km para as espécies troglóbias e edáficas, respectivamente.

Para cada categoria, o grau de sobreposição entre as áreas de influência das espécies foi estimado através do algoritmo de Kernel. A área de influência de cada espécie é representada por um valor decrescente partindo do centróide até os limites da área circular. A sobreposição entre as áreas de influência é estimada através da soma dos valores da porção sobreposta, resultando no índice de kernel, que é um indicador do grau de sobreposição da distribuição das espécies.

Após gerar o mapa com as áreas de endemismo para cada categoria, o valor do índice de Kernel foi padronizado entre 0 e 1, e foi produzido um único mapa consenso com áreas de endemismo para os palpígrados brasileiros.

Neste estudo, as áreas de endemismo foram consideradas áreas com limites de distribuição minimamente congruentes de duas ou mais espécies [26]. No entanto, as áreas sem sobreposição de distribuição de espécies foram consideradas por representar, na maioria dos casos, pontos de ocorrência de espécies endêmicas a uma única caverna. Além disso, esses dados podem ser

utilizados em outros estudos que tenham como objetivo identificar áreas de endemismo usando um maior número de grupos taxonômicos.

Resultados

Foram encontradas 18 áreas de endemismo para palpígrados no Brasil distribuídas nos biomas Mata Atlântica, Amazônia, Cerrado e Caatinga, representadas por no mínimo uma e por no máximo 13 espécies. No geral, elas correspondem a pequenas áreas disjuntas, sendo que as áreas de maior extensão geográfica correspondem à áreas A2 (localizada na região Amazônica, representada por 12 espécies) e à área A15 (representada por 13 espécies e localizada entre os biomas Mata Atlântica e Cerrado) (Figura 2, Tabela1).

Estas duas áreas, somadas, representam aproximadamente 51% do total de espécies da ordem encontradas no Brasil. A área A2 apresenta onze espécies edáficas pertencentes aos gêneros *Eukoenenia*, *Leptokoenenia* e *Allokoenenia* e uma espécie troglóbia pertencente a este último gênero, sendo a mais importante em termos de representatividade filogenética. A área A15 apresentou somente espécies do gênero *Eukoenenia*. No entanto, aproximadamente 54% das espécies desta área são troglóbias, e com exceção de uma espécie, cada uma é restrita a uma única caverna.

No total, foram delimitadas duas áreas de endemismo totalmente inseridas na Amazônia, sete no Cerrado, três na Caatinga e quatro na Mata Atlântica. Em uma área de transição entre Caatinga e Mata Atlântica no estado de Pernambuco está localizada a área A4. A área A15, por sua vez, tem sua maior porção inserida na Mata Atlântica, nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Minas Gerais, estendendo-se pela região central deste último estado e atingindo os domínios do Cerrado.

As áreas de endemismos delimitadas distribuem-se em quinze estados brasileiros: Amazonas, Pará, Rio Grande do Norte, Ceará, Pernambuco, Paraíba,

Bahia, Goiás, Minas Gerais, Espírito do Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Os estados de Minas Gerais e Bahia abrigam o maior número de áreas de endemismo, com cinco e quatro áreas, respectivamente, totalmente inseridas em seus territórios.

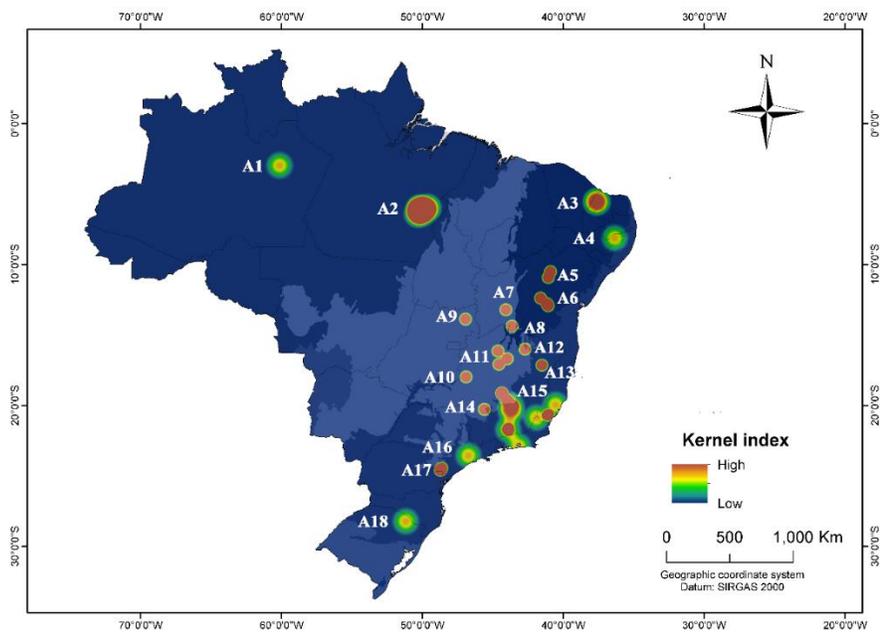


Figura 2. Distribuição das áreas de endemismo de palpígrados identificadas através do uso do método de Interpolação Geográfica de Endemismo nos diferentes biomas brasileiros. Regiões com cores mais quentes indicam maior sobreposição de áreas de ocorrência das espécies ou espécies com distribuição mais restrita (troglóbias).

Tabela 1. Bioma de ocorrência e categoria das espécies sinendêmicas que representam cada área de endemismo. As seguintes abreviações foram utilizadas: AM (Amazônia), CA (Caatinga), MA (Mata Atlântica), CE (Cerrado), E (Edáfica), T (Troglóbia). “Continua”

Espécie	Área de Endemismo	Bioma	Categoria
<i>Eukoenenia janetscheki</i>	A1	AM	E
<i>Eukoenenia</i> sp9	A2	AM	E
<i>Eukoenenia</i> sp10	A2	AM	E
<i>Eukoenenia</i> sp11	A2	AM	E
<i>Eukoenenia</i> sp26	A2	AM	E
<i>Eukoenenia</i> sp27	A2	AM	E
<i>Eukoenenia</i> sp28	A2	AM	E
<i>Allokoenenia</i> sp2	A2	AM	E
<i>Allokoenenia</i> sp3	A2	AM	E
<i>Allokoenenia</i> sp4	A2	AM	T
<i>Allokoenenia</i> sp5	A2	AM	E
<i>Leptokoenenia pelada</i>	A2	AM	E
<i>L. thalassophobic</i>	A2	AM	E
<i>E. potiguar</i>	A3	CA	E
<i>Eukoenenia</i> sp24	A3	CA	E
<i>Eukoenenia</i> sp8	A4	CA/MA	E
<i>Allokoenenia</i> sp.	A5	CA	T
<i>Allokoenenia</i> sp1	A5	CA	T
<i>Eukoenenia</i> sp17	A6	CA	T
<i>Eukoenenia</i> sp25	A6	CA	T
<i>Eukoenenia</i> sp31	A6	CA	T
<i>Eukoenenia</i> sp20	A7	CE	T
<i>Eukoenenia</i> sp23	A8	CE	T
<i>Eukoenenia</i> sp1	A9	CE	T
<i>E. virgemdalapa</i>	A10	CE	T
<i>Eukoenenia</i> sp2	A11	CE	T
<i>Eukoenenia</i> sp14	A11	CE	T
<i>Eukoenenia</i> sp15	A11	CE	T
<i>Eukoenenia</i> sp13	A12	CE	T

Tabela 1. Bioma de ocorrência e categoria das espécies sinendêmicas que representam cada área de endemismo. As seguintes abreviações foram utilizadas: AM (Amazônia), CA (Caatinga), MA (Mata Atlântica), CE (Cerrado), E (Edáfica), T (Troglóbia). “Conclusão”

Espécie	Área de Endemismo	Bioma	Categoria
<i>E. jequitinhonha</i>	A13	MA	T
<i>E. cavatica</i>	A14	CE	T
<i>E. maquinensis</i>	A15	CE	T
<i>E. sagarana</i>	A15	CE	T
<i>Eukoenia</i> sp18	A15	CE	T
<i>Eukoenia</i> sp29	A15	CE	T
<i>Eukoenia</i> sp19	A15	MA	E
<i>E. ferratilis</i>	A15	MA/CE	E
<i>Eukoenia</i> sp21	A15	MA/CE	T
<i>Eukoenia</i> sp5	A15	MA	E
<i>Eukoenia</i> sp12	A15	MA	T
<i>E. roquettei</i>	A15	MA	E
<i>Eukoenia</i> sp6	A15	MA	E
<i>Eukoenia</i> sp7	A15	MA	E
<i>E. spelunca</i>	A15	MA	T
<i>Eukoenia</i> sp4	A16	MA	E

Finalmente, a sobreposição das áreas de endemismos para palpígrados ao mapa hipsométrico do relevo brasileiro mostrou que a maioria das áreas delimitadas, principalmente aquelas suportadas por espécies troglóbias, são coincidentes com áreas de elevada altitude. As exceções correspondem às áreas amazônicas e às porções das áreas localizadas próximo a regiões litorâneas (Figura 3).

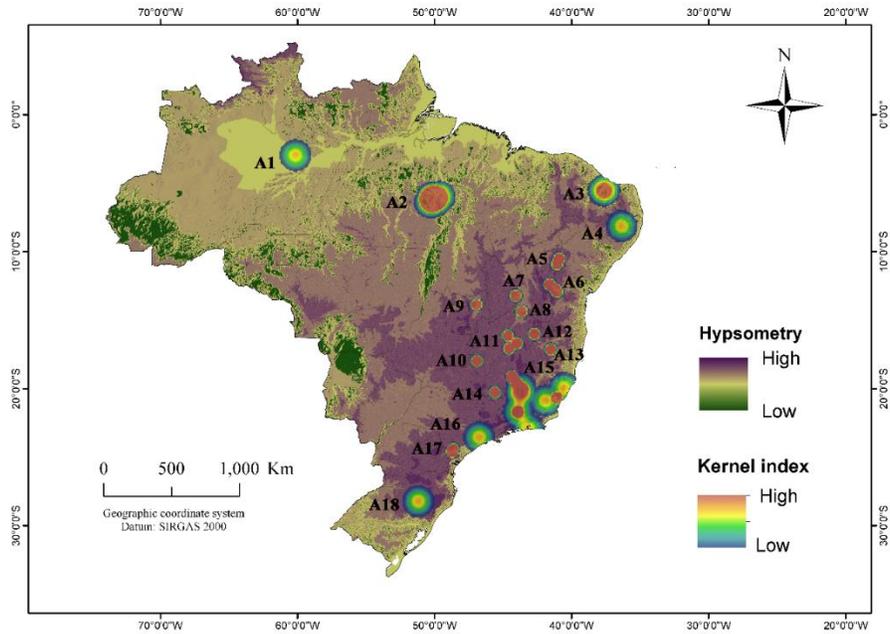


Figura 3. Distribuição das áreas de endemismo de palpígrados em um mapa hipsométrico do relevo brasileiro.

Discussão

Embora diversos trabalhos tenham delimitado áreas de endemismos para diversos táxons no Brasil (e.g., [27-32]), outras metodologias (como PAE e NDM), e diferentes escalas de análise (um único bioma, por exemplo) foram utilizadas. Desta forma, os estudos previamente citados são infelizmente pouco comparáveis aos dados obtidos neste trabalho.

Como a Mata Atlântica é o bioma com maior concentração de estudos biogeográficos, as áreas de endemismo nessa região são mais bem definidas, facilitando comparações. A área A4 delimitada neste estudo é congruente com a área de endemismo denominada “Pernambuco” encontrada para outros grupos, como opilões, mamíferos e pássaros [28,29,31]. Embora parte dela esteja localizada no domínio da Caatinga, ela corresponde a um dos enclaves de floresta tropical encontrados neste bioma [33]. Esses autores, no geral, associam essa área

a um dos refúgios florestais da Mata Atlântica, que correspondem a áreas de florestas úmidas que permaneceram estáveis durante os eventos de oscilações climáticas pretéritas [36,37].

Outra área de endemismo encontrada para palpígrados que pode estar associada a um refúgio florestal é a área A13, que está inserida no grupo de áreas de endemismo GAE 8 encontrado para artrópodes por Hoffmeister & Ferrari [32]. A área A18 é parcialmente congruente à área GAE 11, encontrada no estudo anteriormente citado e à área “Sul” encontrada para aranhas por Oliveira *et al.* [25]. Os primeiros autores relacionam essa área à heterogeneidade climática atual, não havendo ligação clara da área a eventos históricos.

As áreas A16 e A17 correspondem à pequenas áreas incluídas na área conhecida como “Serra do Mar”, encontrada para outros grupos como pássaros, aranhas, opiliões e artrópodes (e.g., [29,25,31,32]). Esta área compreende a porção da Mata Atlântica que se estende do sul do Rio Doce, no Espírito Santo, ao estado de Santa Catarina [29]. A área A15 tem sua maior porção inserida na área Serra do Mar, estendendo-se pelo limite Mata Atlântica/Cerrado na região da Serra do Espinhaço e atingindo áreas de Cerrado na região central de Minas Gerais. A ocorrência de áreas que correspondem à subdivisões da Serra do Mar, como encontrado neste estudo, têm sido associada a eventos geomorfológicos e tectônicos ocorridos desde o Terciário [25,31].

Dentre as áreas delimitadas por Oliveira *et al.* [25] para aranhas na Amazônia, a área Manaus e duas outras áreas (definidas por eles como A83 e A95) são parcialmente coincidentes com as áreas A1 e A2, respectivamente, encontradas para palpígrados. As áreas de endemismo amazônicas, em geral, são frequentemente explicadas por refúgios florestais no passado tendo rios como barreiras atuais à dispersão das espécies [38-40]. A identificação de apenas duas áreas disjuntas encontradas para palpígrados neste bioma está provavelmente associada à intensidade de coletas nestas regiões, o que dificulta explicações mais

precisas. Esta mesma limitação é observada em estudos sobre áreas de endemismo para aranhas e plantas neste bioma [25,41,42].

A Caatinga e o Cerrado são biomas pouco investigados com relação as áreas de endemismo. As áreas encontradas para palpígrados não são congruentes com as anteriormente delimitadas na literatura [25,43-45].

As congruências entre áreas de endemismo relatadas anteriormente podem indicar que processos comuns podem ter limitado várias linhagens de organismos a estas áreas. Dentre esses processos, os mais frequentemente citados para explicar áreas de endemismo são as mudanças climáticas passadas [31,32,46].

Evidências geológicas, paleoclimáticas, paleopalinológicas e biogeográficas indicam que flutuações climáticas afetaram a América do Sul tropical, com períodos mais úmidos alternados a períodos mais secos, acompanhados de variações na temperatura que acarretaram mudanças na distribuição da vegetação [33-36,47-49].

Na Mata Atlântica, os eventos mais antigos associados a áreas de endemismo na literatura estão relacionados ao tectonismo e transgressões marinhas nos vales de alguns rios. O tectonismo favoreceu a formação de uma paisagem bastante complexa, com um mosaico de remascentes de florestas. Primeiramente, ele abriu vales que posteriormente foram transgredidos pelo mar, onde as florestas podem ter sido reduzidas durante os períodos mais secos. Ao mesmo tempo, a elevação de montanhas favoreceu maior umidade nas encostas permitindo que a chuva orográfica mantivesse uma floresta bem desenvolvida, mesmo durante períodos glaciais. Os topos de montanha, por sua vez, experimentaram uma redução na cobertura de florestas [50-52].

Essa hipótese de que as fisionomias florestais foram reduzidas em áreas de Mata Atlântica durante períodos mais secos, estando restritas a algumas áreas capazes de manter a umidade foi corroborada por Carnaval & Moritz [36]. Estes

autores inferiram áreas de refúgios florestais durante do último máximo glacial (há 21.000 anos) baseados em modelagem da distribuição da Mata Atlântica, mostrando que algumas áreas permaneceram permanentemente florestadas. Todas essas áreas associadas a refúgios climáticos mantenedores de umidade podem ter sido importantes para a diversificação de palpígrados nos ambientes epígeos, que são animais higrófilos e têm baixa vagilidade, assim como observado para outros grupos com características semelhantes como opiliões e outros artrópodes [31,32].

As áreas de vegetação aberta no Brasil, como o Cerrado e Caatinga, também sofreram várias modificações climáticas desde o início do Pleistoceno, com alternância entre períodos mais áridos e mais úmidos (e.g., [48, 53-56]). Durante períodos de maior pluviosidade, houve uma expansão das florestas úmidas, gerando corredores de migração entre a Amazônia e a Mata Atlântica através do Cerrado no Sudeste ou através da Caatinga [33,53,54]. A distribuição atual das linhagens troglóbias de Palpigradi no Brasil fornece um indicativo de ampliação da distribuição de espécies amazônicas através dos corredores florestais em momentos de expansão das matas úmidas, permitindo um intercâmbio de espécies entre Mata Atlântica e Amazônia. Uma das evidências desta conexão está relacionada ao fato de que a maioria das espécies troglóbias do gênero *Eukoenenia* encontradas no Cerrado, na Caatinga e na Mata Atlântica apresenta maior similaridade morfológica com as espécies edáficas do Pará quando comparadas às espécies edáficas da Mata Atlântica. Além disso, a ocorrência de espécies do gênero *Allokoenenia* na região leste da Amazônia (área A2) e na região central da Caatinga (área A5) pode fornecer outro indicativo de expansão de florestas úmidas nesta região. Esse gênero até o momento só foi registrado nessas duas áreas no Brasil, sendo que na Caatinga ele é representado por duas espécies troglóbias. Os eventos de retração de florestas em períodos mais secos podem ter sido responsáveis pelo isolamento destas linhagens em cavernas, uma vez que as mudanças climáticas no epígeo não são transferidas na mesma

intensidade para os ambientes hipógeos, cujas regiões mais profundas mantêm-se com temperatura constante e umidade elevada [57-59]. Estes “refúgios subterrâneos” podem ter sido responsáveis pelo surgimento de várias espécies troglóbias no Brasil, assim como observado nas regiões temperadas, onde a ocorrência de palpígrados e muitos outros grupos de invertebrados está limitada às cavernas devido à severidade ambiental externa (e.g. [60-64]).

A presença de áreas de endemismo suportadas por espécies edáficas e troglóbias sinendêmicas que provavelmente não representam grupos irmãos indica que a distribuição atual dessas espécies não pode ser satisfatoriamente explicada por um único evento de oscilação climática passada, mas sim por uma série de fatores históricos e ecológicos, como sugerido para vários táxons [25,31,32,45].

A localização da maior parte de áreas de endemismo suportadas por troglóbios em altitudes mais elevadas pode estar associada à diminuição histórica e atual da temperatura e pluviosidade no topo de montanhas. Estas características ambientais levam à redução da riqueza de plantas e da cobertura vegetal [65], que por sua vez, influenciam nas condições locais de luz, umidade, amplitude da temperatura diária e estabilidade do solo [66, 67]. Portanto, regiões de maior elevação do relevo podem corresponder a um ambiente mais hostil para elementos mais sensíveis da fauna de solo, fazendo com que as cavernas localizadas nestas regiões possam ser fundamentais como abrigo.

É importante salientar que as explicações anteriormente apresentadas são, em parte, especulativas. Estudos sobre as relações filogenéticas internas do grupo, bem como estimativas do tempo de divergência das linhagens brasileiras são essenciais para entender a extensão na qual as flutuações climáticas e consequente mudanças na pluviosidade e na vegetação afetaram a distribuição e diversificação dos palpígrados brasileiros.

Apesar da congruência com algumas áreas já identificadas para outros grupos taxonômicos, a grande descontinuidade das áreas de endemismo identificadas para palpígrados também pode estar relacionada ao fato dos registros do grupo serem bastante esparsos no país. As deficiências de amostragem são reconhecidas em vários trabalhos sobre áreas de endemismo [6,25,32,68] e segundo alguns desses autores, este fato dificulta a interpretação dos possíveis fatores históricos ou atuais que limitam a distribuição das espécies.

Provavelmente novas áreas de endemismo poderão ser elencadas para este grupo à medida que amostragens forem feitas nas regiões Sul, Norte e Centro-Oeste, que foram pouco amostradas. Além disso, novas espécies ou novas ocorrências das espécies já identificadas poderão ser encontradas nas adjacências das áreas aqui indicadas, fazendo com que elas sejam ampliadas ou suportadas por um maior número de espécies.

Pelo menos para as espécies troglóbias, as áreas para potencial dispersão são limitadas pela extensão da rede de espaços subterrâneos interconectados em uma determinada área cárstica. Em termos biogeográficos, áreas cársticas são semelhantes a ilhas, uma vez que são fisicamente isoladas umas das outras por rochas não suscetíveis à ocorrência de cavernas [60,62]. Dessa forma, é esperado que haja pouca sobreposição entre suas áreas de distribuição, resultando em várias espécies localmente endêmicas, como observado neste estudo. Portanto, mesmo com novas amostragens, a área de distribuição dessas espécies continuará bastante restrita.

As espécies edáficas, por sua vez, estão distribuídas no solo de ambientes epígeos e novas amostragens são necessárias para conhecer sua real distribuição. No entanto, como já mencionado anteriormente, é esperado que mesmo as espécies edáficas de Palpigradi tenham distribuições bastante restritas devido à sua limitada capacidade de dispersão e requerimentos de habitat bastante específicos, assim como outros invertebrados de reduzido tamanho corporal

[6,69]. Neste sentido, é importante mencionar que estudos sobre invertebrados edáficos realizados em várias partes do país como Amazônia central, Sul da Bahia, Oeste de Santa Catarina, Piauí e Norte do Rio de Janeiro (e.g., [70-75]) não mencionaram a ocorrência desses aracnídeos.

Além das lacunas amostrais, existem potenciais problemas relacionados ao viés amostral, que influenciam os resultados de análises que utilizam dados de ocorrência de espécies, como a identificação de áreas de endemismo [76,77]. Neste estudo, particularmente, os resultados foram influenciados pelo fato da maior parte do material estudado ser proveniente de coletas realizadas no interior de cavernas. Portanto, a maioria das áreas de endemismo identificadas são coincidentes com áreas que apresentam grande adensamento de cavernas e correspondem a regiões nas quais esses ambientes foram intensamente amostrados. Muitas áreas, por exemplo, estão associadas aos grupos carbonáticos brasileiros como o grupo Bambuí (A7, A8, A9, A10, A11, A14 e parte da A15) ou formações ferríferas (A2, A12 e parte da A15).

O fato das áreas encontradas neste estudo serem coincidentes com áreas de grande ocorrência de cavernas significa que grande parte delas estão inseridas em rochas de interesse econômico e, portanto, fortemente atingidas pela atividade minerária, o que pode colocar muitas das espécies em risco.

Apesar das limitações anteriormente citadas, as áreas de endemismo apresentadas neste estudo representam um primeiro passo para o conhecimento sobre os padrões de distribuição desses animais no país. Expor os problemas associados ao pouco conhecimento sobre esses grupos é também importante para que pesquisadores que se dedicam à investigação das faunas edáfica, lapidícola e cavernícola se tornem atentos à ocorrência desses diminutos invertebrados.

As áreas de endemismo aqui identificadas são indubitavelmente importantes para conservação das espécies dos palpígrados brasileiros. Isto porque nossos resultados mostram áreas suportadas por grande diversidade de

palpígrados, como a área A2, na qual há sobreposição de espécies pertencentes a três gêneros diferentes. Além disso, indicam áreas com ocorrência de espécies troglóbias sinendêmicas.

Em um cenário onde prioridades para conservação devem ser elencadas, a área A15 merece destaque. Como a área A2 é suportada predominantemente por espécies edáficas, que podem apresentar uma distribuição bem mais ampla pela floresta Amazônica, a área A15, que apresenta várias espécies troglóbias, deve ser considerada como prioritária para conservação do grupo. Como a legislação brasileira atual permite a supressão de cavernas e a presença de espécies troglóbias é um atributo biológico que assegura a preservação desses ambientes, os resultados aqui apresentados têm implicações diretas para preservação dessas espécies e seus habitats.

Agradecimentos

Nossos agradecimentos à Rafael Cardoso pela ajuda na confecção dos mapas e ao Dr. Ubirajara de Oliveira pelo auxílio na aplicação da metodologia para geração de áreas de endemismo. Aos pesquisadores e/ou curadores Dr. Ricardo Otti, Dr. Ricardo Pinto da Rocha e Dr. Augusto Loureiro Henriques pelo envio de espécimes depositados em coleções brasileiras. À CAPES e FAPEMIG pelas bolsas de estudos e finalmente à toda equipe do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea pelo empenho na procura de espécimes de Palpigradi em cavernas brasileiras.

Referências

1. Wilson EO (1987) The Little Things That Run the World (The Importance and Conservation of Invertebrates). *Conservation Biology* 1(4):344-346.

2. Diniz-Filho JAF, De Marco JRP, Hawkins BA (2010) Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* 3:172-179.
3. Vicente F (2010) Micro-invertebrates conservation: forgotten biodiversity. *Biodiversity Conservation* 19:3629-3634.
4. Cardoso P, Erwin TL, Borges PAV, New TR (2011) The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144: 2647-2655.
5. Hawksworth DL (2011) Biodiversity and conservation of insects and other invertebrates. *Biodiversity Conservation* 20:2863-2866.
6. Moir ML, Brennan KEC, Harvey MS (2009). Diversity, endemism and species turnover of millipedes within the south-western Australian global biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography* 36:1958-1971.
7. Donaldson MR, Burnett NJ, Braun DC, Suski CD, Hinch SG, Cooke SJ, Kerr JT (2016) Taxonomic bias and international biodiversity conservation research. *FACETS* 1:105-113.
8. Harvey MS (2002) The neglected cousins: what do we know about the smaller arachnid orders? *The Journal of Arachnology* 30:357-372.
9. Shultz JW (2007) A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 221-265.
10. Dunlop JA, Alberti G (2008) The affinities of mites and ticks: a review. *J Zool Syst Evol Res* 46(1): 1-18.
11. Pepato AR, Rocha CEF, Dunlop JA (2010) Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology* 10:1–23.
12. Souza MFVR, Ferreira, RL (2013). Two new species of the enigmatic *Leptokenenia* (Eukoeneriidae: Palpigradi) from Brazil: first record of the genus outside intertidal environments. *PLoS ONE* 8(11):1-18.
13. Condé B (1996) Les palpigrades, 1885–1995: acquisitions et lacunes. *Revue Suisse de Zoologie, hors-série* 1:87-106.

14. Barranco P, Mayoral JG (2014) New palpigrades (Arachnida, Eukoeneriidae) from the Iberian Peninsula. *Zootaxa* 3826(3):544-562.
15. Christian E (2014) A new *Eukoeneria* species from the Caucasus bridges a gap in the known distribution of palpigrades (Arachnida: Palpigradi). *Biologia* 69(12):1701-1706.
16. Souza MFVR, Ferreira RL (2016) Two new troglomorphic palpigrades (Palpigradi: Eukoeneriidae) from Brazil. *Zootaxa* 4171(2):59-64.
17. Engel MS, Breitung LCV, Cai C, Alvarado M, Azar D, Huang D (2016) The first Mesozoic microwhip scorpion (Palpigradi): a new genus and species in mid-Cretaceous amber from Myanmar. *The Science of Nature* 103(19):1-7.
18. Smrž J, Kováč Ľ, Mikeš J, Lukešová A (2013) Microwhip Scorpions (Palpigradi) Feed on Heterotrophic Cyanobacteria in Slovak Caves - A Curiosity among Arachnida. *PLoS ONE* 8(10):1-5.
19. Giribet G, McIntyre E, Christian E, Espinosa L, Ferreira RL, Francke ÓF *et al.* (2004) The first phylogenetic analysis of Palpigradi (Arachnida) – the most enigmatic arthropod order. *Invertebrate Systematics* 28: 350–360.
20. Giribet G, Edgecombe GD, Wheeler WC, Babbitt C (2002) Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18:5-70.
21. Regier JC, Shultz JW, Zwick A, Hussey A, Ball B, Wetzer R *et al.* (2010) Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463:1079-1083.
22. Souza MFVR, Ferreira RL (2010) *Eukoeneria* (Palpigradi: Eukoeneriidae) in Brazilian caves with the first troglomorphic palpigrade from South America. *J Arachnol* 38:415-424.
23. Christian E, Christophoryová J (2013) *Eukoeneria florenciae* (Arachnida: Palpigradi): Lessons from a newcomer to Central Europe and the island of Tenerife. *Biologia* 68(6): 1182-1188.
24. Mayoral JG (2015) Orden Palpigradi. *Revista electrónica IDE@ - SEA*, nº 10 (30-06-2015):1-9. Ibero Diversidad Entomológica @ccesible.

25. Oliveira U, Brescovit AD, Santos AJ (2015) Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation. *PLoS ONE* 10(1): 1-18.
26. Platnick NI (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: unnumbered.
27. Silva JMC, Oren DC (1996) Application of parsimony analysis of endemism (PAE) in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59(4):427-437.
28. Costa LP, Leite YLR, da Fonseca GAB, da Fonseca MT (2000) Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4b):872-881.
29. Silva JMC, Souza MC, Castelleti CHM (2004) Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecol. Biogeogr.* 13(1):85-92.
30. Sigrist MS, Carvalho CJB (2008) Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemism (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica* 8(4):33-42.
31. Da Silva MB, Pinto-da-Rocha R, Souza AM (2015) A protocol for delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distribution data. *Cladistics* 31:692-705.
32. Hoffmeister CH, Ferrari A (2016) Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemism analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 119:126-144.
33. Santos AMM, Cavalcanti DR, Silva JMC, Tabarelli M (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34:437-446.
34. Baker PA, Seltzer GO, Fritz SC, Dunbar RB, Grove MJ, Tapia PM *et al.* (2001) The History of South American Tropical Precipitation for the Past 25,000 Years. *Papers in the Earth and Atmospheric Sciences* 291 (5504):640-643.
35. Costa LP (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30:71-86.

36. Carnaval AC, Moritz C (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35:1187-1201.
37. Porto TJ, Carnaval AC, da Rocha PLB (2013) Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions* 19:330-340.
38. Haffer J (1969) Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science, New Series* 165(3889): 131-137.
39. Haffer J, Prance GT (2002) Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados* 16: 175–206.
40. Goldani A, Carvalho GS, Bicca-Marques JC (2006) Distribution patterns of Neotropical primates (Platyrrhini) based on Parsimony Analysis of Endemicity. *Brazilian Journal of Biology* 66:61-74.
41. Nelson BW, Ferreira CAC, da Silva MF, Kawasaki ML (1990) Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714–716.
42. Hopkins MJG (2007) Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 34:1400-1411.
43. Simon MF, Proença C (2000) Phytogeographic patterns of Mimosa (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism? *Biological Conservation*, 96:279–296.
44. Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M (2011) Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science* 4:276-286.
45. Azevedo JAR, Valdujo PH, Nogueira CC (2016) Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography*.
46. Silva SM, Moraes-Barros N, Ribas CC, Ferrand N, Morgante JS (2012) Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate

components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 107:39-55.

47. Saia SEMG, Pessenda LCR, Gouveia SEM, Aravena R, Bendassolli JA (2008) Last glacial maximum (LGM) vegetation changes in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Quaternary International* 184:195-201.
48. Barros LFP, Lavarini C, Lima LS, Magalhães-Júnior AP (2011) Síntese dos cenários paleobioclimáticos do quaternário tardio em Minas Gerais/Sudeste do Brasil. *Revista Sociedade e Natureza* 23(3):371-386.
49. Cheng H, Sinha A, Cruz FW, Wang X, Edwards LR, d'Horta FM *et al.* (2013) Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature Communications* 4(1411):1-6.
50. Almeida FFM, Carneiro CDR (1998) Origem e evolução da Serra do Mar. *Rev. Bras. Geoc.* 28: 135–150.
51. Saadi A (1993) Neotectônica da plataforma brasileira. *Geonomos* 1:1-15.
52. Suguio K, Angulo RJ, Carvalho AM, Corrêa, ICS, Tomazelli LJ, Willwock JA, Vital H (2005). Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. In: Souza CRG, Suguio K, Oliveira AMS, Oliveira Pe, editors. *Quaternário do Brasil*. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário, Holos Editora, Ribeirão Preto, pp. 114–129.
53. Auler AS, Smart PL (2001) Late Quaternary Paleoclimate in Semiarid Northeastern Brazil from U-Series Dating of Travertine and Water-Table Speleothems. *Quaternary Research* 55:159-167.
54. Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli P, Smart PL, Richards DA (2004) Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19(7):693-701.
55. Wang X, Auler AS, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL *et al.* (2004) Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* 432:740-743.
56. Cruz FW, Vuille M, Burns SJ, Wang X, Cheng H, Werner M *et al.* (2009) Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. *Nature Geoscience* 2:210-214.

57. Barr TC, Kuehne RA (1971) Ecological studies in the Mammoth Cave system of Kentucky. II. The ecosystem. *Ann. Speleol.* 26:47-96.
58. Lobo HAS, Perinotto JAJ, Poudou S (2009) Análise de agrupamentos aplicada à variabilidade térmica da atmosfera subterrânea: contribuição ao zoneamento ambiental microclimático de cavernas. *Revista de estudos ambientais* 11(1):22-35.
59. Tobin BW, Benjamin TH, and Benjamin FS (2013) Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. *International Journal of Speleology* 42:203-214.
60. Christman MC, Culver DC, Madden MK, White D (2005) Patterns of endemism of the eastern North American cave fauna. *Journal of Biogeography* 32:1441-1452.
61. Gnaspini, P (1997) Climatic fluctuations and tropical troglobitic evolution. *International Journal of Speleology* 26:33-36.
62. Holsinger JR (2005) Vicariance and Dispersalist Biogeography. In: Culver DC, White WB, editors. *Encyclopaedia of Caves*, Elsevier Academic Press, Oxford, 591-599.
63. Culver DC (1982) *Cave life*. Cambridge, Harvard University, 189 p.
64. Culver DC (2016) Karst environment. *Zeitschrift für Geomorphologie* 60(2):103-117.
65. Steinbauer MJ, Field R, Grytnes JA, Trigas P, Ah-Peng C, Attorre F *et al.* (2016) Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography* 25(9): 1097–1107.
66. Guisan A, Theurillat JP, Kienast, F (1998) Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 9: 65–74.
67. Maggini R, Guisan A, Cherix D (2002) A stratified approach for modeling the distribution of a threatened ant species in the Swiss National Park. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2117–2141.

68. Coelho LA, Molineri C, Dos Santos DA, Ferreira PSF (2016) Biogeography and areas endemism of *Prepops* Reuter (Heteroptera: Miridae). *Revista de Biología Tropical* 64(1):17-31.
69. Yeates DK, Bouchard P, Monteith GB (2002) Patterns and levels of endemism in the Australian wet tropics rainforest: evidence from flightless insects. *Invertebrate Systematics*, 16:605-619.
70. Couceiro SRM, Hamada N, Ferreira RLM, Forsberg BR, Silva JO (2007) Domestic Sewage and Oil Spills in Streams: Effects on Edaphic Invertebrates in Flooded Forest, Manaus, Amazonas, Brazil. *Water, Air and Soil Pollution* 180: 249-259.
71. Santos EMR, Franklin E, Luizão FJ (2008) Litter manipulation and associated invertebrate fauna in secondary forest, central Amazonia, Brazil. *Acta Oecologica* 34:274–284.
72. Moço MKS, da Gama-Rodrigues EF, da Gama-Rodrigues AC, Machado RCR, Baligar VC (2009) Soil and litter fauna of cacao agroforestry systems in Bahia, Brazil. *Agroforestry Systems* 76:127-138.
73. Luz RA, Fontes LS, Cardoso SRS, Lima, EFB (2013) Diversity of the Arthropod edaphic fauna in preserved and managed with pasture areas in Teresina-PiauÍ-Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 73(3):483-489.
74. Manhães CMC, Gama-Rodrigues EF, Moço MKS, Gama-Rodrigues AC (2013) Meso and macrofauna in the soil and litter of leguminous trees in a degraded pasture in Brazil. *Agroforestry Systems* 87:993-1004.
75. Baretta D, Bartz MLC, Fachini I, Anselmi R, Zortéa T, Baretta CRDM (2014) Soil fauna and its relation with environmental variables in soil management systems. *Revista Ciência Agronômica* 45(5):871-879.
76. Casagrande MD, Roig-Juñent S, Szumik CA (2009). Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con Carabidae (Coleoptera: Insecta) de América del Sur austral. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 82:17-42.
77. Oliveira U, Paglias AP, Brescovit AD, Carvalho CJB, Silva DP, Rezende DT *et al.* (2016) The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Diversity and Distributions* 22(12):1232-1244.

ARTIGO 3

**ÁREAS FAVORÁVEIS À OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES EDÁFICAS DE
EUKOENENIA (PALPIGRADI: ARACHNIDA) NO MUNDO**

O artigo foi redigido conforme as normas do periódico "*Biotropica*",
ISSN: 1744-7429 (versão preliminar)

**Áreas favoráveis à ocorrência de espécies edáficas de *Eukoenenia*
(Palpigradi: Arachnida) no mundo**

Maysa Fernanda Villela Rezende Souza¹ & Rodrigo Lopes Ferreira²

1 Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada da Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

2 Centro de estudos em Biologia Subterrânea, Setor de Zoologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Resumo. Registros de palpígrados edáficos do gênero *Eukoenenia* foram compilados da literatura e de coleções com o objetivo de identificar áreas potencialmente favoráveis à ocorrência de espécies deste gênero no mundo. Para este propósito, foi utilizado o software MaxEnt, cujo algoritmo prediz a distribuição de áreas adequadas a um determinado táxon através de dados de ocorrência das espécies e parâmetros ambientais relacionados à temperatura, precipitação e altitude da área geográfica na qual se pretende modelar. Para a construção do primeiro modelo (modelo 1), as espécies *E. florenciae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis*, foram excluídas, por estarem distribuídas em mais de um continente e serem provavelmente dispersadas por ação humana. No segundo modelo, a ocorrência dessas espécies foi considerada. O mapa obtido para o modelo 1 mostra que as regiões de maior adequabilidade encontram-se entre os trópicos, principalmente na parte central da África, nas Américas do Sul e Central e no sudeste asiático. Além disso, algumas áreas na região Mediterrânea e na Oceania também são favoráveis. As áreas de adequabilidade ambiental preditas para *Eukoenenia* considerando-se todos os registros de espécies edáficas do gênero (modelo 2) apresentam distribuição semelhante à encontrada para o outro modelo, como algumas áreas tendo sua extensão modificada. Também foi observado do que os pontos de ocorrência das espécies *E. florenciae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis* apresentam uma elevada congruência com regiões indicadas como ambientalmente favoráveis para ocorrência do gênero em ambos os modelos. No entanto, o modelo 2, no qual os pontos de ocorrência dessas espécies foram incluídos no processo de modelagem, foi capaz de prever com uma acurácia ainda maior a ocorrência de espécies introduzidas, mostrando-se ser o ideal quando se deseja modelar áreas para potencial dispersão dessas espécies. As áreas adequadas para ocorrência de palpígrados edáficos do gênero *Eukoenenia* apresentadas neste estudo devem ser consideradas como prioritárias para investigação na tentativa de se obter novos espécimes do grupo para pesquisas futuras, principalmente estudos ecológicos e moleculares. Ao mesmo tempo, estas áreas podem ser consideradas favoráveis ao estabelecimento de populações de espécies introduzidas,

ressaltando-se a importância de um maior controle da fauna de invertebrados associada a substratos transportados especialmente junto a plantas.

Palavras-chave: Distribuição potencial. Macroecologia. Espécies introduzidas.

Introdução

A ordem Palpigradi é composta por aracnídeos anoftálmicos e despigmentados que apresentam o corpo de tamanho reduzido (em média 2 milímetros de comprimento) e possuem um flagelo formado por vários segmentos na extremidade do opistossoma. Normalmente são encontrados sob rochas e troncos, na serrapilheira e em cavernas (Condé 1996, Adis *et al.* 1997, 1999). Vivem frequentemente em fissuras do solo onde as condições térmicas e hídricas são constantes, distribuindo-se desde a superfície até aproximadamente um metro de profundidade. Existem, ainda, palpígrados intersticiais marinhos do gênero *Leptokoenenia* ocorrendo nas areias das praias do Mar Vermelho e Congo (Mayoral & Barranco 2002, Harvey 2003).

A distribuição mundial do grupo tem seus limites entre 48°N e 40°S, estando bem representado em regiões intertropicais. Esses organismos tornam-se progressivamente escassos em regiões próximas aos polos e a maioria das espécies setentrionais está confinada às cavernas (Condé & Adis 2002, Condé 1996). Portanto, a origem intertropical do grupo pode ser deduzida a partir de sua distribuição geográfica atual, preferência térmica e exigência hídrica (Condé 1996, Mayoral & Barranco 2002).

Atualmente existem aproximadamente 100 espécies de palpígrados descritas (Harvey 2003, Mayoral 2015, Souza & Ferreira 2016), dentre as quais 80% pertencem ao gênero *Eukoenenia*, que corresponde também ao gênero mais bem distribuído (Souza & Ferreira 2013). As demais espécies descritas se distribuem em cinco gêneros - *Koeneniodes* (oito espécies), *Prokoenenia* (seis espécies), *Leptokoenenia* (cinco espécies), *Allokoenenia* (uma espécie) e *Triadokoenenia* (uma espécie) – que apresentam poucos pontos de ocorrência restritos a algumas regiões do mundo (Harvey 2003).

Considerando-se apenas *Eukoenenia*, 50% das espécies estão restritas às cavernas, a maioria delas sendo registrada em uma única localidade. As espécies

de solo, no geral, também são conhecidas de poucas localidades, com metade das espécies apresentando um único registro de ocorrência. No caso das espécies troglóbias, a distribuição conhecida é provavelmente a distribuição real (para a maioria das espécies), uma vez que esses organismos tendem a apresentar distribuição bastante restrita e têm limitada possibilidade de dispersão (Christman *et al.* 2005, Holsinger 2005). No entanto, para espécies edáficas, pode-se considerar uma distribuição subestimada devido às lacunas de amostragem, embora muitas dessas espécies provavelmente também tenham requerimentos específicos de habitat e limitada habilidade de dispersão.

As espécies *Eukoenenia florenciae*, *Eukoenenia hanseni* e *Eukoenenia mirabilis* correspondem à exceções dentro da Ordem. Tais espécies ocorrem em mais de um continente, tendo sido possivelmente dispersadas por ação antrópica de forma não intencional. Além da ampla distribuição, a ocorrência dessas espécies em habitats sinantrópicos como jardins botânicos e plantações (*e.g.*, Remy 1942, 1956, 1961) indicam uma provável dispersão associada ao substrato de plantas. *E. florenciae* e *E. hanseni* foram descritas do Texas (Rucker 1903) e do México (Silvestri 1913) respectivamente, e provavelmente são nativas deste últimos país, uma vez que apresentam muita semelhança morfológica entre si e com a espécie mexicana *Eukoenenia chilanga*. *E. florenciae* é uma espécie partenogenética que atingiu uma ampla distribuição mundial, tendo sido registrada em outras partes dos Estados Unidos (Louisiana e Havaí), nas ilhas Canárias (Tenerife), Eslováquia, França, Austrália, Colômbia, Paraguai, Argentina e Nepal (Remy 1940, 1961, 1962, Condé 1984, 1988, Walter & Condé 1997, Christian & Christophoryová 2013). *E. hanseni*, da mesma forma, apresenta vários registros fora do México, incluindo Marrocos, Madagascar, Egito, Bermudas, La Réunion e Ilhas Maurício (Remy 1948a, 1949, 1950, 1952a, 1958, Condé 1972). *E. mirabilis* foi descrita da Sicília (Itália) (Grassi & Calandruccio 1885) e têm sido citada em várias localidades da região mediterrânea

(na Europa e na África) e de outras regiões do mundo como Chile, Austrália, África do Sul, Madagascar, Ilhas Baleares, Madeira, Ilhas Canárias e Israel (Remy 1948b, 1950, 1951, 1952b, 1956, 1957, Condé 1955, 1974, 1979, 1981, 1987, 1991, Broza *et al.* 1993, Harvey *et al.* 2006). Esta espécie é provavelmente nativa de alguma área na região mediterrânea devido à co-ocorrência com *Eukoենenia berleseii* (uma espécie morfológicamente muito similar), em algumas porções da sua distribuição. No entanto, é quase impossível de ser determinar a área de distribuição natural de *E. mirabilis* no Mediterrâneo, uma vez que os vários séculos de comércio marítimo na região provavelmente intensificaram a dispersão destes pequenos animais de solo além de sua área de distribuição original (Harvey *et al.* 2006).

Neste cenário de desconhecimento sobre a real distribuição de muitas espécies, algumas técnicas de modelagem podem reduzir as lacunas de informação, permitindo que os pontos de ocorrência sejam utilizados para avaliar quais regiões são adequadas à ocorrência dessas espécies com base em variáveis como condições climáticas e topográficas, por exemplo (Diniz-Filho *et al.* 2010, Cardoso *et al.* 2011). Além disso, elas podem prever áreas para potencial invasão de espécies baseadas em seus requerimentos ambientais (*e.g.*, Peterson 2005, Loo *et al.* 2007, Estrada-Peña *et al.* 2007, Roura-Pascual *et al.* 2009, Beaumont *et al.* 2009, Capinha & Anastácio 2011, Larson & Olden 2012).

Embora essas análises normalmente sejam feitas a nível de espécie, sendo muitas vezes consideradas como modelagem de nicho por serem baseadas em variáveis climáticas em ampla escala (conceito de nicho de Grinnell) (Guisan & Thuiller 2005, Soberón 2007, Hirzel & Le Lay 2008), alguns autores têm adotado a prática de expandir essas análises para grupos inteiros como gêneros e táxons mais elevados (*e.g.*, Giribet *et al.* 2012, Bernardi 2015, Vasconcelos *et al.* 2013, Iniesta & Ferreira 2014, Christman *et al.* 2016). Este procedimento tem sido adotado devido à dificuldade de se estudar padrões macroecológicos em grupos

cuja maioria das espécies apresenta escassos registros de ocorrência, inviabilizando a obtenção de modelos de elevada acurácia das suas distribuições potenciais em nível global (Hirzel & Le Lay 2008, Giribet *et al.* 2012). Portanto, esta abordagem pode ser bastante útil para avaliar as áreas com condições climáticas favoráveis para a presença de grupos com limitada disponibilidade de dados de distribuição como os palpígrados.

Dessa forma, o presente estudo tem o objetivo de modelar a distribuição potencial de espécies edáficas de palpígrados do gênero *Eukoenenia* no mundo, além de verificar se os registros das espécies invasoras são coincidentes com esses habitats.

Metodologia

Para a análise de adequabilidade ambiental foi utilizado um algoritmo que prediz a distribuição de áreas ambientalmente adequadas a um determinado táxon. Esse método utiliza 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).

Dados de ocorrência de espécies

O modelo de adequabilidade ambiental para o gênero *Eukoenenia* foi gerado através de dados de presença das espécies (ocorrências verdadeiras), já que as ausências podem refletir deficiência amostral ou coletas realizadas de forma inadequada ou insuficiente. Além disso, foram consideradas apenas espécies edáficas do gênero *Eukoenenia* na análise, uma vez que as espécies troglóbias (restritas à cavernas) não necessariamente possuem sua distribuição relacionada às condições ambientais atuais do ambiente epígeo, já que as cavernas compreendem ambientes estáveis, com características muitas vezes bastante distintas das vigentes em superfície.

Os dados de ocorrência de cada espécie do gênero foram obtidos através da literatura e através do banco de dados da coleção de Aracnídeos do Departamento de Artrópodes II do Museu de História Natural de Genebra. No caso em que as coordenadas geográficas não estavam disponíveis nos trabalhos, os pontos de ocorrência das espécies foram determinados a partir de locais de referência (cidade, vila ou unidade de conservação, por exemplo) citados pelo autor. Ocorrências dúbias e imprecisas não foram utilizadas na análise. As espécies identificadas como *cf.* na literatura foram consideradas como pertencentes à espécie correspondente.

As coordenadas de ocorrência das espécies brasileiras não descritas foram obtidas através da consultas do banco de dados das seguintes instituições depositárias: Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA, Universidade Federal de Lavras), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB/RS) e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Os espécimes depositados nestas coleções foram identificados a nível de gênero segundo a chave de Rowland & Sissom (1980) e separadas em morfoespécies.

No total, foram compilados e utilizados 676 registros de ocorrência de espécies edáficas do gênero *Eukoenenia* provenientes de 39 países, incluindo 41 espécies formalmente descritas e 15 ainda não descritas.

Variáveis ambientais

As variáveis bioclimáticas utilizadas neste estudo foram obtidas no banco de dados do WorldClim (<http://www.worldclim.org>), com uma resolução espacial de 5 arc-minutes. Este banco de dados fornece um conjunto de 19 variáveis bioclimáticas (tabela 1) baseadas em interpolação das medidas de precipitação e temperatura feitas por estações climáticas do mundo todo entre os anos de 1950 e

2000 (Hijmans *et al.* 2005). A variável altitude foi obtida no banco de dados do U. S. Geological Survey's Hydro-K na mesma resolução espacial.

Para evitar problemas relacionados à multicolinearidade entre as vinte variáveis ambientais utilizadas, foi realizada uma análise de correlação de Spearman (uma vez que os dados não apresentam distribuição normal) no software *Statistica*, com os valores de cada uma delas para os pontos de ocorrência das espécies utilizadas neste estudo (tabela 2). Quando a correlação de um par de variáveis excedeu 0.8, a variável mais relevante de acordo com os prováveis requerimentos das espécies foi selecionada. Portanto, elas foram sendo eliminadas de forma que o subconjunto selecionado fosse constituído por variáveis não correlacionadas ou com baixa correlação entre si (tabela 3). Ao fim, oito variáveis foram selecionadas: Bio 3 (Isotermalidade), Bio6 (Temperatura máxima no mês mais quente), Bio5 (Temperatura mínima no mês mais frio), Bio16 (Precipitação no quarto mais úmido), Bio19 (Precipitação no quarto mais frio), Bio17 (Precipitação no quarto mais seco), Bio2 (Amplitude média da temperatura diurna) e Alt (altitude).

TABELA 1. Variáveis climáticas disponíveis no WordClim e seus códigos.

Código	Variável
Bio 1	Temperatura média anual
Bio 2	Variação da temperatura média diurna (Média mensal)
Bio 3	Isotermalidade (BIO2/BIO7) (* 100)
Bio 4	Sazonalidade da temperatura (desvio padrão *100)
Bio 5	Temperatura máxima do mês mais quente
Bio 6	Temperatura mínima do mês mais frio
Bio 7	Variação da temperatura anual (BIO5-BIO6)
Bio 8	Temperatura média do quarto mais úmido
Bio 9	Temperatura média do quarto mais seco
Bio 10	Temperatura média do quarto mais quente
Bio 11	Temperatura média do quarto mais frio
Bio 12	Precipitação anual
Bio 13	Precipitação no mês mais úmido
Bio 14	Precipitação no mês mais seco
Bio 15	Sazonalidade da precipitação (Coeficiente de variação)
Bio 16	Precipitação no quarto mais úmido
Bio 17	Precipitação no quarto mais seco
Bio18	Precipitação no quarto mais quente
Bio 19	Precipitação no quarto mais frio

TABELA 2. Resultado da correlação de Spearman entre as variáveis ambientais obtidas no Worldclim. Os valores em negrito indicam correlações não significativas e valores assinalados em cinza indicam correlações significativas acima de 80%.

	Bio19	Bio18	Bio17	Bio16	Bio15	Bio14	Bio13	Bio12	Bio11	Bio10	Bio9	Bio8	Bio7	Bio6	Bio5	Bio4	Bio3	Bio2	Bio1	Alt
Bio19	1																			
Bio18	-0.3	1																		
Bio17	0.65	0.22	1																	
Bio16	-0.07	0.77	0.29	1																
Bio15	-0.74	0.32	-0.68	0.26	1															
Bio14	0.57	0.28	0.96	0.34	-0.61	1														
Bio13	-0.17	0.81	0.22	0.97	0.35	0.26	1													
Bio12	0.14	0.68	0.51	0.9	-0.02	0.55	0.85	1												
Bio11	0.04	0.11	0.14	0.3	0.06	0.19	0.25	0.38	1											
Bio10	0.3	-0.41	0.03	-0.21	-0.27	0.03	-0.27	-0.09	0.63	1										
Bio9	0.52	-0.62	0.06	-0.32	-0.41	0.01	-0.39	-0.21	0.43	0.82	1									
Bio8	0	0.12	0.16	0.26	0.04	0.22	0.21	0.34	0.94	0.68	0.36	1								
Bio7	-0.11	-0.41	-0.26	-0.6	-0.06	-0.28	-0.56	-0.65	-0.52	-0.05	-0.03	-0.41	1							
Bio6	0.06	0.07	0.09	0.29	0.07	0.14	0.25	0.37	0.92	0.59	0.42	0.84	-0.67	1						
Bio5	0.26	-0.47	0	-0.24	-0.24	0	-0.3	-0.12	0.59	0.95	0.8	0.63	0.09	0.49	1					
Bio4	0.09	-0.39	-0.12	-0.65	-0.23	-0.17	-0.62	-0.65	-0.64	-0.07	-0.03	-0.5	0.74	-0.63	-0.06	1				
Bio3	-0.06	0.3	0.1	0.47	0.19	0.17	0.42	0.49	0.72	0.19	0.1	0.61	-0.48	0.58	0.23	-0.82	1			
Bio2	-0.54	0.16	-0.37	0	0.41	-0.28	0.04	-0.08	0.14	-0.05	-0.29	0.17	0.41	-0.11	0.1	-0.04	0.36	1		
Bio1	0.05	0.03	0.1	0.22	0.03	0.15	0.17	0.31	0.97	0.76	0.5	0.96	-0.42	0.88	0.71	-0.53	0.64	0.17	1	
Alt	-0.56	0.59	-0.2	0.43	0.49	-0.13	0.48	0.29	-0.28	-0.74	-0.81	-0.33	-0.08	-0.31	-0.67	-0.23	0.17	0.44	-0.37	1

TABELA 3. Valores de correlação entre as variáveis selecionadas para compor o modelo de adequabilidade ambiental para as espécies edáficas do gênero *Eukoenenia*. Os valores em negrito indicam correlações não significativas.

	Bio19	Bio17	Bio16	Bio6	Bio5	Bio3	Bio2	Alt
Bio19	1.00							
Bio17	0.65	1.00						
Bio16	-0.07	0.29	1.00					
Bio6	0.06	0.09	0.29	1.00				
Bio5	0.26	0.00	-0.24	0.49	1.00			
Bio3	-0.06	0.10	0.47	0.58	0.23	1.00		
Bio2	-0.54	-0.37	0.00	-0.11	0.10	0.36	1.00	
Alt	-0.56	-0.20	0.43	-0.31	-0.67	0.17	0.44	1.00

Modelagem dos habitats adequados

Os modelos que predizem a probabilidade de condições ambientais adequadas à ocorrência de espécies edáficas do gênero *Eukoenenia* foram gerados através do software MaxEnt (Maximum entropy modelling), versão 3.3.3K. De acordo com este método, a distribuição de uma espécie é estimada por meio do encontro da distribuição de máxima entropia. Ou seja, a probabilidade de distribuição é uniforme (alta entropia) dadas as restrições das variáveis ambientais (Franklin 2009).

Este software foi escolhido por apresentar melhor performance quando comparado a outros métodos para modelar a distribuição de espécies, além de aceitar apenas dados de presença e pequeno número de pontos de ocorrência (Elith *et al.* 2006).

As variáveis bioclimáticas anteriormente selecionadas foram utilizadas como preditoras e o algoritmo escolheu as variáveis mais importantes através das regularização das configurações padrão do software.

As seguintes modificações foram feitas em relação a configuração padrão do software: regularização multiplicador = 1; máximo de interações = 2.000;

convergence threshold = 10^{-5} ; número máximo de *background points* (pontos de pseudo-ausência) = 30.000. O formato de saída escolhido foi o logístico (fornece uma estimativa entre 0 e 1 de probabilidade de presença) e regra de limite aplicada por meio do mínimo ponto de presença. Para validação do modelo foi utilizado o teste de validação cruzada (*crossvalidate test*), que seleciona pontos de treino (75% dos pontos) e de teste (25% dos pontos) de forma aleatória durante a análise (Phillips & Dudík 2008). Foi selecionado um modelo médio obtido a partir de 15 repetições deste teste.

Foram gerados dois modelos médios segundo a metodologia anteriormente descrita: um primeiro modelo, excluindo os pontos de ocorrência das espécies que provavelmente tiveram sua dispersão influenciada por ação antrópica (*E. florenaciae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis*), chamado de Modelo 1, no qual foram utilizados 388 pontos de ocorrência, e um segundo modelo, considerando o registro de todas as espécies edáficas de *Eukoենenia*, denominado de Modelo 2, no qual todos os 676 pontos de ocorrência compilados neste estudo foram utilizados. É importante ressaltar que as áreas de ocorrência nativa das três espécies de ampla distribuição mundial não foram utilizadas no Modelo 1 devido à grande dificuldade de se estabelecer com certeza suas regiões de origem.

A área sob a curva (*AUC – area under the curve*) das características de operação do receptor (*ROC - receiver operator characteristic*) foi utilizada como medida de performance do modelo. O AUC pode ser interpretado como a probabilidade de predição correta da presença de uma espécie em uma célula de grade geográfica selecionada aleatoriamente. O valor de AUC varia tipicamente entre 0,5 e 1. Se o valor é próximo de 0,5, a performance do modelo gerado não é melhor do que esperada em um modelo aleatório. Se o valor é igual a 1, o modelo fornece um ajuste perfeito (van Erkel & Pattynama 1998). O valor médio de AUC dos 15 testes independentes de validação cruzada foi gerado para cada um dos modelos.

Os modelos médios resultantes foram então projetados em mapas que mostram as áreas com condições ambientais adequadas à ocorrência de espécies edáficas deste gênero ao redor do mundo. Nestes mapas, as cores indicam a probabilidade de que as condições ambientais sejam favoráveis à ocorrência do gênero. A cor azul escura indica áreas não favoráveis; as cores nos tons de azul claro e verde indicam locais com adequabilidade ambiental baixa à média e o tons amarelo e vermelho mostram locais altamente favoráveis. Essa classificação é feita com base no modelo logístico, sendo que locais que apresentaram um valor menor que 0.5 são considerados inadequados e aqueles que apresentam um valor superior são considerados favoráveis. O valor de 0.5 é arbitrário e baseado na configuração padrão do software MaxEnt.

Após a geração dos modelos, os pontos de ocorrência de *E. florentiae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis* foram sobrepostos aos mapas gerados para ambos os modelos com a finalidade de verificar se são coincidentes com as áreas com adequabilidade ambiental para o gênero. A porcentagem de pontos inseridos em áreas que foram preditas como adequadas para presença do gênero foi usada como uma medida da capacidade do modelo de prever a distribuição das condições ambientais favoráveis ao estabelecimento de espécies não-nativas.

Resultados

Áreas adequadas à ocorrência de espécies edáficas de Eukoenenia

O mapa obtido através da modelagem das áreas de adequabilidade ambiental para a espécies edáficas do gênero *Eukoenenia*, excluindo-se *E. florentiae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis* (Modelo 1), mostrou regiões de maior adequabilidade, no geral, localizadas ao redor da distribuição atual do gênero no mundo. A maior parte destas regiões encontram-se entre os trópicos, principalmente na parte central da África, nas Américas do Sul e Central e no

Sudeste Asiático. Além disso, algumas áreas na região Mediterrânea e na Oceania também foram indicadas como favoráveis (Fig. 1).

Na América do Sul, as áreas favoráveis correspondem a faixas no litoral do Chile, arquipélago das Galápagos, Ilhas do Caribe, região Amazônica, grandes porções da Mata Atlântica na costa leste e das savanas no Sudeste do Brasil. Foram identificadas áreas favoráveis em toda extensão da América Central. Na América do Norte, essas áreas correspondem ao arquipélago Havaiano, México, pequenas faixas no litoral da Califórnia e da Flórida.

Na Europa, as áreas favoráveis correspondem ao litoral e ilhas do Mediterrâneo (incluindo algumas áreas no norte da África); Portugal; costa noroeste da Espanha e sudoeste da França e algumas pequenas áreas no litoral do mar Negro.

Na costa da África, as áreas favoráveis correspondem às Ilhas Maurício, La Réunion e toda região leste de Madagascar. Na região continental, as áreas com adequabilidade de habitat são coincidentes com a distribuição das florestas úmidas e algumas poucas áreas de savana. O litoral sul e grande parte do litoral leste também aparecem como áreas potenciais.

Na Ásia, existem pequenos pontos de baixa adequabilidade de habitat no litoral da península arábica. As porções de maior adequabilidade encontram-se no sul, litoral leste e limite norte do subcontinente indiano, Sri Lanka, Sudeste asiático como um todo e litoral sudeste da China.

Por fim, na Oceania, as áreas favoráveis correspondem à grande porção do litoral da Austrália, Papua Nova-Guiné, e norte da Ilha Norte da Nova Zelândia e demais ilhas adjacentes do Pacífico.

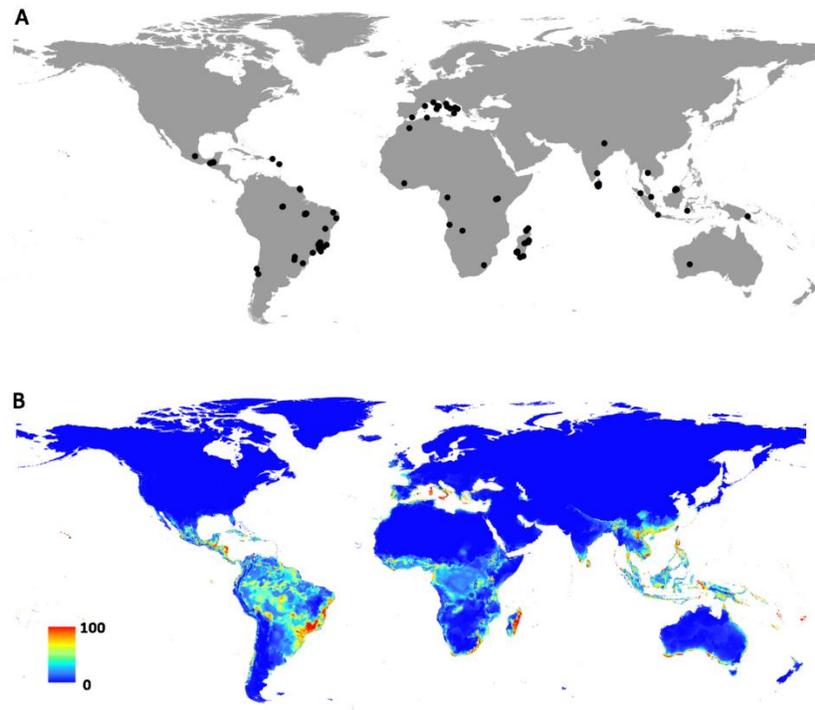


FIGURA 1. A) Distribuição dos pontos de ocorrência de espécies edáficas do gênero *Eukoenia* (excluindo-se os registros de espécies cuja dispersão foi influenciada por ação antrópica). B) Representação das áreas com adequabilidade ambiental no mundo para estas espécies (Modelo 1).

As áreas de adequabilidade ambiental previstas para *Eukoenia* considerando-se todos os registros de espécies edáficas do gênero compilados neste estudo (Modelo 2) apresentam uma distribuição semelhante à encontrada na análise anterior. No entanto, algumas modificações podem ser observadas. As áreas com adequabilidade ambiental no Sudeste e Centro-Oeste da América do Sul aumentam ao passo que as áreas favoráveis na região Amazônica diminuem. Além disso, as faixas com adequabilidade ambiental no litoral da Califórnia, da Flórida, do Chile e da Austrália se tornam um pouco mais amplas. As áreas com elevada adequabilidade ambiental na região do Mediterrâneo e em Portugal são

expandidas e áreas mais centrais da França e Espanha aparecem como sendo favoráveis (Fig. 2).

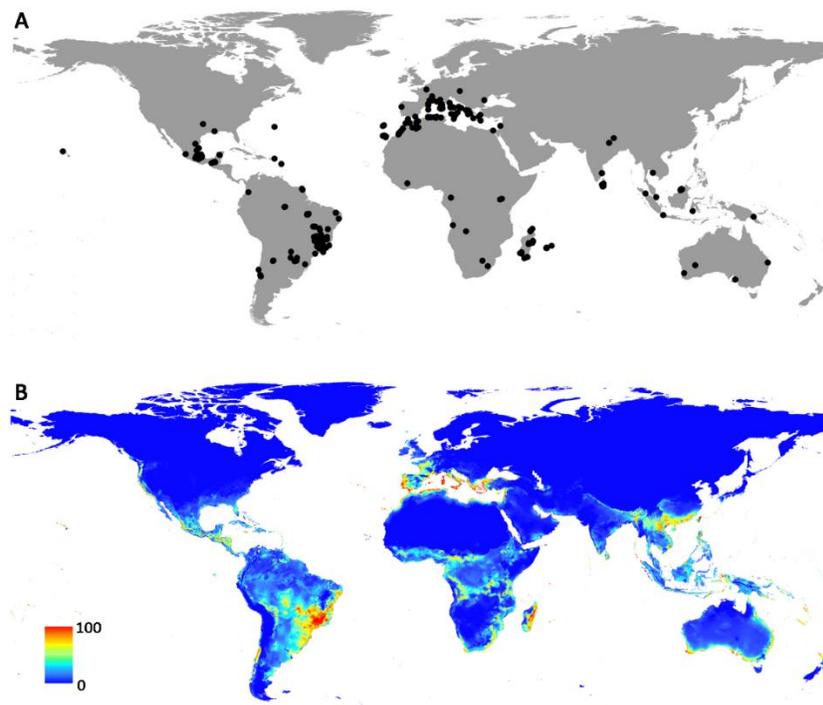


FIGURA 2. A) Distribuição dos pontos de ocorrência de todas as espécies edáficas do gênero *Eukoenia* compilados neste estudo. B) Representação das áreas com adequabilidade ambiental no mundo para estas espécies (Modelo 2).

A média dos valores de AUC das 15 repetições do teste de validação cruzada foi de 0.937 (desvio padrão: 0.038) e 0.936 (desvio padrão: 0.019) para os modelos 1 e 2, respectivamente, o que sugere que ambos tiveram um bom poder de predição. Dentre as oito variáveis bioclimáticas utilizadas, a temperatura mínima no mês mais frio (Bio 6) e a temperatura máxima do mês mais quente (Bio 5) tiveram a maior contribuição para ambos os modelos (tabela 4).

TABELA 4. Variáveis ambientais utilizadas na construção do modelo de distribuição potencial e as estimativas das suas porcentagens de contribuição.

Variáveis	Porcentagem de contribuição (%)	
	Modelo 1	Modelo 2
Bio6	40.5	45.5
Bio5	16	22
Bio16	14.3	10.2
Bio 3	13	12.1
Bio19	6.9	4.6
Bio17	5.4	1.8
Bio2	1.6	1.1
Alt	2.3	2.7

De acordo com os valores das variáveis de temperatura de maior contribuição para o modelo, o maior número de ocorrências de espécies edáficas de *Eukoenenia* está localizado na faixa de temperatura mínima no mês mais frio entre 5 e 15 °C, com raras ocorrências em locais onde a temperatura atinge valores inferiores à 0°C (Fig. 3A), e temperatura máxima do mês mais quente entre 25 e 35 °C (Fig. 3B). Com relação à variável associada à precipitação de maior contribuição para os modelos, os registros situam-se preferencialmente em locais onde a precipitação varia de 600 à 1.000 mm no quarto mais úmido do ano (Fig. 3C). Levando-se em consideração a altitude, que não apresentou grande influência sobre a distribuição das áreas adequadas à esses organismos, a maioria das ocorrências concentram-se abaixo de 1400 metros (Fig. 3D).

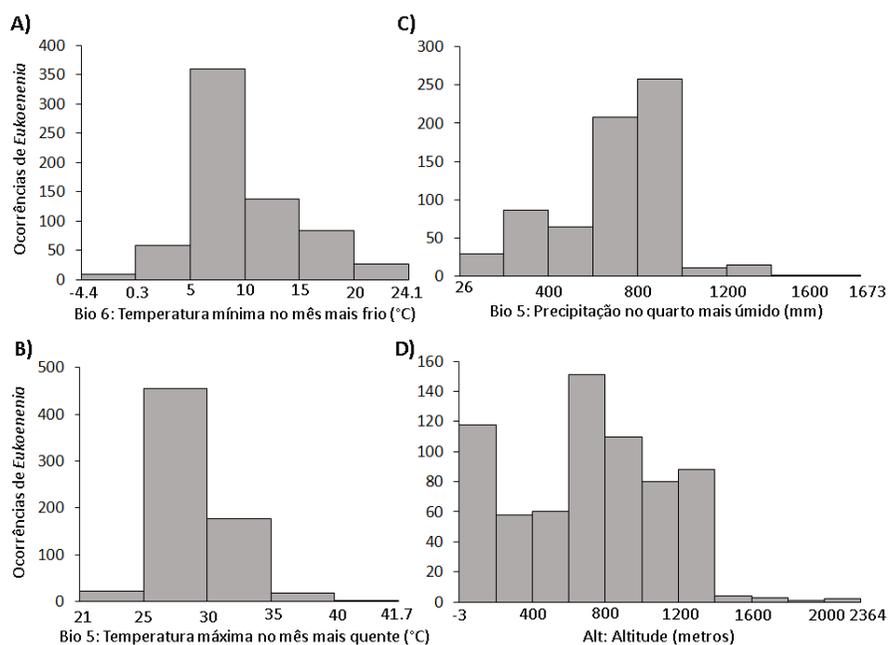


FIGURA 3. Número de ocorrências de espécies edáficas de *Eukoenia* em relação às seguintes variáveis bioclimáticas: A) Temperatura mínima no mês mais frio; B) Temperatura máxima no mês mais quente; C) Precipitação no quarto mais úmido do ano; D) Altitude.

Adequação das áreas favoráveis à invasão por espécies não-nativas de Eukoenia

A sobreposição dos pontos de ocorrência das espécies *E. florenciae*, *E. mirabilis* e *E. hanseni* ao mapa gerado para o Modelo 1 (usando apenas os registros de espécies nativas) revelou que este modelo foi capaz de prever aproximadamente 93, 89 e 90%, respectivamente, das ocorrências dessas espécies. Quando o mesmo procedimento foi aplicado ao Modelo 2 (incluindo todas as espécies), o modelo aumentou sua capacidade de predição, passando a ter uma porcentagem de 99, 98 e 93% de coincidência dos pontos de ocorrência de *E. florenciae*, *E. mirabilis* e *E. hanseni*, respectivamente, com áreas com alguma adequabilidade ambiental para as espécies edáficas do gênero (Fig. 4).

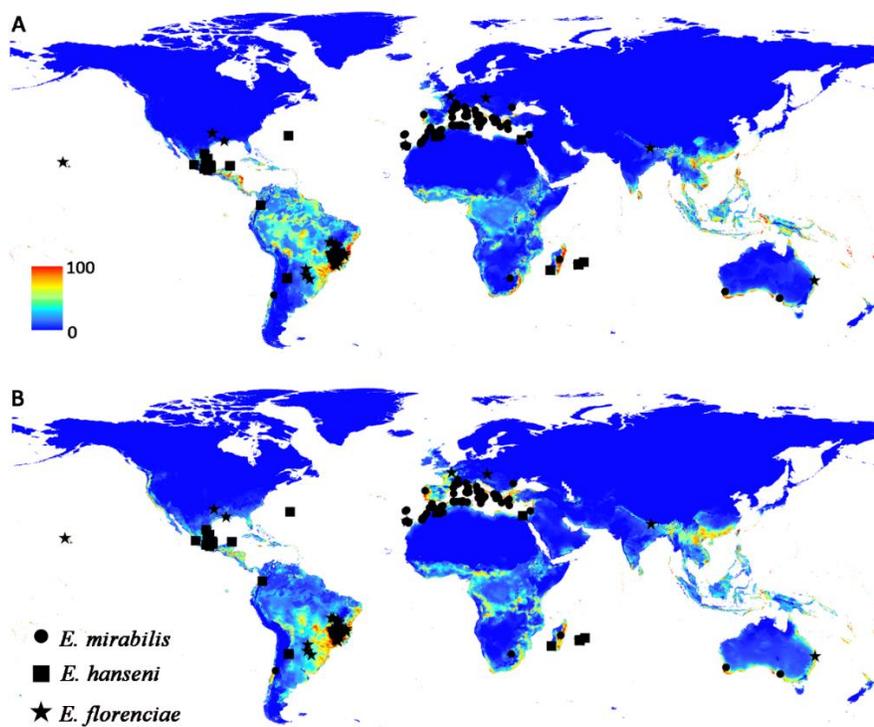


FIGURA 4. Pontos de ocorrência de *E. mirabilis*, *E. hanseni* e *E. florenciae* sobrepostos ao Modelo 1 (A) e Modelo 2 (B) de adequabilidade ambiental para as espécies edáficas do gênero *Eukoenenia*.

Discussão

Áreas adequadas à ocorrência de espécies edáficas de Eukoenenia

De acordo com os modelos apresentados neste estudo, áreas na região intertropical têm condições climáticas mais favoráveis à ocorrência de espécies edáficas do gênero *Eukoenenia*. Nesta região, as áreas de maior adequabilidade ambiental para o grupo são caracterizadas, no geral, por verões mais quentes e úmidos e invernos mais variados com relação à precipitação, mas sempre com temperaturas mais amenas. Além disso, destacam-se áreas com clima mediterrâneo ao redor do mundo, com verões mais secos e quentes e invernos

chuvosos e um pouco mais rigorosos (Peel *et al.* 2007). Estas áreas correspondem aos limites latitudinais com condições climáticas favoráveis à ocorrência deste grupo, com temperaturas muito baixas e consequente congelamento do solo sendo limitantes para possível ocorrência dessas espécies. Estes resultados estão de acordo com as condições climáticas que caracterizam a maioria dos pontos de ocorrência atual do grupo como demonstrado pela figura 3A-C. Os registros de espécies edáficas em latitudes mais elevadas ao norte correspondem à *E. florenCIAE* em ambientes “tamponados”, como casas de vegetação na Eslováquia e na França, onde as condições climáticas externas não são favoráveis à ocorrência desses organismos, reforçando a hipótese de que esta é uma espécie invasora (Harvey 2003, Christian & Christophoryová 2013, Mayoral 2015). A restrição das espécies nativas aos ambientes subterrâneos, que correspondem a habitats mais estáveis (Barr & Kuehne 1971), nas regiões mais setentrionais também corrobora os modelos de adequabilidade ambiental gerados pelo MaxEnt para as espécies de solo (Condé 1996, Mayoral & Barranco 2002).

As variáveis climáticas, em particular a temperatura, estão entre os fatores mais importantes responsáveis pela distribuição das espécies em ampla escala (Grinnell 1917, Guisan & Thuiller 2005, Capinha & Anastácio 2011), uma vez que elas influenciam diretamente o comportamento e a fisiologia dos organismos. Segundo Hirzel & Le Lay (2008) dentre as variáveis bioclimáticas disponibilizadas no WorldClim, as temperaturas mínimas e máximas dos meses mais frios e mais quentes, respectivamente (que tiveram maior influência para os modelos de adequabilidade de habitat neste estudo), podem influenciar a distribuição de espécies de forma mais direta do que as médias anuais ou mensais, por serem mais limitantes à ocorrência das espécies.

As variáveis associadas à precipitação e altitude, menos influentes sobre os modelos de adequabilidade ambiental aqui encontrados, normalmente são cruciais para as plantas, que por sua vez, afetam as condições locais de luz,

umidade, amplitude de temperatura diária e estabilidade e granulometria do solo, afetando também a composição e abundância da fauna edáfica local (Guisan *et al.* 1998, Maggini *et al.* 2002). O fato de invertebrados de pequeno tamanho corporal como os palpígrados serem normalmente dependentes de condições microclimáticas locais (Diniz-Filho *et al.* 2010), pode reduzir a previsibilidade de seus padrões de distribuição em resposta à variação dessas condições em ampla escala.

Além disso, um importante aspecto a ser considerado está relacionado às possíveis limitações e restrições associadas aos modelos de adequabilidade de habitat. As principais delas estão associadas ao fato de que a história natural do táxon em estudo, sua capacidade de dispersão e suas interações com outras espécies não são levadas em consideração (Hirzel & Le Lay 2008, Soberón & Nakamura 2009). Da mesma forma, poucos dados de ocorrência estão disponíveis para os táxons estudados, os pontos de ausência não podem ser definidos com precisão e muitas variáveis que afetam a distribuição das espécies não podem ser incluídas no processo de modelagem (Loo *et al.* 2007).

Assim como acontece em outros grupos de invertebrados, muitas espécies de Palpigradi permanecem não descritas e não documentadas em vários locais do mundo. Mesmo para as espécies já descritas, quase sempre a única informação disponível está relacionada a suas características morfológicas. Além disso, boa parte destas espécies é conhecida para uma única localidade, compreendendo, portanto, um ponto dentro de uma distribuição desconhecida (Cardoso *et al.* 2011). Neste sentido, mesmo com as restrições anteriormente apresentadas, várias técnicas de modelagem de distribuição de espécies têm sido propostas na tentativa de preencher essas lacunas de informação (Elith *et al.* 2006; Hernández *et al.* 2006; Phillips *et al.* 2006).

Em algumas regiões com adequabilidade ambiental preditas neste estudo, principalmente no Brasil, México e Austrália, as buscas por estes aracnídeos têm

sido intensificadas e a ocorrência de novas espécies têm sido relatada (Barranco & Harvey 2008, Mayoral 2015, Souza & Ferreira 2010). Portanto, essas probabilidades de ocorrência previstas por esses modelos podem nortear futuros trabalhos de campo, indicando áreas com alta probabilidade de se encontrar novos indivíduos de espécies já descritas ou mesmo novas espécies (Cabeza *et al.* 2010, Williams & Araújo 2000).

Adequação das áreas favoráveis à dispersão de espécies não-nativas de Eukoenia

Os resultados deste estudo também mostram possíveis áreas para estabelecimento de populações de espécies não-nativas uma vez que a maioria dos pontos de ocorrência de *E. florenciae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis* é coincidente com as áreas adequadas à ocorrência das demais espécies do gênero. Devido à grande preocupação da perda de biodiversidade local associada à introdução de espécies, vários autores têm demonstrado a utilidade de prever áreas com condições climáticas favoráveis ao estabelecimento de espécies invasoras através dos modelos de adequabilidade ambiental (*e.g.*, Estrada-Peña *et al.* 2007, Roura-Pascual *et al.* 2009, Capinha & Anastácio 2011, Larson & Olden 2012, Palaoro *et al.* 2013, Flø *et al.* 2015).

A maioria dos autores que usam esses métodos para investigar a potencial dispersão de espécies não-nativas argumentam que os pontos de ocorrência nas áreas já invadidas, quando disponíveis, devem ser levados em consideração na construção do modelo (Loo *et al.* 2007, Estrada-Peña *et al.* 2007, Broennimann & Guisan 2008, Beaumont *et al.* 2009, Jiménez-Valverde *et al.* 2011, Larson & Olsen 2012). Segundo esses autores, modelos baseados apenas nos registros da área reconhecidamente nativa das espécies são menos aplicáveis. Isto porque nas áreas invadidas, muitos inimigos naturais (competidores, predadores e parasitas, por exemplo) estão frequentemente ausentes e as barreiras para dispersão

existentes na região de origem foram quebradas (Estrada-Peña *et al.* 2007, Broennimann & Guisan 2008, Beaumont *et al.* 2009, Jiménez-Valverde *et al.* 2011). No presente estudo, ambos os modelos foram capazes de prever a maioria dos pontos de ocorrência das espécies reconhecidamente introduzidas no mundo. No entanto, o modelo 2, no qual os pontos de ocorrência dessas espécies foram incluídos, foi capaz de prever com uma acurácia ainda maior a ocorrência de espécies introduzidas. Portanto, esses resultados corroboram as conclusões anteriormente obtidas por outros autores, mostrando que os dados de ocorrência em áreas não-nativas devem ser incluídos quando se deseja prever as condições ambientais nas quais essas espécies podem ocorrer. Para os palpígrados, que são animais com baixa capacidade de dispersão, o transporte acidental, exercido pelo homem, permite a transposição de barreiras geográficas, fazendo com que essas espécies se dispersem para regiões com condições ambientais similares à encontradas nas áreas nativas.

É importante mencionar que muitos registros dessas espécies são pontuais, sendo provenientes de apenas uma localidade em um único evento de amostragem. Portanto, em muitos casos, não há informações suficientes para determinar se suas populações estão estabelecidas nas áreas invadidas, tendo vencido os filtros abióticos (condições climáticas) e bióticos (interações com outros organismos) que podem ser limitantes nos estágios iniciais da colonização após transporte (Colautti & MacIsaac 2004). A ocorrência de uma alta abundância de espécimes de *E. florentiae* e *E. mirabilis* (incluindo fêmeas adultas e jovens) em diferentes eventos de amostragem em algumas regiões do Brasil (dados não publicados) e da Austrália (Harvey 2006), respectivamente, indicam a presença de populações estabelecidas dessas espécies nestes países. Para os demais registros não nativos dessas três espécies no mundo, estudos que avaliem a persistência temporal e espacial são necessários para avaliação do status dessas populações.

De fato, a contínua invasão de invertebrados introduzidos é um processo pervasivo e pouco entendido. Grandes animais, como vertebrados, são normalmente introduzidos de forma intencional, mas os invertebrados, na maioria das vezes, são facilmente introduzidos de forma acidental (Jenkins 1996, Kobelt & Nentwig 2008). Este fato é particularmente problemático porque muitas espécies de invertebrados invasores, especialmente artrópodes, podem causar impactos ecológicos significativos nas comunidades biológicas. O deslocamento de espécies nativas através da competição, predação intraguilddia e transmissão de doenças estão entre os efeitos mais citados (*e.g.*, Holway 1999, Reitz & Trumble 2002, Snyder *et al.* 2004, Snyder & Evans 2006). Dentre os aracnídeos, o deslocamento competitivo já foi previamente relatado para aranhas invasoras em algumas regiões como Europa e Nova Zelândia (*e.g.*, Nyffeler *et al.* 1986, Hann 1990, Eichenberger *et al.* 2009). No caso dos palpígrados, até o momento não há nenhum registro na literatura associando a presença dessas espécies à danos a espécies nativas (Mayoral 2015). No Brasil, especificamente, a espécie *E. florenciae* tem sido encontrada em várias regiões e co-ocorre com espécies nativas, geralmente troglóbias, no interior de algumas cavernas. O pouco conhecimento que se tem sobre as interações ecológicas entre palpígrados e outros invertebrados, no entanto, impede inferências sobre o potencial competitivo das espécies invasoras.

Mesmo não havendo evidências de efeitos negativos dessas espécies sobre as espécies nativas de Palpigradi, invasões biológicas no geral são negativas e podem afetar de alguma forma a biodiversidade local (Mooney & Cleland 2001). Por isso, a identificação de espécies de invertebrados que habitam o solo junto à raiz das plantas, bem como o desenvolvimento de métodos capazes de minimizar o transporte desses animais, fornecem futuras direções para pesquisas relacionadas a espécies invasoras. No caso dos palpígrados, essas direções podem evitar que novos indivíduos de *E. florenciae*, *E. hanseni* e *E. mirabilis*, bem como

de outras espécies do grupo, sejam futuramente transportados através das várias regiões do mundo.

Considerações finais

Como a maioria dos aspectos biológicos e ecológicos destes aracnídeos permanecem desconhecidos, os palpígrados normalmente despertam bastante curiosidade de pesquisadores ao redor do mundo. Da mesma forma, as suas relações com outros grupos de aracnídeos permanecem não esclarecidas. Devido à ocorrência de espécies que habitam ambientes intersticiais marinhos e à presença de um grande número de caracteres morfológicos considerados ancestrais, alguns autores acreditam que eles sejam o grupo mais primitivo de aracnídeos vivos (Savory 1977, Mayoral 2015). Portanto, estes fatos apontam para um futuro de investigações ecológicas e moleculares promissoras para o grupo, com descobertas importantes para a classe Arachnida. A indicação de áreas propícias para se coletar novos espécimes, portanto, é crucial para o desenvolvimento de pesquisas futuras.

Além disso, algumas espécies do grupo têm sido transportadas para várias regiões do mundo por estarem associadas ao substrato de plantas. Embora não haja relatos de efeitos negativos dessas espécies sobre as comunidades locais, a invasão biológica é sempre um processo preocupante e medidas preventivas são mais efetivas e têm menor custo quando comparadas ao monitoramento, controle e erradicação de populações já estabelecidas (Hobbs & Humphries 1995, Bax *et al.* 2001, Peterson 2003). Dessa forma, a ocorrência de espécies não-nativas de invertebrados facilmente transportadas como os palpígrados, bem como a projeção preliminar das condições ambientais favoráveis à uma possível invasão, podem constituir um primeiro passo para que métodos de prevenção sejam adotados.

Agradecimentos

Somos gratos ao Dr. Leopoldo Ferreira de Oliveira Bernardi por auxiliar nas análises de distribuição potencial. Aos curadores das coleções brasileiras Dr. Ricardo Otti, Dr. Ricardo Pinto da Rocha e Dr. Augusto Loureiro Henriques pelo envio de palpígrados. Ao Dr. Erhard Christian e ao Dr. Mark Harvey por ajudar na obtenção de bibliografia sobre o grupo e ao Dr. Peter Schwendinger por permitir acesso aos palpígrados depositados na coleção de aracnídeos do Museu de História Natural de Genebra. À CAPES e FAPEMIG pelas bolsas de estudos e aos colegas do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea pelo auxílio nas coletas de palpígrados brasileiros.

Referências

ADIS, J., U. SCHELLER, J. W. DE MORAIS, B. CONDÉ, AND J. M. G. RODRIGUES. 1997. On the abundance and phenology of Palpigradi (Arachnida) from Central Amazonian upland forests. *Journal of Arachnology* 25(3): 326-332.

ADIS, J., J. REDDELL, J. COKENDOLPHER, AND J. W. DE MORAIS. 1999. Abundance and phenology of Schizomida (Arachnida) from a primary upland forest in Central Amazonia. *Journal of Arachnology* 27(1): 205-210.

BARR T. C., AND R. A. KUEHNE. 1971. Ecological studies in the Mammoth Cave system of Kentucky. II. The ecosystem. *Anales de Speleologie*. 26:47-96.

BARRANCO, P., AND M. S. HARVEY. 2008. The first indigenous palpigrade from Australia: a new species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae). *Invertebrate Systematics* 22: 227-233.

BAX, N., J. T. CARLTON, A. MATHEWS-AMOS ET AL. 2001. The control of biological invasions in the world's oceans. *Conservation Biology* 15:1234–1246.

BEAUMONT, L. J., R. V. GALLAGHER, W. THULLER, P. O. DOWNEY, M. R. LEISHMAN, AND L. HUGHES. 2009. Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions* 15: 409–420.

BERNARDI, L. F. O. 2015. Filogenia, Biogeografia e Ecologia de ácaros Opilioacarida With 1904 (Acari: Parasitiformes). Tese de doutorado em Ecologia Aplicada, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil, 233 p.

BROENNIMANN, O., AND A. GUIBAN. 2008. Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters* 4: 585–589.

BROZA, M., D. POLIAKOV, AND B. CONDÉ. 1993. The first record of the order Palpigradida (Arachnida) in Israel and occurrence of arachnids in soils of Mediterranean pine forests. *Israel Journal of Zoology* 39: 147–151.

CABEZA, M., A. ARPONEN, L. JÄÄTTELÄ, H. KUJALA, A. VAN TEEFFELEN, AND I. HANSKI. 2010. Conservation planning with insects at three different spatial scales. *Ecography* 33: 54–63.

CAPINHA, C., AND P. ANASTÁCIO. 2011. Assessing the environmental requirements of invaders using ensembles of distribution models. *Diversity and Distributions* 17: 13–24.

CARDOSO P., T. L. ERWIN, P. A. V. BORGES AND T. R. NEW. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144: 2647-2655.

CHRISTIAN, E., AND J. CHRISTOPHORYOVÁ. 2013. *Eukoenenia florenciae* (Arachnida: Palpigradi): Lessons from a newcomer to Central Europe and the island of Tenerife. *Biologia* 68(6): 1182-1188.

CHRISTMAN, M. C., D. C. CULVER, M. K. MADDEN, AND D. WHITE. 2005. Patterns of endemism of the eastern North American cave fauna. *Journal of Biogeography* 32:1441-1452.

CHRISTMAN, M. C., D. H. DOCTOR, M. L. NIEMILLER, D. J. WEARY, J. A. YOUNG, K. S. ZIGLER, AND D. C. CULVER. 2016. Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PLoS ONE* 11(8): 1-19.

COLAUTTI, R. I. AND H. J. MACISAAC. 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions* 10: 135–141.

CONDÉ, B. 1955. Sur la faune endogée de Majorque (Pénicillates, Protooures, Diploures Campodéidés, Palpigrades). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 2 (26): 674–677.

CONDÉ, B. 1972. Présence aux Bermudes de Diplopedes Pénicillates et d'Arachnides Palpigrades. Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol 9: 127–129.

CONDÉ, B. 1974. Palpigrades du Chile. Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol 11: 449–455.

CONDÉ, B. 1979. Palpigrades de Grèce, de Guyane et du Kenya. Revue Suisse de Zoologie 86: 167–179.

CONDÉ, B. 1981. Palpigrades des Canaries, de Papouasie et des Philippines. Revue Suisse de Zoologie 88: 941–951.

CONDÉ, B. 1984. Palpigrades (Arachnida) d'Europe, des Antilles, du Paraguay et de Thaïlande. Revue Suisse de Zoologie 91: 369–392.

CONDÉ, B. 1987. Les Palpigrades des îles de la Méditerranée (Arachnida Palpigradida). Bulletin de la Société Zoologique de France 112: 215–219.

CONDÉ, B. 1988. Nouveaux Palpigrades de Trieste, de Slovénie, de Malte, du Paraguay, de Thaïlande et de Bornéo. Revue Suisse de Zoologie 95: 723–750.

CONDÉ, B. 1991. Le Palpigrade *Eukoenua mirabilis* dans les Archipels macaronésiens. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol 28: 119–124.

CONDÉ, B. 1996. Les Palpigrades, 1885–1995: acquisitions et lacunes. Revue Suisse de Zoologie, hors série 1: 87–106.

CONDÉ, B. AND J. ADIS. 2002. Palpigradi. In ADIS, J. (ed.). Amazonian Arachnida and Myriapoda, Sofia, Bulgaria, 590.

DINIZ-FILHO, J. A. F., J. R. P. DE MARCO, AND B. A. HAWKINS. 2010. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. Insect Conservation and Diversity 3:172-179.

EICHENBERGER, B., E. SIEGENTHALER, AND M. H. SCHMIDT-ENTLING. 2009. Body size determines the outcome of competition for webs among alien and native sheetweb spiders (Araneae: Linyphiidae). Ecological Entomology 34: 363–368.

ELITH J., C. H. GRAHAM, R. P. ANDERSON, M. DUDIK, S. FERRIER, A. GUIBAN ET AL. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.

ESTRADA-PEÑA, G., R. G. PEGRAM, N. BARRÉ, AND J. M. VENZAL. 2007. Using invaded range data to model the climate suitability for *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in the New World. *Experimental and Applied Acarology* 41: 203–214.

FLØ, D., P. KROKENE AND B. ØKLAND. 2015. Invasion potential of *Agrilus planipennis* and other *Agrilus* beetles in Europe: import pathways of deciduous wood chips and MaxEnt analyses of potential distribution areas. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 45 (2): 259–268.

FRANKLIN, J. 2009. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.

GIRIBET, G., P. P. SHARMA, L. R. BENAVIDES, S. L. BOYER, R. M. CLOUSE, B. L. BIVORT, D. DIMITROV, G. Y. KAWAUCHI, J. MURIENNE AND P. J. SCHWENDINGER. 2012. Evolutionary and biogeographical history of an ancient and global group of arachnids (Arachnida: Opiliones: Cyphophthalmi) with a new taxonomic arrangement. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 92–130.

GRASSI, B. AND S. CALANDRUCCIO. 1885. Intorno ad un nuovo Aracnide Artrogastro (*Koenenia mirabilis* [sic]) che crediamo rappresentante d'un nuovo ordine (Microteliphonida). *Naturalista Siciliano* 4: 127–133, 162–168.

GRINNELL, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* 51(602): 115–128.

GUIBAN, A., J. P. THEURILLAT, AND F. KIENAST, F. 1998. Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 9: 65–74.

GUIBAN, A., AND W. THUILLER. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.

HANN, S. W. 1990. Evidence for the displacement of an endemic New Zealand spider, *Latrodectus katipo* Powell by the South African species *Steatoda capensis* Hann (Araneae: Theridiidae). *New Zealand Journal of Zoology* 17: 295–308.

HARVEY, M. S. 2003. Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, 400 p., 2003.

HARVEY, M. S., F. ŠTÁHLAVSKÝ, AND P. D. THERON. 2006. The distribution of *Eukoenia mirabilis* (Palpigradi: Eukoeneniidae): a widespread tramp. Records of the Western Australian Museum 23: 199–203.

HERNÁNDEZ, P. A., C. H. GRAHAM, L. L. MASTER AND D. L. ALBERT. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modelling methods. Ecography 29: 773–785.

HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES, AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25:1965–1978.

HIRZEL, A. H., AND G. LE LAY. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. Journal of Applied Ecology 45: 1372–1381.

HOBBS, R. J., AND S. E. HUMPHRIES. 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. Conservation Biology 9:761–770.

HOLSINGER, J. R. 2005. Vicariance and Dispersalist Biogeography. In CULVER, D.C. and W.B. WHITE (Eds.). Encyclopaedia of Caves, Elsevier Academic Press, Oxford, p. 591-599.

HOLWAY, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. Ecology 80: 238–251.

INIESTA, L. F. M., AND R. L. FERREIRA. 2014. New species of *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 from Brazilian limestone caves with comments on the potential distribution of the genus in South America (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). Zootaxa (Auckland. Print) 3846: 361 – 397.

JENKINS, P. T. 1996. Free trade and exotic species introductions. Conservation Biology 10: 300–302.

JIMÉNEZ-VALVERDE, A., A. T. PETERSON, J. SOBERÓN, J. M. OVERTON, P. ARAGÓN, AND J. M. LOBO. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. Biological Invasions 13: 2785–2797.

KOBELT, M., AND W. NENTWIG. 2008. Alien spider introductions to Europe supported by global trade. *Diversity and Distributions* 14: 273–280.

LARSON E. R., AND J. D. OLDEN. 2012. Using avatar species to model the potential distribution of emerging invaders. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1114–1125.

LOO, S. E., R. MACNALLY, AND P. S. LAKE. 2007. Forecasting New Zealand mudsnail invasion range: model comparison using native and invaded ranges. *Ecological Applications* 17: 181–189.

MAGGINI, R., A. GUIBAN, AND D. CHERIX. 2002. A stratified approach for modeling the distribution of a threatened ant species in the Swiss National Park. *Biodiversity and Conservation* 11: 2117–2141.

MAYORAL, J. G., AND P. BARRANCO. 2002. Palpigrados: Grandes desconocidos. *Revista Ibérica de Aracnología (Boletín)* 5: 103–110.

MAYORAL, J.G. 2015. Orden Palpigradi. *Revista electrónica IDE@ - SEA*, 10 (30-06-2015):1-9. Ibero Diversidad Entomológica @ccesible.

MOONEY, H. A., AND E. E. CLELAND. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of National Academy of Sciences of United States of America* 98: 5446–5451.

NYFFELER, M., C. D. DONDALE, AND J. H. REDNER. 1986. Evidence for displacement of a North American spider, *Steatoda borealis* (Hentz), by the European species *S. bipunctata* (Linnaeus) (Araneae: Theridiidae). *Canadian Journal of Zoology* 64: 867–874.

PALAURO, A. V., M. M. DALOSTO, G. C. COSTA, AND S. SANTOS. 2013. Niche conservatism and the potential for the crayfish *Procambarus clarkii* to invade South America. *Freshwater Biology* 58: 1379–1391.

PEEL, M. C., B. L. FINLAYSON, AND T. A. MCMAHON. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633–1644.

PETERSON, A. T. 2003. Predicting the geography of species invasion via ecological niche modelling. *The Quarterly Review of Biology* 78: 419–433.

PETERSON, A. T. 2005. Predicting potential geographic distributions of invading species. *Current Science* 89 (9).

PHILLIPS S. J., R. P. ANDERSON, AND R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190:231–259.

PHILLIPS S. J., AND M. DUDÍK. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography (Cop)* 161–175.

REITZ, S. R., AND J. T. TRUMBLE. 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* 47: 435-465.

REMY, P. 1940. Contribution à la faune des serres du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 2* (12): 111–115.

REMY, P. 1942. Quelques Arthropodes intéressants des serres du Parc de la Tête d'Or. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 11: 140–142.

REMY, P. 1948a. Palpigrades du Mexique et de Cuba. *Ciencia, México* 9: 33–36.

REMY, P. 1948b. Sur la répartition du Palpigrade *Koenenia mirabilis* Grassi en France et en Algérie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 2* (20): 254–259.

REMY, P. 1949. Palpigrades de Corse. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 2* (21): 218–223.

REMY, P.A. 1950. Palpigrades de Madagascar. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, A4*: 135–164.

REMY, P.A. 1951. Nouvelles stations du Palpigrade *Koenenia mirabilis* Grassi. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 56: 106–108.

REMY, P.A. 1952a. Palpigrades du Maroc et de l'Algérie occidentale. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc* 30: 159–163.

REMY, P.A. 1952b. Palpigrades de l'Île de la Réunion. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, A7*: 69–79.

REMY, P.A. 1956. Sur la microfaune endogée des jardins de Tanger (Symphyles, Paupodes, Pénicillates, Protoures, Palpigrades). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc* 35: 103–108.

REMY, P.A. 1957. Nouvelles stations marocaines du Palpigrade *Eukoenia mirabilis* Grassi. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc* 36: 335–339.

REMY, P.A. 1958. Palpigrades de l'île Maurice. *Mauritius Institute Bulletin* 5: 94–102.

REMY, P.A. 1961. On the soil microfauna of the Hawaiian islands. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 17: 441–442.

REMY, P.A. 1962. Palpigrades de la région de Tucuman (Argentine). *In* Delamare Deboutville, C. and E. Rapoport (Eds.). *Biologie de l'Amérique australe, études sur la faune du sol* 1: 281–285. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique: Paris.

ROURA-PASCUAL, N., L. BRITON, A. T. PETERSON, AND W. THULLER. 2009. Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biological Invasions* 11: 1017–1031.

ROWLAND, J. M., AND W. D. SISSOM. (1980). Report on a fossil palpigrade from the Tertiary of Arizona, and a review of the morphology and systematics of the order (Arachnida). *Journal of Arachnology* 8: 69–86.

RUCKER, A. 1903. A new *Koenuia* from Texas. *Quarterly Journal of Microscopical Science (new series)* 47: 215–231.

SILVESTRI, F. 1913. Novi generi e specie de *Koenuiidae* (Arachnida, Palpigradi). *Bollettino di Laboratorio di Entomologia Agraria Portici* 7: 211–217.

SNYDER, W. E., G. M. CLEVINGER, AND S. D. EIGENBRODE. 2004. Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia* 140: 559–565.

SNYDER, W. E., AND E. W. EVANS. 2006. Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 95–122.

SOBERÓN, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12): 1115–1123.

SOBERÓN, J., AND M. NAKAMURA. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19644–19650.

SAVORY, T.H. 1977. *Arachnida*, 2nd edition. Academic Press: London.

SOUZA, M. F. V. R., AND R. L. FERREIRA. 2010. *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) in Brazilian caves with the first troglolithic palpigrade from South America. *Journal of Arachnology* 38: 415–424.

SOUZA, M. F. V. R., AND R. L. FERREIRA. 2013. Two new species of the enigmatic *Leptokoenenia* (Eukoeneniidae: Palpigradi) from Brazil: first record of the genus outside intertidal environments. *PLoS ONE* 8(11):1-18.

SOUZA, M. F. V. R., AND FERREIRA, R. L. 2016. Two new troglolithic palpigrades (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. *Zootaxa* 4171(2):59-64.

VAN ERKEL A. R., AND P. M. PATTYNAMA. 1998. Receiver operating characteristic (ROC) analysis: basic principles and applications in radiology. *European Journal of Radiology* 27: 88–94.

VASCONCELOS, A. C. O., A. P. DE L. GIUPPONI, AND R. L. FERREIRA. 2013. A new species of *Charinus* Simon, 1892 from northeastern Brazil with comments on the potential distribution of the genus in Central and South Americas (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Zootaxa (Auckland. Print)* 3737: 488-500.

WALTER, D. E., AND B. CONDÉ. 1997. *Eukoenenia florenciae* Rucker, 1903 (Arachnida: Palpigradi: Eukoeneniidae), Australia's second record of a cosmopolitan all-female species of palpigrade. *Australian Entomologist* 24: 164.

WILLIAMS, P. H., AND M. B. ARAÚJO. 2000. Using probability of persistence to identify important areas for biodiversity conservation. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 1959–1966.