Revista da Biologia (2013) 10(02): 46–51
DOI: 10.7594/revbio.10.02.08

Revisão

Morfologia e ecologia sensorial em aracnídeos troglóbios: perspectivas para a espeleobiologia brasileira

Morphology and sensory ecology in troglobite arachnids: perspectives for the Brazilian speleology

Rodrigo Hirata Willemart, Bruna Gomes Taques
Laboratório de Ecologia Sensorial e Comportamento de Artrópodes (LESCA), Escola de Artes, Ciências e Humanidades, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato do autores: willemart@usp.br ; bruna@usp.br

Recebido 29jul2011
Aceito 10mar2013
Publicado 31jul2013

Resumo. Neste texto nós discutimos as relações existentes entre a ecologia sensorial e o estudo de aracnídeos cavernícolas. Como a ecologia e comportamento de determinada espécie depende diretamente dos estímulos do ambiente aos quais ela responde e por sua vez isso depende das estruturas sensoriais que ela possui, é fundamental entender aspectos morfológicos dos animais. Ressaltamos, então, alguns dos troglomorfismos conhecidos no grupo e discutimos questões interessantes a serem investigadas. Trabalhos sobre comportamento de aracnídeos troglóbios podem ser mais difíceis de realizar devido a sua baixa abundância, enquanto estudos morfológicos tipicamente apresentam menos obstáculos. Deve-se levar em conta também que as teorias da seleção natural e sexual podem gerar previsões distintas sobre diferenças entre epígeos e troglóbios próximos filogeneticamente, o que traz importantes implicações sobre a compreensão da ecologia sensorial de determinada espécie. Os vários levantamentos de fauna cavernícola feitos no Brasil, combinados com a literatura elencada neste trabalho, auxiliam os interessados em iniciar projetos nesta área.
Palavras-chave. *Arachnida; Espeleobiologia; Estruturas sensoriais; Mecanorrecepção; Quimiorrecepção.*

Abstract. In this paper, we discuss some relationships between sensory ecology and the study of cave arachnids. As the ecology and behavior of a given species depends directly on which stimuli it responds to and that depends on the sensory structures it has, it is very important to understand morphological aspects of the animals. We therefore emphasize some of the troglomorphisms known in the group and address interesting questions to be further investigated. Studies on behavior may be more difficult to conduct because of the low number of troglobites typically found in caves, whereas studies on morphology are usually easier to carry out. We should also consider that natural and sexual selection may generate distinct predictions on what differences are to be found when comparing phylogenetically close epigean and troglobites. The various faunistic surveys carried out in Brazililian caves, combined with the literature listed in the present paper, are helpful for those interested in starting projects in this area.
Keywords. *Arachnida; Speleobiology; Sensory structures; Mechanoreception; Chemoreception.*

Introdução

Todos os animais respondem às informações relevantes recebidas do meio, em um processo que envolve fatores fisiológicos e comportamentais que podem variar de acordo com o contexto envolvido: detecção de predadores, presas, parceiros sexuais ou monitoramento do habitat dentre outros. A detecção e resposta a essas informações de maneira adequada é, portanto, essencial à sobrevivência de um organismo, pois é através delas que poderão responder aos perigos e oportunidades de maneira a sobreviver e reproduzir-se, assim propagando seus genes. A ecologia sensorial visa estudar os processos pelos quais as informações do mundo exterior são obtidas e como se dá a resposta a elas pelos animais (Ali, 1978; Dusenbery, 1992; Barth e Schmid, 2001). Nas ciências biológicas modernas, não há mais muitas áreas estanque, sem sobreposição com outras áreas do conhecimento. Por exemplo, quando se estuda quais células de determinadas estruturas sensoriais respondem e como respondem a um estímulo de um predador, quais as categorias de comportamento desencadeadas na presa por essa resposta, como ela varia de acordo com o habitat da presa ou o horário do dia, qual o valor adaptativo dessa resposta e quais genes estão envolvidos na produção de proteínas envolvidas na resposta celular, temos um trabalho que pode se enquadrar nas áreas de Fi-

siologia, Neurobiologia, Neurofisiologia, Cronobiologia, Ecologia Sensorial, Ecologia Comportamental, Evolução, Zoologia, Biologia molecular, Genética e Etologia. A ecologia sensorial é, portanto, uma ciência multidisciplinar.

A aracnofauna subterrânea brasileira

Troglóbios são espécies restritas ao meio subterrâneo, que podem possuir os chamados troglomorfismos, especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, frequentemente convergentes em grupos não aparentados (Culver *et al.*, 1995). Suas características mais conspícuas são a redução das estruturas oculares e pigmentação melânica, observada em peixes, salamandras, crustáceos e insetos, entre vários outros. Processos de regressão podem afetar igualmente outros caracteres, tanto morfológicos, como fisiológicos e comportamentais. Por outro lado, troglóbios também podem apresentar características construtivas, interpretadas como resultado de adaptação (Culver e Pipan, 2009).

O Brasil destaca-se por sua rica fauna de aracnídeos cavernícolas, que incluem tanto espécies troglóbias como troglófilas (capazes de viver e completar o ciclo de vida tanto no meio subterrâneo como no epígeo, superficial) e trogloxenas (que precisam retornar periodicamente ao meio epígeo para completar o ciclo de vida).

As espécies de aracnídeos troglóbios brasileiros estão listadas em Trajano e Bichuette (2010), às quais se deve acrescentar as descritas por Souza e Ferreira (2010; 2011; 2012a, b); Ferreira e Souza (2012); Ratton *et al.*, 2012; Machado *et al.*, 2011: são ao todo pelo menos 16 espécies de aranhas (há muitas ainda não descritas), com destaque para as famílias Ochyroceratidae e Pholcidae, quatro de Amblypygi, quatro de pseudo escorpiões (mas o número real deve ser muito superior tendo em vista as espécies não descritas), 15 de opiliões (idem) e sete de Palpigradi. Some-se, a esta, a altíssima diversidade de aracnídeos troglófilos, típica de cavernas tropicais, que constituem um excelente te material para comparações. Note-se que a diversidade de ácaros é praticamente desconhecida devido ao impedimento taxonômico, ou seja, às dificuldades de sistemática desse grupo de megadiversidade.

A despeito dessa diversidade, e da relativa facilidade de obtenção de material para estudos comparativos, em um contexto evolutivo, a aracnofauna subterrânea brasileira permanece muito pouco conhecida no que diz respeito à morfologia e ecologia sensorial, em comparação com outros países, sobretudo da Europa e América do Norte.

O alto grau de especialização ao ambiente subterrâneo tornam as espécies troglóbias extremamente interessantes para estudos sob uma abordagem de ecologia sensorial. Apresentamos, a seguir, os troglomorfismos relacionados a estruturas sensoriais, com ênfase nos aracnídeos, discutindo as perspectivas de estudo para o Brasil.

Adaptações morfológicas sensoriais em aracnídeos troglóbios

A adaptação morfológica mais evidente relacionada às estruturas sensoriais em artrópodes troglóbios é o alongamento dos apêndices, nos quais pode haver um aumento do número de órgãos sensíveis a estímulos químicos e mecânicos (Crustacea: Hobbs, 2004 ; Insecta: Christiansen, 2003; Moldovan, 2003; Arachnida: Ribera, 2003; Myriapoda: Stoev *et al.*, 2010). Especificamente sobre as estruturas sensoriais, sabe-se, por exemplo, que besouros troglóbios podem possuir tricobótrios mais longos nos élitros, maior número de quimiorreceptores nas antenas e maior área de superfície de sensilas olfativas do que seus parentes epígeos, encontrados no meio superficial (Nitzu e Juberthie, 1996; Decu e Juberthie, 2003; Moldovan, 2003). Munidos de tais estruturas, os animais podem detectar o alimento mais rapidamente e a uma maior distância e, em função disso, gastam menos energia na procura de alimento (Huppop, 2004).

Os troglomorfismos vistos em aracnídeos não diferem muito do que é observado em outros artrópodes. Em ácaros, ocorre o alongamento e atenuação das quelíceras, pedipalpos, pernas, tricobótrios e ocorre redução ou perda de olhos, ao menos na família Rhagidiidae (Ducarme *et al.*, 2004); em amblipígeos, aranhas, opiliões e Ricinulei, há casos descritos de redução ou perda de olhos e alongamento de apêndices (Cokendolpher e Enríquez, 2004; Kury e Pérez-González, 2008; Rahmadi *et al.*, 2010; Snowman *et al.*, 2010) (Figs. 1 e 2); em Palpigradi e pseudo-escorpiões, foi descrito o alongamento de apêndices (Harvey e Volschenk, 2007; Souza e Ferreira, 2010); em Schizomida, pode haver perda das manchas ocelares (Humphreys *et al.*, 1989) e escorpiões exibem perda ou redução de ocelos, atenuação de pernas e pedipalpos e redução no número de dentes do pente (Prendini *et al.*, 2010). Diferenças na disposição das cerdas sensoriais entre troglóbios e epígeos também foram descritas em Palpigradi e

Figura 1. Opilião troglóbio, *Eusarcus sp*. (Pachylinae), da Serra do Ramalho na Bahia. Foto: gentilmente cedida por Abel Pérez-González.

Figura 2. Opilião troglóbio, *Iandumoema uai* (Pachylinae), de Olhos d´Água, Minas Gerais. Foto: gentilmente cedida por Abel Pérez-González.

escorpiões (Prendini *et al.*, 2010; Souza e Ferreira, 2010).

Todos os troglomorfismos mencionados acima não surgem de uma geração para outra. Existiria uma relação direta entre o tempo de isolamento na caverna e o surgimento dos troglomorfismos? Embora não se possa fazer uma relação direta entre tempo de isolamento e presença de troglomorfismos por diversos motivos apresentados em Trajano (2007), troglóbios que colonizaram e foram isolados no meio subterrâneo recentemente no tempo geológico podem ainda ter pigmentação melânica e estruturas oculares típicas da condição epígea.

Note-se que, em circunstâncias excepcionais, olhos podem ter valor adaptativo em cavernas (existem inúmeras definições de adaptação, mas o termo pode ser entendido como uma característica que é comum na população por fornecer alguma melhora em determinada função) até para um troglóbio: é o caso de opiliões da Nova Zelândia, *Megalopsalis tumida* (Eupnoi) e *Hendea myersi* (Laniatores): eles apresentam olhos grandes e funcionais e os utilizam para detectar larvas luminescentes do díptero *Arachnocampa luminosa,* das quais se alimentam (Meyer-Rochow e Liddle, 1988; Meyer-Rochow, 2003). Este, no entanto, é um caso excepcional, pois a bioluminescência é raríssima em cavernas.

Estudos em comportamento e morfologia: caminhos e obstáculos

Para se trabalhar com morfologia e ecologia sensorial de aracnídeos, um primeiro passo é ler a respeito das estruturas sensoriais destes animais. As obras provavelmente mais completas sobre estruturas sensoriais de aranhas são a de Barth (2002), além de Foelix (2010). Informações sobre estruturas sensoriais de outros grupos de aracnídeos podem ser encontrados em Weygoldt (1969), Polis (1990), Punzo (1998), Weygoldt (2000), Brownell (2001), Talarico *et al.* (2005, 2006, 2007, 2008) e Willemart *et al.* (2009), embora os três primeiros careçam de muita informação sobre esse assunto. Filogenias e, por vezes trabalhos de morfologia ou sistemática apresentam micrografias de varredura nas quais estruturas sensoriais podem ser visualizadas (ex. Framenau *et al.* 2010; Tu e Hormiga 2011; Willemart e Giribet 2010). Tais obras podem, portanto, ser valiosas fontes de informação.

Por meio de observações e experimentos comportamentais, nota-se que espécies troglóbias tipicamente utilizam pistas e sinais químicos e mecânicos para encontrar alimento e se comunicar com o sexo oposto, visto que a modalidade visual não está disponível. (Decu e Juberthie, 2003; Romero, 2003; Parzefall, 2004; Trajano e Bichuette, 2006). Poder-se-ia se pensar que isso é fruto do isolamento e a evolução no meio subterrâneo. Entretanto, a maioria dos aracnídeos não cavernícolas também independe da visão para se alimentar ou se acasalar, utilizando primariamente sinais químicos e principalmente mecânicos (Brownell, 2001; Gaffin e Brownell, 2001; Barth, 2002; Gaskett, 2007; Willemart *et al.*, 2009). Portanto, talvez as diferenças comportamentais entre aracnídeos epígeos e troglóbios não sejam tão óbvias como no caso de outros animais. Uma possível exceção seja o caso de aranhas da família Lycosidae, família que inclui animais epígeos (que não habitam cavernas) com olhos bem desenvolvidos e que possui espécies troglóbias (Howarth, 1983).

De qualquer forma, dado que os troglomorfismos relacionados às capacidades sensoriais estão muitas vezes presentes em aracnídeos (ver acima), poder-se-ia esperar que troglóbios fossem mais sensíveis em uma ou mais modalidades sensoriais do que seus parentes epígeos, talvez facilitando o encontro de parceiros sexuais e alimento. Métodos para estudar mecanorrecepção e quimiorrecepção conforme discutido acima, utilizados em aracnídeos brasileiros, podem ser encontrados em Mineo e Del Claro (2006) e Willemart e Chelini (2007).

No primeiro, os autores utilizaram vibrações de substrato produzidas por um aparelho que simulava vibrações produzidas por baratas, fazendo com que escorpiões reagissem. O uso do aparelho era importante porque permite isolar as vibrações de odores e outros estímulos que uma barata verdadeira emitiria. No segundo, os autores testaram a reação de opiliões a ágar contendo estímulos positivo (sacarose), negativo (sal em alta concentração) e neutro (ausência de estímulo). O ágar apresentava sempre a mesma aparência visual, textura, tamanho e os animais não esboçavam reação a eles antes de efetivamente tocá-lo. Portanto, os autores podiam concluir que a quimiorrecepção de contato explicava a diferente reação dos animais nos diferentes tratamentos. Em outro experimento, os autores demonstraram olfação a curta distância descrevendo o comportamento de opiliões frente a caixas fechadas por tela contendo presas mortas podres, não-podres e um controle. Por meio de filmagens, comparou-se o tempo gasto pelos opiliões sobre as caixas com cada uma das presas, permitindo efetivamente concluir que eles reagem diferente a diferentes odores. Estudos como estes, se realizados com animais cavernícolas, auxiliam na compreensão da evolução das capacidades sensoriais em táxons deste ambiente.

Um dos problemas para trabalhos comportamentais é o baixo número de indivíduos de algumas espécies troglóbias que por vezes limita a realização de experimentos, pois (1) aumenta a chance de obtenção de resultados cuja significância estatística não pode ser testada devido ao baixo "n" e, portanto, (2) diminui a aceitação dos trabalhos em periódicos. Não por acaso há poucos trabalhos comportamentais com aracnídeos troglóbios no Brasil (ex. Pinto-da-Rocha, 1996). Em vertebrados troglóbios, como peixes, estudos com um baixo número amostral são tolerados devidos à óbvia limitação de se possuir dezenas de animais em cativeiro (ver Parzefall e Trajano, 2010). O mesmo deveria ocorrer com artrópodes troglóbios.

Finalmente, como bem colocado por Howarth (1983), infelizmente tem-se dedicado mais a descrever a perda de estruturas por troglóbios em vez de tentar explicar como os troglóbios exploram os recursos nas cavernas. Seria muito benéfico para a espeleobiologia se mais etólogos se envolvessem em tais estudos, trazendo assim as ferramentas da etologia para se estudar a fundo as causas proximais e distais do comportamento de animais troglóbios.

Mesmo no caso da morfologia, ainda há muito por

se investigar com foco na rica aracnofauna troglóbia brasileira, comparando-a com táxons epígeos aparentados: pode ter havido aumento do tamanho de receptores mecânicos tácteis de contato ou detectores de deslocamento de ar como tricobótrios? Ou talvez aumento na densidade de receptores? Respostas a essas perguntas são importantes não apenas de um ponto de vista evolutivo, filogenético, como também de um ponto de vista proximal, mecanístico, de como troglóbios diferem de seus parentes epígeos em termos de detecção de predadores, por exemplo.

A Figura 3 mostra respostas detectáveis morfologicamente que espécies troglóbias podem ter ao ambiente cavernícola, em termos sensoriais. Características típicas do meio cavernícola como ausência de luz, baixa densidade de co-específicos e de alimento podem levar a uma maior eficiência na recepção de estímulos químicos e mecânicos por meio do aumento no número e tamanho de estruturas sensoriais. Se a pressão de seleção pender para o encontro entre os sexos, espera-se observar diferenças entre machos e fêmeas como ocorre em espécies epígeas: muitas espécies de mariposas machos, por exemplo, possuem antenas muito maiores do que as das fêmeas. Isso ocorre porque as fêmeas liberam feromônios sexuais no ar e os machos precisam detectar esses feromônios. Analogamente, a baixa densidade de co-específicos em cavernas poderia levar, por seleção sexual, ao aparecimento de dimorfismos sexuais relativos ao encontro entre machos e fêmeas. Por outro lado, se o que levar ao aumento na quantidade de estruturas sensoriais for a escassez de alimento, então talvez ambos os sexos sejam afetados igualmente e por seleção natural pode se observar aumento no número ou tamanho de estruturas sensoriais (Fig. 3).Tais estudos seriam interessantes tanto do ponto de vista da ecologia sensorial, como da espeleobiologia, como de um

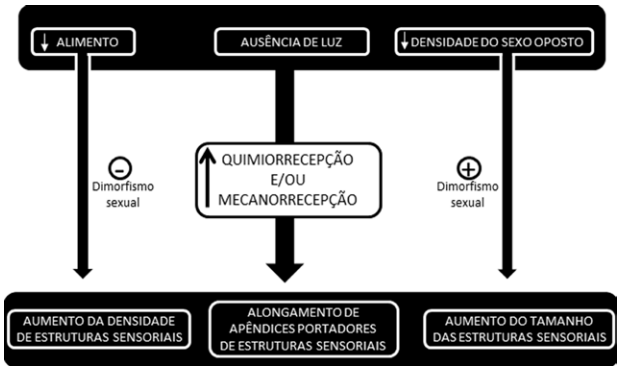

Figura 3. Modificações morfológicas observáveis que podem estar presentes em aracnídeos troglóbios. O retângulo superior mostra pressões de seleção que podem levar ao aumento das capacidades mecano e/ou quimiorreceptoras por meio de características do retângulo inferior. Se as modificações observadas são frutos de seleção natural para encontro de alimento, não se espera observar dimorfismo sexual. Se as modificações observadas são fruto de seleção sexual para encontro de parceiros sexuais, é esperado que haja dimorfismo sexual. Outras modificações possíveis, comportamentais ou fisiológicas não estão representadas aqui. O esquema também não se aplica a alguns casos como, por exemplo, animais guanófilos (que vivem em fezes de morcegos) em que a densidade populacional é muito alta.

ponto de vista evolutivo de maneira geral.

Trabalhos de morfologia são relativamente mais fáceis por exigirem uma menor quantidade de indivíduos. Normalmente, a morfologia é menos variável do que o comportamento, que é extremamente variável entre indivíduos de uma população. Não havendo polimorfismos previamente conhecidos, medir o diâmetro do olho de cinco indivíduos de opiliões de uma determinada população de uma espécie poderá dar uma idéia razoável do tamanho do olho nesse grupo. Mas calcular o tempo de reação a um estímulo visual com cinco indivíduos certamente não será uma medida confiável da espécie. O tempo será possivelmente extremamente variavel, mais do que o diâmetro do olho. Como mencionado acima, é comum que haja diferenças entre estruturas sensoriais de animais troglóbios e seus parentes epígeos. Havendo uma filogenia bem resolvida, um grupo epígeo filogeneticamente próximo, uma ou mais espécies troglóbias e um microscópio eletrônico de varredura, basta um pequeno número de machos e fêmeas para realizar um trabalho sobre evolução de estruturas sensoriais. Pode se fazer comparações qualitativas e quantitativas, embora esta última exija vários indivíduos caso haja intenção de realizar testes estatísticos. Se a comparação for apenas visual por meio de micrografias de varredura, menos indivíduos são necessários.

Quais espécies escolher para realizar estudos nesse sentido? Se o estudo for comparado, em um contexto evolutivo, deve-se obviamente procurar grupos para os quais existam filogenias propostas. Dentre algumas espécies listadas em Trajano e Bichuette (2010), como aranha *Ctenus* sp. troglóbia da Chapada Diamantina e os vários opiliões Gonyleptidae, há filogenias que podem ser úteis, como as propostas por Polotow (2010) e Caetano e Machado (2013).

Um exemplo de estudo de cunho comparativo realizado com espécies cavernícolas e seus parentes epígeos é o trabalho de Santos (2003): na subfamília Goniosomatinae que o autor estudou (ver também Gnaspini *et al.*, 2003; Chelini *et al.*, 2011), há espécies de opiliões cavernícolas com diferentes graus de relação com cavernas. Por exemplo: *Serracutisoma spelaeum* é um trogloxeno obrigatório (depende igualmente do ambiente subterrâneo para completar seu ciclo de vida), enquanto *Serracutisoma proximum* ocorrere dentro e fora de cavernas dependendo da época do ano (trogloxeno não obrigatório) e *Heteromitobates discolor* não é cavernícola, embora esteja comumente associada a locais escuros e úmidos sob rochas. Testando várias espécies por meio de diversos experimentos fisiológicos e comportamentais, o autor testou se realmente as espécies que possuem relação mais íntima com cavernas apresentam maior fototaxia negativa, se são menos resistentes a baixas umidades etc. Ele concluiu, entre outras coisas, que todas as espécies da subfamília preferem ambientes pouco iluminados e apresentam reduzida capacidade de tolerar variações de seu conteúdo hídrico. Neste último caso, houve inclusive relação entre o tipo de abrigo usado na natureza e a tolerância à dessecação. *Serracutisoma spelaeum* é tão sensível à perda d´água que 75 % de umidade relativa já é adverso para a espécie. O trabalho

só foi possível devido à hipótese filogenética já existente e mais tarde publicada (Silva e Gnaspini, 2010).

Com os vários trabalhos publicados sobre Palpigradi que mencionamos acima, há várias espécies alvo para se estudar as pressões de seleção que influenciaram as características troglomórficas dessas espécies (Fig. 3). O fato de serem animais muito pequenos pode dificultar as observações e a preparação do material, mas não é impeditiva para observações em microscópio eletrônico de varredura.

Já os amblipígeos troglóbios do gênero *Charinus* (Trajano e Bichuette, 2010) podem ser alvo igualmente interessante de estudos morfológicos visto que há as estruturas sensoriais de amblipígeos já são bem conhecidas (Weygoldt, 2000; Santer e Hebets, 2011). Assim, fica mais fácil identificá-las para posteriormente comparar espécies troglóbias com parentes epígeas.

Aranhas troglóbias da família Pholcidae também da Chapada Diamantina (Trajano e Bichuette, 2010) também podem ser objeto de estudos interessantes. Será que fazem teias maiores do que seus parentes epígeos já que há menos alimento na caverna? O uso oportunístico do habitat terrestre para a construção de teias por *Theridion bergi* (Theridiidae), aranha troglófila em cavernas do Alto Ribeira, a qual, no meio epígeo, está tipicamente associada ao ambiente aquático (Xavier *et al.*, 1995), mostra como a plasticidade ecológica desses animais auxilia na adaptação ao regime seletivo subterrâneo.

Estes são apenas alguns exemplos dentre os vários que poderiam ser abordados. Esperamos que novas gerações de cientistas adentrem a fronteira entre a ecologia sensorial e o estudo biológico das cavernas e ajudem a expandir o grande corpo de conhecimento sobre animais cavernícolas já gerado por pesquisadores brasileiros. A ecologia sensorial é uma área relativamente recente e ainda pouco explorada, mas que pode dar frutos interessantíssimos quando aliada à bioespeleologia.

Agradecimentos

Agradecemos à Prof. Drª. Eleonora Trajano pelo convite para submissão e revisão do texto, aos revisores anônimos de conteúdo e forma, ao Prof. Dr. Abel Pérez-González da UFRJ pela revisão do manuscrito e por ter cedido as fotos dos opiliões troglóbios e à FAPESP (2010/00915-00) pelo financiamento do projeto vigente no LESCA (Laboratório de Ecologia Sensorial de Artrópodes, EACH USP).

Referências

Ali MA. 1978. Sensory Ecology. Review and Perspectives. New York and London: Plenum Press.

Barth FG. 2002. A Spider´s World: Senses and behavior. Springer-Verlag. Berlin: Heidelberg.

Barth FG, Schmid A. 2001. Ecology of sensing. Springer-Verlag. Berlin: Heidelberg.

Brownell P. 2001. Sensory ecology and orientational behaviors. In: Brownell P, Polis G. Scorpion biology and research. Oxford: Oxford University Press p159-183.

Caetano DS, Machado G. 2013. The ecological tale of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) evolution: phylogeny of a Neotropical lineage of armoured harvestmen using ecological, behavioural and chemical characters. Cladistics DOI: 10.1111/cla.12009.

Chelini MC, Willemart RH, Gnaspini P. 2011. Caves as a winter refuge by a neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones). Journal of Insect Behavior 24:393–398.

Christiansen K. 2003. Adaptation: Morphological (External). In: Gunn J. Encyclopedia of Caves and Karst Science. Routledge p7-9.

Cokendolpher JC, Enríquez T. 2004. A new species and records of *Pseudocellus* (Arachnida: Ricinulei: Ricinoididae) from caves in Yucatán, Mexico and Belize. Texas Memorial Museum: Speleological Monographs 6:95-99.

Culver DC, Kane T, Fong D. 1995 Adaptation and Natural Selection in Caves: The Evolution of *Gammarus minus*. Cambridge: Harvard University Press.

Culver DC, Pipan T. 2009. Biology of caves and other subterranean habitat. Oxford: Oxford University Press.

Decu V, Juberthie C. 2003. Insecta: *Coleoptera* (Beetles). In: Gunn J. Encyclopedia of Caves and Karst Science. Routledge p447-445.

Ducarme X, Wauthy G, André MH, Lebrun P. 2004. Survey of mites in caves and deep soil and evolution of mites in these habitats. Canadian: Journal of Zoology 82:841-850.

Ducarme X, Wauthy G, André MH, Lebrun P. 2004. Survey of mites in caves and deep soil and evolution of mites in these habitats. Canadian: Journal of Zoology 82:841-850.

Dusenbery DB. 1992. Sensory Ecology. W.H. Freeman. New York.

Ferreira RL, Souza MFVR, 2012. Notes on the behavior of the advanced troglobite *Eukoenenia Maquinensis,* Souza & Ferreira 2010 (Palpigradi: Eukoeneniidae) and its conservation status. Speleobiology Notes 4:17-23.

Foelix R. 2010. Biology of spiders 3ed. Oxford: Oxford University Press.

Framenau VW, Scharff N, Harvey MS. 2010. Systematics of the Australian orb-weaving spider genus *Demadiana* with comments on the generic classification of the Arkyinae (Araneae: Araneidae). Invertebrate Systematics 24:139–171.

Gaffin DD, Brownell PH. 2001. Chemosensory behavior and physiology. In: Brownell P, Polis G. Scorpion biology and research. Oxford: Oxford University Press p184-203.

Gaskett AC. 2007. Spider sex pheromones: Emission, reception, structures, and functions. Biological Reviews 82:27-48.

Gnaspini P, Santos FH, Hoenen S. 2003. The occurrence of different phase angles between contrasting seasons in the activity patterns of the cave Harvestman *Goniosoma spelaeum* (Arachnida, Opiliones). Biological Rhythm Research 34:31-49.

Harvey MS, Volschenk ES. 2007. Systematics of the Gondwanan pseudoscorpion family Hyidae (Pseudoscorpiones: Neobisioidea). New data and a revised phylogenetic hypothesis. Invertebrate Systematics 21:365-406.

Hobbs HH. 2004. Crustacea. In: Culver DC, White WB. Encyclopedia of Caves. Academic Press p141-152.

Howarth FG. 1983. Ecology of cave arthropods. Annual Review of Entomology 28:365-389.

Howarth FG. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. American Naturalist 142:65-77.

Humphreys WF, Adams M, Vine B. 1989. The Biology of *Schizomus vinei* (Chelicerata: Schizomida) in the caves of Cape Range. Western Australia: Journal of Zoology 217:177-201.

Huppop K. 2004. Adaptation to low Food. In: Culver DC, White WB. Encyclopedia of Caves. Academic Press p4-10.

Kury AB, Pérez-González A. 2008. The first cave-dwelling *Spinopilar* Mello-Leitão 1940 (Opiliones, Gonyleptidae, Tricommatinae), described from a Brazilian cave. Tropical Zoology 21:259-267.

Machado EO, Ferreira RL, Brescovit AD. 2011. A new troglomorphic *Metagonia* Simon 1893 (Araneae, Pholcidae) from Brazil. Zootaxa (Auckland. Print) 3135:59-62.

Meyer-Rochow VB. 2003. Adaptation: Eyes. In: Gunn, J. Encyclopedia of Caves and Karst Science. Routledge p4-5.

Meyer-Rochow VB, Liddle AR. 1988. Structure and function of the eyes of two species of opilionid from New Zealand glowworm caves (*Megalopsalis tumida*: Palpatores, and *Hendea myersi cavernicola*: Laniatores). Proceedings of the Royal Society of London B 233:293-319.

Mineo MF, Del Claro K. 2006. Mechanoreceptive function of pectines in the Brazilian yellow scorpion *Tityus serrulatus*: perception of substrate-borne vibrations and prey detection. Acta Ethologica 9:79–85.

Moldovan OT. 2003. Beetles. In: Gunn J. Encyclopedia of Caves and Karst Science. Routledge p45-50.

Nitzu E, Juberthie C. 1996. Changement dans l´equipement sensoriel des antennes et des palpes maxillaires en fonction de l´habitat chez les Coleoptères Cliveninae (Scartitidae). Memoires de Biospéologie 23:91-102.

Parzefall J. 2004. Behavioral Adaptations. In: Culver DC, White WB. Encyclopedia of Caves. Academic Press p51-55.

Parzefall J, Trajano E. 2010. Behavioral patterns in subterranean fishes. In: Trajano E, Bichuette ME, Kapoor BG. (Eds). Biology of Subterranean Fishes. Enfield: Science Publishers.

Pinto-da-Rocha R. 1996. Biological notes on and population size of *Pachylospeleus strinatii* Silhavy, 1974 in the Gruta das Areias de Cima, Iporanga, south-eastern Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). Bulletin of the British arachnological Society 10:189-19.

Polis GA. 1990. The biology of scorpions. Stanford University Press.

Polotow DG. 2010. Análise cladística da subfamília Cteninae Simon, 1897 e revisão do gênero *Celaetycheus* Simon, 1897 (Araneae, Ctenidae). Tese de Doutorado p174.

Prendini L, Francke OF, Vignoli V. 2010. Troglomorphism, trichobothriotaxy and typhlochactid phylogeny (Scorpiones, Chactoidea): more evidence that troglobitism is not an evolutionary dead-end. Cladistics 26:117-142.

Punzo F. 1988. The Biology of Camel-Spiders (Arachnida, Solifuga). Springer

Rahmadi C, Harvey MS, Kojima JI. 2010. Whip Spiders of the genus *Sarax* Simon 1892 (Amblypygi: Charinidae) from Borneo Island. Zootaxa 2612:1-21.

Ratton P, Mahnert V, Ferreira RL. 2012. A new cave-dwelling species of *Spelaeobochica* (Pseudoscorpiones: Bochicidae) from Brazil. Journal of Arachnology 40:274-280.

Ribera C. 2003. Arachnida. In: Gunn, J. Encyclopedia of Caves and Karst Science. Routledge p75-76.

Romero A. 2003. Adaptation: Behavioural. In: Gunn J. Encyclopedia of Caves and Karst Science. Routledge p3-4.

Santer RD, Hebets EA. 2011. The Sensory and behavioural biology of whip spiders (Arachnida, Amblypygi). In: Casas J. Advances in Insect Physiology, 41, Academic Press, p1-64.

Santos FH. 2003. Estudo de parâmetros fisiológicos relacionados ao modo de vida cavernícola em Goniosomatinae (Opiliones, Gonyleptidae). Tese de Doutorado p140.

Silva MB, Gnaspini P. 2009. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. Invertebrate Systematics 23:530-624.

Snowman CV, Zigler KS, Hedin M. 2010. Caves as Islands: Mitochondrial Phylogeography of the cave-obligate spider *Nesticus barri* (Araneae: Nesticidae). Journal of Arachnology 38:49-56.

Souza MFVR, Ferreira RL. 2010. *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) in Brazilian caves with the first troglobiotic palpigrade from South America. Journal of Arachnology 38:415-424.

Souza MFVR, Ferreira RL. 2011. A new troglobitic *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. Journal of Arachnology 39:185-188.

Souza MFVR, Ferreira RL. 2012. A new remarkable troglobitic species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. Journal of Arachnology 40:151-158.

Souza MFVR, Ferreira RL. 2012. *Eukoenenia virgemdalapa* (Palpigradi: Eukoeneniidae): a new troglobitic palpigrade from Brazil. Zootaxa (Auckland. Print) 3295:59-64.

Stoev P, Akkari N, Zapparoli M, Porco D, Enghoff H, Edgecombe DG, Georgiev T, Lyubomir P. 2010. The centipede genus *Eupolybothrus* Verhoeff, 1907 (Chilopoda: Lithobiomorpha: Lithobiidae) in North Africa, a cybertaxonomic revision, with a key to all species in the genus and the first use of DNA barcoding for the group. ZooKeys 50:29-77.

Talarico G, Palacios-Vargas JG, Alberti G. 2008. Taste while chewing? Sensory structures in the chelicerae of *Pseudocellus pearsei* (Chamberlin & Ivie, 1983) (Arachnida, Ricinulei). Revista Ibérica de Aracnología 15:47–53.

Talarico G, Palacios-Vargas JG, Fuentes Silva M, Alberti G. 2005. First ultrastructural observations on the tarsal pore organ of *Pseudocellus pearsei* and *P. boneti* (Arachnida, Ricinulei). Journal of Arachnology 33:604–612.

Talarico G, Palacios-Vargas JG, Fuentes Silva M, Alberti G. 2006. Ultrastructure of tarsal sensilla and other integument structures of two *Pseudocellus* species (Arachnida, Ricinulei). Journal of Morphology 267:441–463.

Talarico G, Palacios-Vargas JG, Alberti G. 2008. The pedipalp of *Pseudocellus pearsei* (Ricinulei, Arachnida) – ultrastructure of a multifunctional organ. Arthropod Structure & Development 37:511–521.

Trajano E. 2007. The challenge of estimating the age of subterranean lineages: examples from Brazil. Time in Karst p191–198.

Trajano E, Bichuette ME. 2006. Biologia Subterrânea - Introdução. Redespeleo Brasil.

Trajano E, Bichuette ME. 2010. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. Subterranean Biology 7:1-16.

Tu L, Hormiga G. 2011. Phylogenetic analysis and revision of the linyphiid spider genus *Solenysa* (Araneae: Linyphiidae: Erigoninae). Zoological Journal of the Linnean Society 161:484–530.

Xavier E, Baptista RLC, Trajano E. 1995. Biology and redescription of *Theridion bergi* Levi, 1963 (Araneae: Theridiidae), a semi-aquatic spider from Brazilian caves. Revue Arachnologique 11:17-28.

Weygoldt P. 1969. The biology of pseudoscorpions. Harvard University Press.

Weygoldt P. 2000. *Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi) Their Biology, Morphology and Systematics* Apollo Books, Steenstrup.

Willemart RH, Chelini MC. 2007. Experimental demonstration of close-range olfaction and contact chemoreception in the Brazilian harvestman *Iporangaia pustulosa*. Entomologia Experimentalis et Applicata 123:73–79.

Willemart RH, Farine JP, Gnaspini P. 2009. Sensory biology of Phalangida harvestmen (Arachnida, Opiliones): a review, with new morphological data on 18 species. Acta Zoologica 90:209-227.

Willemart RH, Giribet G. 2010. A scanning electron microscopic survey of the cuticle in Cyphophthalmi (Arachnida, Opiliones) with the description of novel sensory and glandular structures. Zoomorphology 129:175–183.