

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DE SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
DEPARTAMENTO DE HIDROBIOLOGIA

JÉSSICA LOPES TAGLIATELA NAVARI

**FILOGENIA E EVOLUÇÃO DE CARACTERES
MORFOLÓGICOS NA ORDEM AMBLYPYGI
THORELL, 1883 (ARACHNIDA)**

São Carlos – SP

2021

JÉSSICA LOPES TAGLIATELA NAVARI

**FILOGENIA E EVOLUÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS NA ORDEM
AMBLYPYGI THORELL, 1883 (ARACHNIDA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Ecologia e Recursos Naturais sob orientação da Prof^a Dr^a Lívia Maria Fusari e coorientação do Prof. Facundo Martín Labarque.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^a Dr^a Lívia Maria Fusari

Coorientador: Prof. Dr. Facundo Martín Labarque

São Carlos – SP

2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Jéssica Lopes Tagliatela Navari, realizada em 19/02/2021.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Livia Maria Fusari (UFSCar)

Profa. Dra. Samira Chahad Ehlers (UFSCar)

Prof. Dr. Gustavo Silva de Miranda (NMNH)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Dedico este trabalho aos meus orientadores, Livia e Facundo, à vocês minha eterna gratidão e reconhecimento.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora, Prof^ª Dr^ª Livia Maria Fusari, e ao meu coorientador, Prof. Dr. Facundo Martín Labarque, aos quais tenho grande respeito e admiração tanto por seu profissionalismo quanto por seu modo empático, sempre me ensinando muito acerca de minha pesquisa e a como me tornar uma pessoa melhor. Sou grata pela disponibilidade, receptividade que ambos sempre tiveram comigo, assim como pela grande oportunidade de trabalhar com a ordem Amblypygi, mesmo este sendo um assunto a parte de suas pesquisas. Obrigada pelo auxílio durante todo o trajeto de meu trabalho, desde a ideia inicial até as longas discussões para que fosse possível sua finalização, tornando ainda todo o processo mais agradável.

Agradeço aos colegas do Laboratório de Entomologia Aquática (LEA/UFSCar) e aos membros do Laboratório de Sistemática de Aracnídeos (LSA/UFSCar) pelas discussões construtivas, pelo auxílio intelectual e emocional de todos. Agradeço ainda a todos os colegas do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES/UFSCar) por todo o apoio, amizade e discussões em todos os cinco anos que passei com vocês, especialmente a Prof^ª Dr^ª Maria Elina Bichuette e ao Dr. Jonas Eduardo Gallão pela orientação desde minha monografia até o fim do meu primeiro ano de mestrado, muito obrigada.

Agradeço também ao Dr. Gustavo Miranda, pela contribuição significativa de nosso trabalho e pela disponibilização de grande parte da literatura nele utilizado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade de São Carlos (PPG-ERN/UFSCar) por todo o suporte estrutural e financeiro que possibilitou a execução de nosso trabalho, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos a mim concedida.

À todos os meus amigos que acompanharam o longo processo de meu trabalho, em especial a Elaine Ribeiro da Costa, por ser minha amiga sempre, estar ao meu lado em todos os momentos difíceis e também nas comemorações, ao Vitor, João Marcos, Cristina, Yuri, Karen, Tamar e Giovane por estarem presentes de forma significativa durante muitas etapas de minha vida, sei que posso sempre contar com vocês.

Agradeço ainda, de forma muito importante, a minha família toda, em especial a minha mãe, Ana Lúcia que literalmente me carregou durante parte do processo de execução de meu trabalho, e minhas irmãs Daniele, Maria Luiza e Manoela, por sempre me apoiarem,

por me escutarem, estarem comigo em todos os momentos de minha vida e por acreditarem em mim quando eu mesma não o fiz, amo muito vocês.

ÍNDICE

Resumo geral.....	1
Abstract geral.....	2
Introdução geral.....	3,7
Referências.....	7,8
Capítulo 1.....	10
Resumo.....	11
Abstract.....	12
Introdução.....	13,14
Material e métodos.....	14,15
Resultados.....	15,18
Discussão.....	18,21
Conclusão.....	21
Agradecimentos.....	21
Referências.....	21,26
Tabelas.....	27,32
Figuras.....	33,34
Apêndice.....	35,48

RESUMO

Uma nova hipótese cladística é apresentada pela primeira vez com 35 espécies de 19 dos 25 gêneros, usando dados morfológicos. Os taxóons avaliados incluíram 17 grupos externos e internos (Amblypygi). A matriz de caracteres morfológicos é baseada em estudos recentes com foco em Amblypygi e resultou em 117 caracteres, onze dos quais são exclusivos deste trabalho. Os caracteres e seus estados foram codificados no programa Mesquite. As análises filogenéticas foram realizadas com pesos iguais e com pesagem implícita no programa TNT, utilizando † *Eophrynus* Woodward, 1871 como um grupo externo para enraizar as análises. A discussão se baseia nos resultados das análises com pesagem implícita ($k = 5,468750$), a fim de reduzir homoplasias na árvore preferida. Os resultados apontam seis sinapomorfias para Amblypygi. A nova árvore gerada sugere que a maioria das famílias e gêneros de Amblypygi não foram resolvidos como monofiléticos, e aqueles recuperados como grupos monofiléticos tiveram baixo suporte, como Euamblypygi, Charontidae e Phrynoidea; exceto para Amblypygi. O presente estudo destaca a importância de uma maior exploração de caracteres e estudos filogenéticos em Amblypygi para compreender a evolução morfológica do grupo e para resolver suas relações internas.

Palavras-chave: cladística, parcimônia, sinapomorfias, pesagem implícita.

ABSTRACT

A new cladistic hypothesis is presented for the first time with 35 species from 19 of the 25 genera, using morphological data. The taxa used included 17 out- and ingroups (Amblypygi). The matrix of morphological characters is based on recent studies focusing on Amblypygi and resulted in 117 characters, eleven of which are exclusive to this work. The characters and their status were encoded in the Mesquite program. Phylogenetic analyzes were performed with equal weights and with implicit weighing in the TNT program, using †*Eophrynus* Woodward, 1871 as an external group to root the analyses. The discussion is based on the results of the analyses with implicit weighing ($k = 5.468750$), in order to reduce homoplasies in the preferred tree. The results suggest six synapomorphies for Amblypygi. The new tree generated suggests most families and genera of Amblypygi were not resolved as monophyletic, and those recovered as monophyletic groups had low support, like Euamblypygi, Charontidae and Phrynoidea; except for Amblypygi. The present study highlights the importance of further character exploration and phylogenetic studies in Amblypygi to understand the morphological evolution of the group and to resolve their internal relations.

Keywords: cladistics, parsimony, synapomorphies, implicit weighing.

INTRODUÇÃO GERAL

Análises cladísticas utilizando dados morfológicos têm apoiado consistentemente a monofilia de Arachnida, bem como análises combinadas de dados morfológicos e moleculares (GIRIBET, 2018). Dentre diversas ordens, Arachnida contempla o grupo Amblypygi.

Hipóteses de parentesco posicionam Amblypygi como grupo-irmão de Thelyphonida e Schizomida, formando o grupo Pedipalpi (WHEELER & HAYASH, 1998; SHULTZ, 2007; GIRIBET, *et al.*, 2002; PEPATO, *et al.*, 2010, REGIER, *et al.*, 2010 BALLESTEROS & SHARMA, 2019); ainda, análises moleculares posicionam Pedipalpi como grupo irmão de Araneae, formando, junto as ordens Amblypygi, Schizomida e Thelyphonida, o grupo Tetrapulmonata (Figura 1).

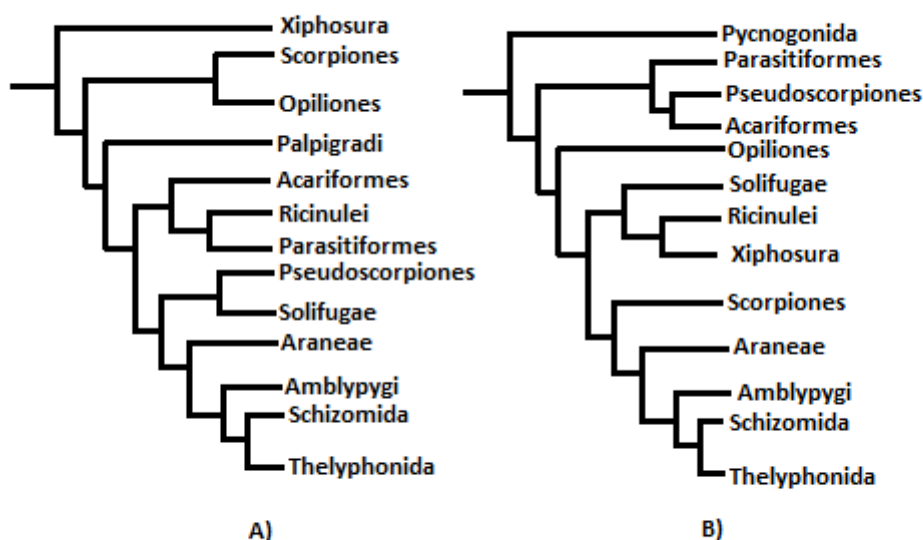


Figura 1: Hipóteses filogenéticas propostas para os grupos existentes de Arachnida: A) suportada por caracteres morfológicos (SHULTZ, 2007) e B) suportada por dados genômicos (BALLESTEROS & SHARMA, 2019).

A Ordem Amblypygi é constituída por aracnídeos que são ativos tipicamente no período noturno, durante o dia costumam se esconder sob rochas, troncos e outros substratos. O corpo achatado desses animais, permite que eles vivam em fendas e espaços nas paredes de cavernas, rachaduras em troncos de árvores e até mesmo cupinzeiros, ambientes que

servem como proteção à predadores e resistência à dessecação durante o dia (WEYGOLDT, 2000). Amblípígeos estão distribuídos em ambientes tropicais e subtropicais, habitando uma grande variedade de ecossistemas, desde florestas úmidas até desertos e ambientes subterrâneos (HEBETS, 2002; CHAPIN, 2015). São organismos naturalmente predadores, com o hábito de capturar suas presas ainda vivas (WEYGOLDT, 2000).

Os amblípígeos se distinguem de outros aracnídeos pelas seguinte combinação de características morfológicas: corpo achatado dorso-ventralmente, corpo dividido em cefalotórax e abdômen, conectados por pedicelo; presença de pedipalpos raptorais, que possibilitam a captura de presa e defesa do organismo e primeiro par de pernas modificado em estruturas exclusivamente sensoriais, sem função locomotora (WEYGOLDT 2000; DUNLOP, 2018).

O primeiro par de pernas, modificadas em estruturas sensoriais ou “anteniformes”, são extremamente alongadas e adornadas de sensilas, responsáveis por encaminhar informações químicas e mecânicas ao sistema nervoso central (IGELMUND & WENDLER, 1991a, b; SPENCE & HEBETS, 2007; SANTER & HEBETS, 2009). As pernas anteniformes apresentam alta mobilidade, conseguem dobrar as articulações segmentares como também são capazes de flexionar o tarso, dando a impressão de um chicote de borracha (FOELIX & HEBETS, 2001). As famílias de amblípígeos se distinguem principalmente em seu tamanho corpóreo e características de seus pedipalpos.

No registro fóssil, as evidências da presença de membros da ordem Amblypygi datam desde o período Devoniano (ca. 390 Ma) (SELDEN *et al.*, 1991). Atualmente a Ordem Amblypygi possui aproximadamente 226 espécies, agrupadas em 25 gêneros e cinco famílias (GARWOOD *et al.*, 2017). A família Paracharontidae é representada por três gêneros, os fósseis †*Paracharonopsis* Engel & Grimaldi, †*Weygoldtina* Scudder e um gênero vivente, o *Paracharon* Hansen. Trata-se de organismos diminutos com até sete milímetros de comprimento corpóreo, se distinguindo de outros amblípígeos pelo baixo número de tricobótrios, por sua carapaça alongada e de margens laterais côncavas, pela ausência completa de olhos e de tritosterno (WEYGOLDT, 2000).

A família Charinidae distingue-se das outras por possuir indivíduos pequenos (de um a cinco centímetros). É composta pelos gêneros *Catageus* Thorell, *Charinus* Simon e *Sarax* Simon. Charontidae é representada por dois gêneros viventes, *Charon* Karsch e *Stygophrynus* Kraepelin e um gênero fóssil, †*Kronocharon* Engel & Grimaldi, são organismos de tamanho corpóreo médio e apresentam pernas longas e o primeiro par de pernas extremamente alongado (WEYGOLDT, 2000; MIRANDA & REBOLEIRA, 2019). Phrynidae se

caracteriza por organismos de corpo médio (maiores de três centímetros), sendo as basitíbias do segundo par de pernas divididas por três artículos; *Acanthophrynus* Kraepelin, *Heterophrynus* Pocock, *Paraphrynus* Moreno e *Phynus* Lamarck são gêneros viventes que representam essa família (WEYGOLDT, 2000; de ARMAS & TRUJILLO, 2018).

Já os membros de Phrynichidae apresentam tamanho corpóreo grande (maiores de quatro centímetros), com pedipalpos largos e finos, adornados de espinhos bem evidentes, os gêneros viventes dessa família são *Damon* Koch, *Euphrynichus* Weygoldt, *Musicodamon* Fage, *Phrynichodamon* Weygoldt, *Phrynichus* Karsch, *Trichodamon* Mello-Leitão e *Xerophrynus* Weygoldt (WEYGOLDT, 2000) e seus representantes fósseis com incerteza quanto ao posicionamento filogenético: †*Sorellophrynus* Harvey e †*Thelyphrynus* Petrunkevitch.

Em estudo recente, Garwood *et al.* (2017) com o objetivo de verificar o posicionamento filogenético de fósseis analisaram dados morfológicos de estudos anteriores (WEYGOLDT, 1996; GIRIBET *et al.*, 2002; PEPATO *et al.*, 2010; GARWOOD & DUNLOP, 2014; GARWOOD *et al.*, 2016), levantaram novos caracteres e propuseram uma filogenia para ordem.

Nesse estudo, Garwood *et al.* (2017) hipotetizaram as relações internas entre as famílias de amblipígeos viventes e quatro gêneros encontrados no registro fóssil. Propuseram diversos agrupamentos dentro da ordem Amblypygi (Figura 2), entretanto utilizaram somente um gênero como terminal para cada família. Os grupos propostos neste trabalho se baseiam em sinapomorfias e os agrupamentos são os seguintes: Paleoamblypygi, restrito à família Paracharontidae; Euamblypygi (*Charinus* (*Stygophrynus* (†*Kronocharon* (*Charon* (*Musicodamon* + *Paraphrynus*))))), apresentando pedipalpos articulados principalmente na horizontal e uma fileira de espinhos dorsais no fêmur do pedipalpo; Clado “sem nome” (*Stygophrynus* (†*Kronocharon* (*Charon* (*Musicodamon* + *Paraphrynus*))))), cuja característica principal é a tendência dos espinhos ventrais da patela do pedipalpo formarem uma “cesta” de captura; Unidistitarsata, †*Kronocharon* como grupo-irmão de Neoamblypygi, onde a fusão do tarso e apotele formando um só elemento posiciona Neoamblypygi, - inclui Charontidae como grupo-irmão de Phrynoidea, caracterizados pela apófise ventral do tipo espinho no trocânter do pedipalpo; e Phrynoidea, agrupando *Musicodamon* e *Paraphrynus* através da redução de quatro dentes nas quelíceras para três e perda do pulvili.

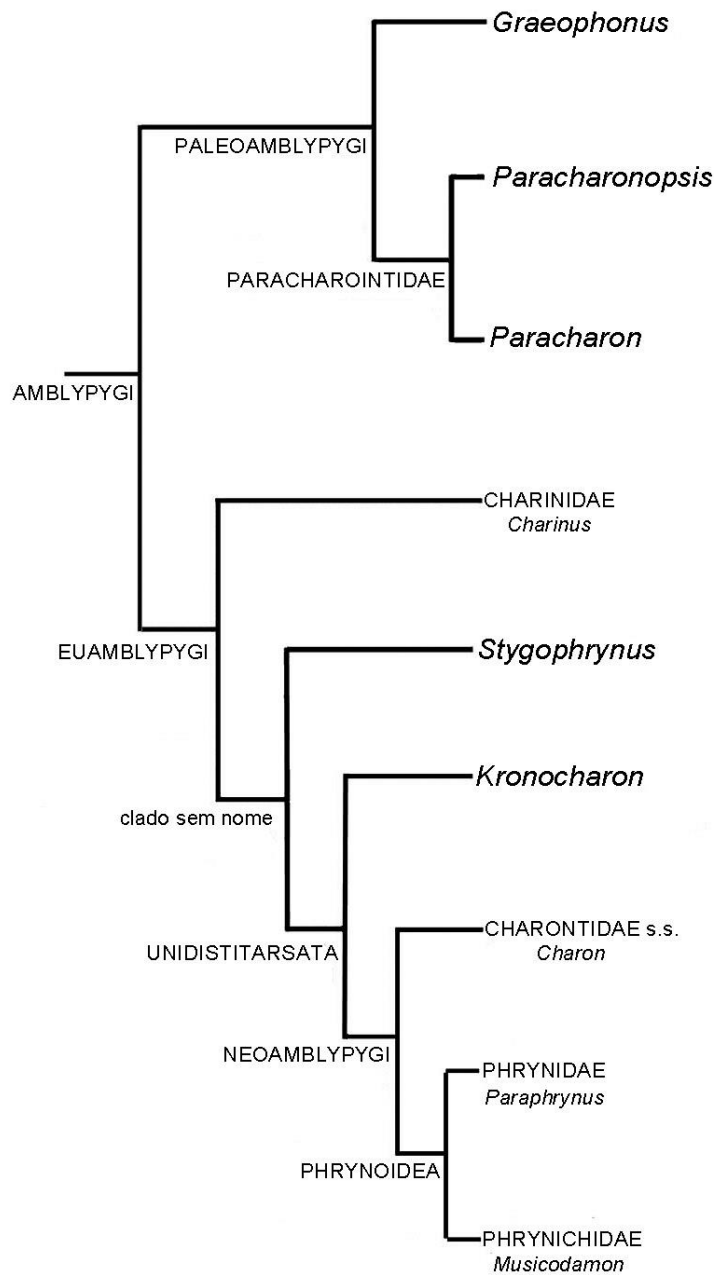


Figura 2. Análise cladística de Amblypygi, árvore de pesos iguais e consenso estrito, adaptada de Garwood *et al.* (2017).

Embora as análises cladísticas de Garwood *et al.* (2017) tenham suportado de forma consistente Amblypygi como monofilético, seus resultados não encontraram evidências conclusivas para as relações interfamiliares. Para avançar ainda mais no entendimento do relacionamento e da evolução de caracteres de Amblypygi, neste trabalho revisamos e expandimos as matrizes anteriores. Para isso, realizamos uma análise cladística morfológica

incluindo 19 gêneros de amblípígeos e 35 espécies, o que é aproximadamente quatro vezes maior do que trabalhos anteriores.

A posição filogenética dos gêneros e sus espécies †*Burmacharon dunlopi* Hu, Lei, Luo, Jarzembowski, Wang & Xiao 2020, *Charinus pescotti* Dunn, 1949, *Charinus longitarsus* Armas, Palomino-Cárdenas & Castillo-Espinoza, 2016, *Sarax cochinchensis bispinosus* Nair, 1934, *Sarax curioi* Giupponi & Miranda, 2014, *Sarax timorensis* Miranda & Reboleira, 2019, *Weygoldtia davidoi* Fage, 1946, *Charon oenpelli* Harvey & West, 1998, *Charon trebax* Harvey & West, 1998, *Catageus forsteri* Dunn, 1949, *Catageus sunda* Rahmadi & Harvey, 2008, *Paraphrynus laevifrons* Pocock, 1894, *Paraphrynus chacmool* Rowland, 1973, *Paraphrynus maya* Armas, Trujillo & Agreda, 2017, *Phrynus operculatus* Pocock, 1902, *Phrynus maesi* Armas, 1995, *Phrynus panche* Armas & Angarita, 2008, *Heterophrynus yarigui* Alvarez-Garcia & Díaz-Perez, 2015, *Heterophrynus guacharo* Armas, 2015, *Euphrynichus bacillifer* Gerstaecker, 1873, *Phrynichus gaucherie* Weygoldt, 1998, *Phrynichus persicus* Miranda & Zamani, 2018, *Damon medius* Herbst, 1797 and *Damon tibialis* Perty, 1834 (ver Capítulo 1, tabela 1) foram avaliados pela primeira vez.

REFERÊNCIAS

- BALLESTEROS, JA; SHARMA, PP. 2019. A critical appraisal of the placement of Xiphosura (Chelicerata) with account of known sources of phylogenetic error. **Systematic Biology** 68(6): 896–917.
- CHAPIN, KJ; HEBETS, EA. 2016. The behavioral ecology of amblypygids. **Journal of Arachnology** 44: 1–14.
- DUNLOP, JA. 2018. Systematics of the coal measures whip spiders (Arachnida: Amblypygi). **Zoologischer Anzeiger** 273: 14–22.
- GARWOOD, RJ; DUNLOP, J. 2014. Three-dimensional reconstruction and the phylogeny of extinct chelicerate orders. **PeerJ** 2: e641.
- GARWOOD, RJ; DUNLOP, JA; KNECHT, BJ; HEGNA, TA. 2017. The phylogeny of fossil whip spiders. **BMC Evolutionary Biology**, 17: 105.
- 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.
- GIRIBET, G. 2018. Current views on chelicerate phylogeny – A tribute to Peter Weygoldt. **Zoologischer Anzeiger** 273: 7-13.
- MIRANDA, GS; GIUPPONI, APL; PRENDINI, L; SCHARFF, N. 2018a. *Weygoldtia*, a new genus of Charinidae Quintero, 1986 (Arachnida, Amblypygi) with a reappraisal of the genus in the Family. **Zoologischer Anzeiger** 273: 23–32.
- MIRANDA, GS; KURY, AB; GIUPPONI, APL. 2018b. Review of *Trichodamon* Mello-Leitão 1935 and phylogenetic placement of the genus in Phrynichidae (Arachnida, Amblypygi). **Zoologischer Anzeiger** 273: 33–55.
- PEPATO, AR; ROCHA, EFR; DUNLOP, JA. 2010. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. **BMC Evolutionary Biology** 10: 235.
- REGIER, JC; SHULTZ, JW; ZWICK, A; HUSSEY, A; BALL, B; WETZER, R; MARTIN, JW; CUNNINGHAM, CW. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. **Nature** 463: 1079–1083.
- SHARMA, PP; KALUZIAK, S; PÉREZ-PORRO, AR; GONZÁLEZ, VL; HORMIGA, G; WHEELER, WC; GIRIBET, G. 2014. Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. **Molecular Biology & Evolution** 31: 2963–2984.

- SHULTZ, J.W. 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of arachnida. **Cladistics**, 6: 1-38.
- SHULTZ, JW. 2007. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological caracteres. **Zoological Journal of the Linnean Society** 150: 221–265.
- WEYGOLDT, P; PAULUS, HF. 1979a. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata: I. Morphologische Untersuchungen. Z. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 17: 85–116.
- WEYGOLDT, P. 1996. Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 34: 182–202.
- WEYGOLDT, P. 2000. **Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi)**. Volume 1. Their Biology, Morphology and Systematics. Apollo Books, Stenstrup.
- WHEELER, WC; HAYASHI, CY. 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. **Cladistics** 14: 173–192.

CAPÍTULO 1

Filogenia e evolução dos caracteres morfológicos na Ordem Amblypygi Thorell, 1883 (Arachnida)

Resumo

A Ordem Amblypygi se distingue dos outros aracnídeos por apresentar o corpo achatado, pedipalpo raptorial, presença de pedicelo e o primeiro par de pernas modificado em estrutura sensorial sem função locomotora. Os Amblypygi estão divididos em cinco famílias, Paracharontidae, Charontidae, Charinidae, Phrynichidae e Phrynidae, incluindo 18 gêneros viventes e cinco fósseis. Nesse estudo exploratório, uma nova hipótese cladística é apresentada com 35 espécies de 19 dos 25 gêneros, utilizando dados morfológicos. Os táxons utilizados pertencem ao clado Pantetrapulmonata, incluindo 17 grupos externos e o grupo interno (Amblypygi). A matriz de caracteres morfológicos é baseada em um recente estudo com foco nos Amblypygi e resultou em 117 caracteres, sendo onze exclusivos deste trabalho. Os caracteres e seus estados foram codificados no programa Mesquite. Análises filogenéticas foram realizadas com pesos iguais e com pesagem implícita no programa TNT, utilizando †*Eophrynus* Woodward, 1871 como grupo externo para enraizar as análises. A discussão se baseia nos resultados das análises com pesagem implícita ($k = 5.468750$), com a finalidade de diminuir as homoplasias na árvore preferida. Os resultados sugerem seis sinapomorfias para Amblypygi: presença de uma apófise ventral no trocânter do pedipalpo, presença de um órgão de limpeza no tarso do pedipalpo, presença de uma fileira de espinhos na patela do pedipalpo, que corroboram aquelas de estudos anteriores, além da presença de arolio nas pernas II-IV, ausência de músculo posterior patelotibial e a presença de pseudopodômeros na tíbia da perna I. A nova árvore gerada sugere dois clados dentro de Amblypygi com relações inéditas e caracteres que corroboram propostas anteriores. Paracharontidae foi mantida como monofilética, representada por †*Burmacharon*, †*Paracharonopsis*, †*Weygoldtina* e *Paracharon* pela presença de projeção trapezoidal na margem anterior da carapaça. Os gêneros *Charon* Karsch, 1879, *Catageus* Thorell, 1889 e †*Kronocharon* Engel & Grimaldi, 2014 são agrupados na família Charontidae, monofilética, com uma sinapomorfia: presença de linha basal no órgão de limpeza palpal, sendo considerada irmã de Charinidae e Phrynoidea. A família Charinidae foi recuperada como parafilética bem

como Phrinichidae e Phrynidae, apesar da superfamília Phrynoidea se mostrar monofilética. O presente estudo é o primeiro a considerar 35 espécies representantes de 19 gêneros e evidencia a importância de mais estudos filogenéticos nos Amblypygi para entender a evolução morfológica do grupo e para resolver as relações internas entre as famílias da Ordem.

Palavras-chave: sinapomorfias, cladística, caracteres, morfologia.

Abstract

The Order Amblypygi is distinguished from other arachnids in that it has a flattened body, raptorial pedipalp, presence of pedicel and the first pair of legs modified in sensory structure without locomotor function. Amblypygi are divided into five families, Paracharontidae, Charontidae, Charinidae, Phrynichidae and Phrynidae, including 18 living genera and five fossils. In this exploratory study, a new cladistics hypothesis is presented with 19 of the 25 genera, using morphological data. The taxa used belong to the Pantetrapulmonata clade, including 17 external groups and the internal group (Amblypygi). The matrix of morphological characters is based on a recent studies focusing on Amblypygi and resulted in 117 characters, nine of which are exclusive to this work. The characters and their status were encoded in the Mesquite program. Phylogenetic analyzes were performed with equal weights and with implicit weighing in the TNT program, using † *Eophrynus* Woodward, 1871 as an external group to root the analyses. The discussion is based on the results of the analyses with implicit weighing ($k = 5.468750$), in order to reduce homoplasies in the preferred tree. The results suggest six synapomorphies for Amblypygi: presence of a ventral apophysis in the pedipalp's trochanter, presence of a cleaning organ in the pedipalp's tarsus, presence of a row of spines in the pedipalp's patella, which corroborate those from previous studies, in addition to the presence of arolium on legs II-IV, absence of posterior patellotibial muscle and the presence of pseudoarticulations in the tibia of the leg I. The new tree generated suggests two clades within Amblypygi with unprecedented relationships and characters that corroborate previous proposals. Paracharontidae was maintained as monophyletic, represented by † *Burmacharon*, † *Paracharonopsis*, † *Weygoldtina* and *Paracharon* due to the presence of trapezoidal projection on the anterior margin of the carapace. The genera *Charon* Karsch, 1879, *Catageus* Thorell, 1889 and † *Kronocharon* Engel & Grimaldi, 2014 are grouped in the monophyletic Charontidae family, with a synapomorphy: presence of a basal line in the palpal cleaning organ, being considered sister of Charinidae and Phrynoidea. The Charinidae family was recovered as a paraphyletic as well as Phrynichidae and Phrynidae, although the Phrynoidea superfamily proved to be monophyletic. The present study is the first to consider 35 species representing 19 genera and highlights the importance of further phylogenetic studies in Amblypygi to understand the morphological evolution of the group and to resolve the internal relations between the families of the Order.

Key words: synapomorphy, amblypygid, characters, morphology.

Introdução

A Ordem Amblypygi é constituída por aracnídeos que são tipicamente noturnos e vivem em fendas e espaços nas paredes de cavernas, rachaduras em troncos de árvores e até mesmo cupinzeiros, locais que servem como proteção à predadores e à dessecação durante o dia (Weygoldt 2000). São organismos predadores, com o hábito de capturar suas presas ainda vivas (Weygoldt 2000). Os amblipígeos se distribuem por ambientes tropicais e subtropicais, habitando uma grande variedade de ecossistemas, desde florestas úmidas até desertos e ambientes subterrâneos (Hebets 2002; Chapin 2015). Os indivíduos da Ordem Amblypygi se distinguem da maioria dos outros aracnídeos pela seguinte combinação de características morfológicas: corpo achatado dividido em prossoma e opistossoma; pedipalpos raptorais, que possibilitam a captura de presa e defesa do organismo; e primeiro par de pernas modificado em estruturas exclusivamente sensoriais, sem função locomotora (Weygoldt 2000; Dunlop 2018).

A Ordem tem evoluído desde a metade do carbonífero, cerca de 329 milhões de anos atrás, e atualmente está constituída por cerca de 226 espécies (Miranda *et al.*, 2018), entre viventes e fósseis agrupadas em 25 gêneros e cinco famílias (Scudder 1876; Dunlop & Barov 2005; Engel & Grimaldi 2014; Garwood *et al.* 2017), incluindo: Paracharontidae Weygoldt, 1996, Charinidae Quintero, 1986, Charontidae Simon, 1892, Phrynichidae Simon, 1900 e Phrynidae Blanchard, 1852.

A maioria das hipóteses filogenéticas inferidas com dados morfológicos e moleculares posicionam Amblypygi como grupo-irmão de Thelyphonida e Schizomida, grupo conhecido como Pedipalpi (Wheeler & Hayash 1998; Shultz 2007; Giribet *et al.* 2002; Pepato *et al.* 2010; Regier *et al.* 2010; Ballesteros & Sharma 2019). Além disso, várias análises morfológicos e moleculares posicionam Pedipalpi como grupo irmão de Araneae, formando o grupo Tetrapulmonata (Shultz 1990, 2007; Ballesteros & Sharma 2019).

A base da classificação de Amblypygi é de Weygoldt (1996), na qual foi realizada a primeira análise filogenética da ordem. Weygoldt (1996) incluiu todos os gêneros na análise e definiu grandes grupos dentro da ordem, como Paleoamblypygi e Euamblypygi, e propôs uma hipótese para a evolução dos caracteres. O trabalho subsequente que explorou as relações dentro da ordem foi Garwood *et al.* (2017), que incluiu táxons vivos e fósseis para entender a colocação de amblipígeos fósseis dentro da filogenia da ordem. Em Garwood *et al.* (2017), a matriz foi amplamente baseada em Weygoldt (1996) para o grupo interno e incluiu caracteres de Pepato *et al.* (2010), Giribet *et al.* (2002) e Schultz (1996, 2007) para os outros grupos. Especificamente, para Amblypygi, Garwood *et al.* (2017) incluiu cinco

gêneros (uma espécie representante de cada gênero) existentes que representam as cinco famílias viventes e quatro gêneros extintos.

Em estudo recente, Garwood *et al.* (2017) verificaram o posicionamento filogenético dos fósseis de Amblypygi analisando matrizes com dados morfológicos de quelicerados fósseis e viventes (Weygoldt 1996; Giribet *et al.* 2002; Pepato *et al.* 2010), levantando e incluindo novos caracteres. Como resultado, eles hipotetizaram as relações internas entre as cinco famílias de amblipígeos viventes, cada uma representada por um gênero, e os quatro gêneros encontrados no registro fóssil. O presente trabalho busca explorar a evolução dos caracteres morfológicos e propor a primeira hipótese de filogenia da ordem a nível de espécie, incluindo os 35 espécies pertencentes à 19 gêneros da Ordem Amblypygi, verificando assim as relações de parentesco entre eles e testando a monofilia das famílias.

Material e métodos

Levantamento e codificação de caracteres

Utilizamos a última matriz de dados morfológicos disponível de quelicerados de espécies fósseis e existentes (Garwood *et al.* 2017), que possui informações dos trabalhos de Weygoldt (1996), Giribet *et al.* (2002), Pepato *et al.* (2010) e novos caracteres adicionais. As análises de Garwood *et al.* (2017) suporta a monofilia de Amplypygi e sugere relações de parentesco entre os gêneros, entretanto com baixo suporte. A partir dessa matriz foram mantidos os terminais do grupo Pantetrapulmonata Shultz, 2007, incluindo os terminais referentes aos gêneros de Amplypygi, e excluindo os caracteres não aplicáveis para esse grupo.

Novos caracteres foram levantados através de informações na literatura, em sua maioria de cunho taxonômico, que abordam dados morfológicos das 35 espécies de Amblypygi incluídas na matriz, como tamanho relativo (ex., razão corpórea entre macho e fêmea), número (ex., olhos, espinhos e segmentos) e presença (ex., processo frontal do prossoma) de diferentes estruturas.

A matriz de dados utilizada é composta por 52 terminais (ver Tabela 1), sendo 17 táxons do grupo externo (todos Pantetrapulmonata) e 35 do grupo interno da ordem Amblypygi. Foram codificados 117 caracteres morfológicos dos táxons estudados (Material suplementar). Utilizando a matriz proposta por Garwood *et al.* (2017), mantivemos 96 de seus caracteres (ver Lista de descrição dos caracteres), somente acrescentando dados referentes aos mesmos, adicionamos nove caracteres de Miranda *et al.* 2018 e um de Miranda

(*in press*), sendo 11 caracteres adicionados pela primeira vez no presente trabalho. O gênero †*Eophrynus* foi utilizado para enraizar as análises. Esse gênero pertence à ordem já extinta †Trigonotarbida, grupo fóssil irmão do restante de Pantetrapulmonata (Shultz, 2007).

A codificação dos caracteres seguiu o método lógico proposto por Sereno (2007). Os estados de caracteres foram codificados como binários ou multi-estado quando aplicável. Todos os caracteres foram tratados como não-ordenados.

Algoritmos de busca

O programa TNT versão 1.5 (Goloboff, Farris & Nixon 2008), foi utilizado na implementação da análise cladística, baseada no princípio da parcimônia. Devido ao tamanho da matriz (Tabela 1), a busca pelas topologias foi do tipo heurístico.

Realizamos uma busca com pesos iguais, através das operações disponíveis no menu *Traditional Search*, com o algoritmo *Random Addition Sequence* (RAS), combinado ao algoritmo *Tree Bisection and Reconnection* (TBR) de *branch-swapping*, com 5000 réplicas por busca, guardando 10 árvores por réplica (memória suficiente para 20000 réplicas por busca, *random seed* igual a 1).

Foi realizada uma busca com pesagem diferencial do tipo implícita (Goloboff 2003, 2008), com os parâmetros de RAS + TBR idênticos aos da busca por pesos iguais para obter valores da função de concavidade k . Utilizamos o *script propk.run* desenvolvido por Salvador Arias para obter o valor k ótimo para nosso conjunto de dados (Goloboff *et al.* 2008), e também exploramos valores inferiores e superiores de k para avaliar o grau de homoplasia dos caracteres utilizados (Tabela 2).

Calculamos o suporte de Bremer (Bremer 1994) absoluto através de uma busca com 100 réplicas e salvando 10 árvores por réplica, retendo árvores subótimas (3, 5, 8, 10, 12, 15) com baixo pesos iguais (memória suficiente para 10000). Os valores foram adicionados à árvore preferida ($k = 5.468750$; Figura 2).

A otimização dos caracteres (apenas caracteres não-ambíguos) nas árvores foi realizada no programa Winclada versão 1.61 (Nixon 1999). As árvores exportadas a partir do Winclada em formato *.emf* foram editadas no programa Adobe Illustrator CS4, de forma a indicar os nomes dos nós e demais agrupamentos.

Resultados

Lista de Caracteres

Os caracteres utilizados nas análises filogenéticas foram categorizados de acordo com sua região na morfologia dos grupos e codificados em uma matriz segundo seus estados (Material suplementar). Os caracteres novos encontram-se marcados com um asterísco(*). Seus estados foram descritos de acordo com definições presentes na literatura e/ou novas definições para os caracteres exclusivos deste trabalho (ver Apêndice 1).

Análises Filogenéticas

A árvore consenso da análise com pesagem iguais (Figura 1; Tabela2) resultou em uma topologia bem resolvida para nosso grupo interno (Amblypygi), apesar disso, a fim de reduzir a quantidade de homoplasias encontradas nesse tipo de pesagem, realizamos as análises com pesagem implícita.

Os consensos gerados a partir de análises de pesagem implícita com valores de k que retiveram menor número de árvore (Tabela2) se mostraram semelhantes quanto às relações de parentesco e suas sinapomorfias. Tanto a aplicação do k ótimo proposto por Salvador Arias ($k = 5.468750$) quanto o uso do *script* proposto em nossa metodologia, fez com que essa árvore (Figura 2) fosse escolhida para os embasamentos de nossa discussão.

De acordo com os resultados da análise com pesagem implícita preferida ($k = 5.468750$) (Figura 2; Tabela2), propomos seis sinapomorfias para a Ordem Amblypygi, incluindo: presença de uma apófise ventral no trocânter do pedipalpo 40 (1), presença de um órgão de limpeza palpal 42 (1), presença de fileira de espinhos na patela do pedipalpo 45 (1), presença de arolio nas pernas II-IV 101 (1), músculo posterior patelotibial ausente 107 (0) e presença de pseudopodômeros na tíbia da perna I 112 (1).

Agrupamos as espécies, de acordo com suas relações de parentesco, em dois clados principais, Paleoamblypygi contendo a família Paracharontidae e fósseis e Euamblypygi representado pelas famílias Charinidae, Charontidae e a superfamília Phrynoidea.

Propomos Paleoamblypygi formado pela família Paracharontidae, representada pelas espécies fósseis †*Weygoldtina anglica*, †*Paracharonopsis cambayensis*, †*Burmacharon dunlopi* e uma vivente: *Paracharon caecus*. Os terminais do grupo compartilham uma sinapomorfia: presença de projeção trapezoidal na margem anterior da carapaça (5:1). Ainda dentro de Paleoamblypygi observamos que as espécies que o constituem formam uma politomia: †*Weygoldtina anglica*, †*Paracharonopsis cambayensis*, †*Burmacharon dunlopi* e *Paracharon caecus* e que a família Paracharontidae se mostrou não monofilética, constituindo uma politomia.

A presença de uma fileira dorsal de espinhos femorais nos pedipalpos (39:1) agrupa os Euamblypygi. Buscando testar a monofilia das famílias de Amblypygi, foi possível observar que a maioria das famílias pertencentes a Euamblypygi se mostraram parafiléticas, com exceção de Charontidae que foi observada monofilética.

O clado pode ser subdividido em dois grupos: a família Charontidae representada por espécies dos gêneros †*Kronocharon*, *Charon* e *Catageus*, que compartilham uma sinapomorfia: presença de linha basal no órgão de limpeza do pedipalpo (56:1); e a superfamília Phrynoidea com adição da espécie *Weygoldtia davidoi*, cujas relações se dão pelo compartilhamento de três sinapomorfias: três dentes quelicerais internos (23:1), até dois dentes no segmento basal externo da quelícera (34:0) e mais do que 25 pseudoarticulações na tíbia da perna I (112:1).

A família Charinidae, que pertencente a Euamblypygi, também se mostra parafilética. Aqui podemos observar a espécie *Charinus longitarsus* como grupo irmão de todo o restante do clado. O restante das espécies do clado apresentam mais do que três espinhos dorsais no fêmur do pedipalpo como sinapomorfia (57: 1).

Ainda, propomos relações de parentesco inéditas dentro dos três grupos principais, foi observado que alguns caracteres contextualizam as relações de parentesco entre alguns gêneros; †*Kronocharon cambayensis* como grupo irmão de *Charon* pela presença de três a oito dentículos acima do órgão de limpeza do pedipalpo (43:1).

Evolução dos caracteres

No intuito de observar como se deu a evolução dos caracteres morfológicos aqui estudados, a partir da otimização de nossos dados, foi possível destacar alguns caracteres e/ou estados das diferentes estruturas presentes na morfologia de Amblypygi (ver Apêndice 1). Ao tratar dos caracteres presentes no cefalotórax, observou-se que a presença de projeção trapezoidal da margem anterior da carapaça (5:1) ocorre somente nas espécies fósseis de Amblypygi e na espécie *Paracharon caecus*, considerada a espécie vivente basal do grupo, ou seja, na família Paracharontidae. Em todos os terminais externos e nos grupos internos derivados esse carácter é ausente, sendo a presença considerada uma autapomorfia de Paracharontidae. A margem anterior da carapaça arredondada (16:1) é observada somente em †*Burmacharon dunlopi*, *Charinus*, *Weygoldtia*, *Damon variegatus* e *Phrynus operculatus*, entretanto, para o restante da ordem o estado é reto (16:0), sendo considerado uma convergência evolutiva.

Dentro da cavidade oral/quelíceras é possível observar o estado plesiomórfico para o número de dentes quelicerais internos, sendo os representantes fósseis de *Amblypygi* e *Charinus*, *Charon*, *Sarax* e *Trichodamon* com quatro dentes (23:0) e a presença de três dentes é considerado um estado derivado, presente no restante das espécies da ordem (23:1). Ainda, se tratando de estados plesiomórficos, somente uma cúspide é observada no dente queliceral mais distal (24:0) em †*Weygoldtina* e *Paracharon*, sendo bicúspide para o restante da ordem (24:1).

Entre os caracteres que fazem parte da morfologia dos pedipalpos foi observado que a apotele palpal diferenciada do tarso (44:0) é considerada plesiomórfica, encontrada nas espécies fósseis de nosso grupo interno, em *Paracharon*, na família Charinidae e em *Catageus* (Charontidae), além de todos os grupos externos, com exceção de Schizomida e Thelyphonida, sendo que estes últimos, juntamente com o restante dos representantes da família Charontidae e toda a superfamília Phrynoidea apresentam o tarso totalmente fundido (44:1). A presença de espinhos no tarso do pedipalpo (48:1) é observada em toda a família Charinidae e Phrynichidae e em *Paracharon* e †*Paracharonopsis*, enquanto em Phrynidae, Charontidae e †*Weygoldtina* esse caracter é ausente. Já a apófise ventral em forma de espinho no trocânter do pedipalpo (41:1) é observado em *Paracharon*, *Charon* e Phrynoidea e ausente em †*Paracharonopsis*, Charinidae, †*Kronocharon* e *Catageus*.

Na estrutura geral do opistossoma observamos mais um caracter basal para nosso grupo interno: a presença de arolio nas pernas II-IV (101:1) em Paracharontidae, Charinidae e Charontidae, sendo ausente no grupo derivado: Phrynoidea.

Discussão

As relações internas de nossa árvore consenso com pesagem implícita, se assemelham às propostas em trabalhos anteriores (*e.g.* Weygoldt, 1996; Garwood *et al.*, 2017). O parentesco dentro de Euamblypygi, entre *Paracharon* e †*Weygoldtina* foi relatado anteriormente por Weygoldt (1996) dado o número de traços plesiomórficos que as relacionam. Na análise proposta por Garwood *et al.* (2017), esses gêneros se relacionam pelo plano de movimento vertical dos pedipalpos, sendo considerado um estado plesiomórfico. O autor ainda propõe seis apomorfias de Amblypygi, quatro das quais se repetem em nossa proposta: presença de serrula na quelícera; presença da apófise ventral no trocânter do pedipalpo; presença de um órgão de limpeza palpal; presença de uma fileira dorsal de espinhos na patela do pedipalpo; presença de arolio nas pernas II-IV, embora haja reversão

em gêneros mais derivados, corroborando a proposta de Weygoldt (1996) que sugere o pulvili como caracter homoplástico, provavelmente perdido várias vezes na filogenia.

Paleoamblypygi é proposto como irmão de todo o restante de Amblypygi, tal relação foi sugerida por Weygoldt (1996). O gênero fóssil †*Weygoldtina* foi inserido provisoriamente em Paracharontidae por Dunlop (2018), porém o autor levanta um questionamento acerca dessa relação, se ela é mantida por caracteres plesiomórficos ou apomórficos, em nossas análises foi possível observar que a família Paracharontidae compartilha caracteres majoritariamente plesiomórficos. Dunlop *et al.* (2007), agruparam a família Paracharontidae através de cinco sinapomorfias. Em nosso trabalho foi possível observar que duas delas se mostraram realmente presentes na família, porém foram encontradas também em outros táxons, como por exemplo a presença de quatro dentes quelicerais internos e somente uma cúspide no dente distal, essa última presente somente em †*Weygoldtina* e *Paracharon*, não havendo dados suficientes sobre o caracter nos representantes restantes da família. Ainda, apesar da proposta de Garwood *et al.* (2017), onde †*Weygoldtina* é considerado irmão de Paracharontidae e pelo fato de que nossas análises sugerirem que o gênero, juntamente com †*Burmacharon dunlopi*, †*Paracharonopsis cambayensis* e *Paracharon* constituem a família Paracharontidae, nosso trabalho corrobora o de Garwood *et al.* a respeito da não monofilia da família. A inclusão de †*Weygoldtina* e †*Paracharonopsis* em Paracharontidae foi observada anteriormente no trabalho de Engel e Grimaldi (2014).

Em sua proposta (Engel & Grimaldi, 2014), os autores posicionam †*Kronocharon* e Phrynoidea em Unidistarsata, cuja sinapomorfia é a fusão do tarso em uma só estrutura, o trabalho sugere ainda que †*Kronocharon* não deve ser posicionado em Charontidae com base na ausência da linha basal no órgão de limpeza do pedipalpo (distitarso). Garwood *et al.* (2017) apresentam a possibilidade de incluir †*Kronocharon* em Charontidae mas não o fizeram para que a família não se tornasse parafilética. Os autores sugerem manter *Stygophrynus*, atual *Catageus* (Miranda *et al.*, 2018) com †*Kronocharon* formando Unidistarsata e Charontidae com somente um gênero: *Charon*, ainda assim a família se mostrou não monofilética, considerando *Charon* como grupo irmão de Phrynoidea. Em nossa proposta a família Charontidae se mostrou monofilética, agrupando *Charon*, †*Kronocharon* e *Catageus*, com a presença de linha basal no órgão de limpeza do pedipalpo.

Assim como Garwood *et al.* (2017), nosso estudo propõe Charontidae como grupo irmão de Phrynoidea, uma das sinapomorfias aqui observadas para a superfamília também foi elencada anteriormente pelos pesquisadores: três dentes quelicerais internos e, apesar de em nosso trabalho esse estado não ser considerado uma sinapomorfia de Phrynoidea, também

observamos a ausência de arolio para o grupo. Nosso trabalho adicionou o gênero *Weygoldtia* pela primeira vez em uma filogenia, que se mostrou agrupado com Phrynoidea, constituindo um dos grupos de Euamblypygi.

No contexto de Euamblypygi, propusemos Charinidae como parafilética, sendo um de seus representantes, *Charinus longitarsus* apresentado como grupo irmão de todo o restante do clado, sugerindo parafiletismo dentro do próprio gênero: *Charinus*. Tal relação foi observada também por Weygoldt (1996). O posicionamento de *Weygoldtia* em Phrynoidea, proposto como Charinidae por Miranda *et al.* (2018) também contribui para o parafiletismo observado na família.

Prendini *et al.* (2005) apresenta *Damon* como monofilético mantido por duas sinapomorfias: cerdas foliformes nos segmentos tarsais das pernas anteniformes e dobras pleurais que circundam o saco de ovos da fêmea, proporcionando uma eclosão lateral. Os autores dividem o gênero em dois agrupamentos, o primeiro grupo da África ocidental, representado por *D. johnstonii*, *D. medius*, *D. tibialis* e *D. uncinatus* e o segundo constituído somente por *D. variegatus*, que se distingue por seu grande tamanho corpóreo e a presença de sacos ventrais recobertos, considerado grupo irmão de todas as espécies restantes do gênero, contendo caracteres plesiomórficos em relação as mesmas. Em nossa proposta, ao adicionar os táxons *D. tibialis*, *D. medius* e *D. variegatus* obtivemos resultado semelhante. O gênero se mostrou parafilético, mantendo *D. tibialis* e *D. medius* como irmãos de *Musicodamon*, sendo a relação mais derivada de nossa árvore e *D. variegatus*, que apesar de pertencer a mesma superfamília (Phrynoidea) se relaciona como irmão de *Acanthophrynus*, *Weygoldtia* e *Phrynus operculatus*.

Os gêneros *Phrynichus* e *Euphrynichus* foram apresentados como irmãos de *Trichodamon* e, apesar de corroborar a hipótese de relação de Miranda *et al.* (2018) sugerimos um estudo comparativo acerca dos gêneros, pois, no trabalho de Weygoldt (1998) foi sugerido *Euphrynichus* como sinônimo júnior de *Phrynichus*.

A análise proposta por Garwood *et al.* (2017) demonstra que a filogenia de Amblypygi é refletida na evolução e modificação dos pedipalpos do grupo. Em nosso trabalho, os caracteres que se referem aos pedipalpos representam cerca de 20% da nossa matriz. Conforme observado nos resultados, a maior parte das sinapomorfias aqui propostas pertencem a tais caracteres, abrangendo o conhecimento das relações de parentesco entre os gêneros da ordem. Nossos resultados diferem de algumas propostas de pesquisas anteriores (Weygoldt 1996; Garwood *et al.* 2017), e, com a adição de espécies de diferentes gêneros da ordem Amblypygi, foi possível verificar relações de parentesco inéditas e até mesmo

aproximar gêneros que anteriormente pareciam não se relacionar com outros grupos. Ainda, ressaltamos que o trabalho levanta questões relevantes sobre as relações internas da ordem e a importância de pesquisas de base e taxonômica a respeito do grupo que possam trazer ainda mais precisão de dados e uma melhor resolução da filogenia desse grupo.

Conclusão

Este estudo exploratório é o conjunto de dados morfológicos mais abrangente de Amblypygi em termos do número de táxons usados em uma estrutura filogenética até agora (ver Weygoldt, 1996; Garwood & Dunlop 2014; Prendini et al. 2015; Garwood et al. 2017; Miranda et al. 2018b). Apesar dos cladogramas não resolvidos, a monofilia de Amblypygi, Euamblypygi e Phrynoidea é corroborada, como em análises anteriores. A monofilia de Charontidae, incluindo †*Kronocharon prendinii*, é recuperada pela primeira vez. Também é sugerido que †*Burmacharon dunlopi* possa ser irmão de Euamblypygi ou um membro de Paleoamblypygi. No entanto, muitos relacionamentos internos permanecem sem solução. Sugerimos que estudos taxonômicos detalhados, morfologia comparativa, comportamento e moleculares em Amblypygi. Seria uma forma de abranger o conhecimento do grupo e ajudará a preencher lacunas em análises cladísticas futuras, possivelmente aumentando a resolução da árvore ao aplicar evidências totais ou abordagens baseadas em transcriptoma (ou seja, sequenciamento de próxima geração).

Agradecimentos

JT agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de (nº do processo: 88882.42372/2019-1). Agradecemos também a Salvador Arias pelo *script* utilizado no TNT (<http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/>). Agradecemos ao Dr. Gustavo Miranda pela sugestão e envio de trabalhos e auxílio na execução da pesquisa.

Referências

- Armas LF. 2006. Los ambliopígidos o tenderapos de México (Arachnida: Amblypygi). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 39: 345–359.
- Armas LF. 2015. Una especie nueva de *Heterophyrnus* Pocock, 1894 (Amblypygi: Phrynidae) del Sudeste de Colombia. *Revista Ibérica de Aracnología* 27: 95–98.

- Armas LF, Maes JM. 2000. Los amblopípidos de Nicaragua (Arachnida: Amblypygi). *Revista Ibérica de Aracnología* 1: 39–44.
- Armas LF, Arias AAA. 2008. Nueva especie de *Phrynus* Lamarck, 1801 (Amblypygi: Phrynidae) de Colombia. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 43: 25–28.
- Armas LF, Guzmán AA, Francke OF. 2014. Una especie nueva de *Phrynus* (Amblypygi: Phrynidae) de México. *Revista Ibérica de Aracnología* 25: 3–7.
- Armas LF, Palomino-Cárdenas AC, Castillo-Espinoza M. 2016. Amblopigios de los departamentos Cusco y Madre de Dios, Perú, con la descripción de un nuevo *Charinus* (Amblypygi: Charinidae, Phrynidae). *Revista Ibérica de Aracnología* 28: 45–50.
- Armas LF, Trujillo RE, Agreda EO. 2017. Nueva especie de *Paraphrynus* (Amblypygi: Phrynidae) de Guatemala. *Revista Ibérica de Aracnología* 31: 49–54.
- Armas LF, Trujillo RE, Agreda EO. 2018. Sinopsis de los amblopigios de Guatemala (Arachnida: Amblypygi). *Revista Ibérica de Aracnología* 32: 55–72.
- Ballesteros JA, Sharma PP. 2019. A critical appraisal of the placement of Xiphosura (Chelicerata) with account of known sources of phylogenetic error. *Systematic Biology* 68(6): 896–917.
- Bremer K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.
- Chapin KJ, Hebets EA. 2016. The behavioral ecology of amblypygids. *Journal of Arachnology* 44: 1–14.
- Coddington JA, Scharff N. 1996. Problems with “soft” polytomies. *Cladistic* 12: 139–145.
- Dunn RA. 1949. New Pedipalpi from Australia and the Solomon Islands. *Memoirs of the National Museum Victoria* 16.
- Dunlop JA, Barov V. 2005. A new fossil whip spider (Arachnida: Amblypygi) from Crato Formation of Brazil. *Revista Ibérica de Aracnología* 12: 53–62.
- Dunlop JA, Zhou GRS, Braddy SJ. 2007. The affinities of the Carboniferous whip spider *Graeophonus anglicus* Pocock, 1911 (Arachnida: Amblypygi). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 98: 165–178.
- Dunlop JA. 2018. Systematics of the coal measures whip spiders (Arachnida: Amblypygi). *Zoologischer Anzeiger* 273: 14–22.
- Engel MS, Grimaldi DA. 2014. Whip spiders (Arachnida: Amblypygi) in amber from the Early Eocene and mid-Cretaceous, including maternal care. *Novitates Paleontologicae* 9: 1–17.

- Garcia DMA, Armas LF, Pérez JAD. 2015. Una especie nueva de *Heterophrynus* (Amblypygi: Phrynidae) del Nordeste de Colombia. *Revista Ibérica de Aracnología* n°27, 45–49.
- Garwood RJ, Dunlop J. 2014. Three-dimensional reconstruction and the phylogeny of extinct chelicerate orders. *PeerJ* 2: e641.
- Garwood RJ, Dunlop JA, Knecht BJ, Hegna TA. 2017. The phylogeny of fossil whip spiders. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 105.
- Garwood RJ, Edgecombe GD, Charbonnier S, Chabard D, Sotty D, Giribet G. 2016. Carboniferous Onychophora from Montceau-les-Mines, France and onychophoran terrestrilization. *Invertebrate Biology* 135: 179–190.
- Giribet G. 2018. Current views on chelicerate phylogeny – A tribute to Peter Weygoldt. *Zoologischer Anzeiger* 273: 7–13.
- 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.
- Giupponi APL, Miranda GS. 2012. A new species of *Sarax* Simon, 1892 from the Philippines (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84(1): 165–173.
- Goloboff, PA. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics* 19: 91–103.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008a. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Goloboff PA., Carpenter J.M., Arias, JS., Esquivel DRM. 2008b. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24: 758–773.
- Harvey MS, West PLJ. 1998. New species of *Charon* (Amblypygi, Charontidae) from Northern Australia and Christmas Island. *The Journal of Arachnology* 26: 273–284.
- Hu X, Lei X, Luo C, Jarzembowski EA, Wang B, Xiao C. 2020. A new whip spider (Arachnida: Amblypygi) in mid-Cretaceous Kachin amber. *Cretaceous Research* 116: 104596.
- Joya DC, Armas LF. 2012. La subfamilia Phryninae (Amblypygi: Phrynidae) en Colombia. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* n°50, 395–402.
- Joya DC. 2017. A new species of *Phrynus* Lamarck, 1801 (Arachnida: Amblypygi), from Trinidad and Tobago, and Venezuela, with a redescription of *Phrynus pulchripes* (Pocock, 1894). *Zootaxa* 4254(3): 357–374.

- Maddison W. 1989. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics* 5: 365–377.
- Maddison WP, Maddison DR. 2010. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.61. Available at: <http://mesquiteproject.org>
- Miranda GS, Giupponi APL, Prendini L, Scharff N. 2018a. *Weygoldtia*, a new genus of Charinidae Quintero, 1986 (Arachnida, Amblypygi) with a reappraisal of the genus in the Family. *Zoologischer Anzeiger* 273: 23–32.
- Miranda GS, Kury AB, Giupponi APL. 2018b. Review of *Trichodamon* Mello-Leitão 1935 and phylogenetic placement of the genus in Phrynichidae (Arachnida, Amblypygi). *Zoologischer Anzeiger* 273: 33–55.
- Miranda GS, Zamani A. 2018. Filling the gap of whip spider distribution in Asia: *Phrynichus persicus* sp.n. (Arachnida, Amblypygi), a new Phrynichidae from Iran. *Zootaxa* 4413(2): 339–350.
- Miranda GS, Reboleira ASP. 2019. Amblypygids of Timor-Leste: first records of the order from the country with the description of a remarkable new species of *Sarax* (Arachnida, Amblypygi, Charinidae). *ZooKeys* 820: 1–12.
- Mullinex CL. 1975. Revision of *Paraphrynus* Moreno (Amblypygida: Phrynidae) for North America and the Antilles. *Occasional papers of the California Academy of Sciences* n.116.
- Nixon KC. 2002: *Winclada*. Version 1.61. Available at: <http://www.diversityoflife.org/winclada/>
- Pepato AR, Rocha EFR, Dunlop JA. 2010. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology* 10: 235.
- Platnick NI. 1977. Cladograms, Phylogenetic Trees, and Hypothesis Testing. *Systematic Zoology* 26: 438–442.
- Prendini L, Weygoldt P, Wheeler WC. 2005. Systematics of the *Damon* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms Diversity & Evolution* 5: 203–236.
- Quintero DJ. 1986. Revision de la Clasificación de Amblypygidos Pulvinados: Creación de Subordenes, una Nueva Familia y un Nuevo Genero con Tres Nuevas Especies (Arachnida: Amblypygi). In: Proceedings of the Ninth International Congress of Arachnology, Panama 1983: 203-212.
- Rahmadi C, Harvey MS. 2008. A first epigeal species of *Stygophrynus* Kraepelin (Amblypygi: Charontidae) from Java and adjacent islands, Indonesia with notes on *S. dammermani* Roewer, 1928. *The Raffles Bulletin of Zoology* 56(2): 281-288.

- Regier JC, Shultz JW, Zwick A, Hussey A, Ball B, Wetzer R, Martin JW, Cunningham CW. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463: 1079–1083.
- Rieppel O, Kearney M. 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 59–82.
- Scudder SH. 1876. New and interesting insects from Carboniferous of Cape Breton. *Canadian Naturalist and Quarterly Journal of Science* 8(3): 88–90.
- Seiter M, Wolff J, Horweg C. 2015. A new species of the South East Asian genus *Sarax* Simon, 1892 (Arachnida: Amblypygi: Charinidae) and synonymization of *Sarax mediterraneus* Delle Cave, 1986. *Zootaxa* 4012(3): 542–552.
- Sereno PC. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23: 565–587.
- Shultz, J.W. (1990). *Evolutionary morphology and phylogeny of arachnida*. *Cladistics*, 6: 1–38.
- Shultz JW. 2007. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 221–265.
- Wagner PJ. 2012. Modelling rate distributions using character compatibility: implications for morphological evolution among fossil invertebrates. *Biology Letters* 8: 143–146.
- Weygoldt P. 1996. Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 34: 182–202.
- Weygoldt P. 1998. Revision of the Species of *Phrynichus* Karsch, 1879 and *Euphrynichus* Weygoldt, 1995 (Chelicerata, Amblypygi). *Zoologica* 147.
- Weygoldt P. 2000a. *Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi)*. Volume 1. Their Biology, Morphology and Systematics. Apollo Books, Stenstrup.
- Weygoldt P. 2000b. African whip spiders, synopsis of the Amblypygi reported from Africa (Arachnida). *Memorie della Societa Entomologica Italiana* 78(2): 399–359.
- Weygoldt P, Paulus HF. 1979a. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata: I. Morphologische Untersuchungen. *Z. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 17: 85–116.
- Weygoldt P, Paulus HF. 1979b. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata: II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Z. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 17: 177–200.

Wheeler WC, Hayashi CY. 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics* 14: 173–192.

Wolff JO, Seiter M, Gorb SN. 2015. Functional anatomy of the pretarsus in whip spiders (Arachnida, Amblypygi), *Arthropod Structure & Development* 44(6): 524–540. <http://dx.doi.org/10.1016/j.asd.2015.08.014>.

Tabela 1. Táxons utilizados para as análises e literature dos dados morfológicos. As espécies tipo do grupo interno estão marcadas com asterísco (*).

Grupo Interno	Táxon	Literatura
† <i>Kronocharon prendinii</i> Engel	Amblypygi	Engel & Grimaldi 2014; Garwood et al. 2017
† <i>Paracharonopsis cambayensis</i> Engel & Grimaldi, 2014*	Amblypygi	Engel & Grimaldi 2014; Garwood et al. 2017
† <i>Weygoldtina anglica</i> (Pocock, 1911)	Amblypygi, Paleoamblypygi	Garwood et al. 2017; Dunlop 2018
† <i>Burmacharon dunlopi</i> Hu, Lei, Luo, Jarzembowski, Wang & Xiao, 2020*	Amblypygi	Hu et al. 2020
<i>Paracharon caecus</i> Hansen, 1921	Amblypygi, Paleoamblypygi, Paracharontidae	Quintero 1986; Weygoldt 1996; Garwood et al. 2017; Miranda et al. 2018b
<i>Charinus pescotti</i> Dunn, 1949	Amblypygi, Euamblypygi, Charinidae	Dunn 1949; Quintero 1986
<i>Charinus longitarsus</i> Armas; Palomino-Cárdenas & Castillo-Espinoza, 2016	Amblypygi, Euamblypygi, Charinidae	Quintero 1986; de Armas et al. 2016
<i>Sarax cochinchinensis bispinosus</i> Nair, 1934	Amblypygi, Euamblypygi, Charinidae	Quintero 1986
<i>Sarax curioi</i> Giupponi & Miranda, 2014	Amblypygi, Euamblypygi, Charinidae	Quintero 1986; Giupponi & Miranda 2014; Seiter et al. 2015
<i>Sarax timorensis</i> Miranda & Reboleira, 2019	Amblypygi, Euamblypygi, Charinidae	Quintero 1986; Miranda & Reboleira 2019

<i>Weygoldtia davidoi</i> Fage, 1946	Amblypygi, Euamblypygi, Charinidae	Miranda et al. 2018b
<i>Charon grayi</i> Gervais, 1842	Amblypygi, Neoamblypygi, Charontidae	Quintero 1986; Weygoldt 1996; Miranda et al. 2018b
<i>Charon oenpelli</i> Harvey & West, 1998	Amblypygi, Neoamblypygi, Charontidae	Quintero 1986; Harvey & West 1998
<i>Charon trebax</i> Harvey & West, 1998	Amblypygi, Neoamblypygi, Charontidae	Quintero 1986; Harvey & West 1998
<i>Catageus forsteri</i> Dunn, 1949	Amblypygi, Neoamblypygi, Charontidae	Dunn 1949; Quintero 1986
<i>Catageus sunda</i> Rahmadi & Harvey, 2008	Amblypygi, Neoamblypygi, Charontidae	Quintero 1986; Rahmadi & Harvey 2008
<i>Acanthophrynus coronatus</i> Butler, 1873	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	Quintero 1981; Weygoldt 1996; de Armas 2006
<i>Paraphrynus laevifrons</i> Pocock, 1894	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	Mullinex 1975; de Armas & Maes 2000; de Armas et al. 2018; Joya & de Armas 2012
<i>Paraphrynus chacmool</i> Rowland, 1973	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	de Armas 2006
<i>Paraphrynus maya</i> Armas, Trujillo & Agreda, 2017	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	de Armas et al. 2017; de Armas et al. 2018
<i>Phrynus operculatus</i> Pocock, 1902*	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	Quintero 1981; Weygoldt 1996; de Armas 2006; de Armas et al. 2014; Joya 2017; de Armas et al. 2018

<i>Phrynus maesi</i> Armas, 1995	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	de Armas 1995; de Armas & Maes 2000
<i>Phrynus panche</i> Armas & Angarita, 2008	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	de Armas & Arias 2008; Joya & de Armas 2012
<i>Heterophrynus yarigui</i> Alvarez-Garcia & Díaz Perez, 2015	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	Garcia et al. 2015
<i>Heterophrynus guacharo</i> Armas, 2015	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynidae	de Armas 2015
<i>Euphrynichus bacillifer</i> Gerstaecker, 1873	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1998; Prendini et al. 2005
<i>Euphrynichus amanica</i> Werner, 1916	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Miranda et al. 2018b
<i>Phrynichus orientalis</i> Weygoldt, 1998	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1998; Miranda et al. 2018b
<i>Phrynichus gaucheri</i> Weygoldt, 1998	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1998; Miranda & Zamani 2018
<i>Phrynichus persicus</i> Miranda & Zamani, 2018	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Miranda & Zamani 2018
<i>Trichodamon princeps</i> Mello-Leitão, 1940*	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1996; Miranda et al. 2018b
<i>Musicodamon atlentus</i> Fage, 1939	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1996; Prendini et al. 2005; Pepato et al. 2010; Garwood et al. 2017; Miranda et al. 2018

<i>Damon medius</i> Herbst, 1797	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1996; Weygoldt 2000b; Prendini et al. 2005
<i>Damon variegatus</i> Perty, 1834*	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1996; Weygoldt 2000b; Prendini et al. 2005; Miranda et al. 2018
<i>Damon tibialis</i> Simon, 1876	Amblypygi, Neoamblypygi, Phrynichidae	Weygoldt 1996; Weygoldt 2000b; Prendini et al. 2005
Grupo Externo	Táxon	
† <i>Eophrynus</i> Woodward, 1871	†Trigonotarbida, †Eophrynidae	Garwood et al. 2017
<i>Atypoides</i> Pickard-Cambridge, 1883	Araneae, Mygalomorphae, Antrodietidae	Garwood et al. 2017
<i>Aphonopelma</i> Pocock, 1901	Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae	Garwood et al. 2017
<i>Liphistius</i> Schiødte, 1849	Araneae, Mesothelae, Liphistiidae	Garwood et al. 2017
<i>Nesticus</i> Thorell, 1869	Araneae, Araneomorphae, Nesticidae	Garwood et al. 2017
Tetragnathidae Menge, 1866	Araneae, Araneomorphae, family	Garwood et al. 2017
Corinnidae Karsch, 1880	Araneae, Araneomorphae, family	Garwood et al. 2017
Pholcidae C.L. Koch, 1851	Araneae, Araneomorphae, family	Garwood et al. 2017

<i>Lyssomanes</i> Hentz, 1845	Araneae, Araneomorphae, Salticidae	Garwood et al. 2017
† <i>Idmonarachne</i> Dunlop, Selden, Atwood, Vo, & Drakopoulos, 2016	†Tetrapulmonata	Garwood et al. 2017
† <i>Palaeocharinus</i> Hirst, 1923	†Trigonotarbida, †Palaeocharinidae	Garwood et al. 2017
† <i>Anthracomartus</i> Karsch, 1882	†Trigonotarbida	Garwood et al. 2017
† <i>Plesiosiro</i> Pocock, 1911	†Haptopoda	Garwood et al. 2017
<i>Trithyreus</i> Kraepelin, 1899	Schizomida, Hubbardiidae	Garwood et al. 2017
<i>Stenochrus</i> Chamberlin, 1922	Schizomida, Hubbardiidae	Garwood et al. 2017
<i>Mastigoproctus</i> Pocock, 1894	Thelyphonida, Thelyphonidae	Garwood et al. 2017
† <i>Uraraneida</i> Selden & Shear, 2008	Arachnida, order	Garwood et al. 2017

Tabela 2. Valores obtidos através de estipulações com pesagem igualitária e implícita, seguindo o *script* proposto na metodologia.

Tipo de análise	Valor de k	<i>Best Score</i>	Número de árvores retidas
Pesagem igualitária	-	163	252
Pesagem implícita	1.0000	17.38333	209
	2.0000	12.31429	146
	3.0000	9.57500	146
	4.0000	7.85079	153
	5.0000	6.66071	128
	5.468750	6.22049	154
	6.0000	5.78788	153
	7.0000	5.11944	159
	8.0000	4.59068	146
	9.0000	4.16169	132
	10.0000	3.80653	159

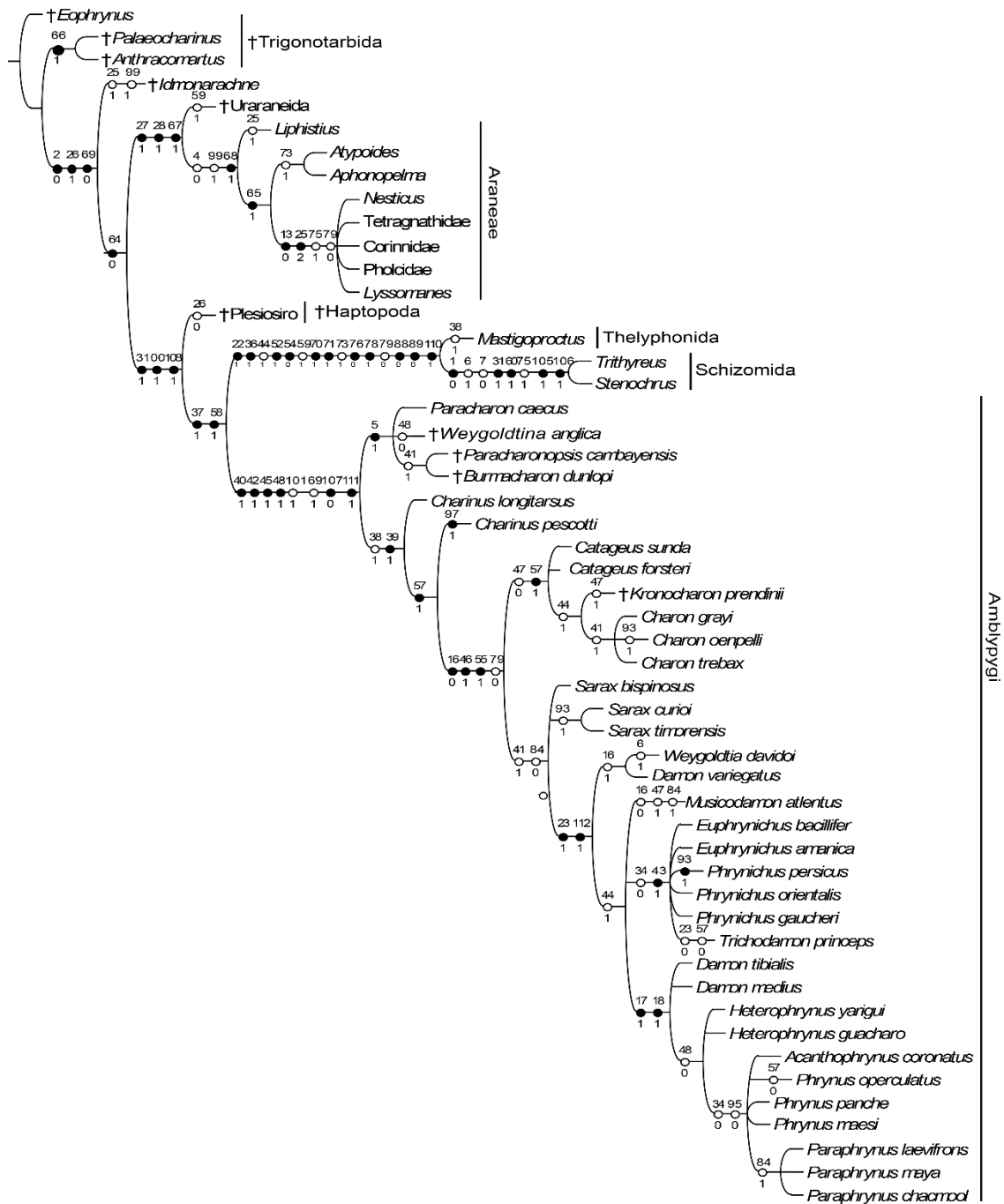


Figura 1. Árvore consenso resultante da análise com pesagem igualitária.

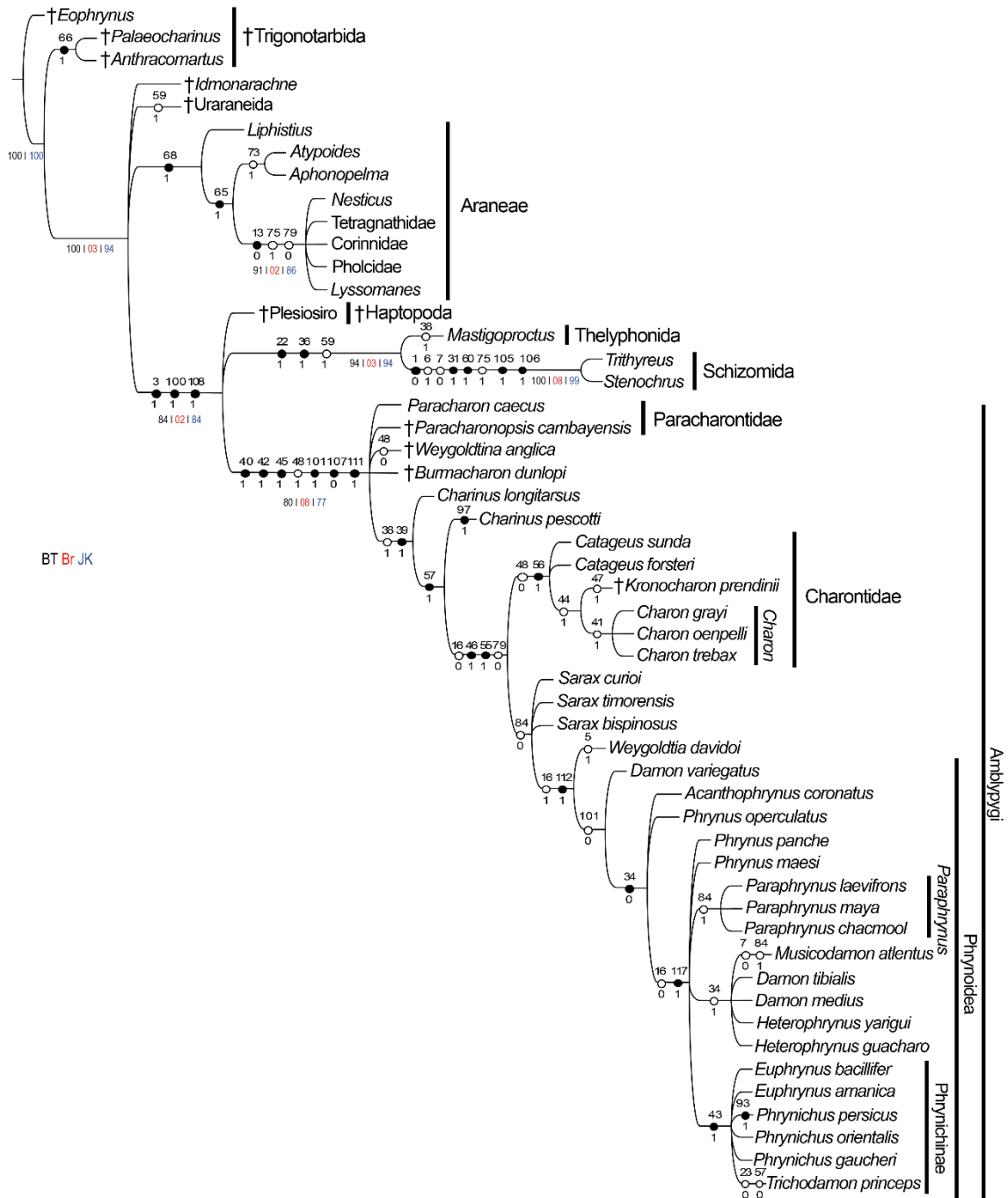


Figura 2. Árvore preferida na análise cladística para Amblypygi (k ótimo = 5.468750, 154 árvores retidas). Os suportes estão indicados abaixo dos ramos (Bootstrap [BT] > 75; Bremer [Br] > 1 e Jackknife [JK] > 75).

Apêndice 1. Lista de caracteres morfológicos e seus estados utilizados para as análises filogenéticas da ordem Amblypygi. Novos caracteres são indicados com um asterisco (*) e os estados dos caracteres são descritos. Os caracteres correspondentes às matrizes anteriores são abreviados, da seguinte forma, seguidos do número do caracter: Garwood et al. (2007), GEA; Miranda et al. (2018), MEAA; Miranda et al. (*in press*), MEAB; Shultz (1990), JSA; Shultz (2007), JSB; Weygoldt (1996), PW; Cokendolpher e Reddell (1992), C&R; Weygoldt e Paulus (1979), W&P; Giribet et al. (2002).

Cefalotórax

- (1) *Segmentos do escudo da cabeça*: (0) cinco; (1) sete. (JSB 7 (em parte); GEA 1).
- (2) *Região esternal*: (0) ampla; (1) estreita anteriormente (2) totalmente estreita. (JSB 12; GEA 8).
- (3) *Esterno prossomal*: (0) sem divisão; (1) dividido. (GEA 9).
- (4) *Projeção mediana anterior do escudo dorsal prossomal*: (0) ausente; (1) presente. (C&R 2; GEA 13).
- (5) *Projeção trapezoidal da margem anterior da carapaça*: (0) ausente; (1) presente. (PW 28; GEA 14).
- (6) *Olhos medianos*: (0) presentes; (1) ausente. (W&P 14; PW 29; GEA 1; GEA 132).
- (7) *Olhos laterais*: (0) ausentes; (1) presente. (MEAB 8).
- (8) *Células reticulares dos olhos medianos*: (0) organizadas em rabichos fechados; (1) organizado em uma rede de rabichos. (JSB 137; GEA 133).
- (9) *Músculo pré-cerebral faringeal extrínseco lateral*: (0) originando-se no espinho endosternal anterior; (1) surgindo da superfície medial das coxas dos pedipalpos. (JSA 6; GEA 166).
- (10) *Músculo extrínseco ventral pré-cerebral faringeal e músculo tergofaringeal da faringe pré-cerebral*: (0) presente; (1) ausente. (JSA, 7-8; GEA 167).
- (11) *Músculo tergocelelateral lateral*: (0) uma ponta; (1) três pontas. (JFA, 10; GEA 169).

(12) *Músculo pareado originando-se da margem posterior da duplicação carapacial anterior e inserido no escudo prossomal, presença:* (0) ausente; (1) presente. (JSA, 1; GEA 170).

(13) *Músculos suspensores dorsais endosternal no somito quatro com inserção carapacial ântero-lateral, presença:* (0) ausente; (1) presente. (JSA 7; GEA 175).

(14) *Músculo suspensor dorsal endosternal do somito cinco, presença:* (0) presente; (1) ausente. (JSA 7; GEA 176).

(15) *Músculos suspensores endosternal ventrais, posição:* (0) fixando-se principalmente ao esterno; (1) fixando-se principalmente na coxa do apêndice do somito adjacente anterior. (GEA 177).

(16) * *Margem anterior da carapaça, formato:* (0) reta; (1) arredondada.

Na vista dorsal, a margem anterior da carapaça pode aparecer como truncada ou reta, como no *Musicodamon*, ou como côncava ou arredondada, estendendo-se anteriormente em *Weygoldtia*.

(17) * *Processo frontal da carapaça, desenvolvimento:* (0) bem desenvolvido; (1) não desenvolvido.

O processo frontal é inserido diretamente sob a metade da margem anterior da carapaça. Em algumas espécies, um pequeno processo anterior também é observado, que cobre o processo frontal (Weygoldt 2000).

(18) * *Processo frontal da carapaça, aspecto:* (0) triangular; (1) não visível.

Em alguns casos, o processo frontal não é possível de ser observado em vista dorsal. Quando possível, o processo frontal se mostrou triangular.

Cavidade Oral/ Quelíceras

(19) *Parede ventroposterior da câmara pré-oral:* (0) formada pelo lábio; (1) formado por coxas palpais. (JSA 5; GEA 20).

(20) *Placa de palato:* (0) ausente; (1) presente. (GEA 23).

(21) *Esclerito epifaríngeo grande, projetando-se posteriormente:* (0) ausente; (1) presente. (GEA 27).

(22) *Sutura basal em segmento queliceral proximal:* (0) ausente; (1) presente. (GEA 36).

(23) *Dentes quelicerais internos no segmento basal*: (0) quatro; (1) três. (PW 1; GEA 38; MEAA 13).

(24) *Dente queliceral mais distal*: (0) uma cúspide; (1) duas cúspides. (PW 2; GEA 39; MEAA 14).

(25) *Ângulo da articulação queliceral*: (0) paralelo ao plano sagital; (1) plano oblíquo ao sagital; (2) paralelo ao plano transversal. (GEA 43).

(26) *As quelíceras projetam-se além da margem anterior do escudo prossomal*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 44).

(27) *Presa queliceral nua*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 45).

(28) *Glândula de veneno queliceral*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 47).

(29) *Serrula queliceral*: (0) ausente; (1) presente. (C&R 15; GEA 53).

(30) *Morfologia da serrula queliceral*: (0) arredondada; (1) semelhante a um dente, hialino. (C&R 15; GEA 54).

(31) *Escova queliceral*: (0) ausente; (1) presente. (C&R 16; GEA 55).

(32) *Cúspide distal do dente queliceral distal no segmento basal*: (0) maior que a cúspide basal; (1) menor que a cúspide basal. (MEAA 15).

(33) * *Dentes do segmento basal externo das quelíceras*: (0) presentes; (1) ausente.

Trata-se da presença, ou não, de dentes no segmento basal externo da quelícera.

(34) *Número de dentes do segmento basal externo das quelíceras*: (0) até dois; (1) três a quatro. (PW 2; GEA 38).

(35) *Número de dentículos nas garras das quelíceras*: (0) até 12; (1) maior que 12. (MEAA 21).

Pedipalpos

36) *Coxa do pedipalpo*: (0) livre; (1) fundido medialmente. (JS 18; GEA 56).

(37) *Quela do pedipalpo*: (0) tipo de perna; (1) subraptorial; (2) quelado. (GEA 59).

(38) *Plano de movimento dos pedipalpos*: (0) vertical; (1) horizontal. (GEA 62).

(39) *Fileira dorsal das espinhas femorais*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 64).

- (40) *Apófise ventral no trocânter palpal*: (0) ausente; (1) presente. (MEAA 39; GEA 65).
- (41) *Apófise ventral no trocânter do pedipalpo presente na forma de espinho*: (0) ausente; (1) presente. (MEAA 39; GEA 66).
- (42) *Órgão de limpeza do pedipalpo*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 67).
- (43) *Número de dentículos acima do órgão de limpeza do pedipalpo*: (0) dois; (1) três a oito. (MEAA 80).
- Em *Amblypygi*, o órgão de limpeza é uma estrutura encontrada no tarso do pedipalpo. Algumas espécies têm dois espinhos no órgão de limpeza, como *Charon*, outras mais de dois, vistos em *Euphrynichus*, por exemplo.
- (44) *Apotele do pedipalpo*: (0) diferenciada do tarso; (1) totalmente fundida ao tarso. (GEA 69).
- (45) *Fileira dorsal de espinhos patelares no pedipalpo*: (0) ausente; (1) presente. (MEAA 71; GEA 71).
- (46) *Os espinhos patelares diminuem em comprimento proximalmente*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 73).
- (47) *Espinho proximal da patela do pedipalpo reduzido a três espinhos*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 74).
- (48) *Espinhas dorsais no tarso do pedipalpo*: (0) ausentes; (1) presente. (MAA79; GEA 76).
- (49) *Músculo fêmur-patelar anterior do pedipalpo*: (0) inserindo-se principalmente na margem patelar; (1) inserindo-se principalmente na plágula patelar. (GEA 183).
- (50) *Músculo femeropatelar-tibial posterior do pedipalpo*: (0) presente; (1) ausente. (GEA 184).
- (51) *Músculo patelotibial-tarsal do pedipalpo*: (0) presente; (1) ausente. (GEA 185).
- (52) *Cabeça patelar depressora da apotele*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 192).
- (53) *Órgão palpal masculino*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 205).
- (54) *Dentes de ovo nas coxas do pedipalpo*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 225).
- (55) *Os espinhos formam uma cesta de captura distal*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 75).

(56) * *Linha basal do órgão de limpeza do pedipalpo*: (0) ausente; (1) presente.

Refere-se à linha de base presente no órgão de limpeza do pedipalpo. É possível observar a estrutura na obra de Weygoldt (2000, Figura 24).

(57) *Espinhos dorsais no fêmur do pedipalpo*: (0) até três espinhos; (1) mais de três espinhos (MEAA 68; GEA 64 (em parte)).

Este é o número de espinhos presentes na fileira de espinhos dorsais no fêmur do pedipalpo em Amblypygi.

Opistossoma

(58) *Metasoma*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 28).

(59) *Télson pós-anal bem desenvolvido*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 31).

(60) *Flagelo pós-anal masculino especializado*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 34).

(61) *Esternito opistossômico I*: (0) presente, (1) ausente. (GEA 107).

(62) *Esternito opistossômico I triangular em forma*: (0) presente; (1) ausente. (GEA 108).

(63) *Mecanismo de bloqueio entre opistossoma e prossoma*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 109).

(64) *Tergitos trilobados opistossômicos (com região axial distinta)*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 111).

(65) *Tergitos opistossômicos fundidos*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 113).

(66) *Diplotergitos*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 115).

(67) *Glândulas de seda opistossômicas e fiandeiras*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 122).

(68) *Fiandeiras opistossômicas*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 123).

(69) *Sacos ventrais*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 124).

(70) *Secreções defensivas pigidiais*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 125).

(71) *Tricobotrio tibial com distribuição 2-1-1-1*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 136).

(72) *Órgão do tarso na perna II*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 141).

(73) *Gânglios opistossômicos em adultos*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 142).

- (74) *Órgãos respiratórios*: (0) brânquias ou pulmões presentes; (1) traqueia. (GEA 145).
- (75) *Pulmão / brânquia no terceiro (isto é, pós-genital) segmento opistossômico*: (0) presente; (1) ausente. (GEA 147).
- (76) *Estômago de sucção bem desenvolvido*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 156).
- (77) *Espinho endosternal anterior*: (0) terminando em fixação muscular ao lábio; (1) terminando em fixação muscular à coxa do pedipalpo. (GEA 158).
- (78) *Endosternito fenestrato*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 159).
- (79) *Glândulas coxais abrindo no segmento da perna 3*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 163).
- (80) *Músculo palpal tergocoxal posteromedial*: (0) presente; (1) ausente. (GEA 178).
- (81) *Músculo endosternocoxal póstero-medial palpal*: (0) origina-se no endosternito, insere-se na coxa; (1) origina-se e insere-se na coxa. (GEA 179).
- (82) *Músculo pleural opistossômico*: (0) lâmina dorsoventral contínua; (1) dividido em três componentes. (GEA 195).
- (83) *Músculos longitudinais dorsais e ventrais*: (0) abrangendo toda a extensão do opistossoma; (1) abrangendo os primeiros e, talvez, os últimos quatro somitos opistossômicos. (GEA 196).
- (84) *Transferência de esperma*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 206).
- (85) *Captação de espermatóforo*: (0) face a face; (1) dança de acasalamento. (GEA 208).
- (86) *Glândulas acessórias genitais tubulares*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 210).
- (87) *Saco de ovos*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 211).
- (88) *Núcleo helicoidal em forma de saca-rolhas*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 215).
- (89) *Núcleo pós-centriolar*: (0) não modificado; (1) assimétrico, alongado. (GEA 216).
- (90) *Fossa de implantação*: (0) rasa; (1) profundo. (GEA 217).
- (91) *Órgãos laterais*: (0) ausentes; (1) presente. (GEA 226).
- (92) * *Número de pseudopodômeros no metatarso das pernas locomotoras (II-IV)*: (0) dois; (1) três; (2) quatro.

(93) *Divisão da perna IV basitíbia*: (0) presente; (1) ausente. (MEAA 85)

Este caractere foi usado por Weygoldt (2000) para estabelecer gêneros em Amblypygi. Segundo o autor, a ausência de divisão foi observada para *Paraphrynus*, duas divisões para *Damon*, três para *Phrynus* e quatro para *Charon*. Atualmente, o caractere é utilizado como um diagnóstico de grupo em nível de espécie.

(94) *Divisão da perna IV basitibia, número*: (0) até três; (1) quatro. (MEAA 85)

(95) * *Dimorfismo sexual no tamanho do corpo*: (0) ausente; (1) presente.

Para calcular a razão do tamanho corporal entre o macho e a fêmea de Amblypygi utilizamos o tamanho total do comprimento corporal das diferentes espécies de cada gênero, com isso, fizemos uma média geral para cada gênero estudado. O estado de caráter 0 indica que não há diferença significativa entre os sexos, o estado de caráter 1 representa que o macho é maior do que a fêmea.

(96) * *Pontuações do abdômen*: (0) presentes; (1) ausente.

As pontuações são pequenas saliências que podem ser encontradas na região dorsal do abdômen do Amblypygi.

(97) * *Pontuações do abdômen, aspecto*: (0) quase indistinguível; (1) evidente.

Em alguns gêneros de Amblypygi é possível observar pequenas protuberâncias na região dorsal do abdômen, estas podem ser totalmente evidentes ou apresentar-se de forma muito sutil, tornando-se quase indistinguíveis.

Pernas II-IV

(98) *Articulação patelotibial com articulação posterior auxiliar*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 91).

(99) *Metatarso que é pelo menos 1,5 vezes maior do que o comprimento do tarso*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 94).

(100) *Teleotarsos das pernas 2-4 com três tarsômeros*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 95).

(101) *Arolium nas pernas II-IV*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 97).

(102) *Músculo intracoxal*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 180).

(103) *Processo de inserção do músculo tergocoxal ântero-medial*: (0) fracamente desenvolvido; (1) grande, bem desenvolvido. (GEA 181).

(104) *Flexor femoropatelar*: (0) simétrico; (1) assimétrico. (GEA 182).

(105) *Inserção dos músculos transpatelares posteriores*: (0) fêmur dorso-posterior / patela posterior; (1) ausente. (GEA 186).

(106) *Inserção do músculo transpatelar anterior*: (0) anterior / anteroventralmente; (1) ausente. (GEA 188).

(107) *Músculo patelotibial posterior*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 190).

Primeiro par de pernas

(108) *Primeiro par de pernas alongado, usado como um membro tátil*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 80).

(109) *Articulação esternocoxal da perna I*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 81).

(110) *Apotele da perna I*: (0) presentes; (1) ausente. (GEA 82).

(111) *Pseudopodômeros na tíbia da perna I*: (0) ausentes; (1) presente. (MEAA 18).

(112) *Pseudopodômeros na tíbia da perna I, número*: (0) até 25; (1) mais de 25. (MEAA 18).

(113) *Órgão do tarso na perna I*: (0) ausente; (1) presente. (GEA 140).

(114) * *Cutícula da perna I fracamente esclerotizada*: (0) ausente; (1) presente.

Esse caráter é relevante no diagnóstico de espécies dos gêneros *Paracharon*, *Acanthophrynus* e *Musicodamon*, por exemplo.

(115) * *Sutura oblíqua no 4º tarsômero da perna I*: (0) ausente; (1) presente.

Aqui nos referimos a uma estrutura presente em vários grupos de artrópodes, neste caso, procuramos observar se há uma sutura unindo os tarsômeros das patas anteniformes.

(116) *Pseudopodômeros em tarso da perna I*: (0) ausentes; (1) presente. (MEAA 35).

(117) *Número de pseudopodômeros no tarso da perna I*: (0) até 70; (1) mais de 70. (MEAA 35).