

Acari

LEOPOLDO FERREIRA DE OLIVEIRA BERNARDI
Bolsista do Programa Nacional de Pós-Doutorado - PNPd/CAPES
Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras – UFLA

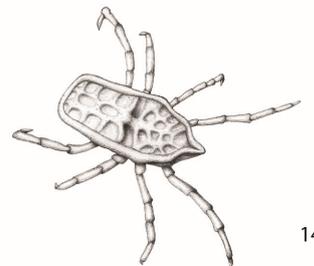
DANTE BATISTA RIBEIRO
Pós-graduação em Zoologia - Bolsista CAPES,
Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

BRENDA KAROLINA GOMES ALMEIDA
Pós-graduação em Zoologia - Bolsista FAPEMIG/VALE S.A.,
Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

SAMUEL CHAGAS BERNARDES
Pós-graduação em Zoologia, Museum für Naturkunde,
Leibniz-Institut für Evolutions und Biodiversitätsforschung, Berlin, Germany

SAMUEL GEREMIAS DOS SANTOS COSTA
Pós-graduação em Zoologia - Bolsista FAPEMIG
Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

ALMIR ROGÉRIO PEPATO
Professor associado do Departamento de Zoologia,
Curador da Coleção Acarológica – CCT/UFMG
Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG
Bolsita PQ-2 CNPq



Introdução geral

Os ácaros são pequenos aracnídeos que apresentaram um grande sucesso adaptativo e, no curso de sua evolução, desenvolveram especializações morfológicas e comportamentais que levaram a diferentes modos de vida, tornando estes organismos capazes de colonizar praticamente todos os ambientes conhecidos. São facilmente encontrados em locais muito comuns como solo de florestas, poeira em construções humanas, ninhos, plantas e em outros animais, além de habitats com condições abióticas extremas, como é o caso de fossas abissais (porções muito profundas no oceano), regiões permanentemente congeladas, desertos, topo de montanhas e cavernas. Neste grupo, podem ser encontradas espécies de vida livre – detritívoras, fitófagas, predadoras ou que se alimentam de microrganismos – e parasitas de vertebrados e invertebrados. Há espécies que são relevantes pragas agrícolas, vetores de doenças para humanos, animais e plantas ou predadores úteis ao controle biológico de pragas (KRANTZ, 2009; WALTER; PROCTOR, 2013).

Mesmo que todos esses organismos sejam chamados de ácaros, análises morfológicas mostram pouco suporte para a subclasse Acari como um grupo monofilético, ou seja, compartilhando um ancestral comum exclusivo (SHULTZ, 2007). Nestes trabalhos, os dois grandes grupos de ácaros, Acariformes e Parasitiformes, são posicionados diferentemente em diversas hipóteses, podendo ser mais proximamente relacionados a diversas ordens de aracnídeos. A maioria dos trabalhos que utilizam dados moleculares, por sua vez, concordam que Acariformes e Parasitiformes não compõem um grupo monofilético (ARRIBAS *et al.*, 2020; KLIMOV *et al.*, 2018; LOZANO-FERNANDEZ *et al.*, 2019; PEPATO *et al.*, 2010; PEPATO; KLIMOV, 2015).

Independentemente de suas afinidades, os dois grupos de ácaros divergiram muito precocemente na história geológica do planeta. Fósseis de Acariformes aparecem no Devoniano da Escócia (aproximadamente 410 milhões de anos) (HIRST, 1923). Já Parasitiformes aparecem apenas no Cretáceo, em fósseis contidos em âmbar coletado nos Estados Unidos e em Myanmar (aproximadamente 100 milhões de anos) (DUNLOP *et al.*, 2020). No entanto, para o período já foram registradas três ordens distantemente relacionadas: os Opilioacarida, os Mesostigmata

e os Ixodida (carrapatos) (DUNLOP; BERNARDI, 2014; OMID *et al.*, 2021; POINAR; BROWN, 2003). Os dados moleculares reportam uma longa história para os dois grandes grupos. Arribas e colaboradores (2020), por exemplo, dataram a divergência dos Acariformes há cerca de 455 milhões de anos, entre o Ordoviciano e Cambriano; e a dos Parasitiformes, entre o Carbonífero e o Permiano, há cerca de 310 milhões de anos. Assim, o segundo grupo teria uma longa história de diversificação ainda não revelada pelo registro fóssil.

A principal novidade evolutiva (apomorfia) reputada aos ácaros é a subdivisão do corpo em uma porção especializada na tomada do alimento, o gnatossoma, formado pela quelícera, pelo epistômio e pelas coxas fundidas do palpo; e um idiossoma, contendo a maioria dos órgãos internos, olhos e pernas. A segmentação do corpo é vestigial nos grupos que divergiram cedo na história evolutiva e ausente naqueles mais derivados. Entretanto as descrições morfológicas dos ácaros incluem ainda outros termos para se referir às partes do corpo, nomenclaturas estas que não são unificadas e diferem, consideravelmente, entre os grandes grupos, gerando sérias dificuldades a quem começa a estudá-los.

Se a monofilia do grupo Acari é quase destituída de apoio de evidências moleculares e morfológicas, os grupos Acariformes e Parasitiformes, referidos por Lindquist *et al.* (2009) como superordens, apresentam robusto suporte dos dados moleculares e uma longa lista de caracteres morfológicos distintivos para cada um deles (DUNLOP; ALBERTI, 2007). Ambos são grupos muito diversos e, nos últimos levantamentos exaustivos publicados, são reportadas 12.384 espécies de Parasitiformes e 42.233 espécies de Acariformes, totalizando 54.617 espécies de ácaros (BEAULIEU *et al.*, 2011; SCHATZ *et al.*, 2011; WALTER *et al.*, 2011). Entretanto a diversidade total estimada de Acari deve ser muito maior, podendo chegar a um número entre 500.000 e 1.000.000 de espécies (WALTER; PROCTOR, 2013; ZHANG, 2011). O número atual de espécies conhecidas é, com certeza, subestimado e, ainda que haja um grande esforço para resolver as lacunas taxonômicas e descrever a grande diversidade existente, o conhecimento que temos é desigual entre os países, ambientes e grupos amostrados (LI; ZHANG, 2016; LIU *et al.*, 2013).

Os Parasitiformes estão subdivididos em quatro ordens: Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida (carrapatos) e Mesostig-

mata. O último grupo inclui uma impressionante diversidade de ácaros de solo, parasitas associados a artrópodes e diversos vertebrados, além de outros hábitos, compreendendo atualmente mais de 110 famílias (BEAULIEU *et al.*, 2011; WALTER, 2013). Os Acariformes são mais diversos, divididos entre as ordens Trombidiformes e Sarcoptiformes, com mais de 150 e 110 famílias respectivamente (SCHATZ *et al.*, 2011; WALTER *et al.*, 2011; ZHANG *et al.*, 2011). Os Sarcoptiformes tradicionalmente incluem os táxons de Acariformes basais conhecidos como “Endeostigmata”, o que, no entanto, não encontra suporte em análises moleculares (KLIMOV *et al.*, 2018; PEPATO; KLIMOV, 2015). Aqui, provisoriamente, mantemos a tradição de incluí-los entre os Sarcoptiformes.

Apesar de os ácaros serem muito diversos no mundo, com mais de 50.000 espécies descritas, o que representa quase metade de todas as espécies conhecidas de Arachnida, também correspondem a um dos agrupamentos de aracnídeos mais negligenciados, visto que o esforço em preencher as lacunas de conhecimento das espécies (chamado *Déficit Lineano*, ou seja, o déficit quanto à descrição de espécies e registro de suas ocorrências) ocorre de maneira muito desigual de acordo com a localidade e grupos taxonômicos estudados. Historicamente, por exemplo, há uma menor atenção às espécies de vida livre, enquanto aquelas de relevância médica, veterinária e agrícola têm sido estudadas mais intensamente (FLECHTMANN *et al.*, 2015; PALLINI *et al.*, 2007).

Em ambientes cavernícolas os ácaros também são abundantes e frequentes nas mais diversas litologias, podendo ser encontrados associados a corpos d’água, solo, a depósitos de guano e de matéria orgânica, carcaças e aderidos diretamente ao corpo de diversos grupos de animais, tanto em vertebrados, como em invertebrados. A vasta diversidade de habitats ocupada pelos ácaros reflete-se nos hábitos e no comportamento das espécies observadas no meio hipógeo, sendo encontradas espécies consumidoras de microrganismos, decompositores, predadores de outros pequenos invertebrados ou parasitas de vertebrados e invertebrados (BERNARDI *et al.*, 2009; BRUCKNER, 1995; CORPUZ-RAROS; LIT, 2015; MAŚLAK; BARCZYK, 2011; PELLEGRINI; FERREIRA, 2013; SKUBAŁA *et al.*, 2013). Por essa imensa diversidade, qualquer inferência sobre o papel e a importância dos ácaros na eco-

logia das comunidades subterrâneas só é possível após a identificação dos indivíduos encontrados neste ambiente até, ao menos, a categoria de família.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Bernardi *et al.*, (2009) revisaram os ácaros obtidos em 131 cavernas de 15 estados brasileiros e a informação presente na literatura a respeito das ocorrências do grupo em cavernas do Brasil, tendo sido registrado um total de 49 famílias distintas de ácaros. A estes dados, somamos as publicações dos últimos 12 anos e as ocorrências presentes na coleção acarológica do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG/AC e na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras do Centro de Estudo em Biologia Subterrânea da Universidade Federal de Lavras – ISLA/UFLA. Assim, reportamos neste capítulo um total de 126 famílias de ácaros para o ambiente cavernícola, com 77 novas ocorrências, associadas especialmente a geossistemas ferruginosos dos estados do Pará e Minas Gerais (Tabela 1 e Tabela 2). Este levantamento, certamente, não é exaustivo e está longe de ser uma representação acurada da biodiversidade subterrânea de ácaros para o Brasil, mas consiste no maior conjunto de dados já compilados para o país até o momento. Desta forma, a seguir faremos uma curta introdução a cada um dos grupos.

SUPERORDEM PARASITIFORMES

Os ácaros Parasitiformes apresentam cerca de 12 mil espécies descritas (BEAULIEU *et al.*, 2011). Podem ser separados dos Acariformes por possuírem estigmas (aberturas do sistema traqueal) no idiossoma (quatro pares dorsolaterais ou um par ventrolateral); pernas com coxas livres (não fundidas ao ventre do idiossoma) e, geralmente, móveis; tarsos com uma fissura peripodomérica (que contorna todo o tarso) associadas a órgãos sensoriais (lirifissuras) que dividem o tarso em uma porção basal e outra distal; na extremidade da porção dorsal do tarso do primeiro par anterior de pernas, apresentam um conjunto de setas adensadas, dentre elas solenídios, setas que ao microscópio aparecem como ocas, pois são preenchidas por citoplasma, e que têm função quimiorreceptora. As quatro ordens que com-

põem os Parasitiformes foram encontradas em amostras coletadas em cavernas brasileiras, ainda que a ordem Holothyrida esteja restrita à região Norte do país (Tabela 1).

Ordem Opilioacarida

É um grupo de ácaros pouco diversificado, com uma riqueza de espécies significativamente menor que outras ordens, como Mesostigmata e Ixodida. São organismos de vida livre, encontrados no solo e considerados onívoros, alimentando-se, especialmente, de restos de plantas e animais. São de tamanho relativamente grande, se comparados a outros ácaros, podendo atingir até 3mm. Trata-se de grupo cosmopolita com registro para 26 países, sendo conhecidas cerca de 50 espécies classificadas em 13 gêneros e uma única família (Opilioacaridae) (ARAÚJO *et al.*, 2020; BEAULIEU *et al.*, 2011; BERNARDI *et al.*, 2020; WALTER; HARVEY, 2009).

Os Opilioacarida apresentam cutícula coriácea, geralmente com manchas e listras roxo-azuladas e podem ser separados dos demais Parasitiformes por alguns caracteres exclusivos, como a presença de quatro pares de espiráculos dorsolaterais em adultos e tritosternos; e presença de verrugas externas entre as coxas do segundo par de pernas e fêmeas com ovipositor eversível. Apresentam caracteres considerados como plesiomórficos ("primitivos"), como garras terminais nos palpos, presença de dois ou três ocelos, tritosterno formado por sternapófises não fundidas e estruturas associadas ao gnatossoma (rutela), que auxiliam a ingestão de material sólido (KLOMPEN; VÁZQUEZ, 2015; VAN DER HAMMEN, 1976; WALTER; PROCTOR, 1998).

Os registros no Brasil incluem 4 gêneros (*Amazonacarus*, *Brasilacarus*, *Caribeacarus* e *Neocarus*) e 11 espécies descritas. Estes estão distribuídos em cavernas formadas em rochas carbonáticas, magmáticas, ferríferas e siliciclásticas nos estados de AL, BA, MG, PA, PE, PI, RJ, RN e SP (ARAÚJO *et al.*, 2018; BERNARDI *et al.*, 2013; BERNARDI; BORGES-FILHO, 2018; VÁZQUEZ; ARAÚJO; FERES, 2014, 2015).

Ordem Holothyrida

Esta ordem é composta por três famílias, com 27 espécies descritas em 13 gêneros (BEAULIEU *et al.*, 2011; LEHTINEN, 1991). Os Holothyrida são ácaros relativamente grandes (2-7 mm) e consumidores de carcaças (WALTER; PROCTOR, 1998). Apresentam coloração marrom e são fortemente esclerotizados, com um único escudo abaulado cobrindo todo o dorso, o que deu nome ao grupo (grego: *holo*, inteiro e *thyr*, escudo). Os peritremas (no caso dos Holothyrida e Mesostigmata, sulcos com microtubérculos associados aos estigmas, às aberturas do sistema respiratório traqueal) são largos e curtos, com os estigmas

acima das pernas III podendo apresentar um par de estruturas dorsais chamadas de órgãos de Thoms e um par de ocelos laterais. O Tritosterno (processo que se projeta sob o gnatossoma, considerado derivado do esterno do terceiro segmento do corpo, daí o nome) pode estar presente e flageliforme ou ausente. O hipostômio com cornículos, projeções geralmente pontudas associadas àquela estrutura (WALTER, 2009). Frequentemente, os Holothyrida são confundidos com Mesostigmata devido à semelhança entre os peritremas e o formato do corpo. Um caráter conspicuo que os separa é a presença de várias setas nas valvas anais dos Holothyrida, enquanto nos Mesostigmata estas placas são nuas ou apresentam duas setas no máximo.

A ocorrência de Holothyrida em cavernas brasileiras é bastante restrita, tendo sido registrada apenas uma espécie, *Diplothyryus schubarti* Lehtinen, 1999 (Holothyrida: Neothyridae), para cavernas ferruginosas localizadas na porção sudoeste do estado do Pará (BERNARDI *et al.*, 2011), além de indivíduos ainda não completamente identificados para a mesma região, e que estão depositados na coleção acarológica do CCT-UFMG.

Ordem Ixodida

Os carrapatos, nome popular utilizado para referir-se à ordem Ixodida, constituem um grupo com mais de 800 espécies descritas em todo o mundo (BEAULIEU *et al.*, 2011). Consiste em ácaros que em alguns dos estágios de vida são parasitas hematófagos de vertebrados. Espécies dessa ordem são cosmopolitas e encontradas, principalmente, em regiões tropicais e subtropicais. Por estarem frequentemente ligadas à transmissão de doenças como a febre maculosa e a doença de Lyme, entre outras, despertam grande interesse de grupos de pesquisa nas áreas da Parasitologia e Saúde Pública (BOWMAN; NUTTALL, 2008).

Uma característica distintiva desse grupo é a modificação do hipostômio em um órgão especializado capaz de perfurar os tecidos que formam a pele e prender-se ao hospedeiro com um número variável de fileiras de dentes voltados para trás em sua porção ventral. Além disso, parte das estruturas sensoriais do tarso I, característica de todos os Parasitiformes, encontra-se organizada nos Ixodida no órgão de Haller (BOWMAN; NUTTALL, 2008).

A ordem Ixodida contém três famílias, sendo duas – Ixodidae e Argasidae – presentes no território brasileiro, são encontradas tanto em ambientes epigeos como em cavernas. As duas famílias podem ser facilmente separadas pela posição do gnatossoma: anterior e facilmente visível dorsalmente nos Ixodidae; em posição anteroventral nos Argasidae, por isso escondidos pela parte anterior do idiossoma quando vistos

Tabela 1. Ocorrência de famílias de ácaros da Ordem Parasitiformes em estados brasileiros.

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
Opilioacarida		Opilioacaridae	AL, BA, MG, PA, PE, PI, RJ, RN e SP
Holothyrida		Neothyridae	PA
Ixodida		Argasidae	AM, AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, MS, PA, PE, PI, PR, RN, RO, SE, SP, TO
		Ixodidae	AM, AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, MS, PA, PE, PI, PR, RN, RO, SE, SP, TO
		Ameroseiidae	BA, MG, PA
		Ascidae	CE, BA, MG, PA, PR, RN e SP
		Blattisociidae	MG e PA
		Cillibidae	MG
		Dermanyssidae	MG e PA
		Diathrophallidae	MT
		Digamasellidae	MG
		Discourellidae	SP
		Dynichidae	MG
		Euthrachytidae	MG
		Eviphididae	MG, PA e SP
		Heterozercionidae	BA, MG, PA e RJ
		Ixodorhynchidae	BA, MG e SP
		Laelapidae	AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, MS, PA, PE, PR, RJ, RN, SE, SP e TO
		Mesostigmata	Monogynaspida
Macronyssidae	AL, BA, CE, ES, MG, MT, PA, PE, PI, RJ, RN, SE, SP e TO		
Melichaeridae	MG e PA		
Ologamasidae	GO, MG, SP e PA		
Oplitidae	MG e PA		
Otopheidomenidae	BA, MG, PA e RN		
Pachylaelapidae	MG		
Parasitidae	MG, PA, PR e SP		
Phytoseiidae	MG, PA, PR e SP		
Podocinidae	ES, CE, MG, RJ, PA e SP		
Polyaspididae	SP		
Rhodacaridae	BA, MG, SP e PA		
Spinturnicidae	CE, MG e PA		

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
Mesostigmata	Monogynaspida	Spelaeorhynchidae	MG e PA
		Thinozerconidae	PR
		Trachytidae	MG
		Trematuridae	MG e PA
		Trachyuropodidae	MG e PA
		Uroactinidae	MG
		Uropodidae	AM, BA, CE, MG, MT, PR, SP, TO e PA
		Veigaiidae	BA, ES, MG, PA e SP
	Sejina	Ichthyostomatogasteridae	MG e RN
		Reginacharlottidae	MG, BA, PA, PE, PI e RN
		Sejidae	MG, PR, RN e SP
	Trigynaspida	Asternoseiidae	MG e PA
		Celaenopsidae	PR
		Davacaridae	MG
		Diplogyniidae	MG e PA
		Fedrizziidae	PR
		Neotenogyniidae	BA, MG, RJ e PA
Pyrosejidae		MG	
Schizogyniidae	MG		

desde o dorso. Além disso, a posição da abertura das traqueias é variável: nos estágios pós-larvais dos Ixodidae as placas estigmáticas são encontradas após a coxa IV e nos Argasidae, entre as coxas III e IV. Finalmente, a cutícula dos Ixodidae inclui um escudo podonotal (escudo dorsal na altura da inserção das pernas) nas fêmeas e ninfas, e um escudo holonotal (cobrindo o corpo todo) nos machos, estruturas ausentes nos Argasidae (daí o nome popular de carrapatos moles). A esclerotização da cutícula nos Ixodidae também pode incluir uma fileira de placas pequenas na margem posterior do corpo, os festões.

Algumas espécies de carrapatos do gênero *Antricola* (Argasidae) foram encontradas, até o momento, exclusivamente em cavernas, em populações que chegam a milhares de indivíduos, ocorrendo principalmente em cavernas quentes, conhecidas como “hot ou bat caves”, mais frequentes nas porções Norte e Nordeste do Brasil (ESTRADA-PEÑA *et al.*, 2004; LABRUNA *et al.*, 2008). As larvas são parasitas exclusivas de morcegos, realizam apenas um grande repasse sanguíneo e passam todo o tempo associadas a seus hospedeiros. As formas pós larvais (ninfas e adultos) apresentam o aparelho bucal com estruturas atrofiadas não funcionais (hipostômio reduzido e sem dentes), com a morfologia incompatível com o hábito parasitário. Assim, acre-

dit-se que os estágios pós larvais dos *Antricolos* possam se alimentar de guano, ou outros tipos de alimento que estejam associados ao substrato onde estes organismos são encontrados no ambiente cavernícola, o que representaria um comportamento único dentre os carrapatos (RIBEIRO *et al.*, 2012).

A distribuição geográfica de espécies da ordem Ixodida em cavernas brasileiras abrange quase todo território nacional. Frequentemente, são encontradas novas ocorrências e são descritas novas espécies obtidas no ambiente hipógeo (*e.g.* DANTAS-TORRES *et al.*, 2009, 2012; HENRIQUE-SIMÕES *et al.*, 2012; NAVA *et al.*, 2010). Atualmente, as ocorrências de Argasidae e Ixodidae subterrâneos abrangem todos os estados brasileiros, exceto o Acre, Roraima, Maranhão e Paraíba, provavelmente pela falta de coletas ou da publicação das ocorrências.

Ordem Mesostigmata

Mesostigmata é a mais diversa ordem dentre os Parasitiformes, contendo cerca de 90% das espécies descritas deste grupo (BEAULIEU *et al.*, 2011). A maioria das espécies são predadores de vida livre, embora existam espécies parasitas, detritívoras, saprófagas, micófagas e fitófagas (LINDQUIST *et al.*, 2009; WALTER; PROCTOR, 2013).

A ordem Mesostigmata pode ser separada dos demais Parasitiformes pela presença do estigma (abertura do sistema traqueal) entre as pernas II e III, tritosterno geralmente presente e com uma base distinta e única, valvas anais com um ou nenhum par de setas. Como mencionamos, pessoas que tentam pela primeira vez identificar ácaros confundem alguns Mesostigmata mais esclerotizados com Holothyrida, sendo que podem facilmente ser separados pelo número de setas nas placas anais.

Os Mesostigmata incluem algumas das famílias mais comuns de ácaros predadores associados a cavernas, sendo encontrados andando livremente no solo ou em meio à matéria orgânica. Dentre estes, são especialmente abundantes os das famílias Macrochelidae (gênero *Macrocheles*), Laelapidae (gêneros *Stratiolaelaps*, *Gaeolaelaps*, *Cosmolaelaps* e *Androlaelaps*), Podocinidae (gênero *Podocinum*) e Ascidae (*Asca*). Outras famílias como os Uropodidae, não são tão frequentes, mas em algumas cavernas onde é encontrado guano fresco de morcegos, podem atingir populações de milhares de indivíduos (PELLEGRINI; FERREIRA, 2013).

Entre os parasitas destacam-se, as famílias Macronyssidae, Spinturnicidae e Spelaeorhynchidae que, por serem associados a vertebrados, especialmente morcegos, podem ser habitantes abundantes e diversos em cavernas. Dentre os macronissídeos, algumas espécies de grande tamanho corporal associam-se aos hospedeiros em parte do seu ciclo de vida (RADOVSKY, 1967; RADOVSKY, 2010), podendo também ser encontradas andando no solo e em paredes de cavernas (abrigo), onde são facilmente coletadas. As famílias Spinturnicidae e Spelaeorhynchidae são obrigatoriamente associadas a morcegos. Assim, em geral, é necessário coletar seus hospedeiros para que estes sejam encontradas (RUDNICK, 1960; CONFALONIERI, 1976).

SUPERORDEM ACARIFORMES

Uma característica que marca as fronteiras entre os Parasitiformes e os Acariformes é a presença de uma substância particular nas setas, a Actinopilina, que confere a elas birrefringência, isto é, diferentes índices de refração de acordo com a direção da incidência de luz, característica ausente nos Parasitiformes (DUNLOP; ALBERTI, 2007).

Muitas outras características, além da presença da Actinopilina, também permitem diferenciar os Acariformes dos Parasitiformes, apesar de muitas espécies não apresentarem todas elas simultaneamente: os estigmas, quando presentes, são anteriores à coxa II; as larvas possuem um órgão osmorregulatório, o órgão epimeral ou de Claparède, que é sucedido nas ninfas e adultos por estruturas pareadas na área

genital – os acetábulo genitais – que cumprem a mesma função nesses estágios e que são múltiplos nas formas de água doce e, às vezes, espalhados pelo ventre; coxas fundidas ao ventre; o palpo não possui apotele, isto é, sem um pré-tarso ou um segmento distal ao tarso e que porta garras, como vimos nos Parasitiformes.

Nesse clado são encontradas famílias muito abundantes e comuns em cavernas. Por ser constituído de muitas espécies detritívoras e que se alimentam de microrganismos, são amplamente encontrados em matéria orgânica em decomposição e, algumas vezes, com populações de milhares de organismos especialmente associadas ao guano. As famílias Acaridae e outras da coorte Oribatida são bastante comuns nestas situações (PELLEGRINI; FERREIRA, 2013). Dentre os Trombidiformes, temos espécies predadoras que são encontradas no piso de cavernas. Neste grupo, temos também espécies parasitas e a Coorte Parasitengona, cujos adultos e ninfas são comuns no solo de cavernas e cujas larvas são parasitas de artrópodes e vertebrados cavernícolas. Devido ao tamanho e às cores vermelha, amarela ou branca, podem ser facilmente coletadas por observadores sem o uso de lentes de aumento.

Ordem Trombidiformes

A ordem Trombidiformes é a maior e a mais diversa dentro de Acari com mais de 25.800 espécies descritas. Os Trombidiformes são compostos pelas subordens Sphaerolichida e Prostigmata, sendo que a primeira compreende apenas duas famílias, e a outra contém um total de 146 famílias (ZHANG *et al.*, 2011).

Os Trombidiformes diferem dos ácaros Sarcoptiformes e Endeostigmata por não apresentarem uma rutela (estruturas associadas à ingestão de material sólido) e pela redução do número de setas do opistosoma (porção do idiossoma posterior às pernas). Nos Trombidiformes temos dois (ou raramente três) pares de setas na primeira fileira dessa região do corpo. Esta condição pode ser obscurecida pela multiplicação de setas do idiossoma ou hipertriquia, como é o caso dos adultos e ninfas de Parasitengona ou pela perda da maioria das setas, como na família Halacaridae.

Características frequentes em Trombidiformes são queléceras não queladas, isso é, em que há a redução do dígito fixo, perdendo assim o formato de pinça. Neste caso, podem apresentar formas de foice, estilete, gancho, etc. Também é frequente a presença de palpos com o tarso opondo-se a um espinho da tíbia, de forma a produzir uma estrutura similar a uma quela, conhecida no jargão acarológico como “complexo unha-dedão”.

Uma parcela importante da diversidade dos ácaros Trombidiformes está associada às plantas, sendo que a ocorrência de

Tabela 2. Ocorrência de famílias de ácaros da Ordem Acariformes em estados brasileiros.

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência	
Sarcoptiformes	Endeostigmata	Alycidae	MG	
		Grandjeanicidae	MG	
			Acaridae	AL, BA, CE, MG, PR, SP e PA
			Aphelacaridae	MG
			Camisiidae	MG
			Cepheidae	PR e SP
			Ceratokalummidae	MG
			Chetochelacaridae	MG e PA
			Damaeidae	MG
			Epilohmanniidae	MG e PR
			Eremaeidae	PA
			Galunmidae	CE, MG, PR, SP e PA
			Glycyphagidae	BA, MG, PR e SP
			Haplochthoniidae	BA
			Haplomegistidae	AM
			Haplozetidae	PR e MG
			Hermaniidae	PR
			Heterochthoniidae	MG
			Histiostomadae	BA, CE, ES, GO, MG, PA, MG, PR, RN, SE, SP e TO
		Oribatida	Liacaridae	MG
			Lohmanniidae	PA
			Microzetidae	MG
			Mochlozetidae	MG
			Mycobatidae	MG
			Nanhermanniidae	MG
			Oribatulidae	PR e SP
			Oppiidae	PR, SP e MG
			Parakalummidae	MG
			Pheroliodidae	MG
			Phitiracaridae	PR e MG
			Pyroglyphidae	PR
			Rosensteiniidae	CE e MG
	Sarcoptidae		MG	
	Scheloribatidae		MG	
	Sphaerochthoniidae		MG	
	Stelechobatidae	MG		
	Trhypochthoniidae	MG e PA		

FAUNA CAVERNÍCOLA DO BRASIL

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
		Adamystidae	MG
		Anystidae	AL, BA, ES, MG, PE e PA
		Bdellidae	BA, ES, MG, SP, PR e PA
		Caeculidae	MG
		Calyptostomatidae	MG
		Camerobiidae	MG
		Cheyletidae	BA, MG, PA e PR
		Chyzeriidae	MG
		Cunaxidae	BA, ES, GO, MG, PI, RJ e PA
		Ereynetidae	MG e SP
		Erythraeidae	BA, ES, MG, RJ, SP e PA
		Erythracaridae	BA, ES, GO, MG, MS, MT, CE, RJ, RN, PA, PE, SE, SP
		Eupodidae	MG e PA
		Eutrombidiidae	MG e PA
		Halacaridae	RN
		Hydrodromidae	MG
		Iolinidae	MG
		Johnstonianidae	MG e PA
		Labidostomatidae	BA, CE, ES, MG, PA
Trombidiformes	Prostigmata	Leeuwenhoeekiidae	MG e PA
		Limnesiidae	MG
		Microtrombididae	MG
		Neothrombiidae	MG e SP
		Neotrombidiidae	MG
		Penthalodidae	MG e PA
		Podothrombiidae	MG
		Rhagidiidae	BA, ES, GO, MG, PA, SP, RJ
		Scutacaridae	MG, PA
		Smarididae	MG, PR, PA e SP
		Stigmaeidae	MG
		Tarsonemidae	MG e PA
		Tenerifidae	BA, GO, MG, MS, MT e TO
		Tenuipalpidae	MG
		Tetranychidae	MG e PA
		Trombellidae	MG
		Trombiculidae	BA, CE, ES, MG, MT, PR, RJ, SP e PA
		Trombidiidae	BA, CE, ES, GO, MG, RJ, SP e PA
		Tydeidae	MG, PI, PA e PR
	Sphaerolichida	Sphaerolichidae	MG e PA

famílias como Tenuipalpidae e Tetranychidae no interior de cavernas, como assinalado na Tabela 1, é considerada acidental ou associada a zonas de entrada das cavidades naturais subterrâneas. A ocorrência de ácaros de água doce, como os Halacaridae ou de Hydrachnidia, é interessante, pois mostra a ocupação de nichos de água doce subterrâneos. Pequenos predadores das famílias Bdellidae, Cunaxidae, Erythracaridae e Rhagidiidae são especialmente abundantes nestes ambientes. Além deles, as fa-

mílias que pertencem ao grupo dos Parasitengona, tais como Erythraeidae, Smarididae, Leeuwenhoekiiidae e Trombiculidae também são facilmente encontradas no meio hipógeo. Como mencionado anteriormente, estes ácaros apresentam um ciclo de vida que inclui uma larva parasita de vertebrados (como os morcegos) e artrópodes (como os grilos cavernícolas e opilões), ninfas e adultos predadores de vida livre. As formas de vida livre são predadoras relativamente grandes, frequentes em solos de

Tabela 3. Espécies descritas a partir de exemplares coletados em cavernas em estados brasileiros.

Ordem	Família	Gênero / Espécie
Opilioacarida	Opilioacaridae	<i>Caribeacarus brasiliensis</i> Bernardi, Silva, Zacarias, Klompen & Ferreira, 2013
		<i>Neocarus caipora</i> Bernardi, Klompen & Ferreira, 2014
		<i>Neocarus coronatus</i> Araújo & Feres, 2018
		<i>Neocarus jonasi</i> Araújo & Duarte, 2021
		<i>Neocarus potiguar</i> Bernardi, Zacarias & Ferreira, 2012
		<i>Neocarus proteus</i> Bernardi, Klompen, Zacarias & Ferreira, 2013
		<i>Neocarus simmonsii</i> Bernardi, Zampaulo & Oliveira, 2020
Mesostigmata	Ameroseiidae	<i>Ameroseius mineiro</i> Narita, Bernardi & Moraes, 2013
	Macronyssidae	<i>Chiasmanyssus cavernicola</i> Gomes-Almeida & Pepato, 2021
	Reginacharlottidae	<i>Reginacharlottia brasiliensis</i> Walter, 2013
	Trachytidae	<i>Uroseius subterraneus</i> Conceição & Pepato, 2021
Ixodida	Argasidae	<i>Antricola guglielmonei</i> Estrada-Peña, Barros-Battesti & Venzal, 2004
		<i>Antricola delacruzii</i> Estrada-Peña, Barros-Battesti & Venzal, 2004
		<i>Antricola inexpectata</i> Estrada-Peña, Barros-Battesti & Venzal, 2004
		<i>Nothoaspis amazoniensis</i> Nava, Venzal & Labruna, 2010
		<i>Ornithodoros cavernicola</i> Dantas-Torres, Venzal & Labruna, 2012
Trombidiformes	Erythraeidae	<i>Ornithodoros rondonienses</i> Labruna, Tessini, Camargo, Brandão, Ribeiro & Estrada-Peña, 2008
		<i>Ixodes paranaenses</i> Barros-Battesti, Arzua, Pichorim & Keirans, 2003
		<i>Cyta troglodyta</i> Hernandes, 2011
Trombidiformes	Erythraeidae	<i>Callidosoma cassiculophylla</i> Bernardi, Wohltmani, Lorenzon & Ferreira, 2017
		<i>Lasioerythraeus jessicae</i> Costa, Klompen, Bernardi, Gonçalves, Ribeiro & Pepato, 2019
		<i>Leptus (Leptus) flechtmani</i> Bassini-Silva, Jacinavicius & Barros-Battesti, 2020
	Microtrombidiidae	<i>Leptus sidorchukae</i> Costa, Klompen, Bernardi, Gonçalves, Ribeiro & Pepato, 2019
		<i>Eutrombidium carajas</i> Noei & Sundic, 2020
		<i>Birjandtombella minae</i> Noei, Sundic & Bernardi, 2022
Trombidiformes	Neotrombidiidae	<i>Birjandtombella pataxo</i> Noei, Sundic & Bernardi, 2022
		<i>Neoteneriffola xerophila</i> Bernardi, Pellegrini & Ferreira, 2012

cavernas e em outros ambientes subterrâneos.

Ordem Sarcoptiformes

Os Sarcoptiformes, diferente dos Trombidiformes, são capazes de alimentar-se de material sólido, incluindo espécies consumidoras de detritos, o que os tornam potencialmente relevantes nas cadeias tróficas do solo. A ordem é dividida em duas subordens: Endeostigmata e Oribatida. A primeira, no entanto, não deve ser um grupo que compartilhe um ancestral comum exclusivo com o segundo. Os estudos filogenéticos sobre as relações dos Endeostigmatas ainda são escassos, mas em trabalhos recentes suas espécies aparecem divididas entre linhagens externas aos Sarcoptiformes e Trombidiformes, e linhagens na base dos Sarcoptiformes (KLIMOV *et al.*, 2018; PEPATO; KLIMOV, 2015). Já os Oribatidas são considerados monofiléticos e incluem o grupo dos Astigmata, ácaros com grande diversidade de hábitos, como parasitas (*e.g.* associados a morcegos), presentes em depósitos de matéria orgânica (*e.g.* folhiços, guano e carcaças) e até mesmo foréticos (associados a invertebrados e vertebrados) (OCONNOR, 1994, 2009).

Principais troglomorfismos

Moseley (2009) considera as cavernas ecótonos, ou seja, áreas de transição entre o subsolo – incluindo aí o sistema de pequenas cavidades, fissuras e diaclases na matriz rochosa onde as cavernas se inserem – e a superfície. Nas cavernas, ocorre a mudança gradual de fatores bióticos e abióticos entre a superfície e o subsolo, o que permite a ocorrência de espécies advindas destes dois ambientes. Portanto, nas cavernas, podemos encontrar espécies epígeas (habitantes da superfície), endogeicas (habitantes do solo profundo, horizonte mineral), edáficas (habitantes do solo), além daquelas que são restritas ao ambiente subterrâneo: troglóbias (DUCARME *et al.*, 2004).

De forma geral, há três abordagens que podemos empregar para categorizar as espécies de ácaros encontrados nos ambientes subterrâneos e tentar classificar quais estão efetivamente restritas a eles.

LEVANTAMENTOS DETALHADOS

A primeira delas deve considerar a realização de levantamentos detalhados da diversidade encontrada em ambientes subterrâneos e comparar com o ambiente epígeo, atentando-se para as diferenças na composição das comunidades. Estabelecer a natureza da associação entre os ácaros e as cavernas demanda a descrição detalhada da diversidade da serrapilhei-

ra, solo e subsolo que circundam as cavernas (SKUBAŁA *et al.*, 2013). Infelizmente, no entanto, é escasso o conhecimento sobre a fauna presente em cavernas no Brasil. O conhecimento a respeito da fauna de ácaros epígeos, edáficos e endogéicos é também muito incipiente, o que dificulta ou inviabiliza a classificação dos ácaros quanto à sua associação ao ambiente hipógeo. Em países do velho mundo, onde a Biologia Subterrânea é uma ciência com um longo histórico, alguns estudos tentaram elucidar melhor a dependência e as interações estabelecidas entre os ácaros e o ambiente cavernícola. Entre estes estudos, vale mencionar o trabalho de Ducarme e colaboradores (2004), que compara relações ecológicas da fauna de duas cavernas e do horizonte mineral do solo de três sítios florestais na Bélgica. Pela comparação, torna-se evidente que a proporção de predadores, ácaros foréticos e oribatídeos primitivos era maior nas cavernas avaliadas. Da mesma forma, linhagens basais de Oribatídeos e Mesostigmata, também predadores, estão entre os ácaros mais comuns em cavernas brasileiras (Tabelas 1 e 2). No entanto, não possuímos estudos dessa natureza em nosso país, sendo uma abordagem importante para a classificação ecológica e evolutiva das espécies que aqui encontramos. Somente com a caracterização de quais espécies estão presentes em cada um dos compartimentos que compõe os ecossistemas do solo até o ambiente hipógeo mais profundo é que seremos capazes de prover informações suficientes para que seja possível a correta caracterização e categorização dos ácaros que os colonizam e que, possivelmente, estão restritos a cada um desses habitats.

FILOGENIA

Uma segunda abordagem para a classificação dos ácaros quanto à sua condição ecológica e evolutiva é a utilização de conhecimento prévio, tanto da filogenia quanto da anatomia do grupo, para tentar identificar mudanças morfológicas nas espécies encontradas no ambiente cavernícola que representem adaptações específicas que permitam a colonização e o estabelecimento de populações no ambiente subterrâneo. Para isso, é importante que se faça a comparação de espécies proximalmente relacionadas e que estão presentes no ambiente epígeo, com o intuito de se identificar a ocorrência de troglomorfismos. No entanto, a principal dificuldade no uso de troglomorfismos como ferramenta para identificação de espécies troglóbias é diferenciá-los de espécies edáficas que também possuem estas características (*e.g.* despigmentação e redução de olhos). A semelhança ambiental entre o meio cavernícola e as porções mais profundas dos solos ou da serrapilheira são muitas, tanto que várias linhagens de ácaros colonizaram as cavernas vindas dire-

tamente dos ambientes endogêicos ou edáficos (DUCARME *et al.*, 2004). Ambos são ambientes escuros e úmidos. No entanto, cavernas representam espaços mais amplos (vazios) e, em geral, com maior estabilidade climática, enquanto no solo os espaços estão restritos aos interstícios e a amplitude térmica e a variação da umidade tendem a ser mais elevadas (DUCARME *et al.*, 2004; ZACHARDA, 1978, 1982, 1994; ZACHARDA *et al.*, 2011). De qualquer forma, deve-se ter em mente que características consideradas troglomorfsismos para vários grupos de vertebrados e invertebrados (como a perda de olhos e a falta de pigmentação) já estão presentes nos ancestrais de várias linhagens de ácaros de solo e de serrapilheira antes destes ocuparem o ambiente cavernícola. Desta forma, os troglomorfsismos devem ser avaliados no contexto filogenético do grupo: em uma família de ácaros epígeos onde todos os espécimes sejam pigmentados e possuam olhos (e.g. Bdellidae, Trombiculidae, Opilioacarida), a perda de olhos e falta de pigmentação podem ser de fato possíveis troglomorfsismos. Até o momento, os troglomorfsismos demonstrados de maneira mais robusta nos ácaros estão relacionados ao tamanho (corpos e especialmente apêndices mais longos), o que parece vantajoso nos espaços mais amplos das cavernas se comparado aos interstícios do solo, além de modificações no tamanho dos órgãos sensoriais (aumento em comprimento). Modificações consideradas como troglomorfsismos efetivos já foram observadas em membros das famílias Rhodacaridae, Parasitidae, Veigaiidae, Eupodidae, Tydeoidea, Brachychthoniidae, Opilioacaridae e, especialmente, em Rhagidiidae (DUCARME *et al.*, 2004; ZACHARDA, 1978, 1982, 1994; ZACHARDA *et al.*, 2011). Prováveis troglomorfsismos relacionados aos órgãos sensoriais podem ser encontrados em algumas espécies de Rhagidiidae restritas a cavernas, como é o caso da espécie belga *Poecilophysis spelaea* (Wankel, 1861). Comparada com as espécies superficiais *Hammenia macrostella* Zacharda, 1980 e *Shibaia longisensilla* (Shiba, 1969), *P. spelaea* apresenta o órgão ragidial (solenídios, isto é, setas quimiorreceptoras que ao invés de eretas são, nesse caso, horizontais e inseridas em sulcos superficiais) oblíquo e tricobótrias (setas mecanorreceptoras especializadas em detectar vibrações) filiformes e longas, enquanto nas espécies superficiais o órgão ragidial é paralelo e as tricobótrias clavadas. Além disso, foi observado que os Rhagidiidae troglomórficos possuem quelíceras significativamente maiores e mais alongadas quando comparadas com espécies que habitam o solo (DUCARME *et al.*, 2004; ZACHARDA, 1978, 1982, 1994; ZACHARDA *et al.*, 2011).

FERRAMENTAS MOLECULARES

Finalmente, podemos utilizar ferramentas moleculares

para testar se os padrões observados em ácaros cavernícolas correspondem aos modelos de espécies conhecidamente troglóbias (seleção de caracteres relacionados ao ambiente, deriva genética, oportunidades de dispersão, etc.) e, assim, inferir qual a possibilidade de restrição da espécie estudada em relação ao ambiente cavernícola. Em algumas situações, espécies troglóbias desenvolveram uma forte dependência de condições específicas encontradas no interior das cavernas, o que restringe o deslocamento de indivíduos e pode funcionar como barreiras reprodutivas entre populações (e.g. RIESCH *et al.*, 2011). Dessa forma, espécies verdadeiramente cavernícolas (troglóbias) podem apresentar uma distribuição restrita a uma determinada região cárstica, a um maciço rochoso contínuo ou a um único sistema de cavernas (SBORDONI *et al.*, 2012). Portanto, cavernas funcionam como ilhas, ou seja, regiões de habitat adequado para as espécies cavernícolas isoladas umas das outras por amplas áreas de habitat inóspito (superfície) (MAMMOLA, 2019).

De forma geral, dois processos principais estão envolvidos no surgimento de espécies de ácaros cavernícolas. O primeiro é a fragmentação de habitat, em que múltiplas populações são isoladas em cavernas distintas e podem evoluir separadamente. A outra é o efeito fundador: novas cavernas são colonizadas pela chegada estocástica de imigrantes que podem gerar novas populações (ex.: ácaros foréticos ou parasitas viajando sobre seus hospedeiros) que, posteriormente, podem vir a ser isoladas e evoluírem separadamente. Ambos os casos levam ao isolamento total ou parcial das populações, o que gera alta estruturação genética (isolamento). Através da filogeografia e genética de populações, é possível medir o fluxo gênico entre populações de diferentes cavernas, e entre cavernas e o meio epígeo. Desta forma, é possível avaliar a estruturação genética existente entre as populações e, assim, inferir sobre seu isolamento e especiação em uma caverna ou a um sistema (SBORDONI *et al.*, 2012). Claro que esta é uma simplificação de modelos encontrados na natureza. Em situações de uma área cárstica contínua, as cavernas podem estar conectadas por micro e mesocavidades, permitindo uma constante comunicação entre populações e dificultando o isolamento entre cavernas. É importante salientar que as espécies e os sistemas subterrâneos são singulares e é necessário tratar cada situação com uma visão multidisciplinar. Ainda assim, em muitos casos, com o uso das ferramentas moleculares é possível estudar de forma aprofundada cada situação, detectar o grau de isolamento das populações e entender melhor a origem e a diversidade das espécies cavernícolas (MAMMOLA, 2019).

No entanto, estudos que se propõem a testar a condição

de endemismo de espécies subterrâneas (troglóbias) por meio da análise de sua estruturação genética não são comuns, ainda que o uso de métodos moleculares tenha elucidado problemas antigos e complexos em relação à biota cavernícola, tais como a origem biogeográfica das espécies (e.g. VON RINTELEN *et al.*, 2012; JURADO-RIVERA *et al.*, 2017), avaliação da estruturação genética (e.g. CACCONE; SBORDON, 2001; MELEG *et al.*, 2015) ou mesmo avaliação dos processos de especiação que levaram à formação de uma população cavernícola (e.g. CACCONE; SBORDON, 2001; MELEG *et al.*, 2015; RIESCH *et al.*, 2011).

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

O estudo taxonômico de ácaros cavernícolas ainda é incipiente no Brasil, com poucos grupos de pesquisa dedicados exclusivamente a publicar trabalhos nesta área. Até alguns anos atrás, a maior parte dos relatos de ácaros em cavernas do país era feita em listas de espécies geradas para trabalhos voltados a estudos de comunidades ou questões ecológicas. Usualmente, esses trabalhos reportam morfótipos identificados até a categoria de família e não são passíveis de validação, pois em geral não apresentam informações sobre o destino (coleções) do material analisado, não sendo reportado em que coleção biológica os exemplares foram depositados.

Mesmo com este conhecimento precário gerado até o momento, os trabalhos que revisaram as ocorrências de ácaros em cavernas brasileiras apontam uma grande diversidade (BERNARDI *et al.*, 2009; PINTO-DA-ROCHA, 1995). No entanto, faltam coletas direcionadas, onde sejam utilizados métodos adequados, além da participação de taxonomistas capazes de identificar e descrever novas espécies. Apesar de todos os desafios, recentemente alguns grupos de pesquisa vêm se consolidando no estudo específico de ácaros cavernícolas, passando a gerar resultados que vêm aperfeiçoando o conhecimento sobre aspectos biológicos, sobre a relação deste grupo de animais com o ambiente hipógeo, além de trabalhos taxonômicos com descrições de novas espécies. Estas iniciativas têm feito crescer não só o número de registros de espécies, mas o conhecimento geral sobre a acarofauna cavernícola (e.g. ARAÚJO *et al.*, 2018; BERNARDI *et al.*, 2012; BERNARDI *et al.*, 2013a, b; BERNARDI *et al.*, 2014; DANTAS-TORRES *et al.*, 2012; ESTRADA-PEÑA *et al.*, 2004; HERNANDES *et al.*, 2011; NARITA *et al.*, 2013; NOEI; ŠUNDIĆ, 2020). Nas Tabelas 1 e 2 resumizamos as ocorrências de famílias reportadas na literatura e aquelas depositadas nas coleções taxonômicas mencionadas acima e nas Figuras 1 e 2 apresentamos alguns táxons encontrados em

cavernas.

Para algumas ordens, como Opilioacarida (grupo pouco diversificado) e para os Ixodida (grupo que é bem estudado por possuir importância médica), existem pesquisadores ativos que têm publicado constantemente estudos de biologia e descrições de espécies (e.g. ARAÚJO *et al.*, 2018; BERNARDI *et al.*, 2013a, b; BERNARDI *et al.*, 2014; DANTAS-TORRES *et al.*, 2012; ESTRADA-PEÑA *et al.*, 2004). Além destas duas ordens, são poucas as famílias que já foram objetos de estudos mais detalhados que resultaram em descrições de espécies. Atualmente, são conhecidas apenas 28 espécies de ácaros descritas de material coletado em cavernas (e.g. BERNARDI *et al.*, 2017; BERNARDI *et al.*, 2012; HERNANDES *et al.*, 2011; NARITA *et al.*, 2013; NOEI; ŠUNDIĆ, 2020), sendo apenas uma com características que indicam restrição ao ambiente subterrâneo (troglomorfismos), *Leptus sidorchukae* Costa, Klompen, Bernardi, Gonçalves, Ribeiro, Pepato 2019, podendo ser a única espécie troglóbia descrita até o momento (COSTA *et al.*, 2019) (Tabela 3 e Figura 3).

Chave de identificação

Uma chave de identificação de ácaros cavernícolas do Brasil até a categoria de Coorte é apresentada como um material suplementar a este capítulo e está hospedada no endereço eletrônico <https://acarologia.wordpress.com/chaves-de-identificacao-dos-acaros-coletados-em-cavernas-do-brasil/>. O propósito desta chave é que possa ser utilizada por pesquisadores não especializados em ácaros cavernícolas, portanto, apresenta uma grande quantidade de figuras necessárias para o reconhecimento das estruturas utilizadas no passo a passo da identificação. A opção pela apresentação em formato *on-line* possibilita que o material seja atualizado e aperfeiçoado constantemente, facilitando a utilização pelos interessados. No site ainda é possível ter acesso a um vídeo de treinamento sobre os principais grandes grupos de ácaros e outras informações que podem auxiliar um pesquisador iniciante ou um estudante curioso a começar seus estudos sobre acarologia.

Como a lista de ácaros que foram observados no ambiente subterrâneo e é apresentada neste capítulo é baseada em um incipiente esforço amostral, a elaboração de uma chave taxonômica que incluísse as famílias já registradas até o momento para as cavernas brasileiras apresentaria sérias limitações e poderia induzir ao erro os pesquisadores não familiarizados com a taxonomia dos ácaros. Desta forma, é preferível que o investigador interessado nos ácaros cavernícolas busque também trabalhos mais abrangentes.

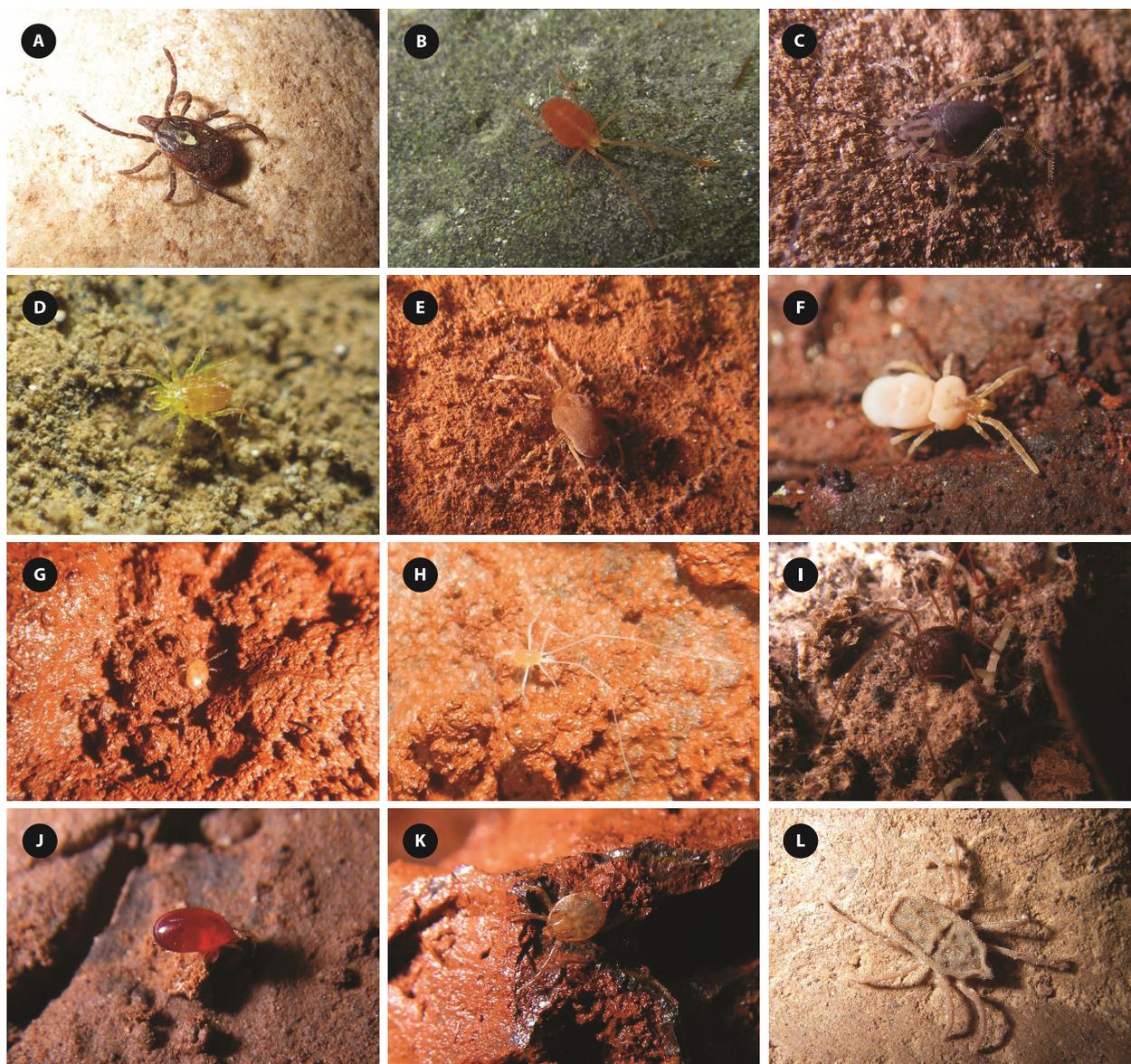


Figura 1. Espécimes de ácaros encontrados em cavernas brasileiras. **A)** *Amblyomma* sp. (Ixodida: Ixodidae); **B)** Smarididae (Trombidiformes); **C)** *Neocarus* sp. (Opilioacarida: Opilioacaridae); **D)** *Neoteneriffiola xerophila* (Trombidiformes: Teneriffiidae); **E)** *Callidosoma cassiculophylla* (Erythraeidae: Trombidiformes); **F)** Trombiculoidea (Trombidiformes); **G)** Mesostigmata (Parasitiformes); **H)** *Linopodes* sp. (Eupodidae: Trombidiformes); **I)** Erythraeidae (Trombidiformes); **J)** Macronyssidae (Mesostigmata); **K)** *Amblyomma* sp. (Ixodida: Ixodidae); **L)** *Ornithodoros* sp. (Argasidae: Ixodida). Fotos: A-H (Robson de A. Zampaulo), I-J (Matheus H. Simões), K-L (Lucas M. Rabelo).



Figura 2. Exemplos de espécimes de ácaros encontrados associados a outros invertebrados em cavernas brasileiras. **A-B)** *Eutrombidium carajás* Noei & Sundic 2020 (Trombidiformes: Eutrombidiidae) associado a grilo do gênero *Phalangopsis* sp. (Orthoptera: Phalangopsidae); **C)** Ácaros associados a *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873) (Amblypygi: Phryniidae); **D)** Detalhes dos ácaros associados a *H. longicornis*. Ácaros maiores e localizados na parte central do prossoma: *Reginacharlottia* sp. (Mesostigmata: Reginacharlottiidae). Ácaros menores situados na borda do prossoma e na chelicera: Chetochelacaridae (Sarcoptiformes). Fotos (Robson de A. Zampaulo).

Principais métodos de coleta e conservação

COLETA

Uma deficiência dos estudos realizados no Brasil é o emprego limitado de métodos de coleta, o que enviesa a amostragem de ácaros em cavernas no país (observação pessoal), já que muitos limitam-se à busca ativa sem o auxílio de lentes de aumento (vista desarmada), ou o uso de armadilhas específicas. Estudos detalhados aplicaram inúmeros métodos de amostragem (e.g. SKUBALA *et al.*, 2013) e a compartimentação das amostras em função das diferentes zonações do ambiente cavernícolas (e.g. PROUS *et al.*, 2015). Ainda deve-se manter em vista que as ca-

vernias colocam obstáculos adicionais à aplicação das técnicas habitualmente utilizadas na superfície, pois podem ser de difícil acesso, requerem cuidados extras para minimizar o impacto sobre suas comunidades, e impõem dificuldades aos pesquisadores, tais como obstáculos, abismos, passagens perigosas além da óbvia ausência de luz.

Para os ácaros de vida livre ou que podem facilmente ser observados nos principais substratos cavernícolas (pisos, paredes, espeleotemas, guano, matéria orgânica, etc.) a busca ativa dos espécimes, vista desarmada com a captura por meio do uso de pinças e pincéis, compõe um método simples e eficiente (PELLEGRINI; FERREIRA, 2012; SIMÕES *et al.*, 2014; WYNNE *et al.*, 2019; ZEPON; BICHUETTE, 2017). Obviamente, a amostra resultante é

drasticamente enviesada a ácaros maiores tais como Ixodidae, Argasidae, Opilioacaridae, Macrochelidae, alguns Parasitengona e Oribatida. Desta forma, a amostragem de ácaros que apresentam um tamanho corpóreo diminuto e que vivem nos interstícios do substrato depende da experiência e acuidade visual do coletor.

Neste caso, para a amostragem eficiente dos ácaros, é imprescindível que se faça o uso de extratores e armadilhas. Armadilhas de queda, sem ou com iscas (por exemplo, carcaças, queijo, frutas em decomposição ou fezes de equinos e bovinos), são úteis para coletar ácaros que se movem ativamente por superfícies. Ácaros de solo podem ser retirados por flotação seguida pelo fracionamento com hidrocarbonetos (como querosene comercial), o que, na experiência dos autores, rende amostras diversificadas de ácaros muito pequenos e inclui estágios imóveis, impossíveis de coletar com os demais métodos (KETHLEY, 1991). Ácaros aquáticos podem ser retirados ainda por flotação no caso de sedimentos soltos. Neste caso, o sedimento é colocado em um balde com água e vigorosamente agitado e, posteriormente, filtrado em peneiras granulométricas finas (poro de malha de 50 ou 100 μm), sendo que os ácaros suspensos na água ficam retidos na malha da peneira. Caso seja encontrado algum substrato submerso, ele pode ser lavado com um forte jato de água diretamente sobre uma peneira granulométrica fina. Para a obtenção de ácaros hiporrécicos, a água percolante dos espeleotemas ou depositada sobre o piso das cavernas, pode ser bombeado para as peneiras. De maneira geral, os ácaros não nadam na coluna d'água (e.g. Halacaridae, Oribatida) ou o fazem bem pouco, ficando preferencialmente ao redor de substratos imersos (e.g. Hydrachnidia), como troncos e folhíços. Redes de Surber também podem ser úteis para remoção de ácaros aquáticos associados a substratos.

No laboratório, métodos ativos de extração dos ácaros de diferentes substratos (solo, guano, serrapilheira, ninhos, entre outros) envolvem estímulos com luz, calor e dessecação para que os ácaros se desloquem e caiam em um recipiente que pode ou não conter um fluido preservante como o álcool. Dentre os extratores, o mais utilizado é o funil de Berlese-Tulgreen, que depende do uso de energia elétrica, pois consiste em uma lâmpada que fornece a luz e o calor que estimulam os ácaros a se deslocarem na direção oposta até caírem no reservatório (pote com substância preservante). Uma alternativa a este método de extração é o aparato de Winkler, em que os ácaros se deslocam pelo extrator na medida em que a amostra reduz a sua umidade naturalmente (MCSORLEY; WALTER, 1991; WALTER; KRANTZ, 2009). Finalmente, alguns ectoparasitas abandonam seus hospedeiros (Macronyssidae e Argasidae) e

outros associam-se ao hospedeiro apenas durante parte do ciclo de vida (Parasitengona). Portanto, podem ser encontrados andando livremente e, assim, obtidos com os métodos acima mencionados. Porém, a diversidade de ácaros ectoparasitas só será corretamente estimada com a captura e vistoria de seus hospedeiros. Assim, vale-se do uso de diferentes técnicas para a captura de morcegos, roedores, lagartos, anuros, artrópodes ou outros invertebrados (e.g. KUNZ; KURTA, 1988; REIS *et al.*, 2021; ALMEIDA *et al.*, 1998). Desta forma, é necessário o conhecimento da biologia dos grupos a serem estudados, demandando tempo e esforço em campo e no laboratório para processamento das amostras de hospedeiros e de seus parasitas (e.g. FOWLER; COHEN, 1983; WHITAKER *et al.*, 1988).

TÉCNICAS DE CONSERVAÇÃO E ESTUDO

Para a definição do método de conservação é preciso ter em mente quais estudos serão realizados. Se os ácaros são destinados à taxonomia, prefere-se a conservação em álcool a 80-70% ou o uso de fixadores específicos como o fluido de Koenike, que tem a vantagem de manter as cores dos ácaros Hydrachnidia (WALTER; KRANTZ, 2009b). Caso os espécimes sejam destinados a estudos de biologia molecular, o material deve ser fixado diretamente em álcool etílico com concentrações acima de 95%, mantidos sob refrigeração (quanto mais frio, melhor, sendo as temperaturas ideais as que vão de -20°C a -80°C) e abrigado da luz.

Para a extração do DNA, podem ser utilizados kits de extração sensíveis o bastante para a diminuta quantidade de tecido de um ácaro. Entre os diversos kits disponíveis no mercado temos o QIAamp® *DNA Micro Kit* (Qiagen), indicado para ácaros com idiossoma com até 1500 μm , enquanto o kit Wizard® *Genomic DNA Purification Kit* (Promega) é recomendado para ácaros maiores. O DNA pode ser extraído seguindo o protocolo do fabricante com a vantagem de que o exoesqueleto do ácaro pode ser recuperado para estudo morfológico posterior, após a digestão com proteinase K.

Exemplares a serem utilizados para trabalhos taxonômicos ou o material testemunho obtido após a extração do DNA podem ser montados em meio de Hoyers ou de gelatina glicerizada (WALTER; KRANTZ, 2009b) e o DNA pode ser armazenado a -80°C por longos períodos. Uma das vantagens da extração prévia de DNA é o clareamento dos espécimes através da digestão dos tecidos, permitindo a observação de mais detalhes na microscopia de luz. Os exemplares que não passaram pela extração de DNA precisam ser clarificados, o que pode ser feito, a depender do grupo, em ácido láctico, fluido



Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de ácaros troglóbios descritos para o Brasil.

de Nesbitt ou hidróxido de potássio. É necessário, no entanto, consultar a literatura de cada grupo, pois as indicações quanto aos reagentes, concentrações e tempo para o clareamento variam de acordo com o grupo de ácaros.

A forma mais comum para o estudo morfológico dos ácaros é através da montagem dos exemplares e a observação com o uso de microscopia ótica. Para isso, os ácaros coletados são primeiramente clarificados com o uso de substâncias como ácido láctico e Nesbitt e, posteriormente, são montadas lâminas. Utiliza-se lamínulas e uma solução específica, denominada meio de Hoyer. Posteriormente são colocados em estufa a 45-50°C para secagem durante um período que pode variar de 5 a 15 dias. As observações dessa montagem podem ser feitas no microscópio ótico comum, mas o uso de equipamentos que tenham mecanismos de contraste de fase ou com contraste de interferência diferencial podem ser imprescindíveis para a visualização de pequenas estruturas e de suas formas mais delicadas (NEUHAUS *et al.*, 2017; WALTER; KRANTZ, 2009). Outras formas de estudo também podem ser bastante úteis, como a observação dos exemplares utilizando-se microscopia eletrônica (WERING *et al.*, 2000). São diversos os modos de preparação e formas de observar com detalhe a morfologia dos ácaros. Por isso, buscar o método que seja mais adequado e que cumpra os propósitos do trabalho deve ser sempre um dos objetivos do estudioso da área.

Principais coleções do Brasil

Atualmente os ácaros coletados em cavernas brasileiras são depositados em diversas instituições de pesquisa. Dentre as coleções de maior relevância, destacam-se aquelas que apresentam o maior número de espécimes depositados e possuem curadoria, e grupos de pesquisa dedicados à biologia de ambientes subterrâneos ou que tem grupos de pesquisa que se dedicam à acarologia.

ISLA – Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras, Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS, Universidade Federal de Lavras – UFLA, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

LES – Laboratório de Estudos Subterrâneos, Universidade

Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, São Paulo, Brasil.

MZUSP – Museu de Zoologia da USP – Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brasil.

Nestas três coleções concentram-se grande número de ácaros provenientes de coletas realizadas em cavernas de todo o Brasil e de algumas regiões do mundo. Este material é originário de projetos de consultoria ambiental e pesquisas científicas. Apesar da sua relevância, até o momento, não existem acarologistas permanentes que façam a curadoria dos espécimes depositados nestes locais.

Coleção Nacional de Carrapatos “Danilo Gonçalves Saraiva” – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia (FMVZ), Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Coleção Acarológica – Instituto Butantan, São Paulo, Brasil.

Coleção de Acarologia – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brasil.

Coleção de Acarologia do CCT-UFMG – UFMG_AC – Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

Estas coleções acarológicas têm grande relevância nacional e internacional, por apresentarem muitas espécies tipos (indivíduo ou conjunto de exemplares utilizados pelos taxonomistas durante a descrição/designação de uma espécie nova para a ciência) de ácaros depositados, contando com curadoria de acarologistas e grupos de pesquisa ativos. Entretanto, não são especializadas somente em ácaros cavernícolas, podendo ser encontrados materiais de diferentes tipos de ecossistemas.

Agradecimentos

Agradecemos a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG e a VALE S.A. pelo financiamento do projeto “Chaves de Identificação e Taxonomia Integrativa: Dados Morfológicos, Moleculares e Ecológicos como Ferramentas de Identificação, Descrição de Espécies de Ácaros Cavernícolas e Classificação Quanto à sua Restrição ao Ambiente Cavernícola” processo RDP-00107-18. O Prof. Almir Pepato é bolsista PQ-2 do CNPq (processo 309979/2021-8).

Referências

ALMEIDA, L. M.; RIBEIRO-COSTA, C. S.; MARINONI, L. **Manual de coleta, conservação, montagem e identificação de insetos**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 1998. p. 78.
ARAÚJO, M. S.; BICHUETTE, M. E.; BAUCHAN, G. R.; OCHOA, R.;

FERES, R. J. F. A new species of cave dwelling *Neocar* (Acari: Opilioacaridae) from Bahia state, Brazil, with remarks on taxonomic characters. *Zootaxa*, [s.l.], v. 4402, n. 2, p. 303-322, 2018.

- ARAÚJO, M. S.; DI PALMA, A.; FERES, R. J. F. Catalog of the Opilioacarida (Acari: Parasitiformes). **Zootaxa**, [s.l.], v. 4895, n. 3, p. 332-356, 16 dez. 2020.
- ARRIBAS, P.; ANDÚJAR, C.; MORAZA, L. M.; LINARD, B.; EMERSON, B. C.; VOGLER, A. P. Mitochondrial metagenomics reveals the ancient origin and phylodiversity of soil mites and provides a phylogeny of the Acari. **Molecular Biology and Evolution**, [s.l.], v. 37, n. 3, p. 683-694, 2020.
- BEAULIEU, F.; DOWLING, A. P. G.; KLOMPEN, H.; MORAES, G. J.; WALTER, D. E. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [s.l.], v. 3148, p. 123-128, 2011. Edição especial.
- BERNARDI, L. F. O.; ZAZACARIAS, M. S.; SILVA, M. S.; FERRERA, R. L. Ácaros cavernícolas do Brasil: uma observação preliminar sobre a ocorrência e distribuição das famílias. **Mundos Subterrâneos**, [s.l.], v. 20, p. 5-13, 2009.
- BERNARDI, L. F. O. *et al.* Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. **Invertebrate Systematics**, [s.l.], v. 27, p. 294-306, 2013a.
- BERNARDI, L. F. O. *et al.* A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. **ZooKeys**, [s.l.], v. 358, p. 69-89, 2013b.
- BERNARDI, L. F. O. *et al.* A novel symbiotic relationship between mites and recluse spiders (Sicariidae: *Loxosceles*), with a description of a new *Callidosoma* species (Trombidiformes: Erythraeidae). **Zootaxa**, [s.l.], v. 4338, n. 3, p. 459, 26 out. 2017.
- BERNARDI, L. F. O.; AZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. Description of the female of *Diplothyryus schubarti* Lehtinen, 1999 (Holothyrida: Neothyridae) and new species occurrences in Brazil. **Acarologia**, [s.l.], v. 51, n. 3, p. 311-319, 23 set. 2011.
- BERNARDI, L. F. O.; BORGES-FILHO, E. L. *Neocarus spelaion* sp. n. (Parasitiformes, Opilioacaridae), a new species of cave dwelling Neocarus from Minas Gerais state, Brazil. **Subterranean Biology**, [s.l.], v. 27, p. 1-16, 2018.
- BERNARDI, L. F. O.; KLOMPEN, H.; FERREIRA, R. L. *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from Brazilian Amazon caves. **Acarologia**, [s.l.], v. 54, n. 1, p. 47-56, 2014.
- BERNARDI, L. F. O.; PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. New species of *Neoteneriffiola* (Acari: Trombidiformes: Teneriffiidae) from Brazilian caves: geographical distribution and ecological traits. **International Journal of Acarology**, [s.l.], v. 38, n. 5, p. 37-41, 2012.
- BERNARDI, L. F. O.; ZAMPAULO, R. A.; OLIVEIRA, M. P. A. A new species of *Neocarus* (Opilioacaridae) from a Brazilian ferruginous geosystem and notes on natural history. **Subterranean Biology**, [s.l.], v. 36, p. 11-33, 2020.
- BOWMAN, A. S.; NUTTALL, P. A. **Ticks: biology, disease and control**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.
- BRUCKNER, A. Cave-dwelling oribatid mites (Acarina, Cryptostigmata) from East Austria. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich**, [s.l.], v. 132, p. 81-107, 1995.
- CACCONI, A.; SBORDON, V. Molecular biogeography of cave life: A study using mitochondrial DNA from bathysciine beetles. **Evolution**, v. 55, n. 1, p. 122-130, 2001.
- CORPUZ-RAROS, L. A.; LIT, I. L. List of mites (Acari) inhabiting Philippine caves and cave-dwelling vertebrates. **Museum Publication of Natural History**, [s.l.], v. 4, p. 26-50, 2015.
- COSTA, S. G. S. *et al.* Multi-instar descriptions of cave dwelling Erythraeidae (Trombidiformes: Parasitengona) employing an integrative approach. **Zootaxa**, [s.l.], v. 4717, n. 1, p. 137-184, 2019.
- DANTAS-TORRES, F. *et al.* New records of *Ixodes paranaensis* (Acari: Ixodidae) from Minas Gerais, southeastern Brazil. **Systematic & Applied Acarology**, [s.l.], v. 14, n. 3, p. 213-215, 2009.
- DANTAS-TORRES, F. *et al.* Description of a new species of bat-associated argasid tick (Acari: Argasidae) from Brazil. **Journal of Parasitology**, [s.l.], v. 98, n. 1, p. 36-45, 2012.
- DUCARME, X. *et al.* Survey of mites in caves and deep soil and evolution of mites in these habitats. **Canadian Journal of Zoology**, [s.l.], v. 82, n. 6, p. 841-850, 2004.
- DUNLOP, J. A.; ALBERTI, G. The affinities of mites and ticks: a review. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, [s.l.], v. 46, n. 1, p. 1-18, 4 set. 2007.
- DUNLOP, J. A.; BERNARDI, L. F. O. An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. **Naturwissenschaften**, [s.l.], v. 101, n. 9, p. 759-763, 2014.
- DUNLOP, J. A.; PENNEY, D.; JEKEL, D. **A summary list of fossil spiders and their relatives**. 5th ed. Bern: Natural History Museum Bern, 2020.
- ESTRADA-PÉÑA, A. *et al.* Three new species of *Antricola* (Acari: Argasidae) from Brazil, with a key to know species in the genus. **Journal of Parasitology**, [s.l.], v. 90, n. 3, p. 490-498, 2004.
- FLECHTMANN, C. H. W.; MORAES, G. J.; BARROS-BATTESTI, D. M. Histórico da acarologia no Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE ACAROLOGIA, 1, 2015, Viçosa. **Anais** [...]. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2015. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/978-1-4419-9504-9>.

- GOMES-ALMEIDA, B. K.; PEPATO, A. R. A new genus and new species of macronyssid mite (Mesostigmata: Gamasina: Macronyssidae) from Brazilian caves including molecular data and key for genera occurring in Brazil. **Acarologia**, [s.l.], v. 61, n. 3, p. 501-526, 2021.
- HENRIQUE-SIMÕES, M. *et al.* New records of rare *Ornithodoros* (Acari: Argasidae) species in caves of the Brazilian Amazon. **Persian Journal of Acarology**, [s.l.], v. 1, n. 2, p. 127-135, 2012.
- HERNANDES, F. A.; BERNARDI, L. F. O.; FERREIRA, R. L. Snout mites from caves in Brazil, with description of a new species (Acari: Trombidiformes: Bdellidae). **Journal of Natural History**, [s.l.], v. 45, n. 13-14, p. 799-812, 2011.
- KETHLEY, J. A procedure for extraction of microarthropods from bulk soil samples with emphasis on inactive stages. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [s.l.], v. 34, n. 1-4, p. 193-200, 1991.
- KLIMOV, P. B. *et al.* Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s.l.], v. 119, p. 105-117, 2018.
- KLOMPEN, H.; VÁZQUEZ, M. M.; BERNARDI, L. F. O. Post-embryonic development in the mite suborder Opilioacarida, with notes on segmental homology in Parasitiformes (Arachnida). **Experimental & Applied Acarology**, [s.l.], v. 67, n. 2, p. 183-207, 2015.
- KRANTZ, G. W. Habits and Habitat. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 64.
- LABRUNA, M. B.; TERASSINI, F. A.; CAMARGO, L. M. A.; BRANDÃO, P. E.; RIBEIRO, A. F.; ESTRADA-PEÑA, A. New reports of *Antricola guglielmonei* and *Antricola delacruzii* in Brazil, and a description of a new argasid species (Acari). **The Journal of Parasitology**, [s.l.], v. 94, n. 4, p. 788-792, 2008.
- LEHTINEN, P. T. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. In: DUSBÁBEK, F.; BUKVA, V. (ed.). **Modern Acarology**. Prague: The Hague, 1991. v. 2, p. 101-113.
- LI, G.-Y.; ZHANG, Z. Hotspots of mite new species discovery: Trombidiformes (2013-2015). **Zootaxa**, [s.l.], v. 4208, n. 2, p. 101-126, 2016.
- LINDQUIST, E. E.; KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. Order Mesostigmata. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 124-132.
- LIU, D. *et al.* Hotspots of new species discovery: new mite species described during 2007 to 2012. **Zootaxa**, [s.l.], v. 3663, n. 1, p. 1, 2013.
- LOZANO-FERNANDEZ, J. *et al.* Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. **Nature Communications**, [s.l.], v. 10, n. 1, p. 1-8, 2019.
- MAMMOLA, S. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. **Ecography**, [s.l.], v. 42, n. 7, p. 1331-1351, 2019.
- MAŚLAK, M.; BARCZYK, G. Oribatid mites (Acari, Oribatida) in selected caves of the Kraków-Wieluń Upland (southern Poland). **Biological Letters**, [s.l.], v. 48, n. 1, p. 107-116, 2011.
- MCSORLEY, R.; WALTER, D. E. Comparison of soil extraction methods for nematodes and microarthropods. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, [s.l.], v. 34, n. 1-4, p. 201-207, 1991.
- MELEG, I. N. *et al.* Contrasting copepod community dynamics related to sampling strategies in the unsaturated zone of a karst aquifer. **Aquatic Ecology**, [s.l.], v. 49, n. 4, p. 549-560, 2015.
- MOSELEY, M. Are all caves ecotones? **Cave and Karst Science**, [s.l.], v. 36, n. 2, p. 53-58, 2009.
- NARITA, J. P. Z. *et al.* A new species of *Ameroseius* Berlese from Brazil, redescription of *Ameroseius plumosus* (Oudemans) and *Ameroseius plumigera* (Oudemans) (Acari: Mesostigmata: Ameroseiidae) based on the examination of type material. **Journal of Natural History**, [s.l.], v. 47, n. 35-36, p. 2311-2326, 2013.
- NAVA, S. *et al.* Description of a new argasid tick (Acari: Ixodida) from bat caves in Brazilian Amazon. **Journal of Parasitology**, [s.l.], v. 96, n. 6, p. 1089-1101, 2010.
- NEUHAUS, B.; SCHIMID, T.; RIEDEL, J. Collection management and study of microscope slides: Storage, profiling, deterioration, restoration procedures, and general recommendations. **Zootaxa**, [s.l.], v. 4322, n. 1, p. 1, 19 set. 2017.
- NOEI, J.; ŠUNDIĆ, M. A new species of *Eutrombidium* (Acari: Prostigmata) from Brazil ectoparasitic on Grylloidea, with a key to world larval species. **Systematic and Applied Acarology**, [s.l.], v. 25, n. 4, p. 668-679, 2020.
- OCONNOR, B. M. Life-history modifications in astigmatid mites. In: HOUCK, M. A. (ed.). **Mites: Ecological and Evolutionary Analysis of Life**. [S.l.]: Springer Science+Business Media Dordrecht, 1994. p. 136-159.
- OCONNOR, B. M. Cohort Astigmatina. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 565-657.
- OMID, J.; VORONTSOV, D. D.; WALTER, D. E. Oldest determined record of a mesostigmatic mite (Acari: Mesostigmata: Sejidae) in Cretaceous Burmese amber. **Acarologia**, [s.l.], v. 61, n. 3, p.

- 641-649, 2021.
- PALLINI, A. *et al.* Demandas e perspectivas para a acarologia no Brasil. **Neotropical Biology and Conservation**, [s.l.], v. 2, n. 3, p. 169-175, 2007.
- PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Management in a neotropical show cave: planning for invertebrates conservation. **International Journal of Speleology**, [s.l.], v. 41, n. 2, p. 359-366, 2012.
- PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Structure and interactions in a cave guano-soil continuum community. **European Journal of Soil Biology**, [s.l.], v. 57, p. 19-26, 2013.
- PEPATO, A. R.; KLIMOV, P. B. Origin and higher-level diversification of acariform mites - evidence from nuclear ribosomal genes, extensive taxon sampling, and secondary structure alignment. **BMC Evolutionary Biology**, [s.l.], v. 15, p. 178-198, 2015.
- PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [s.l.], v. 39, n. 6, p. 61-172, 1995.
- POINAR, G.; BROWN, A. E. A new genus of hard ticks in Cretaceous Burmese amber (Acari: Ixodida: Ixodidae). **Systematic Parasitology**, [s.l.], v. 54, p. 199-205, mar. 2003.
- PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; JACOBI, C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. **International Journal of Speleology**, [s.l.], v. 44, n. 2, p. 177-189, 2015.
- RADOVSKY, F. J. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. **The Southwestern Naturalist**, [s.l.], v. 13, n. 3, 1968.
- RADOVSKY, F. J. **Revision of the genera of the parasitic mite family Macronyssidae (Mesostigmata: Dermanssoidea) of the world**. West Bloomfield: Indira Publishing House, 2010.
- REIS, A. S. *et al.* Variation of dipteran ectoparasites (Streblidae) on *Anoura geoffroyi* Gray, 1838 (Phyllostomidae) in two caves in southeastern Brazil. **Parasitology Research**, [s.l.], v. 121, p. 255-265, 2021.
- RIBEIRO, J. M. C.; LABRUNA, M. B.; MANS, B. J.; MARUYAMA, S. R.; FRANCISCHETTI, I. M. B.; BARIZON, G. C.; SANTOS, I. K. F. M. The sialotranscriptome of *Antricola delacruzii* female ticks is compatible with non-hematophagous behavior and an alternative source of food. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 42, n. 5, p. 332-342, 2012.
- RIESCH, R.; PLATH, M.; SCHLUPP, I. Speciation in caves: experimental evidence that permanent darkness promotes reproductive isolation. **Biology Letters**, [s.l.], v. 7, n. 6, p. 909-912, 2011.
- RUDNICK A. A revision of the mites of the family Spinturnicidae. **University of California Publications Entomology**, [s.l.], v. 17, n. 2, p. 157-283, 1960.
- SBORDONI, V.; ALLEGRUCCI, G.; CESARONI, D. Population structure. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (ed.). **Encyclopedia of Caves**. Chennai: Academic Press, 2012. p. 608-618.
- SCHATZ, H. *et al.* Suborder Oribatida van der Hammen, 1968. *In*: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [s.l.], v. 3148, p. 141-148, 2011. Edição especial.
- SHARMA, P. P. *et al.* Phylogenomic interrogation of arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. **Molecular Biology and Evolution**, [s.l.], v. 31, n. 11, p. 2963-2984, 2014.
- SHULTZ, J. W. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 150, p. 221-265, 2007.
- SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Cave invertebrates in northwestern Minas Gerais state, Brazil: Endemism, threats and conservation priorities. **Acta Carsologica**, [s.l.], v. 43, n. 1, p. 159-174, 2014.
- SKUBAŁA, P. *et al.* How many mite species dwell in subterranean habitats? A survey of Acari in Belgium. **Zoologischer Anzeiger**, [s.l.], v. 252, n. 3, p. 307-318, 2013.
- VAN DER HAMMEN, L. **Glossaire de la terminologie acarologique (Glossary of acarological terminology): Opilioacarida**. Leiden: The Hague, 1976. v. 2.
- VÁZQUEZ, M. M.; ARAÚJO, M. S.; FERES, R. J. F. A new genus and two new species of Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) from Amazonia, Brazil with a key to world genera. **Zootaxa**, [s.l.], v. 3814, n. 2, p. 151-176, 2014.
- VÁZQUEZ, M. M.; ARAÚJO, M. S.; FERES, R. J. F. *Brasilacarus cocaris* (Acari: Opilioacaridae), a new genus and species from Amazonia, Brazil. **Zootaxa**, [s.l.], v. 3915, n. 3, p. 375-389, 2015.
- VÁZQUEZ, M. M.; KLOMPEN, H. The family Opilioacaridae (Parasitiformes: Opilioacarida) in Mexico, description of two new species and notes on biology and geographical distribution. **Zootaxa**, [s.l.], v. 3957, n. May, p. 535-552, 2015.
- VON RINTELEN, K.; PAGE, T. J.; CAI, Y.; ROE, K.; STELBRINK, B.; KUHAJDA, B. R.; ILIFFE, T. M.; HUGHES, J.; VON RINTELEN, T. Drawn to the dark side: A molecular phylogeny of freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea: Atyidae) reveals frequent cave invasions and challenges current taxonomic hypotheses. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s.l.], v. 63, n. 1, p. 82-96, 2012.
- WALTER, D. E. Holothyrida (Holothyrida, Tetrastigmata). *In*: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **Manual of Acarology**. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 107-110.
- WALTER, D. E. A new genus and family of sejine mites (Acari,

- Parasitiformes, Mesostigmata, Sejoidea) based on new species from Lord Howe Island and Brazil, and a redescription of *Sejus americanus* (Banks, 1902). **Zootaxa**, [s.l.], v. 3691, n. 3, p. 301-323, 2013.
- WALTER, D. E.; BOLTON, S. J.; ZHANG, Z.-Q. Suborder Endeostigmata Reuter, 1909. In: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [s.l.], v. 3148, p. 139-140, 2011. Edição especial.
- WALTER, D. E.; HARVEY, M. S. Order Opilioacarida. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 104-106.
- WALTER, D. E.; KRANTZ, G. W. Collection, rearing, and preparing specimens. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 83-96.
- WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari. **Experimental & Applied Acarology**, [s.l.], v. 22, p. 39-50, 1998.
- WALTER, D. E.; KRANTZ, G. W. Collecting, rearing and preparing specimens. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (eds.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Tech University Press, 2009. p. 83-95.
- WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. **Mites: Ecology, Evolution & Behaviour**. 2nd ed. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013.
- WERING, W. P. *et al.* Use of low-temperature field emission scanning electron microscopy to examine mites. **Scanning**, [s.l.], v. 22, p. 145-155, 2000.
- WYNNE, J. J. *et al.* Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, [s.l.], v. 48, n. 1, p. 33-48, 2019.
- ZACHARDA, M. Soil mites of the family Rhagidiidae (Actinedida: Eupodoidea). Morphology, systematics, ecology. **Acta Universitatis Carolinae - Biologica**, [s.l.], p. 489-785, 1978.
- ZACHARDA, M. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. 13. A new subgenus and two new species of Rhagidiidae (Acari: Eupodoidea). **Pacific Insects**, [s.l.], v. 24, n. 3-4, p. 275-280, 1982.
- ZACHARDA, M. A new troglobitic rhagidiid mite, *Traegaardhia vicenzaensis* n. sp. from Northern Italy. **Berichte des Naturwissenschaftlich – Medizinischen Vereins in Innsbruck**, [s.l.], p. 93-98, 1984.
- ZACHARDA, M.; ISAIA, M.; PIVA, E. New troglobitic species of the genus *Troglocheles* (Acari: Prostigmata: Rhagidiidae) from caves in northern Italy and Austria, with a key to adult species of the genus. **Journal of Natural History**, [s.l.], v. 45, n. 11-12, p. 641-666, 7 mar. 2011.
- ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E. Influence of substrate on the richness and composition of neotropical cave fauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [s.l.], v. 89, n. 3, p. 1615-1628, 2017.
- ZHANG, Z.-Q. *et al.* Order Trombidiformes Reuter, 1909. In: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [s.l.], v. 3148, p. 129-138, 2011. Edição especial.

Robson de Almeida Zampaulo



Robson de Almeida Zampaulo

Rodrigo Lopes Ferreira

