

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-Graduação em Zoologia

Da descrição ao status de conservação: resolvendo lacunas de conhecimento de um gênero de aranhas da Mata Atlântica brasileira (Xenoctenidae: *Paravulsor*)

Mayara Drumond Faustino Magalhães

Orientação: Adalberto J. Santos

1. Introdução

A Mata Atlântica brasileira está entre os ecossistemas mais biodiversos e ameaçados do mundo (Fundação SOS Mata Atlântica 2019). A vegetação da Mata Atlântica é extremamente heterogênea e é composta, principalmente, por florestas ombrófilas e semidecíduais. Sua distribuição se dá ao longo das regiões tropical e subtropical da América do Sul, estendendo-se ao longo da costa brasileira até parte da Argentina e Paraguai (Morellato & Haddad 2000). A heterogeneidade deste bioma é consequência da grande variação climática ao longo dos trópicos e pelas variações de altitude, longitude e latitude (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Dados indicam que os remanescentes florestais preservados abrangem cerca de 12% da sua extensão original (Ribeiro *et al.* 2011).

Cerca de 40% da fauna da Mata Atlântica brasileira é endêmica (Myers *et al.* 2000) e, portanto, ameaçada de extinção. Contudo, as taxas de endemismo são mais bem conhecidas para vertebrados, enquanto os invertebrados, especialmente os artrópodes, são muito mais diversificados, mas menos estudados (Troudet *et al.* 2017). Assim, a biodiversidade ameaçada no bioma pode ser muito maior, e muitas espécies podem desaparecer antes mesmo de serem descritas (Cardoso *et al.* 2011; Troudet *et al.* 2017). Descrições taxonômicas são extremamente úteis para a conservação, particularmente para identificar áreas de endemismo, centros de diversidade e delimitar áreas para criar unidades de conservação (Kremen *et al.* 1993).

A impressionante diversidade da biota da Mata Atlântica brasileira estimulou tentativas de explicar a sua origem e diversificação. Várias hipóteses biogeográficas foram recentemente propostas e testadas para explicar a diversificação deste bioma. Por exemplo, a teoria dos refúgios propõe que alterações na cobertura florestal durante os últimos períodos de glaciação geraram áreas de alto endemismo (Ashcroft 2010; Carnaval & Moritz 2008; Porto *et al.* 2013). Outros estudos apoiam a ideia de que os rios que atravessam a Mata Atlântica atuam como barreiras de dispersão e podem, pelo menos em parte, explicar eventos de especiação (Pellegrino *et al.* 2005). Apesar dos recentes progressos na nossa compreensão sobre a biogeografia da Mata Atlântica e seus processos de diversificação, estudos sobre estes temas ainda se concentram principalmente em vertebrados (Bornschein *et al.* 2016; Carnaval *et al.* 2014; Lima *et al.* 2019; Paese *et al.* 2010; Silva *et al.* 2012), deixando uma grande parte da sua fauna insuficientemente conhecida em termos evolutivos, e levantando dúvidas sobre a generalidade dessas hipóteses biogeográficas.

Aranhas destacam-se por sua diversidade e abundância (Agnarsson *et al.* 2013; Stork 2018), além de serem extremamente importantes em ecossistemas terrestres. Esses animais são responsáveis por predação de cerca de 280 milhões de toneladas de presas somente em florestas tropicais (Nyffeler & Birkhofer 2017). Estas presas são, em sua maioria, insetos. Assim, aranhas são responsáveis por controle biológico natural em florestas e em ambientes urbanos (Nyffeler & Birkhofer 2017). Apesar da sua importância para os ecossistemas terrestres, aranhas tendem a ser ignoradas ou tidas somente como organismos de importância médica (Hauke & Herzig 2017).

A família Xenoctenidae, o objeto deste projeto, apresenta grande potencial como modelo para estudos em conservação, evolução e biogeografia. São aranhas errantes de distribuição restrita à Região Neotropical (Magalhães 2019). A família foi recentemente proposta com base em evidências moleculares e morfológicas (Wheeler *et al.* 2017) e é composta por 33 espécies, distribuídas em quatro gêneros: *Incasoctenus* Mello-Leitão, 1942, *Odo* Keyserling, 1887, *Paravulsor* Mello-Leitão, 1922 e *Xenoctenus* Mello-Leitão, 1938 (World Spider Catalog 2021). Na minha dissertação de mestrado, propus uma filogenia morfológica e uma revisão dos gêneros de Xenoctenidae (Magalhães 2019). Uma das minhas principais descobertas foi que *Paravulsor*, um gênero monotípico (espécie-tipo *P. impudicus* Mello-Leitão, 1922), conhecido apenas pela sua descrição original, na verdade representa uma grande linhagem endêmica e amplamente distribuída por toda a Mata Atlântica brasileira. Além disso, descobri cerca de 50 espécies ainda não descritas, além de cinco espécies originalmente descritas em *Odo* que, na verdade, deveriam ser transferidas para *Paravulsor*: *Odo blumenauensis* Mello-Leitão, 1927, *O. obscurus* Mello-Leitão, 1936, *O. pulcher* Keyserling, 1891; *O. serrimanus* Mello-Leitão, 1936 e *O. similis* Keyserling, 1891 (Magalhães 2019). Essas aranhas são particularmente abundantes na serrapilheira e suas espécies parecem estar limitadas a microrregiões de endemismo. Assim, o endemismo do grupo na Mata Atlântica sugere que pelo menos parte de suas espécies podem estar ameaçadas de extinção, o que torna urgente sua descrição e a avaliação do seu status de conservação. As relações evolutivas entre as espécies de *Paravulsor* também são desconhecidas já que, desde 1922, quando foi oficialmente descrito por apenas uma única espécie (Mello-Leitão 1922), nenhum outro trabalho foi realizado especificamente com este grupo. Uma filogenia de *Paravulsor* seria importante para o entendimento dos processos de diversificação do grupo, bem como para testar hipóteses evolutivas da Mata Atlântica. Sendo assim, seria possível preencher algumas lacunas de conhecimento para aranhas e contribuir com estudos focados em conservação e biogeografia.

2. Objetivos

Este projeto visa reduzir as lacunas de conhecimento sobre uma grande linhagem de aranhas da Mata Atlântica, os membros da família Xenoctenidae. Primeiramente, será realizada uma revisão taxonômica de *Paravulsor*, com o objetivo de definir e delimitar as espécies do gênero, assim como o próprio gênero. Para isso, será realizada a redescrição da espécie-tipo, a redescrição e transferência das espécies de *Odo* mencionadas anteriormente e a descrição do impressionante número de espécies desconhecidas encontradas na Mata Atlântica. Em seguida, iremos avaliar o estado de conservação dessas espécies, que acreditamos que estejam altamente ameaçadas. Nosso segundo objetivo é compreender a evolução e diversificação de *Paravulsor*, avaliando se a diversidade e distribuição atual do gênero evoluiu em resposta a eventos climáticos e geológicos passados. Especificamente, a partir de uma filogenia molecular de *Paravulsor* vamos testar hipóteses sobre a evolução da biota da Mata Atlântica, como a teoria dos refúgios e a teoria dos rios como barreiras. Finalmente, a partir destes resultados pretendemos prever como estas aranhas poderão ser afetadas pelo desmatamento e por alterações climáticas futuras.

3. Material e métodos

Amostragem: Os espécimes que serão utilizados nos estudos taxonômicos são provenientes das seguintes coleções (curadores entre parênteses): CHNUFPI – Coleção de História Natural da Universidade Federal do Piauí, Floriano, Brasil (Elison F. B. Lima); IBSP – Instituto Butantan, São Paulo, Brasil (Antonio D. Brescovit); MACN - Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (Martín J. Ramirez); MCN– Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (Ricardo Ott); MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, EUA (Gonzalo Giribet); MHN – Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru (Diana S. Dávila); MLP – Museo de La Plata, La Plata, Argentina (Luis A. Pereira); MNHN – Musée National d’Histoire Naturelle, Paris, França (Christine Rollard); MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (Adriano B. Kury); MZUSP – Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (Ricardo Pinto da Rocha); NHM – Natural History Museum, Londres, Reino Unido (Janet Beccaloni); NMNH – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., EUA (Hannah Wood); PUCRS – Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (Renato A. Teixeira); QM - Queensland Museum, Brisbane, Austrália (Robert Raven); UFMG – Centro de

Coleções Taxonômicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil (Adalberto J. Santos). Todo o material reunido até o momento totaliza aproximadamente 1200 lotes analisados, incluindo material de grupo externo e interno, sendo pelos menos 700 lotes somente de espécimes que pertencem a *Paravulsor*. Todo esse material já foi analisado, resultando em aproximadamente 50 morfotipos que representam novas espécies.

O material disponível em coleções será complementado através de coletas em áreas selecionadas com base na análise prévia dos espécimes das coleções citadas acima. É seguro dizer que *Paravulsor* ocorre em toda Mata Atlântica brasileira e suas espécies seguem padrões de distribuição de acordo com áreas bem conhecidas de endemismo (Carnaval & Moritz 2008; Oliveira *et al.* 2015). Essas coletas se fazem necessárias a fim de reduzir o viés de amostragem e obter amostras frescas, adequadas para extração de DNA (conforme Vink *et al.* 2005). Nossas expedições de campo abrangem unidades de conservação em doze estados brasileiros no nordeste, sudeste e sul da Mata Atlântica. Essas aranhas são coletadas por busca ativa na serrapilheira, geralmente à noite, quando elas estão mais ativas. Serão coletadas aproximadamente seis espécimes por espécie encontrada. Todos os espécimes serão preservados em etanol 95-100% e mantidos em um refrigerador abaixo de -20 °C (Vink *et al.* 2005). Também serão examinados sob um estereomicroscópio e posteriormente depositados na coleção de aracnídeos do Centro de Coleções Taxonômicas da UFMG (CCT-UFMG). Os registros e dados da coleta serão disponibilizados em bancos de dados públicos, como o Global Biodiversity Information Facility (GBIF 2021).

Análise molecular: Para a extração de DNA serão removidas algumas pernas de cada espécime, que serão maceradas para a retirada do tecido muscular e submetidas ao processo de extração usando kits comerciais (por exemplo, GoTaq® G2 DNA Polimerase). O DNA será amplificado utilizando primers e protocolos específicos para sequenciamento utilizando Elementos Ultra Conservados (UCEs, Zhang *et al.* 2019). Serão utilizadas sondas específicas para sequências ultra conservadas em aracnídeos. O material amplificado resultante será sequenciado utilizando a plataforma Illumina (ver <https://www.ultraconserved.org/#protocols>), e as sequências serão organizadas para análise utilizando o PHYLUCE (Faircloth *et al.* 2015). O PartitionFinder (Lanfear *et al.* 2012) será utilizado para identificar modelos de substituição para cada conjunto de loci. Todas as sequências serão depositadas no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>) e o DNA restante será depositado na coleção de DNA do CCT-UFMG.

Análises filogenéticas: As análises filogenéticas irão abranger todas as espécies de *Paravulsor* resultantes das coletas e, quando não for possível obter amostras frescas, será utilizado o material de coleção. Os grupos externos serão compostos principalmente de espécimes dos demais gêneros de Xenoctenidae e de famílias estreitamente relacionadas (de acordo com Wheeler *et al.* 2017). As árvores filogenéticas serão inferidas através de Máxima Verossimilhança com o RAXML (versão 8.0.0) (Stamatakis 2014) e inferência Bayesiana com o BEAST 1.7 (Drummond *et al.* 2012) e MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012). Para calibrar o relógio molecular serão usados fósseis de grupos próximos e taxas de substituição previamente estimadas para alguns marcadores moleculares (ver Bidegaray-Batista & Arnedo 2011).

Análises biogeográficas: As árvores resultantes da filogenia molecular serão utilizadas em análises biogeográficas baseadas na reconstrução de áreas ancestrais (Joy *et al.* 2016) utilizando pacotes do R. Classificaremos a distribuição das espécies de acordo com áreas de endemismo da Mata Atlântica propostas anteriormente, como as áreas nas regiões sul, Serra do Mar (sudeste), Bahia e nordeste do Brasil (Oliveira *et al.* 2015). Em seguida, usaremos a filogenia do gênero e métodos estatísticos específicos para inferir a área ancestral de cada clado dentro das árvores e para inferir processos de vicariância e dispersão na Mata Atlântica (Matzke 2013; Ree & Sanmartín 2009; Ree & Smith 2008; Ronquist 1994; Ronquist & Sanmartín 2011). Para isso, serão utilizados modelos de eventos biogeográficos. Será feita uma análise para estimar as reconstruções ancestrais de distribuição geográfica sobre as árvores resultantes das análises filogenéticas. Neste caso, serão utilizados modelos probabilísticos, como BioGeoBears (Matzke 2013). Os resultados destas análises, interpretados juntamente com a datação molecular de eventos de divergência das árvores (Wilke *et al.* 2009) serão usados para testar hipóteses biogeográficas atualmente discutidas sobre a Mata Atlântica, tais como refúgios e barreiras de rios. Também usaremos dados climáticos atuais retirados dos registros de distribuição das espécies para modelar o nicho climático de cada espécie (Elith & Leathwick 2009). Estes nichos climáticos podem ser projetados em cenários passados para inferir como oscilações climáticas (como glaciações) poderiam ter influenciado a dispersão do gênero através da Mata Atlântica (Carnaval *et al.* 2009). O mesmo modelo pode ser útil para prever os efeitos de mudanças climáticas futuras na manutenção do grupo em sua atual faixa de distribuição (Ashcroft 2010; Carnaval & Moritz 2008).

Descrições: Todo o material-tipo das espécies de Xenoctenidae da Mata Atlântica brasileira já foi examinado, bem como a maioria dos espécimes não-tipo disponíveis nas principais coleções de aranhas do Brasil. Os espécimes de *Paravulsor* foram agrupados

em morfoespécies com base em sua morfologia e comparados com o material-tipo das poucas espécies já descritas do gênero, que até então pertencem ao gênero *Odo*. *Paravulsor* será formalmente descrito, assim como suas respectivas espécies novas e sua espécie-tipo será redescrita. As cinco espécies atualmente incluídas no gênero *Odo* serão transferidas para o novo gênero e redescritas. Todos os espécimes serão analisados com auxílio de um estereomicroscópio Labomed Luxeo 4D. Todas as espécies serão ilustradas por imagens digitais multifocais, desenhos e Microscopia Eletrônica de Varredura. A genitália interna das fêmeas será examinada e ilustrada após imersão em uma solução de pancreatina por algumas horas, para digestão de tecidos moles (Álvarez-Padilla & Hormiga, 2008). Para avaliar o estado de conservação de cada espécie de *Paravulsor*, aplicaremos o pacote *R package red* – IUCN Red listing Tools (Cardoso 2017).

4. Custos do projeto

Descrição	Custo (reais)
Serviços de Sequenciamento Molecular	8.294
Suprimentos de laboratório	4.373,2
Diárias para pesquisa de campo e viagens	26.390
Combustível	9.847,24
Transporte (Aluguel de Carro)	6.891,56
Total	55.796

5. Cronograma

Atividades	2021				2022				2023		
	Jan/ Fev/ Mar	Abr/ Mai/ Jun	Jul/ Ago/ Set	Out/ Nov/ Dez	Jan/ Fev/ Mar	Abr/ Mai/ Jun	Jul/ Ago/ Set	Out/ Nov/ Dez	Jan/ Fev/ Mar	Abr/ Mai/ Jun	Jul/ Ago
1. Expedições de coleta											
2. Qualificação											
3. Doutorado sanduíche CAPES Print (6 meses)					Ida: Março		Volta: Setemb ro				
a. Levantamento dos caracteres moleculares											
b. Montagem de matriz de dados moleculares											
c. Análise de dados moleculares e biogeográficos											
4. Revisão e descrição de espécies											
5. Artigo											
6. Redação da tese											

6. Referências

Álvarez-Padilla F. & Hormiga G. (2008) A protocol for digesting internal soft tissues and mounting spiders for scanning electron microscopy. *Journal of Arachnology* 35: 538–542.

Agnarsson, I., Coddington, J.A. & Kuntner, M. (2013) Spider Research in the 21st Century: Trends and Perspectives *Systematics: progress in the study of spider diversity and evolution*. 58–111 pp.

Ashcroft, M.B. (2010) Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography* 37, 1407–1413. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02300.x>

Bidegaray-Batista, L. & Arnedo, M.A. (2011) Gone with the plate: The opening of the Western Mediterranean basin drove the diversification of ground-dweller spiders. *BMC Evolutionary Biology* 11. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-317>

Bornschein, M.R., Firkowski, C.R., Belmonte-Lopes, R., Corrêa, L., Ribeiro, L.F.,

Morato, S.A.A., Antoniazzi-Jr., R.L., Reinert, B.L., Meyer, A.L.S., Cini, F.A. & Pie, M.R. (2016) Geographical and altitudinal distribution of *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae) endemic to the Brazilian Atlantic Rainforest. *PeerJ* 4, e2490. <https://doi.org/10.7717/peerj.2490>

Cardoso, P. (2017) red - An R package to facilitate species red list assessments according to the IUCN criteria. *Biodiversity Data Journal* 5. <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e20530>

Cardoso, P., Erwin, T.L., Borges, P.A.V. & New, T.R. (2011) The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144, 2647–2655. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>

Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323, 785–789. <https://doi.org/10.1126/science.1166955>

Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35, 1187–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x>

Carnaval, A.C., Waltari, E., Rodrigues, M.T., Rosauer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Strangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M.R., Firkowski, C.R., Bornschein, M.R., Ribeiro, L.F. & Moritz, C. (2014) Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20141461–20141461. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1461>

Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. & Rambaut, A. (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>

Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>

Faircloth, B.C., Branstetter, M.G., White, N.D. & Brady, S.G. (2015) Target enrichment of ultraconserved elements from arthropods provides a genomic perspective on relationships among hymenoptera. *Molecular Ecology Resources* 15, 489–501. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12328>

Fundação SOS Mata Atlântica (2019) *SOS Mata Atlântica - Relatório Anual 2019*.

- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility (2021) What is GBIF? Available from: <https://www.gbif.org/what-is-gbif> (February 15, 2021)
- Hauke, T.J. & Herzig, V. (2017) Dangerous arachnids—Fake news or reality? *Toxicon* 138, 173–183. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2017.08.024>
- Joy, J.B., Liang, R.H., McCloskey, R.M., Nguyen, T. & Poon, A.F.Y. (2016) Ancestral Reconstruction. *PLoS Computational Biology* 12, 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004763>
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F. & Sanjayan, M.A. (1993) Terrestrial Arthropod Assemblages: Their Use in Conservation Planning. *Conservation Biology* 7, 796–808. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.740796.x>
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W. & Guindon, S. (2012) PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Lima, A.A. de, Ribeiro, M.C., Grelle, C.E. de V. & Pinto, M.P. (2019) Impacts of climate changes on spatio-temporal diversity patterns of Atlantic Forest primates. *Perspectives in Ecology and Conservation* 17, 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.04.004>
- Magalhães, M.D.F. (2019) Análise filogenética e revisão taxonômica de Xenoctenidae Ramírez & Silva-Dávila (Araneae). Universidade Federal de Minas Gerais.
- Matzke, N.J. (2013) Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography* 5. <https://doi.org/10.21425/F5FBG19694>
- Mello-Leitão, C.F. d. (1922) Novas Clubionidas do Brasil. *Archivos da Escola Superior de Agricultura e Medicina Veterinaria* VI, 17–56.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32, 786–792. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>
- Myers, N., Mittermeyer, R.A., Mittermeyer, C.G., Da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nyffeler, M. & Birkhofer, K. (2017) An estimated 400-800 million tons of prey are

annually killed by the global spider community. *Science of Nature* 104.

<https://doi.org/10.1007/s00114-017-1440-1>

Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32, 793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>

Oliveira, U., Brescovit, A.D. & Santos, A.J. (2015) Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation M. Kuntner (Ed). *PLOS ONE* 10, e0116673. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116673>

Paese, A., Paglia, A., Pinto, L.P., Foster, M.N., Fonseca, M. & Sposito, R. (2010) Fine-scale sites of global conservation importance in the Atlantic forest of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 19, 3445–3458. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9906-x>

Pellegrino, K.C.M.M., Rodrigues, M.T., Waite, A.N., MORANDO, M., YASSUDA, Y.Y. & Sites, J.W. (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): Genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 13–26. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00472.x>

Porto, T.J., Carnaval, A.C. & da Rocha, P.L.B. (2013) Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: A case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions* 19, 330–340. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00944.x>

Ree, R.H. & Sanmartín, I. (2009) Prospects and challenges for parametric models in historical biogeographical inference. *Journal of Biogeography* 36, 1211–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02068.x>

Ree, R.H. & Smith, S.A. (2008) Maximum Likelihood Inference of Geographic Range Evolution by Dispersal, Local Extinction, and Cladogenesis A. Baker (Ed). *Systematic Biology* 57, 4–14. <https://doi.org/10.1080/10635150701883881>

Ribeiro, M.C., Martensen, A.C., Metzger, J.P., Tabarelli, M., Scarano, F. & Fortin, M.-J. (2011) The Brazilian Atlantic Forest: A Shrinking Biodiversity Hotspot. In: *Biodiversity Hotspots*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 405–434.

Ronquist, F. (1994) Ancestral Areas and Parsimony. *Systematic Biology* 43, 267–274. <https://doi.org/10.1093/sysbio/43.2.267>

- Ronquist, F. & Sanmartín, I. (2011) Phylogenetic Methods in Biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42, 441–464.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144710>
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61, 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Silva, S.M., Moraes-Barros, N., Ribas, C.C., Ferrand, N. & Morgante, J.S. (2012) Divide to conquer: A complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 107, 39–55. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01919.x>
- Stamatakis, A. (2014) RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics*, 1–2.
- Stork, N.E. (2018) How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology* 63, 31–45.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>
- TrouDET, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R. & Legendre, F. (2017) Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports* 7, 9132. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6>
- Vink, C.J., Thomas, S.M., Paquin, P., Hayashi, C.Y. & Hedin, M. (2005) The effects of preservatives and temperatures on arachnid DNA. *Invertebrate Systematics* 19, 99–104. <https://doi.org/10.1071/IS04039>
- Wheeler, W.C., Coddington, J.A., Crowley, L.M., Dimitrov, D., Goloboff, P.A., Griswold, C.E., Hormiga, G., Prendini, L., Ramírez, M.J., Sierwald, P., Almeida-Silva, L., Alvarez-Padilla, F., Arnedo, M.A., Benavides Silva, L.R., Benjamin, S.P., Bond, J.E., Grismado, C.J., Hasan, E., Hedin, M., Izquierdo, M.A., Labarque, F.M., Ledford, J., Lopardo, L., Maddison, W.P., Miller, J.A., Piacentini, L.N., Platnick, N.I., Polotow, D., Silva-Dávila, D., Scharff, N., Szűts, T., Ubick, D., Vink, C.J., Wood, H.M. & Zhang, J. (2017) The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics* 33, 574–616. <https://doi.org/10.1111/cla.12182>
- Wilke, T., Schultheiß, R. & Albrecht, C. (2009) As Time Goes by: A Simple Fool's Guide to Molecular Clock Approaches in Invertebrates * . *American Malacological*

Bulletin 27, 25–45. <https://doi.org/10.4003/006.027.0203>

WSC (2021) World Spider Catalog. *Version 22.0*. Available from: <https://wsc.nmbe.ch>
(February 13, 2021)

Zhang, Y.M., Williams, J.L. & Lucky, A. (2019) Understanding UCEs: A Comprehensive Primer on Using Ultraconserved Elements for Arthropod Phylogenomics W. Brian (Ed). *Insect Systematics and Diversity* 3. <https://doi.org/10.1093/isd/ixz016>