Bruno de Freitas Monte-Oliveira

# Desvendando a diversidade do filo Onychophora em áreas do *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, Brasil

Universidade Federal de Alagoas
Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde
Bacharelado em Ciências Biológicas
Maceió, Estado de Alagoas, Brasil
2021

Bruno de Freitas Monte-Oliveira

# Desvendando a diversidade do filo Onychophora em áreas do *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, Brasil

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação apresentado à Coordenadoria do Bacharelado em Ciências Biológicas, do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas/ICBS-UFAL, como requisito parcial para integralizar os créditos e obter o título de "Bacharel em Ciências Biológicas".

**Área do Conhecimento (CNPq):**
Taxonomia dos Grupos Recentes

**Orientadora:**
Prof.ª Dr.ª Iracilda Maria de Moura Lima

**Co-orientadores:**
Dr. Ivo de Sena Oliveira
Prof.ª Dr.ª Liriane Monte Freitas

Maceió, Estado de Alagoas, Brasil
2021

**Catalogação na Fonte**
**Universidade Federal de Alagoas**
**Biblioteca Central**
**Divisão de Tratamento Técnico**
Bibliotecário: Marcelino de Carvalho Freitas Neto – CRB-4 – 1767

M772d Monte-Oliveira, Bruno de Freitas.

Desvendando a diversidade do filo *Onychophora* em áreas de *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, Brasil / Bruno de Freitas Monte-Oliveira. – Maceió, 2021.

151 f. : il.

Orientadora: Iracilda Maria de Moura Lima.
Co-orientadora: Liriane Monte Freitas.
Co-orientador: Ivo de Sena Oliveira.

Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas: bacharelado) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Maceió, 2021.

Bibliografia: f. 128-151.

1. Centro de Endemismo Pernambuco. 2. *Epiperipatus*. 3. Espécies endêmicas. 4. Neotrópico. 5. *Onychophora peripatidae.* 6. Zoologia (Classificação). I. Título.

CDU: 595.5(813.5)

# TERMO DE APROVAÇÃO

**Bruno de Freitas Monte-Oliveira**
(Matrícula nº 15112033)

## Desvendando a diversidade do filo Onychophora em áreas do *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, Brasil

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação apresentado à Coordenadoria do Bacharelado em Ciências Biológicas, do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas/ICBS-UFAL, como requisito parcial para integralizar os créditos e obter o título de "Bacharel em Ciências Biológicas", sendo avaliado e aprovado com nota 9,5 (nove inteiros e cinco décimos), no dia três de novembro do ano de dois mil e vinte e um, pela Banca Examinadora formada pelos seguintes membros:

**Prof.ª Dr.ª Iracilda Maria de Moura Lima**
Setor de Biodiversidade do ICBS-UFAL
Membro Titular da Banca Examinadora
Orientadora do TCC
SIAPE nº 1120609

**Dr. Ivo de Sena Oliveira**
Departamento de Zoologia, Universidade de Kassel, Alemanha
Membro Titular da Banca Examinadora
Co-orientador do TCC

**Prof. Dr. Dalmo Almeida de Azevedo**
Setor de Genética do ICBS-UFAL
Membro Titular da Banca Examinadora
SIAPE nº 1822449

*Aos meus pais,*

***Naiára de Freitas Monte** & **Erick Costa de Oliveira Filho,***

*Pelo amor e pelo apoio incondicionais;*

*&*

*Aos meus tios-avós,*

***Liriane Monte Freitas** & **Nairo Alves de Freitas** (In Memoriam),*

*Pelo carinho e pelas palavras de incentivo,*

***Dedico.***

## *AGRADECIMENTOS*

***À Universidade Federal de Alagoas (UFAL),*** *pelo oferecimento do Bacharelado em Ciências Biológicas; pelas várias oportunidades ofertadas em ensino, em pesquisa e em extensão; e, especialmente, pela aprovação do projeto de pesquisa "Insetos Fitófagos (Hexapoda), Onicóforos (Onychophora) e seus Inimigos Naturais no Estado de Alagoas" no ciclo 2018-2019 do Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica (PIBIC) (CNPq/UFAL/FAPEAL).*

***À Equipe Gestora do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas (ICBS-UFAL)****, na figura dos seus representantes: Prof.ª Dr.ª Iracilda Maria de Moura Lima (Diretora); Prof. Dr. Renato Santos Rodarte (Vice-Diretor); e Prof. Dr. Gilberto Costa Justino (Coordenador do Bacharelado em Ciências Biológicas), pelo seu compromisso com a excelência acadêmica; e pelos esforços para desenvolver o Instituto.*

***À minha orientadora, Prof.ª Dr.ª Iracilda Maria de Moura Lima,*** *por me apresentar ao grupo dos Onychophora; pela generosidade acadêmica de orientar-me neste TCC, que tem como objetos de estudo organismos completamente diferentes daqueles da sua especialidade (Coleoptera: Coccinellidae); pelos conhecimentos em que me ajudou a construir em Entomologia, Botânica, Bioestatística e Redação Científica; pela orientação na iniciação científica e nos dois estágios curriculares supervisionados, no Laboratório de Bioecologia de Insetos (Labin) do ICBS-UFAL; pelas lições de vida compartilhadas; pelas palavras de incentivo; pela confiança depositada; pelas boas risadas; e pelo carinho especial com que sempre me tratou.*

***Ao meu co-orientador, Dr. Ivo de Sena Oliveira,*** *por ter aceitado prontamente orientar-me, praticamente à distância e com poucos encontros presenciais, neste TCC desafiador; pelo apoio constante ao longo de todo o projeto, desde a escrita do anteprojeto às análises dos resultados obtidos, passando pelas instruções na parte dos métodos; pelos conhecimentos que me ajudou a construir sobre o filo Onychophora, sem os quais a execução deste trabalho seria praticamente impossível; e pelas palavras de incentivo nos momentos mais difíceis do projeto. Destaco, desde já, que foi uma honra receber — ainda na iniciação científica— a orientação de renomado especialista de Onychophora, com projeção internacional.*

***À minha co-orientadora, Prof.ª Dr.ª Liriane Monte Freitas,*** *por ter me ensinado o "caminho das pedras" no mundo acadêmico; pelo apoio constante ao longo do curso; pelos relevantes conhecimentos que me ajudou a construir, principalmente em Biologia de Invertebrados; pela orientação na Monitoria em Biologia dos Invertebrados 1 e 2 e em Zoologia 1; pelo apoio na escrita do anteprojeto e do TCC; pela presença durante a etapa de campo; por ter aceitado participar deste TCC como co-orientadora; e pelas lições de vida de valor inestimável para a minha formação como profissional biólogo e como ser humano.*

***Ao Prof. Dr. Francisco Javier Tovar,*** *a quem considero em igual importância à dos três orientadores deste trabalho, pela generosidade acadêmica de aceitar participar da execução da parte molecular desta pesquisa, contribuindo efetivamente para os resultados alcançados.*

***Ao Prof. Dr. Dalmo Almeida de Azevedo,*** *pelo auxílio nas análises moleculares.*

***Ao Prof. Dr. Gilberto Costa Justino,*** *pelo incentivo e pela confiança.*

***Ao Prof. Dr. Alfredo Hannemann Wieloch,*** *da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), pela inserção do meu nome em sua equipe de expedição de coleta de Onychophora junto ao Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (SISBio/ICMBio).*

***Ao Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade*** *do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (SISBio/ICMBio), pela concessão e pela aprovação de expedições científicas para coleta de Onychophora em áreas do Domínio Mata Atlântica do Estado de Alagoas, Brasil.*

***Ao Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas (MUFAL),*** *nas figuras da Prof. Dr.ª Liriane Monte Freitas (Curadora da Coleção de Malacologia) e da Biol. Esp. Gabriela Correia (Curadora da Coleção de Entomologia), pelo pronto empréstimo da maioria dos espécimes de Onychophora obtidos para este estudo.*

***Aos técnicos do Centro de Microscopia da Universidade Federal de Minas Gerais (CM-UFMG),*** *pela realização de parte das técnicas invasivas para escaneamento e visualização dos espécimes do MUFAL, sob microscópio eletrônico de varredura (MEV).*

***Ao Prof. Dr. Márcio Bernardino da Silva,*** *curador da Coleção de Aracnídeos e Miriápodes da Universidade Federal da Paraíba (UFPB), pelo empréstimo de importantes espécimes de Onychophora para análises moleculares neste estudo; e pela confiança depositada em mim, no que se refere ao manejo adequado do material emprestado.*

***Ao colega Rawelly de Oliveira Gonçalves,*** *pela doação de onicóforo procedente da REBIO de Pedra Talhada, município de Quebrangulo, Estado de Alagoas.*

***À doutoranda Williana Tamara Rocha da Cunha,*** *pesquisadora de Onychophorano Estado do Pará, Brasil, pelas dicas de campo dadas para a coleta dos onicóforos; e pelas dicas na parte das análises moleculares.*

***Aos meus tios Naider Alves de Freitas e Inácia Alves de Freitas,*** *pelas recepções calorosas em Belo Horizonte nos três momentos em que lá estive entre os anos de 2016 e 2019, para aprimorar minha formação em Zoologia e para estudar osonicóforos.*

***Às minhas primas Edília Maria Freitas de Albuquerque e Alda Cecília Gomes de Freitas,*** *que contribuíram efetivamente para o desenvolvimento da pesquisa ao permitirem o*

*acesso às áreas de remanescentes de Mata Atlântica da Fazenda Pedra Branca, município de Murici, Estado de Alagoas, Brasil.*

***Ao amigo e biólogo Willams Fagner Soares dos Santos,*** *pelo apoio durante as expedições iniciais de coleta de Onychophora.*

***Ao amigo e biólogo Edelmo de Melo Gonçalves,*** *pela presença e pelo apoio inestimáveis nas expedições científicas de campo para coleta de onicóforos.*

***Ao colega Dr. Marden Seabra Linares,*** *pelo apoio dado na expedição de coleta na Mata da Sálvia, Município de Rio Largo, Estado de Alagoas, Brasil.*

***À Prof.ª Dr.ª Tereza Cristina dos Santos Calado,*** *pela revisão do anteprojeto que originou este trabalho de conclusão de curso.*

***À Comissão Organizadora do I Curso de Verão em Sistemática Zoológica (CVS) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais (ICB-UFMG),*** *pela aprovação do meu nome para nesse curso, que foi essencial para ajustes na elaboração e na execução desta pesquisa com Onychophora.*

***Ao Instituto Butantan do Estado de São Paulo, IBU-SP,*** *pelo oferecimento de cursos de extensão universitária e de divulgação científica, que contribuíram efetivamente para minha formação como profissional biólogo, destacando-se, para a realidade deste trabalho, o curso de "Introdução à Microscopia nas Ciências Biológicas", que permitiu meu primeiro contato com técnicas de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), bem como a possibilidade de aprimorar conhecimentos em Microscopia Óptica (MO).*

***À Comissão Organizadora do VII Curso de Verãoem Zoologia (CVZoo) do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP),*** *pelo oferecimento deste conceituado evento de extensão universitária, que foi importante para ajustar pontos específicos do TCC e para o aprimoramento de conhecimentos na área de Zoologia. Agradecimentos especiais ao Dr. Vitor Pimenta Abrahão e aos doutorandos Natália Rizzo Friol, Luiza de Oliveira Saad, Gisele Rodrigues Tiseo e Natália Ranauro.*

***À Prof.ª Dr.ª Cláudia Maria Lins Calheiros,*** *pelas palavras de incentivo, contribuindo para que eu adquirisse confiança no meu próprio trabalho.*

***À minha amiga Layanna Roberta Madeiro Lôbo de Castro,*** *pela disponibilidade; pelo carinho de produzir ilustrações científicas digitais e de ajudar na formatação do TCC.*

***À Necélia Costa da Silva Barros,*** *pela amizade e pelo apoio durante a graduação.*

***À Claudinete do Rosário Costa Oliveira,*** *pela amizade e pelo apoio durante o curso.*

***Aos meus amigos do Laboratório de Bioecologia de Insetos (Labin),*** *Gisliana da Silva Santos; Jefferson Duarte de Mélo; Luciana Mayara Mendonça de Almeida; Suianne*

*Oliveira dos Santos Cajé; e Tânia Maria Costa, pela amizade, pelo companheirismo e pelo verdadeiro espírito de colaboração acadêmica.*

***Aos meus amigos de turma e de curso,*** *Alberis Santos da Silva; Dayse Alessandra Andrade da Silva; Deyfferson Fernandes Barbosa; Gabriel Cavalcante Teixeira; Julia Dantas Ferreira de Moraes; Julia de Omena Gomes; Letícia Gomes de Andrade Albuquerque; Mirella Francino Lessa Neto Limeira; Nataliana da Silva Souza; e Wanessa Veras, pelos momentos especiais e sempre divertidos ao longo da graduação.*

*Por fim, mas não menos importante,* ***aos meus professores do Bacharelado em Ciências Biológicas,*** *pelos inúmeros conhecimentos que me ajudaram a construir ao longo do curso; e pelas importantes lições, que levo para minha vida:* ***Bruno Mendes Tenório*** *(Embriologia Humana e Comparada);* ***Cláudia Maria Lins Calheiros*** *(Bioética);* ***Dalmo Almeida de Azevedo*** *(Genética Quantitativa e de Populações);* ***Denise Maria Wanderlei da Silva*** *(Biossegurança; Microbiologia);* ***Edson de Souza Bento*** *(Química Geral);* ***Élica Amara Cecília Guedes*** *(Biologia e Taxonomia de Criptógamos);* ***Emiliano de Oliveira Barreto*** *(Biologia Celular e Molecular);* ***Érico Raimundo Pereira de Novais*** *(Física Básica);* ***Francis Soares Gomes*** *(Biomoléculas e Metabolismo);* ***Francisco Javier Tovar*** *(Genética Geral; Fundamentos de Ecologia e Evolução);* ***Gilberto Costa Justino*** *(Fisiologia Vegetal; Redação Científica);* ***Graziela Cury Guapo*** *(Botânica Morfológica);* ***Hilda Helena Sovierzoski*** *(Biologia dos Invertebrados 1 e 2; Anelídeos);* ***Iracilda Maria de Moura Lima*** *(Biologia dos Insetos; Redação Científica; Estágio Curricular Supervisionado 1e 2);* ***Israel de Mendonça Pinto*** *(Biofísica);* ***Janira Lúcia de Assumpção Couto*** *(Parasitologia);* ***Jorge Luiz Lopes da Silva*** *(Fundamentos de Geologia e Paleontologia; Bioespeleologia);* ***Laura Maria de Vasconcelos*** *(Imunologia e Virologia);* ***Leonora Tavares Bastos*** *(Histologia Humana e Comparada);* ***Letícia Ribes de Lima*** *(Biologia e Taxonomia de Fanerógamos);* ***Liriane Monte Freitas*** *(Biologia dos Invertebrados 1 e 2; Malacologia; Monitoria em Biologia dos Invertebrados);* ***Luiz Antônio Ferreira da Silva*** *(Genética Molecular; Biologia Evolutiva);* ***Márcio Amorim Efe*** *(Biologia da Conservação; Ornitologia);* ***Marcos Vinícius Carneiro Vital*** *(Biomatemática; Bioestatística; Fundamentos de Ecologia e Evolução; Ecologia);* ***Maria Cristina Cano de Andrade*** *(Química Orgânica);* ***Maxwell Morais de Lima Filho*** *(Filosofia da Ciência);* ***Mônica Dorigo Correia*** *(In Memoriam) (Biologia dos Invertebrados 1 e 2);* ***Nídia Noemi Fabré*** *(Ecologia);* ***Olagide Wagner de Castro*** *(Fisiologia Humana e Comparada);* ***Osvaldo Viégas*** *(Meio Ambiente e Gestão Ambiental);* ***Priscila da Silva Guimarães*** *(Fisiologia Humana e Comparada);* ***Renato Gaban Lima*** *(Fundamentos de Sistemática e Filogenética; Biologia dos Cordados 2; Anatomia Humana e Comparada);* ***Renato Santos Rodarte*** *(Biologia Celular e Molecular);* ***Robson Guimarães Santos*** *(Biologia dos Cordados 1 e 2);* ***Rodrigo Freitas Monte Bispo*** *(Anatomia Humana e Comparada);* ***Salete Smaniotto*** *(Histologia Humana e Comparada);* ***Tamí Mott*** *(Biologia dos Cordados 1 e 2); e* ***Tereza Cristina dos Santos Calado*** *(Metodologia da Pesquisa; Biologia dos Invertebrados 2; Carcinologia; Projeto TCC).*

*"Onychophora é a evolução viva caminhando na Terra.*
*Esses animais são um dos grupos mais importantes para*
*serem estudados e conservados em seus habitats."*

— Vasconcellos & Almeida (2016).

## RESUMO

.

A diversidade de espécies do filo Onychophora está subestimada em grande parte da distribuição geográfica destes organismos. Áreas do *hotspot* Floresta Atlântica no Brasil, incluídas as do Estado de Alagoas, Centro de Endemismo Pernambuco, não são exceção. Até a presente data, apenas três espécies de Peripatidae (Onychophora), todas alocadas no gênero *Epiperipatus* Clark, 1913, são reconhecidas para este Estado. Porém, análises morfológicas, com métodos tradicionais e microscopia eletrônica de varredura (MEV), e os dados moleculares obtidos no presente estudo sugerem a existência de, pelo menos, outras cinco espécies, ainda não descritas, de *Epiperipatus*. Além disso, o estudo inclui a redescrição de uma das poucas espécies do filo conhecidas em Alagoas —*Epiperipatus titanicus* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018—, a partir dedados morfológicos ultraestruturais. A ocorrência restrita desses Onychophora em fragmentos florestais (= localidades-tipo) distintos e desconexos entre si do *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, Centro de Endemismo Pernambuco, Nordeste do Brasil, também reflete a predisposição típica das espécies desse grupo ao endemismo pontual. Isto, associado à vulnerabilidade desses organismos a impactos no seu habitat, reforça a necessidade de tomada de ações prioritárias destinadas à conservação da fauna local de Onychophora, levando-se em consideração aspectos da história evolutiva desse filo.



***Palavras-chave:*** *Centro de Endemismo Pernambuco; Epiperipatus; Espécies endêmicas; Neotrópico; Peripatidae; Taxonomia.*



**Monte-Oliveira, Bruno de Freitas. (2021).** Desvendando a diversidade do filo Onychophora em áreas do *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação, Bacharelado em Ciências Biológicas, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, Maceió, Estado de Alagoas, Brasil

## ABSTRACT

**Unraveling the diversity of phylum Onychophora in áreas of the Atlantic Forest hotspot in Alagoas State, Brazil-**The species diversity of the phylum Onychophora is understimated in most of the geographical distribution range of these organisms. Areas of the Brazilian Atlantic Forest hotspot are no exception, including those of Alagoas State at Pernambuco Endemism Center. Until the present date, only three species of Peripatidae (Onychophora), all allocated in the genus *Epiperipatus* Clark, 1913, are recognized for this State. Although, morphological analysis, with tradicional methods and Scanning electronmicroscopy (SEM), and molecular data obtained in this study suggest the existence of, at least, five still non-described species of *Epiperipatus.* Furthermore, the study includes the redescription of one of the few species previously known for Alagoas State —*Epiperipatus titanicus* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018—, by using morphological ultrastructural data. The restrict occurrence of these onychophorans in distinct and isolated forests fragments (= type locality) of the Atlantic Forest hotspot in Alagoas State, Pernambuco Endemism Center, Northeastern of Brazil, also reflects the typical predisposition of the species of this group to high endemism. This, associated with the vulnerability of these organisms to impacts in their habitats, reinforces the need to take priorities actions aimed at the conservation of the Onychophora local fauna, taking into account aspects of the evolutionary history of this phylum.



***Keywords:*** *Endemic species; Epiperipatus; Neotropical; Peripatidae; Pernambuco Endemism Center; Taxonomy.*



**Monte-Oliveira, Bruno de Freitas. (2021).** Unraveling the diversity of phylum Onychophora in areas of the Atlantic Forest hotspot in Alagoas State, Brazil. Undergraduate thesis, Institute of Biological Sciences and Health, Federal University of Alagoas, Alagoas State, Brazil.

# Sumário

**1 INTRODUÇÃO** ..... 1

**2 REVISÃO DA LITERATURA** ..... 7

**2.1 Filo Onychophora Grube, 1853: um panorama geral** ..... 7

2.1.1 ASPECTOS MORFOLÓGICOS ..... 8

2.1.1.1 Cabeça ou região cefálica ..... 10

2.1.1.1.1 Antenas e seus receptores sensoriais ..... 11

2.1.1.1.2 Padrão da cabeça ..... 12

2.1.1.1.3 Boca e estruturas orais ..... 12

2.1.1.1.4 Fosso pós-oral ..... 20

2.1.1.1.5 Órgão frontal ..... 20

2.1.1.1.6 Papilas adesivas ..... 20

2.1.1.2 Tronco vermiforme ..... 23

2.1.1.2.1 Coxim genital ..... 23

2.1.1.2.2 Coxins espinhosos ..... 24

2.1.1.2.3 Escamas epidérmicas ..... 26

2.1.1.2.4 Estruturas interpedais ..... 26

2.1.1.2.5 Linha e sulco medianodorsais ..... 26

2.1.1.2.6 Órgãos hialinos ..... 26

2.1.1.2.7 Órgãos ventrais e pré-ventrais ..... 29

2.1.1.2.8 Papilas crateriformes ..... 29

2.1.1.2.9 Papilas dérmicas ..... 29

2.1.1.2.10 Papilas do pé ..... 32

2.1.1.2.11 Papilas em forma de feijão ou papilas reniformes ..... 32

2.1.1.2.12 Pernas e seus anéis transversos ..... 35

2.1.1.2.13 Plicas ..... 35

2.1.1.2.14 Projeçõe s podais embrionárias ..... 36

2.1.1.2.15 Projeções septiformes ..... 36

2.1.1.2.16 Sulcos e vesículas coxais ..... 38

2.1.1.2.17 Tubérculos e glândulas crurais ..... 38

2.1.1.2.18 Tubérculos nefridiais ..... 38

2.1.1.3 Cone e glândulas anais ..... 38

2.1.1.4 Segmentação do corpo ..... 39

2.1.2 ASPECTOS SISTEMÁTICOS ..... 39

2.1.2.1 Panorama histórico da classificação dos onicóforos (1826-2021) ..... 41

2.1.2.1.1 Nomenclaturas taxonômicas atribuídas aos onicóforos ("perípatos *Lato Sensu*") ..... 41

2.1.2.1.2 Posicionamento sistemático dos onicóforos ("perípatos *Lato Sensu*") ..... 46

2.1.3 ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS E ECOLÓGICOS ..... 51

2.1.3.1 Distribuição geográfica ..... 51

2.1.3.2 Terrestrialização, habitats, modo de vida e comportamentos peculiares ..... 52

2.1.3.3 Endemismo, vulnerabilidade e conservação ..... 55

2.1.4 IMPORTÂNCIA CIENTÍFICA DO FILO ONYCHOPHORA COMO "GRUPO VIVO" ..... 58

**2.2 Diversidade do filo Onychophora no Brasil** ..... 60

**2.3 Florestas atlânticas e os Onychophora** ..... 64

2.3.1 FLORESTAS ATLÂNTICAS: CONCEITOS, AMBIENTES E ÁREAS DE OCORRÊNCIA ..... 65

2.3.2 FLORESTAS ATLÂNTICAS: O MAIS IMPORTANTE *HOTSPOT* DO NEOTRÓPICO ... 67

2.3.3 OS ONYCHOPHORA DO ESTADO DE ALAGOAS ..... 72

2.3.3.1 Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Mata do Cedro ..... 72

2.3.3.2 Mata da Sálvia ..... 73

2.3.3.3 Estação Ecológica (ESEC) de Murici ..... 74

2.3.3.4 Área de Proteção Ambiental (APA) do Catolé e Fernão Velho ..... 75

2.3.3.5 Reserva Biológica (REBIO) de Pedra Talhada ..... 75

2.3.3.6 Mata de Coimbra ..... 77

2.3.3.7 Mata da Saudinha ..... 77

2.3.3.8 Estado de conservação da fauna de Onychophora do Estado de Alagoas ..... 77

2.3.4 ONYCHOPHORA COMO "TÁXON-BANDEIRA" NAS FLORESTAS ATLÂNTICAS ..... 77

**3 MÉTODOS** ..... 80

**3.1 Espécimes** ..... 80

3.1.1 OBTENÇÃO DOS ESPÉCIMES ..... 80

3.1.1.1 Expedições científicas de campo ..... 81

3.1.1.2 Empréstimos em coleções científicas ..... 82

3.1.1.3 Doação voluntária e análise do padrão de coloração do corpo ..... 83

3.1.2 PRESERVAÇÃO DOS ESPÉCIMES ..... 86

3.1.2.1 Preservação dos espécimes emprestados ..... 86

3.1.2.2 Fixação, sacrifício e preservação do espécime doado ..... 86

3.1.3 DISTÂNCIA ENTRE ÁREAS DE OCORRÊNCIA ..... 87

**3.2 Análises morfológicas** ..... 87

3.2.1 ANÁLISES MORFOLÓGICAS GERAIS ..... 88

3.2.1.1 Determinação do tamanho do corpo ..... 88

3.2.1.2 Contagem dos pares de pernas ..... 88

3.2.1.3 Sexagem ..... 88

3.2.2 ANÁLISES MORFOLÓGICAS ULTRAESTRUTURAIS ..... 89

3.2.2.1 Seccionamento transversal do corpo ..... 90

3.2.2.2 Dissecção do últero das fêmeas ..... 91

3.2.2.3 Desidratação das amostras ..... 91

3.2.2.4 Secagem das amostras ..... 91

3.2.2.5 Montagem das amostras e aplicação de cola condutiva ..... 91

3.2.2.6 Visualização e escaneamento das amostras sob MEV ..... 91

**3.3 Análises moleculares** ..... 94

3.3.1 EXTRAÇÃO DO DNA GENÔMICO ..... 94

3.3.1.1 Protocolo de extração de DNA com Chelex 100 ..... 94

3.3.1.2 Protocolo de extração "tradicional" de DNA com fenolclorofórmio ..... 94

3.3.1.3 Protocolo de extração de DNA *NucleoSpin® DNA Insect* ..... 95

3.3.1.3.1 Preparo das amostras ..... 95

3.3.1.3.2 Lise das amostras ..... 95

3.3.1.3.3 Ajustes nas condições de ligação do DNA ..... 96

3.3.1.3.4 DNA ligante ..... 96

3.3.1.3.5 Lavagem da membrana de sílica ..... 96

3.3.1.3.6 Secagem da membrana de sílica ..... 96

3.3.1.3.7 Eluição de DNA “altamente puro” ..... 96

3.3.2 AMPLIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO EXTRAÍDO ..... 97

3.3.3 VISUALIZAÇÃO DAS AMOSTRAS AMPLIFICADAS EM GEL DE AGAROSE ..... 97

3.3.4 NOVA ETAPA DE AMPLIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO EXTRAÍDO ..... 97

3.3.5 NOVA VISUALIZAÇÃO DAS AMOSTRAS AMPLIFICADAS EM GEL DE AGAROSE ..... 98

3.3.6 PURIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO AMPLIFICADO ..... 98

3.3.7 VISUALIZAÇÃO DAS AMOSTRAS PURIFICADAS EM GEL DE AGAROSE ..... 98

3.3.8 SEQUENCIAMENTO GÊNICO ..... 98

3.3.9 PURIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO PÓS-SEQUENCIAMENTO ..... 99

3.3.10 ALINHAMENTO DOS SEGMENTOS E COMPARAÇÃO DAS SEQUÊNCIAS DE COI .. 99

**3.4 Análises dos dados** ..... 99

3.4.1 DADOS MORFOLÓGICOS E TERMINOLOGIA ..... 100

3.4.2 DADOS MOLECULARES ..... 100

3.4.3 DADOS DE DISTÂNCIA ENTRE AS ÁREAS DE OCORRÊNCIA ..... 100

**4 RESULTADOS** ..... 102

**4.1 Redescrição de Epiperipatus titanicus Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018** ..... 103

**4.2 Descrição preliminar de cinco novas espécies de *Epiperipatus* Clark, 1913** ..... 104

4.2.1 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.** ..... 104

4.2.2 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** ..... 104

4.2.3 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.** ..... 105

4.2.4 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.** ..... 106

4.2.5 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.** ..... 106

4.3 Distâncias entre as áreas de ocorrência ..... 111

4.4 Sequências de COI obtidas ..... 112

5 DISCUSSÃO ..... 114

5.1 Similaridades morfológicas entre as espécies estudadas ..... 114

5.2 Diferenças morfológicas entre as espécies estudadas ..... 115

5.3 Análises moleculares ..... 118

5.4 Distribuição, endemismo, habitats e conservação ..... 119

6 CONCLUSÕES ..... 126

REFERÊNCIAS ..... 128

## 1 INTRODUÇÃO

Cerca de 60% da diversidade global está concentrada em 36 regiões biogeográficas conhecidas como *hotspots* de biodiversidade, as quais correspondem a apenas 2,5% da superfície terrestre (CI, 2021). O Brasil, país com grande extensão territorial e reconhecidamente megadiverso, abriga dois desses *hotspots:* os biomas e ecossistemas associados de Cerrado e de Floresta Atlântica (Mittermeier, 1988; Myers *et al.,* 2000).

O Domínio Mata Atlântica brasileiro é especialmente importante por abrigar uma enorme diversidade de espécies endêmicas, distribuídas ao longo de áreas fragmentadas e frequentemente isoladas entre si (Myers *et al.,* 2000; Capobianco, 2001; Moura, 2006), como o resultado de processos históricos intensos de destruição de habitats para fins de agricultura e de pecuária, desenvolvidos com o estabelecimento da colonização européia (Primack & Rodrigues, 2001) e que resultaram na perda de mais de 92% da vegetação primária da área (Fonseca *et al.,* 2004). Os poucos remanescentes desse *hotspot* ocupam hoje em dia entre 11 e 16% da sua cobertura original (Ribeiro *et al.,* 2009; Rezende *et al.,* 2018), demonstrando que, apesar dos avanços da regeneração florestal e do apelo científico para conservação da área, ainda existe um longo caminho para a manutenção da biodiversidade das florestas atlânticas (Rezende *et al.,* 2018).

Entre as diversas espécies ameaçadas pelas severas perdas de habitats naturais no Domínio Mata Atlântica estão representantes do filo Onychophora —invertebrados exclusivamente terrestres que habitam ambientes úmidos, como o folhiço e o interior de troncos em decomposição, de florestas tropicais e temperadas situadas comumente no hemisfério sul (Nielsen, 2012; Oliveira *et al.,* 2011 e 2012a; Mayer *et al.,* 2015b).

Os Onychophora são naturalmente frágeis (New, 1995) e altamente vulneráveis a impactos ambientais negativos (New, 1995; Murienne*et al.,* 2014), como aqueles que levaram à fragmentação (New, 2005; Vasconcellos *et al.,* 2006), em virtude (1) da sua alta propensão ao endemismo pontual (Oliveira *et al.,* 2011); (2) da sua predisposição à rápida desidratação (Newlands & Ruhberg, 1978); (3) da baixa densidade populacional da maioria das espécies (Wells *et al.,* 1983); e (4) da capacidade de dispersão reduzida, com baixa vagilidade (Alwood *et al.,* 2010). Diante disso, em ambientes alterados como os da Floresta Atlântica, estes animais estão mais suscetíveis ao desaparecimento local (Vasconcellos *et al.,* 2006; Oliveira *et al.,* 2011), de modo que muitas espécies podem ser extintas antes mesmo de serem conhecidas pela Ciência (Oliveira *et al.,* 2015).

Diante dessa bioecologia peculiar e do preocupante cenário de grande declínio da biodiversidade em nível mundial (Murienne*et al.,* 2014; Oliveira *et al.,* 2015), todo o filo Onychophora foi classificado pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) como "vulnerável" (Wells *et al.,* 1983), passando a ser reconhecido como um dos poucos grupos de invertebrados com alto impacto em ações conservacionistas *In Situ* (New, 1995; Lewinsohn *et al.,* 2005). Por ser uma classificação generalizada, é também recomendado pela IUCN que as espécies de onicóforos sejam avaliadas individualmente e alocadas, se necessário, em categorias de ameaça mais específicas (Wells *et al.,* 1983).

Apesar desse *status* de "táxon-bandeira" (New, 1995), Onychophora ainda é um grupo subestudado, com apenas 208 espécies válidas descritas, das quais 83 pertencem à família Peripatidae e 125 à família Peripatopsidae — os dois subgrupos principais de onicóforos atuais (Oliveira *et al.,* 2021a). No Brasil, onde ocorrem apenas representantes de Peripatidae (Peck, 1975; Oliveira *et al.,* 2012a), somente 16 espécies de Onychohora, com validade confirmada, são atualmente reconhecidas, sendo duas para o Domínio da Amazônia, três para o Domínio dos Cerrados e as onze restantes, ou seja a maioria, para o Domínio Mata Atlântica (Oliveira *et al.,* 2011e 2015; Costa *et al.,* 2018b).

Considerando-se que no Brasil (1) existe alta probabilidade da ocorrência de novas espécies de Peripatidae pontualmente endêmicas, a cada 10–30 km (Oliveira *et al.,* 2012a), e que (2) em sua dimensão continental (8.515.767 $Km^2$), existe uma enorme variedade de paisagens naturais, com diferentes biomas e ecossistemas, é esperado que a diversidade desse grupo esteja altamente subestimada e, possivelmente, desprotegida

ao longo de todo o território nacional (Oliveira *et al.,* 2011 e 2015), como nas áreas ocupadas por florestas atlânticas do Estado de Alagoas (Monte-Oliveira *et al.,* 2018).

O Estado de Alagoas abriga alguns dos maiores e mais diversos remanescentes do Centro de Endemismo Pernambuco —setor altamente degradado e relativamente pouco conhecido do *Hotspot* Floresta Atlântica e que inclui florestas costeiras e interioranas ao Norte do Rio São Francisco, no Nordeste do Brasil (Peres *et al.,* 2020). Desde a década de 1990, populações de Peripatidae (Onychophora) vêm sendo registradas tanto em áreas costeiras (Silva *et al.,* 1997; Monte-Oliveira *et al.,* 2018) quanto em áreas interioranas dessas florestas atlânticas alagoanas (Vasconcellos *et al.,* 2006), inseridas ou não em Unidades de Conservação (UCs) legalizadas (Menezes *et al.,* 2010; Gama, 2015).

Das áreas protegidas no Estado, três merecem destaque: (1) a Estação Ecológica (ESEC) de Murici, situada na ecorregião costeira, ao longo dos municípios de Murici e de Messias(WWF, 2021a), e considerada a UC mais importante do Centro de Endemismo Pernambuco (Menezes *et al.,* 2010); (2) a Área de Proteção Ambiental (APA) do Catolé e Fernão Velho, localizada nos municípios de Maceió e de Satuba, também na ecorregião costeira (Silva, 2006); e a Reserva Biológica (REBIO) de Pedra Talhada, que se estende pelos Estados de Alagoas (municípios de Quebrangulo e de Chã Preta) e de Pernambuco (município de Lagoa do Ouro) e é considera a UC mais diversa da ecorregião do interior do Centro de Endemismo Pernambuco (WWF, 2021b).

A ESEC de Murici também é o abrigo das três únicas espécies de Onychophora atualmente reconhecidas para o Estado de Alagoas: *Epiperipatus titanicus, E. lucerna* e *E. hyperbolicus,* todas recém-descritas por Costa *et al.* (2018b). Para as outras duas UCs, Vasconcellos *et al.* (2006) identificaram a ocorrência de espécies de *Peripatus,* mas não avançaram além deste diagnóstico inicial, de modo que pouco se sabe sobre a fauna dos onicóforos desses fragmentos de florestas atlânticas locais (Monte-Oliveira *et al.,* 2018).

A presença de Onychophora também foi confirmada em áreas não protegidas da mata atlântica costeira alagoana, como na Mata de Coimbra (município de Ibateguara); na Mata da Sálvia (município de Rio Largo); e na Mata da Saudinha (município de Maceió) (Monte-Oliveira *et al.,* 2018), queainda carecem de estudos que apontem a sua importância biológica e, por consequência, possam determinar a necessidade de prover a sua proteção legal sob o regime de UC (Assis, 2000; Barbosa & Rios, 2006).

Esses fragmentos desprotegidos da floresta atlântica alagoana devem ser vistos como áreas prioritárias para estudos desses animais, pois a importância já mencionada da conservação do grupo (Murienne*et al.,* 2014), juntamente com o baixo número de espécies de Onychophora descritas no Estado (Costa *et al.,* 2018b), poderia embasar ações legais para transformar essas áreas em UCs. Tal ação garantiria não apenas a manutenção das espécies locais de onicóforos, como também de outras espécies frágeis, endêmicas e/ou ameaçadas que co-existam nestes fragmentos ainda desprotegidos.

Diante do exposto, torna-se evidente que estudos taxonômicos com Onychophora de UCs são imprescindíveis para se preencher as lacunas no conhecimento sobre este grupo, e, como consequência, contribuir para se desvendar a sua diversidade no Estado de Alagoas. Essa situação é reforçada pelo fato de o *hotspot* Floresta Atlântica possuir um conjunto de condições bióticas e abióticas e histórico biogeográfico que favorecem uma diversidade de processos evolutivos, incluindo diferentes padrões de especiação e de diversificação de linhagens (Peres *et al.,* 2020), processos biológicos os quais deram origem a um grande número de espécies endêmicas de pequenas áreas, que atualmente podem estar ou não inseridas em áreas legalmente protegidas (Rodrigues *et al.,* 2004).

Estudos taxonômicos de Onychophora, principalmente dos seus representantes de Peripatidae do Neotrópico (= Neopatida), sempre foi um desafio para os zoólogos (Bouvier, 1905; Peck, 1975; Costa *et al.,* 2018b). Desde a sua origem no Devoniano (~ 359 m.a.) (Murienne *et al.,* 2014), os Onychophora evoluíram conservativamente (Ou *et al.,* 2012), ou seja, sua morfologia se manteve praticamente inalterada ao longo de todo esse tempo (Mayer & Tait, 2009), tornando as espécies viventes muito parecidas entre si (Reid, 1996; Guil & Giribet, 2014). Se por um lado essa morfologia quase homogênea— aparentemente marcada por uma carência de caracteres taxonômicos óbvios— dificulta significativamente a identificação desses animais, principalmente em nível de gênero e de espécie (Peck, 1975; Read, 1988a; Reid, 1996); por outro lado, a manutenção de uma morfologia conservada também faz do filo Onychophora um grupo com importância científica destacada (Oliveira *et al.,* 2021b), com espécies viventes que funcionam como reservatório vivo de dados de períodos geológicos remotos, que podem ser muito úteis para diferentes tipos de estudos evolutivos (Murienne *et al.,* 2014).

Outro desafio a ser encarado é o número insuficiente de pesquisadores dedicados ao estudo desse filo, especialmente sob perspectiva taxonômica —caso do Brasil—, onde

não há especialistas suficientes para lidar com a diversidade de espécies esperadas para o país (Machado *et al.,* 2008). Mesmo nesse cenário desanimador, estudos recentes têm mostrado caminhos importantes para se lidar com a diversidade do filo Onychophora (Lacorte *et al.,* 2011; Oliveira *et al.,* 2010, 2011, 2012b, 2015, 2018) e encorajado novos pesquisadores a trilharem o estudo destes organismos.

No passado, as espécies do grupo eram descritas, quase exclusivamente, a partir da análise de caracteres do integumento dorsal, desprezando-se, dessa forma, o impacto de várias estruturas das superfícies ventral e lateral para a taxonomia desses animais; e, além disso, até o final dos anos 1980, essas estruturas eram examinadas apenas por microscopia óptica (Read, 1988a), o que restringia o número de caracteres morfológicos disponíveis, fazendo com que Onychophora fosse considerado um grupo excessivamente homogêneo (Oliveira *et al.,* 2010, 2011, 2012b, 2013, 2015 e 2018).

Atualmente, está cada vez mais claro que os Onychophora viventes, incluindo os representantes do Neotrópico, não são tão parecidos quanto se pensava (Oliveira *et al.,* 2012b e 2015; Costa *et al.,* 2018b). Além de as análises morfológicas ultraestruturais mais atuais, utilizando, como suporte, o recurso da microscopia eletrônica de varredura (MEV), evidenciarem o impacto de ampla gama de estruturas ventrais do integumento do corpo, os estudos sistemáticos mais modernos também tendem a considerar dados moleculares (Lacorte *et al.,* 2011), como os obtidos pelo sequenciamento de fragmentos de genes mitocondriais, como de Citocromo C Oxidase Subunidade I (COI), na diagnose e na identificação das diferentes espécies (Lacorte *et al.,* 2011; Oliveira *et al.,* 2012b, 2015 e 2016; Costa *et al.,* 2020). Nesse novo cenário, pode-se dizer que, pelo menos em parte, a homogeneidade atribuída ao filo Onychophora era, na verdade, uma condição artificial, resultante de limitações metodológicas próprias da taxonomia do passado.

Tendo em vista esses recentes avanços nos estudos sistemáticos com onicóforos, torna-se possível (e necessário) concentrar-se esforços para se desvendar a diversidade real desse grupo, principalmente no Neotrópico (Oliveira *et al.,* 2011). No Domínio Mata Atlântica, por exemplo, a maioria das espécies de Peripatidae conhecidas distribui-se ao Sul do Rio São Francisco, principalmente em áreas do Sudeste do Brasil (Oliveira *et al.,* 2015; Costa *et al.,* 2018b). Consequentemente, o conhecimento desse grupo nas áreas de Mata Atlântica ao Norte do Rio São Francisco, incluídas as do Estado de Alagoas, ainda é muito insipiente (Vasconcellos *et al.,* 2006; Sampaio-Costa *et al.,* 2009; Monte-Oliveira *et*

*al.,* 2018; Costa *et al.,* 2018b), de forma que a diversidade local, claramente subestimada, necessita ser estudada para fins científicos e de conservação.

Vale destacar-se que as únicas três espécies de onicóforos atualmente conhecidas para o Estado de Alagoas foram descritas com base numa taxonomia mais tradicional e exclui uma gama de caracteres morfológicos ultraestruturais potencialmente relevantes para a taxonomia do grupo, como, por exemplo, estruturas ventrais e laterais presentes no integumento externo do corpo. Dados moleculares foram apresentados num estudo posterior (Costa *et al.,* 2020), juntamente com sequências obtidas de outras espécies não identificadas para esse Estado; porém, até o momento, nenhuma consideração específica foi feita em relação à diversidade e à conservação dessas populações.

Diante do cenário descrito até aqui, este estudo tem como objetivo verificar se a diversidade do filoOnychophora está realmente subestimada em fragmentos do *hotspot* Floresta Atlântica no Estado de Alagoas, a partir da análise de espécimes disponíveis nas coleções científicas do Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas (MUFAL) e da Universidade Federal da Paraíba (UFPB). Para isso, foram considerados dados moleculares do gene COI e dados morfológicos mais abrangentes, como os obtidos pela análise, sob microscopia óptica e eletrônica de varredura, de caracteres tradicionais e de estruturas previamente negligenciadas, como aquelas da porção lateral e ventral do integumento do corpo. O presente estudo também apresenta elementos que destacam a importância de se estudar a diversidade de "táxons-bandeira", como Onychophora, nas paisagens fragmentadas do Centro de Endemismo Pernambuco, como suporte para se iniciar ações conservacionistas locais, baseadas tanto na bioecologia quanto na história evolutiva peculiares desse importante grupo de organismos.

## 2 REVISÃO DA LITERATURA

Neste trabalho, a revisão da literatura está organizada em três partes: a primeira, focada na apresentação dos principais aspectos gerais do filo Onychophora Grube, 1853, como sua morfologia, sistemática, bioecologia, conservação e importância como grupo-vivo; a segunda, discorrendo sobre a diversidade dos Peripatidae (Onychophora) do Brasil; e a terceira, destinada à descrição de uma das paisagens naturais mais significativas, onde muitos onicóforos brasileiros habitam: o *hotspot* Floresta Atlântica, enfatizando-se áreas do Estado de Alagoas, Centro de Endemismo Pernambuco, Região Nordeste do Brasil, de onde procedem os exemplares de Onychophora aqui estudados. No final desta última parte está descrita também a importância do filo Onychophora como bioindicadores da integridade ambiental de ecossistemas terrestres, incluindo o seu destacado papel como "táxon-bandeira" em áreas fragmentadas como as de florestas atlânticas.

### 2.1 Filo Onychophora Grube, 1853: um panorama geral

Os tópicos seguintes apresentam aspectos gerais dos Onychophora, começando por uma descrição detalhada dasprincipais estruturas corporais com impacto na taxonomia dos Peripatidae do Neotrópico (= Neopatida), subgrupo do qual fazem parte as espécies do Estado de Alagoas e do Brasil (Oliveira *et al.,* 2012a; Costa *et al.,* 2018b).

### 2.1.1 ASPECTOS MORFOLÓGICOS

Onychophora são bilatérios com corpo macio (Riutort *et al.,* 2014), sendo alongadosno sentido anteroposterior, comprimidos lateralmente, convexos no dorso e ventralmente achatados ou fracamente proeminentes (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949). Após a região da cabeça, o corpo passa a exibir um tronco de aspecto vermiforme com numerosas pernas (Mayer *et al.,* 2015a), dispostas em um par por segmento (Oliveira & Mayer, 2013). Um cone anal obtuso terminal constitui a porção mais posterior do corpo (Fig.1) (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949; Mayer & Koch, 2005; Mayer *et al.,* 2015a).

A organização anteroposterior do corpo dos Onychophora (Ramsköld, 1992) em três regiões funcionais (cabeça, tronco e cone anal) (Mayer *et al.,* 2015a) não representa condição de tagmose verdadeira (Hogvall *et al.,* 2014): (1) a cabeça ou região cefálica, pólo da extremidade anterior, liga-se ao (2) tronco vermiforme adjacente sem um limite claro, da mesma forma que o (3) cone anal obtuso, pólo da extremidade posterior do corpo, mostra-se quase indiferenciado em relação a esse tronco intermediário, o qual se inicia ainda na extremidade anterior (Cuénot, 1949; Mayer & Koch, 2005) e tem seu fim na extremidade posterior do corpo desses animais (Fig.1) (Mayer *et al.,* 2015a).

Em contrapartida, os Euarthropoda —os parentes viventes mais próximos em termos evolutivos dos onicóforos—, exibem tagmose verdadeira, tendo um corpo bem dividido em regiõesclaramente distintas entre si, denominadas *tagmata* (sing., tagma) (Ruppert *et al.,* 2005). Esta condição de tagmoseexerceu relevante papel na evolução dos planos corpóreos de Euarthropoda (Hormiga & Chávez, 2014), considerado como o grupo mais diverso e de maior sucesso evolutivo do planeta (Janssen, 2016), enquanto que os Onychophora permanecem como um grupo relativamente pouco diferenciado, de morfologia quase inalterada e com espécies muito parecidas entre si (Peck, 1975; Read, 1988a; Reid, 1996; Guil & Giribet, 2014; Hormiga & Chávez, 2014).

Apesar da sua origem antiga (Ou *et al.,* 2012) e de estarem caminhando sobre a Terra há cerca de 359 m.a. (Murienne *et al.,* 2014; Baker *et al.,* 2021), os onicóforos parecem ter passado quase despercebidos pelos seres humanos, sendo um grupo quase desconhecido do nosso povo, incluindo grande parte dos zoólogos, que raramente tem a oportunidade de observá-los no seu ambiente natural (Peck, 1975; Ghiselin, 1984).

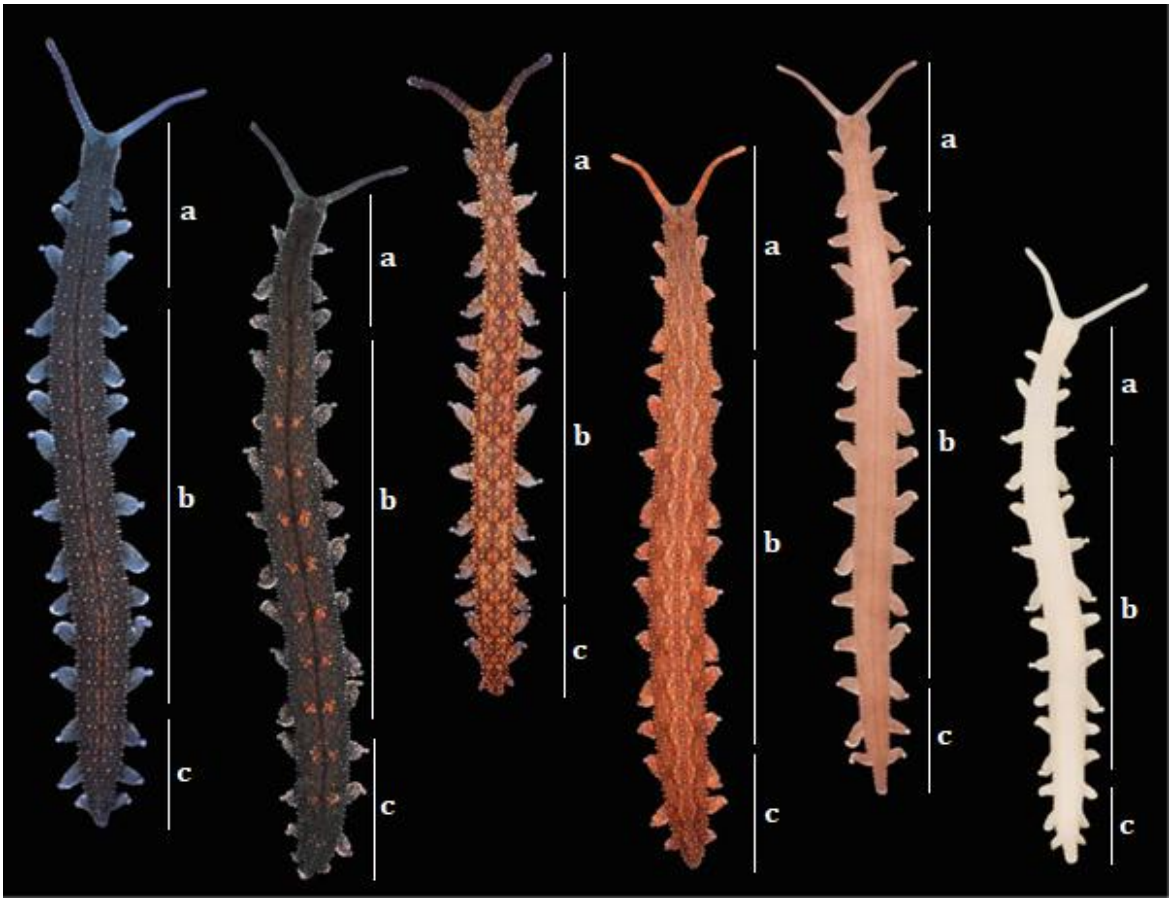



**Figura 1. Organização do corpo dos Onychophora.** O corpo dos Onychophora está fracamente regionalizado no sentido anteroposterior em: cabeça ou região cefálica; tronco vermiforme, com numerosos pares de pernas; e cone anal. Na extremidade anterior do corpo (a) estão a cabeça e os primeiros pares de pernas do tronco; na extremidade posterior (c) estão os últimos pares de pernas do tronco e o cone anal; e intercalando ambas as extremidades do corpo está a maioria dos pares de pernas do tronco (b). Acima estão algumas espécies Peripatopsidaeda Austrália, da esquerda para a direita: *Euperipatoides rowelli* Reid, 1996; *Phallocephale tallagandensis* Reid, 1996; *Ooperipatellus insignis* (Dendy, 1890); *Ooperipatus hispidus* Reid, 1996; *Tasmanipatus barretti* Ruhberg, Mesibov, Briscoe & Tait, 1991; e *Leucopatus anophthalmus* (Ruhberg, Mesibov, Briscoe & Tait, 1991). Animais fora de escala, com comprimento variando de 2 a 6 cm. Fonte: Adaptado de Mayer *et al.* (2015a).

Num primeiro encontro, os Onychophora podem lembrar vagamente o aspecto de outros grupos de invertebradosvermiformes de múltiplas pernas bem conhecidos do nosso povo, sobretudoos quilópodes e os diplópodes (Myriapoda) e as lagartas (Insecta: Lepidoptera) (Vasconcellos & Almeida, 2016). Alguns Annelida, principalmente espécies errantes de “Polychaeta”, também apresentam atributos superficiais em comum com os onicóforos (Ruppert *et al.,* 2005). Porém, numa análise mais detalhada da morfologia, é possível reconhecer-se que Onychophora é um grupo muito peculiar, com caracteres externos e internos exclusivos (Quadro 1), que os distinguem dos outros representantes do Reino Animalia (Ax, 2000; Nielsen, 2012; Giribet, 2016).

**Quadro 1.Principaisatributos exclusivos dos Onychophora.**

| | |
|---|---|
| **(1)** | **Canais hemais subcutâneos** (Monge-Najera, 1995); |
| **(2)** | **Glândulas crurais**(Wright & Luke, 1989); |
| **(3)** | **Integumento externo de aspecto aveludado característico,** resultante da presença de numerosas plicas transversais, papilas dérmicas e escamas epidérmicas, que recobrem a superfície corporal (Storch & Ruhberg, 1977; Wright & Luke, 1989; Monge-Najera, 1995; Oliveira *et al.,* 2010; Nielsen, 2012). É deste caráter que provém o nome popular *"Velvet worms"* ou "vermes de veludo" desses animais (Anderson, 1993); |
| **(4)** | **Modo de vida exclusivamente terrestre**(Wright & Luke, 1989; Ax, 2000); |
| **(5)** | **Par de antenasprotocerebrais,** inervadas pelo protocérebro, órgãos hipocerebrais e cérebro bipartido (Mayer *et al.,* 2010); |
| **(6)** | **Par de glândulas adesivas internas** (Baer & Mayer, 2012); |
| **(7)** | **Par de glândulas salivares com reservatório,** com atuaçãonapré-digestão química extraintestinal das presas capturadas (Ax, 2000; Baer & Mayer, 2012); |
| **(8)** | **Par de mandíbulas,** inervadas pelo deutocérebro (Mayer *et al.,* 2010) e com duas lâminas em forma de garra ou gancho (Bouvier, 1905; Oliveira & Mayer, 2013); |
| **(9)** | **Par de olhos dorsolaterais simples do tipo rabdoméricodireto,** com lente quitinosa grande e camada da retina relativamente bem desenvolvida, e que se origina a partir de um sulco do ectoderma durante o desenvolvimento embrionário e, assim como os ocelos medianos de subgrupos de Euarthropoda, está associado à porção central (e não lateral) do cérebro (Mayer *et al.,*2 010; Giribet, 2016). |
| **(10)** | **Par de papilas adesivas,** conectado às glândulas adesivas internas (Ax, 2000); |
| **(11)** | **Parede do corpo com camada de musculatura estriada oblíqua** (Monge-Najera, 1995); |
| **(12)** | **Segmentação externa críptica**(Monge-Najera, 1995); |
| **(13)** | **Sistema respiratório traqueal aberto,**com origem e evolução independentes das traquéias de outros subgrupos de Panarthropoda (Giribet, 2016), das quais se diferencia por possuir as duas características seguintes: (1) ausência de mecanismos acurados de abertura/fechamento dos espiráculos para regulação das trocas gasosas entre o epitélio respiratório e o ar atmosférico (Bicudo,1986; Kusche*et al.,* 2002); e (2) inversão das camadas íntima e do *Taenidium,* que formam os tubos traqueais (Ivo de Sena Oliveira, 2021, conversa pessoal). |

2.1.1.1 Cabeça ou região cefálica

Embora os Onychophora possuam uma cefalização pouco pronunciada —especialmente quando comparada àquela cefalização bem desenvolvida, apresentada pela maioria dos Euarthropoda (Mayer *et al.,* 2010)—, a sua cabeça destaca-se notavelmente do restante do corpo por exibir três pares de apêndices cefálicos não-articulados e especializados: (1) as antenas; (2) as mandíbulas; e (3) as papilas adesivas (Oliveira & Mayer, 2013).

2.1.1.1.1 Antenas e seus receptores sensoriais

Diferentemente das antenas articuladas dos subgrupos de Euarthropoda, as antenas dos onicóforos não possuem artículos (Marcus, 1937), mas anelações originadas das dobras do integumento que as reveste externamente (Bouvier, 1905; Mayer *et al.,* 2015b). Estes anéis podem ser de dois tipos: (1) completos ou fechados, quando originados a partir de grandes dobras do integumento da antena, que se organizam sob a forma de uma circunferência completa; ou (2) incompletos ou abertos, quando originados de pequenas dobras do integumento da antena que não se fecham, formando uma circunferência incompleta ou uma semicircunferência (Bouvier, 1905; Oliveira *et al.,* 2010).

Cada antena dos Onychophora é formada por duas partes contíguas, ligeiramente diferenciadas: (1) um ápice distal menor; e (2) um corpo proximal maior (Oliveira *et al.,* 2012b). O ápice possui um botão terminal (= primeiro anel discóide das antenas) e uma série de anéis diferentes dos demais anéis da antena (Oliveira *et al.,* 2010). Geralmente, os anéis do ápice são completos (Bouvier, 1905), alguns deles mais finos (Oliveira *et al.,* 2012b), enquanto que o corpo da antena tende a apresentar tanto anéis completos quanto anéis incompletos, dispostos alternamente ou não (Bouvier, 1905). O número de anéis, seja no ápice ou no corpo da antena, pode variar entre espécies ou, até mesmo, em representantes de uma mesma espécie de onicóforo (Fig. 2) (Oliveira *et al.,* 2012b).

A função sensorial das antenas (Storch & Ruhberg, 1977), que possibilita a esses animais perceberem o ambiente ao seu redor (Ruppert *et al.,* 2005), provém de duas classes de receptores sensoriais diferenciados: (1) quimiorreceptores; e (2) sensilas. As sensilas são de três tipos: (1) sensilas tipo I; (2) sensilas tipo II; e (3) sensilas fusiformes (Oliveira *et al.,* 2012b). Enquanto as sensilas tipo I ocorrem apenas em Peripatidae (Fig. 2), os demais receptores também estão presentes em Peripatopsidae, o que demonstra a relevânciadessas estruturas no reconhecimento taxonômico dos principais subgrupos de Onychophora viventes (Fig. 2) (Oliveira *et al.,* 2012b).

Os quimiorreceptores são reconhecidos pela morfologia tipicamente hemisférica, pela ausência de cerdas sensoriais e por apresentar uma superfície lisa, rodeada por um colar de escamas epidérmicas (Fig. 3) (Oliveira *et al.,* 2012b). Numa condição oposta, os demais tipos de receptores da antena (as sensilas) exibem uma cerda sensorial, com a qual percebem estímulos do meio (Fig.s 3–4) (Oliveira *et al.,* 2012b). As sensilas tipo I

caracterizam-se por exibir uma porção apical proeminente, que está ausente nas sensilas tipo II (Fig. 3); já as sensilas fusiformes nada mais são que sensilas do tipo I modificadas, que, ao terem sua base alargada, diferenciaram-se da forma da estrutura ancestral (Fig. 4) (Oliveira *et al.,* 2012b).

Como mencionado anteriormente, a progressão do corpo da antena em direção ao ápice não é bem marcada, o que acaba dificultando a distinção entre estas duas partes deste apêndice. Didaticamente, é possível se definir que as principais diferenças entre o ápice e o corpo da antena resultam da presença ou das variações na concentração (ou densidade) dessas duas classes de receptores sensoriais: (1) os quimiorreceptores, que embora estejam presentes ao longo de toda antena, mostram maior concentração no ápice; e (2) as sensilas—as tipo I e tipo II, cuja presença e concentração aparentemente não variam ao longo da antena; e as sensilas fusiformes, que ocorrem exclusivamente num campo sensorial na superfície ventral do corpo proximalda antena, criando, por consequência, uma separação com o ápice distal (Fig. 4) (Oliveira *et al.,* 2012b).

2.1.1.1.2 Padrão da cabeça

O chamado "padrão da cabeça" nada mais é que o arranjo das papilas dérmicas situadas entre o par de antenas, na porção dorsal do integumento, e que pode ser de dois tipos: (1) arranjo regular, resultando num padrão da cabeça definido; ou (2) arranjo irregular, gerando um padrão de cabeça indefinido (Fig. 5) (Oliveira *et al.,* 2012b).

2.1.1.1.3 Boca e estruturas orais

A boca dos Onychophora, situada ventralmente na cabeça, tem sua abertura rodeada por numerosos lábios (Cuénot, 1949). Estes são dobras do integumento bucal em forma de lóbulos, dispostos em dupla camada: uma externa e outra interna; esta última é formada normalmente por doze lábios pareados nos Peripatopsidae e por 13º lábio não-pareado nos Peripatidae (Fig. 6) (Oliveira *et al.,* 2012b).

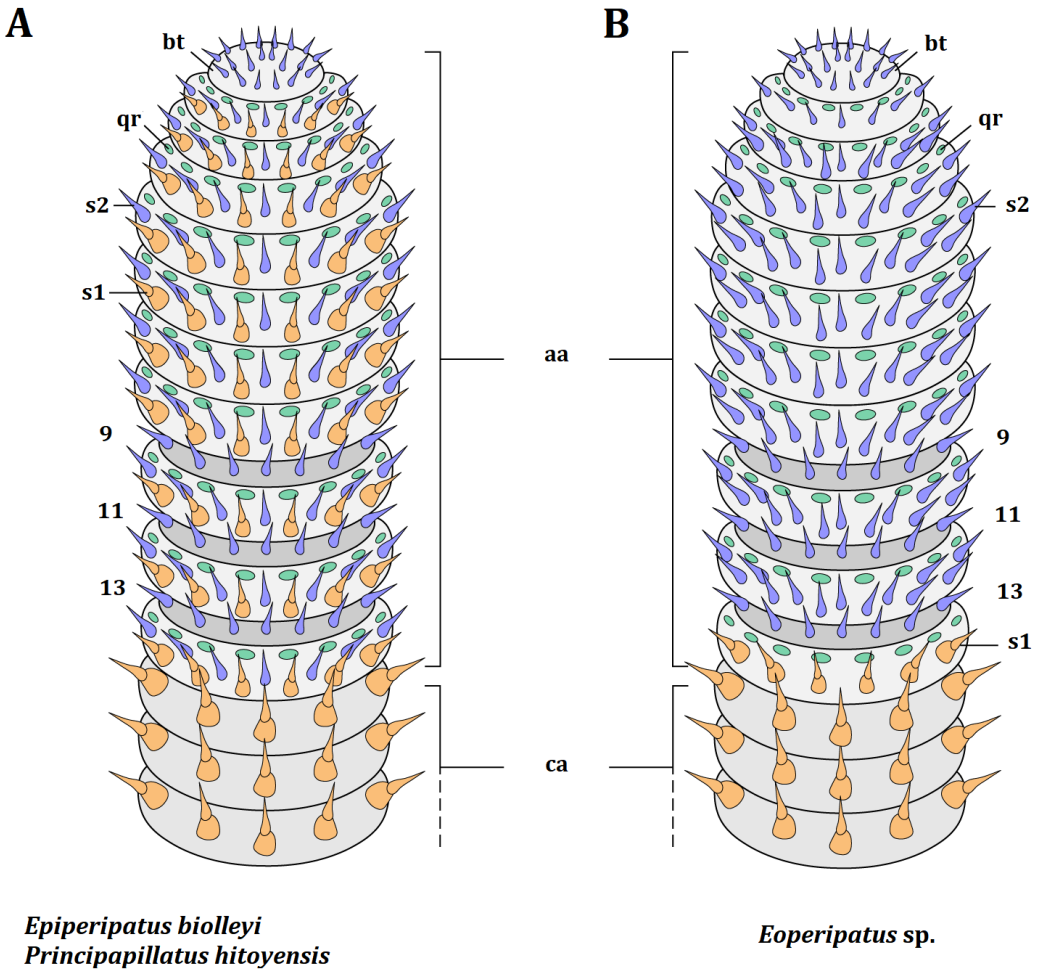



**Figura 2. Diagrama das antenas e dos seus receptores sensoriais.** Organização dos anéis da antena e distribuição dos receptores sensoriaisno ápice da antena e na porção mais distal do corpo da antena em três espécies do filo Onychophora: *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) e *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A) e *Eoperipatus* sp. (B). Enquanto esta última espécie é de Peripatopsidae, as duas primeiras espécies são de Peripatidae do Neotrópico (Neopatida). Os 9º, 11º e 13º anéis (em cinza-escuro) são mais finos que os demais anéis do ápice da antena nas três espécies. Quimiorreceptores (em verde), sensilas tipo I (em bege) e sensilas tipo II (em azul). Legenda: ápice da antena (aa); botão terminal (bt); corpo da antena (ca); quimiorreceptores (qr); sensilas tipo I (s1); e sensilas tipo II (s2). As linhas tracejadas indicam a continuidade do corpo da antena. Fonte: Adaptado de Oliveira *et al.* (2012b).

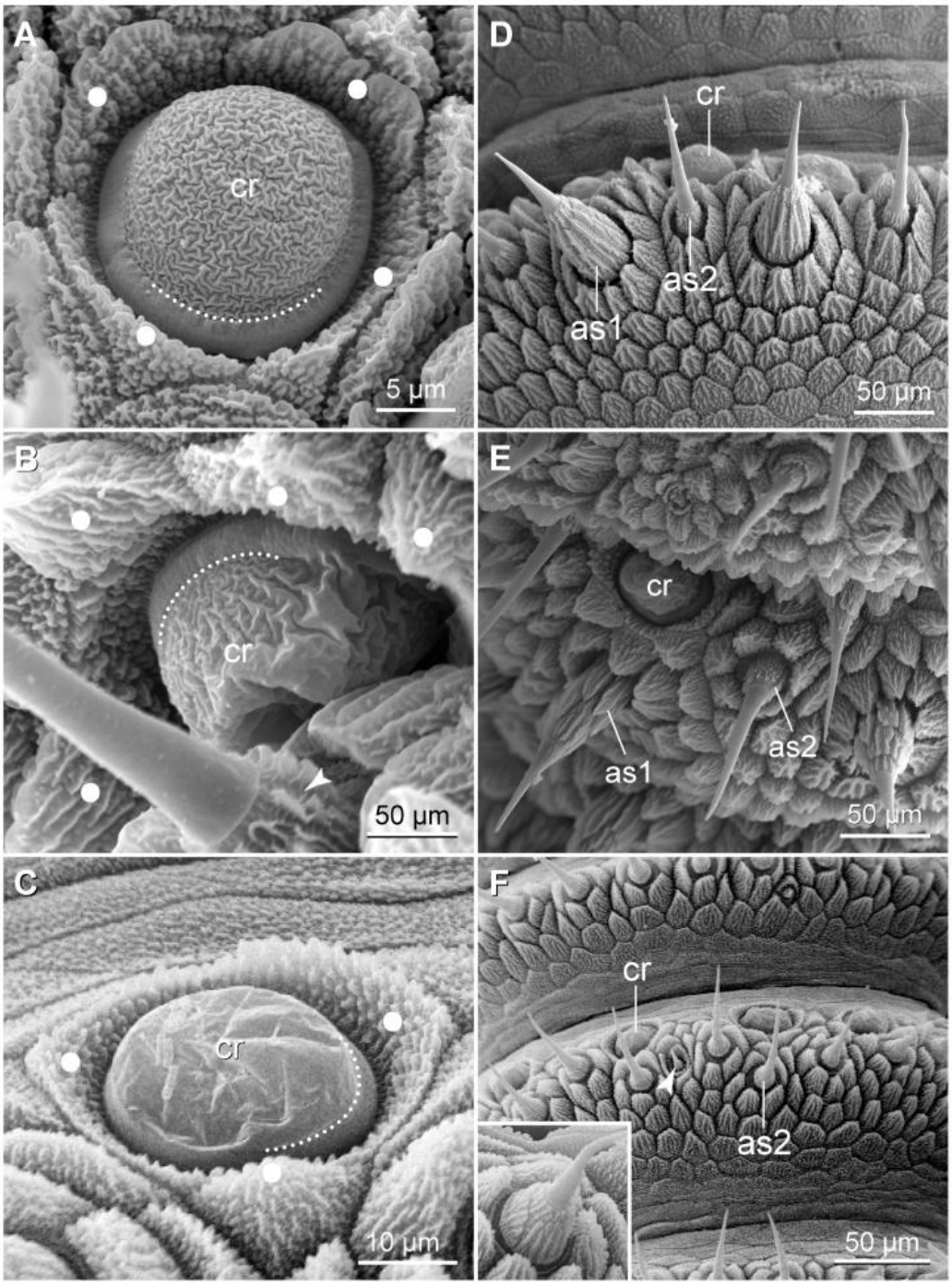



**Figura 3. Estruturas do ápice da antena.** No ápice da antena ocorrem três tipos de receptores sensoriais: quimiorreceptores (A–C), sensilas tipo I e sensilastipo II (D–F). Quimiorreceptores são estruturas tipicamente hemisféricas, lisas, sem cerdas sensoriais e rodeadas por colar de escamas epidérmicas (pontos brancos) e por anel periférico (linhas pontilhadas). Sensilas tipo I exibem porção apical proeminente e cerda sensorial de base texturizada. Sensilas tipo II exibem apenas a cerda sensorial de base texturizada. Quimiorreceptores em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (B); e em*Eoperipatus* sp. (C). Sensilas tipo I, ausentes em *Eoperipatus* sp. (F), ocorrem em *P. hitoyensis* (D) *e Epiperipatus biolleyi* (E). Sensilas tipo II se fazem presentes em *P. hitoyensis* (D), *E. biolleyi* (E) e *Eoperipatus* sp. (F). Sensilas tipo II pouco desenvolvidas ocorrem nas três espécies (seta branca em F). Legenda: quimiorreceptores (cr); sensilas tipo I (as1); esensilas tipo II (as2). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

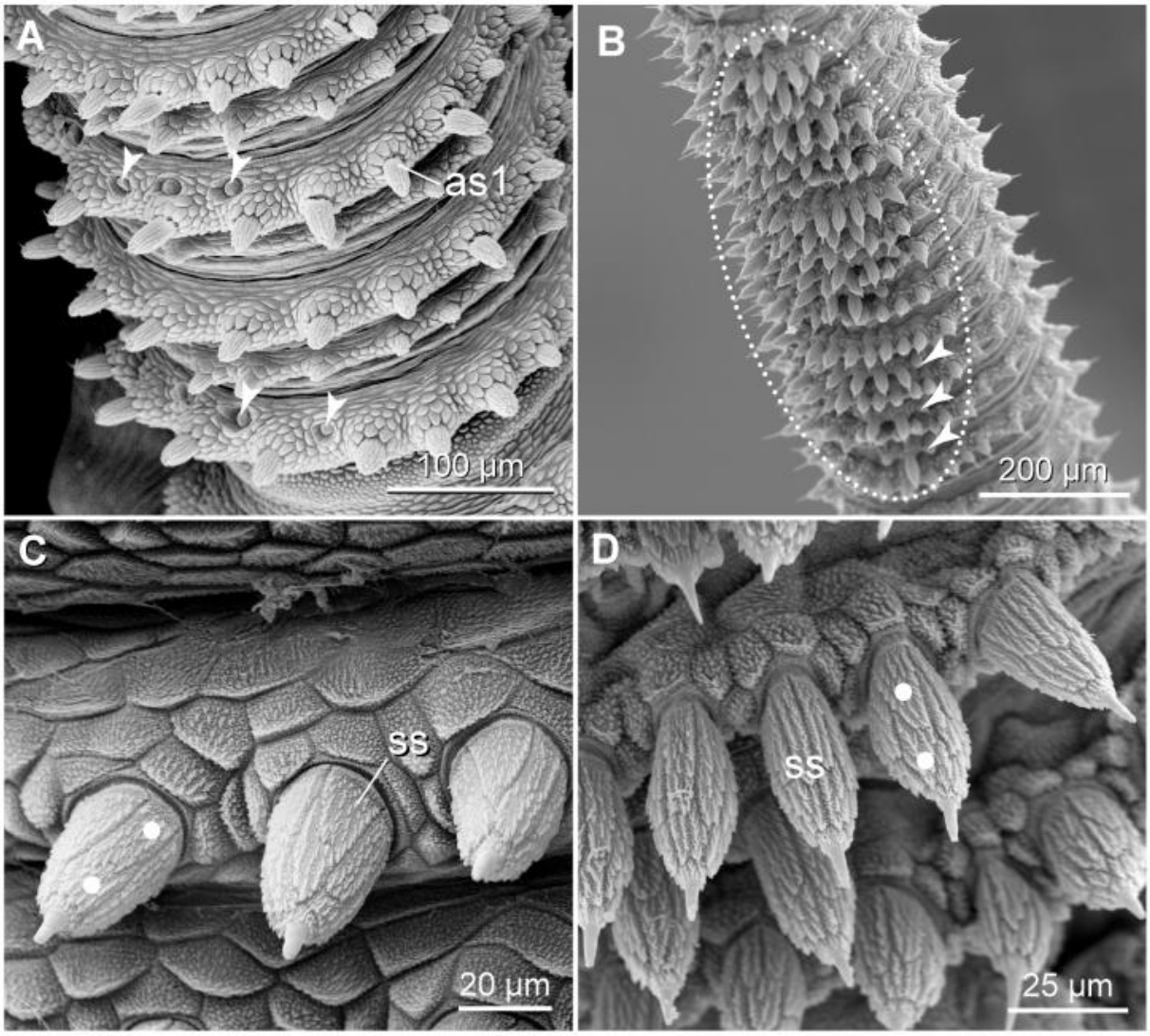



**Figura 4. Estruturas do corpo da antena.** Além dos receptores do ápice, no corpo da antena ocorre um tipo exclusivo de receptor sensorial: as sensilas fusiformes, caracterizadas pelo formato alargado e por estarem agrupadas num campo sensorial, localizado na superfície ventral do corpo da antena. Área proximal da antena de *Eoperipatus* sp. em vista dorsolateral, com quimiorreceptores indicados por setas brancas (A). Área proximal da antena de *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b, destacando-se o campo sensorial (linhas pontilhadas) com sensilas fusiformes (indicadas por setas brancas) (B). Sensilas fusiformes em *Eoperipatus* sp. (C); e em *P. hitoyensis* (D), com pontos brancos indicando os níveis de escamas epidérmicas da porção apical dessas sensilas. Legenda: sensilas fusiformes (ss); e sensilas tipo I (as1). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

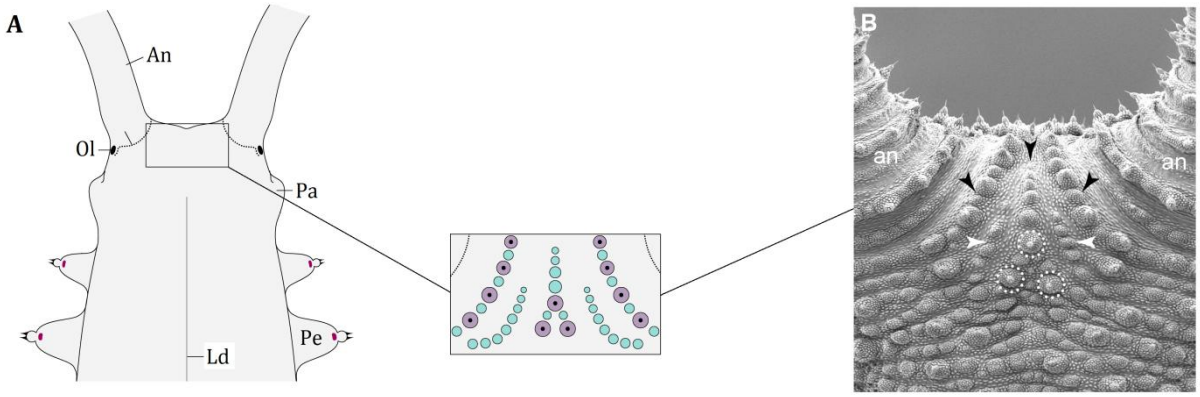



**Figura 5. Diagrama da extremidade anterior do corpo (A) e imagem de microscopia eletrônica de varredura do padrão regular da cabeçaem *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes& Mayer, 2012b (B).** Padrão da cabeça diagramado no retângulo e mostrado na imagem de microscopia eletrônica de varredura, exibindo o arranjo regular das papilas dérmicas localizadas entre o par de antenas, na porção dorsal do integumento da cabeça. O padrão da cabeça é caracterizado por apresentar três grandes papilas principais (círculos pontilhados) formando um triângulo central, e fileiras com outras papilas dérmicas (setas brancas e pretas). Legenda: antenas (an); linha medianodorsal (ld); olhos (ol); papilas adesivas (pa); papilas reniformes ou "em forma de feijão" (pr); pernas (pe); e plicas espiralando (pe, em linhas tracejadas). Fonte: Adaptado de Oliveira *et al.* (2012b).

A cavidade oral abriga no seu interior uma língua e um par de apêndices cefálicos, as mandíbulas laminares (Mayer *et al.,* 2015b). Estas mandíbulas, originadas a partir da modificação dos membros do segundo segmento do corpo (Mayer & Koch, 2005; Mayer *et al.,* 2010; Oliveira & Mayer, 2013), não podem ser consideradas homólogas em relação às mandíbulas dos euartrópodesMandibulata (= insetos, crustáceos e miriápodes), que pertencem ao quarto segmento mais anterior do corpo (Fig. 7) (Mayer *et al.,* 2010), mas sim homoplasias (Mayer *et al.,* 2015b), ou seja, semelhanças compartilhadas adquiridas independentemente em diferentes grupos (Amorim, 2002).

Nos Onychophora modernos, cada mandíbula do par é formada por duas lâminas, uma interna e outra externa, quase contíguas e paralelas entre si (Bouvier, 1905), e está associada a um apódema longo, oco e esclerotizado (Mayer *et al.,* 2015b). O apódema e a cutícula que reveste as mandíbulas sofrem mudas periódicas, acompanhando o processo de muda que se finaliza com a ecdise pela eliminação da cutícula velha que revestia externamente o integumento do onicóforo (Manton, 1938; Holliday, 1942; Oliveira & Mayer, 2013; Mayer *et al.,* 2015b), de forma semelhante ao que ocorre com os outros grupos de Ecdysozoa (Giribet, 2016).

A lâmina externa é composta por um dente principal em forma de garra ou gancho, e por até três dentes acessórios menores, sendo muito parecida entre os dois subgrupos modernos de Onychophora (Bouvier, 1905); já a lâmina interna se difere notavelmente entre os dois subgrupos do filo: (1) nos Peripatopsidae, a lâmina interna assume o formato de uma peça unitária com aspecto de serra contínua, incluindo um dente principal, associado a vários dentículos; já (2) nos Peripatidae, a lâmina interna não é contínua. Neste subgrupo, o dente principal da lâmina interna —que deveria estar associado a três dentes acessórios—, está separado da fileira dos dentículos por um diastema e por uma frágil membrana diastemal (Fig. 8) (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949; Mayer *et al.,* 2015b). Este diastema e sua membrana diastemal são atributos exclusivos de Peripatidae (Cuénot, 1949; Monge-Najera, 1995; Giribet, 2016) e devem funcionar de forma semelhante a uma articulação, possibilitando que a fileira dos dentículos se mova independentemente do restante da lâmina interna (Oliveira & Mayer, 2013).

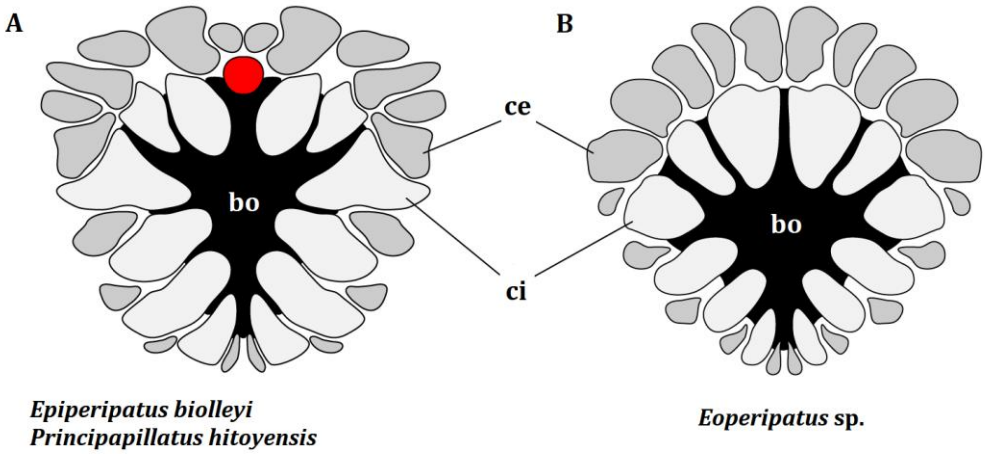



**Figura 6. Diagramas dos lábios da boca.** Arranjo dos lábios da boca em dupla camada (uma externa e outra interna) em três espécies do filo Onychophora: *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) e *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A) e *Eoperipatus* sp. (B). Camada externa com 10 pares de lábios (cinza-escuro); e camada interna com 12 lábios (seis pares, em cinza-claro), havendo 13º lábio extra e não-pareado (em vermelho) nos representantes de Peripatidae do Neotrópico (Neopatida), caso das duas primeiras espécies indicadas nesta figura. Legenda: boca (bo); camada externa (ce); e camada interna (ci). Fonte: Adaptado de Oliveira *et al.* (2012b).

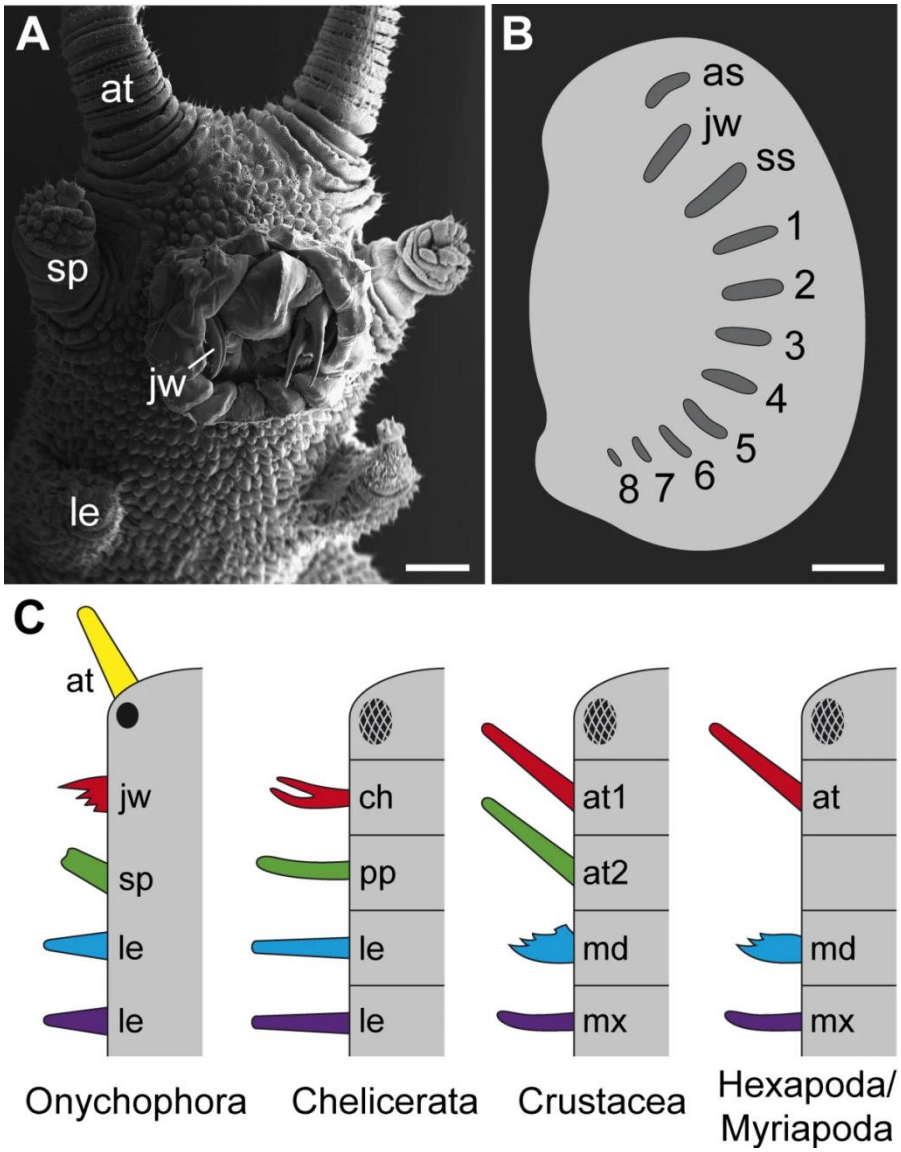



**Figura 7. Organização e homologias dos apêndices da extremidade anterior do corpo**. A extremidade anterior do corpo dos Onychophora é formada pela "cabeça", apêndices cefálicos (antenas, mandíbulas e papilas adesivas) e primeiros pares de pernas do tronco. Visão ventral da extremidade anterior do corpo de Onychophora (A). Diagrama do padrão da expressão gênica da polaridade nos segmentos em embrião de onicóforo sob visão lateral (B). Alinhamento e homologia seriada dos apêndices anteriores em Onychophora e nos quatro grandes subgrupos de Euarthropoda (C). Note que os olhos dos onicóforos (círculo preto preenchido) —mesmo pertencendo ao segmento mais anterior do corpo—, não é homólogo aos olhos compostos dos Euarthropoda [Chelicerata; Crustacea; e Hexapoda/Myriapoda]. Talvez, os olhos dos onicóforos sejam homólogos aos ocelosmedianos [de Euarthropoda] (Mayer, 2006). Legenda: antena (at); mandíbula (md); mandíbula laminar (jw); maxila (mx); papila adesiva (sp; pedipalpo (pp); primeira antena (at1); quelícera (ch); segmento da antena (as); segmento da papila adesiva (ss); e segunda antena (at2). Fonte: Mayer *et al.* (2010).

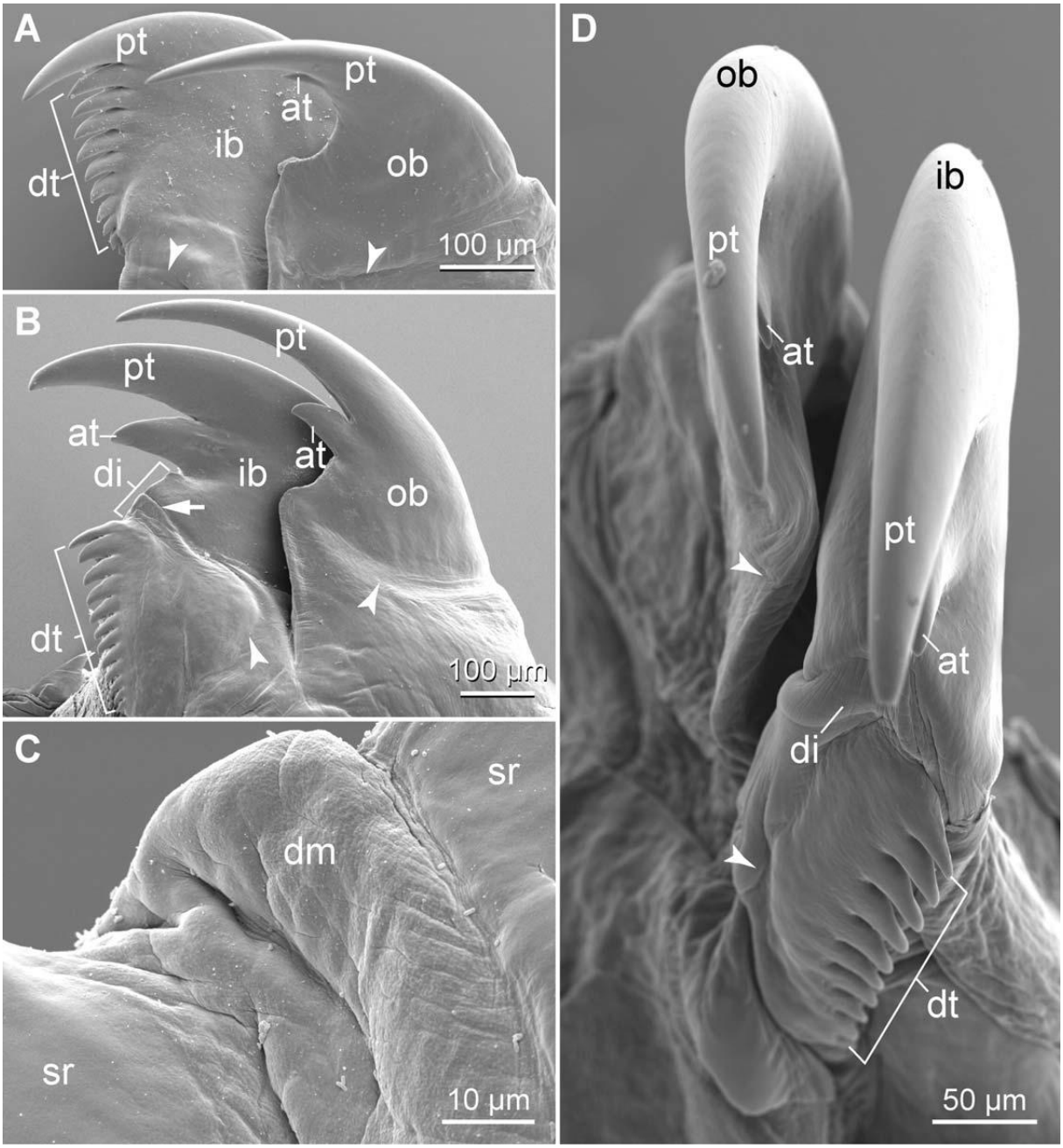



**Figura 8. Organização das mandíbulas em Onychophora.** Lâminas externa e interna das mandíbulas de *Metaperipatus inae* Mayer, 2007 (Peripatopsidae) (A). Lâminas externa e interna das mandíbulas de *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes& Mayer, 2012b (Peripatidae), com diastema da lâmina interna separando os dentes principal e acessórios dos dentículos, e com membrana diastemal frágil (indicada por seta branca) (B). Detalhe da membrana diastemal na lâmina interna de mandíbula de *P. hitoyensis*, com destaque para a superfície enrugada e dobrada da membrana (C). Lâminas interna e externa das mandíbulas de *P. hitoyensis* em perspectiva ventral/distal, com destaque para alâmina de dentículos móveis presente na lâmina interna (D). Legenda: dentes acessórios (at); dente principal (pt); diastema (di); membrana diastemal(dm); dentículos (dt); lâmina externa da mandíbula (ob); lâmina interna da mandíbula (ib); região esclerotizada do diastema (sr). Fonte: Oliveira & Mayer (2013).

2.1.1.1.4 Fosso pós-oral

O fosso pós-oral não pareado encontra-sesituado ventralmente na cabeça, numa posição posterior à boca, de onde está separado por duas plicas, o que dificulta sua visualização, principalmente em espécimes contraídos com o processo de fixação; e sua função é desconhecida (Fig. 9) (Oliveira *et al.,* 2012b).

2.1.1.1.5 Órgão frontal

O órgão frontal apresenta-se em forma de fenda discreta, proveniente de uma crista do integumento situada próxima ao primeiro anel mais proximal do corpo da antena (Fig. 10); a superfície interna deste órgão possui estruturas que se assemelham a vilosidades, cuja função não é ainda conhecida pela Ciência (Oliveira *et al.,* 2012b).

2.1.1.1.6 Papilas adesivas

As papilas adesivas são um par de apêndices cefálicos, que, devido à sua posição ao lado da boca na superfície ventral do corpo (Oliveira & Mayer, 2013; Mayer *et al.,* 2012b), já tiveram outras denominações como "tentáculos orais" (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949) e "papilas orais" (Ax, 2000), ambos os termos atualmente considerados imprecisos, uma vez que estas papilas não são reconhecidas como estruturas orais verdadeiras (= boca, lábios, língua e mandíbulas) (Fig. 10) (Mayer *et al.,* 2015b).

As papilas adesivas são atributos exclusivos dos onicóforos modernos (Quadro 1) (Ax, 2000) e, por serem derivadas dos membros modificados do terceiro segmento mais anterior do corpo, devem ser estruturas possivelmente homólogas a dois tipos de apêndices cefálicos presentes em subgrupos de Euarthropoda: (1) os pedipalpos, típicos de Chelicerata; e (2) o segundo par de antenas de Crustacea (Fig. 7) (Mayer *et al.,* 2010).

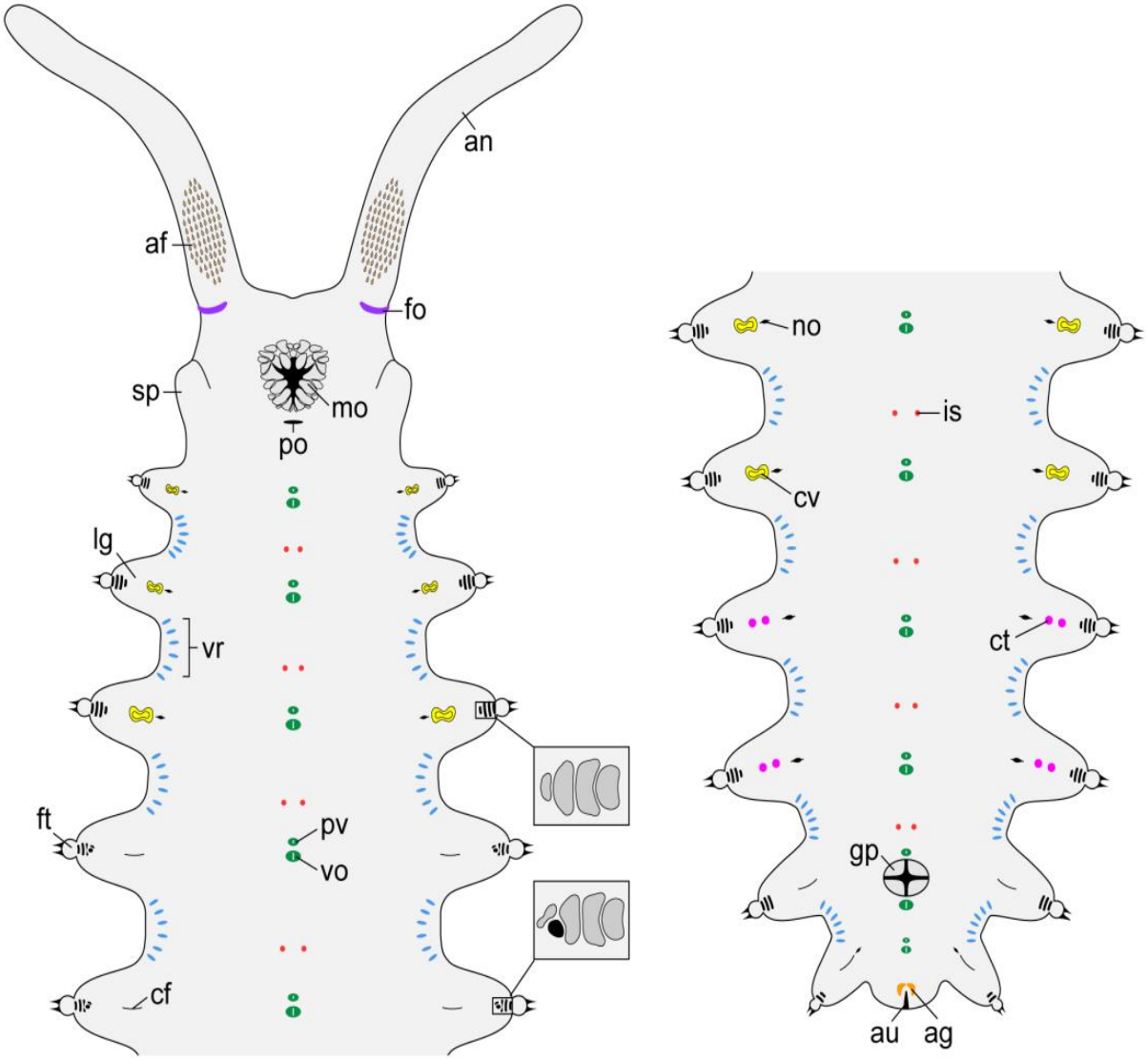



**Figura 9. Diagramação geral das principais estruturas externas da superfície ventral do corpo dos Onychophora.** Nesta figura, *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes& Mayer, 2012b (Peripatidae) foi utilizado como modelo didático. O diagrama à esquerda, baseado num espécime macho, ilustra a extremidade anterior do corpo (note a cabeça e os apêndices cefálicos) (A). O diagrama à direita ilustra a extremidade posterior do corpo (observe o coxim genital, situado entre os órgãos ventrais e preventrais no penúltimo par de pernas do tronco, e o cone anal no segmento mais posterior do corpo) (B). As inserções nos retângulos detalham a organização dos coxins espinhosos (ou "arcos da sola") do terceiro e quinto pares de pernas, e o ponto preto preenchido mostra que a posição do tubérculo nefridial está entre o terceiro e o quarto coxim espinhoso no quinto par de pernas. Legenda: abertura da glândula anal (ag); abertura nefridial (no); antena (at); ânus (au); boca (mo); campo sensorial de sensilas fusiformes (af); coxim genital (gp); estrutura interpedal (is); fileira de papilas crateriformes (vr); fosso pós-oral (po); órgão frontal (fo); órgão preventral (pv); órgão ventral (vo); papila adesiva (sp); pé (ft); perna (lg); sulco coxal (cf); tubérculo crural (ct); e vesícula coxal (cv). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

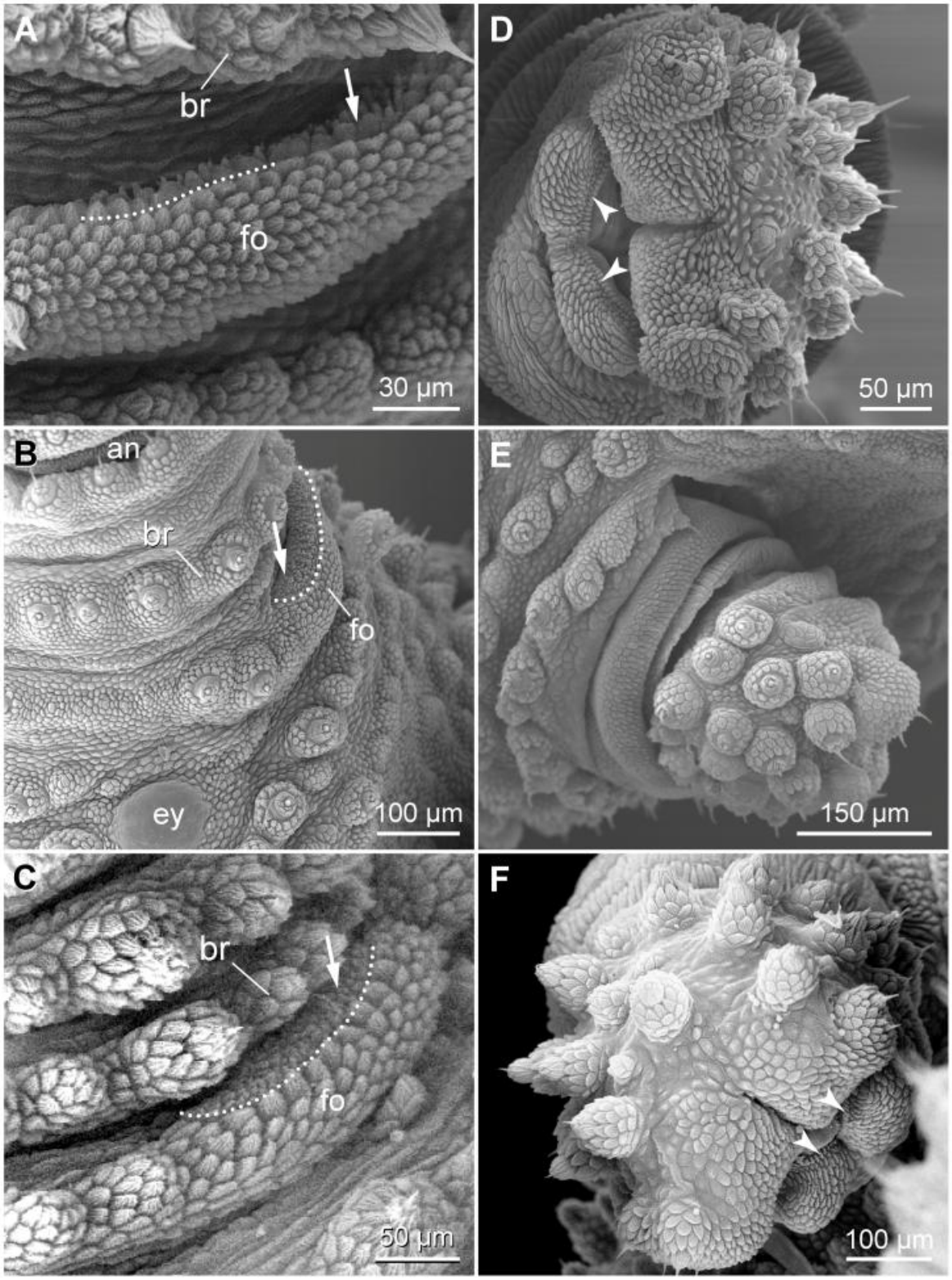



**Figura 10. Órgãos frontais e papilas adesivas.** Detalhes dos órgãos frontais em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (B); e em *Eoperipatus* sp. (C), destacando-se a área interna com aspecto de vilosidades (linhas pontilhas e setas brancas). Detalhes das papilas adesivas em *P. hitoyensis* (D); em *E. biolleyi* (E); e em *Eoperipatus* sp. (F), destacando-se as escamas epidérmicas ao redor da abertura da glândula adesiva (setas brancas) em D e F. Legenda: antena (an); anel mais basal da antena (br); e órgão frontal (fo). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

O funcionamento das papilas adesivas reflete a conquista pioneira da terra firme pelos Onychophora modernos, pois está intimamente relacionado à maneira como esses animais atuam tanto na captura de suas presas quanto na defesa contra os predadores (Nielsen, 2012), comportamentos detalhados mais à frente, no tópico 2.1.3, sobre os "Aspectos biogeográficos e ecológicos" do filo Onychophora.

#### 2.1.1.2 Tronco vermiforme

O tronco é a região cilíndrica, estreita e alongada que representa a maior parte do corpo dos Onychophora (Bouvier, 1905) e que se distingue da cabeça anterior e do cone anal posterior por exibir de 13 a 43 pares de pernas (Fig. 1) (Mayer *et al.,* 2012a). O número de pares de pernas representa um caráter diagnóstico entre os principais subgrupos de Onychophora modernos, sendo: 19 a 43 pares de pernas nos Peripatidae; e de 13 a 29 pares de pernas nos Peripatopsidae (Giribet, 2016).

O tronco aloja ainda outras estruturas importantes do ponto de vista taxonômico, que merecem ser descritas, tais como: (1) o coxim genital; (2) os coxins espinhosos ou "arcos da sola"; (3) as escamas epidérmicas; (4) as estruturas interpedais; (5) a linha e o sulco medianodorsal; (6) os órgãos hialinos; (7) os órgãos ventrais e pré-ventrais; (8) as papilas crateriformes; (9) as papilas dérmicas; (10) as papilas do pé; (11) as "papilas em forma de feijão" ou papilas reniformes; (12) as plicas transversais; (13) as projeções podais embrionárias; (14) as projeções septiformes; (15) os sulcos e as vesículas coxais; (16) os tubérculos e as glândulas crurais; e (17) os tubérculos nefridiais (Fig. 9).

##### 2.1.1.2.1 Coxim genital

O coxim genital é uma estrutura oval ou circular, com proeminência variada, que abriga a abertura genital dos onicóforos (Oliveira *et al.,* 2010). A posição deste coxim é um dos principais caracteres diagnósticos entre os dois subgrupos de Onychophora: (1) nos Peripatidae, está localizado entre as pernas do penúltimo par; e (2) nos Peripatopsidae, entre as pernas do penúltimo par (Fig. 11) (Giribet, 2016).

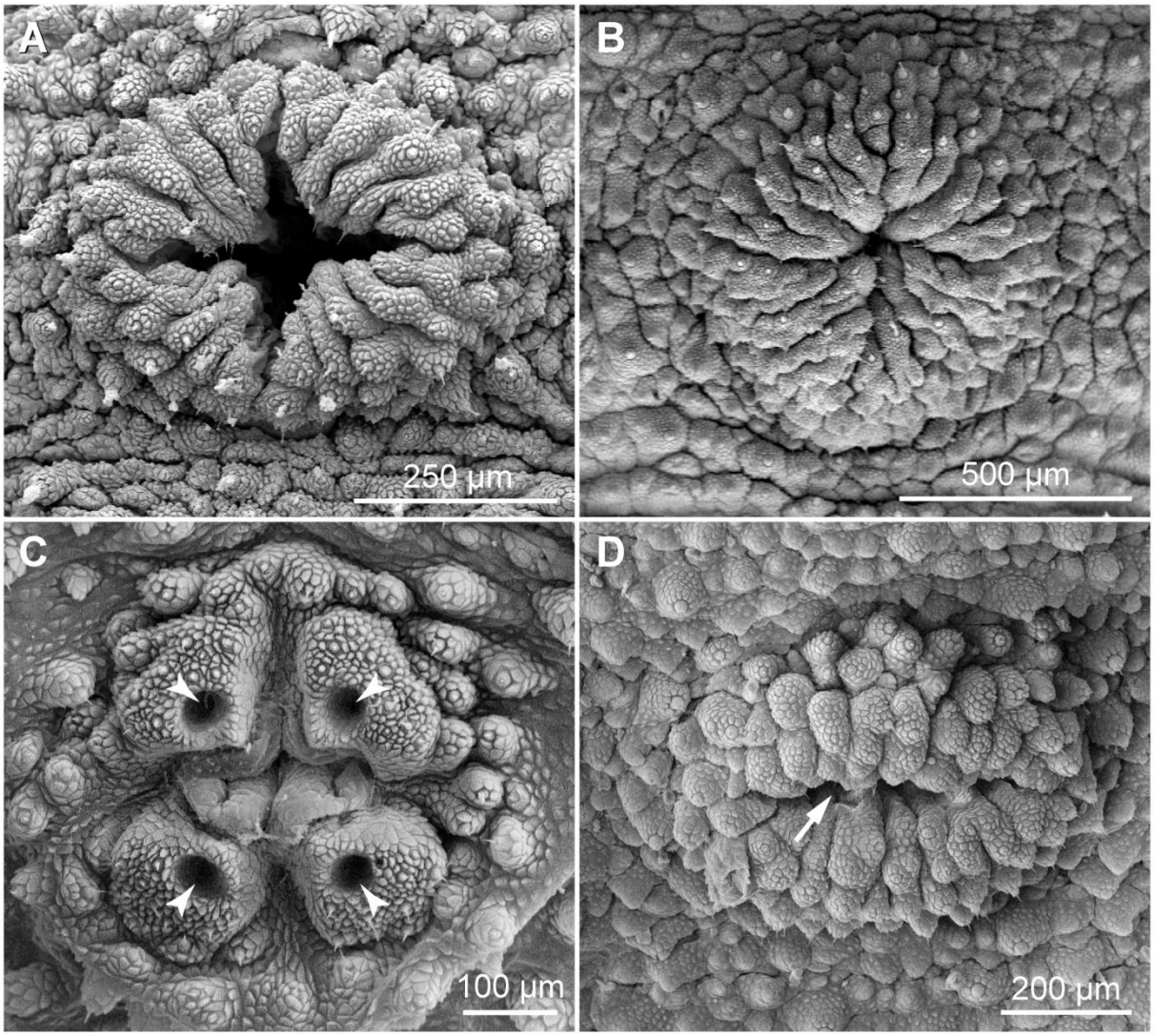



**Figura 11. Coxim genital.** Coxim genital em macho (A) e em fêmea (B) de *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b; em macho (C) e em fêmea (D) de *Eoperipatus* sp., com setas brancas indicando os quatro fossos, com destaque para a abertura em forma de fenda (seta branca) na fêmea (D). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

2.1.1.2.2 Coxins espinhosos

Os coxins espinhosos são estruturas distais presentes ao longo da superfície ventral da perna e que apresentam muitas cerdas sensoriais, que lhes conferem um aspecto espinhoso característico (Oliveira *et al.,* 2010). Estes coxins, também chamados de "arcos da sola" (Bouvier, 1905; Oliveira & Wieloch, 2005), desempenham importante papel na locomoção dos Onychophora como estruturas de apoio no momento em que a perna toca o substrato (Fig. 12) (Giribet, 2016).

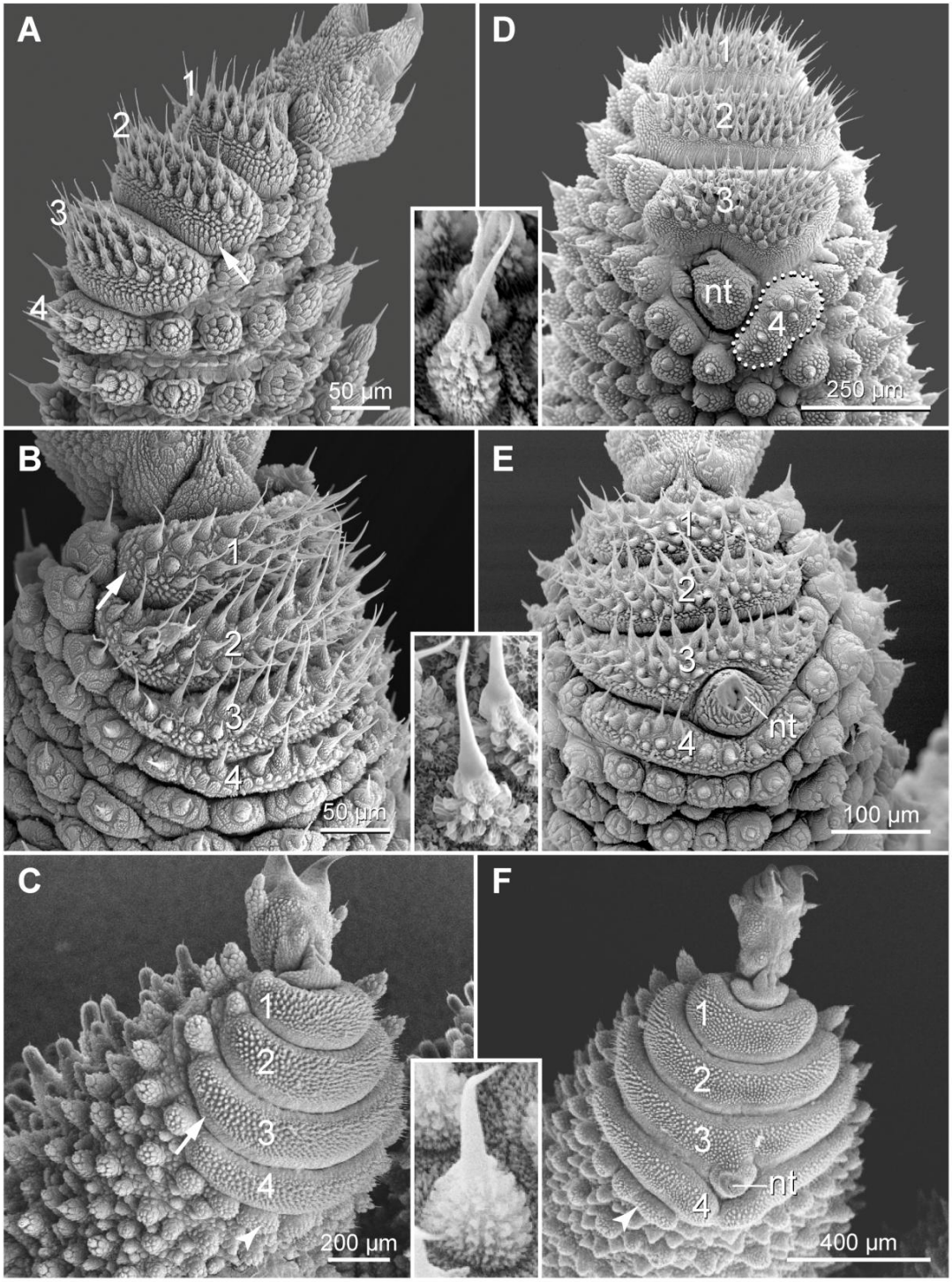



**Figura 12. Coxins espinhosos ou "arcos da sola".** Detalhes de pernas da porção mediana do corpo de *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes& Mayer, 2012b (A);de *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902)(B); e de *Eoperipatus* sp. (C), com destaque para as áreas sem cerdas sensoriais (setas brancas). Detalhes dos tubérculos nefridiais situados no quarto e quinto pares de pernas em *P. hitoyensis* (D); em *E. biolleyi* (E); e em *Eoperipatus* sp. (F). Note as diferenças interespecíficas no tamanho e na forma dos coxins espinhosos (numerados de 1 a 4) e a posição similar do tubérculo nefridial nas três espécies. As setas brancas em C e F indicam a presença de um quinto coxim espinhoso vestigial/rudimentar. Legenda: tubérculo nefridial (nt). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

2.1.1.2.3 Escamas epidérmicas

As escamas, também chamadas de “micropapilas” (Read, 1988a; Reid, 1996), nada mais são que uma única célula epidérmica, em forma cônica ou, mais comumente, de escama, que recobre as papilas dérmicas e a superfície corporal dos onicóforos como um todo (Oliveira *et al.,* 2010). Nas papilas dérmicas, essas escamas estão organizadas em níveis sucessivos, que, a depender da espécie, podem estar, ou não, sobrepostos uns aos outros. O número de níveis de escamas epidérmicas é um caráter de grande importância, uma vez pode ter impacto na taxonomia das espécies (Fig. 13) (Costa *et al.,* 2018b).

2.1.1.2.4 Estruturas interpedais

As estruturas interpedais são estruturas segmentares pareadas ou fusionadas, cobertas por uma cutícula fina e granulada, que ocorrem especificamente no sulco situado entre a quinta e sexta plicas ao longo da linha medianoventral; sua função é desconhecida (Fig. 14) (Oliveira *et al.,* 2012b).

2.1.1.2.5 Linha e sulco medianodorsais

A superfície dorsal do corpo dos onicóforos é atravessada por uma linha de pigmentação mais clara —conhecida como linha medianodorsal—, que é delimitada pela presença de um sulco cuticular, também chamado de medianodorsal, cuja cutícula se rompe durante o processo de muda; o sulco e a linha medianodorsais aparecem como uma linha clara quando observados sob estereomicroscópio (Bouvier, 1905; Oliveira *et al.,* 2010).

2.1.1.2.6 Órgãos hialinos

Os órgãos hialinos são estruturas de cor branca, pareadas e repetidas para cada lado do sulco medianodorsal dos Peripatidae, presente entre duas plicas consecutivas (Oliveira *et al.,* 2010).

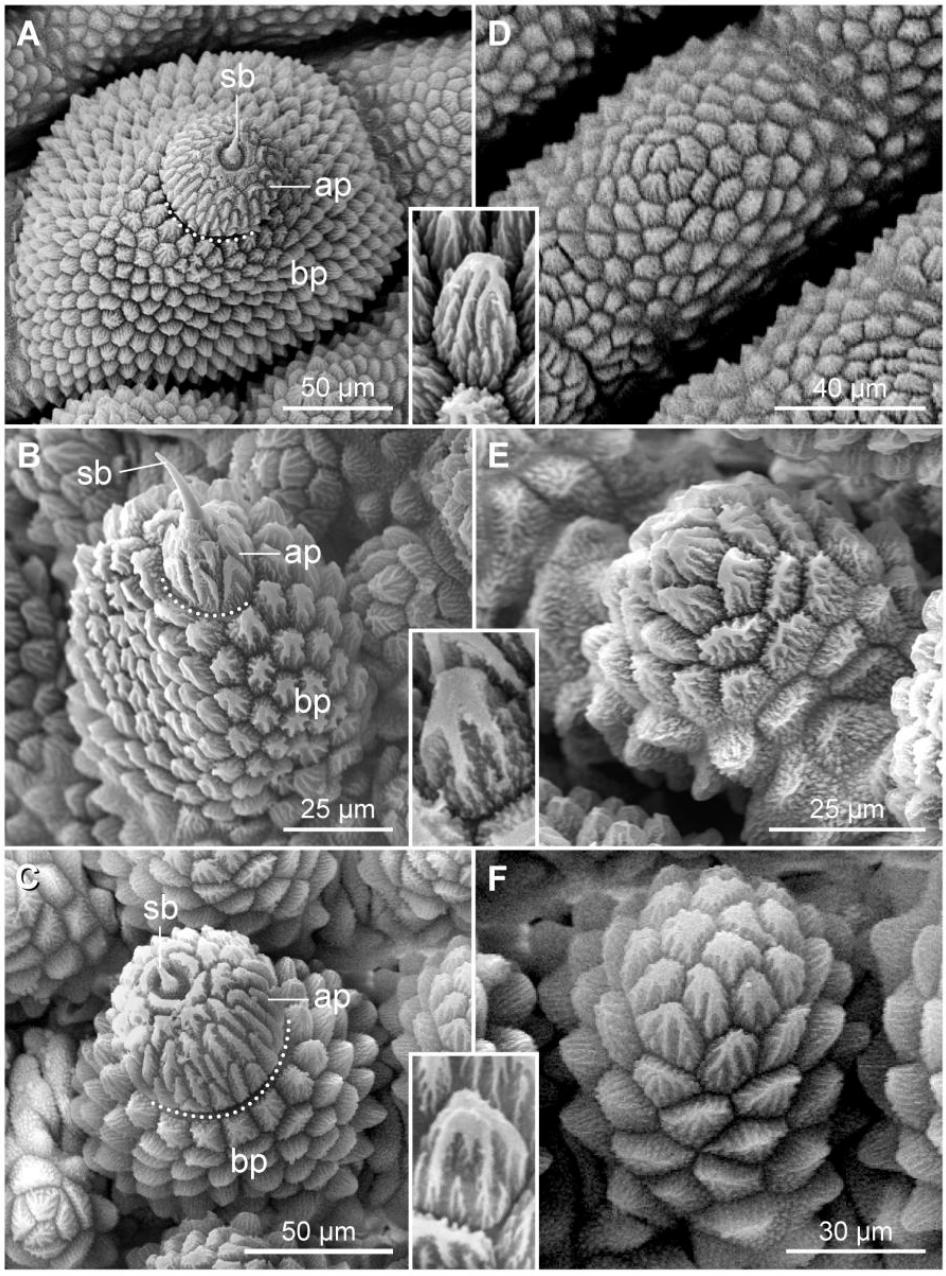



**Figura 13. Escamas epidérmicas e papilas dérmicas.** Inserções mostram detalhes das escamas epidérmicas. Papilas principais em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (B); e *Eoperipatus* sp. (C), com linhas pontilhadas mostrando as constricções que separam as porções basal e apical dessas papilas principais. Papilas acessórias em *P. hitoyensis* (D); em *E. biolleyi* (F); eem *Eoperipatus* sp. (F). Observe as diferenças interespecíficas no tamanho, formato e composição das papilas dérmicas. Legenda: cerda sensorial (sb); porção apical (ap); e porção basal (bp). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

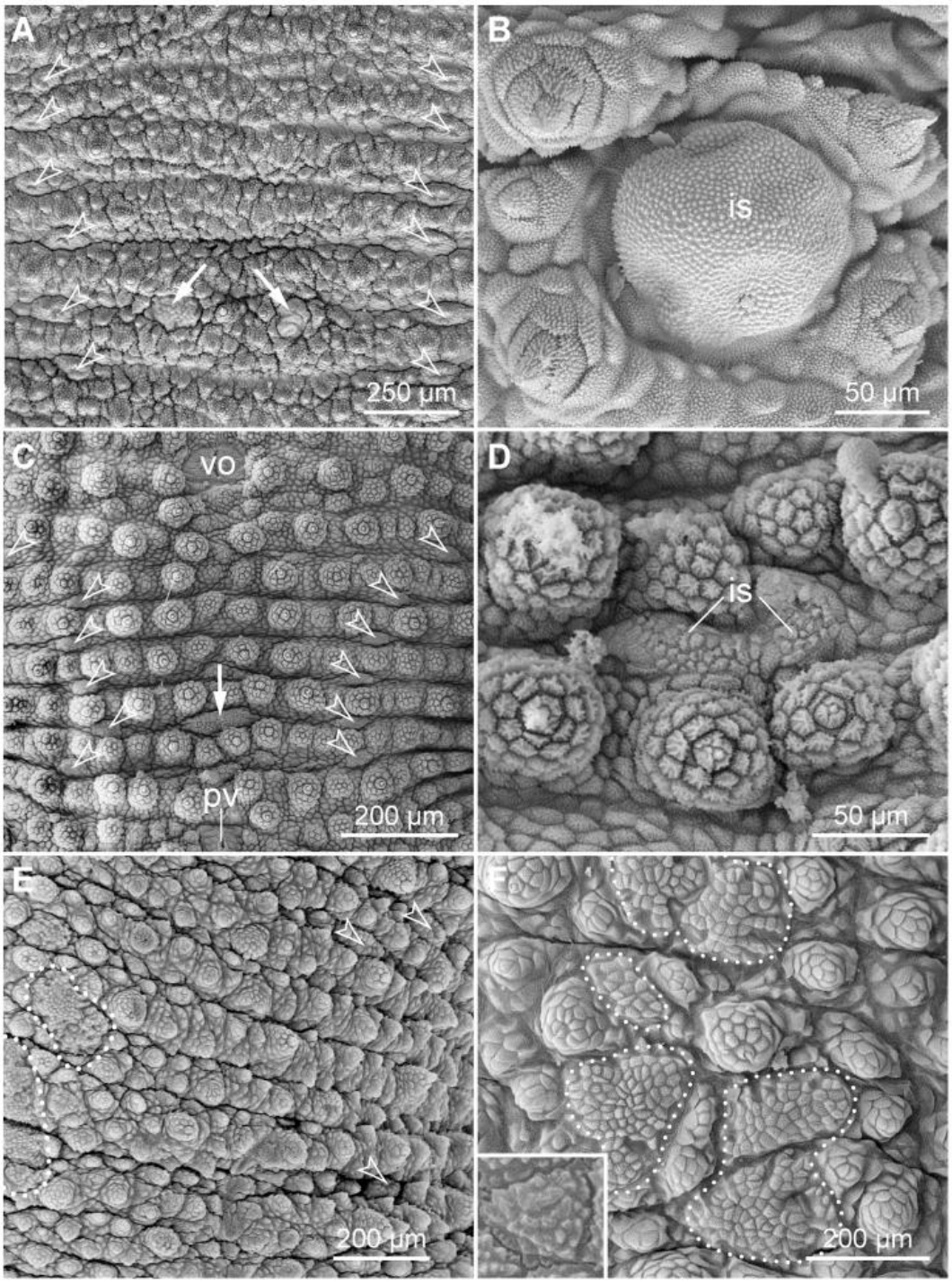



**Figura 14. Estruturas interpedais e campos ventrais de escamas modificadas.** Estruturas interpedais indicadas por setas em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A e B); e em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (C e D). Note que as estruturas interpedais possuem posição similar em ambas as espécies, porém estão separadas e cobertas com cutícula finamente granulosa em *P. hitoyensis* (A e B), e unidas e cobertas com escamas modificadas de diferentes tamanhos em *E. biolleyi* (C e D). *Eoperipatus* sp. não possui estruturas interpedais, mas campos ventrais com escamas modificadas, que estão demarcados por linhas pontilhadas em E e F. Note a forma irregular dos campos ventrais, com detalhes de escama modificada na inserção em F. Papilas crateriformes tipo II indicadas por pontas de setas em A, C e E. Legenda: estrutura interpedal (is); órgão preventral (po); e órgão ventral (vo). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

2.1.1.2.7 Órgãos ventrais e pré-ventrais

OS órgãos ventrais e pré-ventrais são estruturas de tamanho pequeno, muito parecidas morfologicamente, pouco estudadas, que se situam ao longo da linha mediano-ventral do corpo dos Onychophora. Os órgãos ventrais se repetem precisamente entre cada par de pernas; e os órgãos pré-ventrais, também repetidos e ainda menores, ocupam posição anterior àquela dos órgãos ventrais (Fig. 15) (Oliveira *et al.,* 2012b).

2.1.1.2.8 Papilas crateriformes

As papilas crateriformes são papilas dérmicas modificadas, presentes tanto em espécies de Peripatopsidae quanto em Peripatidae, cujo centro apresenta forma semelhante a uma cratera, com a borda representada por um colar de escamas epidérmicas (Oliveira *et al.,* 2012b e 2015). Estes autores reconhecem formalmente dois tipos: (1) as papilas crateriformes tipo I, pequenas, arredondadas e situadas sobre plicas ventrais; e (2) as papilas crateriformes tipo II, alongadas, ovais na sua base e tipicamente arranjadas em sulcos, como grupos de seis papilas ventrais e ventrolaterais, entre plicas ventrais de pares de pernas consecutivos (Fig. 16).

2.1.1.2.9 Papilas dérmicas

As papilas dérmicas nada mais são que projeções ou protuberâncias presentes nas plicas do integumento (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949), que, embora presentes ao longo de toda a superfície corporal (Nielsen, 2012), têm a sua maior concentração na superfície dorsal do integumento dos onicóforos (Oliveira *et al.,* 2014).

Existem duas classes básicas de papilas dérmicas: (1) as principais ou primárias; e (2) as acessórias ou secundárias. Ambas as classes, possuem a superfície coberta por numerosas células epidérmicas, quitinosas e imbricadas (cônicas ou em forma de escamas), as quais estão geralmente dispostas em níveis sucessivos, sendo que apenas as papilas principais têm cerda sensorial (Oliveira *et al.,* 2010).

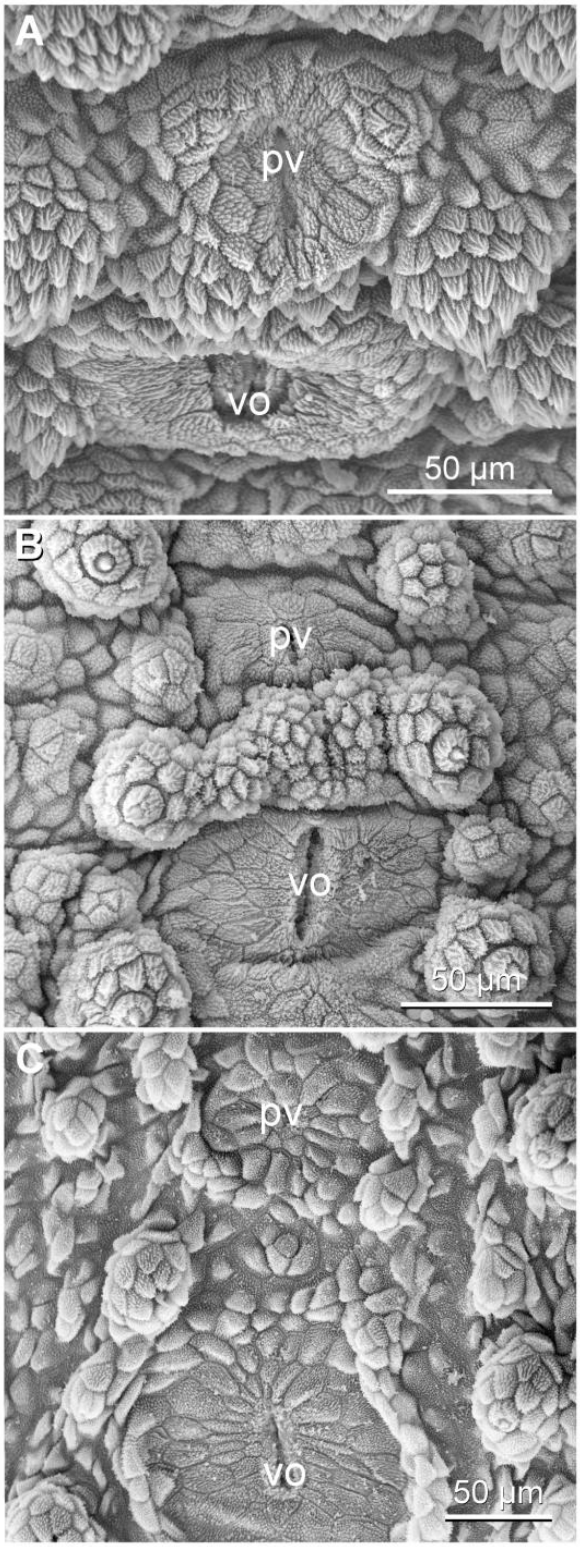



**Figura 15. Órgãos ventrais e preventrais.** Detalhes dos órgãos ventrais e preventrais em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (B); e em *Eoperipatus* sp. (C). Legenda: órgão preventral (pv); e órgão ventral (vo). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

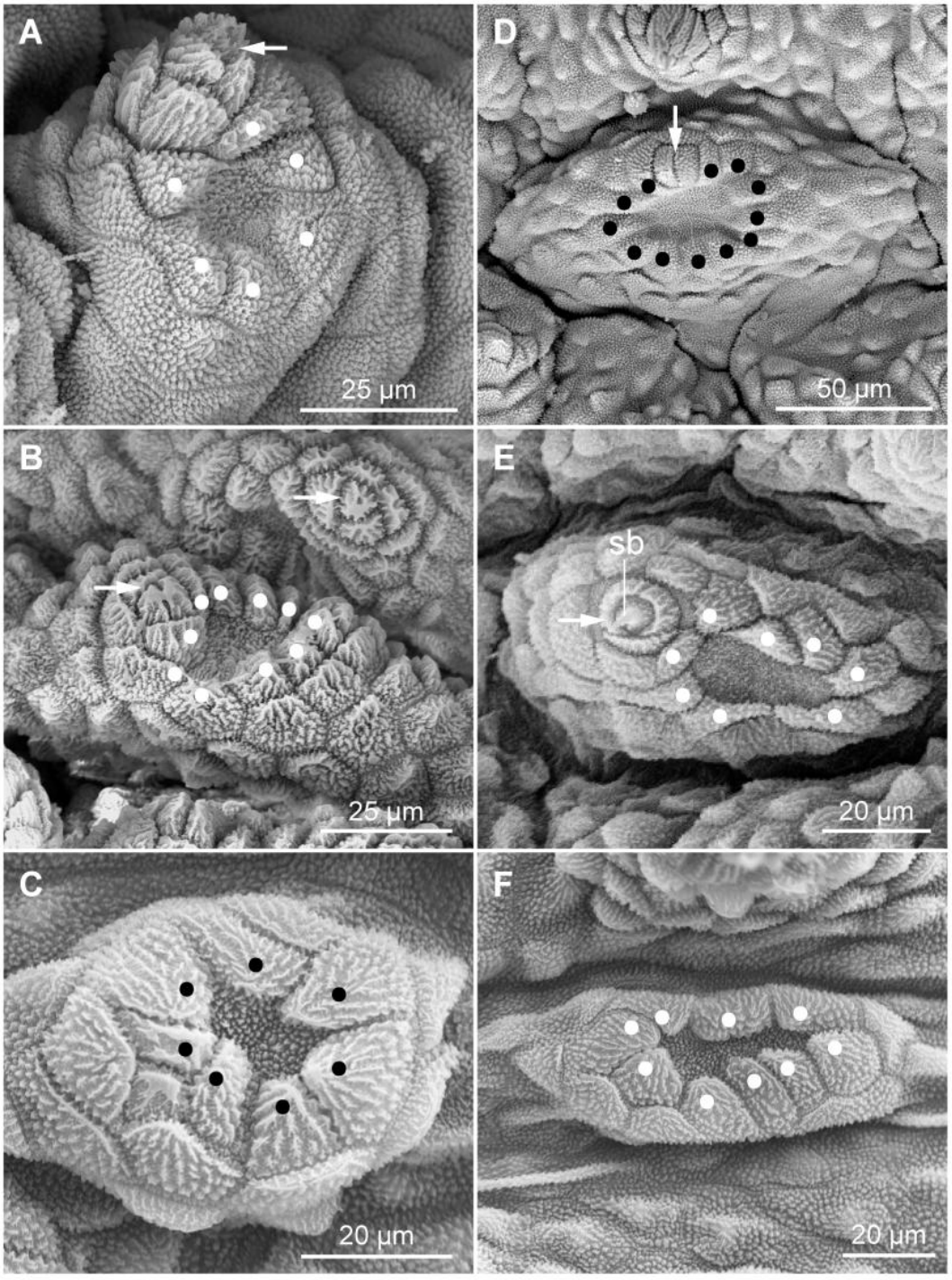



**Figura 16. Papilas crateriformes.** Papilas crateriformes tipo I em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902)(B); e em *Eoperipatus* sp. (C). Papilas crateriformes tipo II em *P. hitoyensis* (D); em *E. biolleyi* (E); e em *Eoperipatus* sp. (F). Pontos brancos e pretos indicam as escamas presentes no colar apical. Observe a ocorrência de porção apical rudimentar nas papilas crateriformes das espécies de Peripatidae neotropicais (Neopatida) (A, B, D e E). Legenda: cerda sensorial (sb). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

Além disso, estas papilas são frequentemente maiores que as papilas acessórias e tendem a possuir, nas espécies de Peripatidae, duas porções diferenciadas e separadas por constricção: (1) a porção apical distal, onde está inserida a cerda sensorial; e (2) a porção basal proximal (Fig. 13) (Oliveira *et al.,* 2010).

As papilas principais têm sua simetria definida com base no arranjo das escamas epidérmicas e na posição da cerda sensorial, podendo ser classificadas em dois grupos: (1) papilas principais assimétricas, com o arranjo irregular das escamas epidérmicas e com a cerda sensorial deslocada do centro da porção apical da papila; e (2) papilas principais simétricas, possuindo um arranjo regular das escamas epidérmicas e a cerda sensorial localizada no centro da porção apical da papila (Oliveira *et al.,* 2012b).

É importante salientar que o aspecto aveludado dos Onychophora ou "vermes de veludo" resulta justamente dessa organização muito particular do integumento, que inclui numerosas plicas, papilas dérmicas e células (escamas) epidérmicas imbricadas e dispostas em níveis subsequentes (Quadro 1) (Oliveira *et al.,* 2010)

2.1.1.2.10 Papilas do pé

As papilas do pé são papilas basais ou distais localizadas em cada pé, e que, mesmo dentro de uma mesma espécie, podem variar quanto ao número e ao arranjo (Read, 1988 a,b; Oliveira *et al.,* 2010). Por isto, segundo Bouvier (1905), é conveniente que, sempre que possível, esse caráter seja analisado em vários pares de pernas de um mesmo espécime (Fig. 17) (Oliveira *et al.,* 2010).

2.1.1.2.11 Papilas em forma de feijão ou papilas reniformes

As papilas em forma de feijão, aqui também denominadas de "papilas reniformes", porquanto não se define um termo técnico consensual em Língua Portuguesa, ocorrem especificamente dentro de uma "bolsa", localizada na superfície dorsal do integumento de cada perna, apenas em espécies de Peripatidae neotropicais (= Neopatida), tendo sua função ainda desconhecida pela Ciência. Cabe ser destacado que cada perna apresenta uma única papila reniforme, nem sempre visualizada (Fig. 18) (Oliveira *et al.,* 2012b).

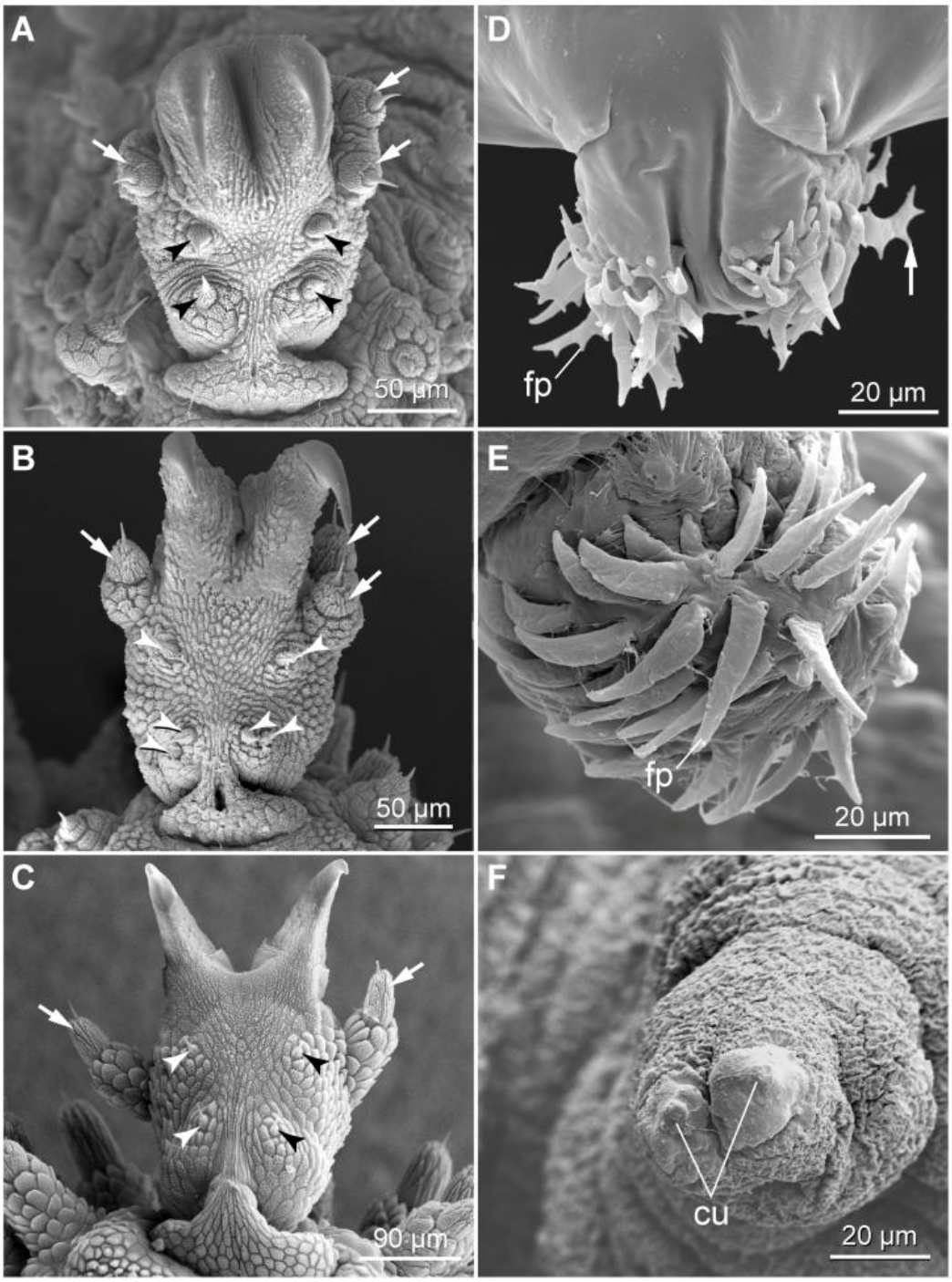



**Figura 17. Porções distais da perna.** Detalhes dos pés em espécimes adultos de *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (B); e em *Eoperipatus* sp. (C), com setas brancas destacando a presença de duas papilas do pé anteriores e outra posterior distal nas espécies neotropicais (A e B) e uma papila do pé anterior e outra posterior em *Eoperipatus* sp. (C) e com setas amarelas apontando para as cerdas das projeções septiformes distal e proximal (A–C). Detalhes dos pés em embriões de *P. hitoyensis* (D); de *E. biolleyi* (E); e de *Eoperipatus* sp. (F). Destaque para a presença de projeções podais embrionárias nas espécies neotropicais, sendo ramificadas em *P. hitoyensis* (D); e simples em *E. biolleyi* (E). Note também a ausência de projeções podais embrionárias nos embriões de *Eoperipatus* sp. (F). Legenda: cutícula embrionária cobrindo as garras (cu); e projeções podais embrionárias (fp). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

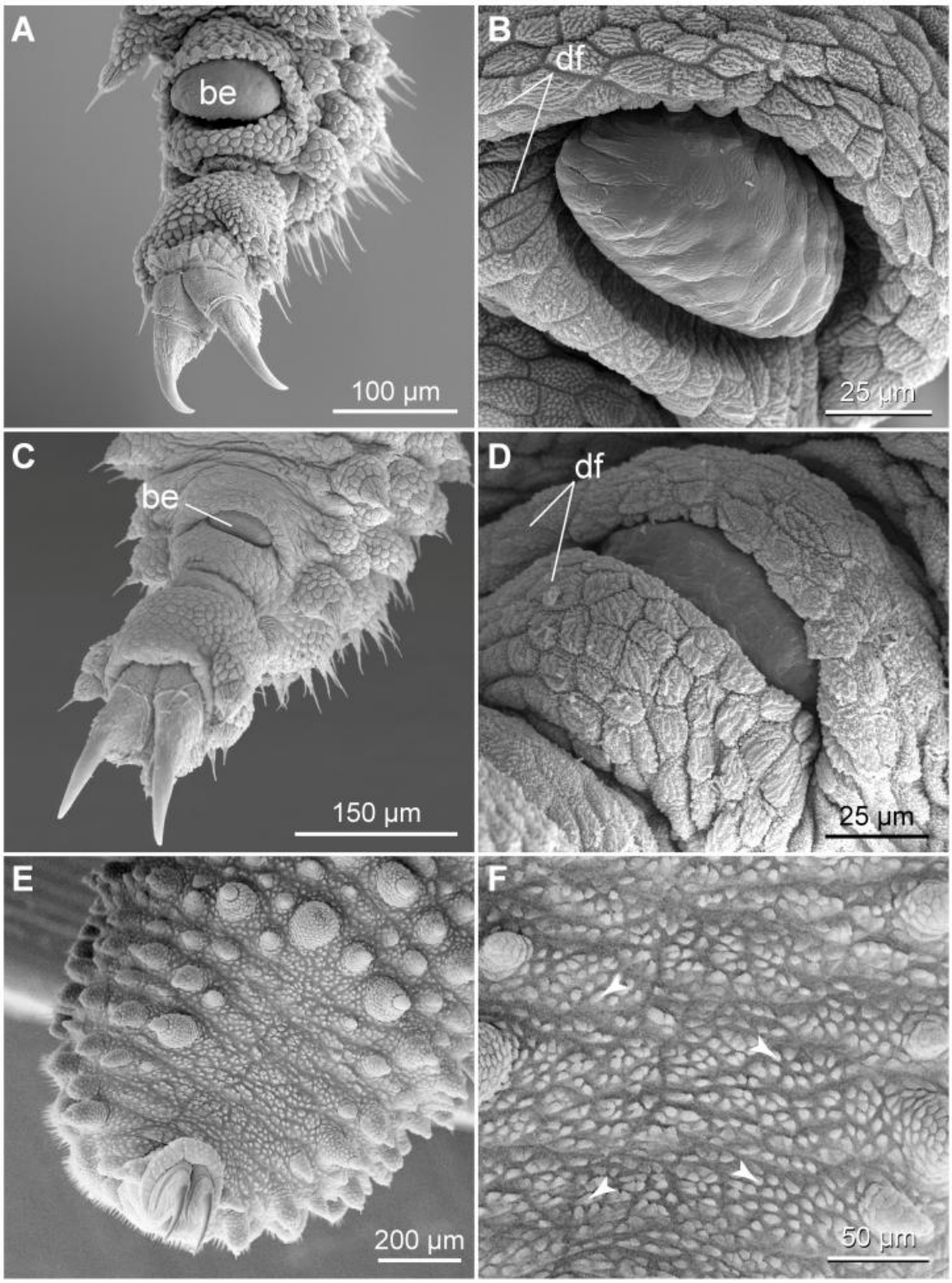



**Figura 18. Estruturas associadas à porção distal das pernas.** Posição e detalhes das papilas "em forma de feijão" ou "reniformes" em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A e B); e em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (C e D). Observe que cada papila reniforme está alojada numa bolsa formada por duas dobras. A área dorsal da perna correspondente em *Eoperipatus* sp. não possui papila reniforme e papilas dérmicas (E), exibindo apenas pequenas escamas epidérmicas granulosas (setas brancas em F). Legenda: dobras dérmicas (df); e "papilas reniformes" (be). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

2.1.1.2.12 Pernas e seus anéis transversos

Os membros locomotores dos Onychophora —também chamados de lobopodes (Read, 1988a) e de oncópodes (Ruhberg & Hamer, 2005)— são apêndices não-articulados que correspondem à projeções laterais da parede do corpo (Marcus, 1937) com diferentes tipos de músculos, que desempenham papéis específicos na locomoção desses animais (Oliveira *et al.,* 2019). Cada perna, exceto aquelas eventualmente atrofiadas dos últimos pares, é formada por duas partes: (1) um eixo proximal em forma de cone obtuso; e (2) um pé distal, muito menor, que exibe um par de garras terminais, protegidas sob dobras do integumento dorsal da perna (Fig. 12) (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949). Estas garras do pé são estruturas divergentes, quitinosas e esclerotizadas (Oliveira & Mayer, 2013), que dão nome aos Onychophora (Grego: *Onychos,* 'garras'; *phoros,* 'portadores') (Quadro 1).

Nas pernas, especificamente no seu eixo proximal, podem ser vistos vários anéis transversais com papilas dérmicas enfileiradas, similares àquelas situadas nas plicas do integumento dorsal do corpo (Oliveira *et al.,* 2010).

2.1.1.2.13 Plicas

As plicas são (micro)anelações dérmicas transversais da parede do corpo em forma de cristas, dobras ou anéis, presentes ao longo de toda a superfície externa do corpo desses animais; elas são cobertas por numerosas papilas dérmicas e são claramente separadas umas das outras por sulcos transversais (Oliveira *et al.,* 2010 e 2014).

Anelações na cutícula da parede do corpo ocorrem não apenas em Onychophora, mas em muitos outros representantes de Ecdysozoa (= animais que sofrem mudas com ecdise, reguladas por hormônios ecdisoesteroides), como Priapulida e Nematoda; assim, é muito provável que o ancestral comum deste grupo já possuísse esse caráter herdável; em contrapartida, Tardigrada e Euarthropoda —também ecdisozoários e considerados mais próximos dos Onychophora que dos outros Ecdysozoa— perderam essas anelações da superfície do corpo (Budd, 2001; Nielsen, 2012; Oliveira *et al.,* 2014).

As plicas estão claramente arranjadas e repetidas em cada segmento ao longo do eixo anteroposterior do corpo dos Onychophora (Oliveira *et al.,* 2012b e 2014), porém com alguns padrões notáveis entre seus dois principais subgrupos: (1) nos Peripatidae,

existe um padrão muito conservado na repetição das plicas —são doze por segmento na maioria das espécies—; enquanto (2) nos Peripatopsidae o número de plicas pode variar de 12 a 18 (Bouvier, 1905; Peck, 1975; Oliveira *et al.,* 2010, 2012b e 2013). Muitas espécies de onicóforos têm também plicas incompletas e/ou anastomosadas, mas que ainda refletem a segmentação do corpo; já a presença de pseudoplicas —anelações que se distinguem das plicas verdadeiras por não exibirem papilas principais, e sim apenas papilas acessórias— é reconhecida apenas para *Plicatoperipatus jamaicensis* (Grabham & Cockerell, 1892), sendo esta a única espécie de Peripatidae que não possui o padrão típico de doze plicas por segmento (Fig. 19) (Oliveira *et al.,* 2014).

Finalmente, é importante se dizer que embora as plicas evidenciem parcialmente a segmentação do corpo dos onicóforos, a cutícula e o integumento, onde as plicas estão situadas, não são atributos que acompanham essa segmentação, pois em seu processo evolutivo perderam os limites com os segmentos do eixo do corpo (Oliveira *et al.,* 2014).

2.1.1.2.14 Projeções podais embrionárias

As projeções podais embrionárias são projeções cuticulares que ocorrem na porção distal das pernas de embriões de Neopatida em estágio de desenvolvimento avançado, e podem ser classificadas quanto à forma e quanto à textura. Quanto à forma podem ser (1) simples; ou (2) ramificadas; quanto à textura podem ser (1) suaves; ou (2) ásperas (Oliveira *et al.,* 2012b). Apesar de sua função ainda não ser confirmada, possivelmente devem facilitar o deslocamento dos filhotes no momento da sua saída do útero das fêmeas (Ivo de Sena Oliveira, 2021, conversa pessoal). A descrição dessas estruturas tem impacto na taxonomia, inclusive na diagnose, das espécies de Neopatida (Fig. 17) (Oliveira *et al.,* 2012b e 2015).

2.1.1.2.15 Projeções septiformes

As projeções septiformes são regiões da superfície ventral das pernas que possuem uma ou mais cerdas sensoriais e que estão comumente dispostas em dois pares por pé: (1) um par distal; e outro (2) proximal (Fig. 17) (Oliveira *et al.,* 2010).

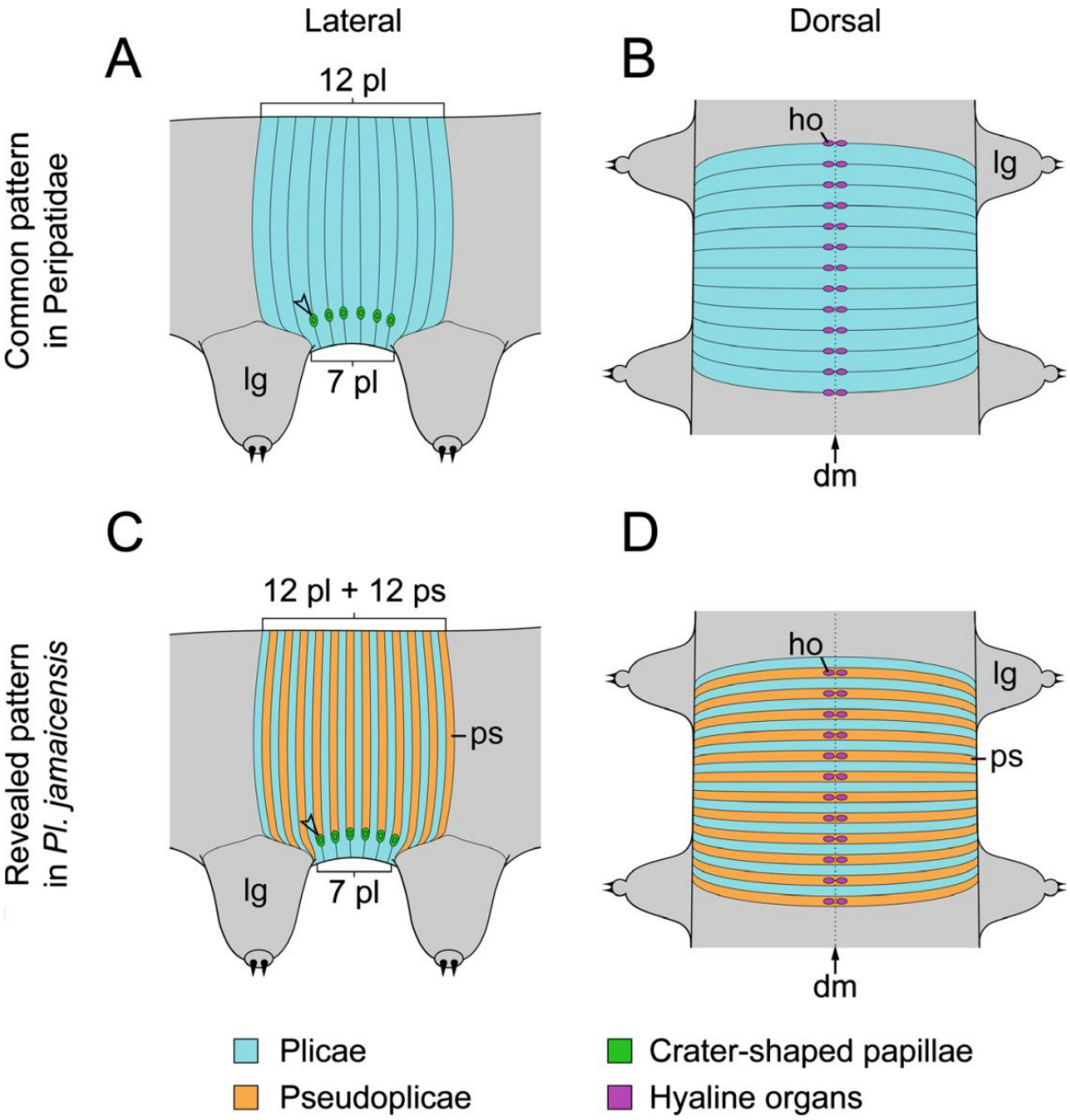



**Figura 19. Diagramas da organização das plicas, órgãos hialinos e papilas crateriformes em *Plicatoperipatus jamaicensis* (Grabham & Cockerell, 1892) e demais espécies de Peripatidae.** Padrão típico de doze plicas verdadeiras encontrado em todas as espécies de Peripatidae (A e B), exceto *P. jamaicensis.* Arranjo das plicas e estruturas associadas em *P. jamaicensis* (C e D). Pontas de setas em A e C indicam as papilas crateriformes. Legenda: linha medianodorsal (dm); órgãos hialinos (ho); pernas (lg); plicas (pl); e pseudoplicas (ps). Fonte: Adaptado de Oliveira *et al.* (2014).

2.1.1.2.16 Sulcos e vesículas coxais

Os sulcos coxais estão situados na superfície ventral da base das pernas e, com exceção daqueles sulcos coxais das pernas do quarto e quinto pares, são responsáveis por alojar o nefróporo (= abertura) dos tubérculos ou órgãos nefridiais; além disso, em algumas espécies de onicóforos, os sulcos coxais também abrigam as vesículas coxais, que são estruturas saculiformes eversíveis ou não (Oliveira *et al.,* 2010).

2.1.1.2.17 Tubérculos e glândulas crurais

Os tubérculos crurais são estruturas papiliformes, presentes frequentemente em machos, e que são responsáveis por abrigar a abertura das glândulas crurais (Oliveira *et al.,* 2010). Estas glândulas são, por sua vez, estruturas especializadas na secreção de feromônios e comuns em machos, tendo a sua abertura na base das pernas (Fig. 20) (Giribet, 2016; Giribet & Edgecombe, 2020b).

2.1.1.2.18 Tubérculos nefridiais

Os tubérculos nefridiais, também chamados de "papilas urinárias" (Oliveira *et al.,* 2010), são estruturas que atuam na eliminação das excretas nitrogenadas, e que se apresentam comumente sob a forma de órgãos nefridiais verdadeiros; porém, em casos específicos, apresentam-se como estruturas modificadas ou vestigiais (Mayer & Koch, 2005). Na sua forma típica, os tubérculos nefridiais possuem a abertura (= nefróporo) situada na base de cada perna; mas há exceções: no 4º e 5º pares de pernas eles se localizam entre os coxins espinhosos, onde se abrem para o exterior (Fig. 12) (Oliveira *et al.,* 2010).

2.1.1.3 Cone e glândulas anais

O cone anal obtuso, diferentemente do tronco vermiforme, constitui-se na menor região do corpo dos onicóforos (Cuénot, 1949). Enquanto a cabeça e o tronco são formados por múltiplos segmentos e apêndices, o cone anal corresponde ao último e único segmento do corpo que não possui qualquer estrutura apendiculada (Mayer *et al.,* 2015a).

Neste cone terminal alojam-se as glândulas anais —estruturas genitais acessórias e pareadas, presentes nos machos (Evans, 1901), que derivam dos órgãos nefridiais do último segmento do corpo (Mayer & Koch, 2005); e que podem se abrir para o exterior de duas formas: (1) por via única; ou (2) por duas vias separadas, sendo esta última a condição da maioria das espécies de Peripatidae (Fig. 20) (Oliveira *et al.,* 2012b).

#### 2.1.1.4 Segmentação do corpo

O aspecto geral do plano corpóreo dos Onychophora é de segmentação homônima, tendo pares de pernas quase idênticos (Giribet, 2016) e um cone anal quase indiferenciado em relação ao tronco vermiforme (Mayer *et al.,* 2015a). Porém, numa análise minuciosa, pode-se dizer que os onicóforos adultos apresentam segmentos sem limites claramente definidos (= segmentação externa críptica) (Quadro 1) (Monge-Najera, 1995), uma vez que o plano corpóreo desses animais resulta, na verdade, de uma mistura formada por dois grupos de estruturas externas e internas, classificadas quanto à segmentação em: (1) estruturas segmentadas externas com arranjo tipicamente metamérico, incluindo-se as pernas, os órgãos ventrais e pré-ventais, os tubérculos crurais e os órgãos nefridiais; além das estruturas segmentadas internas, como os filamentos celulares, associados ao intestino médio, e os somitos embrionários, que formam as cavidades celomáticas; e (2) estruturas não-segmentadas externas,como a cutícula do integumento, e internas, como a musculatura longitudinal (Franke & Mayer, 2014; Oliveira *et al.,* 2014).

### 2.1.2 ASPECTOS SISTEMÁTICOS

Este tópico discorre sobre os principais aspectos sistemáticos —taxonômicos, evolutivos e filogenéticos—, que permeiam os 195 anos da História da Classificação dos onicóforos (ou “perípatos” *Lato Sensu*), desde 1826 (ano da primeira descrição científica formal de uma espécie do grupo) até os dias atuais, enfatizando-se as dificuldades de se lidar com sua identificação, principalmente nos níveis de gênero e de espécie.

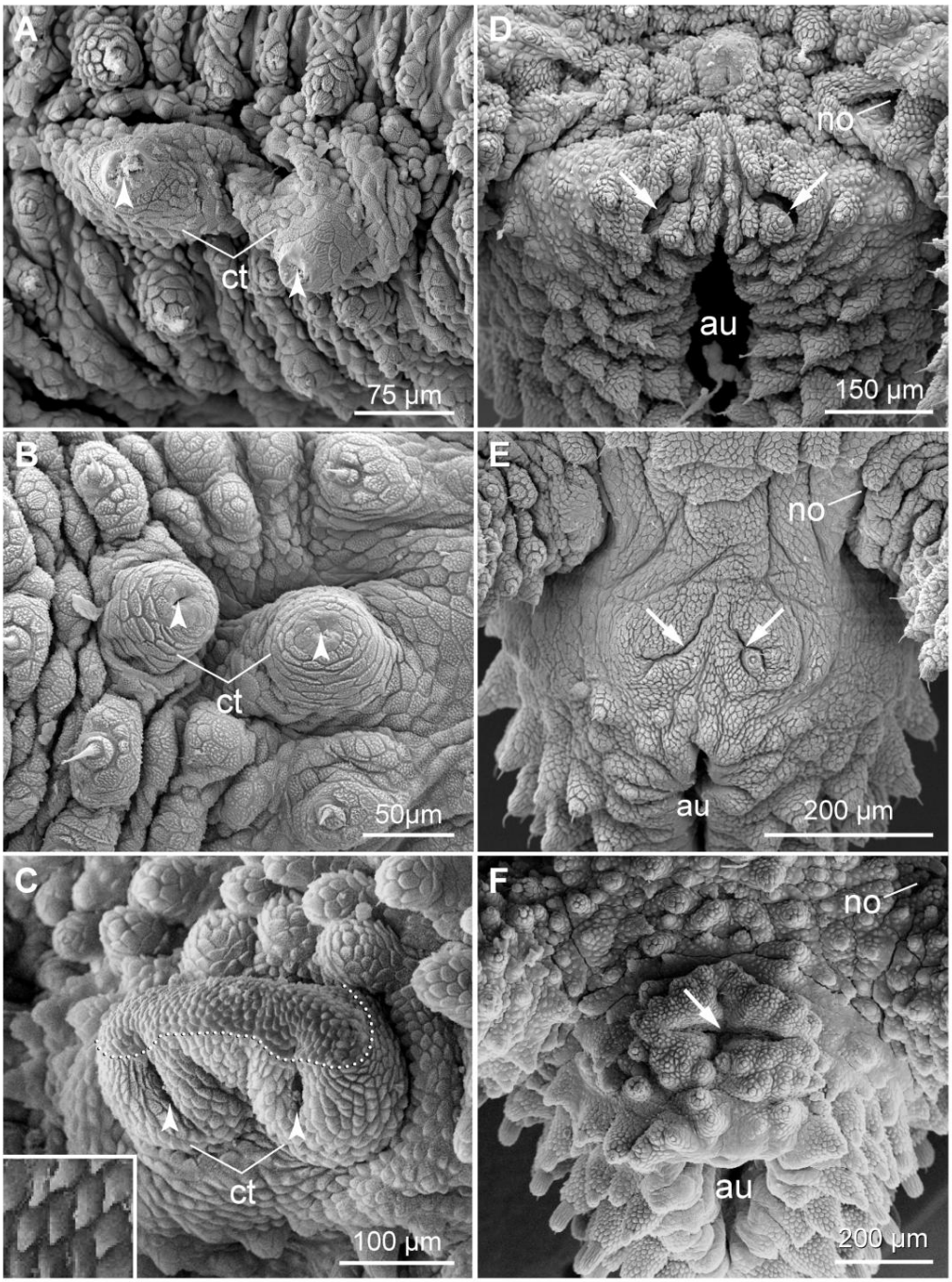



**Figura 20. Estruturas reprodutivas dos machos.** Tubérculos crurais em *Principapillatus hitoyensis* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Weck-Heimann, Monge-Nájera, Morera-Brenes & Mayer, 2012b (A); em *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902) (B); e em *Eoperipatus* sp. (C). Note que os tubérculos crurais estão separados e possuem ápices suaves nas espécies neotropicais (A e B), enquanto que em *Eoperipatus* sp. os ápices estão interligados por dobra dérmica e cobertos completamente por escamas epidérmicas (C). Pontas de setas indicam a abertura das glândulas crurais (A–C). Linhas pontilhadas em C demarcam a porção anterior do complexo crural de *Eoperipatus* sp., a qual é coberta por escamas epidérmicas modificadas (detalhes na inserção do retângulo). Setas indicam detalhes da região do corpo associada à abertura das glândulas anais em *P. hitoyensis* (D);em *E. biolleyi* (E); e em *Eoperipatus* sp. (F). Observe a ocorrência de duas aberturas separadas, em forma de fenda, nas espécies neotropicais (D e E), enquanto que em *Eoperipatus* sp., existe uma única abertura cruciforme, situada num coxim especializado (F). Legenda: abertura nefridial (no); ânus (au); e tubérculo crural (ct). Fonte: Oliveira *et al.* (2012b).

### 2.1.2.1 Panorama histórico da classificação dos onicóforos (1826–2021)

Onychophora Grube, 1853 compreende um clado muito peculiar, atualmente alocado na categoria taxonômica de filo, estando, portanto, separado dos outros *taxa* desta categoria que compõem o grande Reino dos Animais (= Animalia; por vezes, também chamado de "Metazoa") (Nielsen, 2012; Oliveira *et al.,* 2012a; Mayer & Oliveira, 2013).

Se hoje a validade taxonômica dos Onychophora como um grupo com identidade e história evolutiva próprias não é mais foco de debate, devido ao seu monofiletismo suportado tanto por dados morfológicos (Monge-Najera, 1995; Ax, 2000; Nielsen, 2012) quanto por dados moleculares (Brusca & Giribet, 2016), é importante deixar-se claro que nem sempre foi assim. Durante muitas décadas os zoólogos debateram sobre qual seria a taxonomia mais adequada para esses animais (Bouvier, 1905), especificamente, os zoólogos do Séc. XIX e do início do Séc. XX que faziam os seguintes questionamentos: (1) se os onicóforos deveriam ser incluídos em algum táxon previamente descrito; ou (2) se o mais adequado seria alocá-los num novo táxon. Além disso, também não havia consenso sobre a posição sistemática dos onicóforos, incluindo, consequentemente, as suas prováveis relações (ou hipóteses) de parentesco com outros grupos de animais, à luz de perspectivas evolutivas (Bouvier, 1905).

Os tópicos subsequentes apresentam um Panorama Histórico da Classificação dos Onychophora, enfatizando-se: (1) as principais nomenclaturas taxonômicas atribuídas a esses animais; (2) as hipóteses formuladas sobre o parentesco evolutivo (e filogenético) entre onicóforose outros grupos zoológicos; e (3) os tratamentos taxonômicos voltados à identificação dos seus gêneros e espécies, principalmente na Região Neotropical.

#### 2.1.2.1.1 Nomenclaturas taxonômicas atribuídas aos onicóforos ("perípatos" *Lato Sensu*)

Tradicionalmente, a História da Taxonomia dos animais que hoje são reconhecidos como onicóforos, ou "vermes de veludo", teve seu início no ano de 1826, quando o naturalista britânico Lansdown Guilding estabeleceu o gênero *Peripatus,* um táxon válido até hoje e que naqueles tempos era monotípico, tendo *Peripatus juliformis* Guilding, 1826 —o primeiro onicóforo formalmente descrito— como a única espécie conhecida (Guilding, 1826; Bouvier, 1905).

Embora o ano de 1826 seja considerado, por motivos de precisão científica, como sendo o início da fascinante História da Classificação dos Onychophora, Gervais (1838) aponta para evidências histórias que indicam que a existência desses animais já era do conhecimento de uns poucos zoólogos viajantes, como John Edward Gray, Hans Sloane, George Kearsley Shaw e William Elford Leach:

> O grupo de animais a ser discutido aqui não é conhecido há muito tempo pelos naturalistas. Devemos sua distinção ao Sr. Lansdown Guilding, que o caracterizou em um trabalho sobre moluscos das ilhas do Caribe. Embora ele tenha sido o primeiro a torná-lo conhecido, e o nome de *Peripatus* imposto por ele deva ser adotado, parece que aprendemos com o Sr. J. E. Gray, que Sloane, durante sua excursão à Jamaica, já havia obtido essa espécie. O exemplar que fazia parte da coleção de Sloane e que está atualmente no Museu Britânico, em Londres, teria recebido de Shaw o nome inédito de *Nereis pedata,* e Leach teria feito dele um gênero muito particular com o nome de *Hunara* [*H. shavianum*], que também não foi publicado (Gervais, 1838, em tradução livre[1]).

Esse relato de Gervais é muito interessante do ponto de vista histórico, pois além de (1) alertar para a possibilidade de alguns Onychophora já serem conhecidos antes da descrição formal de Guilding, também (2) indica uma tendência taxonômica muito forte, que vigorou especialmente entre os primeiros taxonomistas de perípatos: a de incluí-los no grupo dos vermes anelídeos (Annelida Lamarck, 1809).

Dessa forma, *Nereis pedata* e *Hunara shavianum,* ambos táxons não-válidos e não-publicados, seriam nomes dados às supostas novas espécies de "Polychaeta" (Annelida), sendo que, na realidade, deveriam ser onicóforos coletados antes da viagem de Guilding às Antilhas. Feita essa ressalva ao relato de Gervais (1838), segue descrito um breve, porém relevante, panorama histórico e oficialmente reconhecido, tratando da classificação dos "perípatos" *Lato Sensu* ou Onychophora.

**Ano 1826 — Primeiro registro científico de um perípato.** Guilding (1826) descreveu *Peripatus juliformis* a partir da análise da morfologia externa de um único exemplar, que foi por ele coletado nas Antilhas, precisamente na Ilha de São Vicente. A

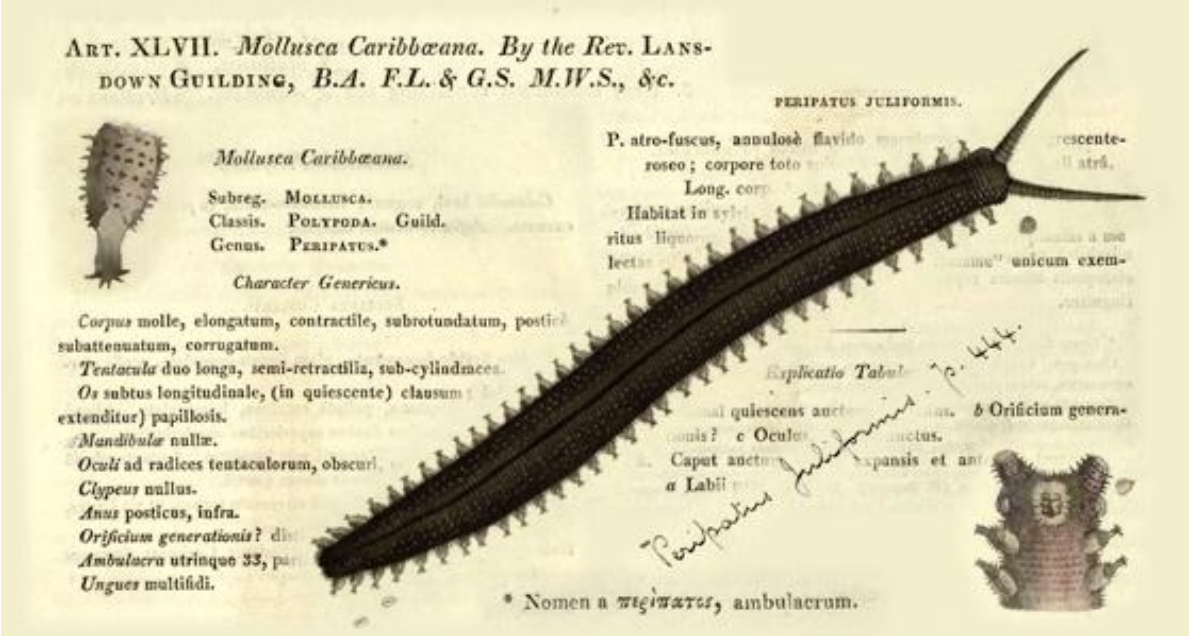
[1]Original em língua francesa: "Le groupe d'animaux dont Il va être question n'est pás connu depuis long-temps des naturalistes. On em doit la distinction à M. Guilding qui l'a caractérisé dans um travail sur lês Mollusques des ilês Caraïbes. Quoiqu'il l'ait fait connaitre le premier, et que le nom de *Peripatus* qu'il lui impose doive être adopté, Il parait d'après ce que nous apprend M. J. E. Gray, que Sloane, pendant son excursion à la Jamaïque, s'était déjà procure l'espèce sur laquelle Il repose. Le sujet qui Il a fait partie de la collection de Sloane et qui est actuellement au British museum, à Londres, aurait reçu de Shaw le nom inédit de *Nereis pedata,* et Leach en aurait fait um genre tout particulier sous la dénomination de *Hunara shavianum* également restée manuscrite." (Gervais,1838).

visão de Guilding sobre *Peripatus* era um tanto quanto excêntrica (Bouvier, 1905), pois para ele, o animal recém-descoberto tratava-se de um molusco estranho e paradoxal, que exibia simultaneamente atributos de lesmas (Mollusca: Gastropoda) e de *"polypus"* (um nome antigo para moluscos da classe Cephalopoda) (Guilding, 1826). O corpo alongado com um ânus ínfero-posterior seria um caráter em comum entre *Peripatus* e as lesmas, enquanto que as antenas (erroneamente descritas como sendo um par de tentáculos cefálicos, semi-retráteis e subcilíndricos) seriam uma estrutura parecida com os tentáculos dos cefalópodes; em outras palavras, Guilding (1826) enxergava algum tipo de relação (não deixando claro se evolutiva ou não) entre os perípatos e os moluscos, o que é bastante intrigante, considerando que são animais tão diferentes em diversos aspectos, incluindo os morfológicos.

O gênero *Peripatus* e a sua espécie *P. juliformis* não foram alocados em nenhuma das classes tradicionais do filo Mollusca (Bouvier, 1905). Ao invés disso, Guilding (1826) preferiu criar uma nova classe de moluscos para abrigar exclusivamente esse gênero e espécie: Polypoda (Grego: *Poly,* "muitas"; *podos,* "pernas") (Fig. 21). Portanto, *Peripatus,* enquanto "novo molusco", diferenciava-se dos demais por exibir muitos pares de pernas locomotoras, chamadas de *"ambulacra"* por Guilding (1826). Assim, Polypoda assumiu posição hierárquica equivalente a das demais classes de Mollusca (Bouvier, 1905).

É relevante se esclarecer desde agora que nos 27 anos que se sucederam ao estudo de Guilding (1826) nenhum perípato foi chamado também de "onicóforo", visto que Onychophora só viria a ser estabelecido como táxon anos mais tarde por iniciativa do taxonomista Adolph Edwards Grube (1853).

**Ano 1833 — Família dos Peripatianos.** A classe Polypoda não adquiriu apoio de outros taxonomistas de perípatos (Bouvier, 1905). Na época, foi considerado que esse táxon não conferiu identidade própria aos perípatos, pois o seu nome foi idealizado com base na terminologia tradicional das classes de Mollusca e, além disso, trazia consigo um significado quase idêntico ao apresentado por MyriapodaLatreille, 1802 (Grego: *Myriad,* "dez mil"; *podos,* "pernas"), um táxon mais tradicional e que já estava bem estabelecido entre os zoólogos da comunidade científica da época (Bouvier, 1905).


ART. XLVII. *Mollusca Caribbæana.* By the Rev. LANSDOWN GUILDING, *B.A. F.L. & G.S. M.W.S., &c.*

*Mollusca Caribbæana.*

Subreg. MOLLUSCA.
Classis. POLYPODA. Guild.
Genus. PERIPATUS.*

*Character Genericus.*

*Corpus* molle, elongatum, contractile, subrotundatum, posti… subattenuatum, corrugatum.
*Tentacula* duo longa, semi-retractilia, sub-cylindrace…
*Os* subtus longitudinale, (in quiescente) clausum … extenditur) papillosis.
*Mandibulæ* nullæ.
*Oculi* ad radices tentaculorum, obscuri…
*Clypeus* nullus.
*Anus* posticus, infra.
*Orificium generationis?* di…
*Ambulacra* utrinque 33, pa…
*Ungues* multifidi.

PERIPATUS JULIFORMIS.

P. atro-fuscus, annulosè flavido … escente-roseo; corpore toto … atrd.
Long. corp…
Habitat in sy…
ritus ligno…
lect… unicum exem-

*Explicatio Tabul…*

… quiescens auct… … b Orificium genera-
…onis? c Ocul… …ctus.
Caput auct… …pansis et an…
a Labii…

Peripatus

* Nomen a περίπατος, ambulacrum.

**Figura 21. Colagem da descrição original de *Peripatus juliformis* Guilding, 1826.** Trata-se da primeira espécie de Onychophora formalmente descrita e que foi incluída inicialmente na classe Polypoda, dentro do grupo dos Mollusca. Fonte: Oliveira *et al.* (2021b).

Audouin e Milne-Edwards (1833) resolveram então retirar o gênero *Peripatus* do filo Mollusca e, buscando estabelecer uma taxonomia mais adequada, passaram a incluí-lo numa nova família (= *Peripátiens* ou "Peripatianos"), alocada no grupo dos "vermes segmentados" (formalmente, o filo Annelida), sendo pioneiros na corrente taxonômica que defendia uma ligação entre anelídeos e onicóforos (Bouvier, 1905).

**Ano 1837 — Estabelecimento da classe Malacopoda.** Os perípatos atraíam cada vez mais a atenção dos taxonomistas da época devido à sua morfologia intrigante e à sua raridade, fazendo com que cada estudioso que tivesse a rara oportunidade de estudá-los propusesse uma nova taxonomia para esses animais (Bouvier, 1905). De Blainville não foi exceção: segundo Gervais (1837) esse zoólogo criou a classe Malacopoda para alojar os perípatos, considerados por ele como intermediários entre os anelídeos "quetópodes" (sinônimo de "Polychaeta") e os miriápodes. Zoólogos como Gervais (1838), Blanchard (1847 e 1849), Kingsley (1894), Pocock (1894) e du Bois-Reymond Marcus (1952) aceitaram, pelo menos inicialmente, a classe Malacopoda, demonstrando que esse táxon teve maior aceitação científica do que os propostos anteriormente (Bouvier, 1905).

**Ano 1842 — Criação do grupo Pleuroneura.** Milne-Edwards (1842) criou um novo grupo chamado Pleuroneura, definido pela presença de cordões nervosos laterais, para abrigar perípatos; contudo, essa proposta taxonômica não avançou, permanecendo quase despercebida desde a sua proposição (Bouvier, 1905).

**Ano 1848 — Garras terminais: uma diagnose para os perípatos.** Desde a descrição original de Guilding em 1826 nenhum taxonomista havia conseguido propor um caráter morfológico capaz de distinguir os perípatos dos outros animais (Bouvier, 1905). Coube a Jean Louis Armand De Quatrefages de Bréau (De Quatrefages, 1848) o pioneirismo de fazê-lo: as garras distais das pernas, que até então eram consideradas cerdas como àquelas dos anelídeos, foram reconhecidas como um caráter diagnóstico e exclusivo dos perípatos (Bouvier, 1905).

**Ano 1853 — Criação e estabelecimento do táxon Onychophora.** Neste momento crucial da história taxonômica dos perípatos, o zoólogo alemão Adolph Edwards Grube criou um novo táxon para alojar tais animais —Onychophora (Grego: *Onychos,* "garras", *phoros,* "portadores") (Grube, 1853), mostrando claramente (1) a influência recebida do estudo de DeQuatrefages e (2) a importância das garras das pernas como peculiaridade dos perípatos (Bouvier, 1905). Ainda segundo Bouvier (1905) o reconhecimento desse caráter proposto por De Quatrefages (1848) como diagnose para Onychophora também foi crucial para evidenciar que, embora os perípatos compartilhem alguns atributos com os anelídeos, eles também possuem atributos em comum com os (eu)artrópodes.

A nomenclatura de Onychophora caiu no gosto de muitos zoólogos, como Saint-Rémy (1889), Purcell (1897 e 1900), Willey (1898), Sänger (1900), Evans (1901e 1903), Dendy (1902) e outros, incluindo o próprio Bouvier, autor de um dos principais estudos sobre os onicóforos, intitulado *"Monographie des Onychophores"* (1905), que é citado até hoje na literatura especializada (Oliveira *et al.,* 2010, 2012a e 2012b).

As únicas alternativas taxonômicas a Onychophora, que também obtiveram certa projeção à época, foram as nomenclaturas, quase idênticas, de (1) Prototracheata, e de (2) Protracheata (Bouvier, 1905). Ainda segundo esse mesmo autor, alguns zoólogos defenderam exclusivamente o uso do termo Onychophora; outros optaram pelo uso de Prototracheata ou de Protracheata, enquanto que outros empregaram indiferentemente

algumas dessas nomenclaturas; houve também quem se opusesse a todos esses novos termos, preferindo táxons mais antigos como Malacopoda.

Porém,o termo Onychophora foi —mais que qualquer outro que lhe antecedeu ou sucedeu—, o favorecido pela maioria dos zoólogos desde o ano de 1826 (Bouvier, 1905), quando os perípatos foram descritos pela primeira vez por Guilding (1826), tendo a sua validade taxonômica mantida e não mais questionada até hoje (Mayer & Oliveira, 2013).

2.1.2.1.2 Posicionamento sistemático dos onicóforos ("perípatos" *Lato Sensu*)

Simultaneamente às discussões sobre qual táxon seria o mais adequado para agrupar os onicóforos, os zoólogos também se dedicaram à investigação das afinidades sistemáticas e dos parentescos evolutivos[2] desses animais tão enigmáticos (Bouvier, 1905).

Notavelmente, três correntes sistemáticas principais concentraram as discussões sobre o posicionamento dos onicóforos na "árvore da vida": (1) a primeira, defendia um parentesco evolutivo entre Onychophora e Annelida; (2) a segunda, entre os primeiros e os Euarthropoda; e, finalmente, (3) a terceira corrente, mais numerosa e duradoura, que sustentava uma ligação evolutiva entre esses três grupos (Bouvier, 1905).

**Parentesco com Annelida.** Na visão de vários zoólogos, Onychophoraera uma linhagem de animais relacionada intimamente ao filo Annelida Lamarck, 1809 (Bouvier, 1905). Gray (1831) defendia que os onicóforos eram anelídeos que tinham lugar entre os nereidídeos (Polychaeta: Nereididae) e as minhocas (Oligochaeta).

Audouin e Milne-Edwards (1833), Milne-Edwards (1842) e Boas (1898) também defendiam essa idéia, porém este último autor especificava que os onicóforos deveriam ser vistos como anelídeos terrestres modificados, sem qualquer relação evolutiva com o grupo dos euartrópodes. Talvez a posição mais intrigante tenha sido a do próprio Grube (1853), pois ao mesmo tempo em quereconhecia que os onicóforos não tinham cerdas como os Annelida, mas sim garras distais esclerotizadas como os Euarthropoda, também

[2]É importante ter-se em mente que muitos dos debates iniciais sobre a sistemática dos Onychophora ocorreram num contexto histórico em que as ideias evolutivas não estavam ainda consolidadas no meio científico. Por isso, nem todos os pioneiros nos estudos com esse grupo discorreram sobre seus prováveis parentescos e posicionamento sistemático, optando por realizar uma taxonomia mais descritiva e menos inferencial. Ainda assim, vários zoólogos avançaram nas suas análises sistemáticas, propondo hipóteses de parentesco evolutivo entre os onicóforos e outros animais.

continuou a defender essa corrente mais antiga,na qual os onicóforos eram anelídeos. Para Grube, a importância dos Onychophora dentro dos anelídeos deveria ser a mesma das sanguessugas. Seguindo hipótese parecida, Schneider (1864 e 1885) *apud* Bouvier (1905), defendia que Onychophora era um grupo especial dentro de Platyhelminthes, com lugar entre as sanguessugas (Hirudinoidea) e os cestóides, e sem qualquer relação clara de parentesco com os euartrópodes.

**Parentesco com Euarthropoda.** Outros autores, como Sedgwick (1888), eram partidários da corrente que defendia que os onicóforos não eram anelídeos e deveriam ser posicionados junto com os euartrópodes (Bouvier, 1905).

**Parentesco com Annelida e Euarthropoda.** Uma terceira corrente sistemática mais duradoura e não excludente reconhecia o compartilhamento de semelhanças entre esses três táxons: Annelida, Onychophora e Euarthropoda (Bouvier, 1905). Wiegmann (1837) e De Blainville (1837) *apud* Gervais (1838) e próprio Gervais (1838) foram os pioneiros em defender a ideia de que os onicóforos eram vermes anelados que estabeleciam uma transição para os miriápodes. Posteriormente, De Blainville (1840) *apud* Bouvier (1905) alojou os onicóforos (formalmente Classe Malacopoda) no grande grupo dos Entomozoaria, especificamente entre os "Malentomopoda" (quítons, hoje incluídos na classe Polyplacophora) e a classe "Apoda", que incluía planárias, tênias e sanguessugas.

De Quatrefages (1848), ao reconhecer que os onicóforos não tinham cerdas verdadeiras como os anelídeos, mas garras esclerotizadas como a dos euartrópodes, removeu-os do grupo dos Annelida e passou a incluí-los num grupo informal com "gêneros e espécies erroneamente colocados entre os anelídeos" e, posteriormente, acatou Gervais ao aproximá-los de Myriapoda (Bouvier, 1905).

No entanto, a hipótese de parentesco mais longeva que unia anelídeos, onicóforos e euartrópodes ficou conhecida como "Articulata". Essa foi proposta por Cuvier (1812) e não incluía originalmente os onicóforos, pela simples razão de que esses organismos não haviam sido descritos pela formalmente pela Ciência, o que, como já descrito, só viria a acontecer anos mais tarde com o estudo de Guilding (1826).

A ideia por trás da hipótese "Articulata" era unir anelídeos e euartrópodes num grupo natural, devido à presença de homologia seriada (= metameria), compartilhada por ambos, defendendo, assim, a tendência evolutiva na qual teria havido a modificação

de um plano corpóreo vermiforme segmentado, como o visto nos Annelida, em direção ao plano corpóreo segmentado multiarticulado, presente nos Euarthropoda (Wheeler *et al.,* 2004). Posteriormente, os onicóforos foram descobertos e passaram a ser vistos por vários zoólogos como um "elo perdido" entre Annelida e Euarthropoda, sendo incluídos como uma linhagem intermediária no grande grupo Articulata (Mayer, 2006).

**Filogenia atual dos Onychophora.** Depois de décadas de estudos suportando o tradicional grupodos "Articulata", uma nova hipótese filogenética antagônica, conhecida como Ecdysozoa (Grego: *ékdysis,* "muda"; *zōon,* "animais") e proposta em 1997, causou uma grande revolução na filogenia dos invertebrados (Aguinaldo *et al.,* 1997; Giribet, 2003; Wheeler *et al.,* 2004; Mayer, 2006). O clado Ecdysozoa, suportado primariamente por dados moleculares obtidos a partir de análises de um único gene (18S RNAr), passou a reunir animais com planos corpóreos muito distintos em vários aspectos, porém tendo como principal característica em comum o fato de passarem, ao longo do ciclo de vida, por processos de muda com ecdises, regulados pela ação de hormônios ecdisoesteroides (Guil & Giribet, 2014). Embora a validade de Ecdysozoa tenha sido questionada nos anos seguintes à sua proposição, este clado é atualmente muito bem estabelecido e aceito pela maioria dos zoólogos, refutando a antiga Hipótese de "Articulata" (Guil & Giribet, 2014).

Ecdysozoa é formado por três linhagens principais: (1) Panarthropoda, incluindo os Tardigrada, Onychophora e Euarthropoda; (2) Nematoida, formada pelos Nematoda e Nematomorpha; e (3) Scalidophora, que abrange os Kinorhyncha, Priapulida e Loricifera (Brusca *et al.,* 2016; Giribet & Edgecombe, 2020a).

As relações filogenéticas entre esses subgrupos ainda são incertas, sendo que o monofiletismo da linhagem Panarthropoda está bem sustentado, tanto por dados moleculares quanto por dados morfológicos, e seus representantes compartilham as seis sinapomorfias seguintes: (1) cutícula com α-quitina e proteínas; (2) apêndices pareados com pelo menos uma garra terminal; (3) coração dorsal com um par de ostíolos por segmento; (4) metanefrídios modificados com sáculos e órgãos sensoriais característicos (= sensilas); (5) apêndices locomotores modificados para a tomada de alimento na extremidade anterior do corpo; e (6) perda dos sacos celomáticos durante o desenvolvimento embrionário (Hormiga & Chávez, 2014).

Nesse contexto, a segmentação do corpo que justificava a reunião dos Annelida, Onychophora e Euarthropoda em "Articulata" não é mais vista como homologia, mas sim como homoplasia, tendo surgido várias vezes e independentemente em grupos distintos de invertebrados (Wheeler *et al.,* 2004).

Annelida é atualmente uma das várias linhagens que compõem o clado Spiralia, considerado grupo-irmão dos Ecdysozoa, e, dessa forma, não poderia estar mais distante dos onicóforos e euartrópodes (Brusca *et al.,* 2016). Em outras palavras, a ideia de uma suposta "progressão evolutiva" do estado vermiforme do corpo de Annelida até o estado multiarticulado do corpo dos Euarthropoda, tendo os Onychophora como uma linhagem intermediária, não é mais aceita universalmente (Wheeler *et al.,* 2004).

Assim, grande parte dos caracteres em comum compartilhados entre anelídeos, onicóforos e euartrópodessão agora vistos como convergências evolutivas (Ruppert*et al.,* 2005). Por outro lado, Onychophora e Euarthropoda permanecem muito próximos evolutivamente, fazendo parte da grande linhagem dos Panarthropoda, juntamente com os Tardigrada (Fig. 22) (Brusca & Giribet, 2016).

2.1.2.1.3 Determinação das espécies de onicóforos ("perípatos" *Lato Sensu*)

Como destacado ao longo deste panorama histórico, a sistemática dos Onychophora foi sempre marcada por conflitos e inseguranças. As dificuldades são ainda maiores quando se trata da sistemática de Peripatidae do Neotrópico (= Neopatida), pois neste subgrupo a morfologia tende a ser mais uniforme que a dos Peripatopsidae (Peck, 1975), gerando uma maior dificuldade na formulação de caracteres diagnósticos mais precisos, capazes de facilitar a identificação das diferentes espécies (Read, 1988a).

Além disso, a sistemática dos Onychophora é tradicionalmente fundamentada na descrição de caracteres da superfície dorsal do integumento externo do corpo, pois, com exceção de certas espécies de Peripatopsidae, a morfologia interna do corpo parece ser ainda mais uniforme, de modo que poucas variações anatômicas nos caracteres internos possuem importância taxonômica realmente contundente (Reid, 1996).

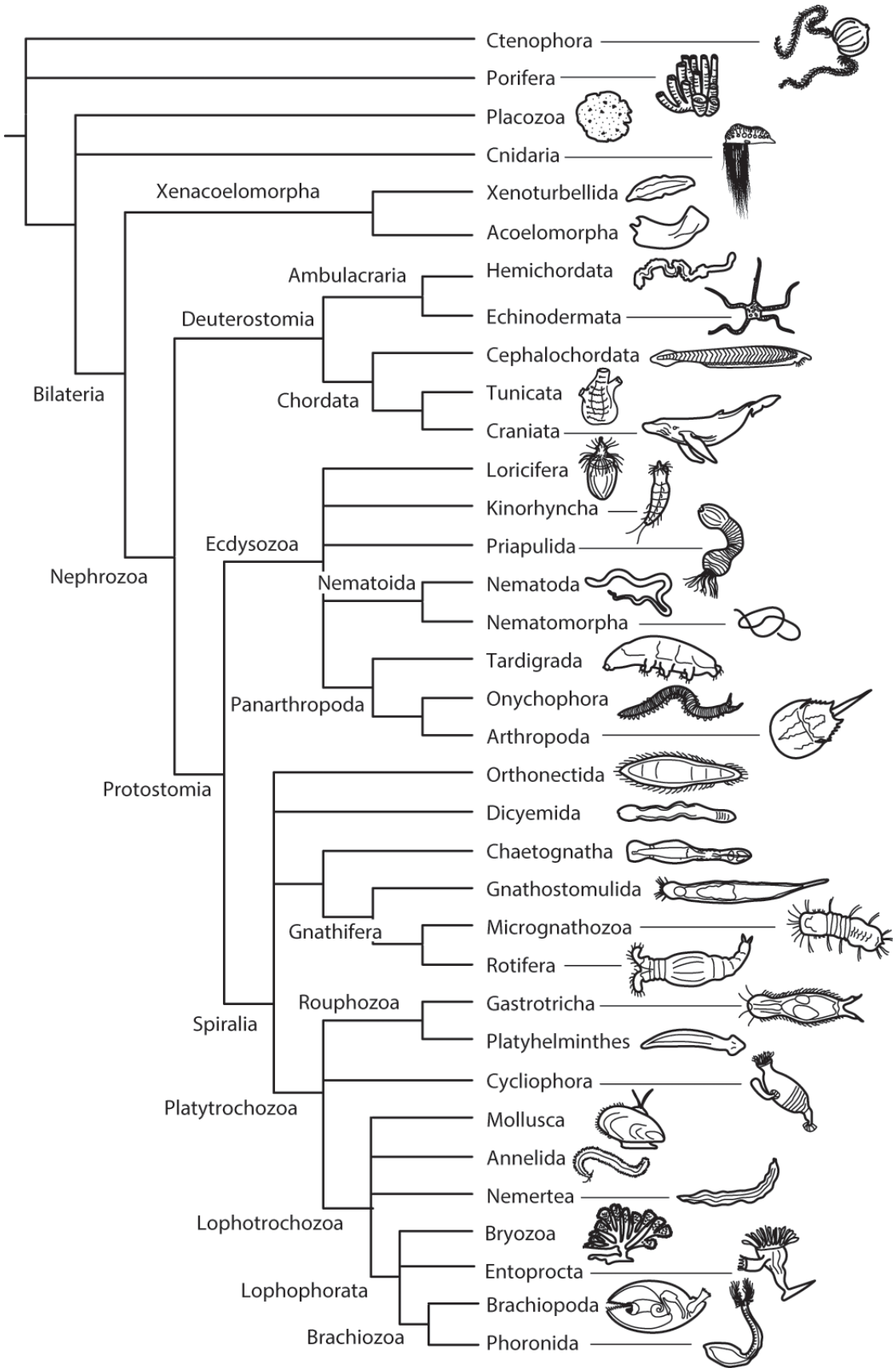



**Figura 22. Filogenia atualizada do Reino Animal, com as hipóteses de parentesco consideradas mais consensuais na literatura.** Os filos estão representados nos terminais, enquanto que os grandes clados estão indicados nos nós. Fonte: Giribet & Edgecombe (2020a).

Há alguns anos atrás, Oliveira *et al.* (2012b) trouxeram relevantes contribuições aos estudos com Onychophora quando lançaram as bases para o desenvolvimento duma nova corrente sistemática, na qual defendem a realização de análises morfológicas mais amplas, abrangendo toda a superfície externa do corpo do animal. Dessa forma, além dos caracteres tradicionais do dorso, também deveriam ser analisados caracteres relevantes localizados ao longo das superfícies ventral, lateral e dorsal do integumento, e que foram historicamente negligenciados nos estudos taxonômicos do passado.

Além dessas análises morfológicas mais amplas, usando métodos de microscopia eletrônica de varredura (MEV), análises moleculares, com dados de genes mitocondriais e nucleares, também podem ser de grande utilidade para a sistemática dos Onychophora (Oliveira *et al.,* 2012b, 2015, 2016 e 2018). Os fragmentos gênicos analisados com maior frequência nos estudos sistemáticos (taxonômicos e filogenéticos) com os Onychophora pertencem a quatro genes principais: (1) Citocromo C Oxidase Subunidade I (COI); (2) 12S RNAr; (3) 16S RNAr; e (4) 18S RNAr, sendo que os dois primeiros são mais usados para a identificação de espécies, e, os dois últimos, mais utilizados para inferir relações filogenéticas interespecíficas (Lacorte *et al.,* 2011; Costa *et al.,* 2020).

### 2.1.3 ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS E ECOLÓGICOS

Os tópicos a seguir discorrem sobre a biogeografia e ecologia do filo Onychophora, com ênfase nos seguintes pontos: (1) Distribuição geográfica; (2) Terrestrialização, habitats, modo de vida e comportamentos peculiares; e (3) Endemismo, vulnerabilidade e estado de conservação, incluindo descrição das principais ameaças à perpetuação das espécies.

#### 2.1.3.1 Distribuição geográfica

Os Onychophora viventes estão divididos em duas famílias —Peripatidae Evans, 1901 e PeripatopsidaeBouvier, 1905—, que juntas possuem 230 espécies descritas, das quais 210 (83 de Peripatidae e 127 de Peripatopsidae) são consideradas válidas do ponto de vista taxonômico, sendo *Nomina dubia* as 20 espécies restantes (Oliveira *et al.,* 2021a).

A maioria das espécies de Onychophora ocorre em regiões tropicais e temperadas do Hemisfério Sul (Oliveira *et al.,* 2012a), porém com padrões de distribuição geográfica notavelmente distintos entre suas duas famílias: (1) Peripatopsidae possui distribuição circumaustral com arranjo gondwânico típico, enquanto (2) Peripatidae, circumtropical, ocorre predominantemente no Neotrópico e, pontualmente, em algumas áreas do Oeste Africano e do Sudeste Asiático (Fig. 23) (Oliveira *et al.,* 2012a; Giribet, 2016).

2.1.3.2 Terrestrialização, habitats, modo de vida e comportamentos peculiares

Embora descenda da fauna de Panarthropoda marinhos do início do Cambriano, o filo Onychophora representa uma linhagem pioneira na conquista da terra firme, de maneira que os seus representantes modernos são organismos exclusivamente terrestres e com modo de vida especializado (Ax, 2000; Nielsen, 2012; Guil & Giribet, 2014).

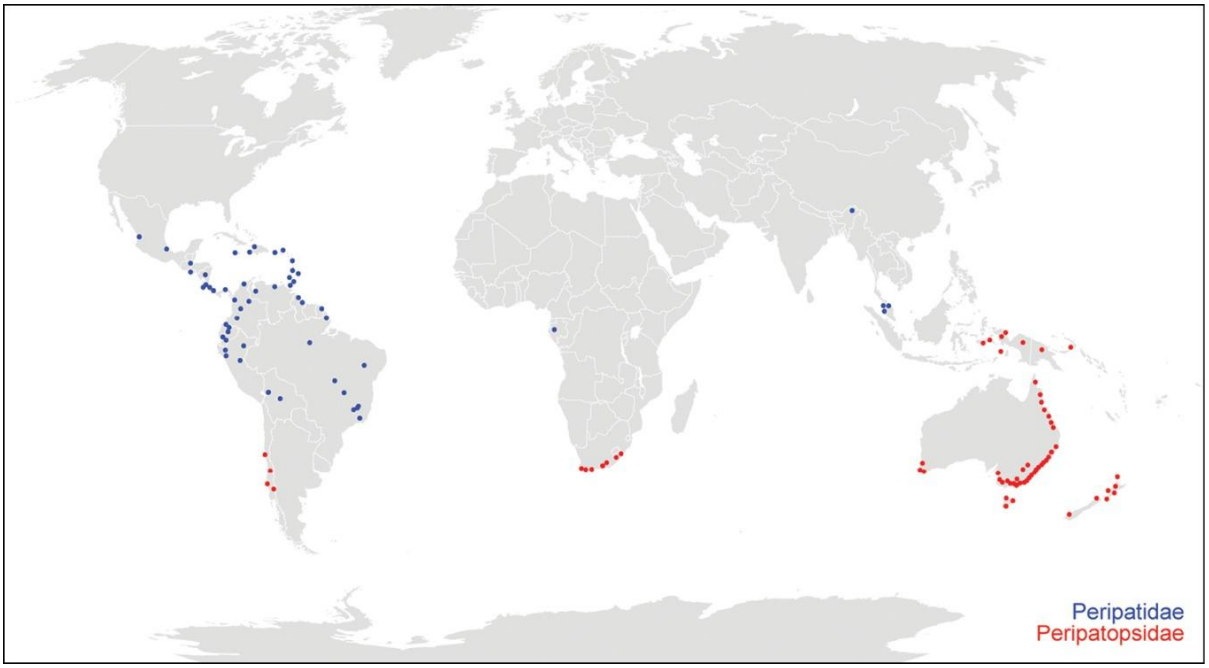



**Figura 23. Distribuição dos Onychophora viventes.** Os pontos azuis indicam as localidades-tipo das espécies de Peripatidae, enquanto que os pontos vermelhos indicam as localidades-tipo das espécies de Peripatopsidae. Fonte: Oliveira *et al.* (2012a).

Dois comportamentos peculiares dos Onychophora modernos —e que não podem ser realizados noutro lugar senão em ambientes de terra firme— são resultantes da sua terrestrialização pioneira: (1) a emissão de jatos viscosos de "cola", para fins de defesa e de predação; e (2) a respiração através de sistema traqueal "permanentemente" aberto (Bicudo,1986; Kusche *et al.,* 2002; Nielsen, 2012).

Os onicóforos são predadores natos e a sua estratégia de captura de presas, bem como de defesa contra potenciais predadores, se dá pela emissão de jatos viscosos de "cola" a partir do funcionamento integrado entre as glândulas adesivas internas e o par de papilas adesivas externas, situado ventralmente na cabeça e ao lado da boca (Baer & Mayer, 2012; Mayer *et al.,* 2015b). A secreção adesiva ou "cola" é produzida dentrodas glândulas adesivas, onde permanece armazenada no estado líquido até o momento da sua ejeção, que se dá através da abertura fendial das papilas adesivas (Baer *et al.,* 2017). Os jatos de "cola" solidificam-se instantaneamente, quando em contato com o ambiente externo (= ar atmosférico)[3], podendo atingir e imobilizar alvos até 30 cm de distância (Giribet, 2016), e quanto mais o alvo preso se mexe, tentando escapar, mais a "cola" fica adesiva, dando tempo de o onicóforo capturar sua presa ou de escapar de um predador (Newlands & Ruhberg, 1978; Ruppert *et al.,* 2005; Mayer *et al.,* 2015b).

Como a "cola" é uma secreção solúvel em água torna-se aderente apenas quando em contato com superfícies secas e, consequentemente, não faz sentido se cogitar que as papilas e as glândulas adesivas e todo esse mecanismo acurado de produção e liberação da "cola" tiveram origem em ambiente aquático (Baer & Mayer, 2012). Os euartrópodes, animais de integumento frequentemente seco e rígido, são as presas mais suscetíveis de Onychophora (Mayer *et al.,* 2015b; Giribet, 2016).

Além de uma adaptação ao modo de vida terrestre, o comportamento de emissão de jatos de "cola" permite que os onicóforos, organismos reconhecidamente lentos, cuja locomoção não ultrapassa 4 cm/s (Vasconcellos & Almeida, 2016), consigam predar ou escapar de predadores (Mayer *et al.,* 2015b). E igualmente importante é o fato de que essa "cola" não adere à superfície externa e seca dointegumento do corpo dos próprios Onychophora, o que faz com que esses animais não corram o risco de ficarem suscetíveis a predadores por terem sido presos por sua própria "cola" (Ruppert *et al.,* 2005).

[3] A descrição detalhada do processo de solidificação e das propriedades da "cola" pode ser obtida em Baer*et al.* (2017, 2018 e 2019).

O sistema traqueal dos Onychophora também reflete a terrestrialização do grupo, pois as traquéias são órgãos adaptados à respiração aérea e incapazes de realizar trocas gasosas em ambiente aquático (Nielsen, 2012). Além disso, as traquéias desses animais tiveram origem e evolução independentes das traquéias de subgrupos de Euarthropoda (Giribet, 2016) e, diferentemente dessas, não apresentam mecanismos acurados para regulação da abertura/fechamento dos seus espiráculos (ou estigmas traqueais), que, como consequência, tendem a ficar abertos e em contato com o meio externo (Bicudo, 1986; Kusche *et al.,* 2002; Vasconcellos & Almeida, 2016). E, desta forma, os onicóforos modernos são incapazes de viver em ecossistemas aquáticos ou sujeitos a alagamentos, como charcos, mangues e comunidades pioneiras: os espiráculos abertos os levariam à morte por afogamento (Nielsen, 2012).

Porém, em situações de estresse, como no afogamento, esses animais podem não vir a óbito imediato, devido a duas características do corpo, que podem funcionar, nestes casos, como mecanismos de defesa: (1) a grande capacidade de contração dos músculos da parede do corpo (Bouvier, 1905; Cuénot, 1949), que pode levar à oclusão temporária dos sulcos entre plicas, fazendo com que os espiráculos fiquem “fechados” (na verdade, ficam isolados do meio externo); e (2) a natureza hidrofóbica estrutural da cutícula do integumento (Storch, 1984), fazendo com que eles consigam boiar temporariamente na superfície d’água, e, eventualmente, possam deslocar-se por flutuação até a terra firme, podendo salvar-se do afogamento (Ivo de Sena Oliveira, 2021; conversa pessoal).

Embora esses animais tenham conquistado a terra firme e não consigam viver na água, eles se desidratam rapidamente quando expostos a ambientes secos, de maneira que a sua sobrevivência depende fortemente da ocupação de micro-habitats onde o nível da umidade relativa do ar esteja elevado e próximo da saturação (Newlands & Ruhberg, 1978; Barquero-González, 2018). Além disso, os ambientes ocupados pelos onicóforos também tendem a apresentar outras condições ecológicas relativamente específicas, tais como: (1) a disponibilidade de micro-habitatssaproxílicos ao abrigo da luz, como forma de garantir o modo de vida críptico e o comportamento lucífugo (ou fototaxia negativa) desses animais (Ruppert*et al.,* 2005; Delabie *et al.,* 2013; Daniels *et al.,* 2016); e (2) as variações gradativas da temperatura ao longo do dia, pois os onicóforos são bastante vulneráveis às amplitudes térmicas bruscas (Monge-Najera, 1994).

Essas condições ecológicas, principalmente a umidade relativa do ar, atuam como fatores limitantes à dispersão e, por consequência, à distribuição espacial e à conquista de ambientes dos onicóforos (Monge-Najera *et al.,* 1993), fazendo com que eles apenas vivam confinados em micro-habitats úmidos e sombreados frequentemente situados no interior de florestas tropicais e temperadas (Nielsen, 2012; Delabie*et al.,* 2013), onde as condições ecológicas tendem a ser mais constantes (Primack & Rodrigues, 2001).

Entre esses micro-hábitats merecem destaque: (1) ambientes saproxílicos, como serapilheira, cascas e troncos de árvore caídos em diferentes estágios de decomposição (Sunnucks & Taylor, 2008; Daniels *et al.,*2017); (2) substratos musgosos (Monge-Najera *et al.,* 1993; Glime, 2017); (3) micro-habitats associados a lianas e a Pteridophyta (Vasconcellos *et al.,* 2006); (4) rosetas de Brommeliaceae em contato com o solo florestal; (5) folíolos de palmeiras (Arecaceae) caídos ou em contato com o solo florestal; (6) cavidades no solo; e, frequentemente, (7) ambientes não-alagados, nas proximidades de cursos d'água perenes ou intermitentes (Monge-Najera, 1994).

Além do micro-clima de seus habitats naturais, a baixa capacidade de dispersão e a locomoção lenta desses organismos também contribuem para a sua ocorrência restrita a esses ambientes úmidos e crípticos, pois dificultam o desenvolvimento de capacidades de exploração e de conquistas de outros tipos de habitats (Murienne*et al.,* 2014).

### 2.1.3.3 Endemismo, vulnerabilidade e conservação

Embora a distribuição geográfica do filo Onychophora seja relativamente ampla, como já mencionado (Fig. 23), a grande maioria das espécies tende a apresentar elevado grau de endemismo pontual (Oliveira *et al.,* 2015), exibindo, por consequência, uma distribuição quase sempre limitada às próprias localidades-tipo de cada espécie e/ou se estendendo por áreas próximas ou circunvizinhas (Oliveira *et al.,* 2011).

A baixa capacidade de dispersão é provavelmente um dos principais fatores que favorecem o endemismo pontual dos onicóforos e, por consequência, a vulnerabilidade das populações desse grupo, que são geralmente pouco densas (Murienne*et al.,* 2014). Dessa maneira, mesmo pequenas barreiras físicas (*e.g.,* córregos, elevações naturais do relevo do terreno, clareiras nas matas, etc.) podem vir a ser obstáculos intransponíveis,

capazes de proporcionar isolamentos entre populações de onicóforos, que, com o passar do tempo e sob o efeito de diferentes pressões evolutivas, podem passar por eventos de especiação, originando linhagens distintas e até mesmo endêmicas.

Uma mesma área pode abrigar uma ou mais espécies de Onychophora, sendo que dados estatísticos evidenciam que áreas separadas por um raio mínimo de 10–30Km de distância tendem a alojardiferentes espécies de Onychophora (endêmicas ou crípticas), demonstrando o quão pontual é o endemismo nesse filo (Oliveira *et al.,* 2011 e 2012a).

Esse endemismo pontual elevado, aliado à vulnerabilidade das suas populações a alterações no seu habitat, faz de Onychophora um dos poucos grupos de invertebrados com conservação prioritária (New, 1995; Lewinsohn*et al.,* 2005). Para fins práticos, a União Internacional para Conservação da Natureza (IUCN) esclarece que, num primeiro momento, todo o filo Onychophora deve ser classificado como "vulnerável", e ainda, que cada uma das suas espécies seja devidamente estudada e avaliada quanto à conservação para só então ser postanuma categoria formal de risco de extinção (Wells *et al.,* 1983).

Segundo New (1995), Onychophora atende aos dois critérios mais importantes, devido à sua eficácia no auxílio à tomada de decisões no caso de delimitação de áreas cuja biodiversidade merece conservação prioritária, os quais devem ser considerados quando se pretende lidar com a conservação de grupos de invertebrados: (1) a Conservação centrada no táxon; e (2) a Conservação centrada na comunidade.

No primeiro critério leva-se em consideração áreas com a ocorrência de "táxons-bandeira", isto é, grupos notoriamente reconhecidos como de "conservação prioritária"; enquanto que o segundo critério é utilizado em análises de paisagens naturais no nível ecológico de comunidade, recorrendo-se a parâmetros referentes a indicadores que determinem, por exemplo, a presença, a riqueza e a diversidade dos diferentes táxons que compõem a biota de determinado local, independentemente de eles serem, ou não, "táxons-bandeira" (New, 1995).

Além disso, a presença de espécies de Onychophora é considerada um importante indicador da conectividade entre paisagens naturais (Delabie*et al.,* 2013), visto que ao contrário de muitos táxons mais generalistas, esses animais possuem um modo de vida peculiar e mais especializado (Monge-Nájera, 1995; Ax, 2000; Nielsen, 2012), vivendo em ambientes pouco alterados e sob condições ecológicas relativamente específicas no

que se refere principalmente à manutenção de micro-habitatssaproxílicos úmidos, onde a umidade relativa do ar deve estar próxima à saturação (Lewinsohn *et al.,* 2005).

Considerando que sua bioecologia peculiar, inclui (1) a tendência ao endemismo pontual; (2) a vulnerabilidade a perturbações no habitat; (3) a densidade populacional baixa; (4) a locomoção lenta com baixa capacidade de dispersão; e (5) a capacidade reduzida de explorar e conquistar ambientes com condições abióticas distintas daquelas em que vivem, vários fatores que representam as principais ameaças à vida das espécies de Onychophoramerecem ser destacados e podem ser observados no Quadro 2.

A partir da análise desses fatores, cabe ser destacado, que o modo de vida críptico dos onicóforos, associado ao conhecimento escasso sobre o ciclo de vida e a reprodução desses animais (Monge-Najera, 1995), dificulta bastante e praticamente impossibilita o desenvolvimento de estudos conservacionistas avançados, que incluam ações baseadas em aspectos e padrões reprodutivos da fauna de onicóforos das localidades do estudo, incluindo o monitoramento preciso das populações (Hamer *et al.,* 1997).

Consequentemente, a conservação das espécies de onicóforos deve ser conduzida no nível da "conservação de comunidades", com estratégias voltadas à proteção dos seus micro-habitats, à manutenção das principais condições ecológicas necessárias à sua vida e à conservação do ecossistema como um todo, mitigando impactos que possam levar àalterações ambientais importantes (New, 1995; Oliveira *et al.,* 2015).

É importante ainda se destacar que essa abordagem mais ampla na conservação dos Onychophora contribui para a conservação não apenas desses animais, mas de todas as espécies que co-habitam a mesma área e/ou ocupam nichos ecológicos parecidos com os das espécies desse grupo (New, 1995).

Além disso, um táxon-bandeira frágil, como Onychophora, sugere que suas áreas de ocorrência podem abrigar uma grande diversidade de espécies, sendo um verdadeiro refúgio para a biota local, que pode incluir tanto espécies mais generalistas quanto espécies mais especialistas como os onicóforos (Delabie *et al.,* 2013).

Em suma, áreas com ocorrência de Onychophora são fortes candidatas a terem uma expressiva diversidade biológica, merecendo, portanto, ser devidamente estudadas e conservadas (New, 1995; Delabie *et al.,* 2013).

**Quadro 2. Principais ameaças à conservação dos Onychophora.**

| | |
|---|---|
| (1) | **Fragmentação de habitats,** especialmente aquelas que causam notáveis descontinuidades na paisagem, reduzindo florestas a fragmentos menores e mais suscetíveis aos impactos negativos do chamado "efeito de borda" (Primack & Rodrigues, 2001); |
| (2) | **Descontinuidades na serapilheira florestal,** que é um dos principais micro-habitats dos onicóforos, pois garante a manutenção das condições abióticas ideais como abrigo da luz e umidade relativa do ar próxima à saturação (Monge-Najera, 1994); |
| (3) | **Perturbações no micro-clima do seu habitat,** que podem levar a alterações bruscas na temperatura e umidade locais, e, por consequência, pode rapidamente levar à morte por desidratação (Newlands & Ruhberg, 1978; Monge-Najera, 1994); |
| (4) | **Emergência de clareiras no interior das matas,** causadas por desmatamentos mais ou menos pontuais, podem aumentar a incidência direta da luz solar no solo florestal, o que pode dificultar e, a depender da intensidade, até mesmo impossibilitar os deslocamentos dosonicóforos no ambiente (Oliveira *et al.,* 2015); |
| (5) | **Atividades humanas,** como aquelas do setor agropecuário (New, 2005), que seguem em direção aos arredores dos fragmentos de matas e que podem aumentar a intensidade do "efeito de borda" (Primack & Rodrigues, 2001); |
| (6) | **Coletas excessivas de espécimes,** principalmente de onicóforos de uma mesma área e num curto espaço de tempo, pois isso pode perturbar as condições ideais de reprodução desses animais ea perpetuação das espécies locais de Onychophora (New, 1995). |

### 2.1.4 IMPORTÂNCIA CIENTÍFICA DO FILO ONYCHOPHORA COMO "GRUPO-VIVO"

Quando se pensa na manutenção de Onychophora como grupo-vivo é importante que se leve em consideração sua relevância para a Ciência (Oliveira *et al.,* 2021b), devido a três aspectos principais: (1) sua origem antiga, que remonta ao Devoniano(~ 359 m.a.) (Murienne *et al.,* 2014); (2) a evolução conservativa da sua morfologia; e (3) a evolução conservativa do seu modo de vida (Nielsen, 2012).

Esses aspectos sustentam o fundamento dominante que reconhece os onicóforos como depositários de dados importantes, visto que são capazes de fornecer informações relevantes, que datam de milhões de anos atrás e que continuam preservadas, podendo ser acessadas, nas espécies atuais (Ou *et al.,* 2012; Oliveira *et al.,* 2021b).

Dessa forma, os dados obtidos a partir dos estudos das semelhanças e variações tanto das populações viventesquanto dos registros fósseis de Onychophora podem ser utilizados em diversas áreas do conhecimento científico, como a Sistemática (taxonomia e filogenia); a Biologia Evolutiva; e a Biogeografia (Murienne *et al.,* 2014).

Osonicóforos, juntamente com os Tardigrada, são vistos como elementos-chave nos estudos que visam entender a evolução dos Euarthropoda —que, como já foi dito, constitui o grupo mais diverso e com várias adaptações na conquista de diferentes tipos de ambientes do planeta (Hormiga & Chávez, 2014).

Essas características peculiares permitem que sejam elaboradas várias perguntas que representam lacunas relevantes no conhecimento sobre a evolução da linhagem dos Panarthropoda (Tardigrada + Onychophora + Euarthropoda) (superfilo Ecdysozoa), e que podem ser preenchidas a partir de estudos com Onychophora, como as seguintes, identificadas e indicadas em Oliveira *et al.* (2021b):

a) Como era o ancestral dos Panarthropoda?
b) Como se deu a origem e a evolução da visão em cores?
c) Quais as relações filogenéticas entre os subgrupos de Panarthropoda?
d) Qual a posição filogenética dos Tardigrada dentro dos Ecdysozoa?
e) Quais os fundamentos que deram origemà segmentação do corpo nas diferentes linhagens segmentadas de Metazoa?
f) Como se deu a origem da cefalização nos Panarthropoda?
g) Como se deu a origem ea evolução do sistema nervoso nas linhagens dePanarthropoda?
h) Como se deu a evolução do genoma mitocondrial?
i) A Nova Zelândia já esteve submersa, sendo posteriormente emersa e recolonizada por diferentes linhagens de animais terrestres?
j) Qual é o limite da utilidade dos Onychophora para a conservação?
k) Qual é a diversidade atual de Onychophora?

É importante ser destacado, ainda, que muitas das respostas a essas perguntas dependem de investimento em pesquisas com representantes de Onychophora (Oliveira *et al.,* 2021b), o que depende, como medida estratégica básica, do aumento no número de taxonomistas dedicados ao estudo desse grupo, principalmente no Neotrópico, onde sua diversidade encontra-se mais subestimada e ameaçada (Oliveira *et al.,* 2011).

## 2.2 Diversidade do filo Onychophora no Brasil

A primeira espécie de Onychophora descrita formalmente para o Brasil foi *Epiperipatus brasiliensis* (Bouvier, 1899). No entanto, assim como outras espécies descritas no Brasil, sua validade continua duvidosa, pois ainda precisa ser submetida à revisão taxonômica (Oliveira *et al.,* 2012a e 2015).

Os estudos sistemáticos com Onychophora brasileiros têm sido desenvolvidos de forma espaçada e muito fragmentada, com grandes lapsos temporais, destacando-se as quatorze publicações seguintes: Marcus (1937a,b); du Bois-Reymond Marcus (1952); Marcus & Marcus (1955); Peck (1975); Oliveira & Wieloch (2005); Sampaio-Costa *et al.* (2009); Oliveira *et al.* (2010, 2011 e 2015); Lacorte *et al.* (2011); Cunha *et al.* (2017); e Costa *et al.* (2018b e 2020).

Esse baixo número de estudos com Onychophora no Brasil decorreda carência no país de sistematas especialistas no grupo (Marques & Lamas, 2006; Machado *et al.,* 2008), aliada às dificuldades inerentes às pesquisas com esses animais, destacando-se as três seguintes: (1) dificuldade de visualização dos onicóforos em campo; (2) tendência à baixa densidade populacional na maioria das espécies, resultando frequentemente num baixo número de espécimes coletados; e, principalmente, (3) dificuldades para se lidar com a sistemática das espécies de Neopatida, como resultado da sua morfologia externa relativamente conservada (Peck, 1975; Read, 1988a; Oliveira *et al.,* 2011).

No Brasil, 16 espécies de Onychophora são reconhecidas como válidas, sendo que algumas ainda carecem de revisão taxonômica; duas ocorrem no Domínio Amazônico, três no Domínio dos Cerrados, e onze (a maioria) no Domínio Mata Atlântica (Quadro 3; Fig. 24) (Oliveira *et al.,* 2015; Costa *et al.,* 2018b), de modo que a diversidade do grupo encontra-se altamente subestimada no país, levando-se em consideração (1) o tamanho continental do Brasil; bem como (2) a notável predisposição das espécies de onicóforos ao endemismo pontual elevado (Oliveira *et al.,* 2012a).

A maioria das espécies brasileiras pertence ao gênero *Epiperipatus* Clark, 1913 —o táxon mais abundante de Neopatida (Costa *et al.,* 2018b)— e tem sua distribuição reconhecida apenas para sua localidade-tipo, podendo, eventualmente, ser encontradas em áreas próximas, o que converge para o endemismo típico do grupo (Quadro 3).

**Quadro 3. Espécies válidas de Onychophora reconhecidas para o Brasil.**

| Gênero e espécies | Sinonímia | Localidade-tipo* | Distribuição | Domínio* |
|---|---|---|---|---|
| **Gênero *Cerradopatus*** Oliveira, Lacorte, Weck-Heimann, Cordeiro, Wieloch& Mayer, 2015 | | | | |
| *Cerradopatus sucuriuensis* Oliveira, Lacorte, Weck-Heimann, Cordeiro, Wieloch& Mayer, 2015 | Não se aplica | BRASIL, Mato Grosso do Sul, Chapadão do Sul, pequeno fragmento florestal nos arredores de hidrelétrica Porto das Pedras, próximo ao Rio Sucuriú (52°32'33"W, 19°28'44" S) | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Cerrado |
| **Gênero *Epiperipatus*** Clark, 1913 | | | | |
| *Epiperipatus acacioi* (Marcus & Marcus, 1955) | *Peripatusouropretanus*<br>*Peripatus acacioi* (Marcus & Marcus, 1955)<br>*Peripatus* (Macroperipatus) *acacioi* (Froehlich 1968)<br>*Epiperipatus acacioi* (Oliveira *et al.* 2010: 21) | BRASIL, Minas Gerais, Ouro Preto, Estação Ecológica de Tripuí (20°23'45"S, 43°34'33"W) | BRASIL, Minas Gerais, Mariana e Ouro Preto, Parque Estadual do Itacolomi | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus adenocryptus* Oliveira, Lacorte, Fonseca, Wieloch& Mayer, 2011 | *Epiperipatus análogos* Lacorte, Oliveira & Fonseca, 2010 | BRASIL, Minas Gerais, Santa Bárbara do Leste, Córrego dos Ferreiras (19°58'59"S, 42°06'46"W) | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatusbeckeri* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018 | Não se aplica | BRASIL, Bahia, Camacan, RPPN Serra Bonita | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus brasiliensis* (Bouvier, 1899) | *Peripatus santarem* (Sedwick, 1888)<br>*Peripatus brasiliensis* (Bouvier, 1899)<br>*Epiperipatus brasiliensis brasiliensis* (Peck, 1975) | BRASIL, Pará, Santarém | VENEZUELA, Mérida | Floresta Amazônica |

**Continua ...**

Quadro 4. Espécies válidas de Onychophora reconhecidas para o Brasil. (Continuação)

| Gênero e espécies | Sinonímia | Localidade-tipo | Distribuição | Domínio |
|---|---|---|---|---|
| Gênero *Epiperipatus* Clark, 1913 (Continuação) | | | | |
| *Epiperipatus cratensis* Brito, Pereira, Ferreira, Vasconscellos& Almeida, 2010 | Não se aplica | BRASIL, Ceará, Crato, Rio Batateiras (07°16'S, 39°26'W) | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus diadenoproctus* Oliveira, Lacorte, Fonseca, Wieloch& Mayer, 2011 | Não se aplica | BRASIL, Minas Gerais, Simonésia, RPPN Mata do Sossego (20°04'21"S, 42°04'12"W) | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus hyperbolicus* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018 | Não se aplica | BRASIL, Alagoas, Murici, ESEC de Murici, Mata da Bananeira | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus lucerna* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018 | Não se aplica | BRASIL, Alagoas, Murici, ESEC de Murici, Mata da Bananeira | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus machadoi* (Oliveira &Wieloch, 2005) | *Macroperipatus machadoi* (Oliveira & Wieloch, 2005)<br>*Epiperipatus machadoi* (Oliveira *et al.,* 2010) | BRASIL, Minas Gerais, Caratinga, RPPN Feliciano Miguel Abdala (19°43'52"S, 41°49'02"W) | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus marajoara* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018 | Não se aplica | BRASIL, Pará, Ilha de Marajó, Breves, Reserva Extrativista Mapuá | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Amazônica |
| *Epiperipatus ohausi* (Bouvier, 1900) | *Peripatusohausi* (Bouvier, 1900)<br>*Peripatus* (*Macroperipatus*) *ohausi*(Clark 1913)<br>*Macroperipatusohausi* (Peck, 1975) | BRASIL, Rio de Janeiro, Petrópolis | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| *Epiperipatus paurognostus* Oliveira, Lacorte, Fonseca, Wieloch& Mayer, 2011 | *Epiperipatus schedocrypticus* | BRASIL, Minas Gerais, Piedade de Caratinga, Mata do Eremitério (19°45'33"S, 42°05'22"W) | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |

Continua ...

**Quadro 5. Espécies válidas de Onychophora reconhecidas para o Brasil. (Continuação)**

| Gênero e espécies | Sinonímia | Localidade-tipo | Distribuição | Domínio |
|---|---|---|---|---|
| **Gênero *Epiperipatus*** Clark, 1913 (Continuação) | | | | |
| *Epiperipatus titanicus* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018 | Não se aplica | BRASIL, Alagoas, Murici, ESEC de Murici, Mata da Bananeira | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Floresta Atlântica |
| **Gênero e espécies** | **Sinonímia** | **Localidade-tipo** | **Distribuição** | **Domínio** |
| **Gênero *Peripatus*** Guilding, 1826 | | | | |
| *Peripatus evelinae* Marcus, 1937 | *Peripatus (Epiperipatus) evelinae* (Marcus, 1937)<br>*Peripatus evelinae* (Peck, 1975) | BRASIL, Goiás, em área entre Cana Brava (atual Minaçu) e Nova Roma | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Cerrado |
| *Peripatus heloisae* Carvalho, 1941 | Não se aplica | BRASIL, Mato Grosso, Borda esquerda do Rio Tapirapé, próxima à sua confluência com o Rio Araguaia | Conhecida apenas para a localidade-tipo | Cerrado |

Fontes: Oliveira *et al.* (2012a e 2015); Costa *et al.* (2018b).

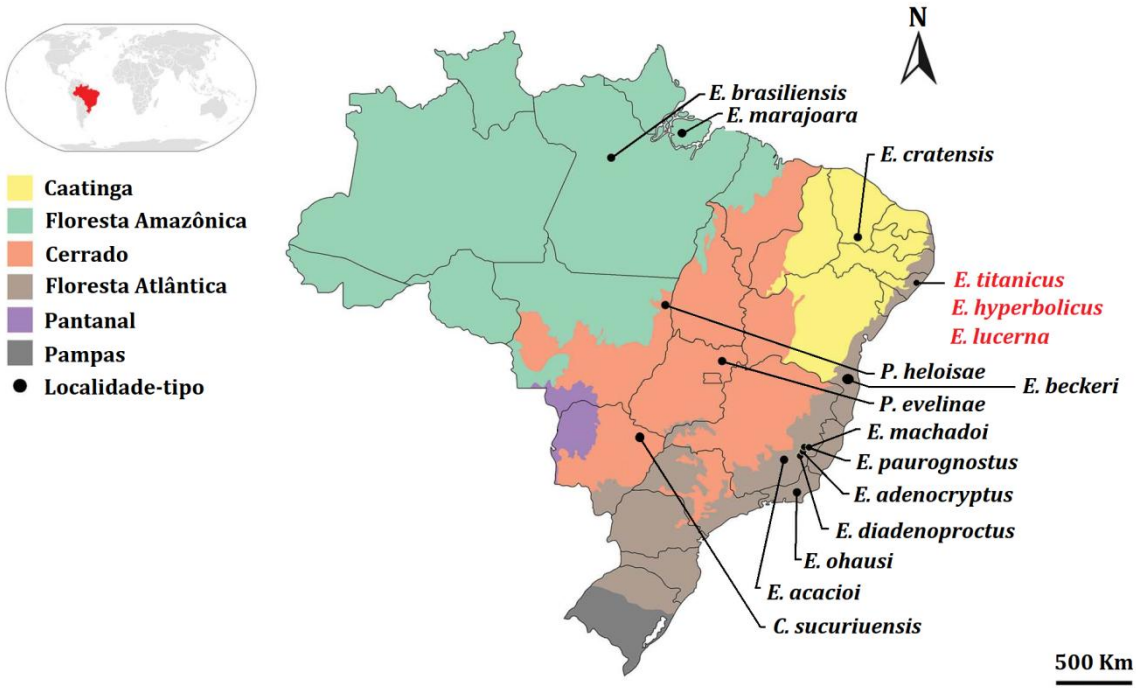



**Figura 24. Distribuição geográfica de Onychophora nos domínios de natureza do Brasil**, destacando-se as três espécies reconhecidas para o Estado de Alagoas —*Epiperipatus titanicus, Epiperipatus hyperbolicus* e *Epiperipatus lucerna* (em vermelho). Fonte: Adaptado de Oliveira *et al.* (2015) e de Costa *et al.* (2018b).

## 2.3 Florestas atlânticas e os Onychophora

Como mencionado anteriormente (Fig. 24), a maioria dos Onychophora descritos para o Brasil, incluindo as espécies reconhecidas para o Estado de Alagoas, ocorre em áreas de florestas atlânticas (Oliveira *et al.,* 2015; Costa *et al.,* 2018b).

As florestas atlânticas são reconhecidas internacionalmente como o mais diverso e importante *hotspot* da Região Neotropical (Myers *et al.,* 2000), precisando de esforços urgentes para a conservação da sua biodiversidade, principalmente no que diz respeito à salvaguarda das espécies endêmicas e vulneráveis, como as de Onychophora, e dos seus ecossistemas (Oliveira *et al.,* 2010 e 2011).

Entre os setores mais diversos e fragmentados e menos conhecidos desse *hotspot* está o Centro de Endemismo Pernambuco (Tabarelli *et al.,* 2005b), cuja área de extensão

abrange as florestas atlânticas do Estado de Alagoas, de onde procedem as espécies de Peripatidae (Onychophora) descritas no presente estudo.

### 2.3.1 FLORESTAS ATLÂNTICAS: CONCEITOS, AMBIENTES E ÁREAS DE OCORRÊNCIA

O conceito de "Mata" ou "Floresta Atlântica" se modificou bastante ao longo do tempo. Notavelmente, gerações de cientistas se dedicaram a classificar essa exuberante área do território brasileiro, mas até poucas décadas atrás nenhum conceito proposto havia sido amplamente aceito pela comunidade científica (Capobianco, 2001).

Enquanto alguns cientistas defendiam que "Floresta Atlântica" era um termo que deveria se restringir apenas à designação da vegetação densa que percorre o litoral do Brasil (Capobianco, 2001), outros pesquisadores adotaram classificações mais amplas, defendendo que essa "floresta" tropical era, na realidade, formada por outros tipos de "matas" além daquelas do litoral (Ab'Saber, 1977; Rizzini, 1979; Eiten, 1983).

Em 1988, com a promulgação da atual Constituição brasileira, a "Mata Atlântica" foi elevada à condição de "patrimônio nacional", cuja utilização deve-se dar dentro daLei e em observância à preservação do meio ambiente (Brasil, 1988). Desde então, ocorreu um notável aumento nos debates que buscavam definir o que seria realmente a chamada "Mata Atlântica", pois o conhecimento a respeito dessa paisagem natural passou a ser de interesse político e público e não apenas científico (Moura, 2006).

No início da década de 1990, uma equipe de cientistas e especialistas no assunto, reunida por iniciativa da Fundação SOS Mata Atlântica, estabeleceu —a partir da análise de dados fisionômicos, botânicos, geológicos, geográficos e conservacionistas— que a área do território brasileiro tradicionalmente chamada de "Mata Atlântica" não constitui uma paisagem homogênea, mas um grande mosaico formado por imensa diversidade de espécies endêmicas e ambientes naturais (Capobianco, 2001). Esta definição mais ampla foi posteriormente aprimorada, submetida e aprovada pelo Conselho Nacional do Meio Ambiente (CONAMA), estabelecendo formalmente o conceito de Domínio Mata Atlântica (Brasil, 1993; Capobianco, 2001; Moura, 2006).

Desde então, a área de ocorrência e os tipos de ambientes que formam o Domínio Mata Atlântica passaram a ser definidos com maior precisão (Brasil, 2008). Atualmente,

está bem estabelecido na literatura especializada que esse Domínio não é representado apenas por florestas atlânticas litorâneas, como propunham os sistemas de classificação fitogeográfica mais restritos (Capobianco, 2001), abrangendo também diversos tipos de formações florestais e ecossistemas associados (IBGE, 1993), os quais têm como fator abiótico comum e mais relevante a influência da umidade, condicionada principalmente por massas de ar provenientes do Oceano Atlântico (Moura, 2006).

São considerados formadores do Domínio Mata Atlântica os seguintes ambientes: (1) Floresta Ombrófila Densa; (2) Floresta Ombrófila Aberta; (3) Floresta Ombrófila Mista, ou mata-das-araucárias; (4) Floresta Estacional Decidual; (5) Floresta Estacional Semidecidual; (6) Áreas das Formações Pioneiras ou Sistemas Edáficos de Primeira Ocupação, como os manguezais, restingas, campos salinos e áreas aluviais; (7) Refúgios Vegetacionais, como campos de altitude e "comunidades relíquias"; (8) Áreas de Tensão Ecológica, como encraves florestais da Região Nordeste do Brasil; (9) Brejos de altitude ou interioranos; (10) Vegetação nativa das ilhas costeiras e oceânicas; e, até mesmo, algumas áreas de (11) Savanas e savanas estépicas (Capobianco, 2001; Brasil, 2008).

Diante dessa imensa diversidade de tipos de ambiente, termos genéricos e pouco precisos como "Mata" e "Floresta Atlântica" soam enganosos, pois, embora empregados frequentemente em trabalhos científicos, passam a idéia de homogeneidade, o que nem de longe corresponde à realidade desse Domínio marcado pela heterogeneidade e cujas paisagens não são compostas por uma única "floresta atlântica", mas por vários tipos de biomas e ecossistemas de "florestas atlânticas" (Capobianco, 2001; Coutinho, 2006).

Compreender a variedade de ambientes que compõe o Domínio Mata Atlântica é muito importante para se entender como se dá a distribuição das espécies que compõem a biota local (Tabarelli *et al.,* 2005b), considerando que existem espécies mais restritas e espécies mais generalistas quanto à distribuição espacial (Primack & Rodrigues, 2001). Os Onychophora, com seu modo de vida especializado e exclusivamente terrestre (Ax, 2000), não ocorrem em ecossistemas sujeitos a alagamentos periódicos, como as áreas de formações pioneiras, apresentando ocorrência confinada a ambientes de terra firme, principalmente áreas de florestas úmidas (Oliveira *et al.,* 2011)ou de agroecossistemas, onde o equilíbrio ecológico está aparentemente mantido (Delabie *et al.,* 2013).

Por fim, é oportuno se enfatizar que o desenvolvimento de classificações técnicas mais precisas da vegetação, adaptadas a um sistema de nomenclaturas universais, serve não apenas para discriminar as diferentes paisagens naturais, mas também constitui um importante passo para se identificar áreas de conservação prioritárias, provendo dados relevantes para a proteção da biodiversidade local (Veloso *et al.,* 1991). Dessa maneira, um maior conhecimento a respeito das florestas atlânticas, que juntas compõem um dos *hotspots* mais ricos e ameaçados do planeta, é imprescindível para a conservação da sua imensa biodiversidade, que, como já mencionado, inclui muitas espécies pontualmente endêmicas de Onychophora (Oliveira *et al.,* 2010 e 2011; Costa *et al.,* 2018b).

### 2.3.2 FLORESTAS ATLÂNTICAS: O MAIS IMPORTANTE *HOTSPOT* DO NEOTRÓPICO

Considerando o preocupante cenário de declínio da biodiversidade em nível mundial, os cientistas desenvolveram sistemas para determinaráreas e biorregiões de conservação prioritária (Myers *et al.,* 2000; Mittermeier *et al.,* 2004).

Dois sistemas distintos —que, por não serem excludentes, vêm somando esforços em conjunto para garantir a proteção dos mais importantes ecossistemas do planeta— têm o amplo respaldo da comunidade científica internacional: (1) o sistema de *hotspots,* criado por Myers (1988) e reajustado com o suporte da Conservação Internacional (CI); e (2) o sistema das 200 ecorregiões globais, do Fundo Mundial para a Natureza (WWF) (Mittermeier *et al.,* 2004).

O primeiro sistema estabelece que para ser classificada como um *hotspot* a área precisa atender a dois critérios principais: (1) ter perdido mais de 70% da sua vegetação primária; e (2) possuir, pelo menos, 1.500 espécies de plantas vasculares endêmicas —o que corresponde a 0,5% do total de plantas vasculares no mundo (Myers *et al.,* 2000). O sistema de *hotspot* pode recorrer ainda a dados faunísticos, principalmente de espécies endêmicas de vertebrados, para corroborar a necessidade da conservação prioritária da área (Myers *et al.,* 2000). Embora espécies de invertebrados representem pelo menos 95% da diversidade dos ecossistemas terrestres, as análises de identificação de *hotspots* tendem a omitir o uso dados sobre esses grupos não por serem irrelevantes, mas senão pelas dificuldades na taxonomia dessas espécies; o que não significa dizer que elas não possam ser contempladas pelo sistema de *hotspots* (Myers *et al.,* 2000).

Já o sistemadas 200 ecorregiões globais define o conjunto de ecorregiões a partir de, pelo menos, os seguintes indicadores: (1) riqueza de espécies; (2) endemismo; (3) singularidade de táxons, como gêneros ou famílias, além de comunidades relíquias e/ou linhagens primitivas; e (4) ocorrência de fenômenos ecológicos e/ou evolutivos raros ou incomuns, com destaque para as faunas grandes e intactas de vertebrados, as migrações e as radiações adaptativas (Mittermeier *et al.,* 2004).

Atualmente, 36 áreas com grande concentração de espécies endêmicas de plantas e animais e que sofreram imensas perdas de habitats são classificadas como *hotspots* de biodiversidade em todo o mundo (CI, 2021). Esses *hotspots* abrigam juntos, pelo menos, 43% do total de ecorregiões terrestres, demonstrando que, apesar das várias diferenças, os sistemas de *hotspots* e de ecorregiões possuem correspondências que podem servir como suporte à conservação de grandes áreas e biorregiões (Mittermeier *et al.,* 2004).

O Brasil, país líder em biodiversidade, abriga dois desses *hotspots*: (1) as áreas de florestas atlânticas; e (2) as áreas de Cerrado (Myers *et al.,* 2000). As florestas atlânticas estão entre os mais importantes *hotspots* do planeta, sendo o mais diverso e ameaçado de todo o Neotrópico e possuindo apenas 7,5% da sua cobertura vegetal original e, pelo menos, 8.000 espécies de plantas vasculares e 654 espécies de vertebrados endêmicas (Myers *et al.,* 2000; Fonseca *et al.,* 2004).

Apesar da relevância do *hotspot* Floresta Atlântica, ainda existem muitas lacunas no conhecimento sobre a evolução temporal e espacial da sua biota (Peres *et al.,* 2020). Segundo estes autores, a história do Domínio Mata Atlântica é muito complexa, havendo táxons com padrões distintos de riqueza, distribuição, diversificação e história evolutiva, o que faz com que as comunidades biológicas não ocupem o mesmo espaço, mas estejam parcial ou totalmente separadas em cinco áreas de endemismo principais: (1) Centro de Endemismo Pernambuco, na porção mais ao Norte do Nordeste do Brasil; (2) Centro de Endemismo Bahia Costal; (3) Centro de Endemismo Bahia Central, na porção central do Nordeste do Brasil; (4) Centro de Endemismo Serra do Mar, estendendo-se do Sudeste ao Sul do Brasil; e (5) Centro de Endemismo Paraná, também chamado de “Araucária”, abrangendo a Região Sul do Brasil (Fig. 25).

Dessa forma, a compreensão da história do Domínio Mata Atlântica depende da compreensão das histórias particulares de cada uma dessas áreas de endemismo (Peres

*et al.,* 2020). Cabe ser ressaltado que a regionalização do Domínio e *hotspot* Mata Atlântica em centros de endemismo provém da análise de dados botânicos e faunísticos, incluindo: (1) padrões de distribuição de grupos de alta capacidade de dispersão (*e.g.,* Aves); e (2) padrões de distribuição de grupos de baixa capacidade de dispersão (*e.g.,* Opiliones) (Peres *et al.,* 2020). Segundo esses autores, cada centro de endemismo pode ser ainda dividido em sub-centros ou ecorregiões distintos.

O Centro de Endemismo Pernambuco, formado pelos remanescentes das florestas atlânticas ao Norte do Rio São Francisco, estende-se desde o Norte do Estado do Rio Grande do Norte até o Sul do Estado de Alagoas (Tabarelli *et al.*, 2005b). Com base nos padrões espaciais da biodiversidade local e nas evidências que suportam o endemismo de múltiplos táxons, o Centro "Pernambuco" encontra-se dividido em duas importantes ecorregiões, cujas histórias precisam ser melhor compreendidas (WWF, 2021b): (1) as florestas atlânticas costeiras; e (2) as florestas atlânticas do interior (Peres *et al.,* 2020).

Apesar de as relações entre as biotas das ecorregiões do Centro de Endemismo Pernambuco serem ainda pouco conhecidas, existem evidências de que as florestas interioranas são formadas por um subconjunto da flora das florestas costeiras e por um conjunto único de espécies que habitam ambientes de transição (WWF, 2021b). Em geral, essas florestas do interior são menos conhecidas que as florestas próximas do litoral (Sales *et al.,* 1998) e compreendem áreas bem delimitadas, situadasno Semiárido Nordestino, entre as áreas secas da Caatinga e as áreas úmidas de florestas atlânticas costeiras (Veloso *et al.,* 1991), onde as condições ecológicas são distintas da ecorregião costeira (WWF, 2021b).

O Centro de Endemismo Pernambuco inclui formações florestais distintas (terras baixas, montanas e submontanas), abrangendo uma área de distribuição original de 76.938 $Km^2$, podendo apresentar as seguintes fisionomias: (1) floresta ombrófila densa; (2) floresta ombrófila aberta; ou, ainda, (3) floresta estacional semidecidual (Veloso *et al.,* 1991; Cavalcanti & Tabarelli, 2004).

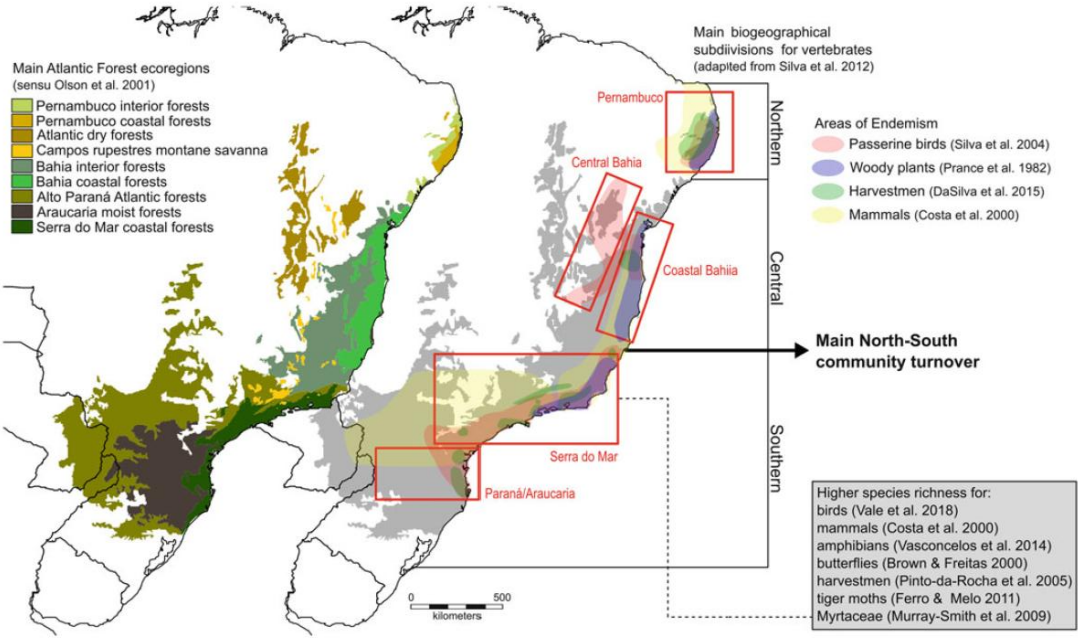



**Figura 25. Principais subdivisões biogeográficas, centros de endemismo e ecorregiões do Domínio Mata Atlântica.** Destaque para o Centro de Endemismo Pernambuco, com suas florestas costeiras e interioranas, situadas ao Norte do Rio São Francisco, Nordeste do Brasil.

As florestas das terras baixas (5–100m) e submontanas(100–600m) fazem parte da ecorregião costeira do Centro de Endemismo Pernambuco, que inclui as planícies e os tabuleiros da porção nordestina da Formação Barreiras (Veloso *et al.,* 1991; Cavalcanti & Tabarelli, 2004; Tabarelli *et al.,* 2005a). Segundo esses autores, as matas de formações montanas (600–1200 m), que abrangem os contrafortes do Planalto da Borborema, compõem a ecorregião do interior desse Centro de Endemismo.

Essas florestas montanas interioranas, também chamadas informalmente de "brejos de altitude", "brejos interioranos", "matas de topo de morro" ou "matas serranas", são manchas verdes ou "ilhas" de vegetação, geralmente formando encraves florestais constituídos por disjunções de florestas ombrófilas e/ou estacionais e situados em platôs no Semiárido Nordestino, entre a Caatinga e as florestas atlânticas costeiras (Tabarelli*et al.,* 2005a,b). Nessas regiões, eventos úmidos condensam o excesso de vapor e propiciam a criação de ambiente caracterizado por apresentar condições de umidade diferentes das do seu entorno semiárido característico (Capobianco, 2001).

Originalmente, o Domínio Mata Atlântica constituía —com exceção dos encraves florestais do Nordeste do Brasil— uma paisagem praticamente contínua (Capobianco, 2001; Moura, 2006), que ocupava uma área de, aproximadamente, 1.300.000 $Km^2$ ao longo da costa leste da América do Sul (Morellat & Haddad, 2000), estendendo-se como uma faixa massiva de florestas e de ecossistemas associados, que abrangia cerca de 15–17% do território brasileiro, incluindo áreas parciais ou totais de 17 estados do Brasil (Capobianco, 2001), desde o Estado do Rio Grande do Norte até o Estado do Rio Grande do Sul (Ranta *et al.,* 1998), chegando, até mesmo, a alcançar territórios de outros países, como o Norte do Paraguai e da Argentina (Ribeiro *et al.,* 2009).

Com a colonização européia, o Domínio Mata Atlântica, que era praticamente um *continuum* antes do período Pré-Colombiano, ao passar por intensos processos de perdas de habitats por fragmentação (Ribeiro *et al.,* 2009), foi reduzido a um mosaico formado por "ilhas de vegetação", incrustadas no interior de grandes áreas antropizadas, com matrizes agropecuárias rurais e/ou urbanas (intra e periurbanas) (Ranta *et al.,* 1998; Primack & Rodrigues, 2001; Capobianco, 2001).

Originalmente, o Estado de Alagoas tinha pouco mais da metade do seu território inserido no Domínio Mata Atlântica, numa área equivalente a 14.529 $Km^2$ (Capobianco,

2001). Porém, em decorrência de intensos processos históricos de perdas de habitat por fragmentação de matas, restam hoje apenas 877 $Km^2$ (ou 6%) das florestas atlânticas alagoanas, o equivalente a 3,14% do território do Estado (Moura, 2006).

Atualmente, a fragmentação de ambientes naturais no mundo constitui a principal ameaça à manutenção da biodiversidade e dos seus "serviços ecossistêmicos", devendo ser combatida, prioritariamente, pela combinação integrada de diferentes tipos de ações conservacionistas (Primack & Rodrigues, 2001).

No Estado de Alagoas estão alguns dos maiores e mais relevantes remanescentes florestais do Centro de Endemismo Pernambuco, com destacada diversidade de grupos de vertebrados (Tabarelli *et al.,* 2005b). Enquanto anfíbios, "répteis" (Silva *et al.,* 2006), aves (Golçalves & Toledo, 2006) e mamíferos (Saldanha-Filho, 2006) estão entre os representantes faunísticos mais bem estudados e amostrados nas áreas de florestas atlânticas alagoanas, os grupos de invertebrados, principalmente os "Não-Mollusca" (Branco & Freitas, 2006), como Onychophora, estão entre os táxons mais negligenciados (Vasconcellos *et al.,* 2006; Monte-Oliveira *et al.,* 2018).

### 2.3.3 OS ONYCHOPHORA DO ESTADO DE ALAGOAS

Populações de Peripatidae (Onychophora) vem sendo encontradas no Estado de Alagoas desde 1993 (Silva *et al.,* 1997), sendo, porém, pouco conhecidas até o momento (Monte-Oliveira *et al.,* 2018). Atualmente, a ocorrência desses animais está confirmada em sete das principais áreas remanescentes das florestas atlânticas alagoanas (Vasconcellos *et al.*, 2006; Monte-Oliveira *et al.,* 2018; Costa *et al.,* 2018b), conforme descrito a seguir.

#### 2.3.3.1 Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Mata do Cedro

A Mata do Cedro, município de Rio Largo (9°31'53.6"S; 35°54'51.5"W) (Roda & Santos, 2005), é um remanescente da "Floresta Atlântica" alagoana ainda pouco conhecido, mas de provável importância biológica (Barbosa & Rios, 2006), que ocupa uma área de cerca de 978 ha (Assis, 2000). Desde 2014, a Mata do Cedro foi oficializada sob o regime de

gestão de RPPN, como medida destinada à conservação da diversidade biológica local, acatando as recomendações técnicas para a conservação da área (IMA, 2014).

Essa RPPN possui fitofisionomia de floresta ombrófila (Vieira *et al.,* 2015), sendo que Barbosa *et al.* (2015), seguindo o sistema de classificação da vegetação brasileira de Veloso *et al.* (1991), descrevem-na como Floresta Ombrófila Densa. No entanto, outros autores, como Barbosa e Rios (2006) e Pereira *et al.* (2016), tratam-na como Floresta Ombrófila Aberta. A vegetação dessa mata relativamente bem conservada apresenta-se como uma grande "mancha" verde, incrustada no interior de uma matriz antropizada muito maior e profundamente modificada pela monocultura da cana-de-açúcar desenvolvida na região, o que atesta a importância da sua proteção legal (Assis, 2000).

A Mata do Cedro já sofreu cortes seletivos, porém se encontra atualmente num avançado estágio de regeneração, exibindo inclusive grotas de árvores, cujo porte alcança 40m (Roda & Santos, 2005; Vieira *et al.,* 2015). Este fragmento é cortado pelo Rio da Conceição e possui várias nascentes, que deságuam nele e em açude próximo (Roda & Santos, 2005; Vieira *et al.,* 2015). Essa região ainda apresenta muitas áreas encharcadas (paludosas) (Roda & Santos, 2005). O regime climático possui cerca de 75 dias biologicamente secos (Assis, 2000).

Foi nesse fragmento florestal que populações de Onychophora foram vistas, pela primeira vez, no Estado de Alagoas; isso ocorreu precisamente no ano de 1993, quando Silva *et al.* (1997) efetuaram o único registro reconhecido desde então para essa área. A fauna de onicóforos local nunca foi estudada detalhadamente, precisando urgentemente de identificação taxonômica em nível de gênero e de espécie.

2.3.3.2. Mata da Sálvia

Essa floresta, também situada no município de Rio Largo (9°31'29.57"S; 35°49'32.3"W), é um fragmento de fitofisionomia de Floresta Ombrófila Aberta (Barbosa & Rios, 2006; Pereira *et al.,* 2016),com faciações de palmeiras e de bambus (Linares *et al.,* 2013), que imprimem clareiras ao longo da área (Veloso *et al.,* 1991). Apesar disso, o dossel florestal, formado por espécies nativas e não-nativas, filtra consideravelmente a incidência dos raios do Sol (Linares *et al.,* 2013). Essa área tem cerca de 100 ha e, assim

como a Mata do Cedro, está inserida na fazenda da Usina Utinga e está sob influência de regime climático com cerca de 75 dias secos durante o ano (Assis, 2000).

Esse fragmento, principalmente suas bordas, está sob influência de diversos tipos de ações antrópicas: além dos canaviais, há estradas movimentadas, trilhas e até mesmo uma rede de transmissão de energia nas suas proximidades; o queintensifica a exposição da área ao trânsito de pessoas e de transportes (Roda & Santos, 2005).

A Mata da Sálvia, com diversidade biológica ainda pouco conhecida, não teve sua importância biológica determinada com precisão, mas, em se tratando de um fragmento de mata atlântica, pode ser visto como uma área prioritária para pesquisas e também de conservação prioritária (Barbosa & Rios, 2006). A população de Onychophora local também não está descrita em nível de gênero e de espécie, permanecendo desconhecida.

2.3.3.3 Estação Ecológica (ESEC) de Murici

A Estação Ecológica de Murici distribui-se pelos municípios de Murici e de Messias, ocupando uma área equivalente a 6.116 ha (Menezes *et al.,* 2010). Foi criada pelo Decreto Federal S/N, de 28 de maio de 2001, para fins de conservação da diversidade biológica local. Esta Unidade de Conservação tem na Área de Proteção Ambiental (APA) de Murici a sua zona de amortecimento (ICMBio, 2017b).

Essa ESEC, que inclui fragmentos de floresta ombrófila aberta submontana, está situada na ecorregião costeira e é considerada aárea de floresta atlântica mais relevante de todo o Centro de Endemismo Pernambuco (WWF, 2021a), sendo internacionalmente reconhecida pela comunidade técnico-científica como imprescindível para a manutenção do *hotspot* Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco (Taberelli *et al.,* 2005b), de tal maneira que sua conservação, no âmbito do "Pacto de Murici", envolve a participação conjunta de entidades de renome nacional e internacional, incluindo-se: (1) a Fundação SOS Mata Atlântica; (2) a Birdlife Internacional; (3) a Conservação Internacional; (4) The Nature Conservancy; e (5) a WWF-Brasil (Menezes *et al.,* 2010).

Atualmente, as três únicas espécies de Onychophora conhecidas para o Estado de Alagoas —*E. hyperbolicus, E. lucerna* e *E. titanicus*— têm ocorrência confirmada apenas para a ESEC de Murici, precisamente na Mata da Bananeira (Costa *et al.,* 2018b). A Mata

da Fazenda Bananeira, junto com as matas das Fazendas Angelim, Pedra Branca e Retiro, forma o Complexo “Bananeira”, o maior e mais íntegro fragmento de floresta atlântica da ESEC de Murici, com cerca de 2.629 ha (Oliveira, 2007; ICMBio, 2017c).

#### 2.3.3.4 Área de Proteção Ambiental (APA) do Catolé e Fernão Velho

Essa importante floresta, com área de 5.415 ha, estende-se pelos municípios de Maceió, Satuba, Rio Largo, Santa Luzia do Norte e Coqueiro Seco (09°18’00”S; 35°34’00”W); foi elevada à condição de Unidade de Conservação com a Lei Estadual nº 5.347 de 27 de maio de 1992, como fim de prover a manutençãoda biodiversidade local e das condições naturais necessárias ao efetivo refúgio da vida silvestre, bem como a preservação e o uso adequado do manancial do Rio Catolé, considerado muito importante no abastecimento de água do município de Maceió (Menezes *et al.,* 2010).

Esta UC abrange áreas com fitofisionomias distintas, comode florestas ombrófilas abertas e de manguezais (Auto, 1988), além de áreas sujeitas a efeitos da urbanização e de atividades urbanas (Menezes *et al.,* 2010).

Populações de Peripatidae (Onychophora) são registradas desde 1998 para essa área (Monte-Oliveira *et al.,* 2018), que segundo estudo preliminar de Vasconcellos *et al.* (2006) abriga espécie não identificada de *Peripatus*, o que demanda a necessidade da realização de novos estudos taxonômicos para fins de biodiversidade.

#### 2.3.3.5 Reserva Biológica (REBIO) de Pedra Talhada

Essa reserva, com seus 4.469 ha, estende-se pelos municípios de Quebrangulo, Chã Preta e Lagoa do Ouro (09°15’00”S; 36°36’07”W), este último estando localizado no Estado de Pernambuco, na divisa com o Estado de Alagoas (Auto, 1988). Cerca de 60% da área da UC está inserida em Quebrangulo, enquanto que Chã Preta e Lagoa do Ouro detêm 39% e 1% do restante da área da UC, respectivamente (Tscharner *et al.,* 2015). A REBIO de Pedra Talhada foi criada com o Decreto Federal nº 98.524 de 13 de dezembro de 1989, visando à proteção dos remanescentes de floresta atlântica e à conservação integral da

fauna e flora locais, como forma de garantir a proteção de amostras da biodiversidade em estado natural, para fins científicos e acadêmicos (Auto, 1988).

Esse maciço florestal, constituído, na sua maior parte, por vegetação heterogênea e densa, com diferentes biótopos e nichos ecológicos ao longo da sua extensão, tem sua fitofisionomia caracterizada pela justaposição de áreas de florestas e de encostas de terras baixas; de florestas de terras altas e de afloramentos rochosos; além da presença de brejos ou de zonas pantanosas; de clareiras; e de florestas degradadas (Tscharner *et al.,* 2015). A REBIO de Pedra Talhada pode ser classificada genericamente como sendo um "brejo de altitude", ou seja, uma área interiorana de encrave formada por disjunções florestais (Tabarelli *et al.,* 2005b).

A geomorfologia do terreno é caracterizada pela presença de "mares de morros" ou "relevos multiconvexos"; o clima é tropical úmido, sob influência de vários sistemas meteorológicos, sendo maio–junho o período com o maior acúmulo de precipitações, e o período de outubro–junho o mais seco (Tscharner *et al.,* 2015).

A REBIO de Pedra Talhada é tida como a área de floresta atlântica mais relevante da ecorregião do interior do Centro de Endemismo Pernambuco (WWF, 2021b), tendo sua biodiversidade bem inventariada para muitos grupos, incluindo espécies de plantas, fungos, vertebrados (Studer *et al.,* 2015) e, até mesmo, invertebrados, como Mollusca (Maestrati *et al.,* 2015); Platyhelminthes (Rossi *et al.,* 2015); Arachnida (Bertani *et al.,* 2015); Myriapoda (Godé *et al.,* 2015a); Crustacea (Willig & Santana, 2015); e subgrupos de Insecta, como as ordens Odonata (Godé & Peruquetti, 2015), Phasmatodea (Vargas *et al.,* 2015), Mantodea (Menezes, 2015), Blattodea (Lopes, 2015), Isoptera (Vasconcellos & Ernesto, 2015), Orthoptera (Godé *et al.,* 2015b), Hemiptera (Godé *et al.,* 2015c), Hymenoptera (Delabie *et al.,* 2015; Gonçalves *et al.,* 2015), Coleoptera (Godé *et al.,* 2015d) e Lepidoptera (Godé & Nobre, 2015).

Vasconcellos *et al.* (2006) defenderam a ocorrência de espécie de *Peripatus* na REBIO de Pedra Talhada, mas, até o momento, essa espécie não foi descrita formalmente e necessita de pesquisas mais avançadas para sua caracterização e, consequentemente, sua validação como táxon.

2.3.3.6 Mata de Coimbra

A Mata de Coimbra, situada no município de Ibateguara (9°00'02.21"S; 35°51'12.51"W), ocupa uma área de 3.500 ha, sendo um dos maiores remanescentes florestais do Estado de Alagoas (Tabarelli*et al.,*2005b). Destaca-se pelos riachose nascentes normalmente perenes e pela vegetação exuberante em estágios distintos de regeneração (Roda & Santos, 2005). A presença de Onychophora já foi confirmada no local (Monte-Oliveira *et al.,* 2018), mas carece de identificação em nível de espécie (Costa *et al.,* 2020).

2.3.3.7 Mata da Saudinha

A Mata da Saudinha, no extremo oeste do município de Maceió (09°22'S; 35°43W), tem regime climático com limite de 90 dias biologicamente secos; sua fitofisionomia é aquela das florestas ombrófilas, tendo composição florística de interesse botânico; além disso, a área funciona como reduto de espécies raras (Assis, 2000). A presença de Onychophora foi confirmada na região, mas sem estudos avançados direcionados à caracterização dos representantes em nível de gênero e de espécie (Monte-Oliveira *et al.,* 2018).

2.3.3.8 Estado de conservação da fauna de Onychophora do Estado de Alagoas

Atualmente, nada se conhece sobre o estado de conservação da fauna de Peripatidae do Estado de Alagoas. Além disso, é muito provável que a ocorrência das populações desse grupo não seja do conhecimento dos gestores das Unidades de Conservação (UCs) e dos fragmentos situados em áreas particulares, uma vez que nos levantamentos faunísticos dos planos de manejo disponíveis para consulta no ICMBio (2021) não há sequer menção à presença dos onicóforos nessas áreas de floresta atlântica.

2.3.4 ONYCHOPHORA COMO "TÁXON-BANDEIRA" NAS FLORESTAS ATLÂNTICAS

Do ponto de vista da proteção das florestas atlânticas, Onychophora representa um dos "táxons-bandeira" com notável potencial para a identificação de áreas prioritárias para conservação (New, 1995; Vasconcellos *et al.,* 2006).

Isso tanto é verdade que *Epiperipatus acacioi* (Marcus & Marcus, 1955) é um dos raros exemplos no mundo de que uma única espécie de invertebrado foi suficiente para justificar a criação de uma Unidade de Conservação (UC): a Estação Ecológica de Tripuí, município de Ouro Preto, Estado de Minas Gerais, no Sudeste do Brasil (Lewinsohn *et al.,* 2005; Oliveira *et al.,* 2015). Esta UC foi estabelecida unicamente com base na presença restrita (endemismo pontual) dessa espécie, recorrendo-se ao "princípio da conservação de táxon-bandeira" (New, 1995), sem que houvesse a necessidade do suporte de dados relativos à fauna ou flora locais (Minas Gerais, 1978, 1981 e 1988), como é frequente na maioria dos projetos que visam à criação de UCs (Primack& Rodrigues, 2001).

No entanto, mesmo contando com uma morfologia carismática (New, 1995) e com um forte apelo científico para sua conservação prioritária (Wells *et al.,* 1983; Lewinsohn *et al.,* 2005), os onicóforos ainda carecem, na prática, de políticas públicas direcionadas à sua proteção (New, 1995; Oliveira *et al.,* 2015), como ações específicas de conservação das espécies endêmicas das florestas atlânticas (Vasconcellos *et al.,* 2006).

No Brasil, a inexistência de sistematas especialistas em Onychophora (Marques & Lamas, 2006) constitui um grande empecilho ao desenvolvimento de estudos contínuos com esse táxon no país (Wieloch, 2008), restando, como consequência, uma diversidade subestimada, com riscos de desaparecer antes mesmo de ser descrita pela Ciência, ainda mais quando se considera a vulnerabilidade e o elevado grau de endemismo da maioria das espécies do filo (Wells *et al.,* 1983; Oliveira *et al.,* 2011), bem como o cenário atual de rápidas destruições de habitats no Brasil (Laurance, 2010).

Nos ambientes degradados de florestas atlânticas, as maiores ameaças à vida das espécies de Onychophora resulta das perdas de habitats por fragmentação e à influência das grandes áreas de matrizes antrópicas (Ranta *et al.,* 1998), que resultam no efeito de borda, que, por sua vez, favorece o surgimento de ambientes alterados no entorno dos fragmentos florestais, de modo que as condições nas bordas são bem distintas daquelas presentes no interior das florestas (Primack & Rodrigues, 2001). Assim, muitos animais, especialmente os de baixa vagilidade e/ou suscetíveis a alterações no seu habitat, como é o caso dos Onychophora, têm menor capacidade de se dispersar ou de sobreviver para além dos limites dos fragmentos florestais (Delabie *et al.,* 2013; Murienne *et al.,* 2014).

Embora os onicóforos sejam frequentemente ameaçados por atividades humanas, como as agropecuárias (New, 2005), existem vários relatos de populações desse grupo que vivem associadas a agroecossistemas (Read, 1988b), como no Brasil, com destaque para cultivos de bananeiras no Estado do Ceará (Pereira *et al.,* 2007) e para plantações de cacau no sudeste do Estado da Bahia (Delabie *et al.,* 2013).

Recentemente, Barrett *et al.* (2016) relataram também a presença de população de Onychophora em fragmentos florestais incrustados na matriz urbana duma cidade na Nova Zelândia, demonstrando a relevância da procura e da proteção desses organismos inclusive em ambientes inusitados de vegetação secundária, sob influências antrópicas.

Em suma, pode-se dizer que as populações de Onychophora, a despeito do tipo de ambiente que ocupam, tendem a ser consideradas importantes indicadores da qualidade ambiental da paisagem natural ao seu redor (Delabie *et al.,* 2013), tendo em vista várias características que lhes são peculiares, com destaque para as seguintes: (1) modo de vida críptico e especializado (Monge-Najera, 1995; Ax, 2000; Nielsen, 2012); (2) elevada propensão ao endemismo pontual (Oliveira *et al.,* 2011 e 2015); (3) vulnerabilidade a alterações no seu habitat; e (4) baixa capacidade de dispersão (Murienne *et al.,* 2014).

Essas características fazem com que esses animais sejam incluídos na categoria de "táxon-bandeira" (Lewinsohn *et al.,* 2005; Delabie *et al.,* 2013), mas que, ainda assim, precisam ser estudados mais profundamente como forma de ampliar o conhecimento sobre a sua sistemática (taxonomia e filogenia) e diversidade (Oliveira *et al.,* 2012a), até mesmo para se determinar o real impacto das espécies desse grupo na conservação de ecossistemas terrestres, como os de floresta atlântica (Oliveira *et al.,* 2011 e 2021b).

# 3 MÉTODOS

Os procedimentos metodológicos estão apresentados ordenadamente em uma estrutura que destaca: (1) os espécimes adquiridos; e o delineamento experimental propriamente dito, compreendendo (2) as análises morfológicas, divididas em análises de morfologia geral e análises de ultraestrutura; (3) as análises moleculares; e (4) a análise dos dados.

## 3.1 Espécimes

Este tópico apresenta informações gerais dos espécimes de Peripatidae (Onychophora) obtidos para aplicação neste trabalho, incluindo: (1) as estratégias para a sua obtenção; (2) seu meio de preservação; e (3) suas áreas de ocorrência e distribuição.

### 3.1.1 OBTENÇÃO DOS ESPÉCIMES

Três estratégias foram empreendidas para a obtenção dos exemplares de Peripatidae (Onychophora), provenientes de diferentes fragmentos de florestas atlânticas no Estado de Alagoas, a serem analisados aqui: (1) Expedições científicas de campo, direcionadas à coleta de animais *in vivo* nos ambientes naturais; (2) Solicitações para empréstimos de espécimes depositados em coleções científicas; e (3) Doações voluntárias de exemplares previamente coletados por outros pesquisadores.

3.1.1.1 Expedições científicas de campo

Inicialmente, foram programadas expedições científicas de campo, visando à coleta de espécimes *in vivo* em dezoito fragmentos de floresta atlântica no Estado de Alagoas, porecorregião emunicípio: (1) Ecorregião costeira, incluindo matas montanas e matas de terras baixas: (1.1) município de Ibateguara (Mata de Coimbra); (1.2) município de Murici (ESEC de Murici, especificamente na Mata da Fazenda Bananeira e na Mata da Fazenda Pedra Branca); (1.3) município de Rio Largo (RPPN Mata do Cedro; e Mata da Sálvia); (1.4) município de Maceió (APP do IBAMA; Parque Municipal de Maceió; Matas dos condomínios residenciais Aldebaran Alfa, Aldebaran Beta, Aldebaran Ômega e Jardim Petrópolis; Mata da Saudinha; e APA do Catolé e Fernão Velho, a qual se estende também pelo município de Satuba); (1.5) município de São Luís do Quitunde (mata da Usina Santo Antônio); e (1.6) município de Coruripe (duas matas da Usina Coruripe); e (2) Ecorregião interiorana, incluindo matas no (2.1) município de Chã Preta (RPPN Fazenda Vera Cruz); e no (2.2) município de Quebrangulo (REBIO de Pedra Talhada).

Para a realização dessas expedições foi obtida licença de coleta (nº de expedição 9480), com prazo inicial de quase oito meses de duração (13 abril 2018 a 02 dez. 2018), junto ao Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade do Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade (SISBio/ICMBio).

No entanto, por questões cronológicas e de logística —que envolveram desde (1) as dificuldades de se obter a licença de coleta de Onychophora junto ao SISBio/ICMBio; (2) as dificuldades burocráticas relacionadas à premissão para entrada nas matas junto aos responsáveis legais; e (3) as dificuldades de transporte da equipe de campo junto à Universidade Federal de Alagoas—, foi possível realizar apenas expedições de campo em seis fragmentos de mata: (1) RPPN Mata da Sálvia; (2) Mata da Fazenda Pedra Branca; (3) duas matas da Usina Coruripe; (4) Mata do Aldebaran Alfa; e (5) Mata do Aldebaran Ômega, sendo que estas duas últimas, por estarem inseridas na malha intraurbana do município de Maceió, facilitando assim o acesso da equipe de campo, serviram também como áreas para a realização de expedição piloto para ajustes na metodologia de campo.

Por não haver um método específico para se coletar Onychophora (Pereira *et al.,* 2007), a busca por espécimes *in vivo* se deu de forma direta e aleatória, vasculhando-se os principais micro-habitats—úmidos e ao abrigo da luz—, normalmente ocupados por esses organismos, incluindo-se: (1) serapilheira; (2) troncos caídos em diferentes estágios de decomposição; (3) áreas nas proximidades de cursos d'água perenes ou intermitentes; (4) base de Brommeliaceae e de Arecaceae; (5) áreas de declive natural do terreno ("barrancos"); (6) em cavidades do solo e sob rochas; e em (7) substratos musgosos (Oliveira *et al.,* 2010, 2011 e 2012b).

Tais buscas foram conduzidas utilizando-se ferramentas simples e equipamentos de proteção individual (EPIs), como: (1) ancinhos e pás-de-jardinagem, para remoção do folhiço; (2) pés-de-cabra, chaves-de-fenda e facas, para fazer fissuras nos troncos; (3) lanternas-de-cabeça, para facilitar a visualização dos onicóforos; e (4) calçados de cano alto, coletes de proteção e roupas compridas.

Registros fotográficos foram realizados com câmera digital profissional (Canon, modelo DS126231). As coordenadas geográficas foram registradas com uso de equipamento de GPS profissional (Garmin, modelo 78s), ao passo que a umidade relativa do ar (%) e a temperatura (°C) foram registradas com termo-higrômetro digital (Minipa, modelo MT-241). As buscas ocorreram durante o período da manhã e da tarde, com esforço de amostragem registrado em horas/homem.

Entretanto, nenhum onicóforo foi encontrado durante essas tentativas de coleta em campo, o que, consequentemente, justificou a adoção de outras formas de obtenção dos espécimes para o estudo, como através de doação voluntária e, principalmente, de empréstimos em coleções científicas.

#### 3.1.1.2 Empréstimos em coleções científicas

Durante a etapa do levantamento bibliográfico, comum em trabalhos acadêmicos, foram identificadas coleções taxonômicas, cujo acervo contava com o depósito de espécimes de Peripatidae (Onychophora), provenientes de diferentes localidades de floresta atlântica do Estado de Alagoas. Para este trabalho, foram solicitados empréstimos à curadoria de três coleções taxonômicas de duas Instituições de Ensino Superior: (1) Coleção do Setor

de Malacologia e Coleção do Setor de Entomologia, ambas do Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas (MUFAL); e (2) Coleção de Aracnídeos e Miriápodes da Universidade Federal da Paraíba (UFPB).

No total, 31 exemplares de Onychophora foram disponibilizados para este estudo, sendo cinco da UFPB e os demais do MUFAL. Dados de identificação (*i.e.,* código/número de registro na coleção depósito e dados taxonômicos) e dados de procedência (*i.e.,* local e data da coleta e nome dos coletores) dos espécimes obtidos foram recuperados nas etiquetas de procedência do material (Quadro 4), sendo posteriormente incluídos em banco de dados taxonômicos, conforme orientações de Martins (1994).

### 3.1.1.3 Doação voluntária de espécime e análise do padrão de coloração do corpo

Um espécime de Peripatidae (Onychophora), procedente da Reserva Biológica de Pedra Talhada, município de Quebrangulo, Estado de Alagoas (09°14'42.30"S; 36°25'16.47"W) foi doado voluntariamente a este estudo por seu coletor, Rawelly de Oliveira Gonçalves. Vale-se destacar que essa doação não se deu no início do estudo, mas na etapa voltada à apuração e à análise dos dados, de modo que só foi possível fazer-se a análise da morfologia geral desse indivíduo (ver o tópico das "Análises morfológicas gerais"). Futuramente, ele poderá ser analisado em pormenores, a partir de análises morfológicas ultraestruturais e de análises moleculares.

Dados de procedência do onicóforo, obtidos no momento da sua coleta em campo, foram informados pelo coletor durante o momento da entrega do material (Quadro 4). O referido exemplar foi coletado ao acaso no folhiço, numa área ligeiramente íngreme da floresta, com aspecto de grota, situada a 4 m de um rio e a 688 m de altitude.

Especificamente nesse caso, foi possível a realização de captura de imagens, com e sem efeito de flash, do espécime *in vivo* no campo (com uso de câmera de smartphone) e, posteriormente, no laboratório (com uso de câmera profissional; Canon Inc., modelo DS126231), possibilitando assim a descrição do padrão de coloração do corpo do animal pela comparação com código de cores padronizadas (Küppers, 2002).

**Quadro 6. Dados dos espécimes de Onychophora analisados neste estudo (continua...).**

| Dados dos espécimes | | | | | | | Análises laboratoriais | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Dados de identificação | | Dados de procedência e de coleta | | | Meio de preservação | | Morfológicas | | Moleculares (sequenciamento COI) |
| Código de registro na coleção | Coleção taxonômica de depósito | Local de coleta | Data da coleta | Coletores | Antes do estudo | Durante o estudo | Geral | MEV | |
| 002 | Coleção do Setor de Malacologia do MUFAL | Estado de Alagoas, Maceió, APA do Catolé e Fernão Velho | 19. X. 1998 | Freitas, L. M. | Etanol 70% glicerinado (1:10) | Etanol 70% | Sim | Sim | Não |
| 002’ | | | | | | | | Não | |
| 003 | | Estado de Alagoas, Rio Largo, Mata da Sálvia | 17. X. 1995 | | | | | Sim | |
| 004 | | | 17. II. 1995 | | | | | Não | |
| 005 | | Estado de Alagoas, ESEC de Murici, Murici, Mata da Bananeira | 21. VII. 1995 | | | | | | |
| 005’ | | | | | | | | | |
| 006 | | Estado de Alagoas, Rio Largo, RPPN Mata do Cedro | 20. XII. 1993 | Freitas, L. M., & Silva, N. M. | | | | Não | |
| 006’ | | | | | | | | | |
| NM02 | Coleção do Setor de Entomologia do MUFAL | Estado de Alagoas, ESEC de Murici, Murici, Mata da Bananeira | 2007 | Freitas, L. M. | | | | Sim | |

**Quadro 7. Dados dos espécimes de Onychophora analisados neste estudo (continuação).**

| Dados dos espécimes | | | | | | | Análises laboratoriais | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Dados de identificação | | Dados de procedência | | | Meio de preservação | | Morfológicas | | Moleculares (sequenciamento COI) |
| Código de registro na coleção | Coleção taxonômica de depósito | Local de coleta | Data da coleta | Coletores | Antes do estudo | Durante o estudo | Geral | MEV | |
| UFPB-PG0037 | Coleção de Aracnídeos e Miriápodes da UFPB | Estado de Alagoas, ESEC de Murici, Murici, | 23. IX. 2014 | Lorenzo, E. P., & Lucena, R. A. | Etanol 70% | Etanol 70% | Sim | Não | Não |
| UFPB-PG0034 | | Estado de Alagoas, ESEC de Murici, Murici | 29. VII. 2014 | Lorenzo, E. P. | | | | | |
| UFPB-PG0049 | | Estado de Alagoas, Quebrangulo, REBIO de Pedra Talhada | 06. VIII. 2016 | De Souza, A. M., Da Silva, M. B., Sales, T. S., & Teles, D. | | | | | Sim |
| UFPB-PG0058 | | Estado de Alagoas, Ibateguara, Mata de Coimbra | 05. IX. 2014 | Souza, P. S. | | | | | |
| UFPB-PG0059 | | Estado de Alagoas, Ibateguara, Mata de Coimbra | 03-06. IX. 2014 | Lorenzo, E. P. | Etanol 99,5% | Etanol 99,5% | | | Não |
| Sem registro (exemplar doado) | Será entregue para depósito em coleção científica (a ser definida) | Estado de Alagoas, Quebrangulo, REBIO DE Pedra Talhada | 09. II. 2020 | Gonçalves, R. O. | *In vivo* | Etanol 70% | Sim | Nâo | Não |

Essa conduta técnica foi adotada, por diminuir o caráter subjetivo em relação à determinação de padrões de coloração, situação comum em estudos taxonômicos, que gera insegurança terminológica em relação a essa variável (nomes diferentes para um mesmo padrão de cor; e descrições muito sumárias de matizes e combinações de cores), dificultando, consequentemente, uma comparação mais precisa entre os táxons (Papavero & Martins, 1994).

### 3.1.2 PRESERVAÇÃO DOS ESPÉCIMES

Neste tópico estão descritas as informações relacionadas ao meio líquido de preservação dos espécimes de coleção emprestados; e também as técnicas de fixação e preservação em que o exemplar de Onychophora doado foi submetido.

#### 3.1.2.1 Preservação dos espécimes emprestados

O líquido preservador variou entre os Onychophora de coleção emprestados: (1) etanol 70%, glicerinado (1:10), nos exemplares do MUFAL; (2) etanol 99,5%, inicialmente sob refrigeração, sendo depois mantido em temperatura ambiente, num dos exemplares da UFPB; e (3) etanol 70%, nos demais exemplares da UFPB (Quadro 4). Antes de serem submetidos às análises moleculares, os espécimes cedidos pelo MUFAL passaram por técnicas para a remoção do glicerol (ver o tópico “remoção do glicerol”, tratado adiante).

#### 3.1.2.2 Fixação, sacrifício e preservação do espécime doado

Como o Onychophoradoado chegou ainda vivo no laboratório, foi necessário submetê-lo a técnicas de fixação, antes de preservá-lo em etanol 70%. O espécime, anestesiado sob recipiente fechado, com chumaço de papel filtro embebido em éter, foi adequadamente alinhado (com uso de pinça de pontas arredondadas), no sentido anteroposterior do seu corpo, sendo posteriormente sacrificado e preservado, segundo Oliveira (2009). Por fim, etiquetas de procedência foram anexadas ao material, conforme Martins (1994).

### 3.1.3 DISTÂNCIAS ENTRE ÁREAS DE OCORRÊNCIA

Considerando que populações de Onychophora tendem a ser altamente endêmicas, com espécies distribuindo-se predominantemente por suas localidades-tipo e, quando muito, por áreas próximas e/ou circunvizinhas (Oliveira *et al.,* 2011), as distâncias entre as áreas de ocorrência representam uma importante variável na validação da identificação taxonômica das espécies desse grupo (Oliveira *et al.,* 2012a).

Com exceção do único exemplar doado, o qual teve as coordenadas da localidade específica da coleta registradas no campo pelo coletor, os demais onicóforos analisados, provenientes das coleções taxonômicas, não dispunham das coordenadas geográficas da área específica em que foram coletados nas etiquetas de procedência. Sem que houvesse prejuízos no cálculo das distâncias entre áreas de ocorrência, optou-se por utilizar, para os exemplares de coleção emprestados, as coordenadas geográficas centrais da área de ocorrência, obtidas em consulta à literatura especializada (Quadro 4).

O cálculo da distância entre as áreas de ocorrência das populações de Peripatidae (Onychophora) no Estado de Alagoas, Centro de Endemismo Pernambuco, Nordeste do Brasil, foi determinado no *Google Earth®,* utilizando-se do recurso que possibilita medir distâncias simples (em linha reta) entre dois pontos específicos no mapa.

## 3.2 Análises morfológicas

No presente estudo as análises da morfologia externa do corpo foram divididas em: (1) análises morfológicas gerais, incluindo a medição de variáveis quantitativas de tamanho do corpo (comprimento, largura e altura), a contagem do número de pares de pernas do tronco, e a sexagem dos espécimes sob estereomicroscópio; e (2) análises morfológicas ultraestruturais, envolvendo uma série de procedimentos invasivos para a visualização das amostras dissecadas sob microscopia eletrônica de varredura (MEV).

### 3.2.1 ANÁLISES MORFOLÓGICAS GERAIS

As análises morfológicas gerais, realizadas com os exemplares sob estereomicroscópio, foram divididas em três etapas: (1) determinação do tamanho do corpo; (2) contagem do número de pares de pernas dos espécimes; e (3) sexagem dos espécimes.

#### 3.2.1.1 Determinação do tamanho do corpo

Dentre os 32 espécimes obtidos dez foram selecionados para análise (Quadro 4), etiveram as variáveis do tamanho do corpo (comprimento, largura e altura, em cm) determinadas sob estereomicroscópio, com uso de paquímetro manual (Mitutoyo®).

É comum que os onicóforos, com seu corpo muito contráctil, fiquem desalinhados (com algum grau de rotação em torno do seu próprio eixo) após a fixação, o que acaba dificultado a medição do comprimento do corpo. Nos espécimes desalinhados optou-se pela medição indireta do comprimento do corpo: um barbante era alinhado ao longo do corpo, percorrendo todo o seu eixo, e cortado rente ao pólo das extremidades anterior e posterir. O comprimento do pedaço de barbante era então medido com o paquímetro, e o valor obtido foi considerado equivalente ao comprimento do corpo do espécime.

#### 3.2.1.2 Contagem dos pares de pernas

O número de pares de pernas do tronco foi determinado com os espécimes visualizados sob estereomicroscópio. As pernas foram contabilizadas para cada lado do corpo, sendo verificada eventual ausência de perna(s) ou, ainda, a presença de perna(s) atrofiada(s).

#### 3.2.1.3 Sexagem

O estado sexual (macho, ♂; ou fêmea,♀) também foi determinado com os espécimes sob estereomicroscópio. Especificamente no penúltimo par de pernas do tronco, observou-se a conformação geral da abertura do coxim genital para se definir o sexo. Os espécimes selecionados para as análises morfológicas ultraestruturaistiveram a estrutura da sua genitália analisada detalhadamente sob microscópio eletrônico de varredura (MEV).

### 3.2.2 ANÁLISES MORFOLÓGICAS ULTRAESTRUTURAIS

Como as análises morfológicas ultraestruturais envolvem procedimentos invasivos, nem todos os exemplares de coleções emprestados puderam ser submetidos a análises desse tipo. Vale-se destacar que onicóforos são animais raros, de difícil visualização em campo, de maneira que as curadorias das poucas coleções que possuem Onychophora do Brasil tendem a cedê-los, com maior frequência, para estudos mais avançados, como os de pós-graduação *Stricto Sensu* (mestrado e doutorado).

Felizmente, este estudo, mesmo com o seu caráter de iniciação científica, obteve a autorização da curadoria dos Setores de Malacologia e de Entomologia do MUFAL para a realização das análises morfológicas ultraestruturais nos seus exemplares emprestados. Nas amostras da UFPB foi permitida a realização das análises moleculares. Inclusive por questões cronológicas, não seria possível submeter os espécimes da UFPB às análises de ultraestrutura, porque elas foram conduzidas no Centro de Microscopia da Universidade Federal de Minas Gerais (CM-UFMG), sob orientação do Dr. Ivo de Sena Oliveira e com a participação de servidores técnicos locais, com amostras de Onychophora selecionadas do MUFAL, antes da efetivação do empréstimo à curadoria da coleção da UFPB.

Nem todas as amostras do MUFAL se mostraram bem preservadas, quando vistas sob estereomicroscópio: algumas estavam danificadas, muitas com cutícula desprendida e poucas impróprias para análises. Dessa forma, quatro amostras mais bem preservadas (Ony_002, Ony_003, Ony_006' e Ony_MN02), procedentes de diferentes fragmentos de Floresta Atlântica no Estado de Alagoas (Quadro 4), foram selecionadas para aplicação nas análises ultraestruturais, garantindo amplitude geográfica ao estudo.

Essas amostras foram submetidas aos seguintes procedimentos invasivos, típicos de análises ultraestruturais com Onychophora: (1) Seccionamento transversal do corpo; (2) Dissecção do útero das fêmeas; (3) Desidratação das amostras em séries etanólicas; (4) Secagem das amostras em ponto crítico de $CO_2$; (5) Montagem das amostras sobre *stubs* metálicos e aplicações de cola condutiva; (6) Metalização em camada de ouro; e (7) Visualização e escaneamento de imagens da superfície do integumento do corpo, sob Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) de alto vácuo, como descrito a seguir.

3.2.2.1 Seccionamento transversal do corpo

Os quatro espécimes selecionados tiveram seu corpo seccionado —com uso de lâminas tipo barbear esterilizadas em clorofórmio 100% PA) e seguindo-se os padrões de corte estabelecidos com base em Reid (1996) e em Oliveira *et al.* (2012b) (Fig. 26)—, em seis partes, das quais quatro (as três mais anteriores e a mais posterior) foram submetidas, de fato, às análises morfológicas ultraestruturais; e as outras duas partes serviram como *vouchers,* sendo: um reservado para as análises moleculares (parte do corpo entre os 3º e 4º cortes); e outro, destinado ao depósito em coleção científica (parte do corpo entre os 4º e 5º cortes) (Fig. 26). Ambos os *vouchers* foram preservados em etanol 70%.

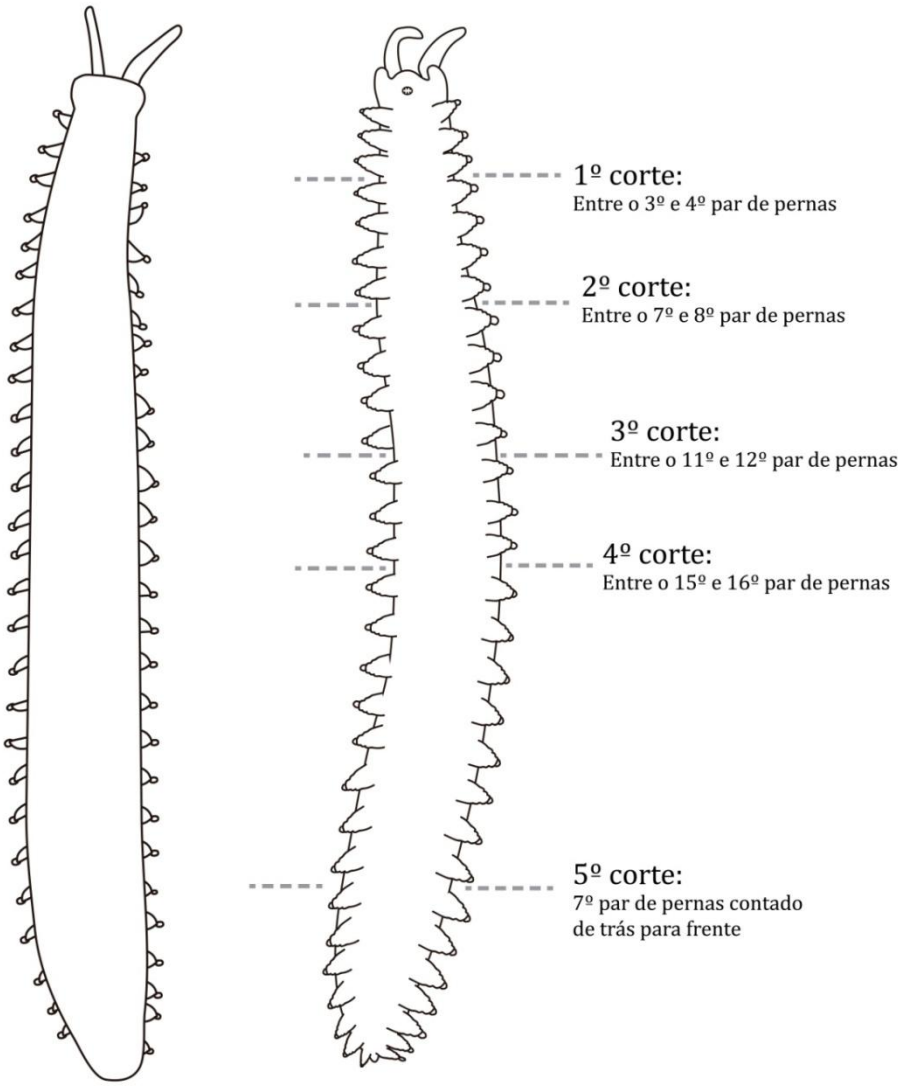



**Figura 26. Diagramação dos padrões de corte do corpo dos espécimes analisados, em vista dorsal (à esquerda) e em vista ventral (à direita).** Fonte: Adaptado de Reid (1996) e de Oliveira *et al.* (2012b). Créditos da diagramação: Layanna Roberta Madeiro Lôbo de Castro.

3.2.2.2 Dissecção do útero das fêmeas

As quatro amostras, todas fêmeas, tiveram o seu útero cuidadosamente dissecado, com uso de pinças de pontas finas, para busca por embriões. Um único embrião, encontrado no útero de Ony_MN02 (Quadro 4), foi incluído entre as amostras a serem visualizadas sob MEV de alto vácuo.

3.2.2.3 Desidratação das amostras

As amostras dos espécimes adultos e em idade embrionária foram submetidas à técnica de desidratação em série crescente de etanol (85, 90, 95 e 99,5%), com cinco minutos de duração em cada concentração. As amostras permaneceram alguns dias na concentração de 99,5% para garantir uma máxima desidratação antes da secagem na próxima etapa.

3.2.2.4 Secagem das amostras

As amostras desidratadas passaram por secagem em ponto crítico de $CO_2$, uma técnica voltada a eliminar qualquer líquido residual (água ou etanol), antes das amostras serem montadas e visualizadas sob MEV de alto vácuo.

3.2.2.5 Montagem das amostras e aplicação de cola condutiva

As amostras foram montadas em *stubs* metálicos, com uso de cola condutiva, à base de prata, seguindo as orientações de Oliveira *et al.* (2012b).

3.2.2.6 Visualização e escaneamento das amostras sob MEV

As amostras foram finalmente visualizadas e escaneadas sob MEV (Quanta™, modelo 3D FEG FEI) com feixe eletrônico, com canhão de elétrons de emissão por efeito de campo em alto vácuo. Durante esse procedimento foram procurados caracteres morfológicos de impacto na taxonomia dos Peripatidae (Onychophora) do Neotrópico (Quadro 5), sendo efetuadas imagens escaneadas digitalizadas para análise posterior dos dados obtidos.

Quadro 8. Caracteres morfológicos procurados nas análises ultraestruturais (MEV).

| Região do corpo | Corte transversal | Visualização sob MEV | Caráter morfológico | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Localizador | Variável | Estado do caráter procurado |
| Extremidade anterior (= Região cefálica + primeiros pares de pernas do tronco) | Porção do corpo anterior ao 1º corte (Fig. 26) | vista dorsal | Antenas | Número de anéis da antena | A definir |
| | | | | Espessura dos 9º, 11º e 13º anéis da antena | (0) Mais delgado que os demais anéis da antena<br>(1) Mesma espessura dos demais anéis da antena |
| | | | Quimiorreceptores | Presença | (0) Presente<br>(1) Ausente |
| | | vista dorsolateral | Olhos | Presença | (0) Presente<br>(1) Ausente |
| | | vistafrontoventral | Papilas fusiformes | Formato | A definir |
| | | | Boca | Lábios | (0) 12 lábios pareados + 1 lábio não pareado<br>(1) Lábios não pareados |
| | | | Papilas adesivas | Textura das escamas dérmicas | A definir |
| Tronco vermiforme | Porção do corpo entre o 1º e o 2º corte (Fig. 26) | vista dorsal | Plicas | Número | (0) Constante (= 12)<br>(1) Inconstante |
| | | | | Formato | (0) Completo<br>(1) Incompleto |
| | | Sob visão lateral | 4º e 5º pares de perna | Posição do tubérculo nefridial | (0) Entre as 3ª e 4 solas da perna<br>(1) Em posição diferente |

Continua ...

**Quadro 9. Caracteres morfológicos procurados nas análises ultraestruturais (MEV). (Continuação)**

| Região do corpo | Corte transversal | Visualização sob MEV | Caráter morfológico procurado | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Localizador | Variável | Estado do caráter procurado |
| Tronco vermiforme (continuação) | Porção do corpo entre o 1º e o 2º corte (Fig. 26) | Sob visão lateral | 5ª sola da perna vestigial | Presença | (0) Presente<br>(1) Ausente |
| | | | Papilas distais da perna | Número | A definir |
| | | | | Posição | Especificar |
| | | | Papila reniforme | Textura | A definir |
| | Porção do corpo entre o 2º e o 3º corte (Fig. 26) | Sob visão dorsal | Papilas dérmicas | Número de níveis de escamas | A definir |
| | | | | Simetria | (0) Simétricas<br>(1) Assimétricas |
| | | Sob visão dorsolateral | Papilas crateriformes | Número de escamas dérmicas | A definir |
| | | | | Porção apical | (0) Presente<br>(1) Ausente |
| | Embrião | Sob visão lateral | Projeções podais embrionárias | Ramificação | (0) Simples<br>(1) Composta |
| Extremidade posterior (= últimos pares de perna do tronco + cone anal) | Última porção do corpo, após o 5º corte (Fig. 26) | Sob visão ventral | Coxim genital | Abertura genital (estado sexual) | (0) Macho<br>(1) Fêmea |
| | | | | Formato das escamas dérmicas | A definir |

## 3.3 Análises moleculares

As análises moleculares se processaram a partir de cinco etapas, descritas a seguir: (1) Extração do DNA genômico; (2) Amplificação por PCR; (3) Purificação das amostras; (4) Sequenciamento; e (5) Análises de *DNA barcoding.*

### 3.3.1 EXTRAÇÃO DO DNA GENÔMICO

Considerando o caráter preliminar deste estudo, optou-se por submeter as amostras de Onychophora a três protocolos diferentes de extração de DNA genômico, como forma de verificar em qual deles o isolamento do DNA era mais eficiente: (1) extração com Chelex 100; (2) extração "tradicional" com fenolclorofórmio; e (3) *NucleoSpin® DNA Insect.* Como previamente mencionado, as amostras utilizadas estavam preservadas em meio líquido (etanol 70% ou 99,5%) sob temperatura ambiente.

#### 3.3.1.1 Protocololo de extração de DNA com Chelex 100

Para extração do DNA genômico, 500µL de solução de Chelex 10% em suspensão (Vortex) e 1,5µL de solução de proteinase K (20mg/mL) foram adicionados em tudos de extração. Em seguida, os espécimes analisados foram seccionados transversalmente, seguindo o plano segmentar do corpo, com auxílio de lâminas tipo barbear esterilizadas (etanol 70%). Com pinça delicada, foram selecionados fragmentos dos órgãos internos do corpo, os quais foram imersos na solução. As amostras passaram por 1 hora de banho Maria (56°C), sendo que a cada 15 min. os tubos foram agitados manualmente, por 10s, para manter as amostras biológicas suspensas na solução.

#### 3.3.1.2 Protocolo de extração "tradicional" de DNA com fenolclorofórmio

Inicialmente, dois fragmentos do integumento dorsal das amostras analisadas foram retirados e hidratados em água destilada (placa de petri). As amostras hidratadas foram imersas em 222µL de solução de extração (200 µL de água destilada, 20µL de SDS (10%) e 2 µL de proteinase K (20mg/mL), sendo submetidas posteriormente a banho maria (2 horas;

56-57°C). Em seguida, a parte líquida foi retirada e transferida para outro tubo de 1,5 mL. Foi acrescentada igual proporção (222µL) de fenolclorofórmio, sendo tal solução agitada vigorosamente e centrifugada por 5 min.em velocidade máxima (14.500 rpm).

O sobrenadante (150µL) foi retirado e adicionado em novo tubo de 1,5 mL, onde foi adicionada igual proporção (150µL) de isopropanol puro. O tubo foi agitado e, em seguida, incubado por 20 min. a - 20°C no congelador. Depois, a solução foi submetida à nova etapa de centrifugação (por 15 minutos; 14.500 rpm), para descarte do sobrenadante, mantendo-se o *pellet.*Adicionou-se 500 µLde etanol 70%, seguindo-se com outra centrifugação (5 min.; 14.500 rpm) e com descarte do sobrenadante. Por fim, realizou-se a secagem (2 min., em termobloco) e a ressuspensão das amostras em 30µL de TRIS (pH 8), armazenado a 4°C. Os tubos foram, então, armazenados no congelador.

### 3.3.1.3 Protocolo de extração de DNA *NucleoSpin® DNA Insect*

Este protocolo foi densenvolvido pensando na extração de DNA de amostras de insetos e tem como diferencial o uso de um tubo de extração (*NucleoSpin®Bead Tube*), no qual há pequenas esferas metálicas que, quando em movimento, facilitam a quebra mecânica das amostras.

#### 3.3.1.3.1 Preparo das amostras

Uma amostra (até 3 pares de pernas) de cada espécime foi alocada no tubo de extração de DNA (*NucleoSpin®Bead Tube*), onde foram adicionados 100µL do buffer de eluição *(Ellution Buffer BE).*

#### 3.3.1.3.2 Lise das amostras

Para a lise das amostras, foram adiconados 40 µL do buffer MG no tudo de extração e, em seguida, 10 µL de proteinase K líquida. O tubo foi fechado e agitado por 20 min, em velocidade máxima, no Vortex-Genie®. Depois, o conteúdo do tubo foi centrifugado por 30 s em velocidade máxima (14.500 rpm).

3.3.1.3.3 Ajustes nas condições de ligação do DNA

Nesta etapa, 600 µL de buffer MG foram adcionados no tudo de extração, que passou por nova agitação (3 s, no Vortex-Genie®) e centrifução (30 s, 14.500 rpm).

3.3.1.3.4 DNA ligante

O sobrenadante (~ 500-600µL) foi transferido para o tubo de coluna (*NucleoSpin® DNA Insect Column*), inserido num tubo coletor de 2 mL, passando, em seguida, por uma nova etapa de centrifugação (também 30 s, 14.500 rpm). O tubo coletor foi descartado junto com o líquido residual. O tubo de coluna foi posto num novo tubo coletor de 2 mL.

3.3.1.3.5 Lavagem da membrana de sílica

Na primeira lavagem, 500 µL do buffer BW foram adicionados ao tubo de coluna, sendo realizada centrifugação (30 s, 14.500 rpm), com posterior descarte do líquido residual e reposicionamento do tubo de coluna no tubo coletor. Na segunda lavagem, 500 µL do buffer B5 foram adicionados ao tubo de coluna, cujo conteúdo amostral foi novamente centrifugado (30 s, 14.500 rpm). O líquido residual foi descartado e o tubo de coluna foi reposiocionado novamente no tubo coletor.

3.3.1.3.6 Secagem da membrana de sílica

Para secagem da membrana de sílica, o conteúdo amostral passou por centrifugação sob as mesmas condições anteriores (30 s, 14.500 rpm).

3.3.1.3.7 Eluição de DNA “altamente puro”

O tubo de coluna foi posto num tubo coletor de 1.5 mL e, em seguida, 100 µL do buffer de eluição *(Ellution Buffer BE)* foram adicionados no tubo de coluna. Os tubos foram incubados por 1 min sob temperatura ambiente. Por fim, uma última centrifugação foi realizada (30 s, 14.500 rpm).

### 3.3.2 AMPLIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO EXTRAÍDO

As quatro amostras em que foi possível observar-se bandas bem formadas, ou mesmo pequenos vestígios, de DNA (PG0034; PG0037; PG0049; e PG0058) (Quadro 4) foram submetidas à técnica tradicional de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR), realizada no termociclador Tachne (modelo TC-412), em 30 ciclos, com os seguintes parâmetros de temperaturas: 94° C, por 30s; 50° C, por 30 s; 72° C, por 30 s; 72° C, por 5 min (extensão final); e 10° C (suporte final).

Para a reação, utilizou-se: 1µL de cada uma das amostras de Onychophora; e 200µL de mix, constituindo-se de 1 µL de polimerase Taq, 40µL de solução tampão 5x, 6 µL de primers de Citocromo C Oxidase subunidade I (COI) (HCO2198)[4], e 153 µL de água bem purificada. Além disso, utilizou-se também controle positivo (DNA de formiga) e controle negativo, como forma de verificar: (1) a eficiência da reação; e (2) se houve contaminação das amostras com DNA humano durante o processo até aqui. Os 200µL do mix foram divididos da seguinte maneira: 40 µL para cada amostra de Onychophora; 20 µL para o controle positivo; e 20µL para o controle negativo.

### 3.3.3 VISUALIZAÇÃO DAS AMOSTRAS AMPLIFICADAS EM GEL DE AGAROSE

As amostras amplificadas foram submetidas à técnica de eletroforese em gel de agarose e notou-se que apenas PG0049 e PG0058 apresentavam bandas visíveis de DNA.

### 3.3.4 NOVA ETAPA DE AMPLIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO EXTRAÍDO

Como forma de tentar garantir o sucesso das análises, optou-se por realizar uma nova etapa de amplificação das quatro amostras previamente amplificadas. Para tanto, diluiu-se previamente cada uma das amostras em água purificada e seguiu-se com a nova etapa de amplificação, utilizando-se de 1µL de cada amostra; e 260µL de mix, formado por 1µL de polimerase Taq, 6 µL de primers (HCO2198), 52 µL de solução Tampão 5x, e 208 µL de água bem purificada. Os 260 µL de mix foram divididos entre as quatro amostras (49 µL em cada) e o controle negativo (10µL).

[4] Sequência do primer: 5'–TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA–3'.

### 3.3.5 NOVA VISUALIZAÇÃO DAS AMOSTRAS AMPLIFICADAS EM GEL DE AGAROSE

As amostras amplificadas foram visualizadas a partir de técnica de eletroforese em gel de agarose e observou-se, mais uma vez, que apenas PG0049 e PG0058 apresentavam bandas visíveis de DNA. Dessa forma, optou-se por seguir as análises apenas com essas duas amostras.

### 3.3.6 PURIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO AMPLIFICADO

Após reação de PCR e visualização do DNA genômico amplificado em gel de agarose, sob eletroforese, as amostras foram então submetidas a protocolo de reação de purificação de produtos de PCR com isopropanol/etanol.

Adicionou-se às amostras (10μL) 20 μL de $H_2O$ dd e 70μL de isopropanol 100%, pois o isopropanol tem que corresponder a 60% do volume da reação, e, em seguida, deixou-se os tubos em temperatura ambiente por 25 min. Depois, centrifugou-se (25 min., 14. 500 rpm) para o descarte de todo o isopropanol. Adicionou-se 200μL de etanol 60% e centrifugou-se por 10 min. e na mesma velocidade que a etapa anterior. Seguiu-se com o descarte do etanol. Por fim, as amostrasforam secas em termobloco (80°C), com posterior ressuspensão em água bem purificada.

### 3.3.7 VISUALIZAÇÃO DAS AMOSTRAS PURIFICADAS EM GEL DE AGAROSE

As amostras purificadas (PG0049 e PG0058) foram visualizadas novamente em gel de agarose e notou-se, mais uma vez, a presença de bandas visíveis de DNA. Dessa forma, deu-se prosseguimento às análises com as etapas de sequenciamento gênico.

### 3.3.8 SEQUENCIAMENTO GÊNICO

Primeiramente, diluiu-se 10 μL do primer (HCO2198) em 90 μL de água bem purificada. Prosseguiu-se com a reação de sequenciamento das duas amostras (PG0049 e PG0058),

utilizando-se: 4µL dos reagentes do kit *BigDye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing* (Applied Biosystems); 2 µL dos primers (HCO2198) (10 nm); e 4 µL de DNA purificado de cada uma das amostras. A etapa de termociclagem deu-se em 45 ciclos, seguindo-se o protocolo do fabricante do kit; e o sequenciamento foi realizado pelo Mátodo de Sanger.

### 3.3.9 PURIFICAÇÃO DO DNA GENÔMICO PÓS-SEQUENCIAMENTO

Para a purificação das amostras sequenciadas, utilizou-se 10 µL dos produtos da reação de sequenciamento, 30 µL de água bidestilada e 60µL de isopropanol (100%). Agitou-se vigorosamente até homogeneizar a mistura. Depois, deixou-se a solução em temperatura ambiente (25° C) por 25 min. Passado este tempo, centrifugou-se a solução por 20 min., em velocidade máxima (14.500 rpm). Descartou-se todo o sobrenadante (isopropanol) com micropipeta e, em seguida, adicionou-se 250 µL de etanol (60%) e, depois, agitou-se um pouco os microtubos. Centrifugou-se por 10 min., em velocidade máxima (14.500 rpm) e, logo depois, descartou-se todo o etanol. Os tubos foram levados ao termobloco para secagem das amostras a 80° C, por cerca de 1 min. Para finalizar, as amostras foram ressuspendidas em 15 µL formamida HiDi.

### 3.3.10 ALINHAMENTO DOS SEGMENTOS E COMPARAÇÃO DAS SEQUÊNCIAS DE COI

Os dois segmentos de COI obtidos passaram por alinhamento geral, do tipo nucleotídeo-nucleotídeo, no programa BLAST nucleotideo (BLASTn). Posteriormente, e utilizando-se dos recursos disponíveis no mesmo programa, ambas as sequências *(query)* foram comparadas, por meio de busca direta, às sequências de DNA *(subject)* mais similares, registradas em banco de dados genético *(GenBank).*

## 3.4 Análises dos dados

Este tópico trata especificamente da maneira como os dados morfológicos (gerais e de ultraestrutura) e os dados moleculares, obtidos com as análises descritas anteriormente, foram apurados e analisados neste estudo.

### 3.4.1 DADOS MORFOLÓGICOS E TERMINOLOGIA

Os dados morfológicos utilizados na redescrição de *Epiperipatus titanicus* e na descrição das três novas morfoespécies de *Epiperipatus* foram tratados principalmente com base nos caracteres propostos por Oliveira *et al.* (2010, 2011, 2012b e 2015). Comparações com outros Onychophora, enfaticamente com outras espécies de Peripatidae do Brasil e do restante do Neotrópico, foram conduzidas a partir das informações disponíveis para consulta na literatura especializada (*e.g.,* Peck, 1975; Sampaio-Costa *et al.,* 2009; Brito *et al.,* 2010; Oliveira *et al.,* 2010, 2011, 2012b e 2015; Costa *et al.,* 2018b).

Conforme relatado por Oliveira *et al.* (2010) a ausência de uma terminologia morfológica consensual entre os especialistas de Onychophora, dificulta as comparações entre espécies desse grupo, principalmente aquelas descritas antigamente. Neste estudo, foram utilizadas terminologias morfológicas mais modernas, revisadas por Reid (1996) e por Oliveira *et al.* (2010, 2011, 2012b e 2015), buscando uniformizar a descrição das espécies. Especificamente na descrição de estruturas embrionárias de *E. titanicus,* fez-se também o uso de termos presentes em Walker & Campiglia (1990).

### 3.4.2 DADOS MOLECULARES

As sequências de COI obtidas nas análises moleculares foram comparadas diretamente com outras sequências de Onychophora, disponíveis para consulta *online* em banco de dados genético *(GenBank).* Para fins de identificação taxonômica, levou-se em àquela(s) sequência(s) depositada(s) com maior similaridade de pares de bases nitrogenadas com as sequências obtidas neste estudo, sendo descartas análises comparativas com aquelas sequências de menor similaridade molecular.

### 3.4.3 DADOS DE DISTÂNCIAS ENTRE AS ÁREAS DE OCORRÊNCIA

As medidas das distâncias entre as áreas de ocorrência (fragmentos de matas atlânticas) das populações de Peripatidae (Onychophora) estudadas foram usadas para corroborar a identificação taxonômica. Para fins práticos, populações com notáveis variações na sua morfologia ou na sua composição genética (COI), localizadas em fragmentos desconexos,

separados por no mínimo 10 km de distância, foram preliminarmente consideradas como pertencentes a espécies distintas, conforme critérios de Oliveira *et al.* (2011).

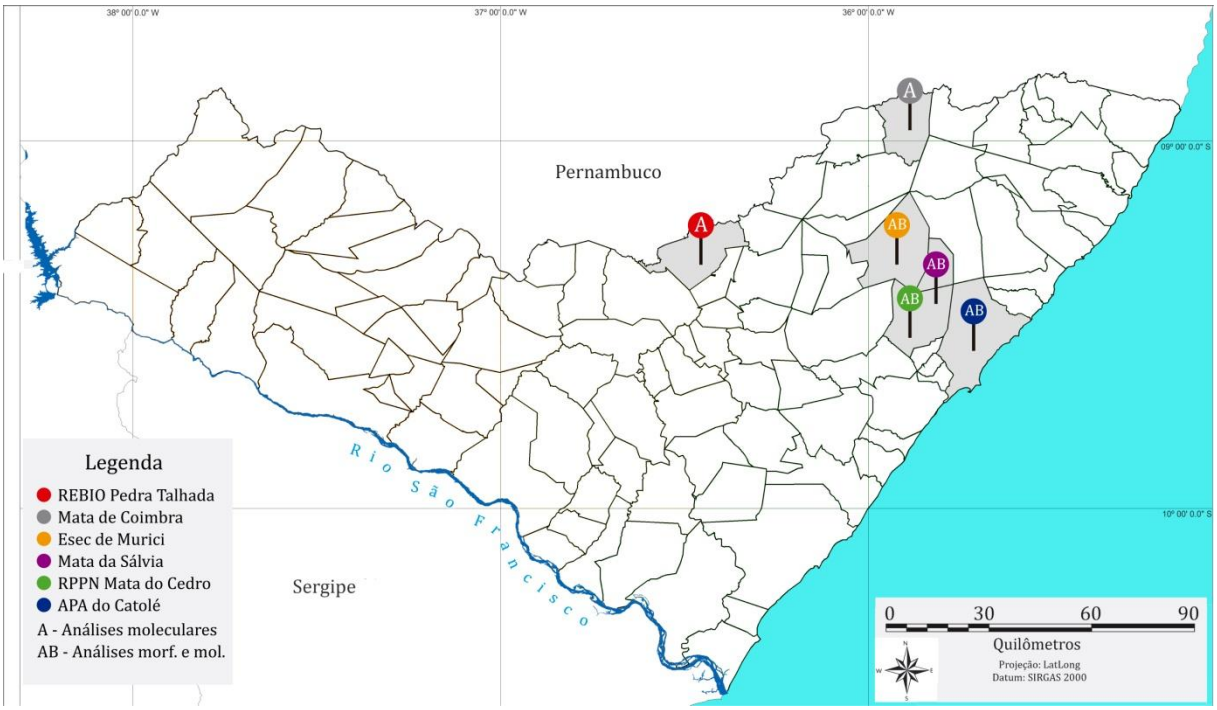



**Figura 27.** Mapa do Estado de Alagoas, com indicações das áreas de floresta atlântica de onde procedem os espécimes de Onychophora estudados.

## 4 RESULTADOS

As análises do presente estudo revelaram evidências que sugerem a existência de, pelo menos, outras cinco espécies de *Epiperipatus* Clark, 1913 (Onychophora: Peripatidae: Neopatida) no Estado de Alagoas, cada uma delas associada a um remanescente de mata específico, geograficamente distantes uns dos outros (Fig. 27), com a maioria deles inserida na ecorregião costeira do Centro de Endemismo Pernambuco, que, por sua vez, compreende a porção do *Hotspot* Floresta Atlântica acima do Rio São Francisco, no Nordeste do Brasil.

A seguir é apresentada a descrição preliminar de cada uma delas, como:(1) morfoespécie *Epiperipatus*sp1 **sp. nov.** (RPPN Mata do Cedro, no município de Rio Largo); (2) morfoespécie *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** (Mata da Sálvia, município de Rio Largo); (3) morfoespécie *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.** (APA do Catolé e Fernão Velho, município de Maceió); (4) linhagem molecular *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.** (Mata de Coimbra, município de Ibateguara); e (5) linhagem molecular *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**, que, diferentemente das anteriores, ocorre na ecorregião do interior do Centro de Endemismo Pernambuco (REBIO de Pedra Talhada, município de Quebrangulo).

Além disso, *Epiperipatus titanicus* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018, uma das poucas espécies previamente conhecidas para o Estado de Alagoas, presente na ecorregião costeira do Centro de Endemismo Pernambuco (Mata da Bananeira, ESEC de Murici, município de Murici), foi redescrita com base em novos caracteres morfológicos ultraestruturais, obtidos sob MEV.

As amostras de *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.**; *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**; *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**; e de *Epiperipatus titanicus* não responderam a nenhum dos protocolos de análises moleculares em que foram submetidas, justificando, assim, a ausência de dados moleculares na sua descrição. Em contrapartida, as amostras de *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.** e de *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.** responderam bem ao protocolo de extração de DNA *NucleoSpin® DNA Insect* (Micherey-Nagel, 2018) e também às etapas subsequentes das análises moleculares, sendo sequenciadas com sucesso.

Por outro lado, a descrição de *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.** e de *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.** não conta com dados morfológicos ultraestruturais (MEV), pois, como mencionado na seção das análises morfológicas, descritas na seção "3 Métodos", as amostras dessas duas espécies não puderam ser submetidas às técnicas invasivas típicas das análises morfológicas ultraestruturais.

Resumindo, este estudo traz a descrição de cinco novas espécies de *Epiperipatus,* além da redescrição de *E. titanicus,* divididas em dois grupos: (1) espécies cuja descrição está fundamentada principalmente em dados morfológicos ultraestruturais, incluindo-se *E. titanicus* e as três morfoespécies *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.**; *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**; e *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**; e (2) espécies cuja descrição está alicerçada principalmente em dados moleculares, compreendendo *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.** e *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**, como mencionado anteriormente. Vale destacar-se que todas as seis espécies aqui estudadas passaram por análises morfológicas gerais, sob estereomicrocópio, conforme descrito nos métodos, com resultados obtidos incluídos na sua descrição.

## 4.1 Redescrição de *Epiperipatus titanicus* Costa, Chagas-Júnior & Pinto-da-Rocha, 2018

**Material analisado.** Uma fêmea (Ony_MN02), inicialmente preservada em etanol 70% glicerinado, posteriormente em etanol 70%; BRASIL, Estado de Alagoas, Estação Ecológica (ESEC) de Murici, Município de Murici, Mata da Bananeira. Um único embrião dissecado do útero da fêmea também foi analisado (Quadro 4).

**Diagnose diferencial complementar.**Papilas fusiformes com ápice normalmente abaulado ou levemente pontiagudo, com cerda sensorial terminal ereta. Duas classes de papilas dérmicas no integumento dorsal: principais e acessórias; papilas principais

similares no tamanho; papilas acessórias variando bastante em tamanho, sendo algumas muito menores, outras médias e várias com tamanho similar ao das papilas principais; papilas principais simétricas, com cerda situada no meio da porção apical, e com até oito níveis de escamas dérmicas nos lados maiores. Papilas crateriformes tipo II com cratera central formada por quatro lobos bem divididos, e com borda cujas escamas opostas não se tocam. Tubérculo nefridial entre o terceiro e o quarto arcos da sola. Quinto arco da sola vestigial presente. Quatro grupos de projeções setiformes: dois mais distais, cada um com três cerdas sensoriais; e dois mais proximais, com duas cerdas sensoriais cada. Escamas dérmicas do coxim genital com tamanho e formato equivalente ao das papilas dérmicas adjacentes. Embrião em estágio flexível, portando projeções podais lisas e simples (= sem ramificações) na porção distal das pernas (Fig.s 28-32).

**Comentários sobre hábitat e distribuição.** Essa espécie tem distribuição conhecida apenas para sua localidade (a Mata da Bananeira, na ESEC de Murici, Estado de Alagoas, Brasil) (Sampaio-Costa *et al.,* 2009; Monte-Oliveira *et al.,* 2018; Costa *et al.,* 2018b). O espécime descrito foi coletado ocasionalmente em ambiente sombreado de serapilheira florestal (Monte-Oliveira *et al.,* 2018; Freitas, L. M., coletora, 2021, conversa pessoal).

## 4.2 Descrição preliminar de cinco novas espécies de *Epiperipatus* Clark, 1913

A seguir estão preliminarmente descritas cinco novas espécies de *Epiperipatus* Clark, 1913 para o Estado de Alagoas, das quais três foram consideradas como morfoespécies, sendo descritas exclusivamente a partir de dados morfológicos; e duas foram chamadas de linhagens moleculares, pois, como previamente explicado, foram descritas com base em dados moleculares de Citocromo C Oxidase Subunidade I (COI).

### 4.2.1 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.**

**Material analisado.** Uma fêmea (Ony_006'), inicialmente preservada em etanol 70% glicerinado, posteriormente em etanol 70%; BRASIL, Estado de Alagoas, Município de Rio Largo, RPPN Mata do Cedro (Quadro 4).

**Diagnose diferencial preliminar.**Sensilas fusiformes com porção terminal da base levemente pontiaguda (Fig. 28); papilas crateriformes tipo II com escamas periféricas eriçadas e eretas, cuja porção distal não se toca (Fig. 30).

**Comentários sobre hábitat e distribuição.** Essa espécie tem distribuição conhecida apenas para sua localidade, a RPPN Mata do Cedro, Município de Rio Largo, Estado de Alagoas, Brasil (Silva *et al.,*1997; Monte-Oliveira *et al.,* 2018). O espécime descrito foi coletado ocasionalmente em ambiente sombreado de serapilheira florestal (Silva *et al.,* 1997; Monte-Oliveira *et al.,* 2018; Freitas, L. M., coletora, 2021, conversa pessoal).

### 4.2.2 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**

**Material analisado.** Uma fêmea (Ony_003), inicialmente preservada em etanol 70% glicerinado, posteriormente em etanol 70%; BRASIL, Estado de Alagoas, Município de Rio Largo, Mata da Sálvia (Quadro 4).

**Diagnose diferencial preliminar.**Papilas crateriformes tipo II com escamas dérmicas de aspecto espinhoso (Fig. 30); coxim genital coberto com escamas dérmicas modificadas, com tamanho menor que àquelas ao seu redor (Fig. 32).

**Comentários sobre hábitat e distribuição.** Essa espécie tem distribuição conhecida apenas para sua localidade, a Mata da Sálvia, Município de Rio Largo, Estado de Alagoas, Brasil (Silva *et al.,* 1997; Monte-Oliveira *et al.,* 2018). O espécime descrito foi coletado ocasionalmente em ambiente sombreado de serapilheira florestal (Monte-Oliveira *et al.,* 2018; Freitas, L. M., coletora, 2021, conversa pessoal).

### 4.2.3 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**

**Material analisado.** Uma fêmea (Ony_002), inicialmente preservada em etanol 70% glicerinado, posteriormente em etanol 70%; BRASIL, Estado de Alagoas, Município de Maceió, APA do Catolé e Fernão Velho (Quadro 4).

**Diagnose diferencial preliminar.**Sensilas fusiformes com ápice apical bastante arredondado (Fig. 28); papilas crateriformes tipo II com escamas periféricas que se tocam entre si, em pelo menos um ponto (Fig. 30); 34 pares de pernas.

**Comentários sobre hábitat e distribuição.** Essa espécie tem distribuição conhecida apenas para sua localidade-tipo, a APA do Catolé e Fernão Velho, Município de Maceió, Estado de Alagoas, Brasil (Monte-Oliveira *et al.,* 2018). O espécime descrito foi coletado ocasionalmente em ambiente sombreado de serapilheira florestal (Monte-Oliveira *et al.,* 2018; Freitas, L. M., coletora, 2021, conversa pessoal).

### 4.2.4 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.**

**Material analisado.**Dois onicóforos, um preservado em etanol 70% (UFPB – PG0058), e outro em etanol 99,5% (UFPB – PG0059). BRASIL, Estado de Alagoas, Município de Ibateguara, Usina Serra Grande, Mata de Coimbra (Quadro 4).

**Diagnose diferencial preliminar.** 36-37 pares de pernas; sequência de fragmento gênico de COI, obtida com as análises moleculares deste estudo (Fig. 33).

**Comentários sobre hábitat e distribuição.** Essa espécie tem distribuição conhecida apenas para sua localidade-tipo, a Mata de Coimbra, Usina Serra Grande, Município de Ibateguara, Estado de Alagoas, Brasil.

### 4.2.5 DESCRIÇÃO PRELIMINAR DE *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**

**Material analisado.** Umonicóforo (UFPB – PG0049), preservado em etanol 70%. Estado de Alagoas, Município de Quebrangulo, REBIO de Pedra Talhada (Quadro 4).

**Diagnose diferencial preliminar.** 33 pares de pernas; sequência de fragmento gênico de COI, obtida com as análises moleculares deste estudo (Fig. 34).

**Comentários sobre hábitat e distribuição.** Essa espécie tem distribuição conhecida apenas para sua localidade-tipo, a REBIO de Pedra Talhada, Município de Quebrangulo, Estado de Alagoas, Brasil.

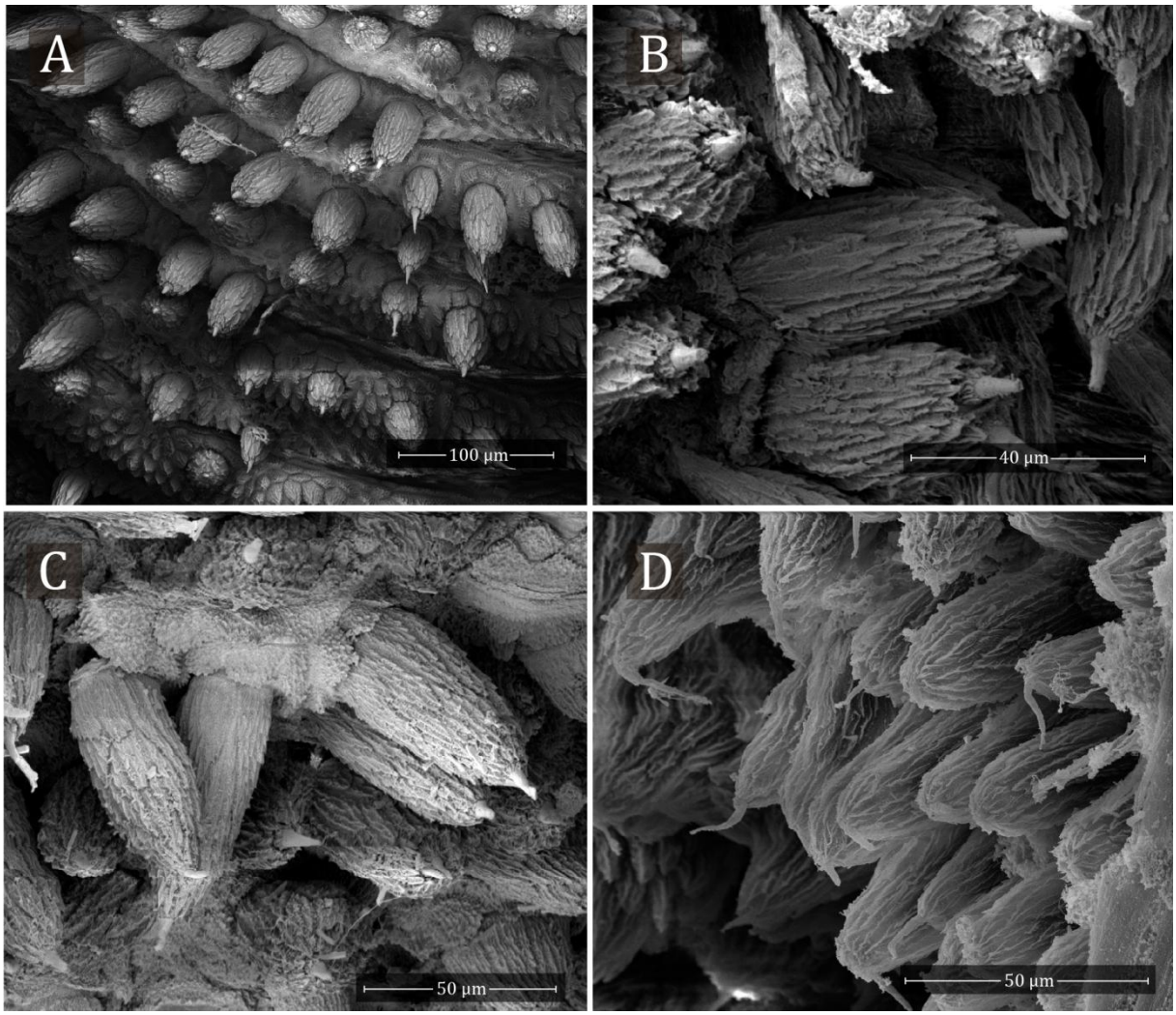



**Figura 28. Sensilas fusiformes nas espécies de *Epiperipatus* estudadas**. Sensilas fusiformes em *Epiperipatus titanicus* (A); *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.** (Mata do Cedro) (B); *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** (Mata da Sálvia) (C); e *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.** (Mata do Catolé).

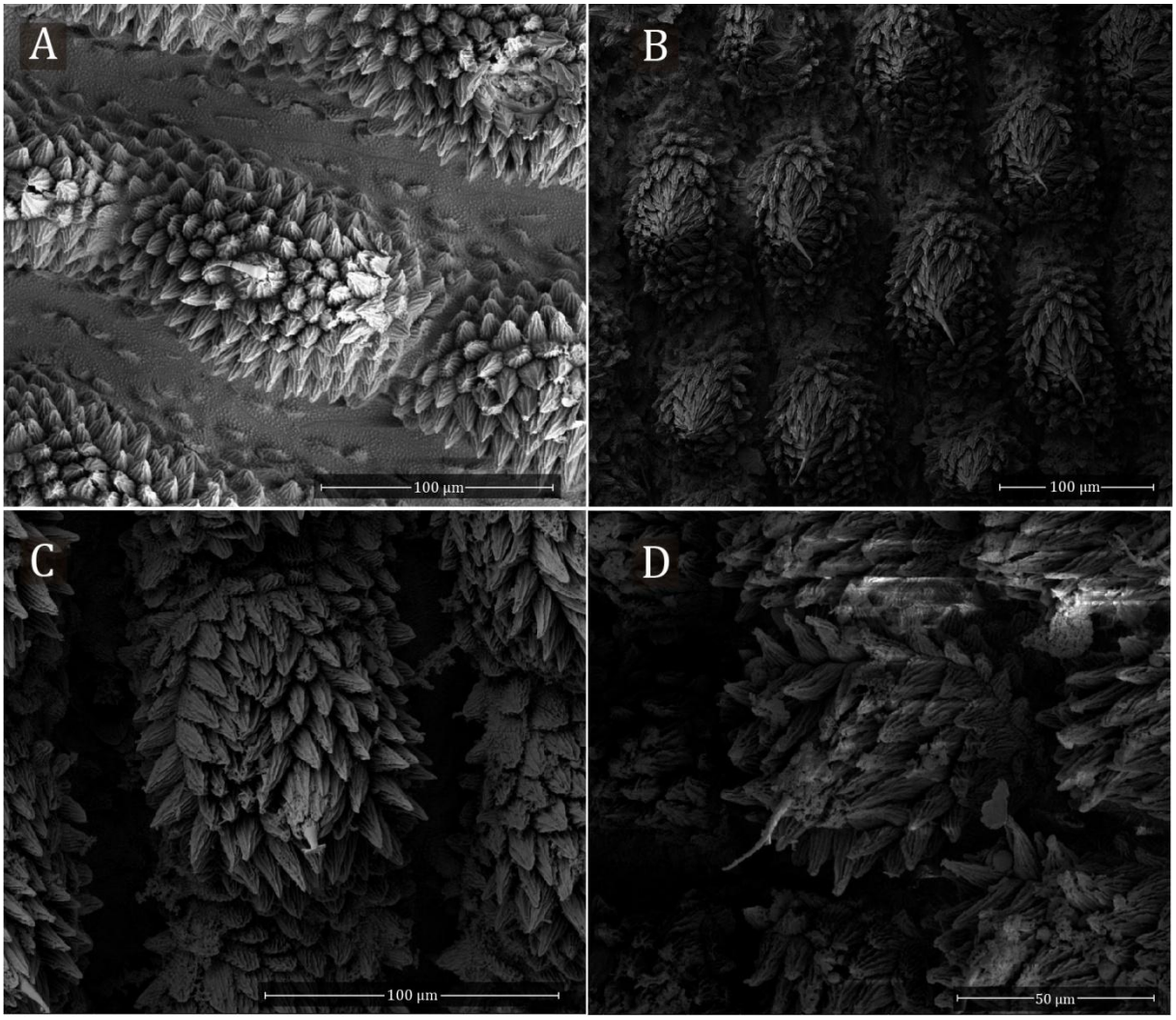



**Figura 29. Papilas dérmicas principais das espécies de *Epiperipatus* estudadas.** Papilas dérmicas principais em *Epiperipatus titanicus* (A), *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.** (Mata do Cedro) (B), *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** (Mata da Sálvia) (C), e *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.** (D) (Mata do Catolé).

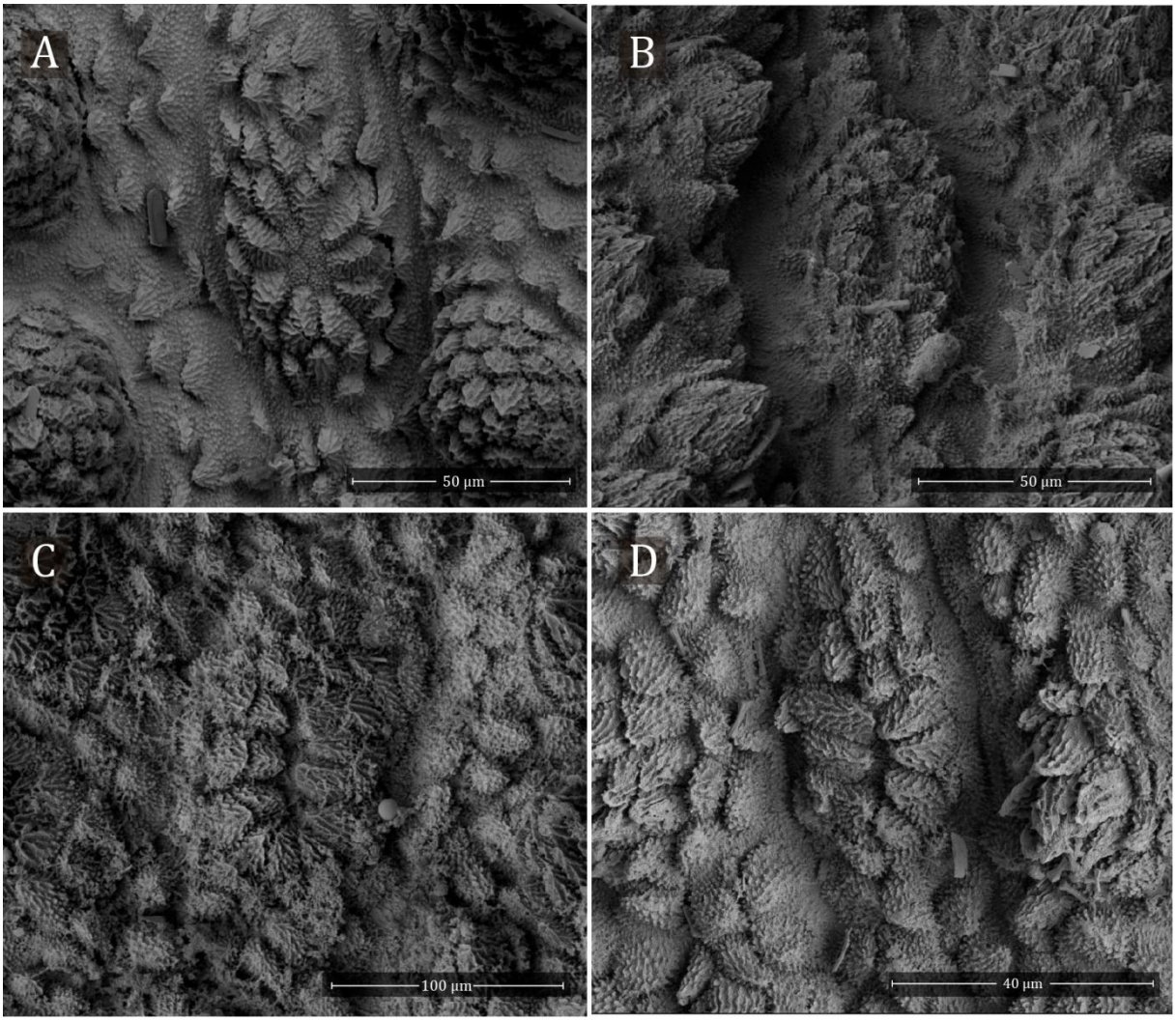



**Figura 30. Papilas dérmicas crateriformes das espécies de *Epiperipatus* estudadas.** Papilas dérmicas principais em *Epiperipatus titanicus* (A), *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.** (Mata do Cedro) (B), *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** (Mata da Sálvia) (C), e *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**(D)(Mata do Catolé).

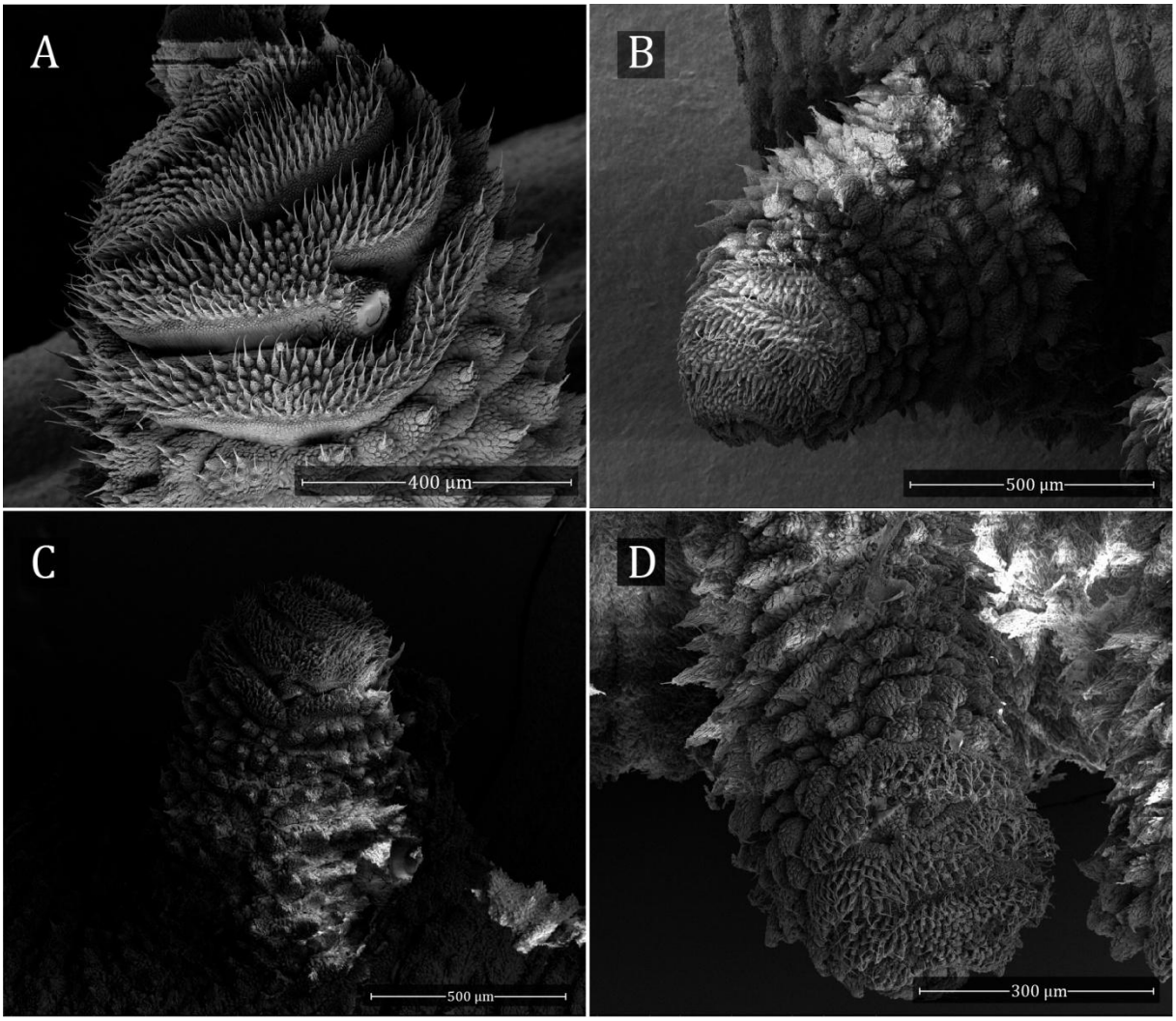



**Figura 31. Arcos da sola nas espécies de *Epiperipatus* estudadas.** Arcos da sola em *E. titanicus,* sendo observada a presença de quinto arco da sola vestigial, caracterizado pela descontinuidade das cerdas sensoriais(A); em *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.** (Mata do Cedro) (B); *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** (Mata da Sálvia) (C), e *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**(D) (Mata do Catolé).

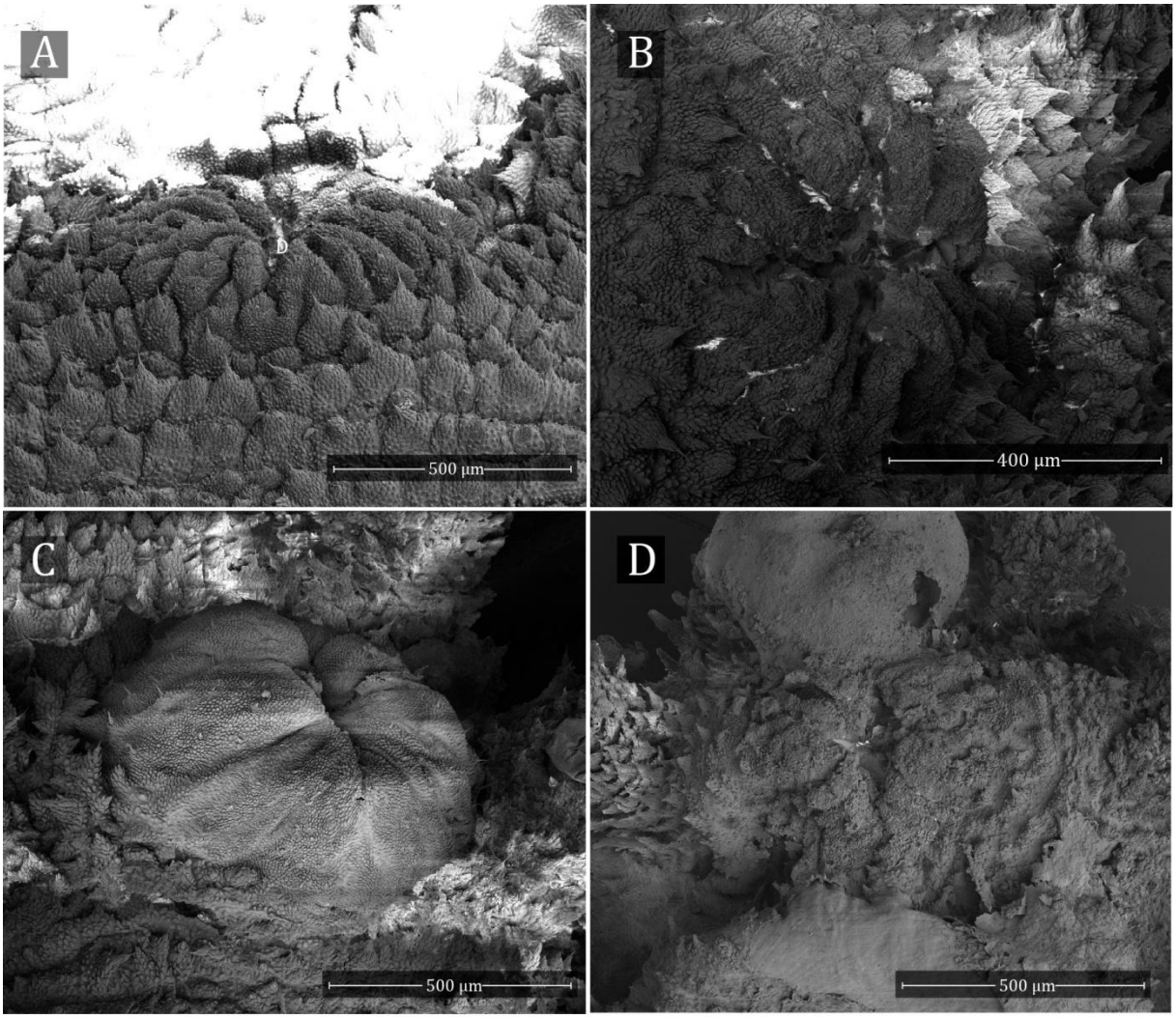



**Figura 32. Coxim genital e suas escamas dérmicas nas espécies de *Epiperipatus* estudadas,** em *Epiperipatus titanicus* (A), *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.** (Mata do cedro) (B), *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.** (Mata da sálvia) (C), e *Epiperipatus*sp3 **sp. nov.** (D)(Mata do catolé).

## 4.3 Distâncias entre as áreas de ocorrência

Com exceção da distância entre a RPPN Mata do Cedro e a Mata da Sálvia que, situadas na área da Fazenda Utinga, no município de Rio Largo, foram as mais próximas (4,9 Km), todas as demais áreas estão situadas a mais de 10 Km de distância, suportando, assim, a identificação das espécies como distintas (Oliveira *et al.,* 2011 e 2012a).

## 4.4 Sequências de COI obtidas

Duas sequências de COI foram obtidas, uma delas dando 99% de compatibilidade com espécie da mesma localidade-tipo do espécime analisada: *Epiperipatus* sp. (UFPB PG 0008), espécie da Mata de Coimbra, na Usina Serra Grande; e a outra dando 94% de compatibilidade com a espécie *Epiperipatus* sp. 8 CSC, de ocorrência para Tamandaré, no Estado de Pernambuco, o que leva a crer que se tratam de espécies distintas.

```
Alignments:

>Epiperipatus sp. n. UFPB PG 0008 isolate ony-118 cytochrome oxidase subunit I (COI) gene, partial cds; mitochondrial
Sequence ID: MN905705.1 Length: 636
Range 1: 152 to 477

Score:588 bits(318), Expect:2e-163,
Identities:325/328(99%),  Gaps:2/328(0%), Strand: Plus/Minus

Query  114  TAATAATAATAATACTGCAGTAATTTTCACTGATCAAACAAATAAAGGTACACACTCAAA  173
            ||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||
Sbjct  477  TAATAATAATAATACTGCAGTAATTTTCACTGATCAAACAAATAAAGGTACACACTCAAA  418

Query  174  ATTTATTCCATAAGTACGTATATTAATTACAGTTGTAATAAAATTTAATGCACCTAAAAT  233
            ||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||
Sbjct  417  ATTTATTCCATAAGTACGTATATTAATTACAGTTGTAATAAAATTTAATGCACCTAAAAT  358

Query  234  AGATGATACACCAGCAAGATGTAAAGAAAAAATTGTTAAATCAACTGATCCTCCACTATG  293
            ||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||
Sbjct  357  AGATGATACACCAGCAAGATGTAAAGAAAAAATTGTTAAATCAACTGATCCTCCACTATG  298

Query  294  AGTTAAATTTCTTGATAAAGGTGGATATACAGTTCATCCTGTTCCAGCCCCTCTCTCAAC  353
            |||||||||||||||||||| ||||||||||||||||||||||||||||||||||||||
Sbjct  297  AGTTAAATTTCTTGATAAAGGAGGATATACAGTTCATCCTGTTCCAGCCCCTCTCTCAAC  238

Query  354  TATTGAAAGATCTTAATAATaaaaaaaaTGAAGGAGGTAATAACCAAAATCTTAAAATTA  413
            ||||||| ||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||| |||
Sbjct  237  TATTGAA-GATCTTAATAATAAAAAAAATGAAGGAGGTAATAACCAAAATCTTAAA-TTA  180

Query  414  TTTAATCGAGGAAATGCTATATCAGGAG  441
            ||||||||||||||||||||||||||||
Sbjct  179  TTTAATCGAGGAAATGCTATATCAGGAG  152
```

**Figura 33.** Sequência obtida de COI de *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.**, com ocorrência para a Mata de Coimbra, município de Ibateguara, no Estado de Alagoas.

```
Alignments:

>Epiperipatus sp. 8 CSC-2019 isolate ony-015 cytochrome oxidase subunit I (COI) gene, partial cds; mitochondrial
Sequence ID: MN905637.1 Length: 532
Range 1: 144 to 466

Score:481 bits(260), Expect:3e-131,
Identities:303/324(94%),  Gaps:2/324(0%), Strand: Plus/Minus

Query  105  ATACTGCAGTAATCTTTACTGA-CCAACAAATAAAGGTACACACTCAAAGTTTATACCAA  163
            ||||||||||||| || ||||| | ||||||||||||||||||||||||| ||||| |||
Sbjct  466  ATACTGCAGTAATTTTCACTGATCAAACAAATAAAGGTACACACTCAAAATTTATTCCAT  407

Query  164  AAGTTCGCATATTAATTACAGTTGTAATAAAATTTAATGCTCCTAAAATAGATGATACAC  223
            |||| || ||||||||||||||||||||||||||||||| || ||||||||||||||||
Sbjct  406  AAGTACGTATATTAATTACAGTTGTAATAAAATTTAATGCACCCAAAATAGATGATACAC  347

Query  224  CAGCAAGATGGTAAAGAAAAAATTGTCAAATCAACTGACCCTCCACTATGAGTTAAATTT  283
            |||||||||| |||||||||||||||||||||||||| ||||||||||||||||||||||
Sbjct  346  CAGCAAGATG-TAAAGAAAAAATTGTCAAATCAACTGATCCTCCACTATGAGTTAAATTT  288

Query  284  CTTGATAAAGGAGGATATACAGTTCATCCTGTTCCAGCCCCTCTCTCAACTATTGAGGAC  343
            |||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||||| |||
Sbjct  287  CTTGATAAAGGAGGATATACAGTTCATCCTGTTCCAGCCCCTCTCTCAACTATTGAAGAC  228

Query  344  CTTAACAATATAAAGAATGAAGGAGGTAATAATCAAAATCTCAAATTATTTAATCGAGGA  403
            ||||| |||| ||| || ||||||||||||||| |||||||| ||||||||||||||||||
Sbjct  227  CTTAATAATAAAAAAAACGAAGGAGGTAATAACCAAAATCTTAAATTATTTAATCGAGGA  168

Query  404  AATGCCATATCAGGAGCTCCTAAC  427
            ||||| ||||||||||||||||||
Sbjct  167  AATGCTATATCAGGAGCTCCTAAC  144
```

**Figura 34.** Sequência obtida de COI de *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**, com ocorrência para a REBIO de Pedra Talhada, município de Quebrangulo, no Estado de Alagoas.

## 5 DISCUSSÃO

A discussão dos resultados deste estudo está apresentada nos quatro tópicos seguintes: (1) similaridades morfológicas entre as espécies estudadas; (2) diferenças morfológicas entre as espécies estudadas; (3) sequências moleculares; e (4) distribuição, endemismo, habitats e conservação.

### 5.1 Similaridades morfológicas entre as espécies estudadas

Por ser considerado um grupo marcado por relativa homogeneidade morfológica (Peck, 1975; Read, 1988a; Reid, 1996; Oliveira *et al.,* 2011), já era esperado que as espécies de Onychophora estudadas mostrassem algum grau de similaridade, o que foi confirmado pela detecção do compartilhamento dos seguintes caracteres morfológicos: (1) número de anéis do ápice da antena; (2) formato das sensilas dos tipos I e II; (3) formato dos quimiorreceptores; (4) número de lábios orais; (5) presença de par de olhos visíveis; e (6) número de plicas verdadeiras por segmento.

Nas quatro espécies com ultraestrutura analisada sob microscopia eletrônica de varredura, verificou-se que o ápice da antena era composto por treze anéis, incluído o botão terminal (= anel discóidemais distal da antena), dos quais treze eram mais finos que os demais. O ápice da antena portava ainda sensilas dos tipos I e II e a maior parte dos quimiorreceptores. Sensilas dos tipos I e II, assim como uma parcela menor dos quimiorreceptores, ocorriam também ao longo do corpo das antenas, dirigindo-se para a porção mais proximal das antenas. Foram detectados 12 lábios orais pareados em dupla camada, com a camada interna exibindo 13º lábio anterior, centralizado e não pareado.

A organização desses caracteres cefálicos parece ser relativamente constante para as espécies de Neopatida, uma vez que também foi confirmada para outras espécies desse subgrupo, como *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902), *Principapillatus hitoyensis* (Oliveira *et al.,* 2012b) e *Cerradopatus sucuriuensis* (Oliveira *et al.,* 2015). Sensilas tipo I se mostraram praticamente idênticas e foram caracterizadas pela presença de uma base proximal e de uma cerda sensorial apical com base texturizada.

Um par de olhos dorsolaterais, pigmentados, bem desenvolvidos externamente e situados próximo à base de cada antena também era facilmente observado nas espécies. Essa condição, observada na maioria das espécies de Onychophora, tanto de Peripatidae quanto de Peripatopsidae (Giribet, 2016; Kirwan *et al.,*2018), não ocorre em algumas espécies como *Speleoperipatus spelaeus* Peck, 1975 (Peripatidae), que possui modo de vida cavernícola (Peck, 1975); e *Peripatopsis moseleyii* (Wood-Mason, 1879). Ainda na cabeça, mas na superfície ventral, estavam as papilas adesivas, que, como já mencionado, atuam na emissão de jatos viscosos de "cola" para a captura de presas e a defesa contra predadores (Baer & Mayer, 2012; Mayer *et al.,* 2015b; Baer *et al.,* 2017).

Além desses caracteres da extremidade anterior do corpo, as espécies estudadas também exibiram o mesmo número de plicas: doze por segmento. Este é o padrão típico das espécies do subgrupo Peripatidae (Bouvier, 1905; Peck, 1975; Oliveira *et al.,*2011), sendo *Plicatoperipatus jamaicensis* a única exceção conhecida até o momento, uma vez que exibe, além das doze plicas típicas, mais doze pseudoplicas (Oliveira *et al.,* 2014).

É importante destacar-se que muito frequentemente, espécies de Onychophora consideradas distintas, próximas ou não em termos evolutivos, possuem estruturas com conformação muito parecida ou, até mesmo, praticamente idêntica (Oliveira *et al.,* 2011) como reflexo da evolução conservativa da morfologia do grupo (Ou *et al.,* 2012). No entanto as similaridades encontradas nos exemplares coletados no Estado de Alagoas, não representaram obstáculo à diagnose das espécies aqui estudadas.

## 5.2 Diferenças morfológicas entre as espécies estudadas

As fortes variações interespecíficas observadas permitiram que fosse feita uma distinção com segurança das espécies estadas, mesmo sendo todas do gênero *Epiperipatus* Clark,

1913, considerado um gênero de taxonomia muito problemática (Oliveira *et al.,* 2012a). Entre essas variações, destacam-se: (1) número de anéis das antenas; (2) formato das sensilas fusiformes; (3) número de anéis das antenas; (4) presença/ausência de quinto coxim espinhoso vestigial nas solas dos 4º e 5º pares de pernas; (5) número de pares de pernas; (6) projeção das escamas das papilas crateriformes tipo II; (7) modificação nas escamas do coxim genital; e, principlamente, caracteres localizados na porção apical das papilas dérmicas principais, como (8) níveis de escamas; (9) projeção da porção apical; e (10) tamanho da porção apical, conforme discorrido a seguir.

Com relação aos anéis das antenas, não foi possível quantificá-los precisamente, devido (1) à maneira como os espécimes foram preservados; e (2) à própria captura de imagens das antenas sob MEV, o que dificultou a visualização dessas estruturas. Costa *et al.* (2018b) verificaram que *Epiperipatustitanicus* possui antenas com 44 a 45 anéis; *E. lucerna*, antenas com 29 a 46 anéis; e *E. hyperbolycus,* antenas com 27 a 41.

A presença de quinto coxim espinhoso vestigial no quarto e no quinto pares de pernas só foi verificada em *Epiperipatustitanicus*, não ocorrendo em *E. lucerna* e em *E. hyperbolicus* (Costa *et al.,* 2018b), nem nas três novas morfoespécies de *Epiperipatus* descritas aqui. Dessa maneira, este é um importante caráter para diferenciar *E. titanicus* não apenas das duas espécies que co-habitam a Mata da Bananeira (Esec de Murici), mas também das demais espécies reconhecidas até o momento para o Estado de Alagoas.

Apenas para *Epiperipatus titanicus* foi possível caracterizar as projeções podais embrionárias: compostas ou ramificadas; sendo esta a primeira descrição deste caráter para essa espécie. Poucas espécies de Onychophora tiveram esse caráter descrito, como *Principapillatus hitoyensis*, *Epiperipatus biolleyi*, *Eoperipatus* sp. (Oliveira *et al.,* 2012b), e apenas uma dela ocorre no Brasil (*Cerradopatus sucuriusis*) (Oliveira *et al.,* 2015), o que aumenta a importância desse achado para o presente estudo e, consequentemente, para a ampliação da descrição formal de Costa *et al.* (2018b) para *E. titanicus.*

O número de pares de pernas, diferentemente do que ocorre em muitas espécies de Onychophora, mostraram-se como um caráter de significativa importância no que se refere à distinção das espécies do Estado de Alagoas, mesmo que indivíduos de espécies distintas possam exibir, eventualmente, o mesmo número de membros locomotores: (1) *Epiperipatus titanicus* possui de 36 a 39 pares de pernas; (2) *Epiperipatus lucerna,* de

27 a 31 pares de pernas; (3) *Epiperipatushyperbolicus,* de 23 a 25 pares de pernas (Costa *et al.,* 2018b); (4) *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.**, com36 pares de pernas ; (5) *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**, com36 pares de pernas; (6) *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.,** com 34 pares de pernas; (7) *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.,** com 36 a 37 pares de pernas; e (8) *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**, com 33 pares de pernas.

Vale destacar-se que dentro de uma mesma espécie, machos e fêmeas podem ter o mesmo número de pares de pernas —uma condição conhecida como "sobreposição" e que é bastante comum entre os onicóforos—, sendo que os machos são frequentemente menores que as fêmeas e, também por isso, tendem a possuir um numero ligeiramente menor de pares de pernas (Costa *et al.,* 2018b).

Além disso, três caracteres encontrados por Costa *et al.* (2018b) na porção apical das papilas dérmicas principais e também verificados no presente estudo são de grande impacto na diferenciação das espécies de Onychophora do Estado de Alagoas: (1) níveis de escamas; (2) projeção da porção apical; e (3) tamanho da porção apical.

A presença de cinco novas espécies de *Epiperipatus,* somadas às três espécies do gênero já conhecidas para o Estado de Alagoas, converge para os resultados de Oliveira *et al.* (2010, 2011e 2012a) e de Costa *et al.* (2018b e 2020), que sugerem que esse táxon tende a ser muito diversificado e suscetível à especiação, sendo possivelmente o mais abundante de Neopatida. Além disso, a identificação de *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.** (APA do Catolé) e de *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.** (REBIO de Pedra Talhada) e a redescrição de *E. titanicus* (ESEC de Murici) não confirmam a presença do gênero *Peripatus* nestas áreas, que havia sido reportada por Vasconcellos *et al.* (2006).

Por enquanto, o mais prudente é que não sejadescartada ainda a hipótese da co-existência desses gêneros no Estado de Alagoas, antes da realização de estudos mais amplos. Porém, o mais provável é que Vasconcellos *et al.* (2006) tenham se equivocado na identificação dos espécimes coletados, até porque, do ponto de vista morfológico, a distinção entre os *Peripatus* e *Epiperipatus* sempre foi tida como problemática, devido à relativa homogeneidade das espécies (Peck, 1975).

Atualmente, os gêneros *Peripatus* e *Epiperipatus* seguem como táxons separados, mas que precisam passar por revisões taxonômicas para confirmar, ou não, sua validade como grupo-natural (Oliveira *et al.,* 2012a). Segundo Oliveira (2021, conversa pessoal)

existe altualmenteuma “tendência” entre alguns sistematas de Onychophorapara reunir grande parte das espécies de Peripatidae dentro de *Peripatus,* por este ser o gênero mais antigo. Essa estratégia pode vir a ser uma forma de “resolver” problemas na filogenia de Onychophora, como por exemplo, a dificuldade de se definir sinapomorfias, a partir de dados morfológicos, que tendem a ser frequentemente interpretados como homoplasias ou autapomorfias, dificultando entender as relações interespecíficas entre os onicóforos. Porém, essa forma de análise ainda requer mais aprofundamento, sendo importante que os sistematas especialistas no filo Onychophora recorram a uma visão mais integrativa, utilizando-se de diferentes tipos de dados (*e.g.,* morfológicos, bioquímicos incluindo os moleculares) para se inferir diferentes aspectos da filogenia dos onicóforos, incluindo, principalmente, as relações de parentesco entre as linhagens.

Por fim, diante do caráter preliminar do presente estudo e considerando ainda as dificuldades típicas de se trabalhar com a taxonomia de Onychophora, principalmente dos Neopatida, não deve ser descartada a possibilidade de os onicóforos do Estado de Alagoas não pertecerem nem ao gênero *Epiperipatus* nem ao gênero *Peripatus,* mas a outro gênero ainda não descrito. Além disso, as morfoespecíes aqui descritas necessitam de ampliação na sua descrição, o que inclui análises moleculares, para que sejam, de fato, reconhecidas formalmente pela comunidade científica como táxons válidos.

A resolução dessas lacunas no conhecimento da fauna dos Onychophora, tanto a do Estado de Alagoas quanto a do restante do mundo, depende da realização de amplos estudos de sistemática (taxonômicos e filogenéticos), que incluam dados morfológicos e moleculares e abranjam a maior distribuição geográfica possível das espécies desse filo de diversidade ainda tão subestimada.

## 5.3 Análises moleculares

Durante a etapa das análises moleculares foram verificadas várias dificuldades no que se refere aos seguintes aspectos: (1) extração do DNA genômico nos três protocolos usados (Chelex 100; Fenol-clorofórmio; e NucleoSpin DNA Insect); e (2) amplificação do DNA extraído por PCR, na maioria das amostras, independentemente do protocolo utilizado para a extração do DNA.

Cunha *et al.* (2017) relataram também algumas dificuldades semelhantes durante suas análises moleculares, o que demonstra que, para alguns casos, é importante que os pesquisadores de Onychophora, principalmente os do Brasil, estejam cientes dos vários desafios recorrentes para se obter dados moleculares para espécies do grupo. Inclusive, seria muito interessante que, em estudos futuros, amostras de onicóforos de espécies distintas e provenientes de várias localidades pudessem ser submetidas mais de um tipo de protocolo de extração e de amplificação de DNA genômico na tentativa de se criar um protocolo básico e mais eficiente para os estudos moleculares com esses animais.

Apesar das dificuldades, foi possível sequenciar-se amostras de duas espécies de Onychophora estudadas (*Epiperipatus* sp4 **sp. nov.**, registrada apenas para a REBIO de Pedra Talhada, no município de Quebrangulo; e *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**, reconhecida apenas para a Mata de Coimbra, no município de Ibateguara), como descrito no tópico dos resultados. A obtenção desses resultados moleculares de COI —que é considerado importante gene mitocondrial para determinar e validar espécies do filo Onychophora (Oliveira *et al.,* 2012b)—, associada também aos dados de distribuição geográfica (ou seja, na distância entre as áreas estudadas), suporta que as duas espécies sequenciadas devem ser consideradas como espécies novas.

## 5.4 Distribuição, endemismo, habitats e conservação

A distribuição espacial das cinco espécies de *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae), preliminarmente descritas aqui, é reconhecida apenas para suas respectivas localidades-tipo, tendo em vista que os espécimes estudadospertencem a fragmentos de Floresta Atlântica distintos e separados entre si no Estado de Alagoas. *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.**é uma morfoespécie reconhecida apenas para a RRPN Mata do Cedro, no município de Rio Largo; *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**, morfoespécie conhecida apenas para a Mata da Sálvia, também no município de Rio Largo; *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**, morfoespécie confirmada apenas para a APA do Catolé e Fernão Velho, na porção situada no município de Maceió; *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.**, linhagem molecular conhecida apenas para a REBIO de Pedra Talhada, no município de Quebrangulo; e *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**, linhagem molecular reconhecida apenas para a Mata de Coimbra, no município de Ibateguara. Além delas, a espécie *Epiperipatus titanicus,* descrita por Costa *et al.* (2018b) e redescrita no presente

estudo, permanece com distribuição conhecida apenas para a Mata da Bananeira (ESEC de Murici), no município de Murici.

Vale-se destacar-se que, mesmo presentes em áreas relativamente próximas, que estão separadas entre si por 4,9 Km —e, portanto, numa distância menor que o critério de 10 Km de distância, estabelecido por Oliveira *et al.* (2011 e 2012a) para diagnosticar espécies diferentes de Onychophora—, as morfoespécies da RPPN Mata do Cedro (*Epiperipatus* sp1 sp. nov.) e da Mata da Sálvia (*Epiperipatus* sp2 sp. nov) foram consideradas preliminarmente como sendo espécies distintas, devido às variações morfológicas observadas e que estão detalhadas na sua descrição. Caso haja confirmação futura dessa distinção entre essas linhagens, a partir de estudos morfológicos mais detalhados e, principalmente, a partir da inclusão de dados moleculares, ficará claro que a distância entre áreas para a existência de espécies endêmicas de Onychophora pode ser ainda menor do que o conhecimento estabelecido atualmente na literatura.

Não deve ser descartada a hipótese de que essas espécies possam apresentar, na prática, uma maior cobertura geográfica, ocupando outras áreas além da sua localidade-tipo; no entanto, para se determinara amplitude real da distribuição desses animais é imprescindível a realização de estudos com maior esforço de amostragem, em diferentes áreas de mata atlântica do Estado de Alagoas, o que demanda, como medida estratégica prioritária, a formação de novos pesquisadores dispostos a enfrentar os desafios de se lidar com um grupo tão peculiar como Onychophora, marcado pela dificuldade de ser coletado e pela taxonomia complexa e desafiadora.

Estas dificuldades se aplicam não apenas ao estudo dos onicóforos do Estado de Alagoas, mas do Brasil como um todo, pois, como já falado, este país possui dimensões continentais, bem como uma grande diversidade de ambientes naturais, o que aumenta as chances da existência de mais espécies de Onychophora, requerendo esforços à altura por parte dos cientistas para desvendar a real diversidade desse grupo no país.

Atualmente no mundo nota-se a presença de quatro grupos principais de estudos, com enfoque na investigação do filo Onychophora: (1) Laboratório de Onychophora, do Departamento de Zoologia da Universidade de Kassel, Alemanha, liderado pelo Dr. Georg Mayer; (2) *The Giribet Lab,* do Departamento de Organismos e Biologia Evolutiva, ligado ao Departamento de Zoologia de Invertebrados do Museu de Zoologia Comparada da

Universidade de Harvard, Estados Unidos, sendo liderado pelo Dr. Gonzalo Giribet; (3) Laboratório de Ecologia Urbana da Universidade Estatal à Distância, Costa Rica, liderado pelo Dr. Julian Monge Nájera; e (4) Laboratório de Sistemática, Genética e Evolução da Escola de Ciências Biológicas da Universidade Nacional, Costa Rica, sendo liderado pelo Dr. Bernal Morera Brenes. Estes dois últimos grupos de estudo realizam frequentemente trabalhos juntos sobre os onicóforos da Costa Rica.

Em contrapartida, no Brasil não existe atualmente nenhum grupo de estudo com enfoque permanente na investigação do filo Onychophora; existem apenas iniciativas isoladas e pontuais de poucos pesquisadores brasileiros para se estudar os onicóforos locais. Frente a esse cenário, o ideal para o Brasil seria a formação de grupo(s) de estudo com linhas de pesquisa mais amplas e, se possível, integradas (morfologia, embriologia, taxonomia, filogenia, filogeografia, evolução, ecologia, genética, conservação), voltadas à investigação da diversidade de Neopatida (Onychophora) ao longo de todo o território nacional, incluindo-se não apenas áreas de Floresta Atlântica, mas também de Cerrado e de Floresta Amazônica, onde esses a animais estão ainda mais subestudados.

A criação desse grupo de pesquisas permanentes no Brasil otimizaria bastante a realização das expedições de campo para coleta de onicóforos, que, como já mencionado, foi uma das grandes dificuldades do presente estudo. Os onicóforos são animais de difícil visulização em campo (Peck, 1975), e torna-se ainda mais desafiador coletá-los quando não se tem uma equipe de coleta permanente, que possa otimizar a logística necessária para se coletar uma amostragem mais significativa para estudo desses animais.

Além disso, um grupo de pesquisa permanente poderia atrair mais estudantes de graduação e de pós-graduação interessados em estudar os Onychophora, inclusive pelo impacto de novidade científica que os estudos bem orientados podem trazer para a área. E, não menos importante, alunos engajados e com conhecimentos aprimorados no grupo podem também atuar na educação populacional pela divulgação científica em projetos e iniciativas no campo da Extensão Universitária que dêem visibilidade aos onicóforos do Brasil, o que necessariamente incluiria chamar a atenção do público (acadêmico e geral) para a importância científica desse grupo, alertando também para a necessidade urgente da sua conservação tanto em nível nacional quanto mundial.

Além dos problemas relacionados às coletas e às pesquisas com Onychophora no Brasil, também é notável a ocorrência de perturbações como queimadas, caças ilegais e cortes de árvores em ecossistemas, onde espécies desse filo vivem (Oliveira *et al.,* 2015). Eventos de destruição e de degradação de habitats, a depender do grau de impacto e da recorrência, podem causar impactos severos não apenas aos onicóforos, mas também a muitas outras espécies que co-existem nesses ecossistemas.

Dessa forma, o fato de as matas atlânticas serem úmidas pode ser um dos fatores principais que facilitam o deslocamento dos Onychophora pelo ambiente (Oliveira *et al.,* 2015), mas isso não garante que as espécies desse grupo não estejam sujeitas a outros fatores limitantes da sua distribuição, como áreas alagadas e clareiras dentro das matas, além de matrizes rurais antropizadas pelas atividades agropecuárias e matrizes urbanas (intra e/ou periurnas) impactadas pelas cidades (Ranta *et al.,* 1998), queatuam no efeito de borda (Primack & Rodrigues, 2001) e, por consequência, devem funcionar como uma grande barreira à dispersão dos onicóforos.

Neste trabalho, vários sinais de perturbação de habitats puderam ser detectados durante a etapa das expedições de campo em fragmentos de mata atlântica do Estado de Alagoas. Na Mata da Sálvia (localidade-tipo de *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**), por exemplo, foram vistos sinais de queimadas e algumas áreas com clareiras, além de árvores caídas; na Mata da Fazenda Pedra Branca —próxima da Mata da Bananeira, a localidade-tipo de *titanicus, E. lucerna* e *E. hyperbolicus* (ICMBio, 2017c; Costa *et al.,* 2018b), sendo, assim, uma das localidades mais prováveis para funcionar como co-habitat dessas três espécies de Onychophora previamente conhecidas para o Estado de Alagoas— foram observados cultivos de bananeira nas proximidades de bordas dos seus fragmentos, os quais estão separados entre si por declives na geografia do terreno (matas de morros) e por trilhas, que foram impostas na fazenda para passagem do gado, veículos e fluxo de pessoas. Nas Matas da Usina Coruripe, separadas entre si por matrizes de cana-de-açúcar, há trilhas ecológicaspara facilitar o fluxo de pessoas que trabalham ou que visitam o local. As matas visitadas nos condomínios do Aldebaran, circunvizinhas das moradias locais, são muito estreitas e, portanto, menos prováveis de abrigar onicóforos na sua área.

De maneira geral, não se pode determinar ainda o real impacto desses impactos ambientais nas populações de Onychophora do Estado de Alagoas, porém tendo em vista a realidade fragmentada das matas locais —e considerando-se ainda fatores como (1) a

baixa capacidade de dispersão desses animais; (2) a predisposição das suas espécies ao endemismo pontual (Oliveira *et al.,* 2011, 2012a e 2015; Murienne *et al.,* 2014); e (3) os resultados morfológicos e moleculares apresentados no presente estudo—, fica sugerido aqui que as espécies do Estado de Alagoas, por serem únicas para cada remanescente de floresta atlântica local, precisam serconsideradas como foco de conservação prioritária não apenas nas quatro áreas submetidas atualmente ao regime de proteção de unidades de conservação (isto é, ESEC de Murici, REBIO de Pedra Talhada, APA do Catolé e RPPN Mata do Cedro), mas principalmente nas duas áreas que ainda carecem de proteção legal oficializada (Mata da Sálvia e Mata de Coimbra).

Do ponto de vista prático, quatro medidas básicas devem ser consideradas como prioritárias visando àconstrução de um movimento político pela proteção imediata das espécies deOnychophora no Estado de Alagoas.

A primeira, alertando os governantes, os órgãos gestores e os responsáveis legais das áreas de floresta atlântica locais (ESEC de Murici, REBIO de Pedra Talhada, APA do Catolé, RPPN Mata do Cedro, Mata da Sálvia e Mata de Coimbra) sobre a necessidade da tomada de ações relevantes e socialmente impactantes, alicerçadas principalmente nos dois aspectos seguintes: (1) na importância científica do filo Onychophora, associada à sua bioecologia peculiar, destacando-se sua alta tendência ao endemismo pontual e sua vulnerabilidade a impactos negativos no seu habitat, que pode levá-los, nos casos mais extremos, à extinção local (Wells *et al.,* 1983; Oliveira *et al.,* 2011, 2012a e 2015); e (2) alertar para o panorama atual das espécies de Onychophora do Estado de Alagoas, destacando-se que, diante do atual cenário de fragmentação das florestas locais e da baixa capacidade de dispersão das espécies do grupo, é improvável que esses onicóforos alagoanos consigam se locomover para além dos limites dos seus fragmentos, que, por mantê-los confinados, funcionam como suas áreas de endemismo. Portanto, tal condição faz com que essas áreas específicas da Floresta Atlântica do Estado de Alagoas, Centro de Endemismo Pernambuco, devam ser reconhecidas como sendo de importância biológica estratégica para conservação por funcionarem como o único habitat conhecido das oito espécies de Onychophora conhecidas atualmente no Estado de Alagoas.

Dessa forma, a presença de espécies endêmicas de Onychophora funciona como um importante parâmetro para se definir ou reforçar o grau de importância dessas áreas de floresta atlântica (Vasconcellos *et al.,* 2006; Oliveira *et al.,* 2011), que normalmente

carecem de estudos sobre a diversidade dos grupos de invertebrados (Lewinsohn *et al.* , 2005; Costa & Moura, 2006). No caso da ESEC de Murici (lar de *Epipetipatus titanicus, E. hyperbolicus* e *E. lucerna*) (Costa *et al.,* 2018b e 2020) e da REBIO de Pedra Talhada (lar (lar de *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.**), que são as duas áreas mais importantes do Centro de Endemismo Pernambuco (WWF, 2021a,b), este trabalho vem reforçar ainda mais o elevado grau de importância biológica conferido a ambas UCs; no que diz respeito APA do Catolé (lar de *Epiperipatus* sp3 **sp. nov.**), o presente estudo contribui para aumentar a importância de área, uma vez que existem poucos estudos sobre a diversidade biológica de invertebrados nessa UC; na RPPN Mata do Cedro (lar de *Epiperipatus* sp1 **sp. nov.**), uma área que foi oficializada como UC há relativamente pouco tempo (IMA, 2014) e que ainda carece de estudos sobre diversidade biológica, a presença dessa nova espécie vem mostrar não apenas a importância de se ter protegido essa área, mas também vem dizer que, de fato, trata-se de uma UC de destacada importância biológica; e, por fim, o estudo tem impacto ainda maior quando se trata da Mata da Sálvia (lar de *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**) e da Mata de Coimbra (lar de *Epiperipatus* sp5 **sp. nov.**), pois carecem de proteção legal sob a forma de regime de unidades de conservação particulares (RPPN) , bem como de estudos em diversidade biológica (Barbosa & Rios, 2006).

Durante esse primeiro momento também é importante que se alerte aos gestores e governantes para a situação da Mata da Saudinha, que já teve presença confirmada de onicóforos (Monte-Oliveira *et al.,* 2018), e que, mesmo sem ter sido expedicionada neste trabalho, por motivos cronológicos e burocráticos, como explicado previamente (ver o tópico Expedições científicas de campo), apresenta grandes chances de ser o lar de nova espécie de Onychophora, distinta daquelas aqui descritas, devido à sua distância (acima de 10 Km) para as demais áreas com presença confirmada de Onychophora.

A segunda medida, com a apresentação das evidências presentes nos resultados deste estudo que confirmam a presença restrita e o provável endemismo pontual dessas espécies de Onychophora do Estado de Alagoas, as quais podem funcionar como "táxon-bandeira" e, dessa maneira, servindo como importante bioindicador da integridade e da biodiversidade desses fragmentos de floresta atlântica (New, 1995; Delabie *et al.,* 2013), que são, na verdade, suas localidades-tipo.

A terceira, mobilizando a comunidade técnico-científicapara atuar na adoção e na defesa das estratégias mais adequadas para se assegurar a perpetuação das espécies de

Onychophora do Estado de Alagoas com a criação de ações de pesquisa e de extensão, voltadas à conservação não apenas desses organismos, como também das comunidades biológicas e das condições bioecológicas dos ecossistemas locais, que proporcionam a manutenção da biodiversidade desses fragmentos de floresta atlântica como um todo.

A quarta e última medida essencial de caráter interativo busca propor, através da associação das três medidas anteriores, a ampliação da área legalmente protegida das florestas atlânticas do Estado de Alagoas, a partir da inclusão de fragmentos florestaisatualmente subprotegidos (não sendo ainda UCs oficializadas) da ecorregião costeira doCentro de Endemismo Pernambuco, presisamente a Mata da Sálvia, no município de Rio Largo (localidade-tipo de *Epiperipatus* sp2 **sp. nov.**), e a Mata de Coimbra, município de Ibateguara (localidade-tipo de *Epiperipatus* sp4 **sp. nov.**), como prioridades dentre as ações de Estado, de governos e de interesse privado (pois, afinal, são áreas de florestas atlânticas inseridas em propriedades particulares) para atender as demandas mundiais relativas à conservação de ecossitemas terrestres (New, 1995), principalmente quando se trata de espécies endêmicas, e também ao combate ao declínio da biodiversidade em nível mundial, inclusive com a possibilidade de criação por lei de novas unidades de conservação no Estado de Alagoas, com base na ocorrência restrita espécies de Onychophora, como foi o caso da Estação Ecológica de Tripuí, no Estado de Minas Gerais (Lewinsohn *et al.,* 2005; Oliveira *et al.,* 2015).

Além disso, é importante que as ações conservacionistas venham acompanhadas de medidas de Educação Ambiental em que a população local seja parte integrante desse processo de proteção da biodiversidade local, reconhecendo a importância da proteção dos fragmentos de mata atlântica através da redução dos cortes seletivos da cobertura vegetal, da máxima diminuição das queimadas e do avanço das matrizes agropecuárias, urbanas e/ou periurbanas, bem como da realização de atividades não-científicas dentro e no entorno desses fragmentos; destacando-se ainda que, atualmente, iniciativas dessa natureza, pela sua importância de notoriedade pública na formação de profissionais com visão de sustentabilidade, passaram a ter aplicação ampliada devido à obrigatoriedade curricular de extensão nos cursos de graduação em Ciências Biológicas.

## 6 CONCLUSÕES

Este trabalho aumenta em 31,25% o número de espécies do filo Onychophora descritas para o Brasil; em 45,45% o número de espécies com ocorrência para o *hotspot* Floresta Atlântica; e em 166,66% (2,67 vezes, ou seja, mais que o dobro) as espécies situadas no para todo o Centro de Endemismo Pernambuco e também para o Estado de Alagoas, com a descrição —ainda preliminar e sujeita a ampliação— decinco novas espécies do táxon *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae: Neopatida).

Esses números atualizadosfazem do Estado de Alagoas a área com mais espécies de Onychophoradescritas no Brasil (oito no total), evidenciando, de forma mais clara, o quanto que a diversidade desse grupo está subestimada não apenas em Alagoas, mas no restante do país, pois se um Estado tão pequeno quanto Alagoas (o segundo menor do Brasil) possui no mínimo oito espécies, é muito provável que Estados maiores possuam ainda mais espécies de onicóforos.

Além disso, o presente estudo demonstra que, mesmo em se tratando de estudos nos quais há um número limitado de espécimes de Onychophora, é possível ainda assim encontrar-se, a partir de análises morfológicas amplas usando métodos de microscopia eletrônica de varredura, importantes caracteres ao longo de toda a superfície do corpo desses animais, de forma a possibilitar uma taxonomia mais segura.

*Epiperipatus* Clark, 1913 permanece, até o momento, como o único gênero bem estabelecido para o Estado de Alagoas, enquanto que a presença do gênero *Peripatus* Guilding, 1826 permanece duvidosa, necessitando de investigações científicas mais amplas que validem, ou não, sua representatividade local e, por consequência, no Centro de Endemismo Pernambuco, Nordeste do Brasil.

O estudo também traz à tona relevantes noções sobre o panorama geral da fauna de Onychophora do Estado de Alagoas, inclusive no que se refere à sua distribuição: cada fragmento florestal parece abrigar pelo menos uma espécie distinta daquelas de outras áreas de Floresta Atlântica locais.

À vista disso, fica evidenciada a elevada tendência ao endemismo pontual das espécies de Onychophora; tendência esta que, em nível local, deve estar suportada pelas condições geradoras e mantenedoras de expressiva biodiversidade, típicas do *hotspot* Floresta Atlântica. Assim, a fauna dos onicóforos no Estado de Alagoas parece ser única, sendo representada por espécies com distribuições restritas, reconhecidas apenas para fragmentos florestais locais, e que são diferentes dos demais onicóforos do Brasil.

As espécies de Onychophora são diferentes ao longo das florestas da ecorregião costeira e da ecorregião do interior do Centro de Endemismo Pernambuco, evidenciando o potencial dessas áreas para abrigar espécies endêmicas distintas, requerendo tomada de medidas de conservação específicas para cada uma dessas áreas.

As evidências da existência de novas espécies endêmicas do filo Onychophora no Estado de Alagoas apontam para a necessidade de conservação desses táxons exclusivos, interpretados como “táxons-bandeira” de proteção prioritária.

A Mata da Sálvia e a Mata de Coimbra, ambas situadas na ecorregião costeira do Centro de Endemismo Pernambuco, devem ser consideradas fortes candidatas a serem elevadas à condição de novas unidades de conservação prioritária como medida voltada à proteção por lei da biodiversidade local e das espécies exclusivas de Onychophora.

Esse cenário demonstra que o presente estudo constitui um ponto de partida na caracterização da diversidade do filo Onychophora em áreas do Estado de Alagoas e do Centro de Endemismo Pernambuco como todo, vislumbrando o quanto ainda se tem por descobrir em relação às espécies locais desse grupo, com alto potencial para se tornar “espécies-bandeiras” no sentido da conservação de habitats e, consequentemente, de fragmentos de mata atlântica ao Norte do Rio São Francisco, Região Nordeste do Brasil.

## REFERÊNCIAS

Ab'Saber, A. (1977). Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. *Geomorfologia,* 52, 1–22.

Aguinaldo, A. M. A., Turbeville, J. M., Linford, L. S., Rivera, M. C., Garey, J. R., Raff, R. A., & Lake, J. A. (1997). Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature,* 387, 489–493. doi: https://doi.org/10.1038/387489a0

Alwood, J., Gleeson, D., Mayer, G., Daniels, S., Beggs, J. R., & Buckley, T. R. (2010). Support for vicariant origins of the New Zealand Onychophora. *Journal of Biogeography,* 37, 4, 669–681. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02233.x

Amorim, D. S. (2002). Semelhanças compartilhadas: sinapomorfias e homoplasias, simplesiomorfias e reversões. In: Dalton de Souza Amorim (Autor), Fundamentos de sistemática filogenética (pp. 36–44). Ribeirão Preto: Holos. 156p.

Anderson, C. (1993). Classification of organisms: living and fossil. *BioSystems,* 31, 99–109. doi: 10.1016/0303-2647(93)90037-d

Assis, J. S. (2000). Biogeografia e conservação da biodiversidade — projeções para Alagoas. Maceió: Edições Catavento. 200p.

Audouin, M., & Milne-Edwards, H. (1833). Classification des Annélides, et description de celles qui habitent les côtes de la France – sixième Famille: Péripatiens. *Annales des Sciences Naturelles,* 30, 411–414.

Auto, P. C. C. (1988). Unidades de conservação de Alagoas. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Superintendência Estadual de Alagoas. Maceió: IBAMA. 240p.

Ax, P. (2000). Onychophora — Euarthropoda. In: Peter Ax (Auth.), Multicellular animals: the phylogenetic system ofthe Metazoa (pp. 77–83). New York: Spinger-Verlag Berlim Heidelberg. 396p. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-662-10396-8_19

Baer, A., & Mayer, G. (2012). Comparative anatomy of slime glands in Onychophora (Velvet Worms). *Jounal of Morphology,* 273, 10, 1079–1088. doi: 10.1002/jmor.20044

Baer, A., Hänsch, S., Mayer, G., Harrington, M.J. & Schmidt, S. (2018). Reversible supramolecular assembly of velvet worm adhesive fibers via electrostatic interactions of charged phosphoproteins. *Biomacromolecules,* 19, 4034–4043. doi: https://doi.org/10.1021/acs.biomac.8b01017

Baer, A., Schmidt, S., Haensch, S., Eder, M., Mayer, G., & Harrington, M. (2017). Mechanoresponsive lipid-protein nanoglobules facilitate reversible fibre formation in velvet worm slime. *Nature Communications,* 8, 974. doi: https://doi.org/10.1038/s41467-017-01142-x

Baer, A., Schmidt, S., Mayer, G. & Harrington, M.J. (2019). Fibers on the fly: multiscale mechanisms of fiber formation in the capture slime of velvet worms. *Integrative and Comparative Biology,* 59, 6, 1690–1699. doi: https://doi.org/10.1093/icb/icz048

Baker, C. M., Buckman-Young, R. S., Costa, C. S., & Giribet, G. (2021). Phylogenomic analysis of velvet worms (Onychophora) uncovers na evolutionary radiation in the neotropics. *Molecular Biologyand Evolution,* 38, 12, 5391–5404. doi: https://doi.org/10.1093/molbev/msab251

Barbosa, E. R., & Rios, P. A. F. (2006). Cobertura original, cobertura atual e unidades de conservação da mata atlântica alagoana. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 29–34). Maceió: EDUFAL. 88p.

Barbosa, R. A. S., Lima, L. R., & Lima, L. R. (2015). Composição florística de um remanescente de floresta ombrófila densa atlântica do município de Rio Largo (AL). São Lourenço: Anais do XII Congresso de Ecologia do Brasil.

Barquero-González, J. P., Alvarado, A. A. C., Valle-Cubero, S., Monge-Nájera, J., & Morera-Brenes, B. (2016). The geographic distribution of Costa Rican velvet worms (Onychophora: Peripatidae). *Rev. Biol. Trop.,* 64, 4, 1401–1414. doi: 10.15517/rbt.v64i4.19486

Barquero-González, J. P., Morera-Brenes, B., & Monge-Nájera, J. (2018). The relationship between humidity, light and the activity pattern of a velvet worm, *Epiperipatus* sp. (Onychophora: Peripatidae), from Bahía Drake, South Pacific of Costa Rica. *Braz. J. Biol.,* 78, 3, 408–413. doi: http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.166495

Barrett, D., Recio, M. R., Barratt, B. I. P., Seddon, P. J., & Heezik, Y. V. (2016). Resources election by na ancient taxon (Onychophora) in a modern urban landscape: a multi-scale analysis approach to assist in the conservation of an animal phylum. *Landscape and Urban Planning,* 148, 27–36. doi: 10.1016/j.landurbplan.2015.11.008

Bertani, R., Godé, L., Kury, A., & Célérier, M.-L. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada VI: aracnídeos (Arachnida). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 595–602). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Bicudo, J. E. P. W. (1986). Morphometric estimates of the surface areas of the tracheal and cuticular systems in *Peripatus acacioi* Marcus and Marcus (Onychophora). *Journal of Morphology,* 188, 251–255.

Blanchard, E. (1847). Recherches sur l'organisation des Vers. *Annales des Sciences Naturelles [3e Série],* 8, 119–149.

Blanchard, E. (1849). Malacopodes. *Historia Fisica y Politica de Chile,* Zoologia, t. 3., 57–60.

Boas, I. E. V. (1898). Om *Peripatus* stilling i dyreriget. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger,* 6, 345–365.

Bouvier, E. L. (1899). Nouvelles observations sur lês Péripates américains. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences,* 129, 1029–1031.

Bouvier, E. L. (1905). Monographie des Onychophores. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale [9e serie],* 2, 1–383.

Branco, M. I. M. L. C., & Freitas, L. M. (2006). A biodiversidade da Mata Atlântica alagoana: moluscos. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 77–79). Maceió: EDUFAL. 88p.

Brasil. (1988). Constituição da República Federativa do Brasil. Brasília: Senado Federal, Coordenação de Edições Técnicas. 496p. Disponível em: <https://www2.senado.leg.br/bdsf/bitstream/handle/id/518231/CF88_Livro_EC91_2016.pdf>. Acesso em: 15 nov. 2020.

Brasil. (2008). Decreto nº 6.660, de 21 de novembro de 2008.

Brito, S. V., Pereira, J. C., Ferreira, F. S., Vasconcellos, A., & Almeida, W. O. (2010). *Epiperipatus cratensis* sp. nov. (Onychophora: Peripatidae) from northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation,* 5, 1, 47–52. doi: https://doi.org/10.4013/4746

Brusca, R. C., & Giribet, G. (2016). Perspectives on invertebrate phylogeny. Richard C. Brusca, Wendy Moore, & Stephen M. Shuster (Auth.), Invertebrates (pp. 1047–1052). Sunderland: Sinauer Associates. 1104p.

Brusca, R. C., Moore, W., & Shuster, S. M. (2016). The Nematoida: phyla Nematoda and Nematomorpha. In: Richard C. Brusca, Wendy Moore, & Stephen M. Shuster (Auth.), Invertebrates (pp. 669–671). Sunderland: Sinauer Associates. 1104p.

Budd, G. E. (2001). Why are arthropods segmented? *Evol. Dev.,* 3, 332–342.doi: 10.1046/j.1525-142x.2001.01041.x

Capobianco, J. P. R. (2001). Dossiê Mata Atlântica: Projeto Monitoramento Participativo da Mata Atlântica. Brasília: ISA. 407p.

Carvalho, A.L. d.(1942). Sobre *Peripatus heloisae* do Brasil Central. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia, 2,* 57–89.

Cavalcanti, D., & Tabarelli, M. (2004). Distribuição das plantas amazônico-nordestinas no Centro de Endemismo Pernambuco: brejos de altitude vs. florestas de terras baixas. In: Kátia C. Porto, Jaime J. P. Cabral, & Marcelo Tabarelli (Orgs.), Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação (pp. 285–296). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 324p.

CONAMA. (1993). Resolução Nº 10, de 1º de outubro de 1993, do Conselho Nacional do Meio Ambiente. Disponível em: <https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/legislacao/Resolucao/1993/res_conama_10_1993_estagiossucessaomataatlantica.pdf>. Acesso em: 05 jun. 2019.

Costa, A. S., & Moura, F. B. P. (2006). A biodiversidade da mata atlântica alagoana: espécies endêmicas e ameaçadas de extinção. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 35–38). Maceió: EDUFAL. 88p.

Costa, C. S., Chagas-Júnior, A., & Pinto-da-Rocha, R. (2018b). Redescription of *Epiperipatus edwardsii,* and descriptions of five new species of *Epiperipatus* from Brazil (Onychophora: Peripatidae). *Zoologia,* 35, e23366. doi: 10.3897/zoologia.35.e23366

Costa, C. S., Giribet, G., Pinto-da-Rocha, R. (2020). Morphological and molecular phylogeny of *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae): a combined approach. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 763–793. doi: https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa100

Coutinho, L. M. (2006). O Conceito de Bioma. *Acta bot. bras.,* 20, 1, 13–23. doi: https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002

Cuénot, L. (1949). Les Onychophores. In: Pierre P. Grassé (Ed.), Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie (pp. 3–37). Paris: Masson et Cie Éditeurs.

Cunha, W. T. R., Santos, R. C. O., Araripe, J., Sampaio, I., Schneider, H., & Rêgo, P. S. (2017). Molecular analyses reveal the occurrence of three new sympatric lineages of velvet worms (Onychophora: Peripatidae) in the eastern Amazon basin. *Genetics and Molecular Biology,* 40, 1, 147–152. doi: http://dx.doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2016-0037

Cuvier, G. (1812). Surun nouveau rapprochment à établir entre les classes qui composant le Règne Animal. *Annales del Museum d'Histoire naturelle de Paris,* 19, 73–84.

Daniels, S. R., Dambire, C., Klaus, S., & Sharma, P. P. (2016). Unmasking alpha diversity, cladogenesis and biogeographical patterning in na ancient panarthropod lineage (Onychophora: Peripatopsidae) with description of five novel species. *Cladistics,* 32, 5, 506–537. doi: https://doi.org/10.1111/cla.12154

Daniels, S. R.; Dreyer, M., & Sharma, P. P. (2017). Contrasting the population genetic structure of two velvet worm taxa (Onychophora: Peripatopsidae: *Peripatopsis*) in forests fragments along the south-eastern Cape, South Africa. *Invertebrate Systematic,* 31, 781–796. doi: http://dx.doi.org/10.1071/IS16085

De Quatrefages, A. (1848). Études sur lês types inférieurs de l´embranchment des annelés. Mémoire sur la famille des Hermelliens (Hermellea Nob.). *Annales des Sciences Naturelles [3e Série],* 10, 5–58.

Delabie, J. H. C., Godé, L., Nascimento, I. C., Santos, J. R. M., Carmo, A. F. R., Mariano, C. S. F., & Souza, P. R. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XVI: formigas (Hymenoptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 655–662). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Delabie, J. H. C., Jared, C., Antoniazzi, M. M., Jahyny, B., Lacau, S., Mariano, C. S. F., & Vasconcellos, A. (2013). Onicóforo *Peripatus* sp. (Onychophora: Peripatidae) como indicador de conectividade na paisagem cacaueira no sudeste da Bahia, e sua importância para a conservação. *Agrotrópica,* 25, 3, 233–236.

Dendy, A. (1902). On the oviparous species of Onychophora. *Quarterly Journal of Microscopical Science,* 179, 363–415.

du Bois-Reymond Marcus, E. (1952). On South American Malacopoda. *Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciencias e Letras, Universidade de São Paulo, Serie Zoologia,* 17, 189–209.

Eiten, G. (1983). Classificação da vegetação do Brasil. Brasília: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. 305p.

Evans, R. (1901). On the Malayan species of Onychophora. Part II — the development of *Eoperipatus weldoni.Quarterly Journal of Microscopical Science,* 45, 41–88.

Evans, R. (1903). On *Peripatus guianensis* (sp. nov.). *Quarterly Journal of Microscopical Science,* 47, 145–160.

Fonseca, G. A. B., Rylands, A., Paglia, A., & Mittermeier, R. A. (2004). Atlantic forest. In: Russel A. Mittermeier, Patricio Robles Gil, Michael Hoffmann, John Pilgrim, Thomas Brooks, Cristina Goettsch Mittermeier, John Lamoreux, & Gustavo A. B. da Fonseca (Eds.), Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions (pp. 84–92). Mexico City: Cemex. 390p.

Franke, F.A., & Mayer, G. (2014). Controversies surrounding segments and parasegments in Onychophora: Insights from the expression patterns of four "segment polarity genes" in the peripatopsid *Euperipatoides rowelli. Plos One,* 9, 12, e114383.doi: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114383

Gama, G. M. (2015). Viabilidade cultural da reintrodução do mutum-de-alagoas (*Pauximitu* Linnaeus, 1766) no Nordeste do Brasil. Maceió: Universidade Federal de Alagoas. 103p.

Gervais, P. (1838). Sur le genre Péripate. *Annales Anat. Phys.,* 2, 309–315.

Ghiselin, M. T. (1984). *Peripatus* as a living fossil. In: Niles Eldredge & Steven M. Stanley (Eds.), Living Fossils (pp. 214–217). New York: Springer-Verlag. 291p. doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8271-3_24

Giribet, G. (2003). Molecules, developmentandfossils in the study of metazoan evolution: Articulata versus Ecdysozoa revisited. *Zoology (Jena),* 106, 4, 303–326. doi: 10.1078/0944-2006-00131. PMID: 16351916

Giribet, G. (2016). Onychophora. In: Richard C. Brusca, Wendy Moore, & Stephen M. Shuster (Auth.), Invertebrates (pp. 718–727). Sunderland: Sinauer Associates. 1104p.

Giribet, G., & Edgecombe, G. D. (2020a). Phylogenetics and the base of the animal tree of life. In: Gonzalo Giribet, & Gregory D. Edgecombe, G. D. (Auth.), The invertebrates tree of life (pp. 15–22). New Jersey: Princeton University Press. 608p.

Giribet, G., & Edgecombe, G. D. (2020b). Onychophora. In: Gonzalo Giribet, & Gregory D. Edgecombe, G. D. (Auth.), The invertebrates tree of life (pp. 224–230). New Jersey: Princeton University Press. 608p.

Glime, J. M. (2017). Onychophora. In: Janice M. Glime (Auth.), Bryophyte ecology. Vol. 2. Bryological interactions. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Disponível em: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/>. Acesso em: 21 abril 2017.

Godé, L. & Nobre, C. E. B. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XIX: borboletas e mariposas (Lepidoptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 683–694). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Godé, L., &Peruquetti, P. F. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada IX: libélulas (Odonata). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 611–618). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Godé, L., Gurgel-Gonçalves, R., & Costa, J. (2015c). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XV: percevejos, barbeiros e cigarras (Hemiptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica

de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 643–654). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Godé, L., Magaña, F. G. C., & Chagas-Júnior, A. (2015a). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada VII: centopéias e milípedes (Myriapoda). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 603–606). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Godé, L., Neves, C. M. L., Grossi, P. C. (2015d). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XVIII: besouros (Coleoptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 669–682). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Godé, L., Zefa, E., Costa, M. K. M., & Chamorro-Rengifo, J. (2015b). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XIV: gafanhotos, grilos e esperanças (Orthoptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 635–642). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de laVille de Genève, 68. 818p.

Gonçalves, E. M., & Toledo, M. T. F. (2006). A biodiversidade da Mata Atlântica alagoana: aves. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 53–64). Maceió: EDUFAL. 88p.

Gonçalves, R. B., Souza, J. M., & Neves, C. M. L. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XVII: abelhas (Hymenoptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 663–668). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Gray, J.E. (1831). The zoologicalmiscellany. Treuttel, Wurtzand Co.: London, pp. 40.

Grube, E. (1853). Überden Bau von *Peripatus edwardsii. Müller's Archives of Anatomy and Physiology,* 322–360.

Guil, N., & Giribet, G. (2014). Ecdysozoans: the molting animals. In: Pablo Vargas, & Rafael Zardoya (Eds.), The tree of life: evolution and classification of living organisms (pp. 283–289). Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers. 713p.

Guilding, L. (1826). Mollusca Caribbaeana. *Zoological Journal,* 2, 437–449.

Hamer, M. L., Samways, M. J., & Ruhberg, H. (1997). A review of the Onychophora of South Africa, with discussion of their conservation. *Ann. Natal Mus.,* 38, 283–312.

Hogvall, M., Schönauer, A., Budd, G. E., McGregor, A. P., Posnien, N.,& Janssen, R. (2014). Analysis of the Wnt gene repertoire in na onychophoran provides new insights into the evolution of segmentation. *EvoDevo,* 5, 14, 1–15. doi:10.1186/2041-9139-5-14

Holliday, R.A. (1942). Some observationson Natal Onychophora. *Annals of the Natal Museum,* 10, 237–244.

Hormiga, G., & Chávez, J. B. (2014). Panarthropods: arthropods and their closest relatives. In: Pablo Vargas, & Rafael Zardoya (Eds.), The tree of life: Evolution and classification of living organisms (pp.305–314). Sunderland: Sinauer Associates. 713p.

IBGE. (1993). Mapa de vegetação do Brasil. 2.ed. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

ICMBio. (2017a). Plano de manejo da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 124p.

ICMBio. (2017b). Plano de manejo da Estação Ecológica de Murici: planejamento da UC. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 45p.

ICMBio. (2017c). Plano de manejo da Estação Ecológica de Murici: diagnóstico da UC. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 184p.

ICMBio. (2021). Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Disponível em: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br>. Acesso em: 10 out. 2021.

IMA. (2014). Portaria Nº 7/2014 do Instituto do Meio Ambiente do Estado de Alagoas.

Internacional Conservation. (2021). Biodiversity hotspots: targeted investment in nature's most important places. Disponível em:

<https://www.conservation.org/priorities/biodiversity-hotspots>. Acesso em: 10 out. 2021.

Janssen, R. (2016). A molecular view of onychophoran segmentation. Arthropod *Structure & Development,* 46, 3, 341–353. doi: https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.10.004

Kingsley, J. S. (1894). The classification of the Arthropoda. *The American Naturalist,* 28, 326, 118–135, 220–235.

Kirwan, J. D., Graf, J., Smolka, J., Mayer, G., Henze, M. J., & Nilson, D-E. (2018). Low resolution vision in a velvet worm (Onychophora). *Journal of Experimental Biology 221:* jeb175802. doi: https://doi.org/10.1242/jeb.175802

Küppers, H. (2002). Atlas de los colores. Barcelona: Blume. 165p.

Kusche, K., Ruhberg, H., & Burmester, T. (2002). A hemocyanin from the Onychophora and the emergence of respiratory proteins. *PNAS,* 99, 16, 10545–10548. doi: https://doi.org/10.1073/pnas.152241199

Lacorte, G. A., Oliveira, I. S., & Fonseca, C. G. (2011). Population structure and demographic inferences of the endangered onychophoran species *Epiperipatus acacioi* (Onychophora: Peripatidae). *Genetics and Molecular Research,* 10, 2775–2785. doi: 10.4238/2011.November.9.1

Laurance, W. F. (2010). Habitat destruction: death by a thousandcuts. In: Navjot. S. Sodhi, & Paul. R. Ehrlich (Eds.), Conservation biology for all (pp. 73–87). New York: Oxford University Press. 400p.

Lewinsohn, T. M., Freitas, A. V. L., & Prado, P. I. (2005). Conservation of terrestrial invertebrates and their habitats in Brazil. *Conservation Biology,* 19, 3, 640–645. http://www.jstor.org/stable/3591048.

Linares, M. S., Faccioli, G. G., & Freitas, L. M. (2013). Benthic macroinvertebrate community structure and seasonal variation in a neotropical stream in the State of Alagoas, Brazil. *Biota Neotrop.,* 13, 3, 50–54. doi: https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000300006

Lopes, S. M. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XII: baratas (Blattodea). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 627–630). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Machado, A. B. M., Brescovit, A. D., Mielke, O. H., Casagrande, M., Silveira, F. A., Ohlweiler, F. P., Zeppelini, D., De Maria, M., & Wieloch, A. H. (2008). Panorama geral dos invertebrados terrestres ameaçados de extinção. In: Angelo Barbosa Monteiro Machado, Gláucia Moreira Drummond, & Adriano Pereira Paglia, Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção (pp. 303–323). Brasília: MMA; Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas. 1420p.

Maestrati, P., Simone, L. R., & Bouchet, P. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada V: moluscos (Mollusca). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 585–594). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Manton, S.M. (1938). Studies on the Onychophora - VI. The life-history of*Peripatopsis*. *Annalsand Magazine of Natural History [Series 11]*, 1, 515–529.

Marcus, E. (1937a). Sobre os Onychophoros. *Arquivos do Instituto Biológico,* 8, 255–266.

Marcus, E. (1937b). Um Onychophoro novo, *Peripatus* (*Epiperipatus*) *evelinae*, spec. nov. de Goyaz. *Revista do Museu Paulista,* 21, 903–910.

Marcus, E., & Marcus, E. (1955). A new *Peripatus* from Minas Gerais, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências,* 27, 189–193.

Marques, A. C., & Lamas, C. J. E. (2006). Taxonomia zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras. *Pap. Avuls. Zool.,* 46, 13, 139–174. doi: https://doi.org/10.1590/S0031-10492006001300001

Martins, U. R. (1994). A coleção taxonômica. In: Nelson Papavero (Org.), Fundamentos práticos de taxonomia zoológica: coleções, bibliografia, nomenclatura (pp. 19–43). São Paulo: Editora da Universidade Estadual Paulista. 285p.

Mayer, G. (2006). Origin and differentiation of nephridia in the Onychophora provide no support for the Articulata. *Zoomorphology,* 125, 1–12.doi: 10.1007/s00435-005-0006-5

Mayer, G., & Koch, M. (2005). Ultrastructure and fate of the nephridial anlagen in the antennal segment of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora, Peripatidae) — evidence for the onychophoran antennae being modified legs. *Arthropod Structure & Development,* 34, 471–480. doi:10.1016/j.asd.2005.03.004

Mayer, G., & Oliveira, I. S. (2013). Phylum Onychophora Grube, 1853. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: Na outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). *Zootaxa,* 3703, 15–16. doi: https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.5

Mayer, G., Franke, F. A., Treffkorn, S., Gross, V., & Oliveira, I. S. (2015a). Onychophora. In: Andreas Wanninger (Ed.), Evolutionary developmental biology of invertebrates 3: Ecdysozoa I: Non-Tetraconata (pp. 53–98). Berlin: Springer-Verlag Wien. 200p. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1865-8_4

Mayer, G., Oliveira, I. S., Baer, A., Hammel, J. U., Gallant, J., & Hochberg, R. (2015b). Capture of prey, feeding, and functional anatomy of the jaws in velvet worms (Onychophora). *Integrative and Comparative Biology,* 55, 2, 217–227. doi:10.1093/icb/icv004

Mayer, G., Whitington, P. M., Sunnucks, P., & Pflüger, H.-J. (2010). A revision of brain composition in Onychophora (velvet worms) suggests that the tritocerebrum evolved in arthropods. *BMC Evolutionary Biology,* 10, 255, 1–9. doi: https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-255

Mayer, G.,&Tait, N. N. (2009). Position and development of oocytes in velvet worms shed light on the evolution of the ovary in Onychophora and Arthropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 157, 17–33. doi: https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00523.x

Menezes, A. F., Cavalcante, A. T., & Auto, P. C. C. (2010). A Reserva da Biosfera da Mata Atlântica no Estado de Alagoas. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. 96p.

Menezes, E. C. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XI: louva-a-deus (Mantodea). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 623–626). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Milne-Edwards, H. (1842). Note sur le Péripate juliforme. *Annales des Sciences Naturelles [2e Série],* 18, 126–128.

Minas Gerais. (1978). Decreto Nº 19.157, de 24 de abril de 1978.

Minas Gerais. (1981). Decreto Nº 21.340, de 04 de junho de 1981.

Minas Gerais. (1988). Decreto Nº 27.848, de 12 de fevereiro de 1988.

Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & Fonseca, G. A. B. Introduction. In: Russel A. Mittermeier, Patricio Robles Gil, Michael Hoffmann, John Pilgrim, Thomas Brooks, Cristina Goettsch Mittermeier, John Lamoreux, & Gustavo A. B. da Fonseca (Eds.), Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions (pp. 19–71). Mexico City: Cemex. 390p.

Monge-Najera, J. (1994). Ecological biogeography in the phylum Onychophora. *Biogeographica,* 70, 3, 111–123.

Monge-Najera, J. (1995). Phylogeny, biogeography and reproductive trends in the Onychophora. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 114, 1, 21–60. doi: https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00111.x

Monge-Nájera, J., Barrientos, Z., & Aguilar, F. (1993). Behavior of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora: Peripatidae) under laboratory conditions. *Revista de Biología Tropical,* 41, 689–696.

Monte-Oliveira, B. F., Lima, I. M. M., & Freitas, L. M. (2018). Peripatidae (Onychophora) of the Atlantic Rainforest: a study in residual areas of Alagoas State (Brazil). In: Dal Molin, A., Soares, E. D. G., Schmitz, H. J., Faria Júnior, L. R. R., Pie, M. R., Löwenberg Neto, P. (Eds.), Anais e resumos do XXXII Congresso Brasileiro de Zoologia: Desafios e Perspectivas para zoologia na América Latina (pp. 258). Foz do Iguaçu:

Universidade Federal da Integração Latino-Americana e Sociedade Brasileira de Zoologia. 1300p.

Morellato, L. P. C., & Haddad, C. F. B. (2000). Introduction: the Brazilian atlantic forest. *Biotropica,* 32, 4b, 786–792. doi: https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x

Moura, F. B. P. (2006). Introdução: conceito, abrangência e principais ameaças à Mata Atlântica brasileira. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 7–17). Maceió: EDUFAL. 88p.

Murienne, J., Daniels, S. R., Buckley, T. R., Mayer, G., & Giribet, G. (2014). A living fossil tale of Pangean biogeography. *Proceedings of the Royal Society,* 281, 20132648. doi: http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2648

Myers, N. (1988). Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist,* 8, 3, 187–208.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature,* 403, 853–858. doi: 10.1038/35002501

New, T. R. (1995). Onychophora in invertebrate conservation: priorities, practice and prospects. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 114, 1, 77–89. doi:https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00113.x

New, T. R. (2005). Agriculture and biodiversity: the place of invertebrates. In: T. R. New (Auth.), Invertebrate conservation and agricultural ecosystems (pp. 18–52). New York: Cambridge University Press. 354p.

Newlands, G., & Ruhberg, H. (1978). Onychophora. In: M. J. A. Werger (Ed.), Biogeography and ecology of Southern Africa, Part 2 [Monographiae Biologicae, vol. 31, part 2] (pp. 677–684). The Hague: Dr. W. Junk bv Publishers. 1439p.

Nielsen, C. (2012). Phylum Onychophora. In: Claus Nielsen (Auth.), Animal Evolution: Interrelationships of the living phyla (pp. 259–264). New York: Oxford University Press. 402p.

Oliveira J. R. P. M.(2007). Efeitos da fragmentação e perda de habitat sobre abrioflora epífita de sub-bosque de Floresta Atlântica: estudo de caso na Estação Ecológica de Murici, Alagoas, Brasil. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. 62p.

Oliveira, I. S. (2009). Estudo taxonômico de *Peripatus* (Guilding, 1826) & *Epiperipatus* (Clark, 1913) (Onychophora; Peripatidae) em áreas de mata atlântica no Estado de Minas Gerais, Brasil. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro. 157p.

Oliveira, I. S., & Mayer, G. (2013). Apodemes associated with limb ssupport serial homology of claws and jaws in Onychophora (velvet worms). *Journal of Morphology,* 274, 1180–1190. doi: https://doi.org/10.1002/jmor.20171

Oliveira, I. S., & Wieloch, A. H. (2005).*Macroperipatus machadoi* sp. n. (Onychophora: Peripatidae) da floresta atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Lundiana,* 6, 61–66.

Oliveira, I. S., Bai, M., Jahn, H., Gross, V., Martin, C., Hammel, J.U., Zhang, W., & Mayer, G. (2016). Earliestonychophoran in amber reveals Gondwanan migration patterns. *Current Biology,* 26, 2594–2601. doi: https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.07.023

Oliveira, I. S., Franke, F. A., Hering, L., Schaffer, S., Rowell, D. M., Weck-Heimann, A., Monge-Nájera, J., Morera-Brenes, B., & Mayer, G. (2012b). Unexplored character diversity in Onychophora (velvet worms): a comparative study of three species. *Plos One*, 7, 12, e51220. doi:10.1371/journal.pone.0051220

Oliveira, I. S., Hering, L., & Mayer, G. (2021a). Updated Onychophora checklist. Disponível em: <http://www.onychophora.com/list.htm>. Acesso em 1º jun. 2021.

Oliveira, I. S., Hering, L., & Mayer, G. (2021b). Why study Onychophora?. Disponível em: <http://www.onychophora.com/index.htm>. Acesso em 1º jun. 2021.

Oliveira, I. S., Kumerics, A., Jahn, H., Müller, M., Pfeiffer, F., & Mayer, G. (2019). Functional morphology of a lopobod: case studyof na onychophoran leg. *Royal Society Open Science 6,* 191200. doi: http://dx.doi.org/10.1098/rsos.191200

Oliveira, I. S., Lacorte, G. A., Fonseca, C. G., Wieloch, A. H., & Mayer, G. (2011). Cryptic speciation in brazilian *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae) reveals na underestimated diversity among the peripatidae velvet worms. *Public Library of Science One,* 6, 1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0019973

Oliveira, I. S., Lacorte, G. A., Weck-Heimann, A., Cordeiro, L. M., Wieloch, A. H., & Mayer, G. (2015). A new and critically endangered species and genus of Onychophora (Peripatidae) from the brazilian savannah — a vulnerable biodiversity hotspot. *Systematics and Biodiversity,* 13, 211–233. doi: 10.1080/14772000.2014.985621

Oliveira, I. S., Lüter, C., Wolf, K. W., & Mayer, G. (2014). Evolutionary changes in the integument of the onychophoran *Plicatoperipatus jamaicensis* (Peripatidae). *Invertebrate Biology,* 133, 274–280. doi: https://doi.org/10.1111/ivb.12063

Oliveira, I. S., Read, V. M. S. J., & Mayer, G. (2012a). A world checklist of Onychophora (velvet worms), with notes on nomenclature and status of names. *ZooKeys,* 211, 1–70. doi: 10.3897/zookeys.211.3463

Oliveira, I. S., Ruhberg, H., Rowell, D. M., & Mayer, G. (2018). Revision of tasmanian viviparous velvet worms (Onychophora: Peripatopsidae) with descriptions of two new species. *Invertebrate Systematics,* 32, 909–932. doi: https://doi.org/10.1071/IS17096

Oliveira, I. S., Schaffer, S., Kvartalnov, P. V., Galoyan, E. A., Palko, I. V., Weck-Heimann, A., Geißler, P., Ruhberg, H., & Mayer, G. (2013): A new species of *Eoperipatus* (Onychophora) from Vietnam reveals novel morphologicalcharacters for the South-East Asian Peripatidae. *Zoologischer Anzeiger,* 252, 495–510. doi: https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.01.001

Oliveira, I. S., Wieloch, A. H., & Mayer, G. (2010). Revised taxonomy and redescription of two species of the Peripatidae (Onychophora) from Brazil: a step towards consistent terminology of morphological characters. *Zootaxa,* 2493, 16–34. doi: https://doi.org/10.11646/zootaxa.2493.1.2

Orrel, T., &Nicolson. D. (2019). ITIS Global: The Integrated Taxonomic Information System (version jun. 2017). In: Roskov, Y., Ower, G., Orrel, T., Nicolson, D., Baily, N., Kirk, P. M., Bourgoin, T., DeWalt, R. E., Decock, W., Nieukerken, E. V., Zarucchi, J., & Penev, L., (Eds.), Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, Annual Checklist. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X. Disponível em: <www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019>. Acesso em: 08 mar. 2020.

Ou, Q., Shu, D.,& Mayer, G. (2012). Cambrian lobopodians and extant onychophorans provide new insights into early cephalization in Panarthropoda. *Nature Communications,* 3, 1261. doi:https://doi.org/10.1038/ncomms2272

Papavero, N., & Martins, U. R. (1994). Itens da publicação taxonômica. In: Nelson Papavero (Org.), Fundamentos práticos de taxonomia zoológica: coleções, bibliografia, nomenclatura (pp. 69–106). São Paulo: Editora da Universidade Estadual Paulista. 285p.

Peck, S. B. (1975). A review of the New World Onychophora with the description of a new cavernicolous genus and species from Jamaica. *Psyche,* 82, 341–358. doi: https://doi.org/10.1155/1975/98614

Pereira, G. A., Araújo, H. F. P., & Azevedo-Júnior, S. M. (2016). Distribution and conservation of three important bird groups of the Atlantic Forest in north-east Brazil. *Braz. J. Biol.,* 76, 4, 1004–1020. doi: https://doi.org/10.1590/1519-6984.06815

Pereira, J. C., Almeida, W. O., Vasconcellos, A., Alencar, R. C., & Ribeiro, S.C. (2007). Ocorrência de *Peripatus* sp. (Onychophora: Peripatidae) em remanescentes de florestas úmidas no estado do Ceará, Região nordeste do Brasil. Caxambú: Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil.

Peres, E. A., Pinto-da-Rocha, R., Lohmann, L. G., Michelangeli, F. A., Miyaki, C. Y., & Carnaval, C. (2020). Patterns of species and lineage diversity in the Atlantic Rain forest of Brazil. In: Valentí Rull, & Ana Carolina Carnaval (Eds.), Neotropical diversification: patterns and processes [Fascinating Life Sciences], (pp. 415–447). Cham: Springer. 820p. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_16

Pocock, R.I. (1894). Contributions to our knowledge of the arthropod fauna of the West Indies - Part III. Diplopoda and Malacopoda, with a supplement on the Arachnida of the class Pedipalpi. *Journal of the Linnean Society. Zoology,* 24, 473–544.

Primack, R. B., & Rodrigues, E. (2001). Ameaças à diversidade biológica. In: Richard B. Primack & Efraim Rodrigues (AA.), Biologia da conservação (pp. 69–134). Londrina: E. Rodrigues. 327p.

Purcell, W. F. (1897). Notes on Onychophora. *Transactions of the South African Philosophical Society,* 9, xviii–xix.

Purcell, W.F. (1900). On the anatomy of *Opisthopatus cinctipes* Purc., with notes onother, principally South African, Onychophora. *Annals of the South African Museum,* 2, 67–116.

Ramsköld, L. (1992). Homologies in Cambrian Onychophora. *Lethaia:* 25, 443–460. doi: https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1992.tb01650.x

Ranta, P., Blom. T., Niemelä, J., Joensuu, E., & Siitonen, M. (1998). The fragmented Atlantic rainforest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation,* 7, 385–403. doi: https://doi.org/10.1023/A:1008885813543

Read, V. M. St. J. (1988a). The application of scanning electronmicroscopy to the systematics of the neotropical Peripatidae (Onychophora). *Zoological Journal of the Linnean Society,* 93, 3, 187–223. doi: https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1988.tb01361.x

Read, V. M. St. J. (1988b). The Onychophora of Trinidad, Tobago and the Lesser Antilles. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 93, 225–257. doi: https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1988.tb01362.x

Reid, A. L. (1996). Review of the Peripatopsidae (Onychophora) in Australia, with comments on peripatopsid relationships*. Invertebrate Taxonomy,* 10, 663–936. doi: https://doi.org/10.1071/IT9960663

Rezende, C. L., Scarano, F. R., Assad, E. D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G. A., & Mittermeier, R. A. (2018). From hotspot to hopespot: an opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation,* 16, 4, 208-214. doi: https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002

Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation,* 142, 1141–1153. doi: https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021

Riutort, M., Paps, J., & Ruiz-Trillo, I. (2014). Bilaterians: the evolutionary advantage of being two-sided. In: Pablo Vargas & Rafael Zardoya (Eds.), The tree of life: evolution and classification of living organisms (pp. 219–227). Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers. 713p.

Rizzini, C. T. (1979). Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos. São Paulo: HUCITEC/EDUSP. 327 p.

Roda, S. A., & Santos, A. M. M. (2005). Avaliação de fragmentos florestais para uma possível reintrodução do mutum-de-alagoas em seu ambiente natural. Pernambuco: CEPAN. 29p.

Rodrigues, A. S. L., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Cowling, R. M., Fishpool, L. D. C., Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Long, J. S., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. M., Underhill, L. G., Waller, R. W., Watts, M. E. J., & Yan, X. (2004). Effectiveness of the global protect area network in representing species diversity. *Nature,* 428, 640–643. doi: https://doi.org/10.1038/nature02422

Rossi, I., Boll, P. K., Amaral, S. V., & Leal-Zanchet, A. M. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada IV: planárias (Platyhelminthes). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 581–584). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Ruhberg, H., & Hamer, M. L. (2005). A new species of *Opisthopatus* Purcell, 1899 (Onychophora: Peripatopsidae) from KwaZulu-Natal, South Africa. *Zootaxa,* 1039, 27–38. doi: https://doi.org/10.11646/zootaxa.1039.1.3

Ruppert, E. E., Fox, R. S., & Barnes, R. D. (2005). Onychophora. In: Edward E. Ruppert, Richard S. Fox, & Robert D. Barnes (AA.), Zoologia dos Invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva (pp. 584–597). São Paulo: Roca. 1145p.

Saint-Remy, G. (1889). Sur la structure du cerveau chez lês Myriopodes et lesArachnides. *Revue Biologiquedu Nord de la France,* 2, 41–55.

Saldanha-Filho, A. J. M. (2006). A biodiversidade da Mata Atlântica alagoana: mamíferos. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 49–52). Maceió: EDUFAL. 88p.

Sales, M. F., Mayo, S. J., &Rodal, M. J. N. (1998). Plantas vasculares das florestas serranas de Pernambuco: um checklist da flora ameaçada dos brejos de altitude, Pernambuco, Brasil. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco. 130p.

Sampaio-Costa, C., Chagas-Júnior, A., & Baptista, R. L. C. (2009). Brazilian species of Onychophora with notes on their taxonomy and distribution. *Zoologia,* 26(3), 553–561. doi: 10.1590/S1984-46702009005000004

Sänger, H. (1900). *Peripatus capensis* Sr. et *Peripatus leuckartii,* n. sp. Bulletin *de la Société Philomathique de Paris [Serie 9],* 3, 9–36.

Sedgwick, A. (1888). A monograph on the species and distribution of the genus *Peripatus* (Guilding). *Quarterly Journal of Microscopical Science,* 28, 431–493.

Silva, G. A. (2006). Unidades de Conservação como política de proteção à biodiversidade: uma caracterização perceptiva de grupos socioculturais do entorno da APA do Catolé e Fernão Velho, Estado de Alagoas. Maceió: Universidade Federal de Alagoas. 143p.

Silva, N. M., Freitas, L. M., & Montenegro, S. C. S. (1997). Sobre a ocorrência de Onychophora no Estado de Alagoas (Brasil). In: Resumos do XI Encontro de Zoologia do Nordeste (pp. 79). Fortaleza: Sociedade Nordestina de Zoologia e Universidade Federal do Ceará. 103p.

Silva, S. T., Silva, U. G., Sena, G. A. B., & Nascimento, F. A. C. (2006). A biodiversidade da Mata Atlântica alagoana: anfíbios e répteis. In: Flávia de Barros Prado Moura (Org.), A Mata Atlântica em Alagoas (Conversando sobre ciências em Alagoas) (pp. 65–76). Maceió: EDUFAL. 88p.

Storch, V. (1984). Onychophora. In: Jürgen Bereiter-Hahn, A. Gedeon Matoltsy, & K. Sylvia Richards (Eds.), Biology of the integument (pp. 703–708). Berlin, Heidelberg: Springer. 841p. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-51593-4_36

Storch, V., &Ruhberg, H. (1977). Fine structure of the sensilla of *Peripatopsis moseleyi* (Onychophora). *Cell & Tissue Research,* 177, 539–553.doi: 10.1007/BF00220613

Studer, A., Nusbaumer, L., &Spichiger, R. (2015) (Eds.). Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil. Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Sunnucks, P., & Taylor, A. C. (2008). The application of genetic markers to landscape management. In: Christopher Pettit, William Cartwright, Ian Bishop, Kim Lowell, David Pullar, & David Duncan (Eds.), Landscape analysis and visualisation: spacial models for natural resource management andplanning (pp. 211–233). Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 614p. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-540-69168-6

Tabarelli, M., Siqueira-Filho, J. A., & Santos, A. M. M. (2005a). A Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco. In: Kátia Cavalcanti Pôrto, Jarcilene S. de Almeida-Cortez, & Marcelo Tabarelli (Orgs.), Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco (pp. 25–37). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 363p.

Tabarelli, M., Siqueira-Filho, J. A., & Santos, A. M. M. (2005b). Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco. In: Kátia Cavalcanti Pôrto, Jarcilene S. de Almeida-Cortez, & Marcelo Tabarelli (Orgs.), Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco (pp. 40–48). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 363p.

Tscharner, T., Duda, G. P., Oliveira, V. P., Silva, C. M., S., Nusbaumer, L., & Silva-Filho, A. F. (2015). Parâmetros abióticos da Reserva Biológica de Pedra Talhada. In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 39–57). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Vargas, N. C., Serrão, J. E., & Godé, L. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada X: bicho-pau (Phasmatodea). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada.

Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 619–622). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Vasconcellos, A., & Almeida, W. O. (2016). Onychophora. In: Adilson Fransozo, & Maria Lúcia Negreiros-Fransozo (Orgs.), Zoologia dos Invertebrados (pp. 399–406). Rio de Janeiro: Roca. 661p.

Vasconcellos, A., & Ernesto, M. V. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada XIII: térmitas (Isoptera). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 631–634). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

Vasconcellos, A., Almeida, W. O., & Eloy, E. C. C. (2004). Onychophora de Florestas Úmidas do Complexo da Mata Atlântica do Nordeste Brasileiro e sua Importância para Conservação e Estudos Sistemáticos. In: Kátia C. Porto, Jaime J. P. Cabral & Marcelo Tabarelli (Orgs.), Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação (pp. 139–144). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 324p.

Vasconcellos, A., Almeida, W. O., & Souza, L. A. (2006). Onychophora in humid forests of northeastern Brazil. *Braz. J. Biol.,* 66, 1A, 187–189. doi: https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000100024

Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124p.

Vieira, F. A. S., Gama, G. M., Santos, M. I. M., Pinheiro, J. S., Bragagnolo, C., Malhado, A. C. M., & Ladle, R. J. (2015). Reintrodução do mutum-de-alagoas *(Pauximitu)* na Mata do Cedro: pressão de caça como o maior fator de risco. São Lourenço: Anais do XII Congresso de Ecologia do Brasil.

Walker, M., & Campiglia, S. (1990). Some observations on the placenta and embryonic cuticle during development in *Peripatus acacioi* Marcus & Marcus (Onychophora, Peripatidae). In: Alessandro Minelli (Editor), Proceedings of the 7th Internacional Congress of Myriapodology (pp. 449–459). Leiden: E.J.Brill. 480p.

Wells, S. M., Pyle, R. M., & Collins, N. M. (1983). Onychophora. In: Susan M. Wells, Robert M. Pyle & N. Mark Collins (Eds.), The IUCN invertebrate red data book (pp. 515–520). Gland: IUCN. 632p.

Wheeler, W. C., Giribet, G., & Edgecombe, G. D. (2004). Arthropod systematics: The comparative study of genomic, anatomical and paleontological Information. In: Joel Cracraft, & Michael J. Donoghue (Eds.), Assembling the tree of life (pp. 281–295). New York: Oxford University Press. 576p.

Wiegmann, A.F.A. (1837). Einige Bemerkungen über Guilding's Peripatus. *Archiv für Naturgeschichte,* 3, 195–200.

Willey, A. (1898). On *Peripatus novae-britanniae,* sp. n. *Annals and Magazine of Natural History [Series 7],* 1, 286–287.

Willig, C., & Santana, W. (2015). Inventário da Reserva Biológica de Pedra Talhada VIII: crustáceos (Crustacea). In: Anita Studer, Louis Nusbaumer, & Rodolphe Spichiger (Eds.), Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada. Alagoas, Pernambuco – Brasil (pp. 199–203). Genève: Boissiera: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, 68. 818p.

World Wildlife Fund. (2021a). Northern South America: Atlantic coast of northeastern Brazil. Disponível em: <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0151>. Acesso em 27 out. 2021.

World Wildlife Fund. (2021b). Northern South America: Northeastern coastal and interior Brazil. Disponível em: <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0152>. Acesso em 27 out. 2021.

Wright, J. C., & Luke, B. M. (1989). Ultrastructural and histochemical investigations of *Peripatus* integument. *Tissue & Cell,* 21, 4, 605–625. doi: 10.1016/0040-8166(89)90012-8