



Primer reporte de *Paratemnoides nidificator* Balzan (Pseudoscorpionida: Atemnidae) en una colmena de abejas domésticas

First record of *Paratemnoides nidificator* Balzan (Pseudoscorpionida: Atemnidae) in a honeybee hive

José Petters^{1,2*}, Paola Boggino³, Bolívar R. Garcete-Barrett^{2,4}, Victor Maldonado⁵, Gladys Riquelme⁶, Rossana Irrazábal⁷ & Diego Duré⁸

¹Dirección de Cuarentena. Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal, DIGESIT. Paraguay. Email: gasparpy@hotmail.com; josepetters@senacsa.gov.py.

²Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Biología. San Lorenzo, Paraguay.

³Coordinación de Programa de Enfermedades de las Abejas, DPS, Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal, DIGESIT. Paraguay.

⁴Museo de Historia Natural del Paraguay/Dirección de Investigación Biológica, Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible

⁵Dirección General de Sanidad, Identidad y Trazabilidad. Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal, DIGESIT. Paraguay.

⁶Dirección de Programas Sanitarios. Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal, DIGESIT. Paraguay.

⁷Departamento de Vigilancia Epidemiológica. Dirección de Epidemiología. Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal, DIGESIT. Paraguay.

⁸División de Sanidad Animal. Departamento de Vigilancia Epidemiológica. Dirección de Epidemiología. Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal, DIGESIT. Paraguay.

Resumen.– Los pseudoescorpiones, son un orden de pequeños arácnidos predadores de otros pequeños animales. Muchas de sus especies son conocidas por ser simbióticas con otros animales, incluyendo algunos insectos sociales como las abejas corbiculadas. En este último caso, suelen considerarse económicamente beneficiosos, pues se alimentan de organismos parásitos como el ácaro *Varroa destructor* Anderson & Trueman (2000). Por lo tanto, también podemos considerarlos indicadores de la presencia de otros artrópodos potencialmente perjudiciales para la producción apícola. Aquí reportamos la presencia de una colonia de *Paratemnoides nidificator* Balzan (Pseudoscorpionida: Atemnidae) establecida en una colmena de un apiario localizado en Edelira, Departamento de Itapúa, sur de Paraguay, siendo el primer reporte de esta especie en asociación con *Apis mellifera* Linnaeus.

Palabras clave: abejas melíferas, apiario, colmenas, control biológico, pseudoescorpiones.

Abstract.– Pseudoscorpions are an order of small arachnids, predatory on other small animals. Many of their species are known as symbiotic with other animals, including some social insects as the corbiculate bees. In the latter case, they are usually considered economically beneficial, as they feed on parasitic organisms as the mite *Varroa destructor* Anderson & Trueman (2000). Hence, we can also consider them as indicators of the presence of other arthropods potentially harmful to the apiarian production. Here we report the presence of a colony of *Paratemnoides nidificator* Balzan (Pseudoscorpionida: Atemnidae) established in a hive of an apiary located in Edelira, Itapúa Department, southern Paraguay, being the first record of this species in association with *Apis mellifera* Linnaeus.

Keywords: honeybees, apiary, hives, biological control, pseudoscorpions.

Los pseudoescorpiones son arácnidos diminutos (1,25–4,5 mm de longitud corporal), caracterizados por poseer pedipalpos modificados en pinzas similares a los de los escorpiones, pero careciendo de la cola y el aguijón posterior típico de estos últimos (Hoff, 1961). En la actualidad se consideran válidas 26 familias, 454 géneros y 3850 especies vivientes de pseudoescorpiones en todo el mundo (Bedoya-Roque & Tizo-

Pedroso, 2021). El conocimiento taxonómico de este grupo para Sudamérica es aún insatisfactorio y necesitando de trabajo revisional para establecer de manera más certera su riqueza regional (Mahnert & Adis, 2002). Según Mahnert (1994), quién ha realizado numerosos aportes sobre esta fauna en Sudamérica, las colecciones existentes en diversas instituciones de la región contienen en general nuevos taxones en espera



de ser descritos.

Hasta la fecha se han citado 38 especies, 25 géneros y 10 familias de pseudoscorpiones para el Paraguay (Harvey, 2013). Por su parte, Argentina tiene 71 taxones de nivel especie, 38 géneros y 14 familias reportadas (Mahnert *et al.*, 2011; Harvey, 2013), y para el Brasil actualmente se conocen 168 especies distribuidas en 63 géneros y 14 familias (Harvey, 2013; Von Schimonsky *et al.*, 2014).

Los pseudoescorpiones generalmente se encuentran debajo de rocas, entre hojas caídas, debajo de corteza o sitios húmedos similares donde cazan ácaros, colémbolos y pequeños insectos (Zumbado & Azofeifa, 2018). Por lo general, emboscan a su presa ocultos dentro de pequeñas grietas y agarran a la presa que pasa con las pinzas (Hoff, 1961). En la mayoría de las especies, uno o ambos dedos de la pinza llevan una glándula con veneno que incapacita rápidamente a las presas, que luego son llevadas a los quelíceros donde son machacadas y embebidas de fluidos digestivos (Zaragoza, 2015). El pseudoescorpión bebe los líquidos que se extrae de su presa a través de esta forma de exodigestión (Weygoldt, 1969).

Varias especies de pseudoescorpiones son conocidas por sus relaciones simbióticas con otros animales, en especial insectos, con los cuales pueden llevar relaciones de tipo forética, utilizando a dichos organismos como medio de transporte y dispersión (Zeh & Zeh, 1992) o siendo inquilinos en sus nidos, donde se alimentan de una amplia gama de otros organismos inquilinos o parásitos (Hoff, 1949). Se tiene por ejemplo, 24 registros de asociaciones con hormigas, involucrando a 18 especies, 16 géneros y siete familias de pseudoescorpiones y al menos 15 especies de hormigas (Martínez *et al.*, 2021).

Sin duda, una de las relaciones simbióticas de mayor interés es la de los pseudoescorpiones melitófilos, asociados a nidos de abejas corbiculadas sociales de las tribus Apini y Meliponini (González *et al.*, 2008). Varias especies de pseudoescorpiones podrían ser un componente

extremadamente importante en las colonias de abejas melíferas (*Apis mellifera* y *A. cerana*), actuando como agentes de control biológico de insectos y ácaros, protegiendo a las abejas de enemigos naturales como la varroa (Donovan & Paul, 2005), o el pequeño escarabajo de la colmena (*Aethina tumida*) (Kristky, 2004).

El interior de las colmenas de abejas domésticas, *Apis mellifera* Linnaeus, es rico en diversos recursos (polen, miel, cera, cría y abejas obreras adultas) que resultan atractivos y provechosos para otros artrópodos como ácaros, moscas, polillas, avispa y escarabajos (Fombong *et al.*, 2012). Este micro ecosistema resulta atractivo también para algunas especies de pseudoescorpiones, habiendo un reporte acumulado de 15 especies en 8 géneros (*Chelifer*, *Ellingsenius*, *Chernes*, *Thalassochernes*, *Nesochernes*, *Heterochernes*, *Neobisium* y *Paratemnoides*) y 5 familias (Atemnidae, Cheliferidae, Chernetidae, Neobisiidae, Withiidae) reportadas dentro de colmenas, existiendo un creciente interés en aprovechar estos arácnidos como controladores biológicos de plagas dañinas de los apiarios como el ácaro varroa (*Varroa destructor* Anderson & Trueman), o las polillas de la cera [*Galleria mellonella* (Linnaeus) y *Achroia grisella* (Fabricius)] (Beier, 1948; Donovan & Paul, 2005; González *et al.*, 2008; Girişgin *et al.*, 2013; Fagan *et al.*, 2012; Read *et al.*, 2013; Semmar *et al.*, 2014; van Toor *et al.*, 2016; Fombong *et al.*, 2016).

Debe destacarse, sin embargo, que la presencia de pseudoescorpiones dentro de una colmena puede deberse a distintas razones, no siempre compatibles con su uso como control efectivo de plagas. *Ellingsenius sculpturatus* (Lewis), *Ellingsenius indicus* Chamberlin, *Nesochernes gracilis* Beier y *Chelifer cancroides* (Linnaeus) han sido reportados como predadores del ácaro varroa (Allsopp *et al.*, 2003; Donovan & Paul, 2006; Fagan *et al.*, 2012; van Toor *et al.*, 2016). Incluso van Toor *et al.* (2016) ha podido demostrar que individuos de *Nesochernes gracilis* y *Chelifer cancroides* se han alimentado de ácaros

varroa al detectarse el ADN del ácaro extraído de dichos individuos. Sin embargo, esta predación positiva no ha podido ser demostrada en otras especies melitófilas, pudiendo encontrarse las mismas predando abejas adultas y sus larvas, como en el caso de *Ellingsenius indicus* en nidos de *Apis cerana* (Fabricius) en el Himalaya, descrito por Thapa *et al.* (2013), o simplemente usando la colmena como refugio circunstancial y por lo tanto no siendo verdaderas especies melitófilas, como sospecharon Fonbong *et al.* (2016) al respecto de *Paratemnoides pallidus* (Balzan) encontrado casualmente en una colonia de *Apis mellifera* en Camerún.

Paratemnoides nidificator (Balzan, 1888) es una de las especies más comunes y ampliamente distribuidas de pseudoescorpiones de la región neotropical, siendo originalmente descrita de Paraguay y el centro-sur de Brasil y habiéndose reportado hasta la fecha desde México hasta la Argentina (Harvey, 2013). Al mismo tiempo es una de las especies cuyas características comportamentales han sido más estudiadas en la región, de costumbres gregarias, con un amplio espectro de presas –en que parecen predominar hormigas– (García *et al.*, 2016; Torres *et al.*, 2019) que capturan de manera cooperativa (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2018) y con hábitos de nidificación y cuidado maternal dedicado, que incluyen la matrifagia en casos de escasez de recursos alimenticios (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2005)

En esta nota reportamos por primera vez a *Paratemnoides nidificator* como simbiote de *Apis mellifera*, habiéndose encontrado una colonia de este pseudoescorpión abrigada en los intersticios de un cajón de apiario, e interpretamos esa presencia en base a los conocimientos biológicos que ya se tiene sobre este arácnido.

Materiales y métodos

El reporte que se detalla en este artículo corresponde a un apiario con 26 colmenas ubicado en los alrededores (26°48'43.8"S 55°17'00.7"W) de la localidad de Edelira, Distrito de Cap. Meza,

Departamento de Itapúa, zona sur de Paraguay (Fig. 1), gracias a la denuncia sobre plagas en una de las colmenas, hecha a la Coordinación de Enfermedades de las Abejas, de la Dirección de Programas Sanitarios del Servicio Nacional de Calidad y Salud Animal (DIGESIT-SENACSA), por parte de los responsables del establecimiento a comienzos de mayo de 2021. Esta denuncia incluyó una fotografía (Fig. 2) de una colonia de pseudoescorpiones establecida en el borde del cajón de apiario afectado.

Los técnicos del SENACSA se presentaron en el lugar de la denuncia para atención del caso el día 4 de mayo del 2021, pudiéndose realizar la colecta de apenas un único ejemplar de pseudoescorpión, que fue capturado y conservado en alcohol al 70%, para su posterior envío al Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay / Dirección de Investigación Biológica, dependiente del MADES, para su identificación y depósito permanente.

Para su identificación el espécimen fue ligeramente clareado con lactofenol, y tanto un quelicero como un pedipalpo fueron separados del cuerpo para mejor observación de caracteres finos encontrados en estas estructuras. La identificación hasta familia fue hecha siguiendo principalmente la clave más actualizada, presentada por Bedoya-Roqueme & Tizo-Pedroso (2021), con la ayuda de caracteres e ilustraciones presentados en los trabajos de Harvey (1992), Mahnert & Adis (2002) y Zaragoza (2015). La identificación hasta género se hizo con la clave de Mahnert & Adis (2002), y se llegó hasta especie consultando y comparando la descripción original de *P. minutissimus* (Beier, 1974) y la redescritión hecha por Balzan (1890) de *P. nidificator* (Balzan, 1888), concluyéndose que se trataba de esta última especie.

Resultados y discusión

Hasta la fecha no existe una revisión del género *Paratemnoides*, el cual engloba 30 especies reconocidas, distribuidas a través de las diferentes áreas tropicales y subtropicales del

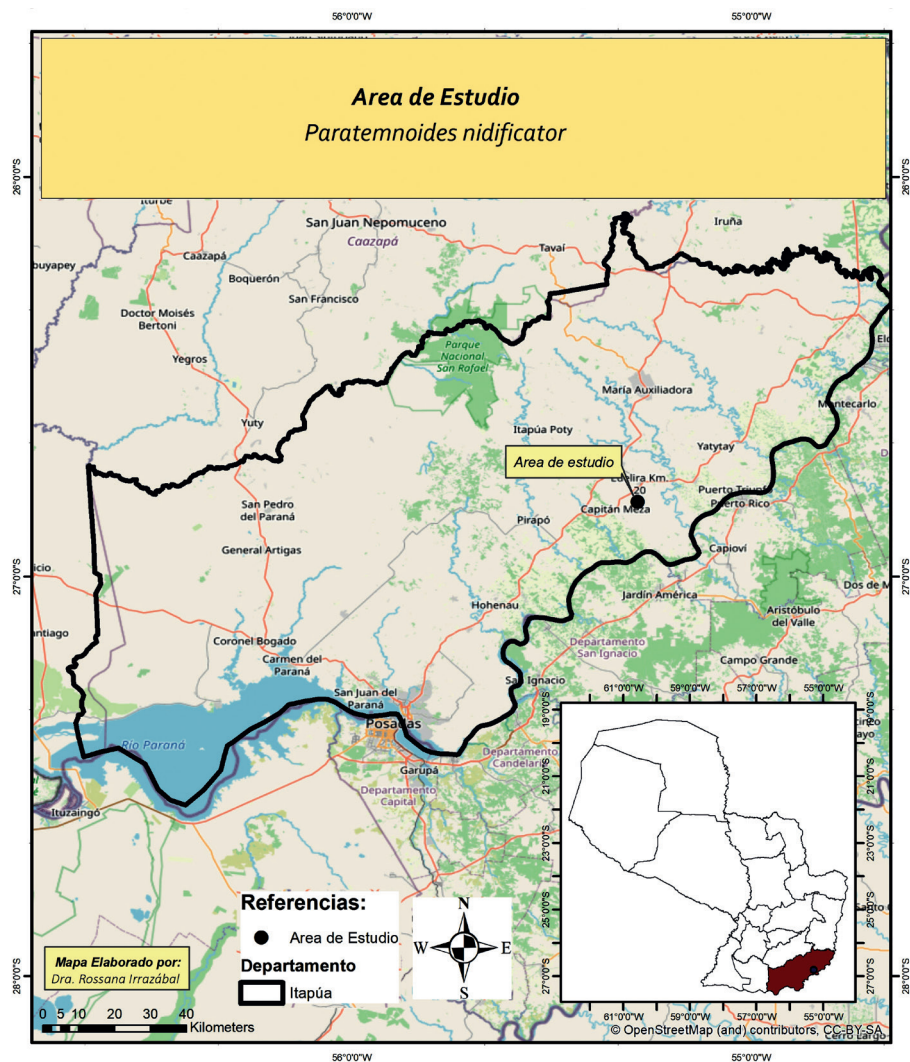


Figura 1. Mapa mostrando la ubicación de la localidad donde se encontró la colonia de *Paratemnoides nidificator* Balzan [Elaborado por Rossana Irrazábal].

globo, con 5 de ellas presentes en el nuevo mundo (Harvey, 2013, corregido siguiendo la sinonimización establecida por Mahnert, 2013): *P. elongatus* (Banks, 1895), de Estados Unidos, Centroamérica y el Caribe; *P. perpusillus* (Beier, 1935), encontrada sólo de la isla de Barbados; *P. insularis* (Banks, 1902), endémica de las islas Galápagos y con un cuestionable reporte de esta especie en Turquía hecho por Kunt *et al.* (2008); *P. minutissimus* (Beier, 1974), al parecer sólo habitando la costa atlántica en el estado de Paraná, Brasil, y *P. nidificator* (Balzan, 1888),

descrita de Asunción, Río Apa y Mato Grosso y actualmente reportada de numerosos países desde México hasta la Argentina.

La fotografía tomada por el Sr. Armin Lorenz, (Fig. 2), representa la situación en el momento en que los apicultores locales encontraron la colonia de pseudoescorpiones establecida en el borde superior y por debajo de la tapa de la caja de apiario, mostrando alrededor de 20 individuos de *Paratemnoides nidificator*, siendo unos 3 adultos (uno de ellos recientemente emergido), acompañados de numerosos juve-

niles (deutoninfas y tritoninfas), así como varios paquetes de bolsas embrionarias, que se ven dispersas y pudieron haberse desperdigado al retirar la tapa de la colmena. También se observan bien las paredes de al menos 4 nidos cuasi-circulares característicos de esta especie, así como patrones geométricos que podrían corresponder a nidos anteriores o nidos en construcción.

Todo esto apunta a una colonia con dinámica poblacional ya bien establecida por al menos unas pocas semanas, pues se sabe que, por ejemplo, en el pseudoescorpión *Pselapho- chernes scorpioides* (Herman), las deutoninfas permanecen en el nido por 2 o 3 días antes de dispersarse (Weygoldt, 1969). En el caso de *Paratemnoides nidificator* no existe un registro certero del tiempo que los juveniles pasan en el nido, pero Tizo-Pedroso & Del-Claro (2005) hablan de hasta 7 días, al menos en una situación de privación de alimentos previa a la matrifagia. Además, se han reportado colonias de esta especie de entre 2 y hasta 175 individuos en la naturaleza (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2007), siendo por lo tanto una colonia de tamaño moderado a pequeño.

Teniendo en cuenta que las ninfas *Pa-*

ratemnoides no se dispersan con los adultos y permanecen en las colonias maternas hasta que llegan a la fase adulta., es posible que la colonia fotografiada se encuentra en el segundo ciclo de reproducción, lo que puede sugerir que la colonia se hallaba instalada en la colmena desde incluso seis meses atrás (según comentarios de un revisor anónimo).

Las circunstancias del hallazgo y la posterior toma de muestras días después no permitieron coleccionar más ejemplares de pseudoescorpiones, que posiblemente huyeron o fueron eliminados por los propietarios del apiario. Esto hizo que apenas se coleccionara un único ejemplar de pseudoescorpión y que no pudieran hacerse observaciones más detalladas del comportamiento o de evidencias que pudieran apoyar o descartar la teoría de una interacción de estos arácnidos con las abejas dentro de la colmena.

En condiciones naturales, *Paratemnoides nidificator* establece sus colonias en troncos de árboles, por debajo de piezas semisueeltas de corteza, desde donde pueden emboscar y capturar presas hasta cuatro veces mayores de las que podría capturar un individuo solo (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2007; Moura *et al.*, 2019).

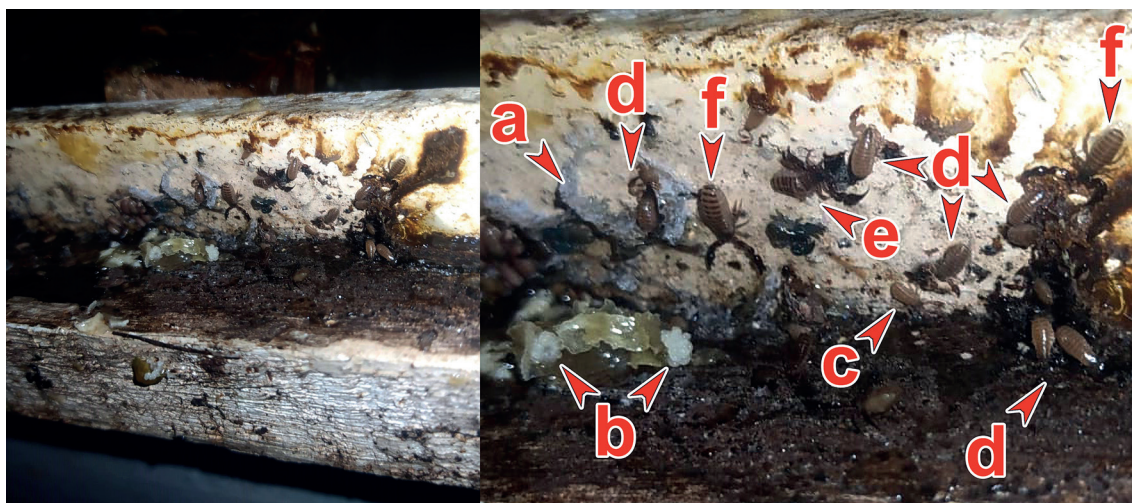


Figura 2. Individuos y conjunto de nidos de *Paratemnoides nidificator* Balzan instalados en el borde del cajón de abejas, como fueron encontrados por los propietarios del apiario en Edelira [Foto: Armin Lorenz]. El lado izquierdo muestra la foto original, con el panorama en contexto, y el derecho indica detalles poblacionales observables en la foto. **a)** Pared de un nido. **b)** Bolsas embrionarias. **c)** Deutoninfa. **d)** Tritoninfas. **e)** Adulto recién emergido. **f)** Adultos activos.

Es de suponer entonces, que el espacio debajo de la tapa de la colmena podría resultarle a estos Pseudoescorpiones un hábitat similar de abrigo, nidificación y puesto de emboscada grupal.

Los pseudoescorpiones son cazadores generalistas, y en el caso de *Paratemnoides nidificator* se tiene un registro de presas pertenecientes al menos a 13 grandes taxones de artrópodos (Diptera, Coleoptera, Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera, Dictyoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Opiliones, Araneae, Oniscidea y Diplopoda) [Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2018; Fernandes *et al.*, 2019], con una aparente preferencia por hormigas (Torres *et al.*, 2019), que bien podría ser circunstancial dada la abundancia y poco potencial de escape (no poder saltar ni volar) que éstas tienen. Es además interesante ver que entre las presas de este pseudoescorpión encontramos especies potencialmente peligrosas, como arañas, avispas, chinches reduviidas o las propias hormigas (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2018; Torres *et al.*, 2019).

Es difícil estimar si la colonia de *Paratemnoides nidificator* encontrada en Edelira interactuaba de alguna manera con la colonia de abejas dentro del cajón de colmena donde se encontró. Dado que los *Paratemnoides* son cazadores de presas grandes, es posible que se alimenten de abejas obreras. Sin embargo, no se pudo hacer observaciones ni existía evidencia física que pueda apoyar o descartar que los pseudoescorpiones estuvieran aprovechando recursos de dentro de la colmena, sean estas abejas adultas, sus larvas o sus parásitos.

A su vez es de suponer que la posición de la tapa, apoyada por gravedad sobre el cajón, podría haber impedido que los pseudoescorpiones entraran a la colmena, aunque tampoco tenemos evidencia de la efectividad de la tapa a tal grado. Lo que sí es mucho más probable, es que el espacio lateral y por debajo del alero de dicha tapa (donde se encontró la colonia con sus nidos), haya estado cumpliendo las mismas funciones que cumple un trozo de corteza sobre el tronco de un árbol, con los arácnidos refugiados por

debajo de ella y teniendo acceso a recursos que son externos a la colmena.

Conclusión

En este artículo se reportó por primera vez la presencia de una colonia del pseudoescorpión comunal *Paratemnoides nidificator*, asociada a una colmena de abejas domésticas (*Apis mellifera*). Desafortunadamente las circunstancias del hallazgo y la logística no permitieron observaciones comportamentales ni un análisis más acabado de evidencias que pudieran apoyar o refutar la interacción de estos pseudoescorpiones con las abejas, sea esta interacción benéfica o perjudicial para las abejas. Es más fuerte, eso sí, la evidencia a favor de una casualidad oportunista en la cual los pseudoescorpiones encontraron, en el espacio entre el lado del borde de la caja de la colmena y el alero lateral de su tapa, un refugio bastante similar a los que este arácnido utiliza en la naturaleza, donde a la vez de tener refugio y espacio para nidificar, los individuos podrían tener acceso a recursos externos en forma de artrópodos presa, pero provenientes del exterior de la colmena.

De todas maneras sería interesante volver a tener una oportunidad de localizar un caso similar, pero ya bajo condiciones más controladas que permitan recabar datos más concluyentes sobre la interacción o no de *Paratemnoides nidificator* con el espacio vital y los individuos de *Apis mellifera*.

Agradecimientos

Agradecemos a la Confederación de Criadores de abejas del Paraguay, al Sr. Jorge Rodriguez, por prestarnos los trajes de apicultor, al Sr. Armin Lorenz por permitirnos examinar en detalle y poner a nuestra disposición la fotografía que él tomó y que forma parte de este artículo. A John Kochalka, del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, por el intercambio de ideas y recibir el ejemplar de *Paratemnoides nidificator* para la colección de invertebrados del museo.

Literatura

- Allsopp, M.H., Kassimatis, E.J., Swart, D.J., & Dippenaar-Schoeman, A.S. (2003). No evidence that pseudoscorpions are controlling varroa mites in South African honey bee colonies. *The South African Bee Journal*, 75, 61–66.
- Anderson D.L. & Trueman J.W.H. (2000). *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental & Applied Acarology*, 24, 165–189.
- Ayuka T Fombong, David T Cham, Kiatoko Nkoba, Jan A Neethling & Suresh K Raina (2016) Occurrence of the pseudoscorpions *Ellingsenius ugandanus* and *Paratemnoides pallidus* in honey bee colonies in Cameroon, *Journal of Apicultural Research*, 55(3): 247–250.
- Balzan, L. (1890). Revisione dei Pseudoscorpioni dei bacini dei fiumi Paraná e Paraguay nell'America Meridionale. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 2(9)[29]: 401–454 + Plts. xiii–xvii.
- Bedoya-Roqueme, E. & Tizo-Pedroso, E. (2021). Techniques for Collection and Sampling of Pseudoscorpions (Arthropoda: Arachnida). Pp. 341–400 in Santos, J.C. & Fernandes, G.W. (eds.). *Measuring Arthropod Biodiversity: a handbook of sampling methods*. Cham, Switzerland: Springer Nature. xvii + 600 pp.
- Beier, P.W.M. (1948). Phoresie und phagophilie bei Pseudoscorpionen. *Österreichische Zoologische Zeitschrift*, 1: 441–497.
- Beier, M. (1974). Brasilienische Pseudoscorpione aus dem Museum in Genf. *Revue Suisse de Zoologie*, 81(4): 899–909.
- Donovan, B. J., & Paul, F. (2005). Pseudoscorpions: The forgotten beneficiaries inside bee hives and their potential for management for control of Varroa and other arthropod pests. *Bee World*, 86(4): 83–87.
- Donovan, B. J., & Paul, F. (2006). Pseudoscorpions to the rescue? Indian pseudoscorpions kill varroa and other arthropod enemies of bees inside hives. *American Bee Journal*, 146: 867–869.
- Fagan, L.L., Nelson, W.R., Meenken, E.D., Howlett, B.G., Walker, M.K., & Donovan, B.J. (2012). Varroa management in small bites. *Journal of Applied Entomology*, 136: 473–475.
- Fombong, A.T., Mumoki, F.N., Muli, E., Masinga, D.K., Arbogast, R.T., Teal, P.E., & Torto, B. (2012). Occurrence, diversity and pattern of damage of *Oplostomus* species (Coleoptera: Scarabaeidae), honey bee pests in Kenya. *Apidologie*, 43: 227–370.
- Fombong, A.T., Cham, D.T., Nkoba, K., Neethling, J.A. & Raina, S.K. Occurrence of the pseudoscorpions *Ellingsenius ugandanus* and *Paratemnoides pallidus* in honey bee colonies in Cameroon. *Journal of Apicultural Research*, 55(3): 247–250.
- Girişgin, A. O., Girişgin, O. & Harvey, M. (2013). The first record of pseudoscorpions in honey bee hives in Turkey. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 37: 608–610.
- González, V.H., Mantilla, B. & Mahnert, V. (2008). A new host record for *Dasychnes inquilinus* (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chernetidae), with an overview of pseudoscorpion-bee relations. *Journal of Arachnology*, 35: 470–474.
- Harvey, M.S. (1992). The phylogeny and classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). *Invertebrate Taxonomy*, 6: 1373–1435.
- Harvey M.S. (2013). *Pseudoscorpions of the world*. Version 3.0. Perth, Australia: Western Australian Museum. [Consulted: 3.v.2021]. <<http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/pseudoscorpions>>.
- Hoff, C.C. (1949). The pseudoscorpions of Illinois. *Bulletin of the Illinois Natural History Survey*, 24(4): 413–500.
- Hoff, C.C. (1961). Pseudoscorpions from Colo-

- rado. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 122: 409-464.
- Krajčovičová, K., Christophoryová, J. & Lučeničová, T. (2015) Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) found in bird nests and in bat guano in Slovakia and Germany. *Munis Entomology & Zoology*, 10: 428-434.
- Kunt, K.B., Bayram, A. Yağmur, E.A. & Danışman, T. (2008). Checklist of the pseudoscorpions of Turkey (Pseudoscorpionida; Arachnida). *Turkish Journal of Arachnology*, 1(1): 70-84.
- Mahnert, V. (1994). New chernetid pseudoscorpions (Pseudoscorpionida: Chernetidae) from Venezuela and Brazil, with remarks on the genus *Ancalochernes* Beier. *Revue Suisse de Zoologie*, 101(3): 829-838.
- Mahnert, V. (2013). The identities of two pseudoscorpion species (Arachnida) described from Guyana by L. di Caporiacco. *Arachnology*, 16 (1): 16-20
- Mahnert, V & Adis, J. (2002). Pseudoscorpiones. Pp. 367-380 in Adis, J. (ed.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Sofia, Bulgaria - Moscow, Russia: Pensoft Publishers. vi + 590 pp.
- Mahnert, V., Di Iorio, O., Turienzo, P. & Porta, A. (2011). Pseudoscorpions (Arachnida) from Argentina. New records of distributions and habitats, corrections and an identification key. *Zootaxa*, 2881: 1-30.
- Martínez, R.J., Villegas Guzmán, G.A., Quirós, D.I. & Emmen, D. (2021) Associated pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) with waste heaps of *Atta colombica* (Guérin-Méneville, 1844) (Hymenoptera: Formicidae) in Panama. *Revista Chilena de Entomología*, 47: 67-74.
- Moura, R., Tizo-Pedroso, E. & Del-Claro, K. (2018). Colony size, habitat structure, and prey size shape the predation ecology of a social pseudoscorpion from a tropical savanna. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(103): 1-9.
- Read, S., Howlett, B.G., Donovan, B.J., Nelson, W.R. & van Toor, R.F. (2013). Culturing chelifers (Pseudoscorpions) that consume Varroa mites. *Journal of Applied Entomology*, 138(4): 260-266.
- Semmar, S., Daoudi-Hacini, S., & Doumandji, S. (2014). Some species of arthropods in hives of *Apis mellifera intermissa* (Von Buttel-Reepen, 1906) (Hymenoptera, Apidae) in the Mitidja (Algeria). *International Journal of Zoology and Research*, 4(3): 15-22.
- Thapa, R., Wongsiri, S., Lee, M.L. & Choi Y.S. (2013). Predatory behaviour of pseudoscorpions (*Ellingsenius indicus*) associated with himalayan *Apis cerana*. *Journal of Apicultural Research*, 52 (5): 219-226.
- Tizo-Pedroso, E. & Del-Claro, K. (2005). Matriciphagy in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) (Atemnidae). *Journal of Arachnology*, 33: 873-877.
- Tizo-Pedroso, E. & Del-Claro, K. (2007). Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insectes Sociaux*, 54: 124-131.
- Tizo-Pedroso, E. & Del-Claro, K. (2018). Capture of large prey and feeding priority in the cooperative pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator*. *Acta Ethologica*, 21: 109-117.
- Torres, R., Bedoya, E. & Tovar, J. (2019). Cooperative foraging of *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Pseudoscorpiones: Atemnidae) on two species of ants (Hymenoptera:Formicidae) in the tropical dry Forest, Colombian Caribbean. *Intropica*, 14(1): 43-50.
- Van Toor, R.F. Thompson, S.E. Gibson, D.M. & Smith, G.R. (2016). Ingestion of *Varroa destructor* by pseudoscorpions in honey bee hives confirmed by PCR analysis.

- Journal of Apicultural Research*, 54(5): 555–562.
- Von Schimonsky, D.M., Bichuette, M.E., Mahnert, V. (2014) First record of the family Pseudochiridiidae (Arachnida, Pseudoscorpiones) from continental South America—a *Pseudochiridium* from a Brazilian cave. *Zootaxa*, 3889(3): 442–446.
- Weygoldt, P. (1969). *The Biology of Pseudoscorpions*. Cambridge, USA: Harvard University Press. 145 pp.
- Zaragoza, J.A. (2015). Clase Arachnida: Orden Pseudoscorpiones. *Ibero Diversidad Entomológica @ccesible*, 20: 1–10.
- Zeh, D.W. & Zeh, J.A. (1992). Dispersal-generated sexual selection in a beetle-riding pseudoscorpion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 135–142.
- Zumbado, M. A. & Azofeifa, D. (2018). Insectos de Importancia Agrícola. Guía Básica de Entomología. Heredia, Costa Rica. Programa Nacional de Agricultura Orgánica (PNAO). 204 pp.