

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E
COMPORTAMENTO**

**"EVOLUÇÃO NOS PADRÕES DE TEIAS
E ANÁLISE COMPARATIVA DO
COMPORTAMENTO DE AUTOLIMPEZA
EM MYGALOMORPHAE"**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**ALUNA: CAMILA HUFFENBAECHER
ORIENTADOR: DR. HILTON FERREIRA JAPYASSÚ**

Maio/2009

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E
COMPORTAMENTO**

**"EVOLUÇÃO NOS PADRÕES DE TEIAS
E ANÁLISE COMPARATIVA DO
COMPORTAMENTO DE AUTOLIMPEZA
EM MYGALOMORPHAE"**

Dissertação apresentada ao
Instituto de Psicologia,
Universidade de São Paulo,
como parte dos requisitos
para obtenção do grau de
Mestre em Neurociências e
Comportamento.

**ALUNA: CAMILA HUFFENBAECHER
ORIENTADOR: DR. HILTON FERREIRA JAPYASSÚ**

Maio/2009

“The very general opinion that the tarantula “looks so horrible” is also obviously without any basis. To anyone who has learned to know this spider, it is a handsome as a goldfinch and fully as interesting.”

William J. Baerg, 1958

Agradecimentos

Venho agradecer aqueles que contribuíram não só para a construção deste trabalho, mas também para a minha vida durante estes três anos em São Paulo. Pode parecer engraçado, mas esta está sendo a parte mais difícil de escrever nesta dissertação (e o medo de esquecer alguém?!), por isso adiei o máximo possível. Mas aqui vão os meus sinceros agradecimentos:

À minha família, que sempre acreditou em mim e me apoiou em todas as minhas decisões, especialmente ao meu avô, João, a quem dedico esta dissertação.

Ao meu orientador Hilton, que há sete anos conseguiu me convencer que comportamento de aranhas era o assunto mais legal e interessante do mundo, obrigada pela paciência e transmissão de conhecimentos.

Aos companheiros de laboratório (ou depósito, ou fundão!!) Gandhi, Vanessa, Danilo e Tatiana, pelo companheirismo, pelas conversas, pelo apoio nos momentos difíceis, pela disposição em me ajudar TUDO que eu precisei. Sem vocês, este trabalho não seria possível, vocês também são responsáveis por ele.

Aos “migalomorfólogos” Dra. Sylvia Lucas, Rafael Indicatti e Flávio Yamamoto, pela paciência e disposição em ajudar, por emprestarem alguns animais para observação, por enriquecerem este trabalho com a transmissão de seus conhecimentos.

Aos colegas Samuel Guizze e Paulo André Goldoni, e à Dra. Irene Knysak pelo auxílio no acesso e manutenção dos animais utilizados nos experimentos.

Rafael Indicatti, Flávio Yamamoto e Danilo Guarda por permitirem que eu utilizasse muitas de suas fotos nesta dissertação; Cláudio, Gandhi e Danilo pela ajuda nas coletas.

A todos os amigos que fiz no Laboratório de Artrópodes, aqueles que contribuíram de alguma maneira para este trabalho (com discussões sobre o trabalho, com ajuda na identificação dos animais, compartilhando experiências de vida, com conversas sobre música e futebol, ou aqueles que se lembravam de me chamar lá no fundo quando o café ficava pronto ou iam até lá para falar “tchau” no fim do dia): Dr. Antonio Brescovit, Lina, Daniele, Cris, Yuji, Tulipas, Gustavo, Francês, Pãozinho, Igor, Kellie, Carol (você faz falta!!), Denise, Batman, Robin, Pica-pau, e a todos os aracnólogos (foram muitos) que por ali passaram.

Aos funcionários do biotério do Instituto Butantan, responsáveis pelo fornecimento da alimentação das aranhas.

Aos professores Fernando Ribeiro, Emma Otta, Vera Bussab, Elisabeth Spinelli, pelas orientações e sugestões durante a realização do trabalho.

Aos professores José Paulo Guadanucci, John Wenzel, Fernando Pérez-Miles e Robert Raven por toda a valiosa ajuda que me deram através de conversas, indicação de bibliografia, sugestões e pelo interesse que demonstraram pelo meu trabalho.

Ao pesquisador Pedro Ismael, pela disposição em realizar a análise da saliva de uma aranha para o trabalho.

Às minhas amigas Gabi, Ágatha, Camila Santos, Lilian Luchesi, por todo o apoio durante esses três anos de mestrado, por tolerarem todas as minhas reclamações e chatices, por ouvirem pacientemente meus problemas e me acalmarem nos momentos de crise.

Aos amigos de faculdade Fernanda Luccas e Leandro Tarosso, e aos outros “Filhos” que estão por aí, vocês fazem falta!

Aos meus amigos “do rock” Camila Garcia, Lily, Matel, Rogério Japa, Kaio, Thiagones, Boka, Gustavo FYP, Athos, por me aturarem aos finais de semana.

Ao rock e ao hardcore, ao futebol e às cervejas de fim de semana que ajudaram a manter a minha sanidade durante este tempo.

Greg Graffin, responsável pelo meu interesse em biologia e também pela formação do meu caráter.

À CAPES pelo apoio financeiro.

À minha mãe, a pessoa mais importante da minha vida, sem a qual nada disso seria possível; obrigada por me apoiar incondicionalmente, pelas lágrimas e sorrisos ao longo dos anos, e principalmente por me manter de pé.

HUFFENBAECHER, C. Evolução nos padrões de teias e análise comparativa do comportamento de autolimpeza em Mygalomorphae. Dissertação de mestrado, Programa de Pós Graduação em Neurociências e Comportamento, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2009. 102 p.

Aspectos do repertório comportamental e de estruturas resultantes de comportamento foram levantados para aranhas da infraordem Mygalomorphae. Os principais objetivos são buscar subsídios em informações provindas de caracteres comportamentais para auxiliar a elucidação da história evolutiva do grupo e entender como estes evoluíram dentro do grupo. Foi realizado um levantamento de informações sobre refúgios nas migalomorfas, a partir das quais foram delimitados 8 caracteres. Os caracteres foram incorporados a uma matriz de dados morfológicos provinda do trabalho de Goloboff e foi realizada uma análise de evidência total. A árvore resultante do consenso estrito da análise de evidência total mostrou-se melhor resolvida do que a árvore obtida apenas com os dados morfológicos. Foi realizada a otimização para a verificação da evolução dos padrões de teias dentro do grupo. Nossa análise mostra a existência de um padrão geral na evolução destes caracteres, com muitos deles apresentando fortes correlações. A construção de buracos está presente no ancestral comum entre migalomorfas e Mesothelae e aparece correlacionada com refúgios de alta conexão com o substrato. A hipótese de Coyle de que as tiras de seda teriam originado os lençóis de captura não é corroborada por nosso estudo. Ao contrário do que sugerem alguns autores, as estruturas finais resultantes de comportamentos podem ser uma fonte confiável de caracteres para o estudo da filogenia dos indivíduos que as produzem, além de possibilitar um melhor entendimento da evolução dos comportamentos que as originam. Também foi realizada uma análise comparativa do comportamento de autolimpeza em dois gêneros da família Theraphosidae. Observações deste comportamento resultaram na elaboração de um catálogo comportamental composto por 11 categorias. Análise das sequências comportamentais demonstra que este é um comportamento bastante fixo, com realização repetitiva de algumas sequências por longos períodos de tempo, não existindo um padrão geral que permita detectar início, meio e fim de uma sequência. São sugeridas algumas funções para este comportamento nas caranguejeiras, como a limpeza de estruturas sensoriais e/ou a proteção contra parasitas. A autolimpeza observada em indivíduos de outras famílias de Mygalomorphae mostrou a realização das mesmas categorias de modo semelhante. A manutenção destas categorias em

famílias que divergiram há milhões de anos pode indicar um alto valor adaptativo das mesmas. A partir destes resultados, sugerimos que tanto o comportamento quanto as estruturas finais são boas fontes de dados para análises filogenéticas.

Palavras-chave: Comportamento, Mygalomorphae, evolução, teias, autolimpeza.

HUFFENBAECHER, C. Webs pattern evolution and comparative analysis on grooming behavior in Mygalomorphae. Master Dissertation, Programa de Pós Graduação em Neurociências e Comportamento, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2009. 102 p.

Aspects of behavior and end-products of behavior were studied on Mygalomorph spiders. The main goal is to understand the evolution of these behavioral characters and to discover the evolutionary history of the group. As a result of an extensive review of the literature, 8 web characters were delimited in mygalomorphs. The characters were incorporated to a morphological matrix used by Goloboff and a total evidence analysis was performed. The resulting tree was better resolved than the strictly morphological one. Web related characters show a clear evolutionary signal, and some of them evolve in a correlated fashion. Burrow construction is an ancestral feature of spiders and appears correlated with silk-lining behavior. Coyle's hypothesis that sheetwebs derive from silk lines is not supported by our analysis. Contrarily to some authors's suggestions, in our study the end-products proved to be a reliable source of characters for phylogenetic reconstructions, besides making possible a better understanding of the evolution of the behaviors that give rise to them. We performed a comparative analysis of grooming behavior in two genera of the family Theraphosidae. A behavioral catalog including 11 categories was concluded. Analysis of the behavioral sequences shows that grooming behavior is stereotyped, with some sequences being repeated for long periods of time, without a general pattern that let us detect the beginning, the middle or the end of a sequence. Spiders from distant Mygalomorph families perform the same repertoire of grooming behaviors, performed in similar ways. The maintenance of this ancestral repertoire in families that are separated for millions of years points to its strong adaptive value. Grooming could be used to clean some sensorial structures and/or to protect the spiders against parasites. From these results, we suggest that not only behavior, but also the structures resulting from it, are a good source of data for phylogenetic analysis.

Key-words: behavior, Mygalomorphae, evolution, webs, grooming.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1

APRESENTAÇÃO	3
Conquista do ambiente terrestre	3
Diversidade de Araneae	6
Hipóteses de relações de parentesco em Mygalomorphae	7
História natural das Migalomorfas	8
O comportamento em estudos evolutivos	10

CAPÍTULO 2

ANÁLISE COMPARATIVA DA AUTOLIMPEZA EM CARANGUEJEIRAS	15
O comportamento de autolimpeza	15
Seqüências comportamentais	17
METODOLOGIA	19
Observações do comportamento de autolimpeza	19
Registros e decodificação	22
RESULTADOS	23
Catálogo de categorias comportamentais	25
Seqüências e categorias mais comuns	32
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	34
Funções da autolimpeza	34
Água como fator limitante?	36
Analise comparativa e estereotipia da autolimpeza	37

CAPÍTULO 3

EVOLUÇÃO DE PADRÕES DE TEIAS EM MYGALOMORPHAE	40
Produtos finais em Mygalomorphae	42
MÉTODOS	44
Delimitação de caracteres	46
Catálogo e discussão dos caracteres	47
Análise de evidência total	66
RESULTADOS E DISCUSSÃO	68
Análise de evidência total	68
Análise de correlação entre caracteres	70
Evolução dos caracteres nas filogenias	74
CONSIDERAÇÕES FINAIS	87

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

91

ANEXOS

A principal proposta do presente trabalho é verificar se caracteres comportamentais, que vêm sendo utilizados com relativo sucesso em estudos de evolução também seriam úteis quando aplicados a táxons tão antigos quanto as aranhas da infraordem Mygalomorphae, uma das primeiras aranhas a surgir e invadir o ambiente terrestre. Vários motivos nos levam a testar a validade destes dados, dentre os quais podemos destacar o fato de que há uma escassez de trabalhos que abordem aspectos comportamentais nessas aranhas; além disso, dado que há uma dificuldade em se levantar caracteres morfológicos que auxiliem na elucidação das relações de parentesco entre os indivíduos deste grupo, havendo muita divergência sobre qual seria a verdadeira história evolutiva destes animais, este trabalho pode contribuir com uma nova base de dados a serem explorados do ponto de vista evolutivo. Buscando auxiliar na elucidação destas questões, este trabalho se apresenta em 3 capítulos que abordam os seguintes pontos:

CAPÍTULO 1: Apresentação dos principais assuntos que serão abordados nos capítulos subsequentes. A principal finalidade deste capítulo é introduzir o contexto no qual o estudo está inserido, sendo este de grande importância para a retomada das discussões nos capítulos seguintes. O capítulo se inicia com hipóteses a respeito da invasão do ambiente terrestre pelas aranhas, passando pela grande diversidade alcançada por estes animais nos dias atuais, enfocando sempre as aranhas da infraordem Mygalomorphae. Um breve relato da história natural destes animais e dos principais trabalhos baseados em comportamento realizados para o grupo é feito, demonstrando quão escassas são estas informações. O capítulo termina com uma síntese sobre a discussão acerca da utilização do comportamento em estudos evolutivos.

CAPÍTULO 2: Analisa de forma comparativa o estereotipado comportamento de autolimpeza em uma família de Mygalomorphae. É proposto um catálogo de categorias para este comportamento e é feita uma breve análise de suas sequências. Das observações realizadas, inferimos algumas hipóteses sobre a função deste comportamento.

CAPÍTULO 3: Propõe inferir se existe um padrão na evolução das teias (estruturas finais resultantes do comportamento) para as migalomorfas. Baseado em informações provindas da literatura, características importantes destas estruturas são redefinidas e incluídas em

uma matriz de dados morfológicos (Goloboff 1993) buscando avaliar a utilização destes caracteres para análises filogenéticas em Mygalomorphae.

CAPÍTULO 1

APRESENTAÇÃO

Conquista do ambiente terrestre

Vollrath e Selden (2007), a partir do estudo de fósseis, apresentam os possíveis cenários nos quais as aranhas apareceram e se estabeleceram nos ecossistemas terrestres, sendo que todo o trabalho realizado foi baseado na importância da seda e de alterações comportamentais para a conquista e estabelecimento destes animais neste novo ecossistema.

Os primeiros registros fósseis da ordem Araneae datam de aproximadamente 400 milhões de anos (m.a.), no período Devoniano; dentre as aranhas atuais, as consideradas mais primitivas são as da subordem Mesothelae, que apresentam o corpo ainda segmentado, cujos primeiros representantes aparecem no período Carbonífero, há cerca de 300 m.a. (Figura 1.1). A maioria das aranhas ancestrais eram caçadoras errantes que após terem saído da água e vindo para a terra, precisaram procurar abrigos para proteção dos raios do Sol ou de enchentes. A seda e o uso de refúgios podem ser os primeiros traços sinapomórficos que separam todas as aranhas de seus grupos-irmãos, como escorpiões, ácaros e o único quelicerado primitivo aquático, *Limulus* Lineu, 1758 (Vollrath e Selden 2007). Neste cenário onde ocorreu o surgimento da primeira aranha - *Attercopus fimbriunguis* (Shear, Selden e Rolfe, 1987 in Shear *et al.*), colocada em Araneae como grupo irmão de todas as outras aranhas, já havia toda uma fauna de artrópodes presente, composta por escorpiões, pseudoescorpiões, diplópodes, quilópodes; muitos serviam de presas para as aranhas, enquanto outros eram competidores por presas, ou mesmo predadores. Além do novo ambiente terrestre e da presença de outros artrópodes, alterações atmosféricas e climáticas podem ter exercido grandes efeitos sobre todos os ecossistemas terrestres nesta época. As aranhas então tiveram que lidar com este ambiente novo, desenvolvendo hábitos que possibilitaram a sobrevivência, dispersão e estabelecimento destes animais neste novo ambiente. Nesse contexto, surgiram muitos comportamentos que são mantidos pelos representantes do grupo até os dias atuais. O desenvolvimento de hábitos noturnos para evitar a radiação UV-B e a construção ou

utilização de estruturas que servissem como proteção tanto contra radiação UV, como contra dessecção e eventuais predadores, provavelmente tiveram origem nos primeiros ancestrais do grupo. A construção de um buraco (talvez já com uma porta-alçapão) pode ter sido tão vantajosa para as aranhas do Devoniano quanto é para as aranhas atuais, na medida que fornece proteção contra predadores e radiações solares (Vollrath e Selden 2007).

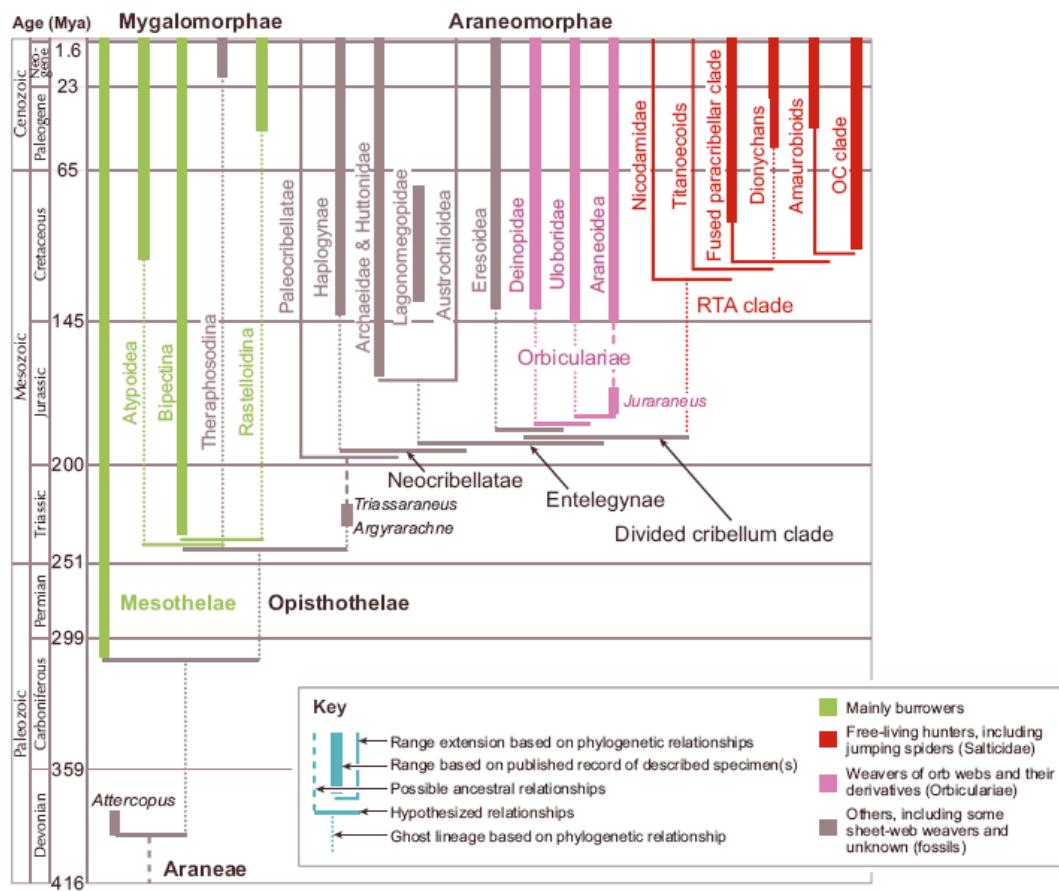


Figura 1.1. Evolução das aranhas ao longo do tempo geológico proposta por Vollrath e Selden (2007).
Combinação de dados de registros fósseis com o cladograma proposto por Griswold *et al.* 2005. As cores indicam os principais modos de predação utilizados em cada grupo. (Fonte: Vollrath e Selden 2007).

A seda inicialmente teria se desenvolvido em resposta à necessidade de proteção do corpo do animal assim como para a proteção de seus ovos e filhotes. Algumas aranhas produzem seda que reflete a radiação UV-B, sendo a seda então bastante útil para as

aranhas primitivas. Após a utilização da seda para proteção e reprodução, tiras de seda devem ter sido estendidas para fora do refúgio, provendo linhas que orientavam as aranhas no retorno aos refúgios, bem como sinalizavam a presença de presas próximas. Eventualmente, apenas algumas tiras foram construídas para tornar mais eficientes as armadilhas desenvolvidas para parar e reter potenciais presas (Coyle 1986). Entretanto, construir uma armadilha requer não apenas órgãos produtores de seda, mas também padrões de comportamento apropriados. Mais que isso, a construção de armadilhas de seda, tipicamente muitas vezes maiores que a aranha, requer orientação espacial (Vollrath e Selden 2007).

O surgimento das primeiras aranhas migalomorfas e araneomorfas data do período Triássico. Dados acerca das primeiras migalomorfas que teriam se originado há aproximadamente 240 m.a., como por exemplo, *Rosamygale grauvogeli* (Selden e Gall, 1992) (posicionada dentro da atual família Hexathelidae Simon, 1892), apontam para o hábito fossorial destas aranhas, que provavelmente viviam em buracos ou refúgios de seda, de onde se estendia uma estrutura de seda com a finalidade de capturar presas voadoras (Vollrath e Selden 2007).

As aranhas adquiriram algumas adaptações decorrentes da conquista do ambiente terrestre. Dentre as mais importantes, estão o mecanismo de digestão extracelular (que só é possível em ambientes terrestres), que é concomitante ao desenvolvimento das coxas dos palpos e das quelíceras (que se mostraram mais eficientes que pinças), o desenvolvimento de glândulas de veneno e do estômago sugador (Foelix 1996). Estas evidências reforçam a hipótese de Penney (2004, apud Vollrath e Selden 2007), que aponta para o forrageamento como a principal força seletiva que atuou sobre a morfologia e também sobre o comportamento das primeiras aranhas. A união das adaptações morfo-fisiológicas com o uso da seda para a captura possibilitou que as aranhas se tornassem eficientes predadores a ponto de alcançar uma imensa diversidade, estando distribuídas por praticamente todos os ecossistemas em dias atuais.

Diversidade de Araneae

A ordem Araneae é a sétima em diversidade no mundo em termos de espécies descritas ou previstas. Estão nomeadas 40700 espécies, distribuídas em 3733 gêneros e 109 famílias (<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>) ACESSO EM 13.03.09. As aranhas são abundantes predadores terrestres e, como generalistas, são encontradas em todos os ecossistemas (Foelix 1996).

Segundo Platnick e Gertsch (1976), Araneae é considerado um grupo monofilético e está dividido em duas subordens e três infraordens: subordem **Mesothelae**, que apresenta uma única subordem **Liphistiomorphae** e uma única família, Liphistiidae (com 87 espécies distribuídas em 5 gêneros); subordem **Opistothelae**, composta pelas infraordens **Mygalomorphae** (ou Ortognatha), onde estão incluídas 15 famílias e **Araneomorphae** (ou Labidognatha), muitas vezes referida como o grupo das aranhas “verdadeiras”, incluindo 93 famílias, 3410 gêneros e 37997 espécies descritas (Figura 1.2).

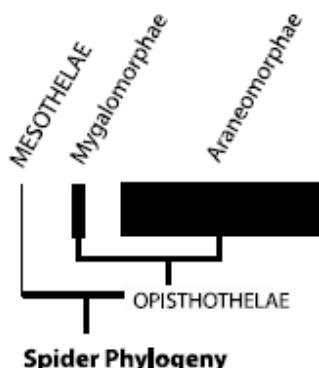


Figura 1.2. Filogenia da ordem Araneae, indicando a topologia das subordens (Mesothelae e Opistothelae) e infraordens (Mygalomorphae e Araneomorphae). As linhas pretas representam a proporção do número de espécies presentes em cada grupo. (Fonte: Hedin e Bond 2006).

As migalomorfas incluem as grandes caranguejeiras (Theraphosidae), aranhas de alçapão (Ctenizidae, Actinopodidae, Migidae), aranhas construtoras de teias em funil (Hexathelidae), as “purseweb spiders” (Atypidae), entre outros grupos. Apresentam 15 famílias, com 318 gêneros, e incluindo 2616 espécies (<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>). Este é um grupo que retém

muitos traços considerados primitivos para as aranhas, como por exemplo a presença de quelíceras paraxiais, sistema respiratório dotado de dois pares de pulmões foliáceos (Coddington e Levi 1991). A família Theraphosidae apresenta o maior número de espécies - 920 (<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>). Os terafosídeos são famosos por apresentarem grande tamanho (*Theraphosa blondii* (Latreille, 1804), encontrada na América do Sul, talvez seja a maior aranha existente no mundo, que pode alcançar 25cm de tamanho, Coddington e Levi 1991).

Hipóteses de relações de parentesco em Mygalomorphae

Segundo Platnick e Gertsch (1976), as caranguejeiras formam um grupo claramente monofilético. O trabalho de Raven (1985, Figura 1.3) foi o primeiro a buscar um maior entendimento das relações entre as famílias de migalomorfas, tornando-se, consequentemente, um ponto de partida para estudos filogenéticos neste grupo. Ele redefiniu os limites das famílias, transferindo grupos entre famílias já existentes e propondo grupos menores como novas famílias. Apesar de sua análise apontar para a monofilia de todas as 15 famílias, ele reconheceu que algumas delas poderiam não ser monofiléticas (Cyrtuchenidae, Dipluridae, Nemesiidae, Hexathelidae e Ctenizidae).

As migalomorfas, no entanto, apresentam alguns problemas para sua reconstrução filogenética, devido ao limitado número de caracteres morfológicos disponíveis para o estabelecimento das relações de parentesco (Bond e Beamer 2006, Hedin e Bond 2006). A evolução na morfologia deste grupo é considerada relativamente conservativa, faltando muitos dos traços mais complexos utilizados em reconstruções filogenéticas do seu grupo irmão, as araneomorfas (Goloboff 1993), particularmente em relação à morfologia da genitália e das fiandeiras (Hedin e Bond 2006).

Estudos filogenéticos em migalomorfas vêm sendo desenvolvidos tanto no sentido de revisões de filogenias propostas previamente, quanto no da inclusão de novos caracteres na análise (Goloboff 1993, Bond e Beamer 2006, Hedin e Bond 2006). Goloboff (1993) realizou uma reanálise dos dados de Raven (1985), onde realizou mudanças na composição do grupo (não considerou as famílias como sendo monofiléticas) e aumentou significativamente o número de caracteres analisados, além da utilização de programas computacionais para a análise cladística; como resultado,

encontrou como não monofiléticas as famílias Barychelidae, Cyrtaucheniidae, Dipluridae, Nemesiidae e Hexathelidae. Hedin e Bond (2006) utilizaram sequências dos genes 18S e 28S do RNAr para reconstruir a filogenia deste grupo, encontrando resultados divergentes dos trabalhos anteriores; somente a família Theraphosidae resultou como monofilética.

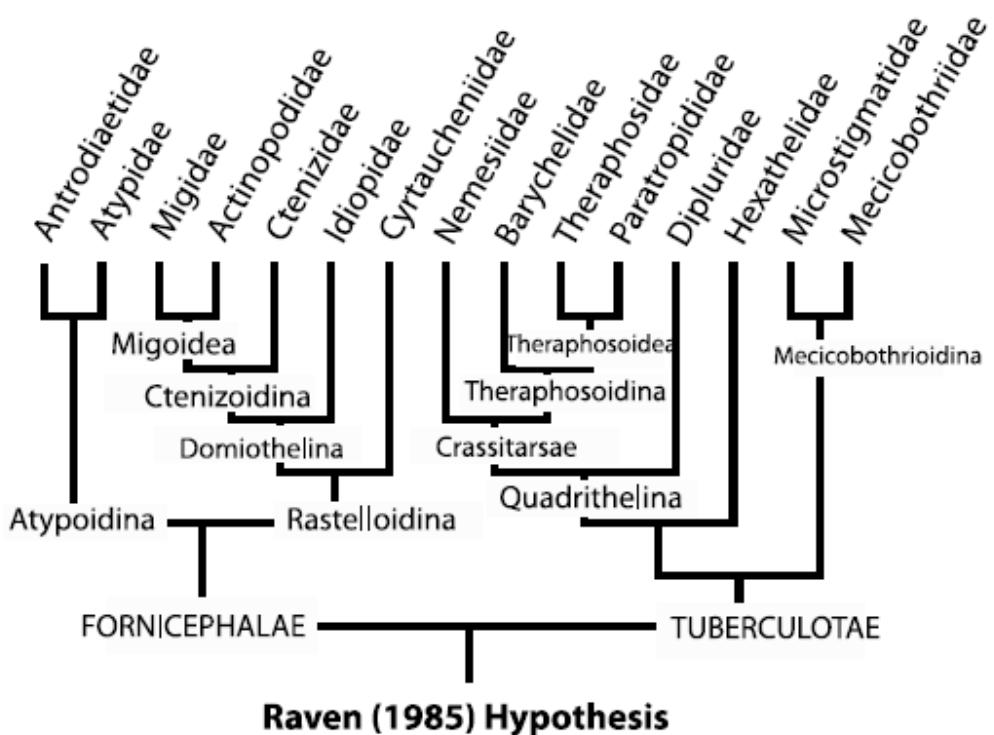


Figura 1.3. Filogenia de Mygalomorphae proposta por Raven (1985). (Fonte: Hedin e Bond 2006).

História natural das Migalomorfas

As migalomorfas geralmente vivem em refúgios (túneis cavados no solo, sob pedras ou troncos caídos) ou buracos. Muitas aranhas construtoras de túneis aumentam a distância na qual podem detectar suas presas colocando longos fios de seda para fora do refúgio, o que possibilita um considerável aumento da área de detecção de presas. Algumas aranhas da família Dipluridae constróem grandes teias formando um lençol próximo ao solo, podendo alcançar até 1 metro de diâmetro (Coyle 1986).

Os machos de migalomorfas geralmente apresentam períodos de vida bem mais curtos (2 a 3 anos) do que as fêmeas (25 a 30 anos), fato que pode ser explicado pelos diferentes hábitos apresentados por cada gênero. Os machos são andarilhos (o que requer um grande gasto de energia), raramente caçam e vivem em busca de fêmeas, o que os torna vulneráveis a predadores, enquanto as fêmeas permanecem a maior parte da vida em refúgios (Costa e Pérez-Miles 2002, Pedroso e Baptista 2004). Costa e Pérez-Miles (1998) observaram, em laboratório, que estas aranhas apresentam uma grande sensibilidade a variações de umidade e baixa atividade diurna, sendo muito ativas durante o período noturno.

Estudos comportamentais realizados em migalomorfas são focados principalmente nos comportamentos reprodutivo e predatório. Possivelmente, o trabalho mais abrangente sobre migalomorfas foi realizado por Costa e Pérez-Miles (2002). Eles estudaram 7 espécies de terafosídeos do Uruguai, tanto em cativeiro quanto em ambiente natural, por mais de 20 anos. Nas espécies observadas, as atividades reprodutivas são sazonais, sendo que a atividade sexual se mostra reduzida em meses muito quentes ou muito frios; constataram que a movimentação dos machos ocorre em função da atividade reprodutiva, e que os mesmos gastam períodos de tempo mais longos do que outras aranhas na indução espermática. Durante o período de observação, não foi constatado nenhum caso de canibalismo sexual, talvez devido ao fato de as cópulas terem uma duração muito curta; todas as espécies estudadas produziram uma ooteca por ano, geralmente durante o período quente.

Coyle (1983) observou o comportamento reprodutivo no gênero *Euagrus* Ausserer, 1875 (Dipluridae) e encontrou comportamentos similares nas 3 espécies analisadas, onde sinais vibratórios realizados pelos machos nas teias das fêmeas se mostram importantes para o início da corte; Coyle também sugere que este comportamento se diferencia entre as espécies em relação à duração dos intervalos entre os sucessivos puxões na teia realizados pelos machos, o que deve funcionar como um mecanismo de isolamento reprodutivo.

Costa e Pérez-Miles (1998) estudaram o comportamento reprodutivo em Mecicobothriidae e constataram que a cópula nesta espécie é muito complexa e longa em relação à de outras migalomorfas; alguns machos parecem realizar um comportamento de

guarda em relação às fêmeas com as quais copularam, impedindo assim que outros machos se aproximem; a expulsão da fêmea de sua própria teia pelo macho também ocorre comumente.

O comportamento predatório em Dipluridae foi abordado por Coyle e Ketner, que em 1990 estudaram o gênero *Ischnotele* Ausserer, 1875, não observando diferenças significativas no comportamento das 4 espécies analisadas; Pedroso e Baptista (2004) abordaram o comportamento predatório em outro gênero de Dipluridae (*Trechona* C. L. Koch, 1850), constatando que neste gênero, diferentemente do comportamento típico de outras Dipluridae, os indivíduos não se utilizam de teias, capturando suas presas através de rápidos ataques diretos.

Considerando toda a diversidade de comportamentos que podem ser realizados pelas aranhas, o número de estudos que abordam este aspecto é muito pequeno. Descrições de história natural do grupo são realizadas de maneira superficial, o que dificulta a análise comparativa de tais dados para a avaliação de sua possível utilidade em estudos evolutivos.

O comportamento em estudos evolutivos

Estudos filogenéticos visando reconstruir a história evolutiva de um táxon, com o intuito de determinação das relações de parentesco entre suas espécies ancestrais e descendentes, geralmente baseavam-se em comparações de caracteres morfológicos. Recentemente outras técnicas, como as moleculares, vêm sendo empregadas.

Quaisquer aspectos da biologia de um organismo são mediados por seus genes, sejam estes aspectos a forma cromossômica, estrutura esquelética, ou mesmo o comportamento. Apesar de o comportamento se manifestar, em geral, de maneira mais variável que as demais estruturas, ele também apresenta componentes herdados geneticamente, podendo por isso ser empregado em reconstruções filogenéticas.

O uso do comportamento na reconstrução filogenética é questão que gerou muitas discussões. Atz em um artigo de 1970 apresentou o principal motivo contra o uso de caracteres comportamentais na reconstrução filogenética. Segundo ele, os atos comportamentais são transitórios e muito variáveis, motivos pelos quais não se poderia aplicar os critérios de homologia a eles. Comportamentos homólogos são definidos como

comportamentos similares que tiveram origem em um mesmo ancestral (Wenzel 1992). Em suas objeções, Atz (1970) conclui que homologias confiáveis, no caso do comportamento, existiriam somente entre espécies muito próximas, admitindo assim, mesmo que de modo mais restrito, que existem homologias confiáveis para o comportamento.

Independentemente de serem morfológicos, moleculares ou comportamentais, caracteres homólogos, tecnicamente, são aqueles concordantes em uma análise filogenética. Wenzel (1992) sugere que os critérios de Remane (1952, apud Wenzel 1992) para determinação de homologia entre caracteres morfológicos, podem ser adaptados para caracteres comportamentais: o critério morfológico de posição seria análogo à posição relativa de uma subunidade em uma sequência comportamental; os critérios de qualidade específica e conexão por formas intermediárias seriam aplicados diretamente aos caracteres comportamentais, da mesma maneira que são utilizados em análises morfológicas. Tais critérios poderiam também ser empregados nas estruturas finais, os chamados “end-products”, que são estruturas bem definidas e resultantes de comportamentos específicos, como por exemplo, ninhos de aves, casulos de insetos e teias de aranhas. Assim, caracteres comportamentais podem ser estabelecidos com base tanto na observação dos componentes do comportamento requeridos para a construção desta estrutura quanto na observação da morfologia da estrutura final (Stuart e Hunter 1998).

A delimitação das categorias comportamentais (caracteres) é baseada principalmente na observação do comportamento e na detecção de suas possíveis variações. As categorias são definidas com base em comparações intra e interespécificas. Na análise desta variação é que as categorias são delimitadas, processo no qual a definição de uma categoria ilumina os limites de outra. Durante esta fase de proposição de homologia primária, a variação encontrada é fracionada entre os vários estados de um caráter, e entre os vários caracteres de um grupo taxonômico.

De Queiroz e Wimberger (1993), compararam níveis de homoplasia para caracteres morfológicos e comportamentais utilizados em estudos de sistemática. Era esperado que caracteres comportamentais apresentassem maiores níveis de homoplasia do que caracteres morfológicos, talvez devido ao fato de o comportamento ser

intrinsecamente mais adaptável que a morfologia. Na análise dos dados que continham tanto caracteres morfológicos quanto comportamentais, eles não encontraram diferenças significativas entre as médias dos índices de consistência¹ dentro dos dois tipos de caracteres. Esse resultado dá suporte à ideia de que caracteres comportamentais são tão confiáveis e úteis quanto os morfológicos para a reconstrução de uma filogenia. Apesar do comportamento de um indivíduo poder mudar mais rapidamente que sua morfologia, não está claro que a plasticidade fenotípica é, em geral, mais característica, frequente e intensa no comportamento do que na morfologia, tanto que existem inúmeros exemplos de plasticidade em caracteres morfológicos. Buller (2005) relata a existência de crustáceos marinhos cujos machos apresentam tamanhos diferentes de acordo com seu comportamento reprodutivo; Meyer (1987) demonstra que o desenvolvimento das mandíbulas e da forma do corpo em peixes ciclídeos são induzidos por diferenças na dieta; De Queiroz e Wimberger (1993) citam a diferenciação nos tecidos e musculatura em humanos quando submetidos a diferentes níveis de exercício.

Noll (2002) sugere que informações ecológicas podem tanto ser utilizadas para a construção de uma filogenia quanto na avaliação dos caracteres baseando-se em cladogramas já propostos. A delimitação dos estados alternativos dos caracteres e a direção das mudanças entre estes estados podem indicar os padrões evolutivos para tais comportamentos, os quais seriam obtidos a partir da explicação mais parcimoniosa para os dados observados.

Estudos filogenéticos com base no comportamento vêm sendo realizados desde que Lorenz, em 1954 (apud Alberts 1996), utilizou o comportamento de corte para estudar a filogenia dos anátídeos (aves). Subsequentemente, Leyhausen em 1956 (apud Alberts 1996) usou comportamento de caça para classificar alguns felinos. Mais recentemente, já com o uso de ferramentas cladísticas, Coddington (1990) estabeleceu a origem monofilética da teia orbicular em Araneomorphae baseado em características do comportamento de construção deste tipo de teia, Paterson *et al.* (1995) usou o comportamento como base da reconstituição filogenética de petréis e pinguins, Stuart e Hunter (1998) utilizaram o comportamento de construção de casulo para determinar

¹ IC: índice de consistência. Mensuração do número de eventos homoplásicos de um determinado caráter ou para um determinado cladograma (Amorim 2002).

relações entre “black flies”, Quadros (2002, 2008) utilizou o comportamento de autolimpeza para classificar aves da Família Cathartidae e Noll (2002) utilizou comportamento e características de estruturas resultantes de comportamento para estabelecer relações de parentesco entre 23 espécies da família Apidae. Robillard *et al.*(2006) propôs uma filogenia para grilos com base em sequências comportamentais (comportamento de canto), sendo que a análise destas sequências foi realizada por otimização direta dos dados comportamentais, em combinação com dados moleculares. Nestes trabalhos, os etólogos argumentam que caracteres comportamentais podem ser efetivamente utilizados para produzir filogenias, que alguns comportamentos podem estar estritamente relacionados a algumas espécies e que são estáveis ao longo da história evolutiva.

Alberts (1996) realizou uma reconstrução filogenética baseada na autolimpeza facial de felinos; em seus resultados, obteve um único cladograma, demonstrando forte homologia e estabilidade dos caracteres, o que indica que o comportamento de autolimpeza facial evoluiu de uma maneira tão (ou até mais) harmoniosa que as características morfológicas e moleculares neste grupo, não sendo encontrada nenhuma politomia entre os sete táxons utilizados. Em um trabalho de reconstrução filogenética em aranhas da família Araneidae, Coddington e Scharff (1997) constataram que os caracteres comportamentais apresentaram maior consistência do que os caracteres morfológicos, o que corrobora a ideia geral de que o comportamento é uma boa ferramenta para a estimativa de relações de parentesco, que pode às vezes ser qualitativamente superior a outras bases de dados.

Mesmo com o avanço dos estudos no campo comportamental, ainda assim o comportamento é uma fonte de caracteres raramente utilizada entre os sistemas. Em um levantamento visando estimar o quanto este tipo de caráter é utilizado, Proctor (1996) encontrou que somente 2% dos estudos que visam reconstruções filogenéticas são baseados em caracteres comportamentais. A razão mais comumente alegada pelos pesquisadores para o não uso deste tipo de caráter é o fato de ele não estar imediatamente disponível (os trabalhos são geralmente realizados com base em exemplares de museu) ou porque a obtenção de dados comportamentais dispensa um maior investimento.

Entretanto, não há a alegação de que este tipo de caráter seja mais homoplásico que outros.

Apesar dos argumentos levantados contra a utilização do comportamento para estudos filogenéticos, a maior parte das evidências apontam para a sua utilidade neste tipo de estudo. Podemos então afirmar que o comportamento é, definitivamente, uma boa fonte de caracteres para estudos de evolução. A ressalva de Wenzel (1992), que a etologia é uma ciência relativamente nova e ainda não tem os benefícios de décadas de debate e consenso de que a morfologia desfruta, nos dá uma forte razão para começarmos a encarar este desafio agora.

Vollrath e Selden (2007) se contrapõem às ideias de que o comportamento não pode ser utilizado para estudos de evolução, argumentando que é o comportamento, e não a morfologia, que direciona a evolução, apesar de a tendência ser assumir o contrário, implícita e explicitamente. O comportamento, com sua grande plasticidade, permite ao animal ter vantagens e aproveitar novas oportunidades assim que estas surgem, de maneira muito rápida, o que a morfologia não permite. Circunstâncias altamente variáveis, assim como condições específicas que persistem brevemente, permitem aos indivíduos que apresentam determinados comportamentos (com sua rápida capacidade de se adaptar ou mesmo aprender) explorar este quadro com uma perspectiva muito além do que indivíduos limitados a alterações morfológicas podem explorar. Ser capaz de tirar proveito das condições do ambiente de forma ótima é muito mais vantajoso em termos de aptidão. As adaptações morfológicas vão “pagar o preço” pelas mudanças nos padrões comportamentais acumuladas ao longo da história evolutiva das espécies.

CAPÍTULO 2

ANÁLISE COMPARATIVA DA AUTOLIMPEZA EM CARANGUEJEIRAS

O comportamento de autolimpeza

A autolimpeza é uma série de comportamentos dirigidos ao corpo do próprio animal, geralmente de forma bastante estereotipada (Berridge 1990), com pequena variação na forma dos movimentos e padrões bastante fixos, estando presente em praticamente todo o reino animal. Comportamentos estereotipados são aqueles realizados da mesma maneira toda vez que um animal os desempenha e do mesmo modo por diferentes indivíduos da mesma espécie (Dawkins 1989). Segundo Bussab (1992), este é um tipo de comportamento que pode ser usado como caráter filogenético.

Há muitos indícios de que este é um tipo de comportamento não aprendido. Fentress (1973) amputou as patas dianteiras de camundongos recém-nascidos e, ainda assim, quando adultos, estes apresentavam os mesmos padrões de autolimpeza facial com movimento da cabeça, pálpebras e língua, como se uma pata estivesse passando por estas regiões; os cotos ou articulações onde foram realizadas as amputações exibiam os movimentos correspondentes. Comportamentos semelhantes foram observados em insetos (coleópteros, grilos, mantídeos) que tiveram pernas amputadas, e que realizaram movimentos da mesma maneira que animais que possuíam todas as pernas (Valentine 1973, Zack 1978, Honeger *et al.* 1979, apud Basibuyuk e Quicke 1999). A análise comparativa da autolimpeza em vespas (*Habrobracon hebetor*) demonstrou que o repertório comportamental como um todo é idêntico em animais mutantes e em animais selvagens, e que a amputação de pernas não afeta os padrões fixos deste comportamento (Basibuyuk e Quicke 1999).

Em insetos, o comportamento de autolimpeza é definido como o conjunto de atos estereotipados que envolvem o esfregar de pernas entre si e com outras partes corporais (Cromberg 1995). A autolimpeza pode apresentar funções variadas entre os insetos: Connoly (1968) sugere que em *Drosophila* ela pode favorecer o aumento da distância entre indivíduos em aglomerações, diminuindo os riscos de um contato

accidental nestas situações; Cunha (1980) sugere que em formigas *Nylandera fulva*, o comportamento de autolimpeza teria função de manutenção dos órgãos sensoriais (antenas) para reconhecimento de um ambiente não-familiar; Pflumm (1970, apud Cromberg 1995), percebeu o aparecimento deste comportamento como reação a situações de conflito em *Apis mellifera*; em moscas domésticas, Golenda e Forgash (1986, apud Cromberg 1995) e Sustare (1978) sugerem que este comportamento desempenha apenas função de manutenção corporal. Provavelmente a limpeza corporal é, de fato, uma das principais funções da autolimpeza; porém, mesmo um animal estando completamente limpo não há uma diminuição na taxa de exibição deste comportamento; se o animal estiver sujo, há apenas um pequeno aumento nesta taxa (Geyer e Kornet 1982).

Bussab (1982) estudou o comportamento de autolimpeza em moscas domésticas, e sugere que devido à elevada frequência e estereotipia, este comportamento pode esclarecer relações filogenéticas entre espécies de moscas: em espécies próximas, as diferenças nos padrões de autolimpeza são consideradas mínimas, estando relacionadas com a omissão ou o aparecimento de algum componente, sendo as diferenças quantitativas mais comuns.

Basibuyuk e Quicke (1999) utilizaram caracteres baseados na autolimpeza para estudar a evolução deste comportamento em himenópteros. Encontraram que este comportamento altamente estereotipado apresenta sinal filogenético, podendo ser utilizado como fonte de informações para determinar a história evolutiva dentro deste grupo.

Alguns autores observaram o caráter de espontaneidade deste comportamento, no sentido de que este não sofreria alterações devido a estímulos externos conhecidos. Isso desencadeou estudos buscando os mecanismos coordenadores internos deste comportamento, que mostram a existência de fortes componentes centrais responsáveis pela autolimpeza (Fentress 1973).

Em aranhas, porém, este comportamento nunca foi descrito ou estudado. A descrição deste comportamento em aranhas da infraordem Mygalomorphae pode ser útil, surgindo como uma nova fonte de caracteres para reconstrução filogenética dentro deste grupo. A autolimpeza parece ser um comportamento adequado para inferência de relações de parentesco, e possivelmente apresenta importante sinal filogenético. O primeiro passo a ser dado é a realização de uma descrição detalhada dos componentes deste comportamento. As caranguejeiras são animais grandes, o que

torna viável a observação e descrição detalhada de seus comportamentos. Além disso, tais aranhas podem ser mantidas em laboratório sem dificuldade, e apresentam longos surtos de autolimpeza.

Sequências comportamentais

O comportamento pode ser medido de várias maneiras, sendo as mais acuradas relativas à forma, frequência e sequência (Alberts 1996). A forma de um comportamento pode ser medida tanto quantitativamente quanto qualitativamente. Medidas quantitativas (medidas de movimentações, amplitude e frequência de sons, medidas de deslocamentos) são de difícil realização, sendo muito pouco utilizadas; porém, medidas qualitativas são bastante utilizadas. Os principais trabalhos envolvendo reconstruções filogenéticas baseadas em comportamento têm como base a descrição do comportamento, uma medida qualitativa feita através da elaboração de categorias comportamentais; cada categoria comportamental nada mais é do que a descrição da forma pela qual o animal realiza determinado comportamento, sendo fundamental a construção de um etograma para a avaliação do grau de estereotipia do comportamento. O uso de filmadoras para estas análises têm sido de grande importância, pois as filmagens permitem uma descrição muito mais detalhada das formas dos comportamentos.

A análise de sequências comportamentais pode ser uma fonte interessante de caracteres, visto que para além das categorias comportamentais, díades (duas categorias comportamentais que ocorrem uma em seguida da outra), tríades, e rotinas mais longas podem ter informação filogenética nova. Toda rotina pressupõe as categorias que contém; mas, em uma análise comparativa, táxons que exibem as mesmas categorias (as quais, portanto, não são filogeneticamente informativas dentro deste grupo) podem não exibir as mesmas rotinas, dado que tais categorias podem se ordenar diferentemente em diferentes táxons. Assim, a informação sequencial pode ser complementar à informação sobre a forma do comportamento (presença e ausência de categorias). Além disso, o comportamento nos permite analisar com que frequência estas categorias/rotinas ocorrem, o que permite um detalhamento maior das relações de parentesco. Se um grupo de espécies apresenta uma categoria/rotina como sinapomorfia, esta mesma categoria/rotina não pode especificar as relações entre as espécies deste grupo; no entanto, a frequência desta categoria/rotina pode ainda informar tais relações. Goloboff *et al.* (2006) ressaltam a importância da utilização de

caracteres contínuos em análises, sem que estes sejam discretizados; em uma análise de caracteres contínuos, observou que as árvores resultantes são similares às obtidas com caracteres discretos (do tipo presente/ausente).

Variações no contexto onde ocorre uma mesma categoria/rotina podem ser filogeneticamente informativas. Por exemplo, o comportamento de pesca utilizado por aranhas da família Theridiidae durante a sequência predatória, é utilizado por outras aranhas quando estas iniciam a construção de suas teias. A movimentação das pernas é realizada da mesma maneira nos dois casos, indicando que este é um comportamento presente no repertório de todas as aranhas, havendo mudanças apenas no contexto dentro do qual este é realizado (Penna-Gonçalves *et al.* 2008).

METODOLOGIA

Observações do comportamento de autolimpeza

Para o estabelecimento do protocolo de observação do comportamento de autolimpeza, foram utilizadas 46 aranhas, sendo 25 da família Theraphosidae (10 do gênero *Acanthoscurria* e 15 do gênero *Vitalius*), 9 da família Nemesiidae, 6 da família Barychelidae, 5 da família Dipluridae e 1 da família Actinopodidae. As aranhas são provenientes de coleta manual ou da recepção do Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan. (Tabela 2.1).

Os indivíduos do gênero *Rachias* sp. (Nemesiidae) são provenientes de coleta realizada na Ilha da Marambaia (RJ) nos dias 23 e 24/11/2007. A Ilha da Marambaia está localizada no sudeste do Estado do Rio de Janeiro, apresentando relevo e vegetação bastante distintas, com áreas de praia, restinga, matas de encosta e mangues (Carvalho *et al.* 2007). As aranhas foram coletadas em uma trilha denominada “Trilha da Gruta”, sendo que as tocas consistiam em buracos no solo e barrancos, todas presentes em uma área de mata de encosta, localizadas próximas a um riacho. As tocas consistiam em buracos no solo (não eram revestidos com seda), de onde partiam longos túneis (aproximadamente 15 cm de comprimento X 3 cm de diâmetro) que culminavam em um câmara mais larga. A localização das tocas foi realizada durante o dia e a coleta ocorreu durante o período noturno com o auxílio de lanternas. Durante a noite, período de atividade das aranhas, estas se encontravam nas entradas das tocas, provavelmente à espera da passagem de potenciais presas. Assim que percebiam uma movimentação (barulho, passos) a aranha entrava para o fundo da toca. Para a captura dos animais foi adotado o seguinte procedimento: uma estrutura fina e longa (geralmente galhos ou gravetos) era introduzida no buraco, e esperava até que a aranha mordesse esta estrutura, que era então rapidamente retirada do buraco, com a aranha presa pelas quelíceras; a entrada do buraco era tapada, de maneira que a aranha não pudesse retornar à toca; a aranha era então capturada e colocada em potes plásticos contendo algodão umedecido e terra proveniente deste local.

Os animais são acondicionados em terrários de vidro (30x15 cm ou 20x14 cm, de acordo com o tamanho do indivíduo), que se encontram dispostos em estantes em uma sala onde a iluminação é controlada, com inversão do ciclo claro-escuro (12 horas claro – 12 horas escuro). A inversão do ciclo tem como propósito facilitar a

observação dos comportamentos dos animais, visto que estes possuem hábitos noturnos.

As aranhas que possuem hábitos fossoriais (Actinopodidae, Nemesiidae e Barychelidae) constróem suas tocas cavando túneis no solo, e aí permanecem saindo somente para se alimentar, o que impediria a observação do comportamento desejado. Esses indivíduos foram colocados em terrários com pequena quantidade de substrato, com finalidade de impedir que eles construam esses refúgios; porém, tubos cilíndricos de vidro foram disponibilizados, a fim de que sejam adotados como refúgio, com a possibilidade da observação do animal dentro desta "toca" transparente.

As observações iniciais dos indivíduos foram realizadas através de scan (Martin & Bateson 1996), onde todos os indivíduos dispostos em prateleiras são observados simultaneamente, ocorrendo um direcionamento para um indivíduo em particular (“animal focal”, Martin & Bateson 1996) quando este começava a realizar a autolimpeza.

Como a autolimpeza não era realizada espontaneamente com tanta frequência pelos animais, alguns experimentos foram realizados na tentativa de desencadear tal comportamento. Observações dos animais no período escuro do ciclo (com auxílio de luz vermelha) ou após alimentação com baratas não resultaram em aumento na frequência do comportamento. Manipulações visando “sujar” o animal com maizena, farinha de rosca e água também não desencadearam a autolimpeza. Foi constatado que em dias chuvosos, quando havia um aumento da umidade relativa do ar, havia grande probabilidade dos animais realizarem o comportamento, sendo observados 6 surtos neste contexto (umidade relativa do ar aproximadamente 70%); foram realizadas tentativas de aumentar a umidade borrifando água dentro dos terrários, mas a autolimpeza não ocorreu em nenhuma vez em que este procedimento foi realizado. A troca dos terrários dos animais também desencadeou a autolimpeza, sendo observados 8 surtos neste contexto. A alimentação com neonatos de camundongos também se mostrou bastante eficiente para o desencadeamento do comportamento: aranhas da família Theraphosidae sempre realizavam longos surtos após a alimentação (6 surtos observados, com uma hora e trinta minutos de duração em média); o problema é que não é possível aplicar este procedimento às aranhas de outras famílias, pois os neonatos são muito grandes, impossibilitando a alimentação das aranhas menores.

Animal			Procedência
Família	Nomenclatura	Espécie	
THERAPHOSIDAE	A1	<i>Acanthoscurria</i> sp.	Miracema, TO
	A2	<i>Acanthoscurria</i> sp.	Ipueiras, TO
	A3	<i>Acanthoscurria</i> sp.	Lajeado, TO
	A4	<i>Acanthoscurria</i> sp.	Lajeado, TO
	A5	<i>Acanthoscurria</i> sp.	Anaurilândia, MS
	A6	<i>Acanthoscurria</i> sp.	Cotia, SP
	A7	<i>Acanthoscurria gomesiana</i>	São Paulo, SP
	A8	<i>Acanthoscurria gomesiana</i>	Guarulhos, SP
	A9	<i>Acanthoscurria gomesiana</i>	São Paulo, SP
	A10	<i>Acanthoscurria gomesiana</i>	Osasco, SP
	V1	<i>Vitalius dubius</i>	São Paulo, SP
	V2	<i>Vitalius dubius</i>	Piracicaba, SP
	V3	<i>Vitalius dubius</i>	Sumaré, SP
	V4	<i>Vitalius dubius</i>	São Bernardo do Campo, SP
BARYCHELIDAE	V5	<i>Vitalius sorocabae</i>	Cotia, SP
	V6	<i>Vitalius sorocabae</i>	Ibiúna, SP
	V7	<i>Vitalius</i> sp.	Cotia, SP
	V8	<i>Vitalius</i> sp.	São Paulo, SP
	V9	<i>Vitalius dubius</i>	Guarulhos, SP
	V10	<i>Vitalius dubius</i>	São Paulo, SP
	V11	<i>Vitalius</i> sp.	Santana do Parnaíba, SP
	V12	<i>Vitalius</i> sp.	Caucaia do Alto, SP
	V13	<i>Vitalius</i> sp.	Ibiúna, SP
	V14	<i>Vitalius sorocabae</i>	Vargem Grande Paulista, SP
	V15	<i>Vitalius sorocabae</i>	São Paulo, SP
	B1	<i>Cosmopelma</i> sp.	Tupã, SP
	B2	<i>Cosmopelma</i> sp.	Tupã, SP
	B3	<i>Cosmopelma</i> sp.	Tupã, SP
ACTINOPODIDAE	B4	<i>Cosmopelma</i> sp.	Tupã, SP
	B5	<i>Cosmopelma</i> sp.	Tupã, SP
DIPLURIDAE	B6	<i>Cosmopelma</i> sp.	Tupã, SP
	A1	<i>Actinopus</i> sp.	Serra do Cipó
NEMESIIDAE	D1	<i>Diplura</i> sp.	Palmas, TO
	D2	<i>Diplura</i> sp.	Palmas, TO
	D3	<i>Diplura</i> sp.	Brejinho do Nazaré, TO
	D4	<i>Diplura</i> sp.	Palmas, TO
	D5	<i>Diplura</i> sp.	Palmas, TO
RACHIASIDAE	S1	<i>Stennoteromata</i> sp.	Florianópolis, SC
	R1	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R2	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R3	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R4	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R5	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R6	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R7	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ
	R8	<i>Rachias</i> sp.	Ilha da Marambaia, RJ

Tabela 2.1. Animais observados. Nomenclatura adotada consiste na primeira letra do gênero ou família e no número referente à ordem de chegada da aranha ao laboratório. Na tabela constam as nomenclaturas, famílias, gêneros e procedência das aranhas.

Registros e decodificação

Para registro do comportamento foram utilizadas filmadoras – modelos Canon XL1 Digital Vídeo Camcorder e Sony Handycam DCR-TRV361/TRV460 -, e as sequências gravadas em fitas Mini-DV ou VHS. As filmagens foram realizadas tanto durante o período escuro (com o auxílio de um quadro de luz com uma lâmpada vermelha) quanto no período claro. Assim que um animal iniciava a autolimpeza, a filmadora era ligada e dirigida a este indivíduo, com o registro e narração da sequência comportamental até o seu final. A narração destes comportamentos é de grande importância, pois muitas vezes, no momento da filmagem, o animal está realizando a limpeza do lado do corpo oposto ao lado onde está posicionada a filmadora, não sendo possível desta maneira observar quais categorias o animal está realizando.

As decodificações (transcrições da sequência do comportamento) foram realizadas manualmente, com as sequências das categorias comportamentais sendo anotadas em uma folha de papel.

RESULTADOS

Foram realizadas aproximadamente 70 horas de observações para a delimitação de 11 categorias comportamentais. O catálogo de categorias foi elaborado baseado principalmente nas observações de autolimpeza das aranhas da família Theraphosidae (gêneros *Vitalius* e *Acanthoscurria*), visto que os animais pertencentes às outras famílias não realizaram uma quantidade significativa de surtos do comportamento para que fosse possível realizar a descrição detalhada deste; porém nas poucas observações realizadas para as outras famílias, foi possível constatar que as aranhas não realizaram nenhuma categoria diferente das que foram realizadas pelas Theraphosidae. No total, foram observados 53 surtos no período de um ano, sendo que para os animais das famílias Nemesiidae, Barychelidae, Actinopodidae e Dipluridae foi observado somente um surto; para a família Theraphosidae foram observados 22 surtos em *Vitalius* e 27 em *Acanthoscurria*.

Foram registrados 24 surtos de 15 animais (8 *Vitalius* e 7 *Acanthoscurria*), resultando em aproximadamente 19 horas e 30 minutos de filmagem (Tabela 2.2). A duração média de cada surto em *Acanthoscurria* é de uma hora e meia, enquanto em *Vitalius* a média é de uma hora e dez minutos. Somente um surto completo, com a aranha realizando a limpeza de todas as pernas, abdome e fiandeiras, foi registrado, sendo este realizado por um indivíduo do gênero *Acanthoscurria*.

Aranha	Tempo de Limpeza por Sessão	Contexto
<i>Acanthoscurria</i> sp. (A1)	16 min. 18 seg. 25 min. 20 seg.	X Após comer barata
<i>Acanthoscurria</i> sp. (A3)	1h. 34 min. 1h. 25 min. 2 h. 21 min.	X Chovendo (UR 75%) X
<i>Acanthoscurria</i> sp. (A4)	7 min. 34 seg.	Após comer neonato de camundongo
<i>Acanthoscurria</i> sp. (A5)	21 min.	X
<i>Acanthoscurria</i> sp. (A6)	37 min. 20 min. 2 h. 26 min.	X Após comer neonato de camundongo Após mudar de terrário
<i>Acanthoscurria gomesiana</i> (A7)	33 min.	X
<i>Acanthoscurria gomesiana</i> (A8)	30 min.	Após mudar de terrário
Tempo total de limpeza		10 h. 36 min. 40 seg.
Média		1h. 30 min.
<i>Vitalius dubius</i> (V4)	3 h. 48 min.	Após comer neonato de camundongo
<i>Vitalius</i> sp. (V7)	1 h. 09 min. 38 min.	X X
<i>Vitalius dubius</i> (V9)	30 min. 24 min.	X Chovendo
<i>Vitalius dubius</i> (V10)	11 min.	X
<i>Vitalius</i> sp. (V11)	9 min.	Após comer neonato de camundongo
<i>Vitalius</i> sp. (V12)	51 min. 44 seg. 8 min. 10 min. 34 seg.	X X X
<i>Vitalius</i> sp. (V13)	27 min.	X
<i>Vitalius sorocabae</i> (V14)	22 min.	Após comer neonato de camundongo
Tempo total de limpeza		8 h. 58 min. 21 seg.
Média		1h. 10 min.

Tabela 2.2. Surtos de autolimpeza registrados. Animal que realizou o comportamento, tempo de duração de cada sessão, tempo total de limpeza para cada gênero, média das durações dos surtos de limpeza e contexto em que ocorreram (X indica que o surto não ocorreu dentro de nenhum contexto específico).

Catálogo de categorias comportamentais

Foi elaborado um catálogo com 11 categorias comportamentais de autolimpeza baseado nas observações realizadas nos gêneros *Acanthoscurria* e *Vitalius*. Na escolha dos nomes das categorias foi priorizada a “limpeza de pernas” quando esta entra em contato com outras partes do corpo (abdome, céfalo-torax ou pedicelo), mas é preciso ficar claro que isto não implica em qualquer interpretação de nossa parte acerca da função do comportamento (não se pode afirmar, por exemplo, se a aranha está realizando a limpeza da perna nestas outras porções do corpo ou se, ao contrário, realiza a limpeza destas porções do corpo com a utilização das pernas).

As figuras abaixo (2.1, 2.2, 2.3 e 2.4) ilustram as partes do corpo utilizadas pelas aranhas durante a autolimpeza, as regiões (2.2) e os sentidos em que se movimentam os apêndices (2.5).

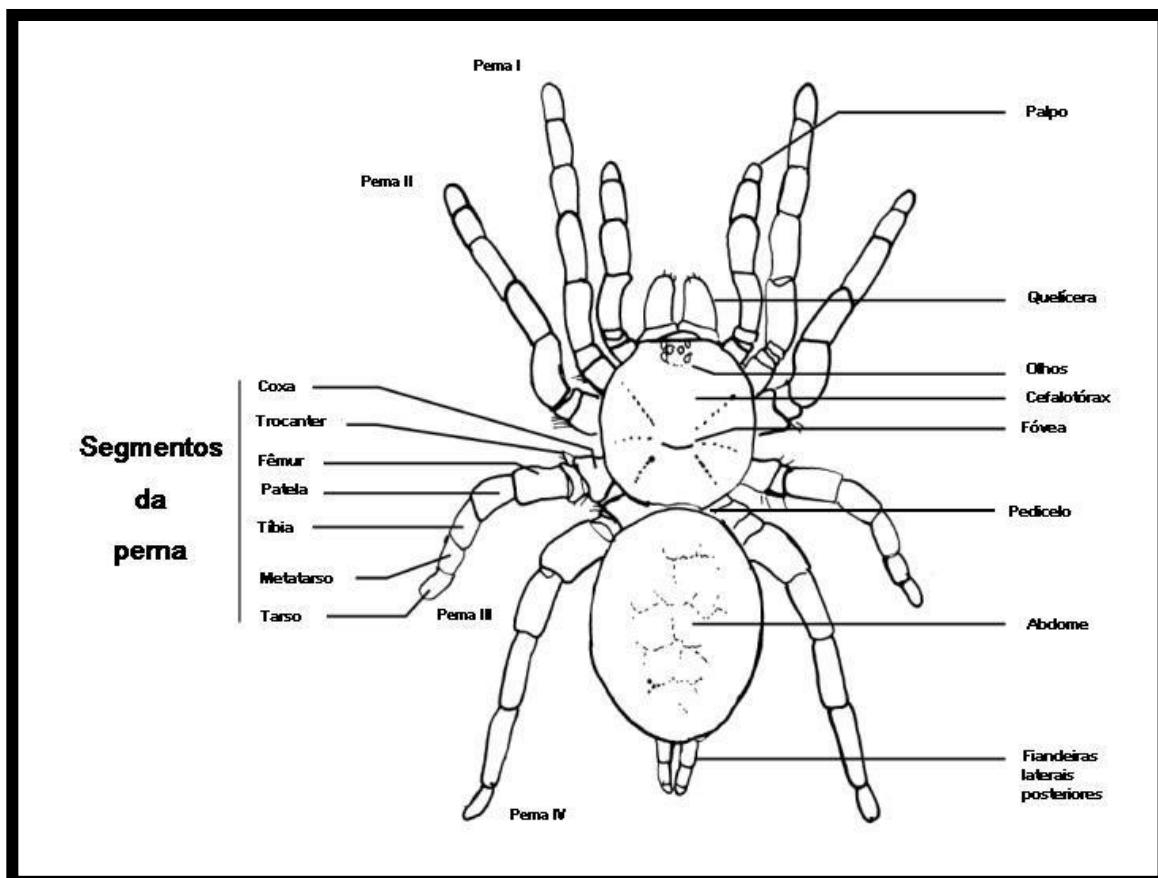


Figura 2.1. Morfologia externa de uma Mygalomorphae, vista dorsal. Adaptado de Dippennar-Schoeman, 2002.

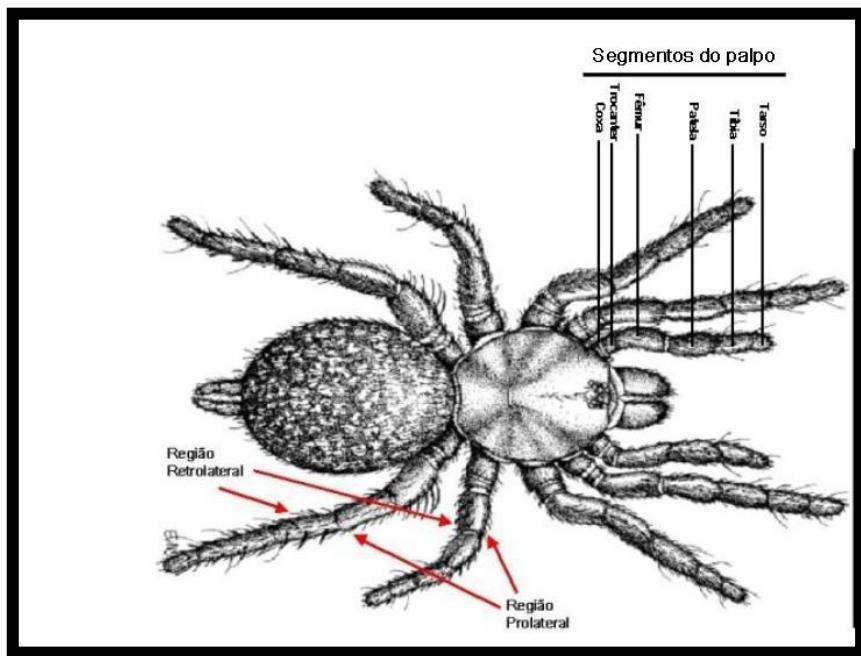


Figura 2.2. Morfologia externa de uma Mygalomorphae, com indicação da nomenclatura dos segmentos do palpo. As setas vermelhas apontam para as regiões prolaterais e retrilaterais das pernas.

Adaptado de Dippennar-Schoeman, 2002.

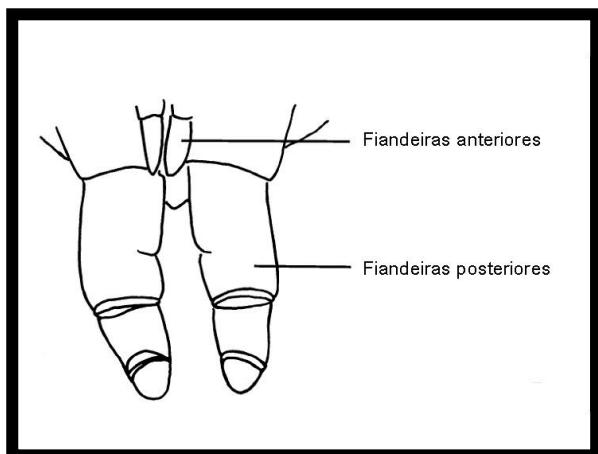


Figura 2.3.

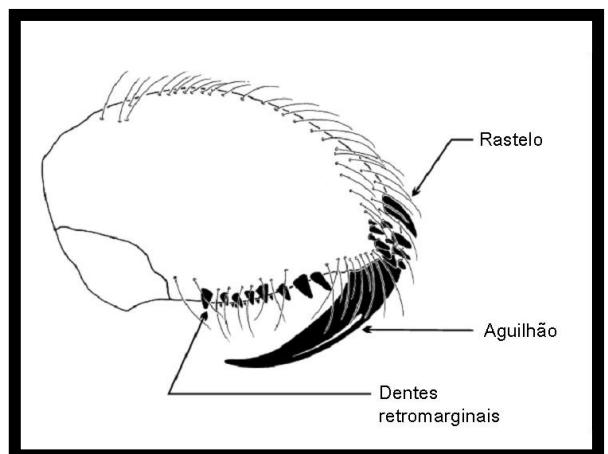


Figura 2.4.

Figuars 2.3 e 2.4. Figura 2.3 vista ventral dos dois pares de fiaudeiras (anteriores e posteriores) presentes em Mygalomorphae. Figura 2.4 vista lateral de uma quelícera, com indicações da localização do aguilhão, rastelo e dentes retromarginais. Adaptado de Dippennar-Schoeman, 2002.

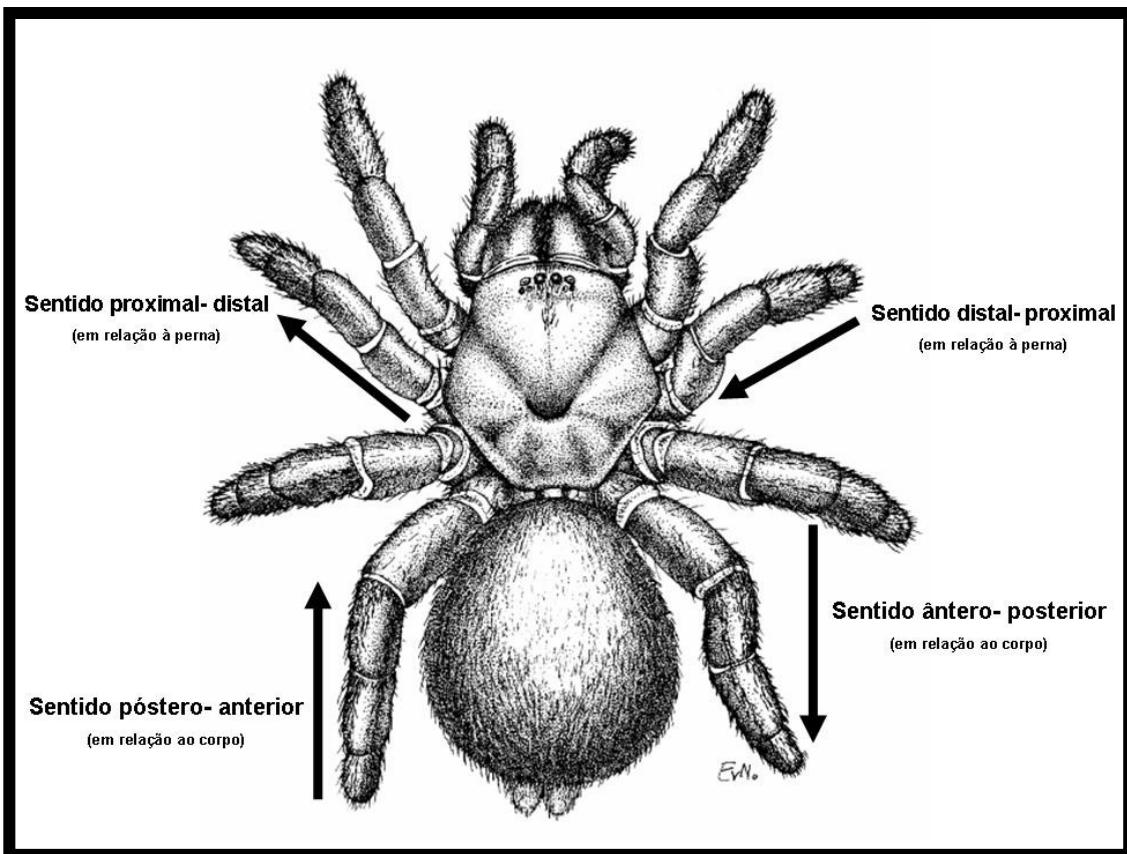


Figura 2.5. Indicações (setas) dos sentidos dos movimentos realizados pelos apêndices durante o comportamento de autolimpeza. Adaptado de Dippennar-Schoeman, 2002.

Categorias Comportamentais de Autolimpeza:

I. Limpeza de pernas (pernas I, II, III e IV; direita e esquerda): a aranha estica a perna, afastando-a do corpo; em seguida, dobra a perna ventralmente e a leva até as quelíceras, com a perna passando pela porção ventral (sem esfregar) do cefalotórax; segura o tarso ou metatarso da perna com as quelíceras e aguilhões, realizando a fricção destes segmentos. Enquanto as quelíceras estão segurando as pernas (tanto no movimento de pentear, quanto no de esfregar), ocorre a movimentação dos palpos para cima e para baixo, alternadamente. Esta fricção pode ocorrer de duas maneiras: esfregando ou penteando. Retira a perna das quelíceras, passa pela parte ventral do cefalotórax (sem esfregar), esticando-a lateralmente e retornando a perna ao solo.

Esfregando: segura o tarso ou metatarso de uma perna com as duas quelíceras e faz movimentos rítmicos para cima e para baixo com as quelíceras, como se estivesse esfregando a perna contra a porção ventral do cefalotórax.

Penteando: segura o metatarso da perna direita com o aguilhão da quelícera direita, e passa a quelícera esquerda ao longo do tarso da perna direita, como se a estivesse penteando, de sua porção proximal para a distal (o mesmo para a perna esquerda).

No momento de decodificação, não é realizada a diferenciação entre “penteando” e “esfregando”, pois nem sempre é possível distinguir qual destes comportamentos a aranhas está realizando, visto que em inúmeras observações, a posição ocupada pela aranha no terrário impede que esta seja observada de um ângulo no qual é possível realizar a distinção clara entre estes dois tipos de limpeza.

Esta categoria foi observada em todas as sessões, ocorrendo uma variação das pernas, podendo ocorrer limpeza de uma ou mais pernas em cada surto.

II. Limpeza de palpos: a aranha estica o palpo, afastando-o do corpo; em seguida, dobra o palpo ventralmente levando-o até as quelíceras; segura o tarso (algumas vezes, pode segurar o tarso e a tíbia) do palpo com as quelíceras e aguilhões, realizando a fricção destes segmentos. Enquanto as quelíceras seguram um dos palpos (seja no movimento de pentear ou no de esfregar), o outro palpo realiza movimentos para cima e para baixo. Esta fricção pode ocorrer de duas maneiras: esfregando ou penteando. Retira o palpo das quelíceras, com este retornando à sua posição normal.

Esfregando: segura o tarso do palpo com as duas quelíceras e faz movimentos rítmicos para cima e para baixo com as quelíceras, como se estivesse esfregando o palpo contra a porção ventral do cefalotórax.

Penteando: segura a o tarso e a tíbia do palpo direito com o aguilhão da quelícera direita, e passa a quelícera esquerda ao longo do tarso do palpo direito, como se estivesse penteando, de sua porção proximal para a distal (o mesmo para o palpo esquerdo).

No momento de decodificação, não é realizada a diferenciação entre “penteando” e “esfregando”, pois nem sempre é possível distinguir qual destes comportamentos a aranhas está realizando, visto que em inúmeras observações, a posição ocupada pela aranha no terrário impede que esta seja observada de um ângulo no qual é possível realizar a distinção clara entre estes dois tipos de limpeza.

Esta categoria geralmente ocorre quando a aranha está realizando a limpeza das pernas I e II ou juntamente com o movimento alternado.

III. Limpeza de cefalotórax: a aranha estica a perna, afastando-a do corpo; em seguida, dobra a perna ventralmente, esfrega a porção ventral do tarso e metatarso da perna, no sentido distal-proximal (Figura 2.5) na parte ventral do cefalotórax, no sentido pôsterior-anterior (Figura 2.5). Muitas vezes, não ocorre uma fricção pronunciada e repetitiva da perna com o cefalotórax, sendo que durante o movimento realizado para levar a perna até as quelíceras pode ocorrer somente um rápido contato entre as duas estruturas.

Esta categoria geralmente ocorre antes da limpeza das pernas nas quelíceras, sendo que o movimento realizado pelas pernas é o mesmo utilizado para levar estas até as quelíceras. Esta categoria só ocorre com as pernas I e II.

IV. Limpeza de abdome: a aranha estica a perna (somente pernas III e IV), afastando-a do corpo; em seguida dobra a perna ventralmente e passa ou esfrega repetidamente a porção ventral ou prolateral (Figura 2.2) do tarso, metatarso e tibia na porção lateral, ventral ou dorsal do abdome, tanto no sentido ântero-posterior (Figura 2.5), quanto no sentido pôsterior-anterior (como se realizasse movimentos de vai-e-vem, friccionando a perna contra o abdome). Em alguns casos ocorre somente um rápido contato entre perna e abdome, não havendo movimentos repetidos de fricção entre as duas estruturas.

Esta categoria geralmente ocorre após limpeza das fianneiras (pernas IV) ou antes da limpeza das pernas (III e IV), quando estas estão sendo levadas até as quelíceras

V. Limpeza de pedicelo: a aranha estica a perna (somente pernas III e IV), afastando-a do corpo; em seguida, dobra a perna ventralmente (sentido distal-proximal), movimentando-a no sentido pôsterior-anterior do corpo; passa a região ventral ou prolateral do tarso e metatarso da perna na parte ventral do pedicelo. Esta categoria é caracterizada somente pelo rápido contato da perna com o pedicelo, não sendo constatada a realização de várias fricções repetidas entre as estruturas. Não foi observado este tipo de limpeza durante a movimentação ântero-posterior da perna.

Ocorre geralmente antes da limpeza das pernas (III e IV) nas quelíceras.

VI. Limpeza de fiandeiras: a aranha estica a perna IV, afastando-a do corpo; dobra a perna ventralmente enquanto a desloca no sentido ântero-posterior, aproximando-a das fiandeiras; esfrega com movimentos tanto para cima e para baixo, quanto nos sentidos ântero-posterior e pôsterior-anterior (movimento de vai-e-vem) a porção ventral, prolateral ou retrolateral do tarso da perna nas fiandeiras posteriores - pode ser nas duas fiandeiras ou na fiandeira do mesmo lado da perna -, esfregando as pontas das fiandeiras, onde ocorre a abertura das fúsulas para saída da seda. Em alguns surtos, é possível ver “bolinhas” de seda que saem do campo de fúsulas enquanto a aranha esfrega a perna nas fiandeiras.

Esta categoria ocorre alternada com a limpeza da perna IV nas quelíceras, podendo ocorrer também alternada com a limpeza do abdome, limpeza do pedicelos e esfregar de pernas. A sequência mais comumente observada foi: limpeza de fiandeiras – limpeza de abdome – esfregar de pernas (III e IV) – limpeza de pedicelos – limpeza de pernas (perna IV).

VII. Esfregar de pernas: a aranha estica a perna, afastando-a do corpo; dobra a perna ventralmente e a aproxima de outra perna, que permanece apoiada no solo, esfregando repetidamente o tarso e metatarso de uma perna no da outra (I e II, II e III, I e III ou III e IV). Às vezes pode ocorrer de três pernas (I, II e III, sendo que nunca foi observada o esfregar entre as pernas II, III e IV) se esfregarem entre si. As pernas que se esfregam estão no mesmo lado do corpo.

O esfregar de 2 pernas geralmente ocorre simultaneamente à limpeza de pernas (por exemplo, limpeza de perna I no palpo e de perna II com perna III).

VIII. Esfregar de pernas e palpós : a aranha estica a perna (I ou II) deslocando-a no sentido pôsterior-anterior, aproximando-a do palpo; dobra a perna ventralmente e com movimentos para cima e para baixo, esfrega repetidamente a porção prolateral do tarso e metatarso da perna na porção retrolateral (Figura 2.2) do palpo, que também movimenta-se para cima e para baixo: enquanto a perna se movimenta para cima, o palpo se movimenta para baixo, e vice-versa.

Esta categoria pode ocorrer de maneira isolada ou, mais frequentemente, junto com a limpeza das pernas I e/ou II.

IX. Movimento alternado: a aranha realiza simultaneamente movimentos alternados de palpos e quelíceras, para cima e para baixo, esfregando a porção prolateral do palpo na porção retralateral da quelícera (palpo direito na quelícera direita e palpo esquerdo na quelícera esquerda). Quando o palpo direito se movimenta para baixo, a quelícera direita se movimenta para cima, e simultaneamente o palpo esquerdo se move para cima enquanto a quelícera esquerda desce. Porém, o palpo nem sempre esfrega a quelícera, em alguns momentos eles apenas se tocam ou até mesmo não se tocam durante tais movimentações. As quelíceras geralmente se tocam, ocorrendo uma fricção entre elas durante a movimentação para cima e para baixo.

Esta categoria foi observada em todos os surtos, sendo realizada de maneira semelhante por animais pertencentes a outras famílias (Barychelidae, Nemesiidae, Dipluridae e Actinopodidae). A aranha pode realizar esta categoria comportamental de maneira isolada ou, mais frequentemente, simultaneamente com outras categorias.

X. Limpeza de palpos entre as quelíceras: a aranha abre as quelíceras, passa o palpo direito entre elas (sem tocar) levando-o em direção à região ventral do cefalotórax; com movimento de baixo para cima, passa toda a porção retralateral do palpo direito pela porção ventral da quelícera direita (o mesmo movimento, de forma simétrica, para palpo esquerdo e quelícera esquerda); também pode ocorrer a limpeza do palpo na quelícera contralateral¹ (por exemplo, limpa palpo esquerdo na quelícera direita); neste caso, ocorre a limpeza da porção prolateral do palpo.

Esta categoria não aparece obrigatoriamente relacionada a nenhuma outra, podendo ocorrer em vários momentos distintos da sequência.

XI. Limpeza de quelíceras: a aranha abre as quelíceras e aguilhões, estende as pernas erguendo o corpo do solo; a aranha abaixa a região oral (mais que a posterior) em direção ao solo, nele enterrando os aguilhões.

Este comportamento geralmente ocorre quando a aranha vai mudar o lado do corpo que está limpando (por exemplo, está limpando as pernas do lado esquerdo, limpa as quelíceras e depois começa a limpar as pernas do lado direito) ou quando vai haver uma transição na porção do corpo que está sendo limpa (por exemplo, está limpando pernas anteriores, limpa as quelíceras e depois começa a limpar as pernas

¹ Do outro lado do corpo.

posteriores). Algumas vezes esta categoria é a última a ser realizada, encerrando um surto do comportamento.

Sequências e categorias mais comuns

A análise das decodificações das 24 sessões de autolimpeza demonstra que o comportamento de autolimpeza nas migalomorfas é bastante fixo, com a realização repetitiva de algumas sequências durante um longo período de tempo (por exemplo, limpar fandeiras com a perna 4 direita, limpar abdome com a mesma perna e levá-la até as quelíceras, repetindo esta sequência várias vezes). A categoria realizada com maior frequência durante os surtos foi movimento alternado e limpeza de pernas, podendo ocorrer de forma simultânea com outras categorias ou de maneira isolada, estando presente em todas as sessões.

Não foi observado nenhum padrão global nas limpezas, não sendo possível identificar início, meio e fim de um surto. Não se pode afirmar se realmente existe um padrão geral de limpeza, como por exemplo, limpar primeiro todas as pernas de um lado para depois limpar as pernas do outro, ou limpar todas as pernas anteriores e depois as posteriores, pois não houve o registro de um surto do início ao fim da limpeza (geralmente o registro tinha início quando a aranha já havia começado a limpeza, não sendo possível identificar há quanto tempo ela estava realizando este comportamento). No único registro onde a aranha realizou uma limpeza completa (limpeza de todas as pernas), a aranha iniciou a sequência limpando pernas anteriores (pernas I e II) do lado esquerdo, depois pernas anteriores do lado direito, pernas posteriores (pernas III e IV) do lado direito e terminou com a limpeza das pernas posteriores esquerdas. Porém, subpadrões podem ser observados, com algumas categorias fortemente relacionadas, ocorrendo em uma sequência repetitiva: limpeza de pernas anteriores seguida de limpeza de palpos, limpeza de pernas anteriores seguida de limpeza de cefalotórax, limpeza de pernas posteriores seguida de limpeza de fandeiras, limpeza de pernas posteriores seguida de limpeza de abdome e limpeza de pernas posteriores seguida de limpeza de pedicelo.

Há uma certa repartição corporal da autolimpeza, de modo que a limpeza da porção anterior do corpo (cefalotórax), é realizada somente pelas pernas anteriores (pernas I e II), enquanto a limpeza que envolve estruturas localizadas em regiões mais posteriores do corpo (pedicelo, abdome e fandeiras) é realizada somente pelas pernas

posteiros (pernas III e IV), sendo que a limpeza das fiandeiras é realizada somente pelas pernas IV. Esta repartição apresenta algumas exceções, quando ocorrem limpezas de pernas III e IV (realizadas pelas quelíceras) e de limpezas em que se esfregam pernas adjacentes (por exemplo, perna II esquerda esfrega perna III esquerda).

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Nossas observações de comportamentos de autolimpeza nos permitem fazer algumas inferências acerca das possíveis funções deste comportamento nas aranhas caranguejeiras.

Funções da autolimpeza

Limpeza de estruturas sensoriais. Durante nossas observações em *Mygalomorphae* vários animais foram trocados de terrário, ou em decorrência da limpeza deste, ou quando era necessário trocar a terra que era colocada como substrato. Nesse contexto, foi constatado que muitas aranhas, quando colocadas ou em um terrário diferente, ou no mesmo terrário com um substrato novo, realizaram o comportamento de autolimpeza. Como a aranha foi colocada em um ambiente novo, esta precisa fazer um reconhecimento dos componentes que a cercam; neste contexto a autolimpeza poderia ter como função manter os receptores sensoriais funcionando da melhor maneira possível, retirando possíveis substâncias que poderiam impedir um bom desempenho destes.

Outra evidência que reforça o argumento acima é a de que em todas as categorias realizadas durante os surtos (exceção da categoria limpeza de quelíceras) há a participação de pernas e/ou palpos, havendo uma concentração da limpeza nas partes distais destas estruturas (tarso e metatarso nas pernas e tarso e tíbia nos palpos). É justamente nestas regiões que se concentram órgãos sensoriais - tricobótrias, órgãos tarsais e órgãos em fenda, incluindo os órgãos liriformes (Foelix 1996). A autolimpeza direcionada principalmente para estas porções das pernas onde se encontra grande quantidade de estruturas sensoriais pode sugerir que a aranha está realizando uma manutenção ou desobstrução, eliminando qualquer componente (sujeira, líquido) que possa interferir no desempenho destas estruturas. Nos metatarsos, estão presentes os órgãos liriformes, que são receptores de vibrações; nas aranhas da família Theraphosidae, é importante que estes órgãos estejam em bom funcionamento, pois a comunicação nestes animais durante a corte ocorre através de sinais vibratórios no solo emitidos pelos machos (Quirici e Costa 2005).

Mais uma evidência de que a autolimpeza tenha como função a manutenção de estruturas sensoriais reside no fato de que durante o estabelecimento do protocolo de

observação, aranhas que foram “sujas” com vaselina (A8, A9, V9 e V15) não retiraram toda a vaselina que estava sobre o corpo; não se sabe quantos surtos ou quanto tempo estas levaram realizando a autolimpeza, porém, quando observamos estes animais notamos que nas pernas e palpos ainda existiam resquícios de vaselina em alguns segmentos, mas em nenhum indivíduo encontramos vaselina nos segmentos distais das pernas e palpos – tarsos, metatarsos e tibias.

A constatação de que a autolimpeza nas pernas é mais direcionada para estes segmentos ricos em órgãos sensoriais pode indicar a função deste comportamento, com a aranha realizando-o quando se encontra em um lugar desconhecido para aumentar a percepção do meio, podendo assim perceber possíveis presas, parceiros sexuais, predadores, aumentando assim sua capacidade de sobrevivência.

Essa possível função da autolimpeza também foi observada por Cunha (1980) em formigas da espécie *Nylandera fulva*, que ao serem levadas para um ambiente não-familiar realizavam a autolimpeza das antenas (que ele denominou ‘penteadamento’ de antenas). Ele sugeriu um valor adaptativo para este comportamento, visto que estes órgãos apresentam função sensorial, sendo importantes para o reconhecimento do ninho, das companheiras, das larvas, da comida e das inimigas, que são atividades vitais para a sobrevivência da colônia.

Proteção contra parasitas. A autolimpeza poderia apresentar também a função de remoção de agentes nocivos, impedindo a contaminação das aranhas. Nossas observações apontam para este sentido.

Estas aranhas estão bastante propensas à contaminação por fungos e ácaros presentes nos terrários; com o aumento da umidade, aumenta a possibilidade de proliferação destes agentes nocivos, que podem acarretar danos, sendo inclusive uma frequente causa da morte nas aranhas. Verificamos que, em dias chuvosos, quando há um aumento na umidade relativa do ar (UR), os surtos de autolimpeza realmente ocorrem com maior frequência. Esse aumento na frequência dos surtos poderia ocorrer devido à maior probabilidade de proliferação destes parasitas em condições de alta umidade, de modo que nesta situação a autolimpeza poderia apresentar a função de remover parasitas da superfície dos corpos das aranhas. Fungos encontrados sobre os corpos de animais mortos estavam localizados na região dorsal do corpo, geralmente sobre o cefalotórax e abdome nas porções próximas ao pedicelo, regiões onde a autolimpeza nunca foi observada. Para testar esta hipótese de proteção contra parasitas, foi realizado um experimento do qual participaram 10 fêmeas adultas da

espécie *Nhandu coloratovillosus* (Schmidt, 1998), divididas em dois grupos. O primeiro grupo foi colocado em um terrário de vidro no qual o substrato (terra) foi submetido a uma esterilização (colocada na estufa por 60 minutos, com variação de temperatura de 1°C a 100°C), enquanto o segundo grupo foi colocado em um terrário com substrato não esterilizado. Os indivíduos foram observados por um período de 3 horas por dia, durante 9 dias. Foram anotadas a quantidade e a duração dos surtos de autolimpeza de cada indivíduo (Tabela 2.3). Os resultados não indicaram haver diferença significativa entre os grupos (teste de Mann-Whitney): aranhas que estavam em terrários com substrato não esterilizado não apresentaram maior número ($U= 3,500$; $P= 0,056$) ou duração de surtos de autolimpeza ($U= 7,000$; $P= 0,310$). O resultado próximo a um valor significativo ($P=0,056$) em relação ao número de autolimpezas pode indicar que exista realmente uma diferença entre os grupos, porém, devido ao pequeno número de indivíduos e observações realizadas, não podemos afirmar que o grupo controle (terra não esterilizada) tenha realizado mais limpezas que o grupo experimental.

Aranha	Controle/Experimental	Número de surtos de autolimpeza	Duração do surto (min.)
N1	1	2	37
N2	1	1	36
N3	1	3	82
N4	1	6	117
N5	1	4	95
N6	0	0	0
N7	0	3	91
N8	0	1	38
N9	0	1	47
N10	0	0	0

Tabela 2.3. Indivíduos submetidos a experimento onde foram colocados em terrários com substrato esterilizado (1) ou não (0). Tabela indica o número e a duração dos surtos realizados por cada indivíduo.

Um mecanismo que poderia ser responsável por esta proteção contra parasitas, seria o de que a saliva, utilizada durante a autolimpeza, apresentasse um componente com ação anti-séptica. Estudos demonstram a presença de substâncias antibióticas presentes na hemolinfa da espécie *Acanthoscurria parahybana* (Freitas *et al.* 2007) e em uma toxina no veneno de *Lasiodora* sp. (Theraphosidae) (Dutra *et al.* 2007). Se a saliva possuir um componente anti-séptico, a autolimpeza pode estar desempenhando papel de remoção dos agentes e a presença da saliva evitaria que as aranhas ficassem

suscetíveis a contaminações. Em alguns surtos pode ser observado um líquido escorrendo pelas quelíceras do animal enquanto este está realizando a limpeza. Algumas gotas de saliva foram coletadas de um indivíduo (fêmea adulta) de *Grammostola rosea* (Walckenaer, 1837) durante um surto de autolimpeza. A saliva foi submetida a ensaios contra 4 microrganismos: *Escherichia coli*, *Micrococcus luteus* (bactérias gram-positivas), *Candida albicans* (fungo) e um isolado de fungo (provavelmente *Beauveria bassiana*, fungo entomopatogênico) de uma aranha mumificada. Nenhum dos organismos teve sua atividade inibida pela saliva. Este resultado, porém, precisaria ser replicado para que pudéssemos afirmar se a saliva realmente desempenha ou não uma ação de proteção contra parasitas.

Não se pode afirmar que este comportamento tenha sido selecionado para uma destas ou ainda para outras funções. Com relação à função de limpeza, por exemplo, deveríamos discutir quando considerar uma aranha suja. O que é a sujeira?! Experimentos nos quais as aranhas tiveram seus corpos “sujos” com substâncias variadas (maizena, farinha de rosca) não desencadearam surtos de autolimpeza, os quais, no entanto, ocorreram frequentemente de forma espontânea, sem nenhum estímulo externo evidente.

Água como fator limitante?

A autolimpeza foi mais frequentemente observada em duas situações onde houve um aumento na disponibilidade de água na forma de vapor. Como dito acima, surtos foram comumente observados em dias chuvosos, quando ocorre um aumento na UR. As aranhas também realizaram mais autolimpeza após terem sido anestesiadas com CO₂, procedimento no qual elas foram expostas a grandes quantidades de vapor de água; após a anestesia, as aranhas "transpiraram" a ponto de deixar as paredes de vidro dos terrários totalmente cobertas com gotículas d'água. A questão então é se há uma relação causal entre presença de água e ocorrência de autolimpeza.

A água parece ser um fator limitante importante para as aranhas como um todo. A presença de uma rígida cutícula revestindo todas as partes do corpo destes animais é apontada como sendo uma forma de evitar a dessecção (Foelix 1996). As caranguejeiras são ainda mais dependentes da água que as araneomorfas, por apresentarem pulmões foliáceos (em contraposição às traquéias de aranhas mais derivadas), que apresentam maior superfície exposta, o que pode levar a uma maior

perda de água (Levi 1967, Coddington e Levi 1991). Durante as observações realizadas, as aranhas mantidas em laboratório demonstraram ser muito sensíveis à falta de água (mais do que a falta de alimentação), sendo a inacessibilidade a uma fonte de água a causa de morte mais provável na maioria dos eventos. Esta sensibilidade a alterações de umidade em espécies da família Theraphosidae também foi observada por Costa e Pérez-Milles (2002).

A autolimpeza implica em um aumento do metabolismo e, consequentemente, da respiração. Dado que as caranguejeiras possuem pulmões foliáceos que dependem de superfícies umedecidas para efetuar a troca gasosa, é possível que este aumento de metabolismo só seja viável em condições que favorecem o funcionamento de seus pulmões foliáceos, ou seja, em condições de alta disponibilidade de água. Desta forma, a conexão entre autolimpeza e umidade poderia se dar através do metabolismo respiratório.

Análise comparativa e estereotipia da autolimpeza

Apesar da observação de poucos surtos (somente 4) em aranhas das famílias Nemesiidae, Barychelidae, Dipluridae e Actinopodidae, e de estes possuírem uma curta duração, não foi observada nenhuma categoria diferente das realizadas pelas aranhas da família Theraphosidae, além de não haver nenhuma diferença na forma dos movimentos. Além deste padrão existente entre as diferentes famílias, pode se notar uma grande estereotipia neste comportamento, que apresenta muitas sequências fixas e bastante repetitivas, o que demonstra que este comportamento foi bastante conservado ao longo da filogenia do grupo. As aranhas estudadas possuem hábitos de vida diferentes: os terafosídeos são andarilhos e não constróem nenhum tipo de refúgio, indivíduos das famílias Nemesiidae, Barychelidae e Actinopodidae utilizam buracos como abrigo, enquanto refúgios de seda em forma de funil com a presença de um lençol de captura são construídos pelas Dipluridae. Sendo assim, os surtos de autolimpeza ocorrem em locais diferentes (sobre o substrato, dentro da toca ou sobre a teia em lençol), e apesar disso, todas as aranhas exibiram as mesmas categorias, realizadas de modo semelhante. Dado que estas famílias divergiram há mais de 240 milhões de anos (Vollrath e Selden 2007), a manutenção destas categorias por um intervalo tão expressivo de tempo parece indicar um alto valor adaptativo para as mesmas.

Estes resultados demonstram que o comportamento de autolimpeza pode (e deve) ser utilizado como caráter filogenético. No entanto, as informações para a realização deste tipo de análise deve vir das sequências ou frequência das categorias/rotinas, e não das categorias em si, que se mostraram invariáveis entre os táxons.

CAPÍTULO 3

EVOLUÇÃO DE PADRÕES DE TEIAS EM MYGALOMORPHAE

Estudos recentes (Paterson *et al.* 1995; Coddington e Scharff 1997; Stuart e Hunter 1998; Stuart e Currie 2001, 2002) demonstram a validade de dados comportamentais em análises filogenéticas. Que o comportamento é uma boa fonte de caracteres para reconstrução filogenética já se sabe, pois vários trabalhos (Paterson *et al.* 1995; Coddington e Scharff 1997) demonstram que caracteres comportamentais podem ser até mais congruentes entre si, na filogenia, do que dados morfológicos ou moleculares.

Alguns comportamentos vão resultar em estruturas finais (“end-products”) bem definidas, como por exemplo, ninhos de aves, casulos de insetos, teias de aranhas. Os caracteres podem provir tanto de observações da morfologia da estrutura final, quanto da observação dos componentes do comportamento requeridos na construção desta estrutura (Stuart e Hunter 1998). Estruturas finais geralmente podem ser conservadas (tanto através do armazenamento e conservação da própria estrutura, quanto através de fotos), transportadas e analisadas mais facilmente do que os comportamentos que deram origem a ela. Stuart e Hunter (1998) analisaram o comportamento de construção de casulo em moscas e a morfologia final destas estruturas, e encontraram que duas formas similares de casulos foram construídas por repertórios comportamentais diferentes. A reconstrução filogenética baseada em dados do comportamento de construção do casulo resultou em uma árvore muito próxima à filogenia que utilizou informação morfológica e citológica, o que indica que há uma informação filogenética importante armazenada nos caracteres comportamentais.

Há duas maneiras pelas quais as informações comportamentais podem ser inferidas dos produtos finais: descrições do produto final podem ser usadas para predizer diretamente o comportamento do animal ou similaridades (ou diferenças) nos movimentos são inferidas (muitas vezes não intencionalmente) de similaridades ou diferenças nos produtos finais (Stuart e Currie 2002). Este tipo de extração não

necessariamente prediz os verdadeiros movimentos dos animais, mas pode predizer se os movimentos em vários táxons são iguais ou diferentes. Se similaridades ou diferenças nas estruturas finais podem ser utilizadas para predizer similaridades ou diferenças no repertório comportamental, então estruturas similares devem ser construídas por repertórios similares, enquanto estruturas diferentes devem ser construídas por repertórios diferentes. Porém, há dois estudos que vão contra esta argumentação: Stuart e Hunter (1998) encontraram estruturas similares sendo construídas com repertórios comportamentais diferentes e Downing e Jeanne (1987) encontraram estruturas diferentes construídas com repertórios comportamentais similares.

Stuart e Currie (2002) não encontraram, em moscas, uma relação entre o repertório comportamental de construção de casulos e a estrutura final, e alertam que a estrutura final deve ser usada como substituta para o comportamento somente se este puder mostrar uma relação direta com a morfologia da estrutura final. Se não houver esta relação direta entre o comportamento e a estrutura final, mapear a morfologia do produto final não vai demonstrar a história evolutiva do comportamento de construção.

Como é difícil extrapolar informação comportamental de estruturas finais porque muitos detalhes de como o animal constrói esta estrutura não são visíveis no produto final, Stuart e Currie (2002) recomendam usar a informação do produto final para responder questões relacionadas à estrutura, assim como ao design funcional ou adaptação, bem como na evolução da estrutura do produto final. No entanto, estes autores não recomendam o uso destes produtos finais para o estudo da evolução dos táxons.

Apesar desta recomendação, um produto final característico da infraordem Araneomorphae é utilizado regularmente em estudos filogenéticos: a teia. Caracteres de teias já foram utilizados em análises filogenéticas (Coddington 1989, 1990; Eberhard 1982, 1990), sendo ponto crucial para a determinação da monofilia das aranhas construtoras de teias orbiculares. Aranhas que constroem teias orbiculares podem produzir seda através de diferentes estruturas: algumas possuem o cribelo (Uloboridae, Deinopidae), estrutura plesiomórfica no grupo, que origina um emaranhado de fios secos que vão constituir a seda cribelada; outro tipo de seda é produzido pelas orbitelas restantes, o fio viscoso, sendo produzida uma substância pegajosa que se adere à superfície do fio (Coddington 1986). Acreditava-se que a teia orbicular era um caráter

homoplásico, ou seja, ela teria surgido independentemente nas aranhas que produzem os dois tipos de seda. Porém, análises filogenéticas demonstraram que a teia orbicular tem origem única entre as araneomorfas, sendo construídas tanto por aranhas que mantiveram a estrutura plesiomórfica do cribelo (Deinopoidea) quanto por aranhas que produzem fio viscoso (Coddington 1986, 1989, 1990). É importante ressaltar que a delimitação de tais caracteres deve ser feita com muita cautela, principalmente quando estes produtos finais estão fortemente vinculados ao ambiente onde são construídos.

Produtos finais em Mygalomorphae

As aranhas migalomorfas geralmente vivem em refúgios, existindo uma grande variedade nos tipos de abrigos utilizados, podendo estes ser túneis cavados no solo, túneis de seda sob pedras ou troncos caídos, cavidades encontradas em troncos de árvores, túneis de seda construídos paralelamente e ancorados a troncos de árvores, etc. Há portanto uma grande diversidade na construção e utilização dos refúgios dentro das famílias (Main 1993).

Coyle (1986) foi o primeiro a estudar mais detalhadamente aspectos destes refúgios e tentou explicar a diversidade dos tipos de teias baseado principalmente na função que estas teriam no comportamento predatório. Ele sugere que a porta tipo alçapão (Figura 3.1) teve sua origem no início da evolução das aranhas, e que nas migalomorfas, este tipo de porta seria homóloga às portas de tocas construídas por Liphistiidae. Tomando a ordem Amblypygi como grupo externo, observou que estes não apresentam esta estrutura; dentro de Araneae, este caráter teria sido perdido pelo ancestral de Araneomorphae. Para testar a efetividade das portas tipo alçapão, ele comparou a eficácia de forrageamento em dois gêneros – *Aliatypus* Smith, 1908, construtor de porta alçapão, e *Antrodiaetus* Ausserer, 1871, não construtor de porta-alçapão - pertencentes à mesma família, Antrodiaetidae. Como resultado, encontrou uma eficácia muito maior no gênero *Antrodiaetus*, concluindo que a porta do tipo alçapão reduziria a eficiência do forrageamento, sendo esta estrutura perdida facilmente durante a evolução. As migalomorfas, então, teriam desenvolvido para suas tocas uma porta que facilitasse o forrageamento, além de estruturas como as tiras de seda, que facilitariam ainda mais a detecção das presas. Porém, esta redução na eficiência do forrageamento não deve ter

sido tão importante, pois a estrutura da porta-alçapão se mantém até os dias atuais em muitos grupos (Coyle e Icenogle 1994, Bond e Coyle 1995, Bradley 1996, Griswold e Ledford 2001, Bond e Opell 2002).

Quando Coyle (1986) propôs as primeiras hipóteses relacionadas aos hábitos destas aranhas, ele não se baseou em uma análise cladística, pois seu estudo sobre o uso da seda neste grupo estava praticamente pronto quando foi publicada a primeira filogenia para as migalomorfas (Raven 1985). Neste trabalho, intitulado “The Role of Silk in Prey Capture of Nonaraneomorph Spiders”, Coyle lamenta o fato de não poder ter utilizado a classificação proposta por Raven no ano anterior para uma melhor análise dos dados observados.

O presente trabalho busca associar a história natural às filogenias, para entender a evolução dos hábitos neste grupo basal de aranhas. Não há consenso entre os autores acerca da definição de várias das estruturas de seda construídas por tais aranhas (os chamados “produtos finais” dos comportamentos), de modo que nosso levantamento visa também uma melhor delimitação dos caracteres, e um posterior teste da validade destas estruturas como fonte de dados para futuras análises filogenéticas.



Figura 3.1. Refúgio de aranha da família Ctenizidae com porta-alçapão.

Foto: Bryan E. Reynolds em <http://americanarachnology.org>).

MÉTODOS

O trabalho é baseado em dados de levantamento bibliográfico para as famílias de Mygalomorphae (Tabela 3.1). Após uma análise dos tipos de informação contidas nos artigos, levando em consideração todas as descrições de refúgios encontradas na literatura, foram delimitados 8 caracteres com 20 estados (Tabela 3.2) para a elaboração de uma matriz. Um dos caracteres utilizados na análise, o rastelo, é de origem morfológica, sendo que a sua inclusão se deu apenas porque sua evolução é relevante para a discussão da evolução de outro caráter, o refúgio. Os estados dos caracteres não foram ordenados, pois não há nenhuma evidência indicando que para o surgimento de um estado, este obrigatoriamente tenha que ter passado anteriormente por outro estado do mesmo caráter. Não está incluída na análise a família Paratropididae, pois nos poucos trabalhos encontrados sobre o grupo (todos de taxonomia), não havia uma descrição clara sobre o tipo de refúgio construído por estas aranhas.

Família	Artigos	Família	Artigos
LIPHISTIIDAE	Coyle 1986 Ono 1999 Sedgwick e Schwendinger 1990	ATYPIDAE	Coyle e Shear 1981 Gertsch e Platnick 1980 Hardy 2003 Rezac et al. 2007 Schwendinger 1989 Schwendinger 1990 Dippenar-Schoeman 2002
THERAPHOSIDAE	Costa e Pérez-Miles 1992 Coyle 1986 Dias e Brescovit 2003 Janowski-Bell e Horner 1999 Kotzman 1990 Locht et al. 1999 M'Rabet et al. 2007 Pérez-Miles et al. 1996 Pérez-Miles et al. 2005 Prentice 1992, 1997 Stradling 1978, 1994 Yáñez e Floater 2000 Dippenar-Schoeman 2002 Yáñez et al. 1999	IDIOPIDAE	Bradley 1996 Capocasale 1972, 1973 Coyle 1986 Dippenar-Schoeman 2002 Fukami e Lucas 2005 Goloboff 1987 Schwendinger 1991
DIPLURIDAE	Coyle 1995 Coyle 1986 Coyle e Ketner 1990 Coyle e O' Shields 1990 Paz e Raven 1990 Pedroso e Baptista 2004 Raven 1988 Raven e Schwendinger 1989	BARYCHELIDAE	Coyle 1986 Raven 1986, 1988, 1990 Raven e Churchill 1991 Schwendinger 2003 Dippenar-Schoeman 2002
CYRTAUCHENIIDAE	Bond 2004 Bond e Opell 2002 Dippenar-Schoeman 2002 Coyle 1986 Leroy e Leroy 2005	HEXATHELIDAE	Coyle 1986 Jackson e Pollard 1990 Snazell e Allison 1989
ACTINOPODIDAE	Coyle et al. 1990 Coyle 1986 Goloboff e Platnick 1987	MECICOBOTHRIIDAE	Costa e Pérez-Miles 1998 Coyle 1986
ANTRODIAETIDAE	Coyle 1986 Coyle e Icenogle 1994 Hendrixson e Bond 2005	MICROSTIGMATIDAE	Goloboff 1988 Griswold 1985
		MIGIDAE	Goloboff e Platnick 1987 Griswold 1998 Dippenar-Schoeman 2002 Griswold e Ledford 2001 Main 1991 Raven e Churchill 1989
		CTENIZIDAE	Bond e Coyle 1995 Coyle 1986 Hendrixson e Bond 2004
		NEMESIIDAE	Coyle 1986 Dippenar-Schoeman 2002

Tabela 3.1. Artigos utilizados para cada família na delimitação dos caracteres de teias.

Caracteres	Estados
Buraco	0. Ausente 1. Presente
Refúgio	0. Ausente 1. Alta conexão com o substrato 2. Funil ou túnel 3. Baixa conexão com o substrato
Lençol	0. Ausente 1. Presente
Fechamento do Refúgio	0. Ausente 1. Porta-Alçapão 2. Fios de Seda
Tiras de Seda	0. Ausente 1. Presente
Ornamentos	0. Ausente 1. Presente
Local dos Ornamentos	0. Fora da Teia 1. Na entrada 2. No refúgio
Rastelo	0. Ausente 1. Presente

Tabela 3.2. Lista de caracteres e estados usados para a otimização.

Delimitação dos caracteres

No caso dos refúgios das aranhas, como o trabalho é baseado em referências bibliográficas, só há acesso à estrutura final resultado do repertório comportamental, então os caracteres foram delimitados com base principalmente na morfologia dos refúgios. Porém, observações de comportamentos de construção de refúgios foram realizadas em laboratório, podendo ser incorporados dados comportamentais às descrições de alguns caracteres.

Para a codificação foi adotada a metodologia proposta por Hawkins *et al.* (1997), onde é recomendado que todos os estados, ao menos inicialmente, sejam codificados como variáveis nominais (redutiva) e modificados à luz de análises de parcimônia preliminares; quando a distribuição no cladograma indicou que os caracteres binários apresentariam um melhor desempenho como multiestado, estes foram remanejados como estados de um único caráter (composta).

Agnarsson *et al.* (2007) sugere que dentre os critérios para a proposição de homologia primária, a topologia é mais eficaz do que a similaridade, e esta por sua vez apresenta melhor desempenho que o critério de função. Neste trabalho, seguimos a recomendação de Agnarsson (2007), utilizando preferencialmente o critério de topologia quando este era aplicável aos caracteres; porém, em casos onde não foi possível aplicar este critério, foi utilizado o critério de similaridade (morfologia final do produto). Alguns caracteres englobam os dois critérios, por exemplo, no caso do caráter “refúgio”, o critério de similaridade foi utilizado na comparação da morfologia dos diferentes estados dos refúgios: os três estados são constituídos por um lençol de seda em forma de tubo; já o critério de topologia foi utilizado na análise da conectividade deste tubo de seda com o substrato.

Catálogo e discussão dos caracteres

I. Buraco (“burrows”): aranha utiliza buraco no solo (Kotzman 1990; Bond e Coyle 1995; Pérez-Miles *et al.* 2005; obs. pessoal 2007) (Figuras 3.2 e 3.3), podendo estar localizado também em barrancos, não importando se este é roubado oportunisticamente (Brescovit *et al.* 2004) ou construído (seja com a utilização do rastelo ou pernas/palpos) (Griswold e Ledford 2001; Pérez-Miles *et al.* 2005). Algumas aranhas do gênero *Alyatipus* (Antrodiaetidae) empregam saliva para assentar as paredes do buraco, o que possibilita uma maior estabilidade da toca quando esta é construída em locais onde o solo é mais instável (Coyle e Icenogle 1994).

- 0. ausente
- 1. presente



Figura 3.2. Buraco construído por uma fêmea de *Rachias* sp., localizado na Ilha da Marambaia, RJ.
Foto: C. Huffenbaecher.

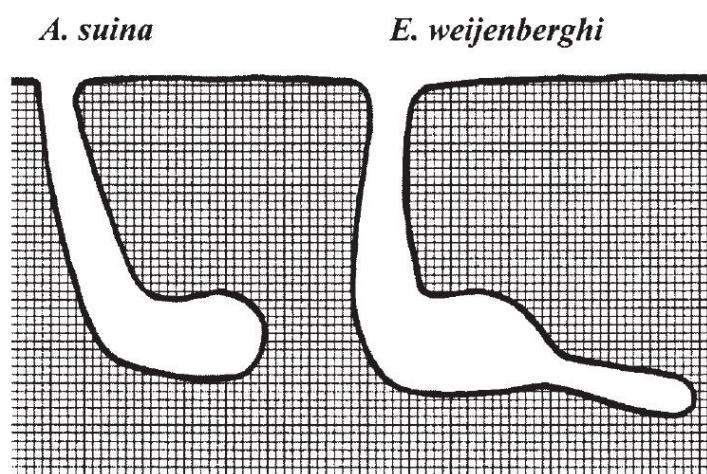


Figura 3.3. Desenho dos buracos construídos por duas espécies de aranhas da família Theraphosidae: *Acanthoscurria suina* Pocock, 1903 e *Eupalaestrus weijenberghi* (Thorell, 1894). (Fonte: Costa et al. 2004).

II. Refúgio: estrutura de seda utilizada pela aranha como abrigo (Coyle 1986).

0. ausente – aranhas errantes não utilizam seda para construção de refúgios (Griswold 1985; Ott e Höffer 2003).

1. alta conexão com substrato (“silk lined burrows”, “sac-like webs”) – o nome do estado refere-se à conexão do refúgio ao substrato: a seda utilizada para a construção deste está totalmente ancorada ao substrato. O termo “silk-lined burrows” (Leroy e Leroy 2005) refere-se a refúgios de seda construídos dentro de buracos, onde as paredes são totalmente revestidas por uma camada de seda (Figura 3.4 e 3.5). Pode estar localizado em barrancos (Bond e Opell 2002; Hendrixson e Bond 2004, 2005), em árvores (Stradling 1994), ou no folhiço (Hendrixson e Bond 2005). Quando estes refúgios consistem em buracos no solo ou barrancos, podem apresentar uma câmara na porção final (Capocasale 1972; Yáñez *et al.* 1999; Pérez-Miles *et al.* 2004, 2005; M`Rabet *et al.* 2007), consistir em um ou vários túneis (Schwendinger 1991; Bond e Opell 2002; Leroy e Leroy 2005) os quais podem terminar em mais de uma câmara ou levar a outra abertura na extremidade do túnel - toca com duas entradas (Raven 1986; Schwendinger 1991, 2003).

Refúgios construídos no folhiço (Coyle e Icenogle 1994; Hendrixson e Bond 2005) encontram-se na superfície do solo, geralmente embaixo de galhos, rochas, troncos caídos (Brescovit *et al.* 2004); a aranha pode construir o refúgio utilizando-se de materiais como folhas, terra, galhos ou então utilizar cavidades existentes entre rochas, troncos, folhas. Os denominados “sac-like nests” (Raven e Churchill 1989; Sedgwick e Schwendinger 1990; Griswold e Ledford 2001) são refúgios construídos na superfície do solo, constituindo-se de uma estrutura de seda semelhante a um saco com a presença de uma porta-alçapão; a aranha permanece dentro desta estrutura, que é composta por seda e partículas de terra e folhas. Raven e Churchill (1989) descrevem este tipo de refúgio em aranhas do gênero *Encyocrypta* Simon, 1889 que vivem em um ambiente onde o substrato disponível é revestido por musgo. Em laboratório, foi observada a construção deste tipo de refúgio por aranhas das famílias Barychelidae (4 fêmeas adultas, Figuras 3.6 e 3.7) e Actinopodidae (1 fêmea adulta); os refúgios em forma de saco foram construídos por indivíduos que estavam em terrários com pouca quantidade de substrato, o que os

impossibilitava de cavar o solo para construir um buraco que lhes servisse como refúgio. Talvez este tipo de estrutura seja um ajuste feito por animais que normalmente cavam buracos no solo, quando submetidos a ambientes que impossibilitem a construção deste tipo de refúgio, pois as mesmas aranhas, quando colocadas em terrários com grande quantidade de terra (aproximadamente 3 cm de altura) construíram buracos revestidos com seda e porta-alçapão.

Os refúgios nas rochas são construídos nas cavidades existentes entre uma rocha e outra (Coyle 1986; Coyle e Icenogle 1994) ou em uma depressão existente na superfície de uma rocha (Hendrixson e Bond 2005). Refúgios arbóreos podem ser construídos em troncos (Raven 1986; Stradling 1994), sob as cascas de árvores (Dias e Brescovit 2003), em galhos, ou entre as folhas (Dias e Brescovit 2003) na parte superior das árvores.

2. funil ou túnel (“funnel-shaped silk retreats”, “funnelweb”) – refúgio constituído por túneis de seda, sendo que estes não estão totalmente conectados ao substrato, havendo apenas pontos de ancoragem ao longo do comprimento, que visam impedir o colapso do túnel. Os funis estão localizados acima do solo, geralmente ancorados no folhido, e não se encontram totalmente conectados ao substrato, havendo alguns espaços entre o túnel e o substrato (Figura 3.8). Não há nenhum tipo de fechamento neste refúgio.

O termo “funnelweb”, utilizado por Coyle e Ketner (1990) e Coyle e O`Shields (1990) refere-se à teia das aranhas da família Dipluridae, que é composta pelo refúgio tubular (funnel) mais o lençol de captura (sheet); na análise deste caráter no presente trabalho, é levado em consideração somente o refúgio em forma de funil, não importando se este está conectado a um lençol de captura. O refúgio pode estar localizado no folhido (Raven e Schwendinger 1989; Costa e Pérez-Miles 1998), entre rochas (Raven 1988; Coyle e Ketner 1990; Jackson e Pollard 1990) ou entre galhos (Coyle e O`Shields 1990).



Figura 3.4.



Figura 3.5.

Figura 3.4. e 3.5. Refúgios do tipo alta conexão com o substrato, consistindo no revestimento do buraco por uma camada de seda. Na figura 3.4 uma representante da espécie *Antrodiaetus hadros* (Coyle, 1968). Foto: F. Coyle. Na figura 3.5, refúgio de uma fêmea do gênero *Actinopus* Perty, 1833, localizado no Parque Estadual do Jaraguá, SP. Foto: R. P. Indicatti.



Figura 3.6.



Figura 3.7.

Figuras 3.6. e 3.7. Refúgio do tipo alta conexão com o substrato denominados “sac-like nest” (Raven e Churchill 1989), construído em laboratório por uma fêmea do gênero *Cosmopelma* Simon, 1889. Na figura 3.6, o círculo vermelho indica a localização do refúgio de seda coberto com folhas e terra. Na figura 3.7, a cobertura de seda está sendo retirada, e a aranha está posicionada logo abaixo do refúgio.

Fotos: D. D. Guarda.



<http://www.glaucus.org.uk>

Figura 3.8. Refúgio do tipo funil, onde ocorrem vários pontos de ancoragem no substrato ao longo do funil, não havendo contato contínuo por todo comprimento do refúgio. A teia da foto pertence a uma aranha da família Agelenidae (Araneomorphae), pois não foi encontrada nenhuma foto em que a teia em funil de uma Mygalomorphae estivesse tão “didática”. Foto: Peter Harvey em <http://www.glaucus.org.uk>).

3. baixa conexão com substrato (“purseweb”) – o termo “purseweb” foi utilizado pela primeira vez por J. T. Abbot, em 1972, para descrever a teia construída por aranhas do gênero *Sphodros* Walckenaer, 1835 (Gertsch e Platnick 1980). O refúgio apresenta forma de funil - semelhante a um coador de café -, sendo construído por indivíduos da família Atypidae (Gertsch e Platnick 1980), estando conectado ao substrato em dois pontos, na entrada e no fundo do refúgio (Figuras 3.9 e 3.10). Consiste em uma porção subterrânea (toca no fundo) e uma porção acima do solo, que pode estar disposta horizontalmente ao solo, com a entrada ancorada a raízes ou arbustos (Gertsch e Platnick 1980; Schwendinger 1990; Rezac *et al.* 2007), ou se estender verticalmente, com a entrada ancorada a um tronco de árvore ou outro suporte (Gertsch e Platnick 1980; Coyle e Shear 1981; Hardy 2003) . Questionava-se se a disposição da teia (horizontal ou vertical) era um caráter que possibilitava a separação de gêneros dentro da família: aranhas do gênero *Atypus* Latreille, 1804 construiriam teias horizontais e as do gênero

Sphodros teias verticais (Gertsch e Platnick 1980). Porém, alguns estudos demonstram que ambos os gêneros constróem os dois tipos de teia (Schwendinger 1990). A orientação da teia parece estar fortemente relacionada ao ambiente que a aranha habita: aranhas de climas temperados constróem teias horizontais que possibilitem a captura de insetos sob a neve, enquanto aranhas de regiões mais quentes constróem teias com orientação vertical (Schwendinger 1989). A estratégia predatória neste tipo de teia é algo único entre as aranhas: insetos que caminham pela porção exterior da teia (tubo de seda fora do solo) são capturados através da teia, com as aranhas do lado de dentro do tubo segurando-os com suas longas e finas quelíceras, e cortando uma porção de seda ao redor do inseto, o suficiente para levá-lo para dentro do tubo (Gertsch e Platnick 1980). Após a alimentação, os restos do inseto são jogados para fora da teia através de uma abertura existente na parte superior. A porção subterrânea da toca possui uma câmara, que apresenta como possíveis funções alojar a ooteca, servir como local para cópula, permitir uma melhor manipulação da presa durante a alimentação e permitir que a aranha se movimente mais facilmente (Coyle e Shear 1981).

III. Lençol (“sheet”): construção de uma ou várias superfícies planas (horizontais ou verticais) em forma de lençol, sendo estas superfícies interconectadas e suspensas (Coyle 1986; Coyle e Ketner 1990; Paz e Raven 1990; Coyle e O`Shields 1990) (Figura 3.11 e 3.12). O lençol é construído fora do refúgio propriamente dito (utilizado como abrigo pela aranha), tendo como principal função a captura de presas (Raven e Schwendinger 1990; Costa e Pérez-Miles 1998). Coyle e Ketner (1990) atribuem a capacidade de alta retenção de presas no gênero *Ischnothelae* (Dipluridae) a 3 características do lençol: (1) a alta densidade das fibras aumenta as chances de que irregularidades presentes no exoesqueleto de presas fiquem enroscadas à teia, (2) o diâmetro extremamente pequeno das fibras deve produzir forças eletrostáticas adesivas, (3) a natureza tridimensional dos lençóis tende a aumentar a probabilidade de uma presa encontrar uma superfície e aí permanecer aderida.

0. ausente
1. presente



Figura 3.9.



Figura 3.10.

Figuras 3.9. e 3.10. Refúgios do tipo baixa conexão com o substrato, denominados “pursewebs” (Abbot 1972). As espécies das aranhas às quais os refúgios pertenciam não foram citadas/identificadas. Fotos: M. Dunn, em <http://www.naturalsciences.org/education/treks>.



Figura 3.11.



Figura 3.12.

Figura 3.11. e 3.12. Teia de captura em lençol de uma fêmea de *Diplura* sp, localizada no Parque do Itatiaia, RJ. Na figura 3.11, o lençol construído no tronco de uma árvore. Na figura 3.12, a fêmea saindo do refúgio para o lençol de captura. Fotos: R. P. Indicatti.

IV. Fechamento do refúgio: fechamento do refúgio com seda.

0. ausente – a aranha não fecha a entrada do refúgio (Goloboff 1988; Stradling 1994) (Figura 3.13).

1. porta-alçapão (“trapdoor”) - porta articulada construída na entrada do refúgio (Raven 1988; Coyle *et al.* 1990; Schwendinger 1991, 2003; Coyle e Icenogle 1994; Bond e Coyle 1995; Ono 1999; Griswold e Ledford 2001). Pode consistir em uma porta simples ou dupla. Quando a porta é dupla, está presente em uma única entrada do refúgio, sendo que as duas portas se articulam em regiões opostas do refúgio e se fecham uma sobre a outra (Coyle 1986). Quando o refúgio apresenta duas entradas em extremidades opostas, a porta-alçapão pode estar presente nos dois locais (Raven 1986). Encontrada principalmente em refúgios construídos no solo. A espessura da porta pode variar, sendo algumas muito finas - “wafer-type trapdoor” (Goloboff e Platnick 1987; Main 1991; Coyle e Icenogle 1994; Bond e Opell 2002; Leroy e Leroy 2005) (Figura 3.14) - ou bem espessas - “cork-type trapdoor” (Hendrixson e Bond 2004) (Figura 3.15).

Observações de construção deste tipo de porta foram realizadas em laboratório, para se certificar de que o comportamento de construção não seria o mesmo utilizado para o fechamento total do refúgio com fios de seda. Havia a possibilidade de que a porta alçapão fosse construída como uma porta fechada com fios de seda (estado 2 abaixo), apenas com uma alteração na sequência final: para a obtenção da porta articulada, a aranha simplesmente “cortaria” parte do perímetro do tampo de seda na entrada da toca. Foram observados dois indivíduos da família Barychelidae (gênero *Cosmopelma*) e verificou-se que este não é o caso, pois a articulação é feita durante a construção da porta.

2. fios de seda: fechamento do refúgio com uma camada de seda ou com poucos fios de seda, onde podem estar presentes folhas, galhos ou partículas do substrato adjacente (Kotzman 1990; Bradley 1996; Prentice 1997; Locht *et al.* 1999; Pedroso e Baptista 2004; M'Rabet *et al.* 2007) (Figura 3.16). Esses fechamentos geralmente são temporários. Podem ser sazonais ou circadianos (Kotzman 1990; Prentice 1997), permanecendo fechados enquanto a aranha não está em atividade (Locht *et al.* 1999), ou

estar relacionados a estados fisiológicos específicos, como o período de muda ou quando a aranha está com ooteca (Kotzman 1994).



Figura 3.13. Refúgio onde não está presente nenhum tipo de fechamento. A aranha da foto foi identificada como *Coremiocnemis* sp. Foto em http://flickr.com/photos/labah_labah.



Figura 3.14. Porta do tipo alçapão – “wafer-type trapdoor” – presente em refúgio do tipo alta conexão com o substrato da aranha *Liphistius malayanus* Abraham, 1923, Liphistiidae.

Foto em http://flickr.com/photoslabah_labah.



Figura 3.15. Porta do tipo alçapão – “cork-type trapdoor” – presente em refúgio do tipo alta conexão com o substrato. Refúgio pertencente a uma fêmea do gênero *Actinopus*, localizado no Parque Estadual do Jaraguá, SP. Foto: R. P. Indicatti.



Figura 3.16. Fechamento de refúgio com fios de seda. Refúgio pertencente a uma fêmea de *Trechona venosa* (Latreille, 1832), localizado no Parque Estadual do Jaraguá, SP. Foto: R. P. Indicatti.

V. Tiras de seda: na literatura, há uma nomenclatura confusa para este caráter. Termos como “threads” (Coyle 1986, Sedgwick e Schwendinger 1990, Bradley 1996, Snazell e Allison 1989), “strands” (Coyle 1986, Yáñez *et al.* 1999, Coyle e Ketner 1990, Coyle e Shear 1981, Schwendinger 1989), “lines” (Coyle 1986, Prentice 1992) e “tabs” (Coyle e Icenogle 1994, Bond e Coyle 1995) são encontrados, podendo ser utilizado o mesmo termo para se referir a estruturas morfologicamente diferentes, ou termos diferentes para denominar a mesma estrutura. Além disso, são atribuídas diversas funções para as estruturas denominadas tiras de seda, tais como aumentar área de captura de presas, ancoramento do lençol de captura no substrato, fixação do refúgio no substrato. O termo “strands” é utilizado por Yáñez *et al.* (1999) para descrever uma estrutura de seda construída por fêmeas de *Brachypelma klaasi* (Schmidt e Krause, 1994) (Theraphosidae) na entrada do refúgio, provavelmente para possibilitar a detecção da presença da fêmea por um macho; é utilizado por Coyle e Ketner (1990) para descrever “tiras aéreas” construídas por aranhas da família Dipluridae visando aumentar a área de captura e, finalmente, este termo é empregado por Coyle e Shear (1991), que descrevem a presença de tiras em refúgios de indivíduos da família Atypidae, tendo como função ancorar a entrada do refúgio ao substrato.

Para esta análise, são definidas como “tiras de seda” somente aquelas estruturas que saem da entrada do refúgio e se fixam ao substrato, independente de qual função ela desempenha. Esta escolha foi feita baseada na maioria das descrições desta estrutura, que consistem em tiras de seda presentes na entrada dos refúgios (Figura 3.17). As estruturas presentes ao longo do túnel de seda que apresentam função de ancoramento deste ao substrato, evitando seu colapso, muitas vezes, consistem apenas em um emaranhado de fios de seda, que não chegam a se organizar em uma estrutura mais espessa que possa ser considerada uma tira. Tais “tiras”, descritas como ancorando o lençol de captura ao substrato, serão desconsideradas em nossa análise, pois são apenas expansões do lençol, afunilamentos do mesmo para sua fixação quando não é possível ocorrer a fixação ao longo de toda a borda; indivíduos acondicionados em terrários de vidro costumam fixar toda a extremidade do lençol ao vidro, havendo poucos pontos onde ocorre o afunilamento formando uma tira para fixação.

Coyle (1986) sugere que a partir destas tiras na entrada dos refúgios é que houve o surgimento das teias em lençol nas famílias Dipluridae, Hexathelidae e Mecicobothriidae. Assim, os lençóis seriam uma expansão das tiras de seda, com o intuito de aumentar a área de captura de presas. Estas tiras de seda, inicialmente teriam servido a outras funções, como dar maior sustentação à entrada da toca, afastar predadores, servir como orientação para o retorno da aranha à toca, sendo posteriormente exaptadas ao forrageamento (Coyle 1986).

0. ausente
1. presente



Figura 3.17. Tiras de seda presentes na entrada do refúgio de *Liphistius malayanus*, Liphistiidae. Foto em http://flickr.com/photoslabah_labah.

VI. Ornamentos: são considerados ornamentos elementos do ambiente dispostos na estrutura de seda. Assim, folhas, terra, galhos utilizados pela aranha na construção da teia, geralmente aderidos à seda, podendo estar presentes na porção externa do refúgio - “purseweb” (Coyle e Shear 1981; Rezac *et al.* 2007; Gertsch e Platnick 1980; Schwendinger 1989), na porta ou entrada do refúgio (Cambridge 1889; Capocasale 1972; Coyle 1986; Kotzman 1990; Coyle e Icenogle 1994; Locht *et al.* 1999; Ono 1999; Bond e

Opell 2002; Brescovit *et al.* 2004; Hendrixson e Bond 2004) ou até mesmo fora do refúgio, ao redor da entrada (Pedroso e Baptista 2004) são aqui considerados como ornamentos. Materiais que não foram efetivamente transportados pela aranha e colocados na teia - como folhas que caem e grudam na seda do refúgio, ou partículas de solo que se fixam à seda através de agentes naturais, como por exemplo, através da ação do vento (Coyle e Shear 1981), não serão considerados ornamentos; porém, às vezes é difícil realizar uma separação clara dos materiais que são ativamente utilizados pela aranha na confecção da teia daqueles que caem passivamente na teia e aí ficam aderidos. Uma forma de se deduzir a atividade construtora da aranha é a observação de um arranjo especial, de uma ordenação subjacente na disposição dos ornamentos. Aqui entram as chamadas “twiglines” (Coyle 1986; Bradley 1996), que consistem em galhos finos, brotos, gravetos ou folhas ancoradas de forma padronizada pela aranha na entrada do refúgio (Figura 3.18).

Sugere-se que os ornamentos tenham a função de camuflar a teia (Capocasale 1972; Coyle e Shear 1981; Coyle 1986; Coyle e Icenogle 1994; Brescovit *et al.* 2004; Rezac *et al.* 2007). Porém, determinar a função de uma estrutura é algo bastante controverso na literatura, porque nem sempre se pode atribuir uma função para uma estrutura baseando-se somente em poucas observações de sua utilização.

- 0. ausente
- 1. presente



Figura 3.18. Twiglines (folhas ancoradas radialmente) na entrada do refúgio de *Antrodiaetus riversi* (O.P.-Cambridge, 1883). Foto em Coyle 1986 (pág.286).

VII. Local dos ornamentos:

0. fora da teia – folhas secas e gravetos estão presentes próximo à entrada do refúgio, servindo como camuflagem (Schwendinger 1991; Pedroso e Baptista 1994).

1. na porta – partículas de solo, folhas ou gravetos são ancorados à porção externa da porta do refúgio, sendo fixadas com utilização da seda (Capocasale 1972; Coyle 1986; Raven e Churchill 1989; Coyle *et al.* 1990; Schwendinger 1991; Bond e Coyle 1995; Bradley 1996; Grantsau 1997; Griswold e Ledford 2001; Leroy e Leroy 2005) (Figuras 3.19, 3.20, 3.21, 3.22 e 3.23).

2. no refúgio – partículas de solo, folhas ou gravetos são fixados à seda que compõe a parede do refúgio quando uma das partes deste refúgio é exposta (quando o refúgio é um túnel de seda, uma “purseweb” ou um “sac-like nest”), servindo como camuflagem (Gertsch e Platnick 1980; Coyle e Shear 1981; Raven e Churchill 1989; Main 1993; Stradling 1994; Grantsau 1997; Griswold e Ledford 2001; Schwendinger 2003; Rezac *et al.* 2007) (Figura 3.24).

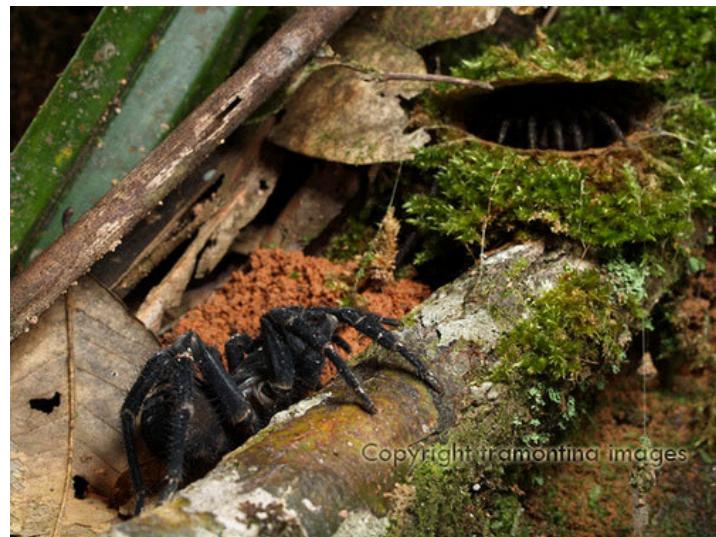


Figura 3.19. Ornamentos (musgo) na parte superior da porta do refúgio de *Liphistius malayanus*, Liphistiidae. Foto em http://flickr.com/photoslabah_labah.



Figura 3.20.



Figura 3.21.

Figuras 3.20. e 3.21. Ornamentos (terra) na porta do refúgio de Barychelidae. Na figura 3.20, a porta-alçapão do refúgio encontra-se fechada. Na figura 3.21, a porta aberta com a saída da aranha para captura de presa. Fotos: F. U. Yamamoto.



Figura 3.22.



Figura 3.23.

Figuras 3.22. e 3.23. Ornamentos (terra) nas portas dos refúgios de *Idiops camelus* (Mello-Leitão, 1937) no Parque Estadual do Jaraguá, SP. Na figura 3.22 as tocas estão com as portas do tipo alçapão fechadas. Na figura 3.23, as portas dos refúgios estão abertas. Fotos: R. P. Indicatti.



Figura 3.24. Ornamentos no refúgio de *Sphodros abboti* Walckenaer, 1835, consistindo em partículas de terra aderidas na porção externa do refúgio (“purseweb”). Foto em <http://www.samford.edu/schools/artsci/biology/zoology/invertzoo-031/pages/131.htm>

VIII. Rastelo: O rastelo consiste em “um grupo de fortes dentes situados na extremidade das quelíceras, presente nas aranhas com hábitos terrícolas” (Simon 1892) (Figura 3.25). Porém, alguns táxons que não apresentam esta estrutura utilizam-se das pernas para a construção de buracos (por exemplo, as Mesothelae e Theraphosidae). Analisando a otimização do caráter “Buraco” na filogenia de Goloboff (1993), o buraco construído por aranhas da subordem Mesothelae pode não ser homólogo ao buraco construído pela maioria das migalomorfas: a construção do buraco é homóloga entre as Mesothelae e as migalomorfas basais (Antrodiaetidae e Atypidae), é perdida em um grande grupo intermediário, havendo uma reversão posterior. Contrapondo-se à interpretação dominante entre os cladistas, Hall (2003) propõe que reversões sejam consideradas como uma forma de homologia. Ele argumenta que a "similaridade entre os fenótipos (no presente caso: buraco nas Mesothelae vs. buraco nas migalomorfas derivadas) sugere a retenção de mecanismos de desenvolvimento similares, de bases comuns de desenvolvimento". Desta forma, seria possível que os buracos de Mesothelae fossem produzidos a partir de comportamentos semelhantes aos utilizados pelas migalomorfas derivadas, comportamentos estes que teriam sido silenciados temporariamente nos táxons intermediários. Para que pudéssemos fechar esta questão, teríamos que estudar o modo de construção dos buracos nos diferentes grupos. A inclusão deste caráter morfológico em nossa análise nos permite concluir se os buracos construídos pelas Mesothelae e migalomorfas basais são homólogos aos construídos pelas migalomorfas derivadas.

0. ausente

1. presente

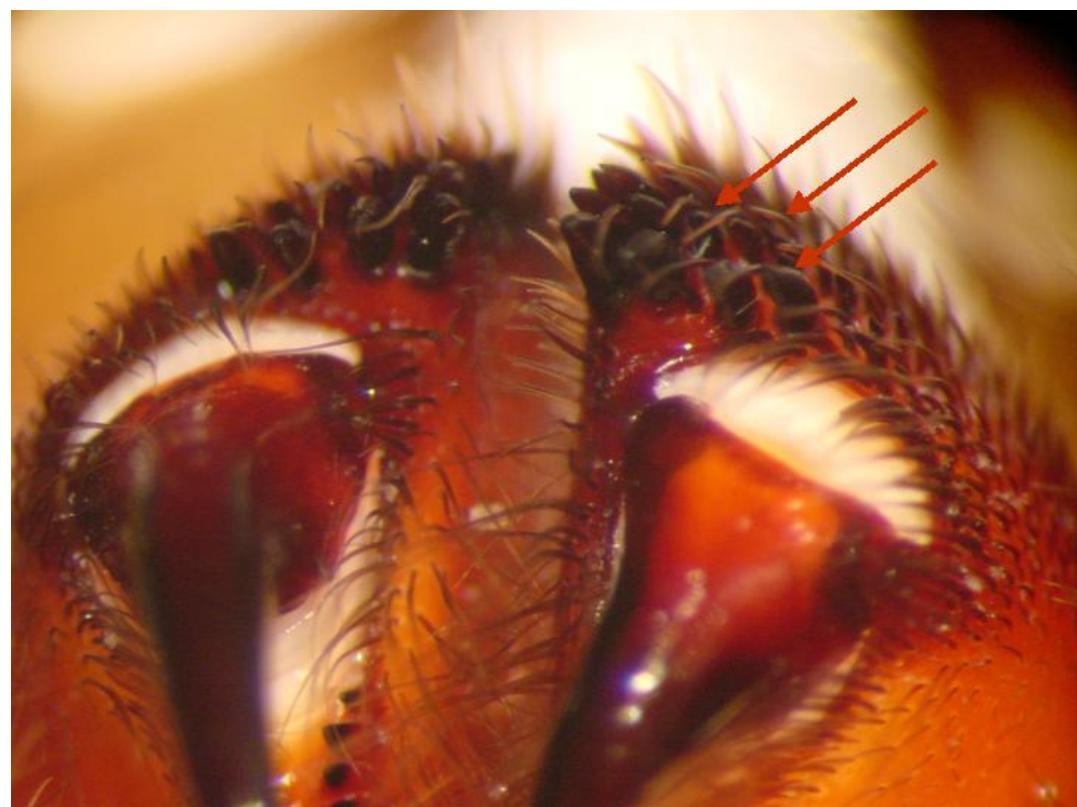


Figura 3.25. Rastelo, ou grupo de fortes dentes (indicados pelas setas) presentes na extremidade das quelíceras de uma fêmea da espécie *Prorachias bristowei* (Nemesiidae). Foto: R. P. Indicatti.

Análise de evidência total

Em 1993, Goloboff realizou uma reconstrução filogenética para Mygalomorphae com a utilização dos programas computacionais Hennig86 e Pee-Wee para a obtenção das árvores mais parcimoniosas. Foram levantados 71 caracteres morfológicos para os 42 táxons analisados (Anexo 01), sendo que os caracteres foram submetidos ao método de pesagem sucessiva para a obtenção do resultado final.

No presente trabalho, a matriz utilizada por Goloboff em 1993 foi analisada sem a atribuição de pesos aos caracteres. A busca das árvores foi feita com o Programa Winclada (Beta) Ver 0.9.9 (Nixon 1999), com os parâmetros “100 maximum trees per hold”, “100 number of replications”, “10 starting trees per hold” e “Multiple TBR + TBR”. Foi encontrada a árvore de consenso estrito entre as mais parcimoniosas. Foi realizada também uma análise de evidência total, onde os oito caracteres de teias foram adicionados à matriz original utilizada por Goloboff (1993), e esta nova matriz (Anexo 02) foi submetida ao à mesma análise realizada com a matriz original, com o intuito de verificar se a inclusão dos caracteres comportamentais de teias resultaria em alguma alteração na topologia da árvore resultante.

O trabalho de Goloboff (1993) apresenta muitos de seus terminais como gêneros, ou mesmo famílias, sem relatar qual espécie foi examinada. Dado que, muitas vezes, tínhamos em nossa matriz de dados comportamentais várias espécies para um mesmo gênero ou família, tivemos que construir terminais comparáveis aos de Goloboff. Os estados dos caracteres de teias nestes terminais da nova matriz foram escolhidos com base nos resultados de otimizações realizadas previamente, para os caracteres de teias. Tais otimizações foram obtidas com o Programa Mesquite (Maddison e Maddison 2007), sendo utilizados 109 táxons (Anexo 03). A topologia geral da árvore (famílias e gêneros) foi montada de acordo com o cladograma apresentado por Goloboff (1993). Já as topologias internas das famílias foram baseadas nos seguintes trabalhos: Theraphosidae – Pérez-Miles *et al.* (1996) para a subfamília Theraphosinae; Dipluridae – Coyle (1995) para a subfamília Ischnothelinae; Migidae – Griswold e Ledford (2001); Idiopidae – Raven (1985). Nas famílias para as quais não foi encontrada nenhuma proposta filogenética, espécies do mesmo gênero foram agrupadas entre si, e os gêneros foram colocados em uma politomia. Como grupo externo foram utilizados indivíduos da

subordem Mesothelae, com representantes da sua única família Liphistiidae, que são consideradas as aranhas mais primitivas (Platnick e Gertsh 1976), mesmo grupo externo utilizado por Goloboff em 1993. Cada caráter foi analisado separadamente nesta topologia. Os resultados desta otimização encontram-se em anexo (Anexos 04 a 11).

A partir dos resultados das otimizações, pudemos determinar qual estado do caráter seria colocado na matriz para a análise de evidência total: quando o táxon terminal de Goloboff era um gênero ou uma família, e em nossa matriz de teias havia mais de uma espécie ou gênero representante, sendo que estes apresentavam estados diferentes, foi escolhido o estado basal apresentado pelo caráter na otimização.

A árvore de consenso obtida pela análise de evidência total foi submetida ao Programa Mesquite (Maddison e Maddison 2007) para verificação da evolução de cada caráter de teia separadamente.

Foi realizado também um teste de correlação evolutiva entre caracteres discretos (Pagel 1994), conforme implementado no programa Mesquite (Maddison e Maddison 2007), com 1000 simulações em cada análise. Táxons que não apresentam informações para um dos caracteres sendo correlacionados, ou que apresentam polimorfismo, não podem ser incluídos neste tipo de análise, de modo que foram retirados da matriz. A análise foi feita utilizando 50 iterações adicionais na busca dos valores para cada nó da árvore, e foram realizadas 1000 simulações para a estimativa do valor de P. Foram consideradas as correlações com $P \leq 0,05$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Análise de evidência total

A análise da matriz de evidência total resultou em 12 árvores igualmente parcimoniosas ($L=256$, $CI= 39$, $RI=72$). A árvore de consenso estrito (Figura 3.26) apresentou 263 passos ($CI=38$, $RI=71$).

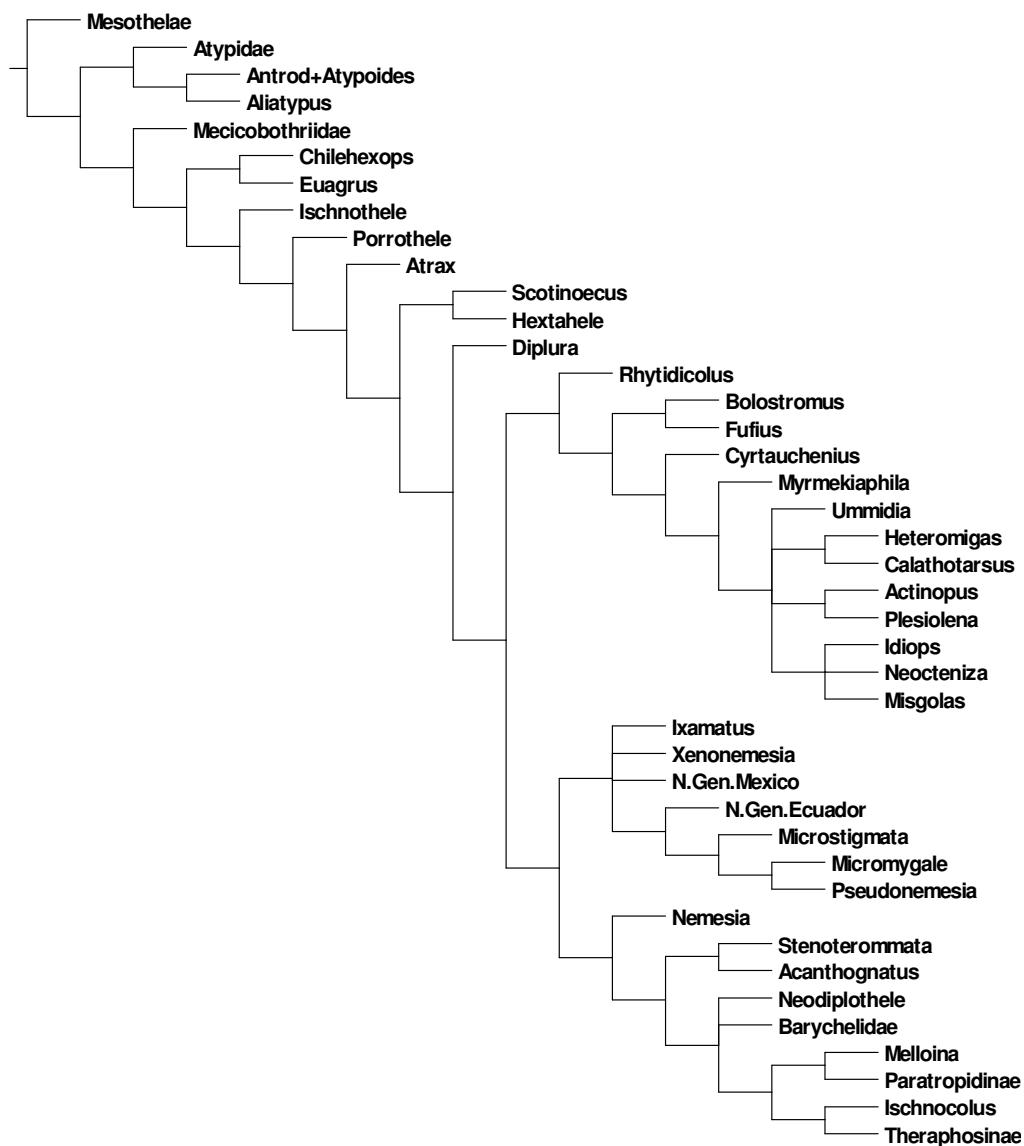


Figura 3.26. Árvore de consenso resultante da análise de evidência total ($L=263$, $CI=38$, $RI=71$).

A análise da matriz com os dados morfológicos de Goloboff (1993) resultou em 12 árvores igualmente parcimoniosas ($L=230$, $CI=39$, $RI=74$). A árvore de consenso estrito (Figura 3.27) apresentou 237 passos ($CI=38$, $RI=72$).

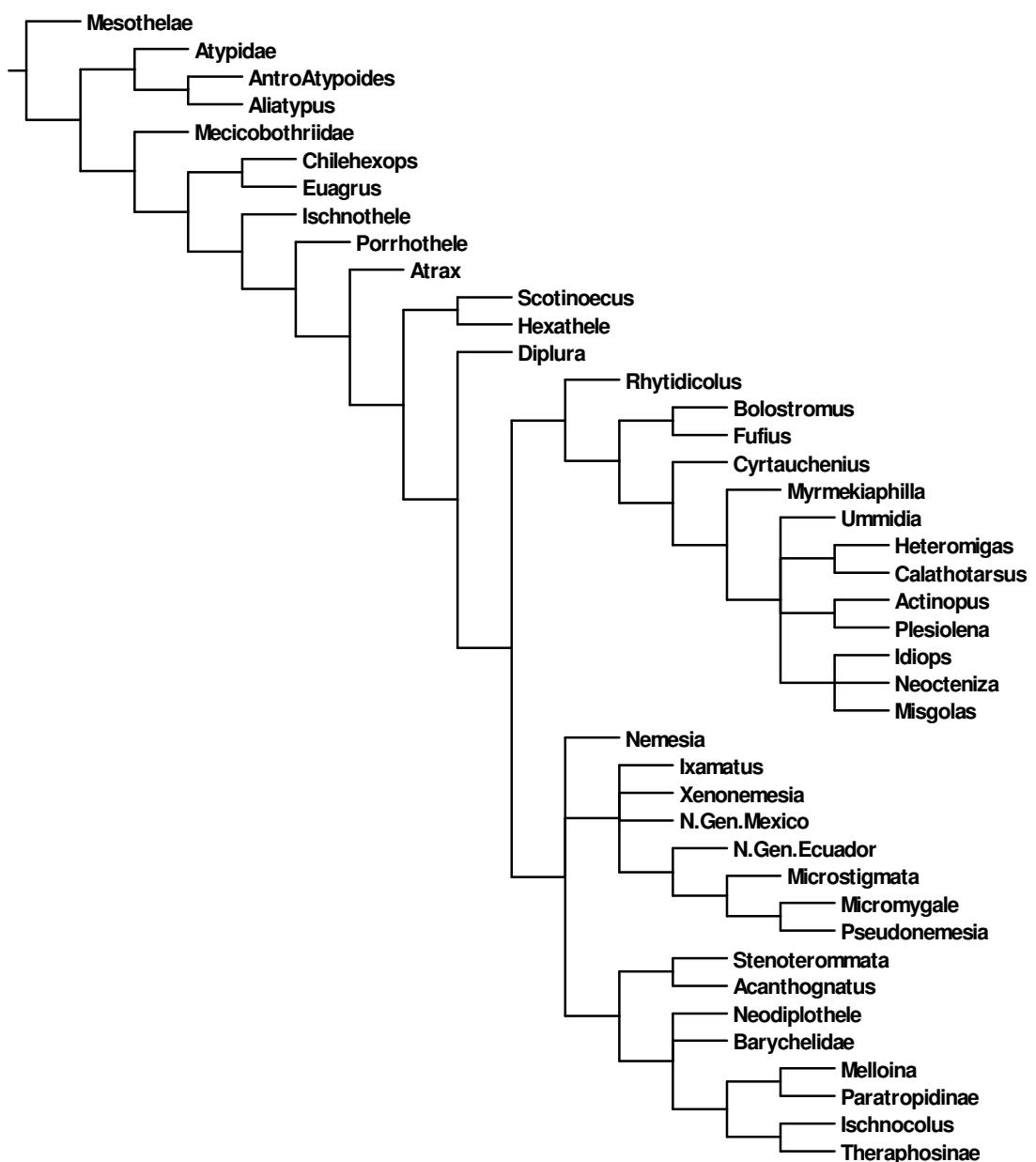


Figura 3.27. Árvore de consenso resultante da análise baseada em caracteres morfológicos ($L=237$, $CI=38$, $RI=72$).

A topologia das duas árvores de consenso (matriz de Goloboff vs. evidência total) é praticamente indêntica, com exceção do posicionamento do gênero *Nemesia*. Este apresenta-se em uma tricotomia com outros dois grupos quando são considerados na análise somente os caracteres morfológicos; quando acrescentamos as informações de teias à matriz, esta tricotomia fica resolvida, e *Nemesia* aparece como grupo-irmão de um grupo formado por 8 táxons (compare as figuras 3.26 e 3.27).

Análise de correlação entre caracteres

Alguns pares de caracteres foram submetidos a um teste de correlação (Pagel 1994). Os resultados (Tabela 3.3, Figuras 3.28 a 3.33) demonstram que efetivamente alguns caracteres apresentam uma evolução correlacionada, enquanto outros evoluem independentemente.

Caracteres	Valor de P	Correlação
Buraco e Rastelo	0,059	Não
Buraco e Refúgio de alta conexão	0	Sim
Refúgio funil e Lençol	0,001	Sim
Buraco e Porta-alçapão	0,012	Sim
Porta-alçapão e Refúgio de alta conexão	0,011	Sim
Lençol e Tiras de Seda	0,067	Não

Tabela 3.3. Resultado do teste de correlação entre caracteres. A tabela indica quais caracteres foram analisados, o valor do P (quando $P \leq 0,05$, os caracteres apresentam evolução correlacionada) e se os dois caracteres apresentam-se correlacionados ou não.

Figura 3.28 - Árvores com otimizações dos caracteres "Buraco" e "Rastelo".
Observar a correlação entre os caracteres.

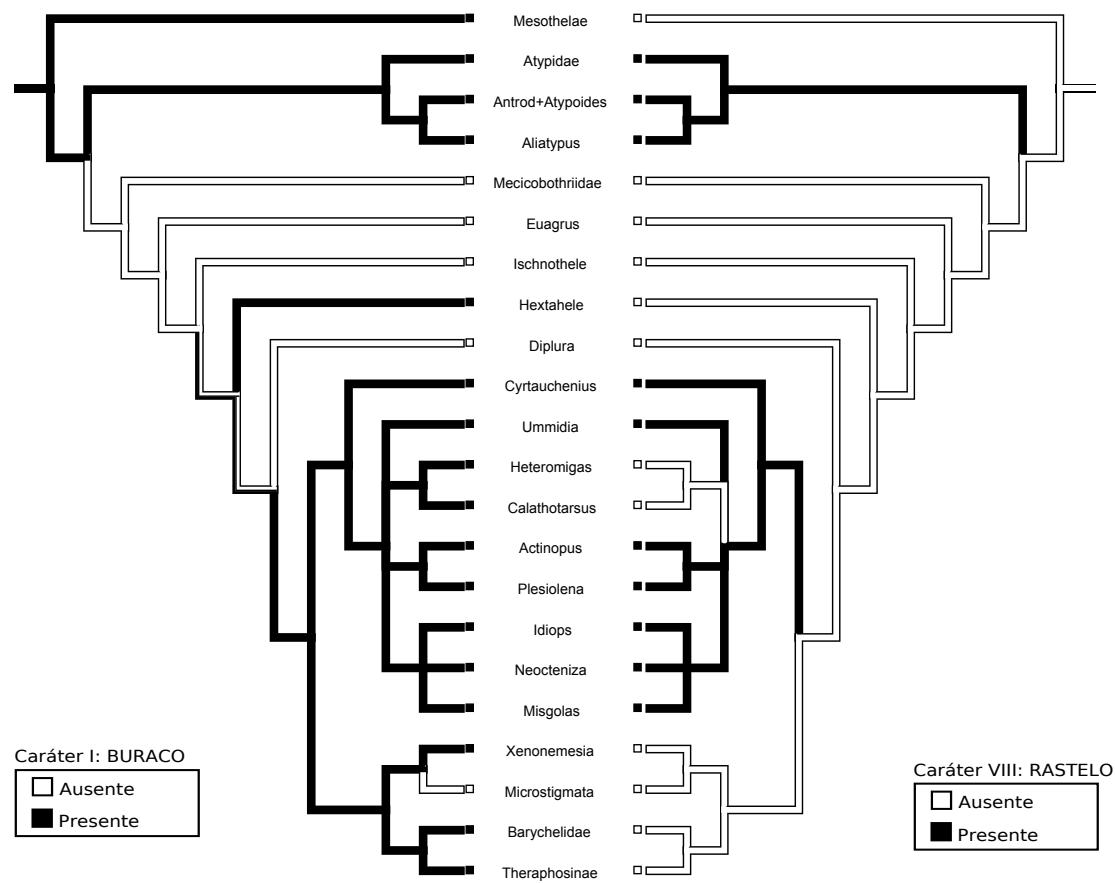


Figura 3.29 - Árvores com otimizações dos caracteres "Buraco" e "Refúgio (alta conexão)".
Observar a correlação entre os caracteres.

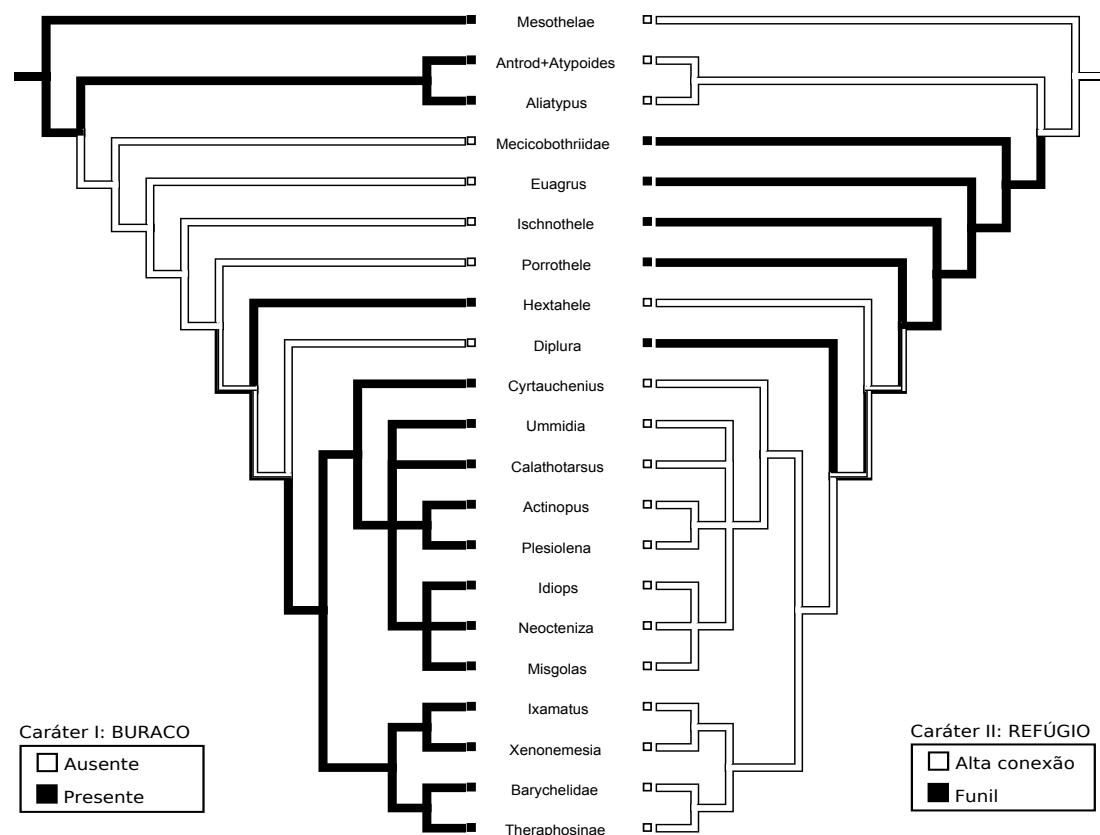


Figura 3.30 - Árvores com otimizações dos caracteres "Refúgio (funil)" "Lencol". Observar a correlacão entre os caracteres.

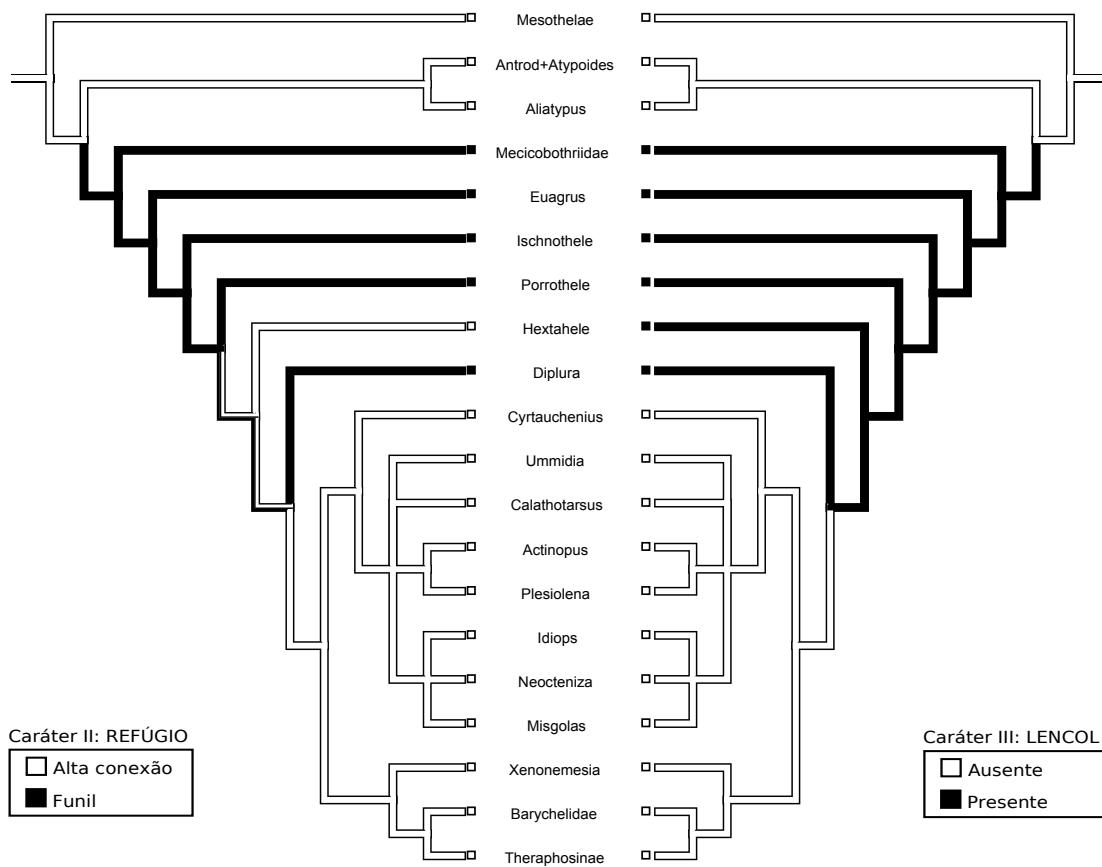


Figura 3.31 - Árvores com otimizacões dos caracteres "Buraco" e "Fechamento (porta-alcapão)". Observar a correlacão entre os caracteres.

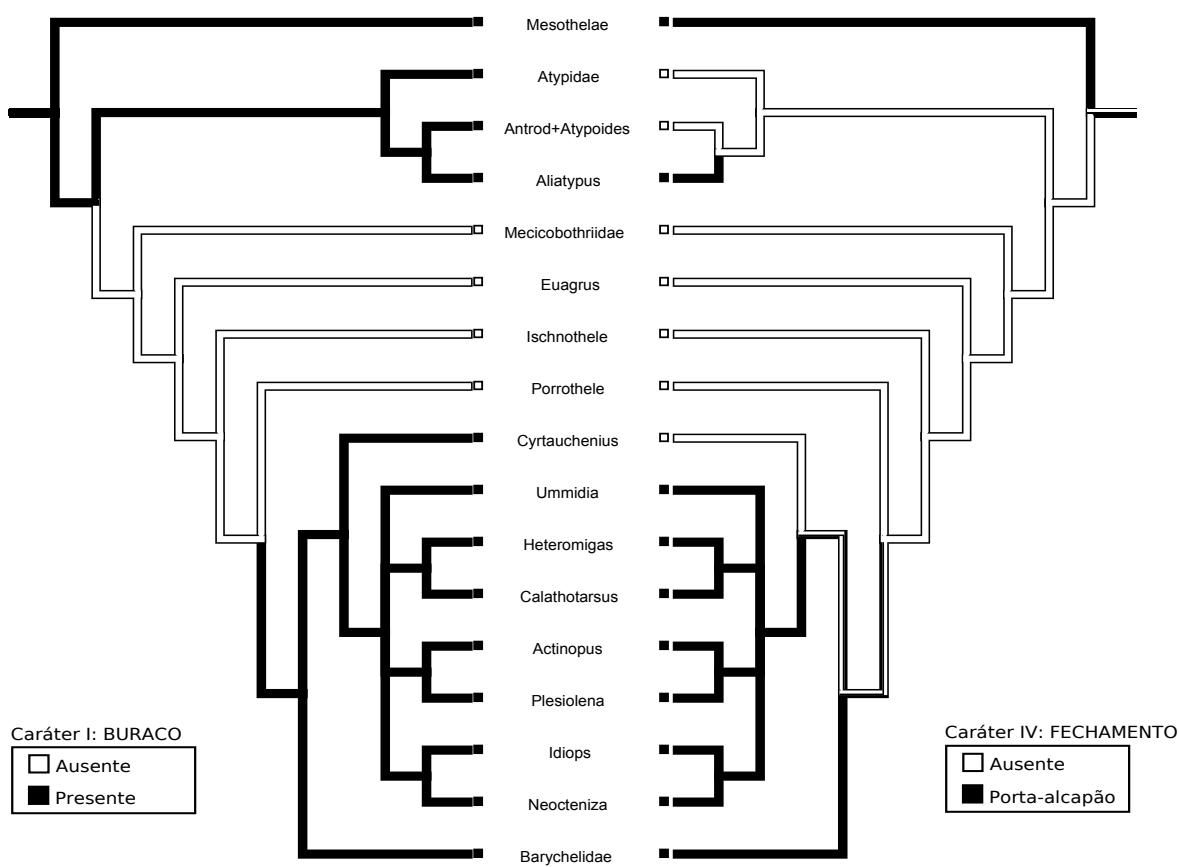


Figura 3.32 - Árvores com otimizações dos caracteres "Refúgio (alta conexão)" e "Fechamento (porta-alcapão)". Observar a correlação entre os caracteres.

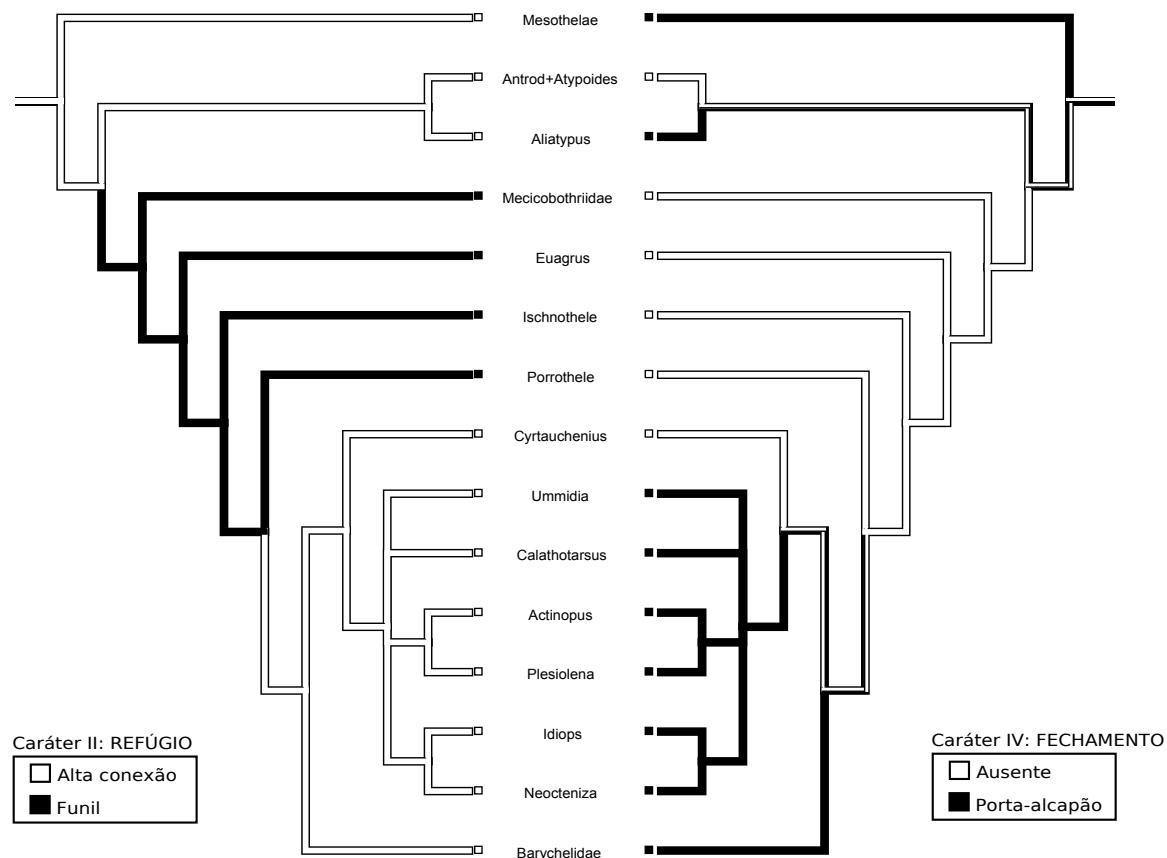
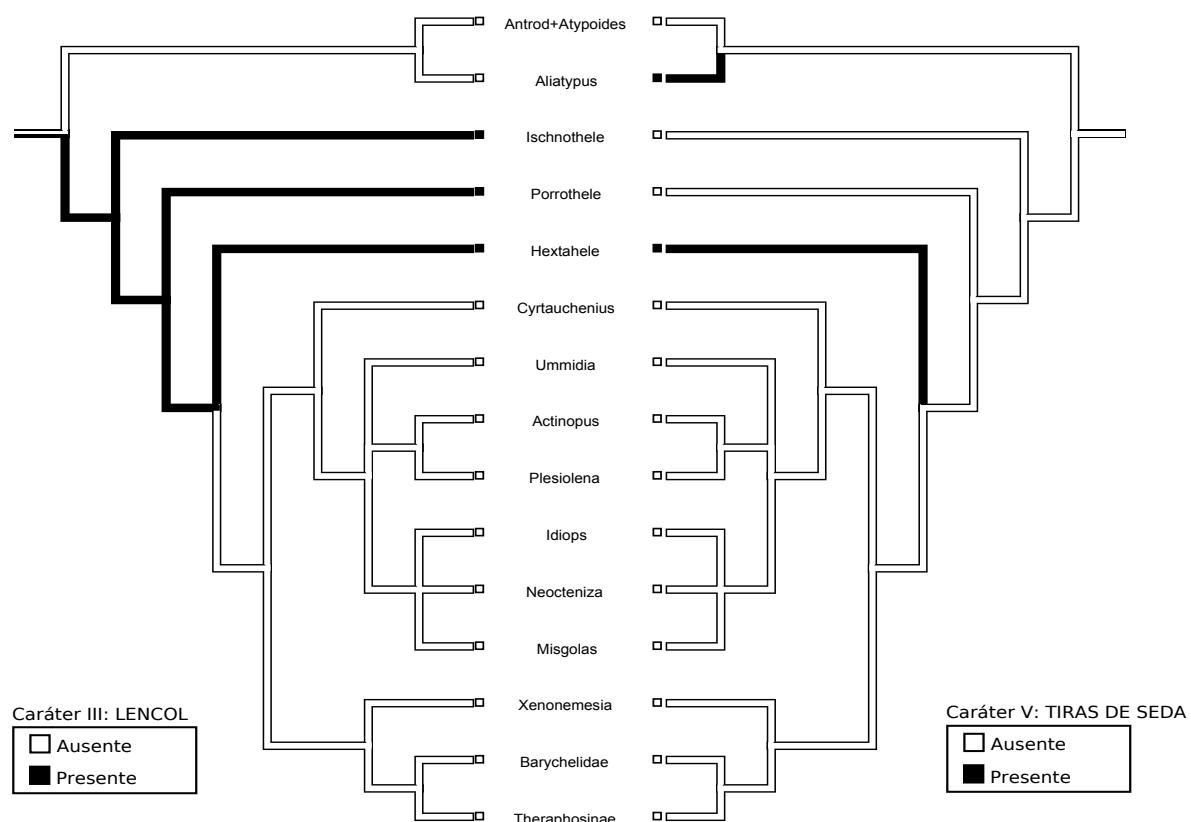


Figura 3.33 - Árvores com otimizações dos caracteres "Lencol" e "Tiras de seda". Observar a correlação entre os caracteres.



Evolução dos caracteres na filogenia

Buraco e Rastelo (Caracteres I e VIII) (Figuras 3.34 e 3.35):

Vollrath e Selden (2007) argumentam que provavelmente o ancestral das aranhas utilizava buracos como refúgio, pois quando ocorreu a transição do ambiente aquático para o terrestre, estas se depararam com condições adversas (no caso, principalmente exposição à radiação UV) que poderiam ser amenizadas com a utilização de buracos como proteção. Nossa análise demonstra que o buraco efetivamente é uma característica basal para as migalomorfas, estando presente inclusive no ancestral comum entre Mygalomorphae e Mesothelae.

O buraco construído por aranhas da subordem Mesothelae e pelas migalomorfas basais (Atypidae, *Antrodiaetus*, Atypoides e *Aliatypus*) não é homólogo ao construído pela maioria das migalomorfas: a construção do buraco é homóloga entre as Mesothelae e as migalomorfas basais, é perdida em um grande grupo intermediário, havendo uma reversão posterior. Hall (2003) argumenta que a "similaridade entre os fenótipos [buraco nas Mesothelae vs. buraco nas migalomorfas derivadas] sugere a retenção de mecanismos de desenvolvimento similares, e bases comuns de desenvolvimento". Desta forma, seria possível que os buracos de Mesothelae fossem produzidos a partir de comportamentos semelhantes aos utilizados pelas migalomorfas derivadas, comportamentos estes que teriam sido silenciados temporariamente nos táxons intermediários. A inclusão do caráter "rastelo" na análise foi crucial para a verificação desta possibilidade. As Mesothelae utilizam-se das pernas para a construção dos buracos, enquanto as migalomorfas basais (Atypidae, *Antrodiaetus*, Atypoides e *Aliatypus*) utilizam o rastelo para cavar os buracos. O mesmo acontece entre as migalomorfas derivadas, que podem construir os buracos utilizando-se das pernas ou possuírem rastelo. Nosso teste de correlação entre caracteres também aponta para a evolução independente destes dois caracteres ($P>0,05$, Tabela 3.3). Tal resultado nos leva a concluir que os buracos construídos pelas migalomorfas basais não são homólogos aos construídos pelas migalomorfas derivadas, visto que os comportamentos subjacentes são muito variáveis.

Figura 3.34 - Otimização do caráter BURACO.

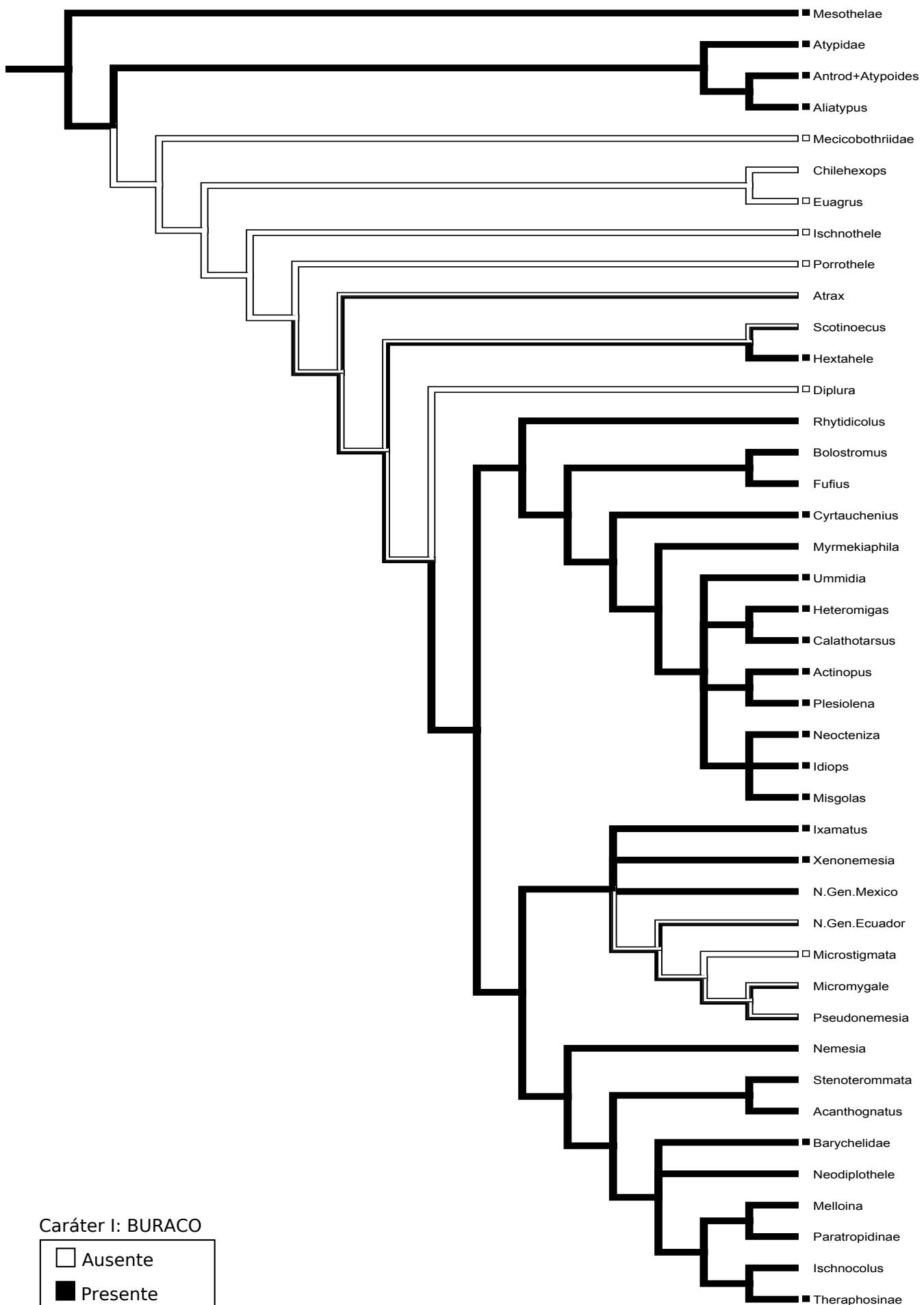
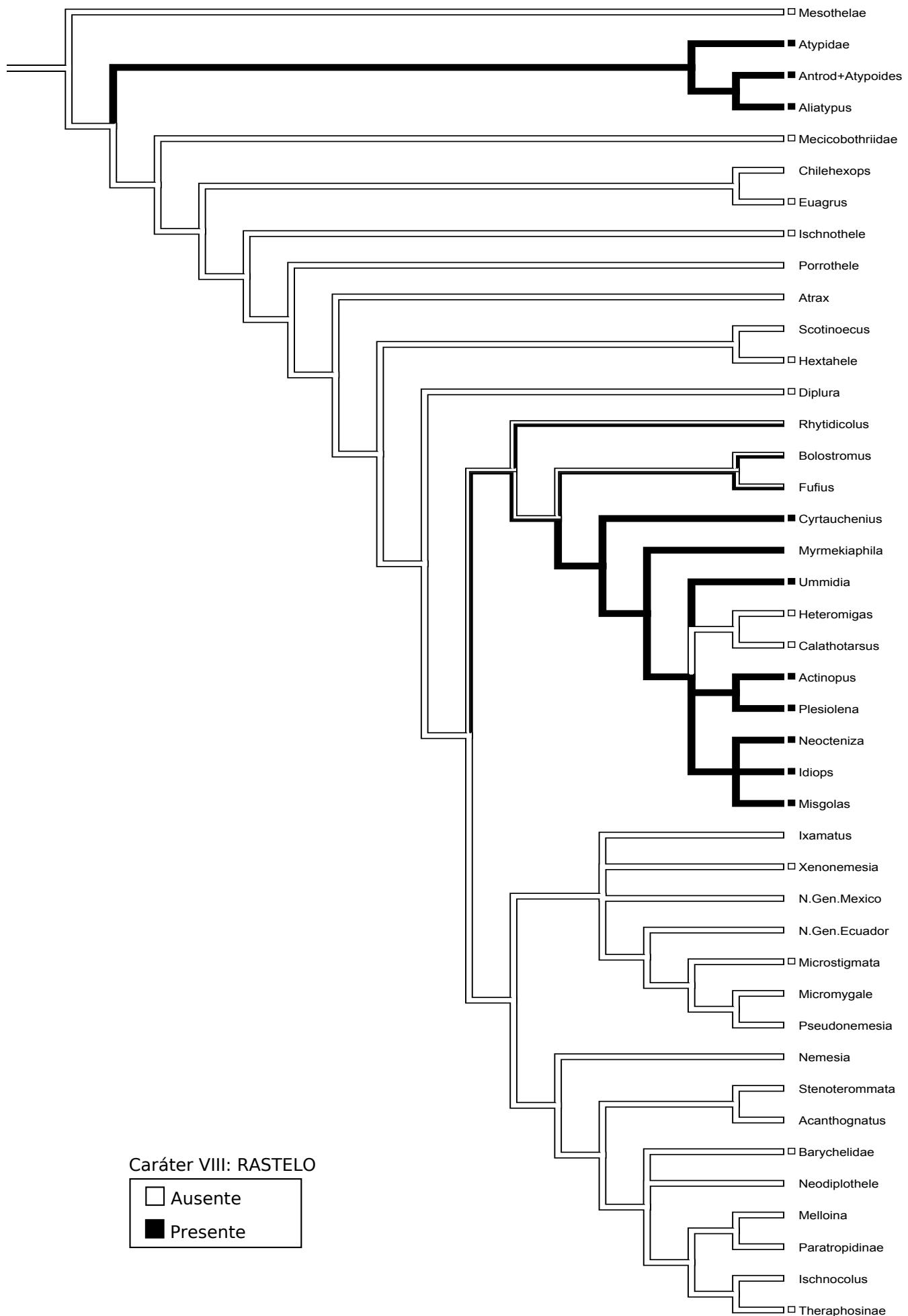


Figura 3.35 - Otimização do caráter RASTELO.



Refúgio (Caráter II) (Figura 3.36):

O refúgio de alta conexão com o substrato está na base das migalomorfas. O refúgio de alta conexão originou os outros dois tipos de refúgio (baixa conexão e funil). Na filogenia analisada, os refúgios de baixa conexão com substrato surgiram apenas uma vez, na família Atypidae. A utilização da seda para construção de refúgio foi perdida 2 vezes, em *Microstigmata* e *Heteromigas*.

O refúgio do tipo alta conexão com o substrato se transforma em um funil sofrendo posterior reversão, com um grande clado voltando a construir refúgio de alta conexão.

Lençol (Caráter III) (Figura 3.37):

De acordo com nossos resultados, o caráter “lençol” está fortemente correlacionado ($P<0,05$, Tabela 3.3) ao estado “teia em funil” do caráter “refúgio”, indicando que os dois devem ter surgido juntos, pois todas as espécies que constróem refúgio em funil também apresentam lençol, e estas estruturas também são perdidas juntas nas filogenias. O lençol não está presente na base das migalomorfas, aparecendo e sendo perdido em um grande clado.

Figura 3.36 - Otimização do caráter REFÚGIOS.

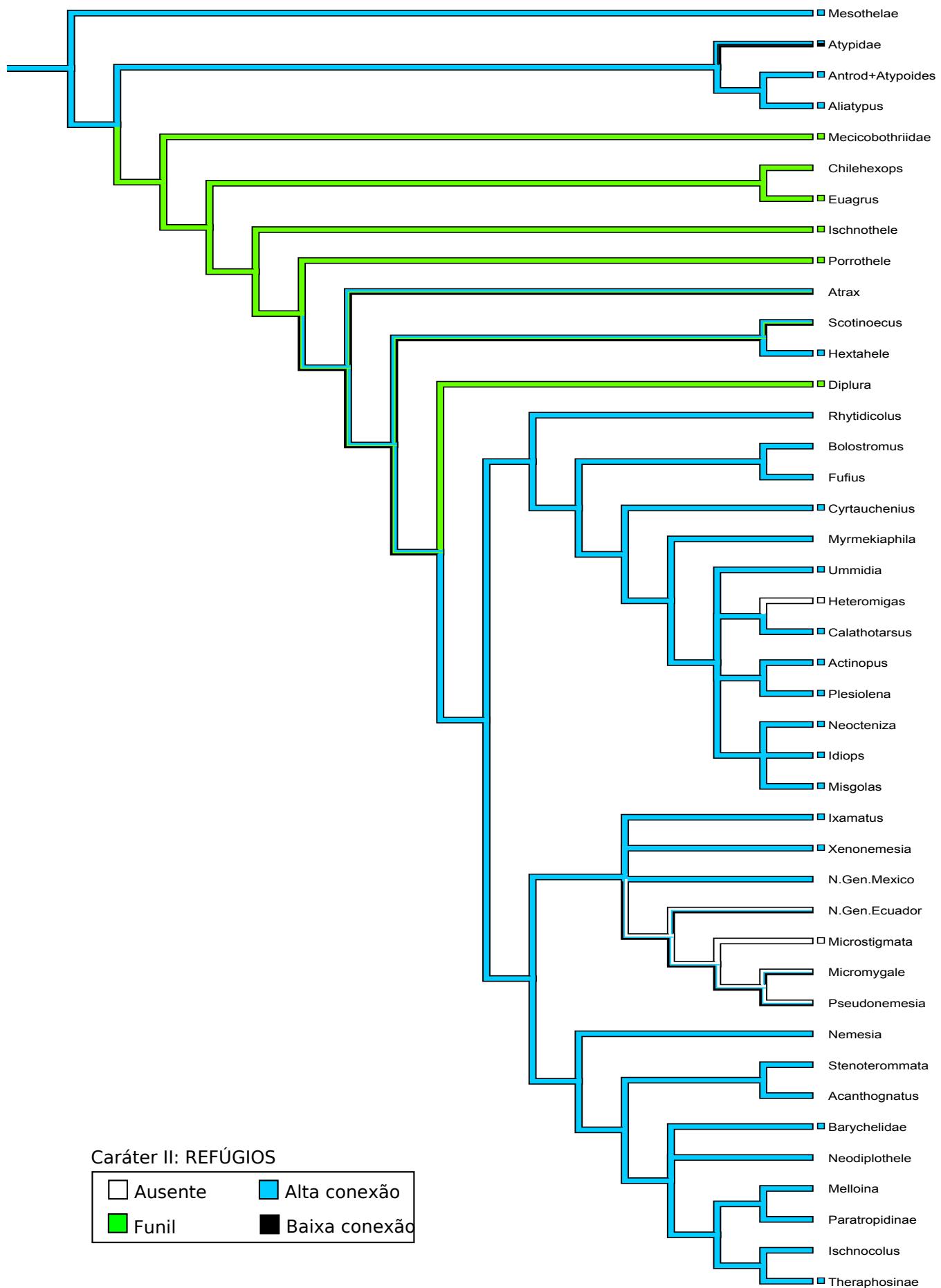
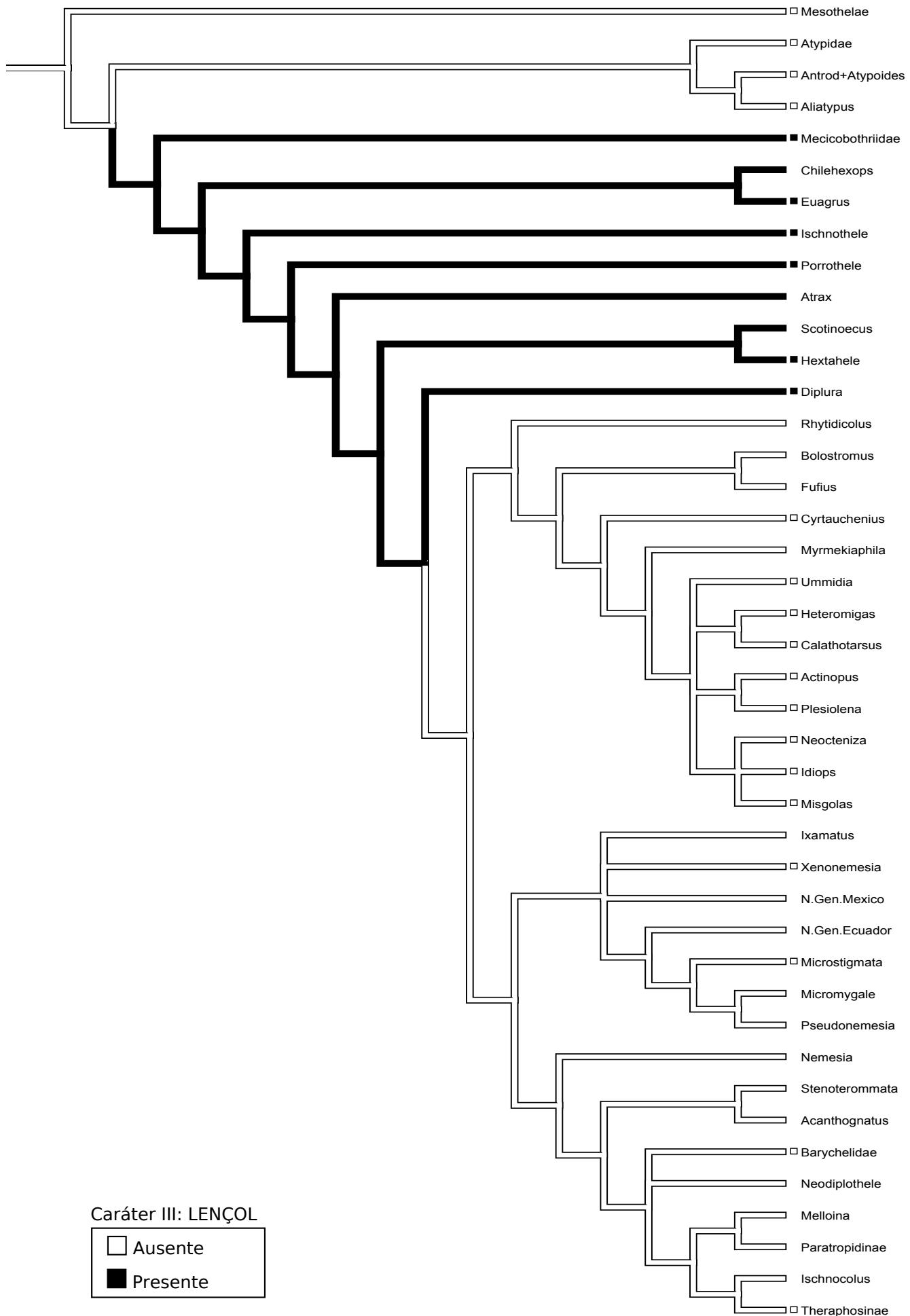


Figura 3.37 - Otimização do caráter LENÇOL.



Fechamento do refúgio (Caráter IV) (Figura 3.38):

O fechamento de refúgio aparece com uma ambiguidade, o que nos impossibilita saber qual o estado presente na base das migalomorfas (ausente ou porta-alçapão).

A porta-alçapão está relacionada com refúgios de alta conexão com o substrato ($P<0,05$, Tabela 3.3); como este tipo de refúgio está relacionado principalmente a buracos no solo ($P<0,05$, Tabela 3.3), a porta-alçapão pode apresentar inúmeras funções, desde proteção contra entrada predadores (Bond e Coyle 1995), proteção contra perda de água (Bond e Coyle 1995), ou contra a inundação da toca em locais susceptíveis a enchentes (Main 1993). Main (1993) verificou que aranhas que utilizam buracos como refúgios e habitam locais onde há grande frequência de enchentes podem construir uma segunda porta-alçapão, ao longo do túnel no interior do solo, visando criar uma segunda barreira contra a entrada de água. Durante o período noturno, são descritas inúmeras espécies que se posicionam na entrada das tocas, logo abaixo da porta, e com as pernas I e II encostadas e as quelíceras inseridas na porta-alçapão, à espera do sinal vibratório emitido pela passagem de presas na superfície externa da porta (Coyle 1986, Bond e Coyle 1995), possibilitando uma maior eficácia na percepção e captura de potenciais presas.

Tiras de seda (Caráter V) (Figura 3.39):

As tiras de seda estavam presentes em Mesothelae, mas não nas migalomorfas basais, tendo surgido três vezes independentemente neste grupo.

Coyle (1986) propôs que as tiras de seda teriam originado os lençóis de captura, tendo sido selecionadas pelo aumento da área de detecção de presas. Em nossa análise, esta hipótese não se sustenta. Nossa resultado do teste de correlação entre caracteres aponta para a evolução independente destes caracteres ($P>0,05$, Tabela 3.3). Se as tiras de seda realmente exercessem a função de aumentar a área de detecção de presas em aranhas que constróem refúgios de alta conexão com o substrato (e que portanto, estariam dentro de buracos, o que dificulta a detecção da presa), sendo então um caráter adaptativo, elas não teriam sido facilmente perdidas nestes grupos; no entanto, ao contrário do esperado, na otimização deste caráter as tiras de seda foram perdidas na maioria dos grupos que constróem refúgios de alta conexão com o substrato, o que reforça o equívoco na hipótese de Coyle (1986).

Figura 3.38 - Otimização do caráter FECHAMENTO DO REFÚGIO.

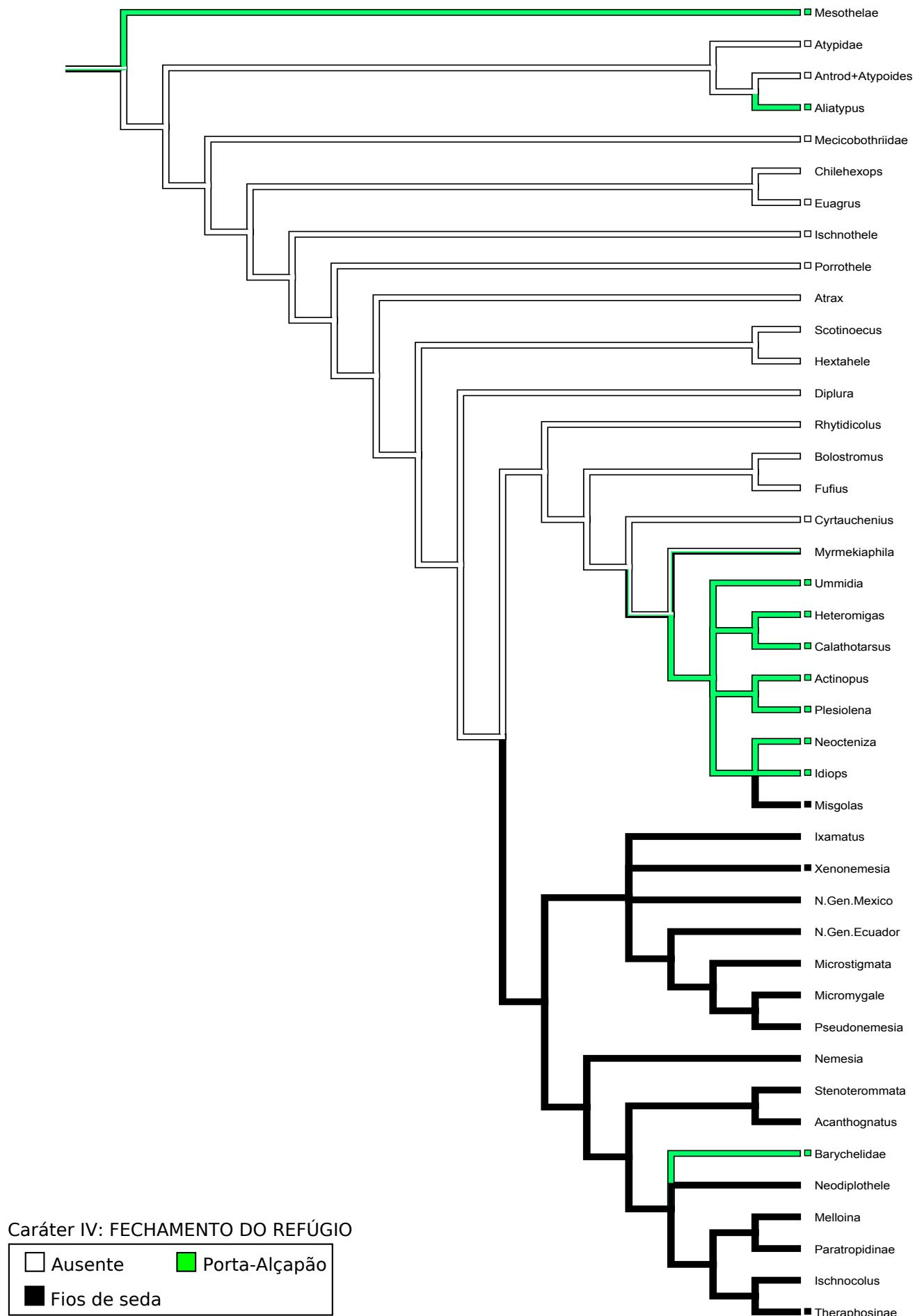
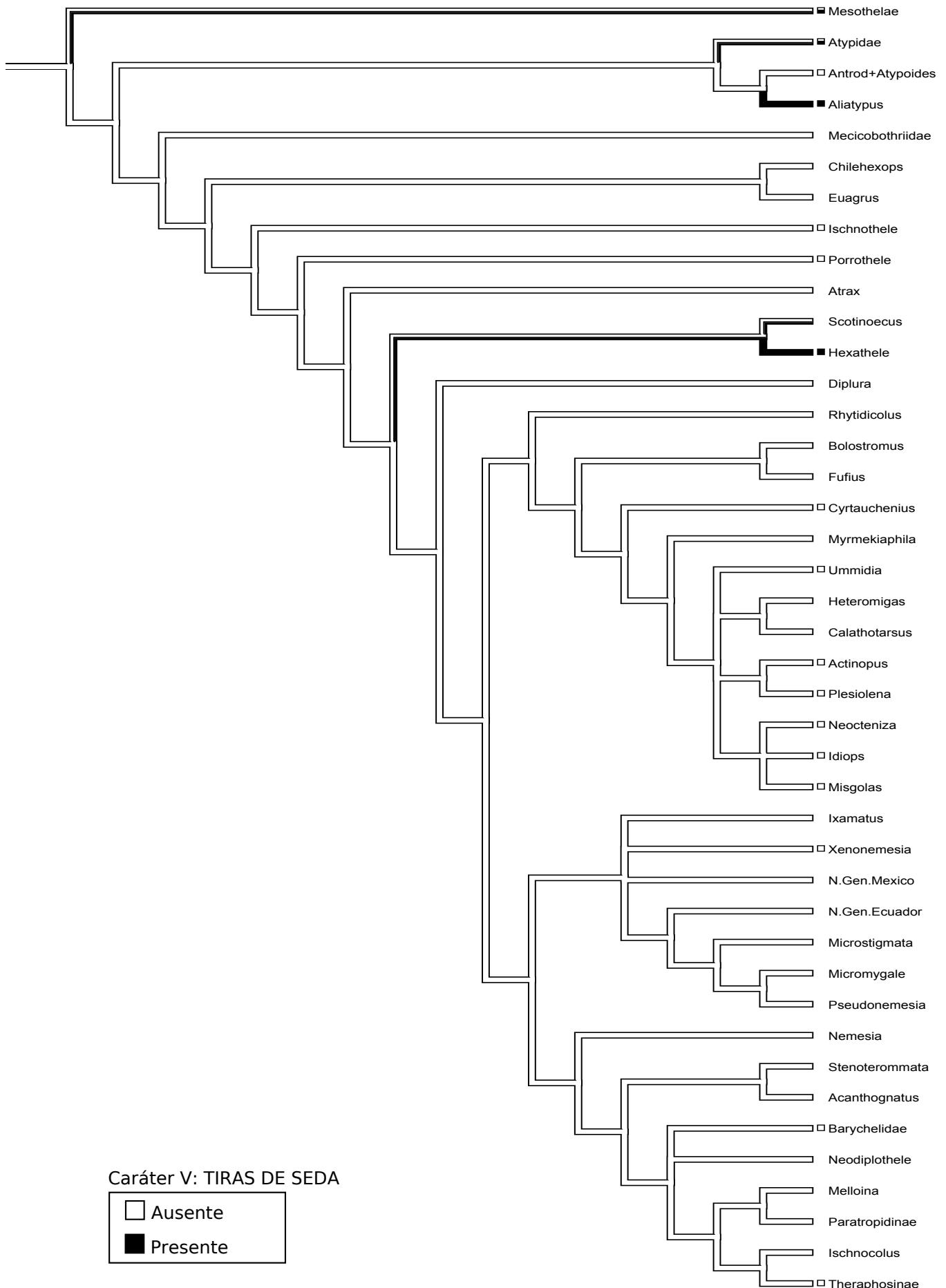


Figura 3.39 - Otimização do caráter TIRAS DE SEDA.



Ornamentos e Local dos Ornamentos (Caracteres VI e VII) (Figuras 3.40 e 3.41):

Apesar da otimização demonstrar a presença de ornamentos no ancestral de Mygalomorphae, consideramos fraca a evidência para tal afirmação, na medida que a informação sobre a presença ou ausência deste tipo de estrutura não está disponível na maior parte dos táxons revisados. Nas descrições encontradas, os autores informam apenas quando os ornamentos estão presentes, havendo pouquíssimas referências à “ausência” do caráter. Então, para as descrições onde não há informação, não foi considerado que o caráter estava “ausente”, mas sim que não havia informação.

Ornamentos são muito estudados em teias de Araneidae (Araneomorphae), aparecendo em vários táxons nesta família. O tipo de ornamento mais estudado é o estabilimento, que consiste em uma estrutura de seda seca espessa, geralmente disposta sobre o centro da teia orbicular. Foram propostas várias funções para estas estruturas, como dificultar a localização da aranha por predadores visualmente orientados (Gonzaga e Vasconcellos-Neto 2005), sinalizar a teia para evitar sua destruição por aves durante o voo (Horton 1980), reforçar as conexões entre os fios centrais das teias, fornecer sustentação para a aranha durante a muda, atrair presas e propiciar refúgio contra exposição direta ao sol (maiores informações ver Gonzaga *et al.* 2007). Análises filogenéticas deste ornamento mostram que ele surgiu de forma independente em vários grupos, o que sugere que ele efetivamente possa ter sido selecionado para funções diferentes em cada um destes grupos. Desta forma, no único grupo no qual a evolução dos ornamentos foi bem estudada, este caráter se mostra bastante homoplásico.

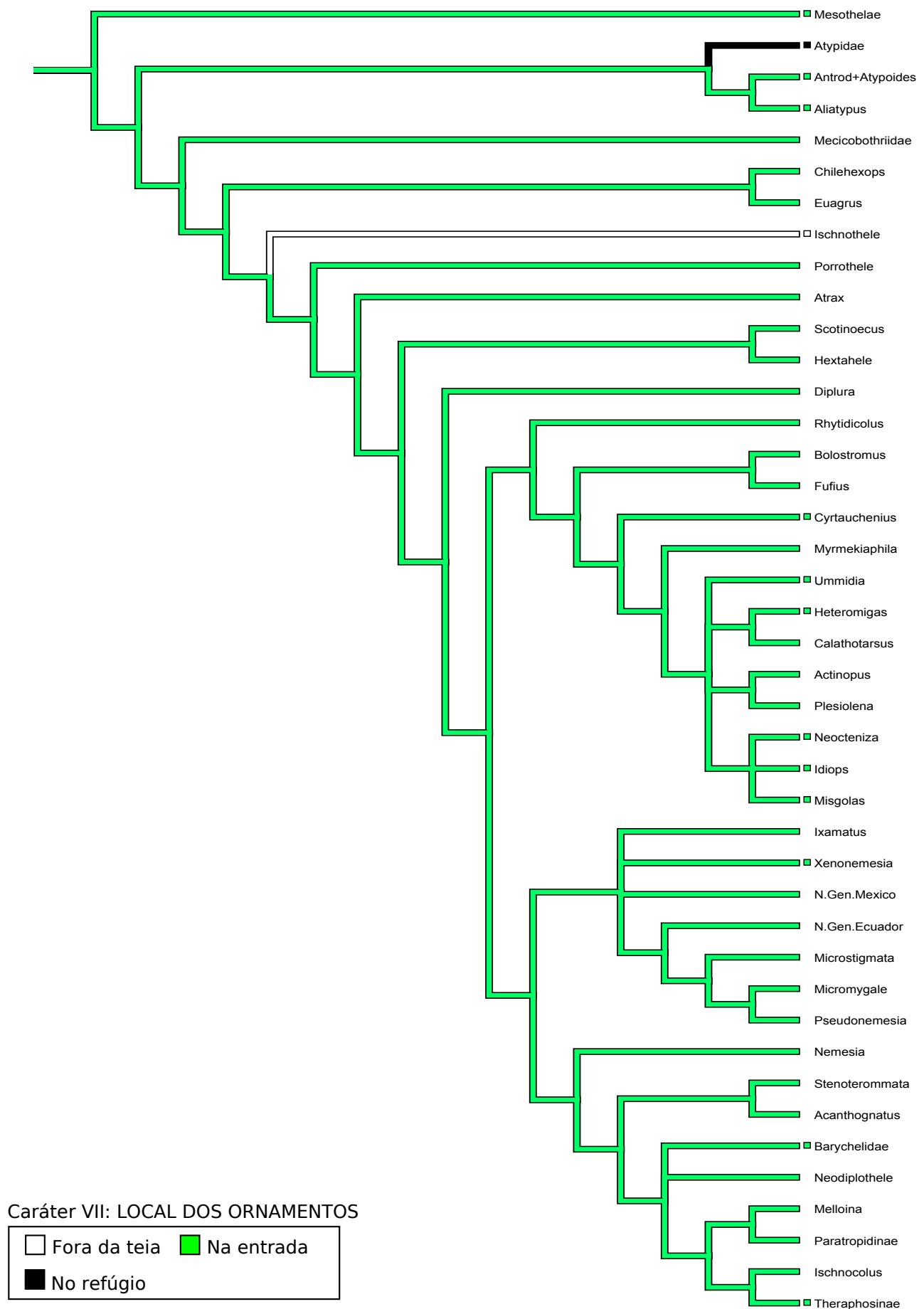
Nas orbitelas, as funções do estabilimento foram propostas com base em trabalhos experimentais, com grupo controle, adição de estabilimento em teias que não apresentam esta estrutura, medição dos fatores que estão sendo analisados (número de presas que caem nas teias, taxa de aranhas predadas). No caso dos ornamentos nas teias das migalomorfas, não foi desenvolvido nenhum estudo baseado em experimentos com grupo controle para análise da possível função destas estruturas, então a sugestão de vários autores (Capocasale 1972; Coyle e Shear 1981; Coyle 1986; Coyle e Icenogle 1994; Brescovit *et al.* 2004; Rezac *et al.* 2007), de que a função destes é camuflar os refúgios é altamente especulativa.

Sendo assim, consideramos precipitado no momento qualquer inferência acerca da evolução deste caráter nas migalomorfas, em especial devido a não termos informação acerca deste caráter em quase metade dos táxons utilizados.

Figura 3.40 - Otimização do caráter ORNAMENTOS.



Figura 3.41 - Otimização do caráter LOCAL DOS ORNAMENTOS.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

O buraco é efetivamente uma característica basal para as migalomorfas, estando também presente no ancestral comum entre estas aranhas e as Mesothelae, sendo perdidos e sofrendo reversão posteriormente. Os buracos construídos pelas migalomorfas basais não são homólogos aos buracos construídos pelas migalomorfas derivadas. O refúgio de alta conexão com o substrato está na base das migalomorfas e deu origem a outros dois tipos de refúgio (baixa conexão e funil); os refúgios de baixa conexão surgiram apenas uma vez, na família Atypidae. A utilização da seda para construção de refúgios foi perdida em alguns grupos. O lençol de captura não está presente na base das migalomorfas, aparecendo e sendo perdido em um grande clado. As tiras de seda, a partir desta nova delimitação do caráter, aparecem presentes no ancestral de Mygalomorphae, sendo perdidas com posteriores surgimentos independentes em alguns grupos.

A análise da evolução dos caracteres de teia em Mygalomorphae demonstra que existem alguns elementos fortemente correlacionados. Os caracteres “buraco” e “refúgio de alta conexão” ($P=0$, Tabela 3.3) aparecem juntos, sendo compartilhados por inúmeros táxons. Se o buraco era uma forma de proteção das primeiras aranhas que invadiram o ambiente terrestre (Vollrath e Selden 2007), esta estrutura, que é primitiva entre as aranhas, e que se mantém até os dias atuais, sendo escavada tanto por animais com rastelo quanto por animais desprovidos desta estrutura (que se utilizam das pernas para este fim), deve possuir um forte aspecto adaptativo, que favoreceu a conquista e o estabelecimento das primeiras aranhas no ambiente terrestre. As primeiras aranhas que conquistaram o ambiente terrestre tiveram que desenvolver mecanismos para lidar com um novo ambiente, onde a maior susceptibilidade à perda de água poderia ser um fator limitante. O revestimento destes buracos com uma camada de seda (“refúgio de alta conexão”) pode ter surgido com a finalidade de evitar a perda de água. As migalomorfas são dotadas de dois pares de pulmões foliáceos compondo seu aparelho respiratório (Foelix 1996), o que as torna mais suscetíveis à perda d’água do que aranhas mais derivadas, que possuem traquéias (Levi 1967). O revestimento do buraco com seda parece ser bastante eficaz contra a perda de água, dado que tais aranhas ocorrem até mesmo em ambientes quentes e secos, como por exemplo nas aranhas do gênero *Aphonopelma* Pocock, 1901

(Theraphosidae), que habitam ambientes de deserto na América do Norte (Prentice 1997). O surgimento da porta-alçapão, presente na base das migalomorfas, e aparecendo em correlação com o refúgio de alta conexão, pode ser uma maneira de otimizar a retenção de água nestes refúgios. Foram encontradas *Rachias* sp. (Nemesiidae) em buracos sem revestimento e sem fechamento, vivendo sempre próximas a cursos de água e em região de mata atlântica (obs. pess.); é provável que aranhas que não possuem a proteção deste revestimento de seda terminem por ter sua distribuição restrita a locais úmidos.

Outras estruturas que aparecem correlacionadas são o refúgio do tipo funil e a teia de captura em lençol ($P=0,001$; Tabela 3.3). Em nenhuma das filogenias analisadas o lençol aparece com outro tipo de refúgio. Talvez o lençol, além da função de captura de presas, desempenhe nesses táxons a função de defesa, visto que nos casos do refúgio do tipo “funil”, estes são mais expostos ao alcance de predadores quando comparados aos refúgios de alta conexão construídos dentro de buracos. A trama tridimensional de lençóis dificultaria o acesso dos predadores aos funis, onde encontram-se as aranhas; ainda que o predador consiga chegar até o funil, a movimentação na teia alerta a aranha que então tem tempo hábil para escapar do predador. Talvez esta função de proteção seja o principal fator que associe a teia em lençol com o refúgio em funil, visto que nas muitas aranhas derivadas que perderam a teia em funil e retornaram a construir refúgios de alta conexão (mais protegidos), o lençol também foi perdido. Se este exercesse somente função de aumentar a área de captura de presas, não haveria motivos para esta estrutura ter sido perdida nas aranhas que voltaram a fazer refúgio sob o solo, já que a manutenção deste lençol aumentaria a área de forrageamento destas aranhas, proporcionando vantagem em relação aquelas aranhas que tem refúgio sob o solo (alta conexão) e não constroem lençol. É possível então que os custos de construção de um lençol não pudesse ser adequadamente compensados pelo benefício que trariam em termos de captura de presas: é possível que seus custos só fossem compensados se trouxessem ainda mais benefícios como, por exemplo, o aumento na sobrevida (por evitar a predação).

Os resultados de nossa análise não apontam para o surgimento dos lençóis de captura a partir das tiras de seda como proposto por Coyle (1986). Talvez estas estejam mais relacionadas com a sustentação dos refúgios (como no caso das teias na família Atypidae), o que também parece ser bem provável nas aranhas que constroem refúgios de

alta conexão em buracos, onde as tiras podem ser uma estrutura que reforce a entrada dos refúgios, impedindo que ocorra o colapso desta região. Coyle (1986) chama também de tiras de seda afunilamentos do lençol para uma melhor fixação ao substrato, que ele sugere ter a função de interceptar presas aéreas. Neste trabalho não consideramos tais estruturas como "tiras de seda", pois observamos que, em terrários no laboratório, a fixação do lençol ao vidro é contínua, dispensando tais "tiras de seda"; no ambiente natural, dadas as condições irregulares do substrato, a aranha tem que se utilizar destes afunilamentos para ancorar seu lençol de forma descontínua. Sendo assim, a proposta de Coyle (1986), que enfatiza a função de detecção de presas das tiras de seda, não parece se sustentar nas filogenias estudadas.

Coyle (1986) sugere que as portas-alçapão seriam estruturas que diminuiriam a eficácia de forrageamento nas migalomorfas, sendo então facilmente perdidas ao longo da evolução do grupo. Realmente, a porta-alçapão foi perdida ao longo da evolução do grupo, o que pode indicar que os custos para construção e manutenção desta estrutura, e as desvantagens no forrageamento não compensam os benefícios trazidos pela proteção resultante da construção deste tipo de porta em alguns táxons. Apesar da porta-alçapão ter sido perdida muitas vezes, nossas análises demonstram ainda que esta estrutura é mantida em muitos táxons, indicando que as vantagens oferecidas por este tipo de proteção (contra predadores, desidratação e inundação) são, nestes táxons, possivelmente maiores do que a desvantagem observada por Coyle (1986) no forrageamento. Assim, não se pode generalizar se esta estrutura seria benéfica ou prejudicial para as migalomorfas ao longo da evolução, pois cada táxon parece ter seu próprio "critério" de avaliação.

Os caracteres comportamentais apresentaram fortes correlações, o que indica possuírem um sinal filogenético interessante, podendo então servir como uma ferramenta para a elucidação das relações de parentesco deste grupo. Nossa análise dos produtos finais de comportamentos específicos demonstra assim que, no caso das teias construídas por aranhas da infraordem Mygalomorphae, existe um padrão na evolução destes caracteres para o grupo e que estes podem ser utilizados como ferramentas para a determinação da filogenia deste grupo, visto que na inclusão de somente 8 caracteres comportamentais (um deles, o rastelo, é um caráter morfológico) em uma matriz com 71 caracteres morfológicos, foi possível obter uma maior resolução no cladograma final,

definindo o posicionamento de um táxon que se encontrava em uma tricotomia. Noll (2002) também se utilizou de informações sobre as estruturas finais para a reconstrução filogenética em Apidae, obtendo um bom resultado em sua análise. Assim, a recomendação de Stuart e Currie (2002) de que informações sobre características do produto final não deveriam ser utilizadas para a inferência de relações entre os táxons, parece não se aplicar em vários casos, e deveria ser considerada com cautela. Talvez o fator que limite a utilização das estruturas finais como fonte de informações para reconstruções filogenéticas seja a delimitação dos caracteres pois, no caso do presente estudo, todos os caracteres tiveram que ser redelimitados, baseados em uma grande quantidade de informação comparativa.

Há necessidade de mais estudos que enfoquem a história natural de Mygalomorphae. Dados encontrados na literatura são frequentemente incompletos, com descrições superficiais, e dificilmente enfocam aspectos comportamentais e ecológicos. Como não estão claras as relações filogenéticas entre estas aranhas, informações deste tipo deveriam ser mais detalhadas, pois se mostram informativas para análises de evolução. Isto é ainda mais relevante entre as Mygalomorphae que devido à escassez de caracteres morfológicos informativos, necessita de novas fontes de dados para a elucidação da sua história evolutiva.

Referências Bibliográficas

- AGNARSSON, I.; CODDINGTON, J. A.; KNOFLACH, B. 2007. Morphology and Evolution of Cobweb Spider Male Genitalia (Araneae, Theridiidae). *The Journal of Arachnology*, 35, p.334-395.
- ALBERTS, C. C. 1996. *O Comportamento de Autolimpeza do Gato Doméstico (Felis catus) e Uma Proposta Para Usá-lo Como Caractere Filogenético*. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo.
- AMORIM, D. S. 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto, SP. Holos Editora.
- ATZ, J. W. 1970. The Application of the Idea of Homology to Behavior. Em: Aronson, L. R.; Tobach, E.; Lehrman, D. S.; Rosenblatt, J. S. (Ed.), *Development and Evolution of Behavior*. San Francisco, W. H. Freeman and Company. p. 53-74.
- BASIBUYUK, H. H.; QUICKE, D. L. 1999. Grooming Behaviours in the Hymenoptera (Insecta): Potential Phylogenetic Significance. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125, p.349-382.
- BERRIDGE, A. C. 1990. Comparative Fine Structure of Action: Rules of Form and Sequence in the Grooming Patterns of Six Rodent Species. *Behaviour*, 113 (1-2), p.21-56.
- BERTANI, R. 2001. Revision, Cladistic Analysis, and Zoogeography of Vitalius, Nhandu, and Proshapalopus; With Notes on Other Theraphosine Genera (Araneae, Theraphosidae). *Arquivos de Zoologia*, v.36 (6), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, p.256-356.
- BOND, J. E. 2004. Systematics of the Californian Euctenizine Spider Genus Apomastus (Araneae: Mygalomorphae: Cyrtarcheniidae): The Relationship Between Molecular and Morphological Taxonomy. *Invertebrate Systematics*, 18, p.361-376.
- BOND, J. E.; BEAMER, D. A. 2006. Morphometric Analysis of Mygalomorph Carapace Shape and its Efficacy as a Phylogenetic Character (Araneae). *Invertebrate Systematics*, 20, p.1-7.
- BOND, J. E.; COYLE, F. A. 1995. Observations on the Natural History of an Ummidia Trapdoor Spider from Costa Rica (Araneae, Ctenizidae). *The Journal of Arachnology*, 23, p.157-164.
- BOND, J. E.; HEDIN, M. 2006. A Total Evidence Assessment of the Phylogeny of North American Euctenizine Trapdoor Spiders (Araneae, Mygalomorphae, Cyrtarcheniidae) Using Bayesian Inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41, p.70-85.

BOND, J. E.; OPELL, B. D. 2002. Phylogeny and Taxonomy of the Genera of South-Western North American Euctenizinae Trapdoor Spiders and Their Relatives (Araneae: Mygalomorphae, Cyrtaucheniidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136, p.487-534.

BRADLEY, R. A. 1996. Foraging Activity and Burrow Distribution in the Sydney Brown Trapdoor Spider (Misgolas rapax Karsch: Idiopidae). *The Journal of Arachnology*, 24, p.24-58.

BRESCOVIT, A. D.; BERTANI, R.; PINTO-DA-ROCHA, R. RHEIMS, C. A. 2004. Aracnídeos da Estação Ecológica Juréia-Itatins: Inventário Preliminar e História Natural. In: Marques, O. A. V. & Duleba, W. (eds). *Estação Ecológica Juréia-Itatins*. Ribeirão Preto: Holos. p.198-221.

BULLER, D. J. 2005. *Adapting minds: Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature*. The MIT Press.

BUSSAB, V. S. R. 1982. *Organização da Limpeza Corporal em Moscas: Plasticidade no Desenvolvimento*. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo.

CAMBRIDGE, O. P. 1889. On Some New Species and a New Genus of Araneidea. *Proceedings Zoological Society*, London, 1, p.34-46.

CAPOCASALE, R. 1972. Observaciones Eco-etologicas sobre Idiops clarus (Mello-Leitão) (Araneae; Ctenizidae). *Comunicaciones Zoologicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, vX(n136), p.1-9.

CAPOCASALE, R. 1973. Ethology of Idiops clarus (Mello-Leitão) (Araneae: Ctenizidae). Experimental Studies in Digging Behaviour. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 2(7), p.143-146.

CARVALHO, A. L. G.; ARAÚJO, A. F. B.; SILVA, H. R. 2007. Lagartos da Marambaia, um Remanescente Insular de Restinga e Floresta Atlântica no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica*, 7 (2), p.221-226.

CODDINGTON, J. A. 1986. The Monophyletic Origin of the Orb Web. In: Shear, W. A. *Spiders: Webs, Behavior, and Evolution*. Stanford University Press. p.319-363.

CODDINGTON, J. A. 1989. Spinneret Spigot Silk Morphology: Evidence for the Monophyly of Orbweaving Spiders, Cyrtophorinae (Araneidae), and the Group Theridiidae Plus Nesticidae. *The Journal of Arachnology*, 17, p.71-95.

CODDINGTON, J. A. 1990. Cladistics and Spider Classification: Araneomorph Phylogeny and the Monophyly of Orbweavers (Araneae: Araneomorphae; Orbiculariae). *Acta Zoologica Fenica*, 190, p.75-87.

CODDINGTON, J. A.; LEVI, H. W. 1991. Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22, p.565-592.

CODDINGTON, J. A.; SCHARFF, N. A. 1997. A Phylogenetic Analysis of the Orb-weaving Spider Family Araneidae (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120, p.355-434.

CONNOLY, K. 1968. The Social Facilitation of Preening Behaviour in Drosophila melanogaster. *Animal Behaviour*, 16, p.385-391.

COSTA, F. G.; PÉREZ-MILES, F. 1992. Notes on Mating and Reproductive Success of Ceropelma longisternalis (Araneae, Theraphosidae) in Captivity. *The Journal of Arachnology*, 20, p.129-133.

COSTA, F. G.; PÉREZ-MILES, F. 1998. Behavior, Life Cicle and Webs of Mecicobothrium thorelli (Araneae, Mygalomorphae, Mecicobothriidae). *The Journal of Arachnology*, 26, p.317-329.

COSTA, F. G.; PÉREZ-MILES, F. 2002. Reproductive Biology of Uruguayan Theraphosids (Araneae, Mygalomorphae). *The Journal of Arachnology*, 30, 571-587.

COSTA, F. G.; PÉREZ-MILES, F.; MIGNONE, A. 2004. Pompilid Wasp Interactions with Burrowing Tarantulas: Pepsis cupripennis versus Eupalaestrus weijenberghi and Acanthoscurria suina (Araneae, Theraphosidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39(1), p.37-43.

COYLE, F. 1983. Courtship, Mating and the Function of Male-Specific Leg Structures in the Mygalomorph Spider Genus Euagrus (Araneae, Dipluridae). *Proc. Ninth. Int. Congr. Arach.* Panama, 33-38.

COYLE, F. A. 1986. The Role of Silk in Prey Capture by Nonaraneomorph Spiders. In: Shear, W. A. *Spiders: Webs, Behavior, and Evolution*. Stanford University Press. p.269-305.

COYLE, F. A. 1995. A Revision of the Funnelweb Mygalomorph Spider Subfamily Ischnothelinae (Araneae, Dipluridae). *Bulletin of the American Museum Of Natural History*, New York, n.22, p.1-133.

COYLE, F. A.; GOLOBOFF, P. A.; SAMSON, R. A. 1990. Actinopus Trapdoor Spiders (Araneae, Actinopodidae) Killed by the Fungus, Nomuraea atypicola (Deuteromycotina). *Acta Zoologica Fenica*, 190, p.89-93.

COYLE, F. A.; ICENOGLÉ, W. R. 1994. Natural History of the Californian Trapdoor Spider Genus Aliatypus (Araneae, Antrodiaetidae). *The Journal of Arachnology*, 22, p.225-255.

COYLE, F. A.; KETNER, N. D. 1990. Observations on the Prey and Prey Capture Behaviour of the Funnelweb Mygalomorph Spider Genus Ischnothele (Araneae, Dipluridae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(4), p.97-104.

COYLE, F. A.; O`SHIELDS, T. C. 1990. Courtship and Mating Behavior of Thelechoris karschi (Araneae, Dipluridae), an African Funnelweb Spider. *The Journal of Arachnology*, 18, p.281-296.

COYLE, F. A.; SHEAR, W.A. 1981. Observations on the Natural History of Sphodros abbotti and Sphodros rufipes (Araneae, Atypidae), with Evidence for a Contact Sex Pheromone. *The Journal of Arachnology*, 9, p.317-326.

CROMBERG, V. U. 1995. *A Organização do Comportamento de Auto-limpeza Corporal de Machos e Fêmeas de Musca domestica*. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental), Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

CUNHA, W. H. A. 1980. *Explorações no Mundo Psicológico das Formigas*. Ed. Ática, SP.

DAWKINS, M. S. 1989. *Explicando o Comportamento Animal*. Editora Manole Ltda.

de QUEIROZ, A.; WIMBERGER, P. H. 1993. The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological Characters. *Evolution*, 47 (1), p.46-60.

DIAS, S. C.; BRESCOVIT, A. D. 2003. Notes on the Behavior of Pachistopelma rufonigrum Pocock (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1), p.13-17.

DIPPENNAR-SCHOEMAN, A. S. 2002. *Baboon and Trapdoor Spider of Southern Africa: An Identification Manual*. Plant Protection Research Institute Handbook, n13. Agricultural Research Council, Pretoria.

DOWNING, H. A.; JEANNE, R. L. 1987. A Comparison of Nest Construction Behavior in Two Species of Polistes Paper Wasps (Insecta, Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Ethology*, Kyoto, 5, p.53-66.

DUTRA, A.A.A.; SOUSA, L.O.; KALAPOTHAKIS, E.; CASTRO, I.M. 2007. Molecular Cloning, Expression and Purification of a Antimicrobial Toxin From the Venom of the Lasiodora sp. Spider. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*, IX Symposium of the Brazilian Society on Toxinology – Posters Arthropods, 13 (1).

EBERHARD, W. G. 1982. Behavioral Characters for the Higher Classification of Orb-Weaving Spiders. *Evolution*, 36 (5), p.1067-1095.

EBERHARD, W. G. 1990. Function and Phylogeny of Spider Webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21, p.341-372.

FENTRESS, J. C. 1973. Development of Grooming in Mice with Amputated Forelimbs. *Science*, 179, p.704-705.

FOELIX, R. F. 1996. *Biology of Spiders*. New York: Oxford University Press.

FREITAS, C. I. A.; PAIVA, E. S.; DIAS, E.V.; CARMO, F.N. A.; SERAFIM, M.K.B.; OLIVEIRA, A.F.; ROSAS, N.S.C.; CARMO, N.A. 2007. Antimicrobial Activity of Semi-árido Spider Haemolymph Acanthoscurria parahybana (Araneae: Theraphosidae). *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*, IX Symposium of the Brazilian Society on Toxinology – Posters Arthropods, 13 (1).

FUKAMI, C. Y.; LUCAS, S. M. 2005. Notas Sobre Espécies de Idiops Perty, 1833 do Sudeste Brasileiro com Descrição de I. pirassunungensis sp. n. (Mygalomorphae, Idiopidae, Idiopinae). *Biota Neotropica*, v5(n1a), p.1-7.

GERTSCH, W. J.; PLATNICK, N. I. 1980. A Revision of the American Spiders of the Family Atypidae (Araneae, Mygalomorphae). *American Museum Novitates*, 2704, p.1-39.

GEYER, L. A.; KORNET, C. A. 1982. Auto and Alo-grooming in Pine Voles (Microtus pinetorum) and Meadow Voles (Microtus pennsylvanicus). *Physiology and Behavior*, 28, p.409-412.

GOLOBOFF, P. A. 1987. El Genero Neosteniza Pocock, 1895 (Araneae, Mygalomorphae, Idiopidae) en la Argentina y Paraguay. *The Journal of Arachnology*, 15, p.29-50.

GOLOBOFF, P. A. 1988. Xenonemesia, un Nuevo Genero de Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae). *The Journal of Arachnology*, 16, p.357-363.

GOLOBOFF, P. A. 1993. A Reanalysis of Mygalomorph Spider Families (Araneae). *American Museum Novitates*, 3056, p.1-32.

GOLOBOFF, P. A.; MATTONI, C. I.; QUINTEROS, A. S. 2006. Continuous Characters Analyzed as Such. *Cladistics*, 22, p.589-601.

GOLOBOFF, P. A.; PLATNICK, N. I. 1987. A Review of the Chilean Spiders of the Superfamily Migoidea (Araneae, Mygalomorphae). *American Museum Novitates*, 2888, p.1-15.

GONZAGA, M. O.; SANTOS, A. J.; JAPYASSÚ, H. F. 2007. *Ecologia e Comportamento de Aranhas*. Editora Interciênciac.

GONZAGA, M. O.; VASCONCELLOS NETO, J. 2005. Testing the Functions of Detritus Stabilimenta in Webs of *Cyclosa fililineata* and *Cyclosa morretes* (Araneae: Araneidae): Do they Attract Prey or Reduce the Risk of Predation? *Ethology*, 111, p.479-491.

GRANTSU, I. 1997. *Estudo preliminar da biologia de Trechona venosa* (Araneae, Mygalomorphae, Dipluridae), Reserva Biológica de Paranapiacaba, Sto. André, SP. 1997. Trabalho de Conclusão de curso. Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Metodista de São Paulo, São Paulo, SP.

GRISWOLD, C. E. 1985. A Revision of the African Spiders of the Family Microstigmatidae (Araneae: Mygalomorphae). *Annals of the Natal Museum*, 27(1), p.1-37.

GRISWOLD, C. E. 1998. The Nest and Male of the Trap-Door Spider Poecilomigas basilleupi (Araneae, Mygalomorphae, Migidae). *The Journal of Arachnology*, 26, p.142-148.

GRISWOLD, C. E.; LEDFORD, J. 2001. A Monograph of the Migid Trap Door Spiders of Madagascar and Review of the World Genera (Araneae, Mygalomorphae, Migidae). *Occasional papers of the Californian Academy of Sciences*, 151, p.1-119.

HALL, B. K. 2003. Descent With Modification: The Unity Underlying Homology and Homoplasy as Seen Through an Analysis of Development and Evolution. *Biol. Rev.*, 78, p.409-433.

HARDY, L. M. 2003. Trees Used for Tube Support by *Sphodros rufipes* (Latreille 1829) (Araneae, Atypidae) in Northwestern Louisiana. *The Journal of Arachnology*, 31, p.437-440.

HAWKINS, J. A.; HUGHES, C. E.; SCOTLAND, R. W. 1997. Primary Homology Assessment, Characters and Character States. *Cladistics*, 13, p.275-283.

HEDIN, M.; BOND, J. E. 2006. Molecular Phylogenetics of the Spider Infraorder Mygalomorphae Using Nuclear rRNA Genes (18S and 28S): Conflict and Agreement With the Current System of Classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41, p.454-471.

HENDRIXSON, B. E.; BOND, J. E. 2004. A New Species of Stasimopus from the Eastern Cape Province of South Africa (Araneae, Mygalomorphe, Ctenizidae), With Notes on its Natural History. *Zootaxa*, 619, p.1-14.

HENDRIXSON, B. E.; BOND, J. E. 2005. Two Sympatric Species of Antrodiaetus From Southwestern North Carolina (Araneae, Mygalomorphae, Antrodiaetidae). *Zootaxa*, 872, p.1-19.

- HORTON, C. C. 1980. A Defensive Function for the Stabilimenta of Two Orb Weaving Spiders (Araneae, Araneidae). *Psyche*, 87, p.13-20.
- JACKSON, R. R.; POLLARD, S. D. 1990. Intraespecific Interactions and the Function of Courtship in Mygalomorph Spiders: A Study of Porrothele antipodiana (Araneae: Hexathelidae) and a Literature Review. *New Zealand Journal of Zoology*, 17, p.499-526.
- JANOWSKI-BELL, M. E.; HORNER, N. V. 1999. Movement of the Male Brown Tarantula, Aphonopelma hentzi (Araneae, Theraphosidae), Using Radio Telemetry. *The Journal of Arachnology*, 27, p.503-512.
- KOTZMAN, M. 1990. Annual Activity Patterns of the Australian Tarantula Selenocosmia stirlingi (Araneae, Theraphosidae) in an Arid Area. *The Journal of Arachnology*, 18, p.123-130.
- LEROY, A.; LEROY, J. 2005. Notes on the Natural History of a Trapdoor Spider Ancylotrypa Simon (Araneae, Cyrtacantheniidae) That Constructs a Spherical Burrow Plug. *The Journal of Arachnology*, 33, p.558-561.
- LEVI, H. W. 1967. Adaptations of Respiratory Systems of Spiders. *Evolution*, 21, p.571-583.
- LOCHT, A.; YÁÑEZ, M.; VÁZQUEZ, I. 1999. Distribution and Natural History of Mexican Species of Brachypelma and Brachypelmides (Theraphosidae, Theraphosinae) with Morphological Evidence for Their Synonymy. *The Journal of Arachnology*, 27, p.196-200.
- LUCAS, S. M., INDICATTI, R. P. 2006. First Record of the Mecicobothridae Holmberg from Brazil, with a Description of a New Species of Mecicobothrium (Araneae, Mygalomorphae). *Zootaxa*, 1326, p.45-53.
- M`RABET, S. M.; HÉNAUT, Y.; SEPÚLVEDA, A.; ROJO, R.; CALMÉ, S.; GEISSEN, V. 2007. Soil Preference and Burrow Structure of an Endangered Tarantula, Brachypelma vagans (Mygalomorphae: Theraphosidae). *Journal of Natural History*, 41(17-20), p.1025-1033.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D.R. 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.0 <http://mesquiteproject.org>
- MAIN, B. Y. 1991. Occurrence of the Trapdoor Spider Genus Moggridgea in Australia with Descriptions of Two New Species (Araneae: Mygalomorphae: Migidae). *Journal of Natural History*, 25, p.383-397.
- MAIN, B. Y. 1993. From Flood Avoidance to Foraging: Adaptive Shifts in Trapdoor Spider Behaviour. *Memoirs of the Queensland Museum*, 33(2), p.599-606.

MARTIN, P.; BATESON, P. 1996. *Measuring behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press.

MEYER, A. 1987. Phenotypic Plasticity and Heterochrony in *Cichlasoma managuense* and Their Implications for Speciation in Cichlid Fishes. *Evolution*, 41, p.1357-1369.

NIXON, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9 Published by the author, Ithaca, NY.

NOLL, F. B. 2002. Behavioral Phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with Special Reference to Social Behavior. *Cladistics*, 18, p.137-153.

ONO, H. 1999. Spiders of the Genus Hepthatela (Araneae, Liphistiidae) from Vietnam, with Notes on Their Natural History. *The Journal of Arachnology*, 27, p.37-43.

OTT, R.; HÖFFER, H. 2003. Enviai garciai, a New Genus and Species of Mygalomorph Spiders (Araneae, Microstigmatidae) from Brazilian Amazonia. *Iheringia, Ser. Zool.*, 93(4), p.373-379.

PAGEL, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings: Biological Sciences*, London, 255(1342), p.37-45.

PATERSON, M. A.; WALLIS, G. P.; GRAY, R. D. 1995. Penguins, Petrels, and Parsimony: Does Cladistic Analysis of Behavior Reflect Seabird Phylogeny? *Evolution*, 49(5), p.974-989.

PAZ, S. N.; RAVEN, R. J. 1990. A New Species of Linothele from Colombia (Araneae, Mygalomorphae, Dipluridae). *The Journal of Arachnology*, 18, p.79-86.

PEDROSO, D. R.; BAPTISTA, R. L. C. 2004. Redescription of Trechona venosa (Latreille, 1832) and Designation of its Neotype (Araneae: Dipluridae). *Revista Ibérica de Aracnología*, 10, p.149-156.

PENNA-GONÇALVES, V.; GARCIA, C. R.; JAPYASSÚ, H. F. 2008. Homology in a Context Dependent Predatory Behavior in Spiders (Araneae). *The Journal of Arachnology*, 39, p.352-359.

PÉREZ-MILES, F.; COSTA, F. G. 1998. Behavior, Life Cycle, and Webs of Mecicobothrium thorelli (Araneae, Mygalomorphae, Mecicobothriidae). *The Journal of Arachnology*, 26, p.317-329.

PÉREZ-MILES, F.; COSTA, F. G.; TOSCANO-GADEA, C.; MIGNONE, A. 2005. Ecology and Behaviour of the ‘Road Tarantulas’ Eupalaestrus weijenberghi and Acanthoscurria suina (Araneae, Theraphosidae) from Uruguay. *Journal of Natural History*, 39(6), p.483-498.

PÉREZ-MILES, F.; LUCAS, S. M.; SILVA JR., P. I.; BERTANI, R. 1996. Systematic Revision and Cladistic Analysis of Theraphosinae (Araneae: Theraphosidae). *Mygalomorph*, 1, p.33-68.

PLATNICK, N. I. The World Spider Catalog, Version 9.0. Counts. Disponível em: <<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>>. Acesso em 13 de março 2009.

PLATNICK, N. I.; GERTSCH, W. J. 1976. The Suborders of Spiders: A Cladistic Analysis (Arachnida, Araneae). *American Museum Novitates*, 2607, 1-15.

PLATNICK, N. I.; SHADAB, M. U. 1976. A Revision of the Mygalomorph Spider Genus Neosteniza (Araneae, Actinopodidae). *American Museum Novitates*, 2603, 1-19.

PRENTICE, T. R. 1992. A New Species of North American Tarantula, Aphonopelma paloma (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *The Journal of Arachnology*, 20, p.189-199.

PRENTICE, T. R. 1997. Theraphosidae of the Mojave Desert West and North of the Colorado River (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *The Journal of Arachnology*, 25, p.137-176.

PROCTOR, H.C. 1996. Behavioral Characters and Homoplasy: Perception Versus Practice. In: Sanderson, M. J.; Hufford, L. (Eds.), *Homoplasy: The Recurrence of Similarity in Evolution*, Academic Press. p. 131-149.

QUADROS, A. H. 2002. *Filogenia da Família Cathartidae (Aves) Baseada em Comportamentos de Autolimpeza*. Tese (Mestrado Em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

QUADROS, A. H. 2008. *Filogenia de falconiformes (Aves) Baseada em Comportamento de Autolimpeza*. Tese (Doutorado Em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

QUIRICI, V.; COSTA, F. G. 2005. Seismic communication during courtship in two burrowing tarantula spiders: an experimental study on Eupalaestrus weijenberghi and Acanthoscurria suina. *The Journal of Arachnology*, 33, p.159-166.

RAVEN, R. J. 1981. Preliminary Observations on the Mating Behaviour of the Australian Mygalomorph Spider Australothele jamiesoni (Dipluridae, Araneae, Arachnida). *Memoirs of the Queensland Museum*, 25(2), p.471-474.

RAVEN, R. J. 1985. The Spider Infraorder Mygalomorphae (Araneae): Cladistics and Systematics. *Bulletin of the American Museum Of Natural History*, New York, 182, p.1-180.

RAVEN, R. J. 1986. A Revision of the Spider Genus Sason Simon (Sasoninae, Barychelidae, Mygalomorphae) and its Historical Biogeography. *The Journal of Arachnology*, 14, p.47-70.

RAVEN, R. J. 1988. A Revision of the Mygalomorph Spider Genus Idioctis (Araneae, Barychelidae). *American Museum Novitates*, 2929, p.1-14.

RAVEN, R. J. 1990. A Revision of the Australian Spider Genus Trittame Koch (Mygalomorphae: Barychelidae) and a New Related Genus. *Invertebrate Taxonomy*, 4, p.21-54.

RAVEN, R. J. 1994. Mygalomorph Spiders of the Barychelidae in Australia and the Western Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum*, 35(2), p.291-706.

RAVEN, R. J.; CHURCHILL, T. B. 1989. A New Species of Migas (Araneae, Migidae), with Notes on Heteromigas in Tasmania. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(1), p.5-8.

RAVEN, R. J.; CHURCHILL, T. B. 1991. A Revision of the Mygalomorph Spider genus Encyocrypta Simon in New Caledonia (Araneae Barychelidae). In: CHAZEAU, J. & TILLIER, S. (Eds). *Zoologica Caledonica*, Volume 2, Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. (A), 149, p.31-86.

RAVEN, R. J.; SCHWENDINGER, P. J. 1989. On a New Phyxioschema (Araneae, Mygalomorphae, Dipluridae) from Thailand and its Biology. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(2), p.55-60.

REZÁC, M.; REZÁCOVÁ, V.; PEKÁR, S. 2007. The Distribution of Purse-Web Atypus Spiders (Araneae: Mygalomorphae) in central Europa is constrained by Microclimatic Continentality and Soil Compactness. *Journal of Biogeography*, 34, p.1016-1027.

ROBILLARD, T., LEGENDER, F., DESUTTER-GRANDCOLAS, L, GRANDCOLAS, P. 2006. Phylogenetic Analysis and Alignment of Behavioral Sequences by Direct Optimization. *Cladistics*, 22, p.602-633.

SCHWENDINGER, P. 1991. Two New Trap-door Spiders from Thailand (Araneae, Mygalomorphae, Idiopidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(8), p.233-240.

SCHWENDINGER, P. J. 1989. On the Genus Atypus (Araneae: Atypidae) in Northern Thailand. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(3), p.89-96.

SCHWENDINGER, P. J. 1990. A Synopsis of the Genus Atypus (Araneae, Atypidae). *Zoologica scripta*, v19(n3), p.353-366.

SCHWENDINGER, P. J. 2003. Two New Species of the Arboreal Trapdoor Spider Genus Sason (Araneae: Barychelidae) From Southeast Asia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 51(2), p.197-207.

SEDGWICK, W. C.; SCHWENDINGER, P. J. 1990. On a New Cave-Dwelling Liphistius from Thailand (Araneae: Liphistiidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(4), p.109-112.

SIMON, E. 1982. *Histoire Naturelle des Araignées*. Deuxième Édition, Tome Premier. Paris, Librairie Encyclopédique de Roret.

SNAZELL, R. ALLISON, R. 1989. The Genus Macrothele Ausserer (Araneae, Hexathelidae) in Europe. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8(3), p.65-72.

STRADLING, D. J. 1978. The Growth and Maturation of the “Tarantula”, Avicularia avicularia L. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 62, p.291-303.

STRADLING, D. J. 1994. Distribution and Behavioral Ecology of an Arboreal ‘Tarantula’ Spider in Trinidad. *Biotropica*, 26(1), p.84-97.

STUART, A. E.; CURRIE, D. C. 2001. Using Caddisfly (Trichoptera) Case-Building Behaviour in Higher Level Phylogeny Reconstruction. *Canadian Journal of Zoology*, v.79, p.1842-1854.

STUART, A. E.; CURRIE, D. C. 2002. Behaviour is not Reliably Inferred from End-Product Structure in Caddisflies. *Ethology*, 108, p.837-856.

STUART, A. E.; HUNTER, F. F. 1998. End-Products of Behaviour Versus Behavioural Characters: A Phylogenetic Investigation of Pupal Cocoon Construction and Form in Some North American Black Flies (Diptera: Simuliidae). *Systematic Entomology*, 23, p.387-398.

SUSTARE, D. 1978. Systems Diagrams. In: Colgan, P. W. *Quantitative Ethology*. Wiley, N. Y.,

VOLLRATH, F.; SELDEN, P. 2007. The Role of Behavior in the Evolution of Spiders, Silks, and Webs. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38, p.819-846.

WENZEL, J. W. 1992. Behavioral Homology and Phylogeny. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23, p.361-381.

YÁÑEZ, M.; FLOATER, G. 2000. Spatial Distribution and Habitat Preference of the Endangered Tarantula, Brachypelma klaasi (Araneae: Theraphosidae) in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 9, p.795-810.

YÁÑEZ, M.; LOCHT, A.; MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. 1999. Courtship and Mating Behavior of Brachypelma klaasi (Araneae, Theraphosidae). *The Journal of Arachnology*, 27, p.165-170.

ANEXOS

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
Root	0	0	0	x	0	2	0	0	2	1	0	0	x	x	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Atypidae	0	0	0	3	0	0	1	0	0	1	1	0	x	x	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Antrod + Atypoides	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aliatypus	0	0	0	3	0	0	x	0	0	0	1	0	0	x	0	0	0	0	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Mecicobothriidae	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	1	0	1	x	0	0	0	1	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Scotinoecus	0	0	0	4	0	0	0	1	x	x	x	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	1	0	0	0	
Hexathele	0	0	0	0	0	1	0	x	x	x	1	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	1	0	0	0	
Porrhothele	0	0	0	4	0	1	0	1	0	0	x	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	x	0	0	0	
Atrax	0	0	0	0	0	1	0	1	x	x	x	1	x	0	0	0	1	x	x	x	1	0	0	0	0	2	0	0	0	
Ischnothele	0	0	0	4	0	0	0	1	2	0	1	0	1	x	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	3	0	0	0	
Chilehexops	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	1	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Euagrus	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	1	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	2	0	0	0	
Diplura	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	x	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	3	0	0	0	
Neodiplothele	1	1	0	2	0	1	0	0	x	x	x	0	1	1	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Barychelidae	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	4	0	0	0	
Ischnocolus	0	1	1	2	0	1	0	0	x	x	x	0	1	x	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	
Theraphosinae	0	1	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	x	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	4	0	0	
Melloina	0	1	1	2	0	1	0	0	x	x	x	0	1	1	0	0	0	1	x	x	1	1	0	0	0	1	4	0	0	
Paratropidinae	0	0	0	2	0	1	0	0	2	2	1	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	1	0	0	0	1	0	0	0	
Ixamatus	0	0	0	0	0	1	0	0	x	x	x	0	1	1	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	3	0	0	0	
Xenonemesia	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	x	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Micromyiale	0	0	0	x	0	1	0	0	x	x	x	0	1	x	0	0	x	1	x	x	2	0	0	0	0	3	0	0	0	
Microstigmata	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	x	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	3	0	0	0	
Pseudonemesia	0	0	0	0	0	1	0	0	x	x	x	0	1	x	0	0	0	1	x	x	2	0	0	0	0	0	3	0	0	
N. gen., Ecuador	0	0	0	0	0	2	0	0	x	x	x	0	1	x	0	x	0	1	x	x	1	0	0	0	0	0	3	0	0	
N. gen., Mexico	0	0	0	0	0	1	0	0	x	x	x	0	1	x	0	x	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	3	0	0	
Nemesia	x	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	x	1	0	0	0	0	3	0	0	
Stenoterommata	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	3	0	0	
Acanthogonatus	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	x	0	0	
Rhytidicolus	x	0	0	1	1	1	1	0	2	0	x	1	1	1	0	0	0	1	x	x	x	0	0	0	0	0	x	0	0	
Bolostromus	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	x	1	1	1	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	3	0	0	0	
Fufius	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	x	1	1	1	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	3	0	0	0	
Cyrtuchenius	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	0	0	0	
Myrmekiphila	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	x	x	1	0	0	0	0	0	0	0	
Heteromigas	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	0	x	1	0	1	1	x	x	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
Calathotarsus	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	0	x	1	0	1	1	x	x	1	0	0	0	0	3	1	1	1	
Actinopus	0	0	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	x	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Plesiolena	0	0	0	4	1	1	1	0	x	x	x	1	0	x	1	0	0	1	x	x	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Idiops	0	0	0	1	0	1	1	0	2	x	0	0	x	0	0	1	0	1	x	x	1	0	0	0	0	5	0	1	0	
Neosteniza	0	0	0	1	0	1	1	0	2	0	1	0	x	1	1	1	x	x	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0		
Misgolas	0	0	0	0	1	1	0	2	x	x	0	0	0	0	1	1	1	x	x	1	0	0	0	0	5	0	0	0		
Ummidia	0	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	0	0	x	0	0	0	1	0	x	1	0	0	0	0	0	0	0	0	

Anexo 01. Matriz de caracteres morfológicos apresentada por Goloboff (1993).

Táxon		Caracteres							
Família	Espécie	Buraco	Refúgio	Lençol	Fechamento do Refúgio	Tiras de Seda	Ornamentos	Local dos Ornamentos	Rastelo
LIPHISTIIDAE	<i>Hepthatela abca</i>	1	1	0	1	0	1	1	0
	<i>Hepthatela cucphuongensis</i>	1	1	0	1	0	1	1	0
	<i>Liphistius batuensis</i>	1	1	0	1	1	1	1	0
	<i>Liphistius langkawi</i>	1	1	0	?	1	?	?	0
	<i>Liphistius malayanus</i>	1	1	0	1	1	1	1	0
	<i>Liphistius tham</i>	1	1	0	1	1	1	2	0
	<i>Liphistius tioman</i>	1	1	0	?	1	?	?	0
ACTINOPODIDAE	<i>Actinopus spp.</i>	1	1	0	1	0	?	?	1
	<i>Missulena spp.</i>	1	1	0	1	1	?	?	1
	<i>Plesiolenia bonneti</i>	1	1	0	1	0	?	?	1
ANTRODIAETIDAE	<i>Aliatypus spp.</i>	1	1	0	1	1	1	1	1
	<i>Antrodiaetus gertschi</i>	1	1	0	0	0	?	?	1
	<i>Antrodiaetus riversi</i>	1	1	0	0	0	1	1	1
ATYPIDAE	<i>Atypus dorsualis</i>	1	3	0	0	1	1	2	?
	<i>Atypus lannaianus</i>	1	3	0	0	1	1	2	?
	<i>Atypus snetsingeri</i>	1	3	0	0	1	1	2	?
	<i>Atypus suthepicus</i>	1	3	0	0	1	1	2	?
	<i>Callomata simoni</i>	1	1	0	0	0	1	2	1
	<i>Sphodros abboti</i>	1	3	0	0	1	1	2	1
	<i>Sphodros rufipes</i>	1	3	0	0	1	1	2	1
BARYCHELIDAE	<i>Cyphonisisa obesa</i>	1	1	0	1	?	?	?	0
	<i>Idioctis helva</i>	1	1	0	1	?	?	?	1
	<i>Idioctis litorallis</i>	1	1	0	1	?	?	?	1
	<i>Paracenobiopelma gerecormophilum</i>	0	1	0	1	0	?	?	0
	<i>Pisenor notius</i>	1	1	0	1	?	1	1	0
	<i>Sason colemani</i>	0	1	0	1	?	1	2	0
	<i>Sason hirsutum</i>	0	1	0	1	0	1	2	0
	<i>Sason sundaicum</i>	0	1	0	1	0	1	2	0
	<i>Seqocrypta jakara</i>	1	1	0	1	?	?	?	?
CTENIZIDAE	<i>Conothele arboricola</i>	0	1	0	1	0	1	2	1
	<i>Stasimopus mandelai</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Stasimopus schreineri</i>	1	1	0	0	0	1	1	1
	<i>Ummidia sp.</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
CYRTAUCHENIIDAE	<i>Cyrtachenius spp.</i>	1	1	0	0,1	0,1	0,1	1	1
DIPLURIDAE	<i>Diplura sp.</i>	0	2	1	?	?	?	?	0
	<i>Euagrus spp.</i>	0	2	1	0	?	?	?	0
	<i>Ischnothelie caudata</i>	0	2	1	0	0	0	0	0
	<i>Ischnothelie digitata</i>	0,1	2	1	0	0	0	0	0
	<i>Ischnothelie longicauda</i>	0,1	2	1	0	0	0	0	0

Anexo 03. Matriz utilizada para otimização dos caracteres de teias.

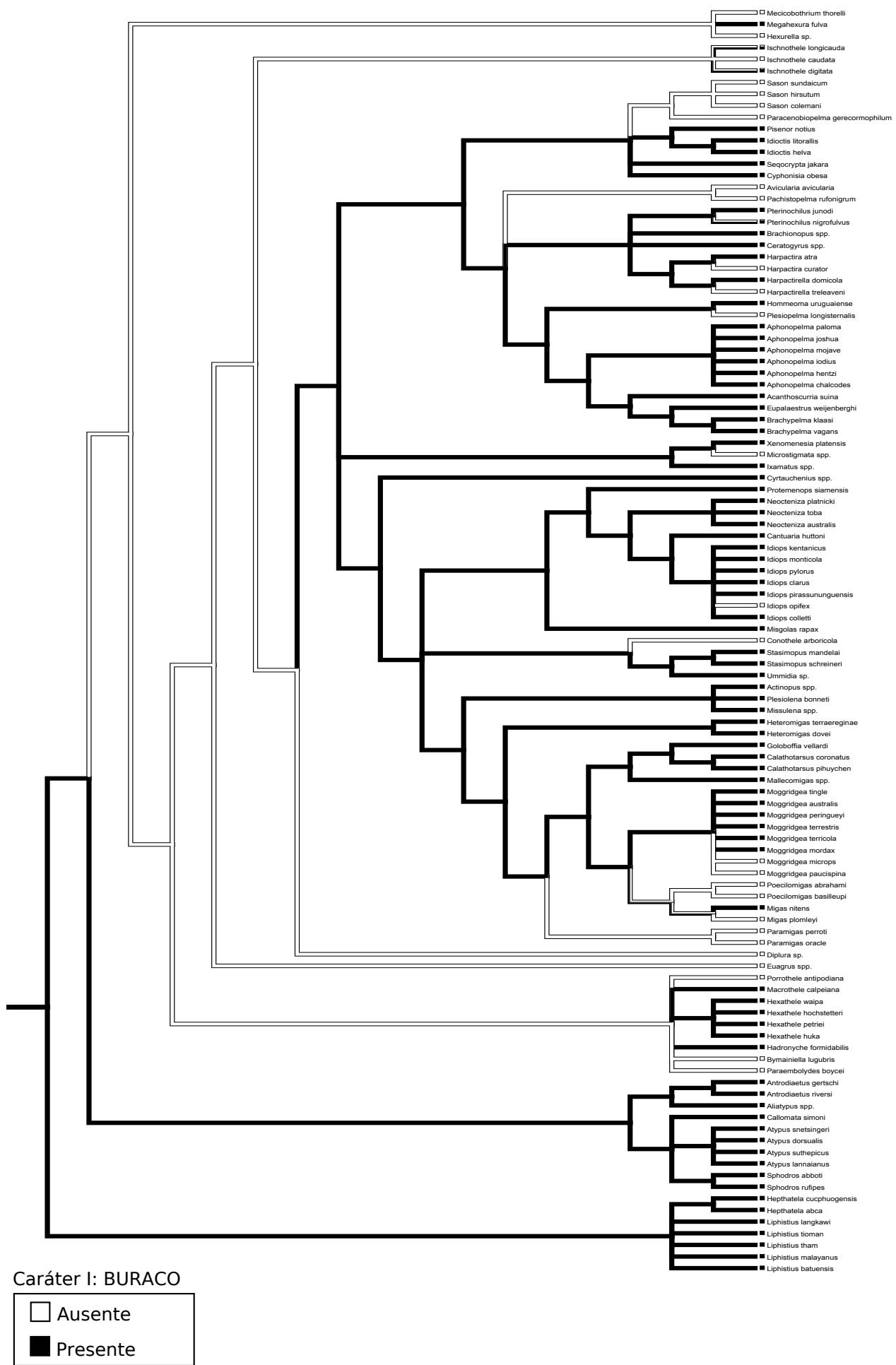
Táxon		Caracteres							
Família	Espécie	Buraco	Refúgio	Lençol	Fechamento do Refúgio	Tiras de Seda	Ornamentos	Local dos Ornamentos	Rastelo
HEXATHELIDAE	<i>Bymainiella lugubris</i>	0	2	1	?	?	?	?	0
	<i>Hadroneche formidabilis</i>	1	1,2	1	?	?	?	?	?
	<i>Hexathele hochstetteri</i>	1	1	?	?	1	?	?	0
	<i>Hexathele huka</i>	1	1	?	?	1	?	?	0
	<i>Hexathele petriei</i>	1	1	1	?	?	?	?	0
	<i>Hexathele waipa</i>	1	1	?	?	?	?	?	0
	<i>Macrothele calpeiana</i>	1	1	0	0	1	?	?	0
	<i>Paraembolydes boycei</i>	0	2	?	?	?	?	?	?
	<i>Porrothele antipodiana</i>	0	2	1	0	0	?	?	?
IDIOPIDAE	<i>Cantuaria huttoni</i>	1	1	0	0	0	?	?	?
	<i>Idiops clarus</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Idiops colletti</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Idiops kentanicus</i>	1	1	0	1	0	?	?	1
	<i>Idiops monticola</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Idiops opifex</i>	0	1	0	1	0	1	2	1
	<i>Idiops pirassununguensis</i>	1	1	0	2	?	?	?	1
	<i>Idiops pylorus</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Misgolas rapax</i>	1	1	0	2	0	1	1	1
	<i>Neosteniza australis</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Neosteniza platnicki</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Neosteniza toba</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
	<i>Protemenops siamensis</i>	1	1	0	1	0	1	1	1
MECICOBOTHRIIDAE	<i>Hexurella</i> sp.	0	2	1	?	?	?	?	0
	<i>Mecicobothrium thorelli</i>	0	2	1	0	?	?	?	0
	<i>Megahexura fulva</i>	1	2	1	?	?	?	?	0
MICROSTIGMATIDAE	<i>Microstigmata</i> spp.	0	0	0	x	x	x	x	0
	<i>Xenonemesia platensis</i>	1	1	0	2	0	1	1	0

Anexo 03. Matriz utilizada para otimização dos caracteres de teias.

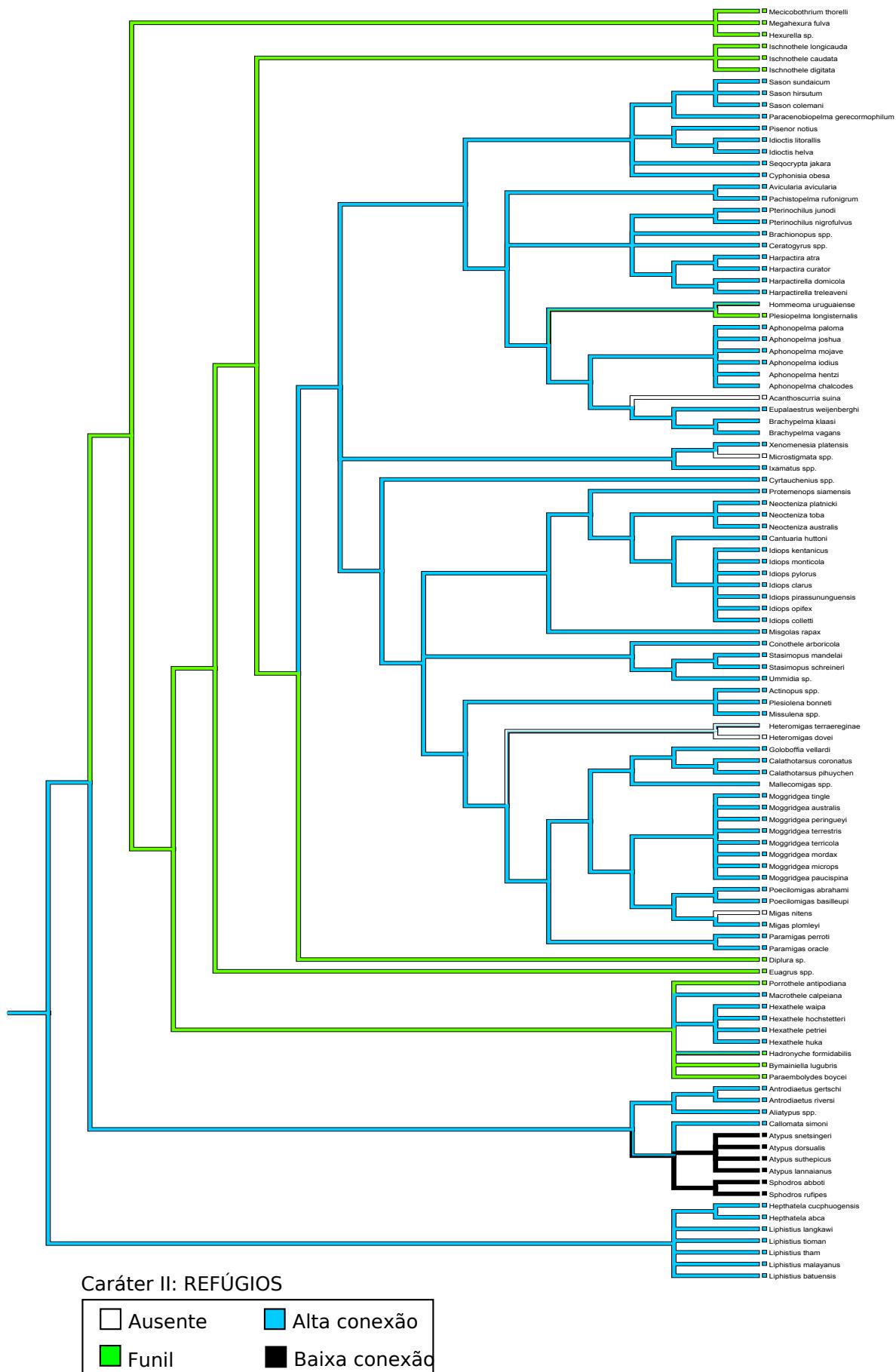
Táxon		Caracteres							
Família	Espécie	Buraco	Refúgio	Lençol	Fechamento do Refúgio	Tiras de Seda	Ornamentos	Local dos Ornamentos	Rastelo
MIGIDAE	<i>Calathotarsus coronatus</i>	1	1	0	1	?	?	?	0
	<i>Calathotarsus pihuychen</i>	1	1	0	1	?	?	?	0
	<i>Goloboffia vellardi</i>	1	1	0	1	0	?	?	0
	<i>Heteromigas dovei</i>	1	0	0	1	?	1	1	0
	<i>Heteromigas terraereginae</i>	1	?	0	1	?	1	1	0
	<i>Mallecomigas</i> spp.	1	?	0	0	?	?	?	0
	<i>Migas nitens</i>	1	0	0	1	?	1	1	0
	<i>Migas plomleyi</i>	0	1	0	1	?	1	1,2	0
	<i>Moggridgea australis</i>	1	1	0	1	0	1	1	0
	<i>Moggridgea microps</i>	0	1	0	1	?	1	1,2	0
	<i>Moggridgea mordax</i>	1	1	0	1	?	1	1	0
	<i>Moggridgea paucispina</i>	0	1	0	1	?	?	?	0
	<i>Moggridgea peringueyi</i>	1	1	0	?	?	?	?	0
	<i>Moggridgea terrestris</i>	1	1	0	?	?	?	?	0
	<i>Moggridgea terricola</i>	1	1	0	?	?	?	?	0
	<i>Moggridgea tingle</i>	1	1	0	?	?	1	2	0
	<i>Paramigas oracle</i>	0	1	0	1	?	1	1,2	0
	<i>Paramigas perroti</i>	0	1	0	1	?	1	1,2	0
	<i>Poecilomigas abrahami</i>	0	1	0	1	?	1	1,2	0
	<i>Poecilomigas basilleupi</i>	0	1	0	1	0	1	2	0
NEMESIIDAE	<i>Ixamatus</i> spp.	1	1	?	?	?	?	?	?
THERAPHOSIDAE	<i>Acanthoscurria suina</i>	1	0	0	2	0	1	1	0
	<i>Aphonopelma chalcoodes</i>	1	?	?	0	?	?	?	0
	<i>Aphonopelma hentzi</i>	1	?	?	?	?	?	?	0
	<i>Aphonopelma iodius</i>	1	1	0	2	1	1	1	0
	<i>Aphonopelma joshua</i>	1	1	0	2	0	1	1	0
	<i>Aphonopelma mojave</i>	1	1	0	2	0	1	1	0
	<i>Aphonopelma paloma</i>	1	1	0	2	0	1	1	0
	<i>Avicularia avicularia</i>	0	1	?	?	?	1	2	0
	<i>Brachionopus</i> spp.	1	1	0	2	?	?	?	0
	<i>Brachypelma klaasi</i>	1	?	0	?	1	?	?	0
	<i>Brachypelma vagans</i>	1	?	0	?	?	?	?	0
	<i>Ceratogyrus</i> spp.	1	1	0	0	?	?	?	0
	<i>Eupalaestrus weijenberghi</i>	1	1	0	2	0	1	1	0
	<i>Harpactira atra</i>	1	1	0	?	?	?	?	0
	<i>Harpactira curator</i>	0	1	0	?	?	?	?	0
	<i>Harpactirella domicola</i>	1	1	0	1	0	1	1	0
	<i>Harpactirella treleaveni</i>	0	1	0	?	?	?	?	0
	<i>Hommeoma uruguaiense</i>	1	?	?	?	?	?	?	0
	<i>Pachistopelma rufonigrum</i>	0	1	0	0	0	0	?	0
	<i>Plesiopelma longisternalis</i>	0	2	?	?	?	?	?	0
	<i>Pterinochilus junodi</i>	1	1	0	0	?	?	?	0
	<i>Pterinochilus nigrofulvus</i>	0.1	1	0	1	0	?	?	0

Anexo 03. Matriz utilizada para otimização dos caracteres de teias.

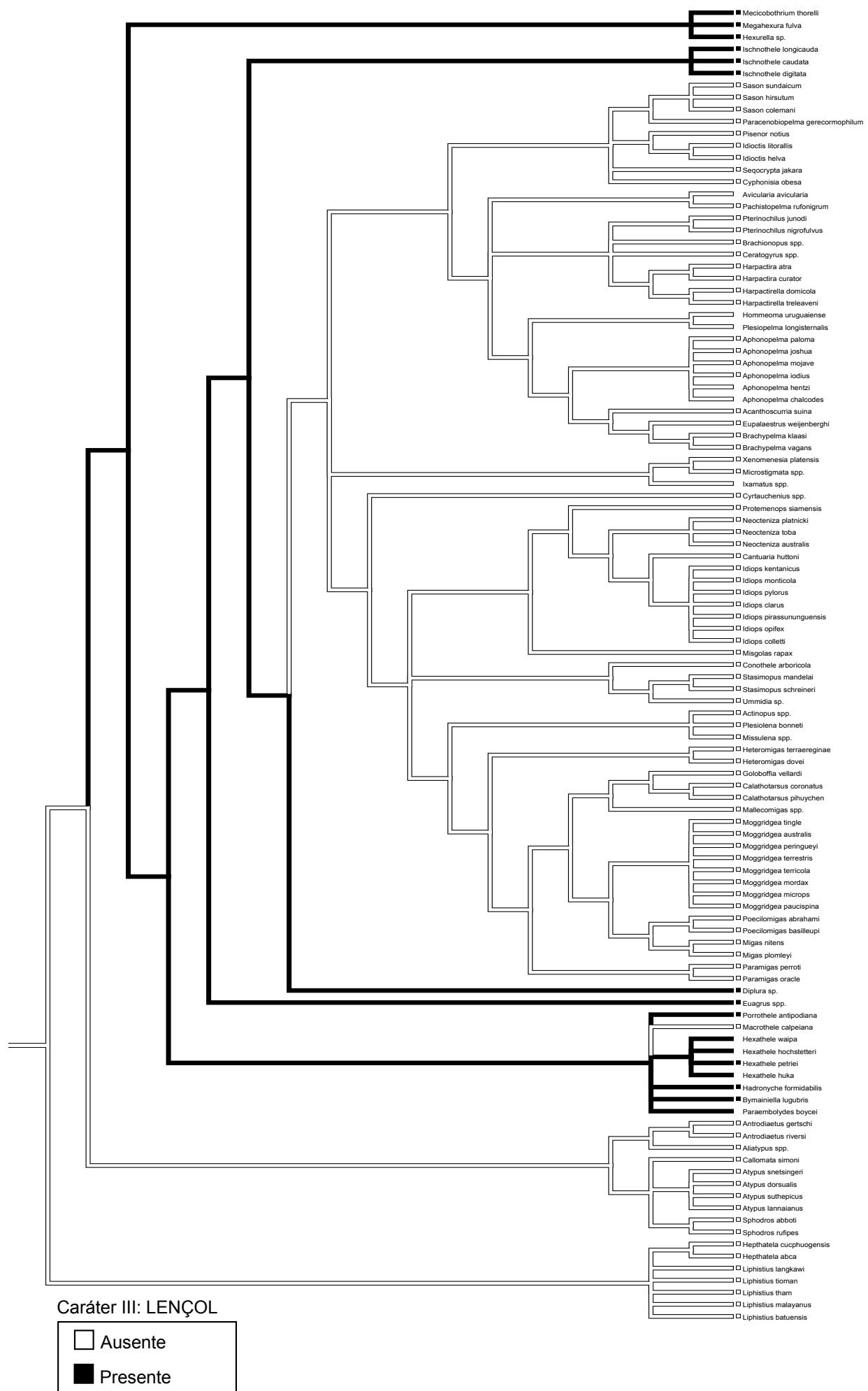
Anexo 04. - Otimização do caráter BURACO.



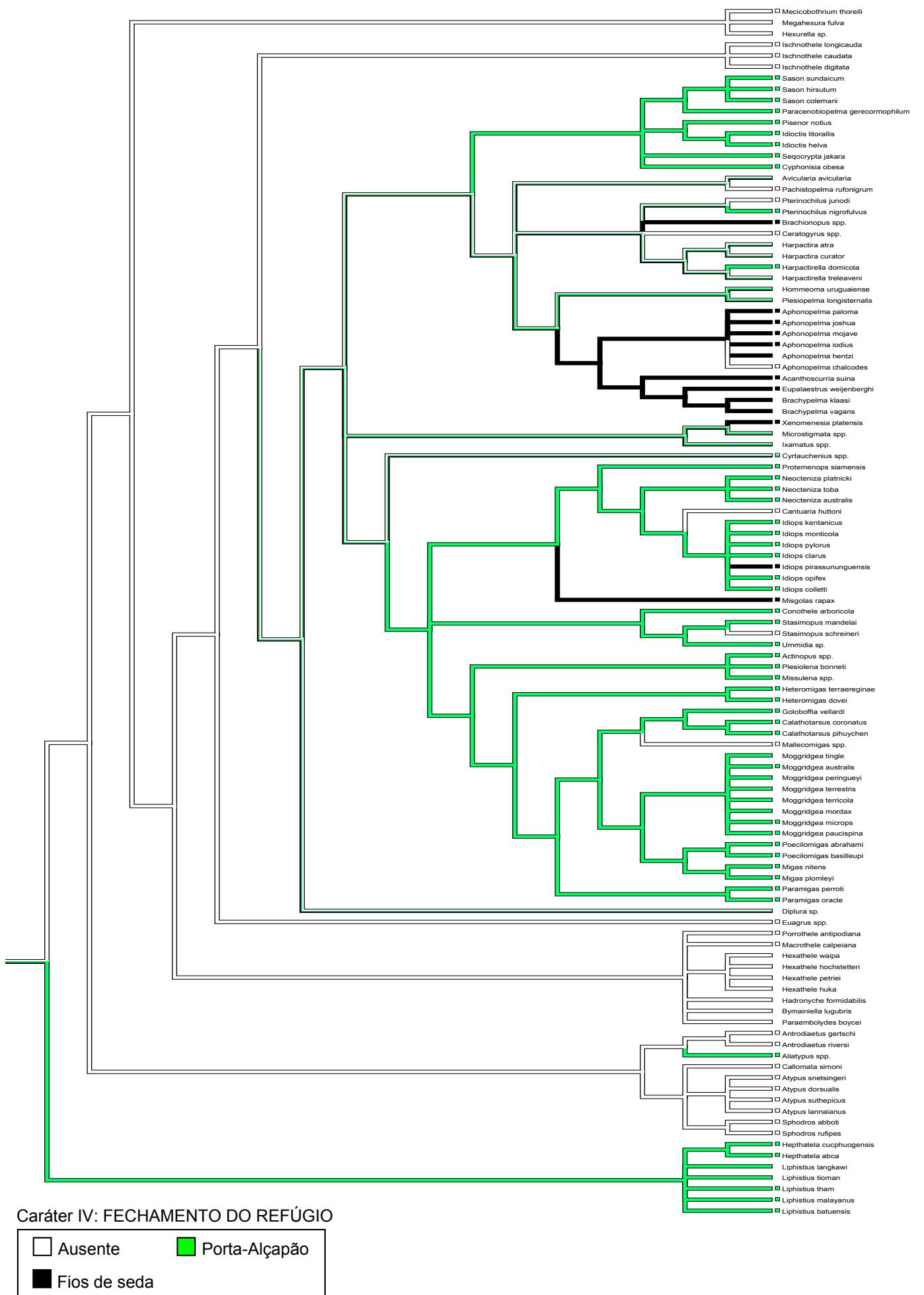
Anexo 05 - Otimização do caráter REFÚGIOS.



Anexo 06. - Otimização do caráter LENÇOL.



Anexo 07. - Otimização do caráter FECHAMENTO DO REFÚGIO.



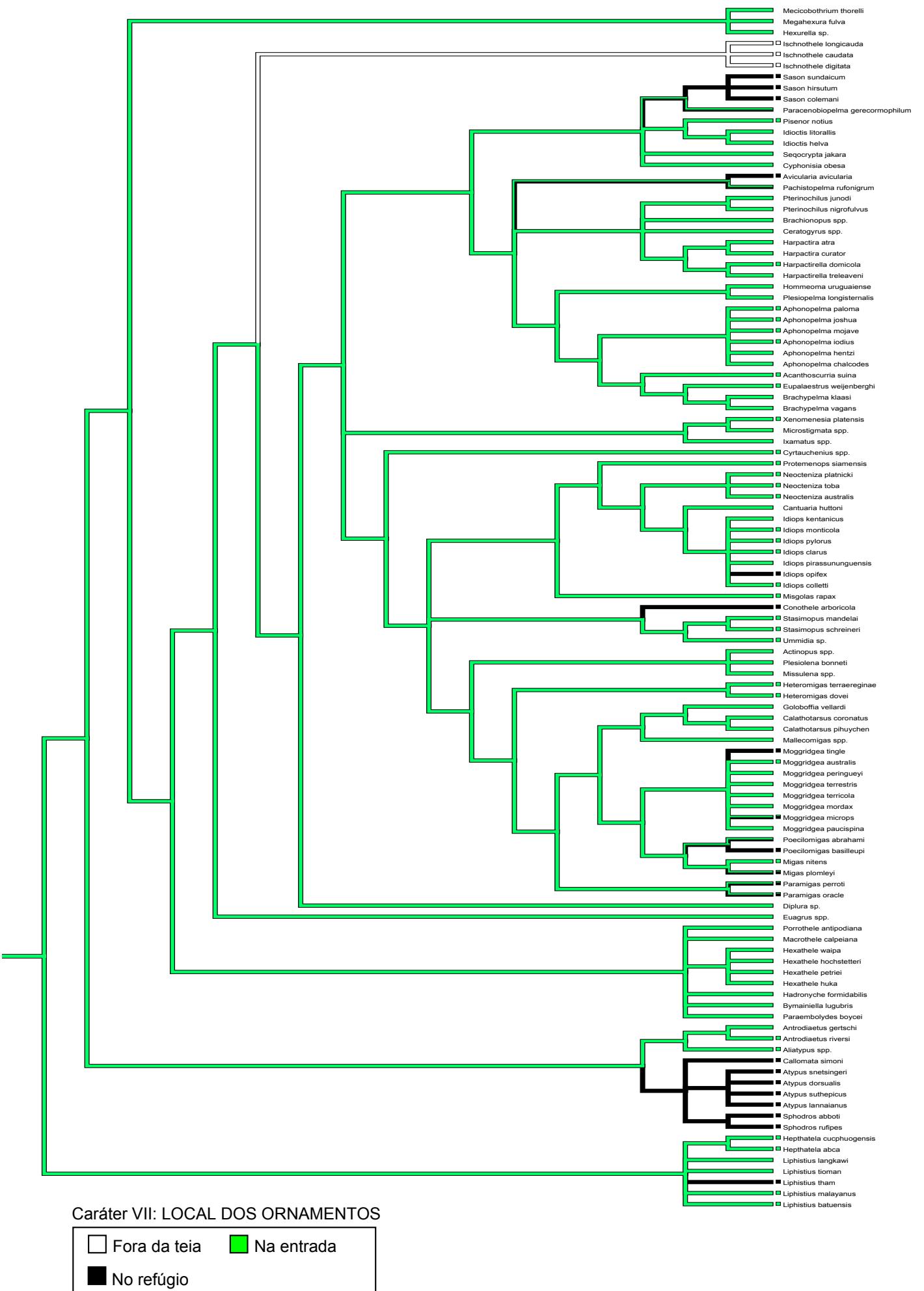
Anexo 08 - Otimização do caráter TIRAS DE SEDA.



Anexo 09 - Otimização do caráter ORNAMENTOS.



Anexo 10 - Otimização do caráter LOCAL DOS ORNAMENTOS.



Anexo 11 - Otimização do caráter RASTELO.

