Júlio do Monte Gonzalez de Segovia

Consistência comportamental, diferenças
sexuais e relacionadas ao período do dia
nas defesas do opilião *Mischonyx*
cuspidatus

Behavioral consistency, sexual and
day/night differences in defenses of the
harvestman *Mischonyx cuspidatus*

São Paulo

2018

Júlio do Monte Gonzalez de Segovia

Consistência comportamental, diferenças
sexuais e relacionadas ao período do dia
nas defesas do opilião *Mischonyx*
cuspidatus

Behavioral consistency, sexual and
day/night differences in defenses of the
harvestman *Mischonyx cuspidatus*

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Zoologia, na Área de
Ciências Biológicas.

Orientador(a): Rodrigo H. Willemart

São Paulo

2018

Ficha Catalográfica

Segovia, Júlio M. G.

Consistência comportamental,
diferenças sexuais e relacionadas ao
período do dia nas defesas do opilião
Mischonyx cuspidatus

x+ 64 páginas.

Tese (Doutorado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. Arachnida 2. Comportamento animal
3. Dimorfismo sexual 4. Opiliones
I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Orientador(a)

Agradecimentos

Quero agradecer à minha mãe, por ter me criado, por todo o suporte que me deu e continua me dando ao longo de todos estes anos. Por me ensinar o valor do trabalho e da honestidade, através de exemplos. Por ter me conduzido nas diversas situações difíceis da vida com muito amor.

Ao meu orientador, Rodrigo Willemart, por toda a atenção que me dedicou ao longo destes 7 anos em que faço parte do seu laboratório. Por tudo que me ensinou em termos de pesquisa, Ciência, mundo acadêmico e vida. Também pelo que tentou me passar, mas que ainda não aprendi. Por ter sido um orientador muito disponível, com o qual eu sempre pude conversar. Pelo suporte que me deu em momentos bastante críticos. Meus sinceros agradecimentos!

Meus agradecimentos aos membros do LESCA, desde a antiga geração, com os quais convivi muito pouco, como Elene e Gilson, até aos que fui contemporâneo por mais tempo como Gabriel Murayama, Guilherme Gainett, Guilherme Pagoti, Nathalia Fernandes, Norton Silva e Thaiany Miranda, por tudo que aprendi na convivência com vocês. Gostaria de agradecer especialmente o Guilherme Pagoti e o Guilherme Gainett, por terem me dado uma força para entender como funcionava a prova de Zoo. Também ao Gabriel Murayama pela ajuda na coleta de dados.

À comissão e estudantes que participaram do CVZOO 2016, foi uma experiência importante fazer parte do evento. Perceber que tem alguém interessado no que falamos ajuda a dar mais significado ao nosso relacionamento íntimo e, majoritariamente solitário com os “papers”.

Às pessoas que não participaram diretamente do produto final da minha tese (pelas razões que explicarei adiante). Mas que fizeram parte do processo. Todo o pessoal do Parque Estadual de Ilhabela: Agnaldo, Betinho, Bicudo, Ivomar, Marcos, Pernambuco e Esmérida, pelo variado tipo de ajudas durante o trabalho de campo. O clima descontraído ajudou a tornar o trabalho mais leve. Ao Gabriel Murayama, João Fadil e Lúcia Neco, também pela ajuda em campo. À Andressa por ter ido comigo devolver os animais no campo. Ao Alex Damico, por permitir que ficássemos em sua pousada durante os períodos de coleta. Aos meus colegas, Gui Gainett e Thay, por me darem dicas sobre Microscopia eletrônica de varredura, bem como aos técnicos Enio Matos e Phillip Lenktaitis pela ajuda durante as sessões de MEV.

Aos professores Glauco Machado e Eileen Hebets pela atenção que me deram em conversas importantes e esclarecedoras que tivemos durante o período do Doutorado. Agradeço à professora Lauren Guillette por todo o tempo e atenção que me deu durante a redação do projeto BEPE. Também agradeço a todos os professores dedicados com quem tive a oportunidade de estudar desde a escola até às disciplinas de Pós-graduação.

Aos meus colegas e amigos que leram e deram sugestões em elementos contidos nessa tese, Catalina Zuluaga, Guilherme Gainett, Guilherme Pagoti, Laura Senteno, Nathália Gonçalves e Rafael Moura. Ao técnico Lucas Beltrami, pelo suporte nas tarefas de laboratório.

Agradeço à minha namorada Lena, pelos momentos especiais que compartilhamos e iremos compartilhar. Por ter trazido cor à minha vida em um período bem difícil.

Gostaria de agradecer antecipadamente à banca, por terem aceito o meu convite e despendido tempo de suas preciosas vidas lendo o meu trabalho, por se locomoverem até o local da minha defesa e contribuírem com a minha formação.

Por fim, agradeço à CAPES e à FAPESP, processo 2014/19191-3, pelo apoio financeiro.

Histórico de falhas e infortúnios

No início de 2014, próximo ao Centro Didático do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, tive uma conversa com o meu orientador, Rodrigo Willemart, contei a ele sobre minha vontade de estudar personalidade animal no Doutorado, ele gostou da ideia. Me senti satisfeito com a escolha uma vez que sob a lente desse tema, poderia estudar diversos aspectos do comportamento. Afinal, a ideia de ter que escolher uma linha de pesquisa na qual eu seguiria toda a vida não me agradava. Como me interessava por diversos aspectos do comportamento, não queria ter que limitar minha criatividade e seguir o que o cenário da academia me impunha. Agora faltava escolher qual seria meu modelo experimental. Influenciado por fotos de uma coleta realizada no meu laboratório e pela necessidade de ter algum diferencial na academia, escolhi os amblipígijs. Neste momento já tinha um tema que estava em alta e estudaria um táxon sub-estudado no Brasil em termos de comportamento. Parecia que tudo daria certo. Mas estava enganado. Sobre esse engano que irei discorrer nos próximos parágrafos.

Inspirado pelos papers de Andrew Sih (University of California) e por trabalhos prévios feitos por Roger Santer e Eileen Hebets, decididi qual seria o meu projeto. No primeiro capítulo eu estudaria aspectos da história natural do Amblipígijs *Charinus asturius*, que habitam Ilhabela- SP. No segundo capítulo eu testaria se existe relação entre atividade e agressividade em *C. asturius* (também conhecidas como síndromes comportamentais). No terceiro capítulo eu investigaria se há diferenças individuais na capacidade cognitiva dos indivíduos de *C. asturius* e, se aqueles indivíduos que possuem uma maior capacidade de aprendizado com uma modalidade sensorial, possuem também uma maior capacidade de aprendizado quando testados com uma modalidade sensorial diferente. Tinha em minha mente que gostaria de me esforçar bastante para escrever esse projeto, já que era uma nova fase da minha vida e agora almejava um degrau mais alto na carreira. Então, em pouco mais de um mês, tive que escrever um projeto sobre um tópico novo (personalidade animal) e um táxon novo (amblipígijs), já que no meu mestrado eu havia estudado interação predador-presa entre aranhas e opiliões. Até esse momento, acredito que meus esforços deram certo, afinal fui aprovado para o programa de Zoologia e o projeto foi aceito para a FAPESP, não sem antes termos de recorrer da decisão inicial,

que destacava a qualidade do projeto, mas dizia que eu perdia na concorrência. Felizmente alguns artigos que havíamos submetido foram aceitos, e consegui a bolsa.

Já matriculado no programa de pós, iniciei as disciplinas, mas não pude iniciar a coleta, tampouco os pilotos, pois ainda tinha que esperar as licenças SISBIO e COTEC. Passados alguns meses, com as licenças já em mãos fui para Ilhabela realizar o meu primeiro campo oficial e verificar a possibilidade de realizar o projeto. Ao chegar no campo, notamos que o projeto de história natural, tal como havia sido planejado seria inviável, visto que mesmo durante à noite não conseguíamos encontrar os amblipígijs. Portanto, acompanhar aspectos como deslocamento de machos e fêmeas e observações naturalísticas não seria mais possível.

A próxima etapa seria então estudar as diferenças individuais no aprendizado de *C. asturius*. E, por volta do segundo ano de Doutorado começou minha saga. Inicialmente tentamos utilizar uma arena semelhante à utilizada pelo Roger Santer em um trabalho semelhante com amblipígijs. Esta, era basicamente uma arena circular, com dois buracos na região do solo (ambos com abrigos). Ambos os abrigos eram circundados por uma textura diferente, que eram lixas com grânulos de diferentes tamanhos. Um dos abrigos era fechado com uma rede preta. O outro aberto. Para induzir os indivíduos a entrarem no abrigo o experimentador ligava uma luz, visto que amblipígijs tendem a ter fototaxia negativa. Os indivíduos então, passaram por sucessivos testes e assim, começaram a encontrar o abrigo mais rápido com o passar do tempo, provavelmente por associarem a textura da lixa com a entrada do abrigo (por exemplo, a lixa mais grosseira seria associada ao abrigo não obstruído).

Até este momento tudo parecia funcionar, começamos os nossos pilotos e notamos que as coisas não funcionaram como planejado. Boa parte dos indivíduos escalavam pelas paredes laterais da arena, e circundavam-na sucessivamente durante o período do teste. Alguns simplesmente ficavam de cabeça para baixo, esse comportamento era ainda mais preocupante, uma vez que se mantinham de cabeça para baixo, a luminosidade que deveria servir de estímulo negativo parecia não os incomodar, possivelmente por não estar incidindo diretamente sobre os olhos dos animais. Muitos deles simplesmente paravam de ponta cabeça por todo o tempo do teste. Consequentemente, também não encontravam seus abrigos.

Tentamos então adequar o método e colocar os abrigos nas laterais das arenas, pois deste modo os indivíduos os encontrariam mais facilmente. Para evitar que

subissem no vidro, decidimos colocar vaselina na região mais alta das laterais do pote. E isto pareceu funcionar. Mas, os amblipígijs ainda não entravam no abrigo. Percebi que poderia ser o tamanho da abertura do abrigo. Iniciei uma nova bateria de pilotos com abrigos maiores. A partir daí os amblipígijs começaram a entrar nos abrigos. Esses resultados me deixaram contente, pois parecia que os métodos funcionariam. Resolvi então começar os experimentos de fato. Durante o período experimental, percebi que a ideia da vaselina não era tão boa assim, já que durante a manipulação diária dos testes notei que os indivíduos se sujavam. Como estratégia pensei em retirar esses indivíduos da amostra e continuar o experimento. Assim perderia apenas parte do N amostral. E assim prossegui com o experimento. Mais adiante, em 22 ou 23 de dezembro, não me recordo exatamente a data, estava coletando dados durante a madrugada e uma chuva tempestuosa começou. Em alguns instantes, o fornecimento de energia foi interrompido em nosso laboratório na EACH. Eu fiquei muito frustrado, mas ainda contando com a possibilidade de que o fornecimento seria restabelecido. Mas não foi o que aconteceu. E, por se tratar de um experimento de aprendizado, perdi todos os dados já coletados e não pude mais utilizar os mesmos indivíduos, que nesse momento já eram escassos, devido a tantas etapas de pilotos. Portanto, foi necessária mais uma viagem à Ilhabela e nova coleta.

Aproveitamos a necessidade de nova coleta, redesenhamos uma etapa de história natural, e desenvolvemos um estudo de campo mais modesto, investigando o uso de habitat por *C. asturius*. Esta etapa gerou o artigo “On the habitat use of the Neotropical whip spider *C. asturius* (Arachnida: Amblypygi)” que não figurará nessa tese, pelas razões que explicarei adiante. De volta ao laboratório, reiniciei uma nova bateria de testes de aprendizado. A etapa transcorreu como esperado, mas, ao analisar os dados, vimos que o número de indivíduos que entrou nos abrigos foi insignificante e não teríamos como utilizar os dados desta etapa. Neste momento, boa parte do tempo do Doutorado já havia passado. E depois de dias e dias perdidos com pilotos, experimentos e a parte logística, como cortar lixas, confeccionar arenas, percebi que não teria resultados viáveis. Nesse momento pensei que não queria mais fazer experimentos de aprendizado. Passei então para a próxima etapa.

Realizei então experimentos testando se a agressividade dos amblipígijs *C. asturius* era consistente em diferentes estados fisiológicos (tempo em jejum) e se a agressividade dos indivíduos era consistente em relação à uma presa única, e presas

múltiplas. Tudo ocorreu como esperado, mas após a análise dos dados percebi que poderia ter um problema metodológico e abandonei esses dados.

Mais adiante, mudei de ideia e resolvi continuar estudando aprendizado. Afinal, já havia investido bastante tempo em leitura sobre o link entre personalidade e aprendizado, bem como escrito um projeto BEPE sobre o tema, com a colaboração da professora Lauren Guillet (que infelizmente não foi aceito sob a justificativa de que ela não trabalhava com o mesmo táxon que eu). Tentei mais uma vez realizar um capítulo de aprendizado, agora utilizando os opiliões, uma espécie de porto seguro, uma vez que havia trabalhado com o grupo no Mestrado, além de ter absorvido muita informação sobre eles, devido ao ambiente do meu laboratório. Minha ideia aqui era testar uma hipótese proposta por Sih & Del Giudice (2012), de que os indivíduos que aprendem mais rápido tarefas que exigem exploração do ambiente tendem a aprender de maneira mais fixa e são menos eficientes em atualizar as informações já armazenadas. Utilizamos um “setup” experimental já usado por um ex-colega de laboratório, e a mesma espécie em que tinham demonstrado evidências de aprendizado associativo como modelo experimental. Deste modo acreditei que valeria a pena investir nesta etapa, já que era a mesma espécie um método muito similar, apenas adicionando uma etapa para responder uma nova pergunta. Entrei em contato com o colega que coletou os dados desse trabalho para sanar algumas dúvidas sobre os métodos que ele utilizou, assim evitaria qualquer problema que poderiam ser decorrentes de diferenças sutis nos métodos. Posteriormente iniciei os experimentos. Nesta etapa testamos se os indivíduos que aprendem mais rápido e cometem menos erros em uma tarefa de aprendizado associativo são também aqueles que demoram mais para aprender em uma tarefa de aprendizado reverso (após reverter os estímulos, ou seja, o estímulo que era associado ao abrigo aberto, se torna associado ao abrigo fechado e vice-versa). Como resultados, esperávamos uma curva em que, ao longo dos testes, o tempo para entrar no abrigo fosse diminuindo, até o dia da inversão de estímulos. Após essa inversão, o tempo para entrar nos abrigos tenderia a subir (visto que os estímulos estavam agora trocados) e voltar a diminuir ao longo dos dias. Ao contrário do esperado, não encontramos esse padrão. O tempo diminuiu como esperado, mas, não aumentou após a troca de estímulos. Assim, as análises de aprendizado VS aprendizado reverso no nível individual não faziam mais sentido. Novamente abandonei esses dados. Devido ao histórico de insucessos nos

experimentos, a presente tese não corresponde ao trabalho que idealizei. Por fim, devido às dificuldades supracitadas tive que mudar o foco de parte do projeto (ver abaixo). Mas, espero os minutos dispendidos lendo o texto valham a pena.

Índice

Introdução Geral.....	01
Discussão Geral e Conclusões.....	15
Resumo Geral.....	16
Abstract.....	17

Introdução geral

Em seu livro “Origem das espécies,” o naturalista britânico Charles Darwin propôs que a luta pela sobrevivência impulsiona a evolução das espécies. Neste contexto, as interações entre predadores e presas tem um papel essencial. Os predadores que falham em capturar presas podem ter outras chances de se alimentar. No entanto, para as presas a situação é mais crítica. Se todas as suas defesas falharem, a presa acabará morrendo. Sendo assim, sua chance de reproduzir e, consequentemente, passar os seus genes adiante possivelmente será nula a partir deste momento (Dawkins & Krebs 1979).

Para consumir uma presa, os predadores precisam primeiro encontrá-la, e, posteriormente, investir em capturá-la. Portanto, as presas atuais, desenvolveram estratégias defensivas que atuam nesses diferentes momentos. Neste texto discutiremos sobre algumas das defesas utilizadas pelas presas para evitar que sejam detectadas por predadores, bem como os comportamentos defensivos utilizados após terem sido detectadas. Além disso, trataremos brevemente sobre personalidade animal e suas relações com o comportamento defensivo.

Parte 1- Que tenham olhos e não me vejam

Anacorese

O princípio da anacorese é o de que por estarem abrigadas, as presas não estimulariam o sistema sensorial de alguns tipos de predadores e, portanto, não seriam detectadas. Então, animais que ficam em abrigos, tanto construídos como naturais, são exemplos desse tipo de defesa. Alguns animais podem exibir anacorese apenas em parte do tempo e sair para forragear durante à noite (Edmunds 1974).

Cripsia

A cripsia diz respeito a uma estratégia de defesa em que o animal se camuflaria no ambiente, dificultando dessa forma que sejam detectados por predadores (Edmunds 1974; Davies et al 2012; Stevens 2013). Entre os exemplos, podemos citar grilos e gafanhotos que possuem uma coloração verde semelhante à das folhas em que se alimentam (Edmunds 1974).

30 Alguns animais possuem habilidade de mudar de cor em resposta ao ambiente.
31 Larvas de salamandras possuem a capacidade de ficar mais escuras ou mais claras,
32 dependendo do entorno (Garcia & Sih 2003). Polvos, por sua vez, possuem a
33 capacidade de mudar de cor 177 vezes por hora. Esses animais alternam entre
34 colorações crípticas e colorações que os deixam evidentes no ambiente (Hanlon et al
35 1999). Estudos com camaleões, utilizando réplicas de dois tipos de predadores (aves e
36 serpentes) demonstram que as características das cores assumidas pelo camaleão
37 dependem do tipo de predador (Stuart-Fox et al 2006, 2008). Os camaleões adotaram
38 uma tonalidade mais clara na presença de modelos de serpentes do que quando
39 apresentados a modelos de aves. A explicação proposta é de que as serpentes tendem
40 a atacar de baixo para cima. Portanto, a imagem de fundo observada tenderia a ser
41 clara. Assim, os camaleões ficariam mais crípticos quando adotam uma tonalidade
42 mais clara. As aves tendem a atacar de cima para baixo, então, com a coloração mais
43 escura os camaleões ficariam menos evidentes, visto que o solo da floresta tende a
44 receber menos luminosidade (Stuart-Fox et al 2006). Além disso, os pesquisadores
45 demonstraram que a cor assumida pelos camaleões na presença de uma ave é mais
46 próxima à coloração do ambiente do que na presença de uma serpente. Este resultado
47 estaria associado ao fato de que aves possuem maior acuidade visual. Deste modo,
48 uma maior semelhança seria necessária para obter um nível de cripsia adequado
49 (Stuart-Fox et al 2008).

50 **Parte 2- Salve-se como puder**

51 **Retaliação**

52 Quando o predador está muito próximo, ou já iniciou o ataque, frequentemente
53 as presas podem responder com retaliação mecânica (Edmunds 1974). As presas em
54 potencial podem retaliar com estruturas pontiagudas utilizadas ativamente contra
55 predadores, como por exemplo dentes, garras e chifres, no caso dos vertebrados
56 (Edmunds 1974). Em invertebrados, exemplos de estruturas relacionadas à retaliação
57 mecânica incluem as pinças abdominais das tesourinhas e a mandíbula das formigas
58 (Carlin & Gladstein 1979; Eisner 2005). A retaliação também pode acontecer de
59 forma passiva, dependendo do ataque do predador, como nos espinhos dos porcos-
60 espinho, tenreques, peixes esgana-gato, algumas espécies de caranguejo e ouriços do

61 mar. Nestes casos, após atacar a presa, o predador pode se ferir e liberar o animal, ou
62 mesmo consumi-lo, mas evitar presas semelhantes no futuro (Edmunds 1974; Emlen
63 2014).

64 Armas de natureza química também podem ser usadas na retaliação contra
65 predadores. Um exemplo em vertebrados são as serpentes cuspideiras (Rasmussen et
66 al 1995). Estas serpentes lançam jatos de veneno que podem alcançar distâncias de 5
67 metros. Estas serpentes são capazes de direcionar o jato de veneno para ameaças que
68 se apresentem em diferentes ângulos. Algumas espécies podem expelir vários jatos de
69 veneno seguidos após serem estimuladas uma única vez (Rasmussen et al 1995).
70 Além disso, sabe-se que determinadas espécies realizam movimentos rápidos de
71 ondulação com a cabeça enquanto expõem o veneno, o que ajudaria a acertar uma
72 maior área do alvo (Westhoff et al 2005). O veneno em contato com os olhos gera dor.
73 Ademais, em alguns casos ocorre necrose da mucosa dos olhos, destruição da córnea
74 e consequente cegueira (Warrell & Ormerod 1976). A retaliação química em
75 invertebrados é bastante comum. Por exemplo, diferentemente da maioria das
76 aranhas, quando perturbada *Psecutia viridians* é capaz de ejetar um spray com seu
77 veneno, mas não se sabe sobre o efeito do veneno em potenciais predadores (Eisner et
78 al 2005). Os uropígijs possuem um flagelo na porção terminal do opistossoma, por
79 onde liberam uma secreção defensiva contendo ácido acético, substância presente ao
80 vinagre. Sabe-se que esta secreção defensiva pode repelir formigas e camundongos
81 (Eisner et al 2005).

82 Diversos insetos também realizam retaliação química. Os soldados dos cupins
83 *Nasutitermes exitiosus* quando perturbados podem liberar uma substância odorífera
84 através de uma estrutura localizada na extremidade de suas cabeças. Esta substância é
85 efetiva contra formigas, aranhas, e outros artrópodes. A mesma substância também
86 serve como feromônio de alarme, alertando coespecíficos que ao detectá-la cercam o
87 agressor (Eisner et al 2005). Os besouros também podem liberar químicos defensivos
88 que são efetivos contra aves, sapos, formigas e aranhas. Outros insetos também se
89 defendem com químicos defensivos, entre eles espécies de formigas, gafanhotos e
90 larvas de mariposa (Eisner et al 2005).

91 Muitas das defesas atuais dos animais, são resultados de uma exaptação, ou
92 seja, essas estruturas teriam evoluído primeiramente para outras funções e,

secundariamente, começaram a ser usadas em um segundo propósito (Gould & Vrba 1982). Como exemplos podemos citar o aguilhão presente no metassoma dos escorpiões (Edmunds 1974; Eisner et al 2015). Esta estrutura pontiaguda associada à presença de veneno é utilizada tanto para a captura de presa, quanto em contexto defensivo (Inceoglu et al 2003). Semelhantemente, os dentes dos mamíferos são utilizados tanto no contexto de alimentação, como para defesa. O bico das aves também é utilizado para manipular o alimento, mas pode ser usado para atacar agressores (Edmunds 1974). Outro exemplo são os cornos de algumas espécies de bovídeos. O Oryx possui cornos pontiagudos que são utilizados tanto em interações com coespecíficos, como contra predadores, tais como leões (Edmunds 1974).

Tanatose

O comportamento de tanatose (também conhecido como fingir-se de morto) é um tipo de defesa no qual os animais assumem uma postura relativamente fixa que é mantida por um tempo que pode variar entre segundos e horas (Humphreys & Huxton 2018). A eficiência desse tipo de defesa poderia estar relacionada à tendência de alguns predadores de atacar presas em movimento (Edmunds 1974). Sendo assim, o predador poderia perder o interesse, ou mesmo atacar outro indivíduo devido a imobilidade de presas em tanatose. Por esta razão acredita-se que esse tipo de defesa tenderia a evoluir em espécies gregárias, visto que frequentemente outras presas em potencial estariam presentes (Miyatake et al 2009). A tanatose é amplamente distribuída nos animais. Dentre os vertebrados podemos mencionar anfíbios, “répteis”, aves e mamíferos. A tanatose também é frequente em invertebrados, por exemplo “crustáceos”, insetos e aracnídeos (veja capítulo 1 para referências).

No que diz respeito à eficiência desse tipo de comportamento, um estudo utilizando gatos domésticos como modelos de predador demonstrou que os gatos atacaram mais frequentemente as aves que estavam ativas do que aquelas que haviam sido induzidas a realizar tanatose (Thompson et al 1981). Em outro experimento, os pesquisadores encontraram que aqueles indivíduos que passavam menos tempo realizando o comportamento de tanatose, estiveram sujeitos a comportamentos de emboscada e ataque de gatos por mais tempo. Finalmente, este estudo fornece evidências de que a tanatose pode ser uma defesa eficiente (Thompson et al 1981).

124 **Parte 3- Introdução à personalidade animal**

125 Nas últimas décadas as variações individuais no comportamento dos animais
126 têm recebido bastante atenção na literatura de biologia comportamental (Dall et al
127 2004; Dall et al 2012). Os traços comportamentais tipicamente medidos nestes
128 estudos são atividade, agressividade, ousadia, tendência à exploração e socialidade
129 (Koski 2014). A terminologia utilizada para denominar este campo não é
130 padronizada. Termos como temperamento, “coping styles” e personalidade animal são
131 usados para descrever diferenças consistentes nos traços comportamentais dos
132 indivíduos (ver Réale et al 2007).

133 Os animais que se comportam consistentemente de forma mais ou menos
134 extremas dentro de um dado traço comportamental (e.g. ousadia) são mencionados
135 como diferentes tipos comportamentais (Sih et al 2004). A existência de tipos
136 comportamentais é controversa do ponto de vista evolutivo, pois implica em respostas
137 comportamentais restritas às características individuais. Consequentemente, os
138 animais teriam a plasticidade comportamental limitada (Sih et al 2004).

139 Uma explicação clássica para a coexistência de diferentes tipos
140 comportamentais é a de que os indivíduos mais ousados conseguem maior acesso aos
141 recursos. Mas, ficariam mais sujeitos à predação (por se exporem mais
142 frequentemente). Os menos ousados, por outro lado, conseguiriam menos acesso a
143 recursos, mas seriam menos predados (já que se expõem menos). Deste modo, os
144 tipos comportamentais se equivaleriam no valor adaptativo. Assim, diferentes tipos
145 comportamentais se manteriam na população (Sih et al 2012).

146 O valor adaptativo dos tipos comportamentais também pode ser considerado
147 como contexto-dependente. Por exemplo, em um habitat com baixa predação e
148 poucos recursos, indivíduos ousados se sairiam melhor, já que conseguiriam mais
149 acesso aos recursos e não sofreriam com a pressão da predação. Por outro lado, em
150 um habitat com muita predação e recursos abundantes, indivíduos tímidos se
151 sobressairiam. Já que se exporiam menos, e, ainda assim, conseguiriam adquirir os
152 recursos na área (Sih et al 2012).

153 A teoria das síndromes comportamentais também propõe que a demanda
154 conflitante entre os tipos comportamentais se estenderia para a capacidade
155 reprodutiva dos indivíduos (Biro & Stamps 2008). Uma meta-análise de fato

encontrou uma correlação positiva entre ousadia e sucesso reprodutivo. Ousadia e sobrevivência foram correlacionadas negativamente (Smith & Blumstein 2008).

Outra hipótese sugerida como explicação para existência e manutenção de diferentes tipos comportamentais propõe que o estado de um indivíduo (i.e., reservas de energia, tamanho do corpo, tamanho das armas) atuaria sobre a forma como o indivíduo se comporta e vice-versa (revisado em Sih et al 2015). O *feedback* entre esses mecanismos resultaria em tipos comportamentais alternativos. Por exemplo, em uma situação em que ocorre “segurança dependente de estado”, indivíduos em melhor estado nutricional tenderiam a forragear de maneira mais ousada, já que conseguem escapar de predadores com maior eficiência. Em decorrência do fato de forragearem de maneira mais ousada, conseguiriam mais acesso ao alimento, se manteriam em um bom estado nutricional e continuariam forrageando de maneira ousada. Os indivíduos com menores reservas energéticas forrageariam de maneira menos ousada, pois não possuiriam a mesma eficiência para escapar de predadores. Assim, obteriam menos energia e, continuariam forrageando de maneira menos ousada. Seguindo este princípio, mecanismos de *feedback* manteriam variações inter-individuais no comportamento na população (Sih et al 2015).

Personalidade animal: Tópicos e taxa

Além dos tópicos discutidos anteriormente, a personalidade animal vem sendo relacionada com diversas áreas da biologia. Entre elas podemos mencionar campos como seleção sexual (Schuett et al 2010), biogeografia (Canestrelli et al 2016), dinâmica de espécies invasoras (Chapple et al 2012), transmissão de sinais (Dirienzo & Hedrick 2014) e a conservação das espécies (Smith & Blumstein 2012). No entanto, alguns autores criticam a importância exagerada que vem sendo dada aos estudos teóricos, argumentando que mais estudos empíricos trariam contribuições reais ao campo (Dirizenzo & Montiglio 2015; mas veja também Davis et al 2015).

A lista de animais em que foi encontrada personalidade (em um sentido amplo) é também bastante vasta. Entre eles figuram primatas, felinos, canídeos, roedores, mamíferos aquáticos, “répteis”, aves e peixes (revisões em Gosling et al 2001; Bell et al 2009). Dentre os invertebrados, podemos mencionar animais como

vermes nematódeos, cefalópodes, caranguejos, lagostas, insetos terrestres e aquáticos, insetos sociais e solitários bem como aracnídeos (revisado em Mather & Logue 2012).

Comportamento defensivo e personalidade animal

Conforme mencionado anteriormente, a ousadia está entre os traços comportamentais mais estudados no campo da personalidade animal. Como o conceito refere-se à variação que existe dentro ou entre populações na tendência de se exporem a situações de risco, em termos práticos, o nível de ousadia dos animais é medido pela variação em seus comportamentos defensivos (Réale et al 2007).

Em caranguejos, por exemplo, o nível de ousadia foi medido através do tempo que os animais ficavam em suas tocas após serem induzidos a se esconder pela presença do modelo de uma ave (Reaney & Backwell 2007). Em aranhas semi-aquáticas a ousadia foi medida através do tempo que os animais passavam submersos na água após serem perturbados (Johnson & Sih 2007). Em uma espécie de aranha de teia os pesquisadores utilizaram o tempo em tanatose como uma medida de ousadia (Kralj-Fišer & Schneider 2012). De forma semelhante um estudo com pássaros usou a tanatose para medir os níveis de ousadia dos indivíduos (Edelar et al 2012). Por fim, dado o caráter defensivo da tanatose, e o fato desse comportamento estar amplamente distribuído nos animais, a tanatose pode potencialmente ser usada como medida de ousadia em diversos grupos zoológicos.

Parte 4- Opiliões e a tese

Os opiliões são tipicamente ativos no período noturno (Acosta & Machado 2007; Pereira et al 2004), deste modo ficariam mais expostos à predação. Durante o dia, podem se abrigar embaixo de troncos, fendas de rochas e folhço (Acosta & Machado 2007). Devido ao fato de estarem abrigados durante o dia, alguns predadores podem não ser capazes de detectar os opiliões neste momento. Portanto, este comportamento é um exemplo potencial de anacorese (veja Gnaspini & Hara 2007; Edmunds 1974). Alguns opiliões possuem coloração semelhante à do ambiente. Deste modo, a cripsia também poderia evitar que fossem detectados por predadores (Gnaspini & Hara 2007). Após serem detectados por predadores, os opiliões contam com defesas como um exosqueleto espesso (Souza & Willemart 2011; Dias et al

2012; Segovia et al 2015a) tanatose, *freezing* e retaliação (Gnaspini & Hara 2007). Os opiliões podem retaliar de forma química e mecânica (Gnaspini & Hara 2007; Segovia et al 2015b; Silva et al 2018). A retaliação química acontece por meio da liberação de uma secreção defensiva. A secreção defensiva é liberada através do ozóporo, ou seja, uma abertura glandular tipicamente localizada na região do animal próxima ao segundo e terceiro pares de perna dos animais. Posteriormente, a secreção defensiva pode correr por canais laterais sendo assim espalhada pelo dorso do animal (Gnaspini & Hara 2007; Segovia et al 2015b). Sabe-se que a secreção defensiva possui ação repelente contra predadores como formigas aranhas e anfíbios (Machado et al 2005). No que diz respeito à retaliação mecânica, os opiliões podem atacar com estruturas pontiagudas localizadas no quarto par de pernas (Albín, & Toscano-Gadea 2015; Silva et al 2015). Com este comportamento os opiliões capazes de perfurar o exoesqueleto predadores, como uma espécie de aranha (Segovia et al 2015c) bem como partir planárias ao meio (Silva et al 2018). Portanto, ao menos em alguns contextos existe evidência de que esse comportamento é potencialmente eficiente.

Nesta tese, utilizando tanatose+*freezing* como medida de ousadia e testamos se os opiliões *M. cuspidatus* são consistentes na ousadia. Também investigamos se a ousadia é influenciada pelo jejum (veja capítulo 1, formatado para a revista *Behavioural Processes*). Além disso, motivados pelo dimorfismo sexual nas estruturas pontiagudas utilizadas no comportamento de *nipping*, testamos se machos e fêmeas de *M. cuspidatus* exibem diferenças nas estratégias defensivas (veja capítulo 2, no formato da revista *Current Zoology*, aceito em 21/09/2018). Por fim, se a tanatose evita que os predadores sejam atraídos por presas em movimento (discutido acima), esperaríamos que os opiliões realizassem tanatose mais frequentemente na luz do dia, quando é mais fácil de detectar o seu movimento do que durante a noite, devido ao fato da incidência de luz ser menor (veja capítulo 3, formatado como uma *short communication* para a revista *Journal of Arachnology*).

247 **Referências**

- 248 Acosta, L. E., & Machado, G. 2007. Diet and foraging. *In* Harvestmen: The Biology
249 of Opiliones. P.p. 309-338 (R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet, eds).
250 Harvard University Press, Cambridge.
- 251 Albín, A., & Toscano-Gadea, C. A. 2015. Predation among armored arachnids:
252 *Bothriurus bonariensis* (Scorpions, Bothriuridae) versus four species of
253 harvestmen (Harvestmen, Gonyleptidae). Behavioural Processes, 121, 1-7.
- 254 Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. 2009. The repeatability of
255 behaviour: a meta-analysis. Animal Behaviour, 77, 771-783.
- 256 Biro, P. A., & Stamps, J. A. 2008. Are animal personality traits linked to life-history
257 productivity? Trends in Ecology & Evolution, 23, 361-368.
- 258 Canestrelli, D., Bisconti, R., & Carere, C. 2016. Bolder takes all? The behavioral
259 dimension of biogeography. Trends in Ecology & Evolution, 31, 35-43.
- 260 Carlin, N. F., & Gladstein, D. S. 1989. The “bouncer” defense of *Odontomachus*
261 *ruginodis* and other odontomachine ants (Hymenoptera: Formicidae). Psyche: A
262 Journal of Entomology, 96, 1-19.
- 263 Chapple, D. G., Simmonds, S. M., & Wong, B. B. 2012. Can behavioral and
264 personality traits influence the success of unintentional species
265 introductions? Trends in Ecology & Evolution, 27, 57-64.
- 266 Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A., & Troscianko,
267 T. S. 2005. Disruptive coloration and background pattern matching. Nature, 434,
268 72-74.
- 269 Dall, S. R., Houston, A. I., & McNamara, J. M. 2004. The behavioural ecology of
270 personality: consistent individual differences from an adaptive
271 perspective. Ecology Letters, 7, 734-739.
- 272 Dall, S. R., Bell, A. M., Bolnick, D. I., & Ratnieks, F. L. 2012. An evolutionary
273 ecology of individual differences. Ecology Letters, 15, 1189-1198.

- 274 Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. 2012. An introduction to behavioural
275 ecology. John Wiley & Sons.
- 276 Davis, G. H., Payne, E., & Sih, A. 2015. Commentary: Four ways in which data-free
277 papers on animal personality fail to be impactful. *Frontiers in Ecology and*
278 *Evolution*, 3, 1-5.
- 279 Dias, B. C., & Willemart, R. H. 2013. The effectiveness of post-contact defenses in a
280 prey with no pre-contact detection. *Zoology*, 116, 168-174.
- 281 Dirienzo, N., & Hedrick, A. V. 2014. Animal personalities and their implications for
282 complex signaling. *Current Zoology*, 60, 381-386.
- 283 DiRienzo, N., & Montiglio, P. O. 2015. Four ways in which data-free papers on
284 animal personality fail to be impactful. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 23.
- 285 Dawkins, R., & Krebs, J. R. 1979. Arms races between and within species. *Proc. R.*
286 *Soc. Lond. B*, 205, 489-511.
- 287 Darwin, C. 1859. *In the Origin of Species*. J. Murray: London.
- 288 Edelaar, P., Serrano, D., Carrete, M., Blas, J., Potti, J., & Tella, J. L. 2012. Tonic
289 immobility is a measure of boldness toward predators: an application of Bayesian
290 structural equation modeling. *Behavioral Ecology*, 23, 619-626.
- 291 Edmunds, M. 1974. *Defence in animals: a survey of anti-predator defences*. Longman
292 Publishing Group.
- 293 Emlen, D. J. 2014. *Animal weapons: the evolution of battle*. Henry Holt and
294 Company.
- 295 Eisner, T., Eisner, M., & Siegler, M. 2005. *Secret weapons: defenses of insects,*
296 *spiders, scorpions, and other many-legged creatures*. Harvard University Press.
- 297 Garcia, T. S., & Sih, A. 2003. Color change and color-dependent behavior in response
298 to predation risk in the salamander sister species *Ambystoma barbouri* and
299 *Ambystoma texanum*. *Oecologia*, 137, 131-139.

- 300 Gnaspini, P. & Hara, M. R. 2007. Defense mechanisms. *In* Harvestmen: The Biology
301 of Opiliones. P.p. 374-399 (R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet, eds).
302 Harvard University Press, Cambridge.
- 303 Gnaspini, P. & M. R. Hara. 2007. Defense mechanisms. *In* Harvestmen: The Biology
304 of Opiliones. P.p. 374-399 (R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet, eds).
305 Harvard University Press, Cambridge.
- 306 Gosling, S. D. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from
307 animal research? *Psychological Bulletin*, 127, 45-86.
- 308 Gould, S. J., & Vrba, E. S. 1982. Exaptation—a missing term in the science of
309 form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- 310 Hanlon, R. T., Forsythe, J. W., & Joneschild, D. E. 1999. Crypsis, conspicuousness,
311 mimicry and polyphenism as antipredator defences of foraging octopuses on
312 Indo-Pacific coral reefs, with a method of quantifying crypsis from video
313 tapes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66, 1-22.
- 314 Humphreys, R. K., & Ruxton, G. D. 2018. A review of thanatosis (death feigning) as
315 an anti-predator behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, 22.
- 316 Inceoglu, B., Lango, J., Jing, J., Chen, L., Doymaz, F., Pessah, I. N., & Hammock, B.
317 D. 2003. One scorpion, two venoms: pre venom of *Parabuthus transvaalicus* acts
318 as an alternative type of venom with distinct mechanism of action. *Proceedings of*
319 *the National Academy of Sciences*, 100, 922-927.
- 320 Johnson, J. C., & Sih, A. 2007. Fear, food, sex and parental care: a syndrome of
321 boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74, 1131-
322 1138.
- 323 Kralj-Fišer, S., Čandek, K., Lokovšek, T., Čelik, T., Cheng, R. C., Elgar, M. A., &
324 Kuntner, M. 2016. Mate choice and sexual size dimorphism, not personality,
325 explain female aggression and sexual cannibalism in raft spiders. *Animal*
326 *Behaviour*, 111, 49-55.

- 327 Koski, S. E. 2014. Broader horizons for animal personality research. *Frontiers in*
328 *Ecology and Evolution*, 2, 1-6.
- 329 Machado, G., Carrera, P. C., Pomini, A. M., & Marsaioli, A. J. 2005. Chemical
330 defense in harvestmen (Arachnida, Opiliones): do benzoquinone secretions deter
331 invertebrate and vertebrate predators? *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2519-
332 2539.
- 333 Mather, J. A., & Logue, M. 2012. The Bold and the Spineless: Invertebrate
334 personalities. *In* *Animal personalities: Behavior, Physiology, and evolution* P.p 13-
335 35 (C. Carere & D. Mastrapieri, eds). Chicago, IL: University of Chicago Press.
- 336 Gnaspini, P. & Hara, M. R. 2007. Defense mechanisms. *In* *Harvestmen: The Biology*
337 *of Opiliones*. P.p. 374-399 (R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet, eds).
338 Harvard University Press, Cambridge.
- 339 Miyatake, T., Nakayama, S., Nishi, Y., & Nakajima, S. 2009. Tonically immobilized
340 selfish prey can survive by sacrificing others. *Proceedings of the Royal Society of*
341 *London B: Biological Sciences*, 276, 2763-2767.
- 342 Pereira, W., Elpino-Campos, A., Del-Claro, K., & Machado, G. 2004. Behavioral
343 repertory of the neotropical harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones,
344 *Gonyleptidae*). *Journal of Arachnology*, 32, 22-30.
- 345 Rasmussen, S., Young, B., & Krimm, H. 1995. On the ‘spitting’ behaviour in cobras
346 (Serpentes: Elapidae). *Journal of Zoology*, 237, 27-35.
- 347 Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. 2007.
348 Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological*
349 *Reviews*, 82, 291-318.
- 350 Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P.
351 O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at
352 the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:*
353 *Biological Sciences*, 365, 4051-4063.

- 354 Reaney, L. T. & Backwell, P. R. 2007. Risk-taking behavior predicts aggression and
355 mating success in a fiddler crab. *Behavioral Ecology*, 18, 521-525.
- 356 Segovia, J. M., Del-Claro, K., & Willemart, R. H. 2015a. Delicate fangs, smart
357 killing: the predation strategy of the recluse spider. *Animal Behaviour*, 101, 169-
358 177.
- 359 Segovia, J. M., Hara, M. R., Pagoti, G. F., Sannomiya, M., Santos, D. Y., &
360 Willemart, R. H. 2015b. The scent glands of the neotropical harvestman
361 *Discocyrtus pectnifemur*: morphology, behavior and chemistry. *Journal of*
362 *Chemical Ecology*, 41, 716-723.
- 363 Segovia, J. M., Del-Claro, K., & Willemart, R. H. 2015c. Defences of a Neotropical
364 harvestman against different levels of threat by the recluse spider. *Behaviour*, 152,
365 757-773.
- 366 Schuett, W., Tregenza, T., & Dall, S. R. 2010. Sexual selection and animal
367 personality. *Biological Reviews*, 85, 217-246.
- 368 Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and
369 evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 372-378.
- 370 Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. 2012. Ecological implications of
371 behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15, 278-289.
- 372 Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P. O., Wolf, M., & Dingemanse, N. J.
373 2015. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for
374 empiricists. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 50-60.
- 375 Silva, M. S., Willemart, R. H., & Carbayo, F. Sticky flatworms (Platyhelminthes) kill
376 armored harvestmen (Arachnida, Opiliones) but are not immune to the prey' s
377 weapons. *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/jzo.12570>
- 378 Smith, B. R., & Blumstein, D. T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-
379 analysis. *Behavioral Ecology*, 19, 448-455.

380 Smith, R. B., & Blumstein, D. T. 2012 Animal personality and conservation biology:
 381 The importance of behavioral diversity. *In* Animal personalities: Behavior,
 382 Physiology, and evolution P.p 381-413 (C. Carere & D. Mastroianni, eds).
 383 Chicago, IL: University of Chicago Press

384 Souza, E., & Willemart, R. H. 2011. Harvest-ironman: heavy armature, and not its
 385 defensive secretions, protects a harvestman against a spider. *Animal*
 386 *Behaviour*, 81, 127-133.

387 Stevens, M. 2013. Sensory ecology, behaviour, and evolution. Oxford University
 388 Press.

389 Stuart-Fox, D., Whiting, M. J., & Moussalli, A. 2006. Camouflage and colour change:
 390 antipredator responses to bird and snake predators across multiple populations in a
 391 dwarf chameleon. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 437-446.

392 Stuart-Fox, D., Moussalli, A., & Whiting, M. J. 2008. Predator-specific camouflage in
 393 chameleons. *Biology Letters*, 4, 326-329.

394 Thompson, R. K., Foltin, R. W., Boylan, R. J., Sweet, A., Graves, C. A., & Lowitz, C.
 395 E. 1981. Tonic immobility in Japanese quail can reduce the probability of
 396 sustained attack by cats. *Animal Learning & Behavior*, 9, 145-149.

397 Warrell, D. A., & Ormerod, L. D. 1976. Snake venom ophthalmia and blindness
 398 caused by the spitting cobra (*Naja nigricollis*) in Nigeria. *The American journal of*
 399 *tropical medicine and hygiene*, 25, 525-529.

400 Westhoff, G., Tzschätzsch, K., & Bleckmann, H. 2005. The spitting behavior of two
 401 species of spitting cobras. *Journal of Comparative Physiology A*, 191, 873-881.

402
 403
 404
 405
 406

Discussão Geral e Conclusões

Nesta tese analisamos se i) O opilião *Mischonyx cuspidatus* é consistente nos níveis de ousadia; ii) O jejum influencia os níveis de ousadia exibidos por *M. cuspidatus*; iii) Existem diferenças sexuais no comportamento defensivo de *M. cuspidatus*; iv) Os opiliões *M. cuspidatus* investem diferentemente em tanatose dependendo do período (dia e noite). Encontramos que: i) Os opiliões são consistentes no nível de ousadia; ii) o jejum não teve efeito no tempo ou frequência de ousadia apresentada; iii) Conforme nossas previsões, encontramos diferenças sexuais nas estratégias defensivas. As fêmeas realizaram tanatose mais frequentemente do que os machos. Os machos realizaram *nipping* mais frequentemente do que as fêmeas. Não houve diferença na frequência de utilização da defesa química entre machos e fêmeas; iv) As fêmeas de *M. cuspidatus* realizaram tanatose mais frequentemente durante o período diurno do que no período noturno.

De acordo com o nosso conhecimento, demonstramos pela primeira vez consistência comportamental no comportamento dos opiliões, o que pode abrir portas para novos estudos nessa área. A ausência da influência do jejum na ousadia dos indivíduos sugere que talvez os opiliões fossem inflexíveis na realização de tanatose, sendo incapazes de modular a frequência e tempo desse comportamento. Por outro lado, em experimentos posteriores encontramos que os opiliões realizam tanatose mais frequentemente durante o dia do que à noite. Isso poderia sugerir que a tanatose em *M. cuspidatus* está relacionada a um mecanismo de tudo ou nada, mas que os indivíduos não conseguiriam modular o tempo em que se mantém realizando este comportamento. Sendo assim, sugerimos que novos estudos investiguem a capacidade dos indivíduos de modular a tanatose em outros contextos de significância biológica. Por exemplo frente à presença de estímulos sexuais, ou mesmo de estímulos simulando a presença de um predador, enquanto os animais realizam esse comportamento. Encontramos diferenças sexuais no comportamento de opilião *M. cuspidatus* que corroboram a hipótese de que devido a diferenças morfológicas os diferentes sexos estariam a diferentes pressões seletivas em termos de predação. Portanto, esse trabalho contribui demonstrando diferenças sexuais no comportamento defensivo em uma espécie sexualmente dimórficas em um novo táxon.

Juntos, os resultados obtidos nesta tese contribuem para o conhecimento da evolução das estratégias defensivas e dão um passo inicial para o entendimento da consistência comportamental e suas implicações em opiliões.

Resumo Geral

As interações entre presas e predadores possuem um papel fundamental na evolução das espécies. Para as presas em particular, uma falha na interação com um predador pode representar a morte e, conseqüentemente, os genes desta presa provavelmente não estariam representados em gerações futuras. Devido à essa forte pressão seletiva imposta pelos predadores, as presas evoluíram diversas estratégias defensivas. As defesas podem atuar dificultando que os predadores detectem a presas (e.g. anacorese e a cripsia) ou após os predadores estarem muito próximos ou mesmo terem atacado às presas. Tais defesas incluem a retaliação (tanto mecânica como química) e o comportamento de tanatose. Todas estas defesas mencionadas anteriormente foram propostas para opiliões. Portanto, opiliões são potencialmente bons modelos para estudar a evolução das estratégias defensivas. Nesta tese, adotamos o opilião *Mischonyx cuspidatus* como modelo experimental. No capítulo 1, testamos se *M. cuspidatus* são consistentes nos níveis de ousadia (propensão em se exporem ao risco, medido neste trabalho pelo tempo em tanatose e em *freezing*) e se a ousadia é influenciada pelo jejum. Encontramos que a ousadia é consistente, mas não detectamos efeitos do jejum. No capítulo 2, testamos se existem diferenças sexuais nas defesas de *M. cuspidatus*. Considerando o dimorfismo sexual presente nesses animais (machos possuem estruturas pontiagudas no último par de pernas que são utilizadas retaliação, mas as fêmeas não), testamos as seguintes previsões i) machos dependeriam mais de defesas mecânicas do que fêmeas e ii) fêmeas dependeriam de outras formas de defesa, como defesas químicas e defesas passivas. Encontramos que os machos respondem com retaliação mecânica mais frequentemente do que as fêmeas e as fêmeas realizam tanatose mais frequentemente do que os machos. Não encontramos diferenças na frequência de uso de defesas químicas. No capítulo 3, testamos se há diferenças entre os períodos diurno e noturno na realização do comportamento de tanatose em fêmeas de *M. cuspidatus*. Prevemos que as fêmeas realizariam tanatose mais frequentemente durante o dia. Assim, poderiam

potencialmente evitar que fossem detectadas por predadores visuais. Conforme esperado, encontramos que fêmeas realizam tanatose mais frequentemente durante o dia do que à noite. Os resultados que obtivemos nesta tese contribuem para o conhecimento da evolução das estratégias defensivas, bem como fornece resultados que podem ser um passo inicial para o entendimento da consistência comportamental em opiliões e suas implicações para este táxon.

Abstract

Prey-predator interactions play a major role in species evolution. Failing in an interaction with a predator may represent death for prey. Consequently, prey's genes would not be represented in the future generations. In response to the strong selective pressures imposed by predators, prey have evolved several defensive strategies. Prey defenses may hinder detection by predators (e.g. anachoresis and crypsis). Other defensive strategies may play a role after predators are in close-range or already attacked the prey, for example retaliation (both mechanical and chemical) and thanatosis. All the aforementioned defenses have been described to harvestmen. Thus, harvestmen are potentially good models to study the evolution of defensive strategies. In this thesis, we used the harvestman *Mischonyx cuspidatus* as our experimental model. In the first chapter, we tested if individuals of *M. cuspidatus* are consistent in boldness levels (propensity to take risks, herein measured by the time spent performing thanatosis and *freezing*). We also tested if boldness is influenced by starvation. We found that *M. cuspidatus* behaved consistently regarding boldness, but we did not find any effect of starvation. In the second chapter, we looked for sexual differences in defensive behavior of *M. cuspidatus*. Taking into account the sexually dimorphic characters of this species (males have sharp structures in the fourth pair of legs, but females do not) we tested the following predictions i) males would rely more upon mechanical defenses than females and ii) females would rely more on other kinds of defenses, such as chemical and passive defenses than males. We found that males performed mechanical retaliation more often than females and females performed thanatosis more often than males. We did not find any sexual difference with respect to chemical defense. In the third chapter we tested if there are differences in the frequency of thanatosis performed by females of *M. cuspidatus* between the

periods of night and day. By performing thanatosis more often during the day, females of *M. cuspidatus* might be able to avoid being detected by visual predators. As expected, females performed thanatosis more often during the day than at night. Taken together, our results contribute to the understanding of the evolution of defensive strategies, as well as provide results that might be a first step to address new questions about behavioral consistency in harvestmen and their implications in this group.