Daniel Caetano da Silva

Reconstruindo parentesco e desfazendo
preconceitos: filogenia de Gonyleptidae
(Arachnida, Opiliones) usando caracteres
ecológicos, comportamentais e químicos

São Paulo
2011

Daniel Caetano da Silva

Reconstruindo parentesco e desfazendo
preconceitos: filogenia de Gonyleptidae
(Arachnida, Opiliones) usando caracteres
ecológicos, comportamentais e químicos

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de Tí-
tulo de Mestre em Ciências, na Área
de Ecologia.

Orientador: Glauco Machado

São Paulo
2011

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELO SERVIÇO DE BIBLIOTECA DO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS / USP**

S587 Silva, Daniel Caetano da
Reconstruindo parentesco e desfazendo preconceitos:
filogenia de Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) usando
caracteres ecológicos, comportamentais e químicos / Daniel
Caetano da Silva -- São Paulo: D. C. Silva, 2011.
61p. : il.

Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, Instituto
de Biociências, Departamento de Ecologia.

1. Biologia comparada 2. Cladística 3. Comportamento 4.
Evolução I. Universidade de São Paulo, Instituto de
Biociências, Departamento de Ecologia II. Título.

LC: QH 308.2

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll
Nome

Prof. Dr. Ricardo Pinto da Rocha
Nome

Prof. Dr. Glauco Machado
Orientador

À minha família, professores, amigos e às bolhinhas da vida ...

*I can learn to compromise
Anything but my desires
I can learn to get along
With all the things I can't explain*

*I can learn to resist
Anything but frustration
I can learn to persist
With anything but aiming low*

*I can learn to close my eyes
To anything but injustice
I can learn to get along
With all the things I don't know*

("Resist" – Rush)

Whatever does not spring from a man's free choice, or is only the result of instruction and guidance, does not enter into his very nature; he does not perform it with truly human energies, but merely with mechanical exactness.

— Wilhelm von Humboldt

Agradecimentos

Primeiramente agradeço ao Glauco pela capacidade de conjurar idéias fantásticas a todo o momento e pela habilidade em conduzi-las, sem que tudo se perca em um mar tortuoso de análises sem sentido e coletas desperdiçadas. Sem sua constante atenção e dedicada orientação esta “proposta ousada”, que o leitor tem em mãos, provavelmente nada mais seria do que um tiro n’água, mais semelhante a uma investida suicida de um *Kamikaze* empolgado do que à manobra eficaz de um Barão Vermelho experiente. Também devo ao Glauco a oportunidade de aprender muito mais do que o necessário para desenvolver o meu projeto, pois em dois anos pude conviver com uma visão moderna da ciência, a fusão funcional da ‘ciência descompromissada’ com a realidade moderna, dinâmica e saturada.

Devo muito da minha formação acadêmica e, portanto, da qualidade deste trabalho às experiências proporcionadas pela fusão dos laboratórios dos professores Glauco Machado, Paulo Inácio do Prado e Paulo Miúdo Guimarães Jr. (fundadores do famigerado e ainda sem nome oficial ‘MP3’). O constante contato com pesquisadores de diferentes áreas da ecologia contribuiu com o desenvolvimento de senso crítico e percepção necessários no momento de separar idéias boas (*plays*) das ruins (*trompsons*). Agradeço ao Paulo Inácio pelas discussões sobre o Ubuntu, linguagem R e outros programas *open sources* e por me incentivar na utilização do L^AT_EX para elaborar o presente documento¹. Por sua vez, também gostaria de agradecer ao Miúdo pelas maravilhosas e brilhantes *brainstorms* dos cafés vespertinos e pelas lições acadêmicas e de conduta que muito me fizeram crescer nestes anos de academia. Agradeço aos meus pais e meu irmão pelo constante apoio aos meus estudos, pois, mesmo sendo de áreas profissionais muito distintas (e consideravelmente mais ‘práticas’), eles sempre fizeram e farão tudo o que for possível para me apoiar. Sendo assim, aproveito para reiterar que tenho orgulho de fazer parte da família Caetano

¹Esta dissertação foi redigida com o auxílio do modelo para teses do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo elaborado em L^AT_EX por Bruno Nelas Vellutini disponível em <http://code.google.com/p/mestre-em-latex/>.

e que todo esse apoio que me foi proporcionado é, e sempre será, a base forte que sustentará minhas conquistas pessoais e profissionais.

Também agradeço muito a todos os colegas de laboratório, em especial à Marie por ser minha irmã mais velha, ao Billy por não ser meu irmão mais velho, ao mexicano Robertinho pela ajuda no fantástico mundo GNU/Linux e pelas extensas discussões sobre métodos de reconstrução filogenética e estatística, ao estrangeiro Ernesto pelos importantes conselhos pessoais e profissionais, ao Mathias por me mostrar que é importante comer alimentos “intêgreitis” e que um ‘Xbox’ pode te ajudar a entregar o relatório final mais cedo, à Mandai pelo sorriso gentil e ao ombro amigo sempre presente, à Flávia ‘Flor’ pelas risadas e por deixar eu me divertir com suas bat-árvores filogenéticas, ao Rodolpho pela companhia e brincadeiras e à Rachel pela companhia e por me ajudar no trabalho de campo e laboratório.

Este trabalho só foi possível porque contei com a colaboração de várias pessoas. Agradeço a Roberto Munguía-Steyer, Paula Omena, Ana Luiza Guil, Cibele Bragagnolo, Ricardo Pinto-da-Rocha, Bruno Buzatto, Guilherme Doug Azevedo e Luiz Ernesto Costa-Schmidt pela ajuda no campo, à Estefanía Loqui Stanley e Carlos Toscano-Gadea pela ajuda na coleta de dados das espécies uruguaias, ao Dr. John Wenzel e aos colegas Bruno Medeiros e Billy Requena pelas discussões sobre a definição dos caracteres, aos Drs. Ricardo Pinto-da-Rocha e Adriano Kury pela identificação das espécies, conversas sobre a otimização dos caracteres e discussões gerais sobre a filogenia dos Gonyleptidae, à Dr. Anita J. Marsaioli e seus alunos Daniele Rocha e Felipe Wouters por disponibilizarem os dados sobre a composição química da secreção defensiva dos opiliões, aos Drs. Juan M. Mirande e Silvio Nihei pelo auxílio nas análises cladísticas e, finalmente, à Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (processos 2008/55871- 8; 2008/06604-7; 2009/50031-4) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro dado ao projeto.

Resumo

A ordem Opiliones contém cerca de 6000 espécies divididas em quatro subordens e 45 famílias. Dentre essas famílias, os Gonyleptidae se destacam por sua enorme diversidade e por concentrarem a maioria dos estudos sobre biologia de opiliões. Este estudo, valeu-se dessa grande disponibilidade de informações ecológicas, comportamentais e químicas para reconstruir as relações de parentesco entre as subfamílias de Gonyleptidae. Posteriormente, com base nas topologias obtidas, discutimos os padrões de evolução dessas características dentro da família. A listagem de terminais compreende 31 espécies, sendo 27 representantes do grupo-interno e quatro do grupo-externo (Stygnidae, Manosbiidae e Cosmetidae). O grupo-interno é composto por representantes de 14 das 16 subfamílias de Gonyleptidae, exceto Ampycinae e Gonyassamiinae. Realizamos a análise filogenética utilizando caracteres igualmente pesados e os algoritmos de pesagem sucessiva e implícita. Levantamos 48 caracteres e 72 estados derivados, o que faz deste trabalho a maior matriz de caracteres ecológico-comportamentais já publicada até o momento. A análise com pesos iguais gerou uma árvore de consenso menos resolvida, porém compatível com a única topologia obtida com pesagem sucessiva e uma de duas topologias estáveis obtidas utilizando a pesagem implícita. Considerando apenas as análises com pesagem sucessiva e implícita, Gonyleptidae aparece como um grupo monofilético, irmão de Cosmetidae e definido por uma sinapomorfia inequívoca (brigas entre machos usando as pernas IV). Dentre as subfamílias já revisadas e que aqui contaram com mais de um terminal, recuperamos o monofiletismo de cinco delas: Hernandariinae, Goniosomatinae, Mitobatinae, Tricommatinae e Heteropachylinae. Não obtivemos apoio ao monofiletismo de Gonyleptinae, Sodreaninae e Progonyleptoidellinae. Dentre os grandes grupos tradicionalmente reconhecidos dentro de Gonyleptidae, obtivemos apoio ao clado formado por Hernandariinae + 'Gonyleptinae' + Sodreaninae + Progonyleptoidellinae + Caelopyginae. Os altos valores dos índices de consistência das árvores, associado aos altos valores de suporte obtidos para vários clados (especialmente subfamílias), indicam que comportamento e ecologia são fontes de caracteres filogeneticamente informativos e que devem ser considerados em estudos futuros com a família. Embora caracteres ecológico-comportamentais já tenham sido utilizados em estudos cladísticos anteriores, esta é a primeira vez que o monofiletismo de uma família de Arthropoda é formalmente definido exclusivamente com base em caracteres de natureza não morfológica ou molecular.

Palavras-chave: Biologia comparada, cladística, comportamento, defesa, evolução, forrageamento, reprodução, uso do habitat

Abstract

The order Opiliones has almost 6000 species divided in four suborders and 45 families. Among these families, Gonyleptidae is well-known by its high diversity and because it concentrates the majority of the publications on harvestman ecology and behavior. We took advantage of this information to reconstruct the phylogeny of the gonyleptid subfamilies and discuss evolutionary patterns within the family based on the resulting topologies. The terminal species include 31 taxa, four belonging to the external-group (Stygnidae, Manosbiidae, and Cosmetidae), and 27 to the internal-group, which contains representatives of 14 of the 16 gonyleptid subfamilies (except Ampycinae and Gonyassamiinae). We performed the analyses using three distinct weighting schemes: equally weighted characters, successive weighting, and implied weighting. We coded 48 characters comprising 72 derived states, which makes the present study the largest ecological and behavioral phylogenetic data matrix published so far. The equal weighted analysis resulted in a single poorly resolved consensus tree, but this tree was compatible with the single most parsimonious successive weighted tree and with one of the two most stable trees obtained with implied weighting. Considering only the non-linear weighting schemes, Gonyleptidae is a monophyletic group, sister to Cosmetidae, based on a single non-homoplastic behavioral synapomorphy (male fights using the fourth pair of legs). We recovered the monophyly of five subfamilies that have already been revised using morphological characters: Hernandariinae, Goniosomatinae, Mitobatinae, Tricommatinae, and Heteropachylinae. We also obtained support for a well-recognized clade composed of the subfamilies Hernandariinae, ‘Gonyleptinae’, Sodreaninae, Progonyleptoidellinae, and Caelopyginae. However, we did not find support for the monophyly of Gonyleptinae, Sodreaninae, and Progonyleptoidellinae. High consistence indexes, in association with high Bremer and bootstrap support values for several clades (mainly subfamilies), clearly indicate that behavior and ecology provide phylogenetically informative characters. For that reason, they should be considered in future phylogenetic studies within Opiliones. Even though behavioral and ecological characters have already been used in other cladistic studies, this is the first time that the monophyly of an arthropod family is formally demonstrated using exclusively non-morphological or non-molecular characters.

Keywords: Behavior, comparative biology, cladistics, defense, evolution, foraging, habitat use, reproduction

Lista de Figuras

- 1 (A) Desova de *Neosadocus maximus* sobre face abaxial de folha e com ovos envoltos por fina camada de muco (foto: G. Machado). (B) Casal de *Iporangaia pustulosa* após a cópula. Nesta espécie, o macho se posiciona sobre a desova e em frente à fêmea enquanto ela ovipõe (foto: G. Machado). (C) Macho de *Serracutisoma proximum* em forrageio sobre a vegetação com os pedipalpos estendidos para frente (foto: B.A. Buzatto). (D) Fêmea de *Camarana flavipalpi* prostrada com ápice dos fêmures das pernas IV divergentes (foto: D.S. Caetano). 25
- 2 Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado somente em caracteres comportamentais e ecológicos e utilizando caracteres de pesos iguais. Matriz de caracteres apresentada na Tabela 3. Consenso estrito de 20 árvores mais parcimoniosas. Comprimento = 145, índice de consistência = 47 e índice de retenção = 72. Quadrados apresentam valores de suporte dos ramos: Bremer relativo e Bootstrap, respectivamente. Um ‘*’ representa valores de Bootstrap menores que 10. Caracteres plotados em ACCTRAN. 33
- 3 Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado somente em caracteres comportamentais e ecológicos e utilizando pesagem implícita. Matriz de caracteres apresentada na Tabela 3. Consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas geradas utilizando $k = 2,8$. Comprimento = 126, índice de consistência = 54, índice de retenção = 78 e ajuste total (*total fit*) = 38,13. Quadrados apresentam valores de suporte dos ramos: Bremer relativo e Reamostragem simétrica (*Symmetric resampling*), respectivamente. Um ‘*’ representa valores de reamostragem menores que 10. Caracteres plotados em ACCTRAN. Topologia idêntica às obtidas nas árvores de consenso estrito das análises utilizando um intervalo de k entre 1,83 e 4,1 (veja Tabela 4). . . . 34
- 4 Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado somente em caracteres comportamentais e ecológicos e utilizando pesagem implícita. Matriz de caracteres apresentada na Tabela 3. Única árvore mais parcimoniosa gerada utilizando $k = 9,3$. Comprimento = 123, índice de consistência = 56, índice de retenção = 80 e ajuste total (*total fit*) = 44,31. Quadrados apresentam valores de suporte dos ramos: Bremer relativo e Reamostragem simétrica (*Symmetric resampling*), respectivamente. Um ‘*’ representa valores de reamostragem menores que 10. Caracteres plotados em ACCTRAN. Topologia idêntica às obtidas nas análises sob pesagem implícita utilizando um intervalo de k entre 5,1 e 14,9 (veja Tabela 4) e, também, utilizando pesagem sucessiva. 35
- 5 Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado em caracteres morfológicos. Adaptado de Pinto-da-Rocha (2002). 40

- 6 Filogenia de Gonyleptidae mostrando a evolução do cuidado parental. Foram plotados o comportamento de deposição de detritos na superfície dos ovos pelas fêmeas (caráter 30), a presença de cuidado maternal (caráter 35) e cuidado paternal (caráter 36). A presença de cuidado parental independe da deposição de detritos nos ovos pelas fêmeas, sendo assim, o cuidado maternal e o cuidado paternal estão representados por padrões de linhas e losangos e a cor de preenchimento dos ramos representa os estados do caráter de deposição de detritos sobre os ovos pelas fêmeas (veja Resultados e Tabela 3). Filogenia adaptada da Figura 4 usando o programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2009). 47
- 7 Filogenia de Gonyleptidae mostrando o uso do estrato vegetal como local de forrageio. Legenda faz referência aos estados do caráter 44 (veja Resultados e Tabela 3). Filogenia adaptada da Figura 4 usando o programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2009). 48

Lista de Tabelas

1	Estado atual do conhecimento sistemático das subfamílias de Gonyleptidae. A coluna ‘Subfamília’ apresenta a lista das subfamílias de Gonyleptidae e a coluna ‘Revisão cladística’ reúne trabalhos publicados com a revisão das subfamílias. As colunas ‘Táxons descritos’ e ‘Táxons amostrados’ apresentam, respectivamente, o número total de gêneros e espécies descritas para as subfamílias e os táxons utilizados no presente trabalho. * Número de gêneros e espécies obtido em Kury (2003). ** Dados não publicados.	5
2	Relação das espécies utilizadas como terminais na análise cladística. A coluna ‘Local de coleta’ apresenta as localidades onde cada espécie foi coletada (para as espécies não coletadas utilizamos apenas informações disponíveis na literatura). A coluna ‘Fonte de informação’ reúne trabalhos publicados que contêm informações sobre o comportamento e biologia geral das espécies que utilizamos no levantamento dos caracteres.	6
3	Matriz de dados para 27 espécies do grupo-interno e quatro espécies do grupo-externo, apresentando 48 caracteres de origem ecológica e comportamental. Ordem dos <i>taxa</i> é a mesma da Figura 3. Polimorfismos estão representados pelas letras A (0+1), B (0+2), C (1+3) e D (2+3).	30
4	Resultado da análise de sensibilidade dos valores do índice de concavidade (k) utilizando 10 grupos de intervalos de k . A coluna ‘Distância’ apresenta a distância relativa de um caráter mediano em relação a um caráter não homoplásico, i.e., IC = 100 (veja descrição em Mirande, 2009). A coluna ‘ k ’ representa os valores do índice de concavidade utilizado. As colunas ‘Comprimento’ e ‘AMP’ apresentam os valores do comprimento e o número de árvores mais parcimoniosas encontradas. Finalmente, a coluna ‘Fit’ contém os valores de ajuste total (<i>total fit</i>) de cada uma das AMP geradas.	32

Sumário

1	Introdução	1
2	Material e métodos	4
2.1	Espécies estudadas	4
2.2	Obtenção e codificação dos caracteres	10
2.3	Análise filogenética	10
3	Resultados	12
3.1	Listagem dos caracteres	12
3.1.1	Comportamento defensivo	13
3.1.2	Comportamento gregário	21
3.1.3	Comportamento reprodutivo	22
3.1.4	Atividade e uso do habitat	27
3.2	Análise filogenética	32
4	Discussão	36
4.1	Uso de caracteres comportamentais	36
4.2	Filogenia de Gonyleptidae	37
4.3	Padrão de evolução dos caracteres	44
5	Conclusões	50
	Referências Bibliográficas	51

1 Introdução

Os opiliões são representantes da ordem Opiliones e estão entre os mais antigos aracnídeos, formando um clado denominado Dromopoda, que também inclui os escorpiões, pseudoescorpiões e solífugos (Shultz, 1998). A ordem contém cerca de 6000 espécies divididas em quatro subordens e 45 famílias (Giribet & Kury, 2007). Dentre essas famílias, Gonyleptidae se destaca por sua grande diversidade, compreendendo quase um quinto das espécies da ordem, e por sua ampla distribuição geográfica, que vai do sul da América do Sul até a Guatemala (Giribet & Kury, 2007). Assim como praticamente todas as famílias de opiliões, a base da sistemática de Gonyleptidae foi estabelecida pelos taxonomistas Roewer e Mello-Leitão, que imprimiram uma abordagem fortemente tipológica, responsável pela criação de vários agrupamentos artificiais (veja discussão em Giribet & Kury, 2007). Essa abordagem tipológica, que foi seguida por diversos taxonomistas, perdurou até o início da década de 1990, quando os primeiros trabalhos utilizando o método cladístico foram realizados com os Gonyleptidae.

O primeiro estudo cladístico realizado com os Gonyleptidae foi concluído por Kury (1991), que revisou a subfamília Mitobatinae em uma dissertação parcialmente publicada. Em 1994, o mesmo autor estudou os grupos considerados basais de Gonyleptidae e descreveu as subfamílias Cobaniinae, Metasarcinae e Heteropachylinae. Nesse mesmo trabalho, ele transferiu Cranainae, Heterocranainae, Prostyginae e Stygnicranainae para a família Cranidae (Kury, 1994a). Em 2002, Pinto-da-Rocha revisou a subfamília Caelopyginae e apresentou de forma preliminar a única hipótese filogenética para as subfamílias de Gonyleptidae disponível até o momento, porém o trabalho não provê a matriz e a lista de caracteres. Mais recentemente, foram feitas análises cladísticas para as subfamílias Bourguiiinae, Goniosomatinae, Hernandariinae, Heteropachylinae e Mitobatinae (Tabela 1). Na sua configuração atual, a família Gonyleptidae compreende 16 subfamílias, cerca de 266 gêneros e 815 espécies (Tabela 1; Kury, 2003). Ainda que o monofiletismo de várias subfamílias

já tenha sido testado usando-se análises cladísticas baseadas em caracteres morfológicos, as relações de parentesco entre muitas subfamílias que compõem a família Gonyleptidae permanecem pouco conhecidas.

Assim como na maioria dos táxons estudados sob uma abordagem cladística (veja discussão sobre o tema em [Proctor, 1996](#)), as potenciais fontes de informações para a construção de filogenias em opiliões também não foram exploradas de forma homogênea. Caracteres morfológicos foram os mais utilizados até o momento em filogenias de táxons da subordem Laniatores (e.g., [Kury, 1994b](#); [Pinto-da-Rocha & Kury, 2003](#), veja também Tabela 1), enquanto caracteres moleculares foram mais explorados em táxons da subordem Cyphophthalmi (e.g., [Boyer et al., 2005](#); [Sharma & Giribet, 2009](#), e referências citadas). Apesar de alguns trabalhos já terem mapeado comportamentos de defesa ([Hara et al., 2005](#); [Hara & Gnaspini, 2003](#)) e reprodução ([Machado & Raimundo, 2001](#); [Machado et al., 2004](#); [Nazareth & Machado, 2009](#)) sobre filogenias, caracteres de origem comportamental e ecológica estão virtualmente ausentes nas análises filogenéticas de qualquer táxon da ordem Opiliones. Duas exceções podem ser encontradas em [Kury \(1991\)](#), que identificou um caráter ecológico referente ao uso do habitat como sinapomorfia de Mitobatinae, e [DaSilva & Pinto-da-Rocha \(2010\)](#), que usaram o caráter ‘camuflagem com detritos aderidos ao corpo’ na filogenia dos Hernandarinae. Além da dificuldade no levantamento de informações comportamentais para um amplo conjunto de espécies, outros argumentos como a dificuldade em traçar homologias entre os estados de caráter e a suposta labilidade dos caracteres comportamentais são frequentemente levantados como motivo para a não utilização do comportamento e da ecologia em estudos filogenéticos em geral ([Proctor, 1996](#)). No entanto, [Wenzel \(1992\)](#) discute detalhadamente a definição de homologias em caracteres ecológicos-comportamentais, demonstrando como os mesmos critérios clássicos de [Remane \(1952\)](#), normalmente aplicados na definição de caracteres morfológicos, podem ser utilizados também para informações provenientes da ecologia e do comportamento.

Para testar formalmente a alegação de que caracteres comportamentais estão mais sujeitos à homoplasia que caracteres morfológicos, [De Queiroz & Wimberger \(1993\)](#) compararam o índice de consistência (IC) de cladogramas construídos com base em caracteres morfológicos e comportamentais. Foram comparados subconjuntos de caracteres comportamentais e morfológicos de uma mesma matriz e também diferentes trabalhos que utilizaram caracteres morfológicos e comportamentais, controlando pelo número de táxons amostrados em cada trabalho ([Sanderson & Donoghue, 1989](#)). Os resultados demonstram que o IC médio dos subconjuntos de caracteres comportamentais e morfológicos de uma mesma matriz e o IC médio dos cladogramas obtidos com dados morfológicos e dados comportamentais não diferiram nos dois casos. Mais recentemente, ([Puniamoorthy et al., 2009](#)) compararam o IC de uma filogenia baseada em dados moleculares com o IC de uma filogenia baseada em caracteres comportamentais obtidos para moscas da família Sepsidae (Diptera). Embora tenham sido utilizados somente caracteres do comportamento de corte e cópula, considerados como de evolução rápida ([Eberhard, 2004](#)), a análise cladística dos caracteres comportamentais gerou uma filogenia com IC semelhante (IC = 0,42) ao gerado pela análise molecular (IC = 0,40). Portanto, a argumentação de que os caracteres comportamentais são inferiores aos morfológicos é infundada, restando como problemas reais apenas a relativa dificuldade de obtenção de dados e a quantidade irrisória de informações sobre o comportamento disponível para a grande maioria dos grupos animais, especialmente invertebrados ([Kim & Byrne, 2006](#)). No caso particular dos opiliões, a maioria das espécies é conhecida apenas pelo material tipo e mesmo informações simples como habitat, local de refúgio ou horário de atividade não estão presentes nas etiquetas de coleta.

Nos últimos 15 anos, o conhecimento sobre a ecologia, comportamento e natureza química da secreção defensiva de espécies de Gonyleptidae aumentou bastante, de forma que atualmente dispõe-se de dados para um amplo conjunto de táxons (Tabela 2). Na realidade, a família é hoje o grupo de opiliões com o maior nú-

mero de espécies estudadas sob os mais variados aspectos biológicos. Este trabalho, portanto, valeu-se da grande disponibilidade de informações ecológicas, comportamentais e químicas para reconstruir a filogenia das subfamílias de Gonyleptidae. Posteriormente, com base nas topologias obtidas, discutimos os padrões de evolução dessas características dentro do grupo. Este trabalho representa a primeira abordagem filogenética completa para a família como um todo, visto que estudos anteriores não apresentam a matriz nem a lista de caracteres ([Pinto-da-Rocha, 2002](#)). Além disso, de uma perspectiva mais ampla, o trabalho representa também um teste da utilidade filogenética de caracteres comportamentais e ecológicos.

2 Material e métodos

2.1 Espécies estudadas

A Tabela 2 apresenta uma listagem das 31 espécies utilizadas na análise filogenética, sendo 27 representantes do grupo-interno (Gonyleptidae) e quatro representantes do grupo-externo (Stygnidae, Manaosbiidae e Cosmetidae). O grupo-interno é composto por representantes de todas as subfamílias de Gonyleptidae, exceto Ampycinae, cujas espécies são raras e ocorrem apenas em regiões de difícil acesso na Amazônia, e Gonyassamiinae, que possui apenas três espécies distribuídas principalmente na região serrana do estado do Rio de Janeiro ([Kury, 2003](#)). Subfamílias com relativamente poucas espécies (30 ou menos) e cujo monofiletismo já foi testado em outros trabalhos cladísticos estão representadas neste estudo por apenas uma ou duas espécies (Tabela 1). Para representar as subfamílias que possuem grande diversidade de espécies (100 ou mais) ou que ainda não foram revisadas, tais como Gonyleptinae e Pachylinae, utilizamos uma maior quantidade de terminais (Tabela 1). Seleccionamos como grupo-externo duas espécies de Cosmetidae, que parece ser a família irmã de Gonyleptidae ([Kury, 1994a](#); [Pinto-da-Rocha, 2002](#); [Yamaguti &](#)

Pinto-da-Rocha, 2009, mas veja também Giribet et al., 2010). Adicionalmente, incluímos um representante de Stygnidae e outro de Manaosbiidae, que são mais distantemente relacionadas aos Gonyleptidae (Giribet et al., 2010).

Tabela 1: Estado atual do conhecimento sistemático das subfamílias de Gonyleptidae. A coluna ‘Subfamília’ apresenta a lista das subfamílias de Gonyleptidae e a coluna ‘Revisão cladística’ reúne trabalhos publicados com a revisão das subfamílias. As colunas ‘Táxons descritos’ e ‘Táxons amostrados’ apresentam, respectivamente, o número total de gêneros e espécies descritas para as subfamílias e os táxons utilizados no presente trabalho. * Número de gêneros e espécies obtido em Kury (2003). ** Dados não publicados.

Subfamília	Revisão cladística	Táxons descritos	Táxons amostrados
Ampycinae	Não disponível*	2 gen.; 3 spp.	0
Bourguyiinae	Yamaguti & Pinto-da-Rocha (2009)	2 gen.; 10 spp	1 gen.; 1 spp.
Caelopyginae	Pinto-da-Rocha (2002)	9 gen.; 29 spp.	1 gen.; 1 spp.
Cobaniinae	Não disponível*	1 gen.; 2 spp.	1 gen.; 1 spp.
Goniosomatinae	DaSilva & Gnaspini (2009)	6 gen.; 35 spp.	2 gen.; 2 spp.
Gonyassamiinae	Não disponível*	2 gen.; 3 spp.	0
Gonyleptinae	Não disponível*	38 gen.; 142 spp.	4 gen.; 4 spp.
Hernandariinae	DaSilva & Pinto-da-Rocha (2010)	5 gen.; 23 spp.	2 gen.; 2 spp.
Heteropachylinae	Mendes (2005)	4 gen.; 22 spp.	2 gen.; 2 spp.
Metasarcinae	Não disponível*	13 gen.; 25 spp.	1 gen.; 1 spp.
Mitobatinae	Kury (1991); Pinto-da-Rocha & Bragagnolo (2010)	11 gen.; 47 spp.	2 gen.; 2 spp.
Pachylinae	Não disponível*	129 gen.; 400 spp.	4 gen.; 4 spp.
Pachylospeleinae	Não disponível*	1 gen.; 1 spp.	1 gen.; 1 spp.
Progonyleptoidellinae	Pinto-da-Rocha**	10 gen.; 17 spp.	2 gen.; 2 spp.
Sodreaninae	Pinto-da-Rocha**	4 gen.; 5 spp.	2 gen.; 2 spp.
Tricommatinae	Kury (1992b), Kury**	29 gen.; 51 spp.	2 gen.; 2 spp.

Em um primeiro momento, selecionamos os representantes de cada família ou subfamília de acordo com os seguintes critérios: (1) abundância: priorizamos espécies com populações numerosas e cujos indivíduos são facilmente encontrados na natureza; (2) facilidade de criação em cativeiro: priorizamos espécies com as quais nosso grupo de pesquisa já tem experiência prévia de manutenção de indivíduos em laboratório; (3) disponibilidade de informações na literatura: priorizamos espécies para as quais já existiam trabalhos publicados sobre sua ecologia e comportamento. Sendo assim, o conjunto final de espécies utilizado na análise filogenética inclui os táxons para os quais conseguimos obter a maior quantidade possível de informações

de modo a minimizar o número de dados faltantes (*missing data*), que sabidamente podem aumentar o número de árvores mais parcimoniosas e, portanto, diminuir a resolução do consenso (Prevosti & Chemisquy, 2010).

Sempre que possível, mantivemos pelo menos 20 indivíduos (10 ♂ e 10 ♀) de cada espécie em terrários individuais de vidro com 40 x 25 cm de base e 20 cm de altura. As condições de temperatura na sala de criação variaram entre 20 °C e 25 °C e a umidade relativa do ar, entre 80% e 90%. Controlamos o fotoperíodo de modo que as horas de luz duravam 11 horas (7:00 às 18:00 h) entre abril e setembro e 13 horas (6:00 às 19:00 h) entre outubro e março. Cada terrário simulava da melhor forma possível o ambiente onde as espécies foram encontradas na natureza a fim de que os comportamentos exibidos em laboratório fossem similares aos observados em campo (e.g., Osses et al., 2008; Nazareth & Machado, 2010). Alimentávamos os opiliões três vezes por semana com baratas maceradas e ração para gatos.

Tabela 2: Relação das espécies utilizadas como terminais na análise cladística. A coluna ‘Local de coleta’ apresenta as localidades onde cada espécie foi coletada (para as espécies não coletadas utilizamos apenas informações disponíveis na literatura). A coluna ‘Fonte de informação’ reúne trabalhos publicados que contêm informações sobre o comportamento e biologia geral das espécies que utilizamos no levantamento dos caracteres.

Táxon	Local de coleta	Fonte de informação
STYGNIDAE		
<i>Protimesius longipalpis</i>	Manaus, AM, Brasil	Machado & Macías-Ordóñez (2007a,b)
MANAOSBIIDAE		
<i>Saramacia lucasae</i>	Manaus, AM, Brasil	Gnaspini & Hara (2007)
Continua		

Táxon	Local de coleta	Fonte de informação
COSMETIDAE		
<i>Gryne coccineloides</i>	Campinas, SP, Brasil	Machado & Macías-Ordóñez (2007b)
<i>Vonones sayi</i>	Não coletada	Eisner et al. (1971) ; Jones & Cokendolpher (1985) ; Cokendolpher & Jones (1991) ; Eisner et al. (2005)
GONYLEPTIDAE		
BOURGUYIINAE		
<i>Bourguyia trochanteralis</i>	Cananéia, SP, Brasil	Machado & Oliveira (2002) ; Hara & Gnaspini (2003) ; Osses et al. (2007)
CAELOPYGINAE		
<i>Ampheres leucopheus</i>	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Hara & Gnaspini (2003) ; Hara et al. (2003, 2005) ; Lerche (2009) ; Gnaspini & Lerche (2010)
COBANIINAE		
<i>Cobania picea</i>	Itamonte, MG, Brasil	Rocha et al. (2011)
GONIOSOMATINAE		
<i>Acutisoma longipes</i>	Atibaia, SP, Brasil	Machado & Oliveira (1998) ; Machado et al. (2000, 2002, 2005) ; Hara & Gnaspini (2003)
<i>Serracutisoma proximum</i>	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Ramires & Giaretta (1994) ; Machado (2002) ; Buzatto et al. (2007) ; Buzatto & Machado (2008, 2009) ; Lerche (2009) ; Buzatto et al. ; Rocha et al. (2011)
Continua		

Táxon	Local de coleta	Fonte de informação
GONYLEPTINAE		
<i>Gonyleptes saprophilus</i>	Itamonte, MG, Brasil	Machado & Raimundo (2001); Machado et al. (2004)
<i>Mischonyx cuspidatus</i> ¹	Campinas, SP, Brasil	Mestre & Pinto-da-Rocha (2004); Pereira et al. (2004); Willemart & Pellegatti-Franco (2007); Hara et al. (2005); Hara & Gnaspini (2003)
<i>Neosadocus maximus</i>	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Machado & Pizo (2000); Willemart & Pellegatti-Franco (2007); Hara et al. (2005); Hara & Gnaspini (2003); Osses et al. (2008); Willemart et al. (2009); Rocha et al. (2011)
<i>Acanthogonyleptes pulcher</i>	Santo André, SP, Brasil	Hara et al. (2005); Hara & Gnaspini (2003)
HERNANDARIINAE		
<i>Pseudotrogulus funebris</i>	Santo André, SP, Brasil	Firmo & Pinto-da-Rocha (2002)
<i>Multumbo terrenus</i>	Teresópolis, RJ, Brasil	DaSilva & Pinto-da-Rocha (2010)
HETEROPACHYLINAE		
<i>Chavesincola inexpectabilis</i>	Santa Teresa, ES, Brasil	Nazareth & Machado (2009)
<i>Magnispina neptunia</i>	Linhares, ES, Brasil	Nazareth & Machado (2010)
METASARCINAE		
<i>Tapacochana insignita</i>	Huáscaran, Llaco, Peru	Não disponível
MITOBATINAE		
<i>Longiperna concolor</i>	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Lerche (2009); Zatz (2010); Zatz et al. (2010)
<i>Promitobates ornatus</i>	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Willemart (2001); Hara et al. (2005); Hara & Gnaspini (2003); Machado & Macías-Ordóñez (2007a); Lerche (2009); Willemart et al. (2009); Zatz (2010)
Continua		

¹Hara et al. (2005) e Hara & Gnaspini (2003) reportam dados para uma população de *Mischonyx cuspidatus* de Teresópolis (RJ). A sistemática do gênero, entretanto, é extremamente confusa e provavelmente a espécie utilizada aqui é diferente daquela usada por Hara e colaboradores.

Táxon	Local de coleta	Fonte de informação
PACHYLINAE		
<i>Acanthopachylus aculeatus</i>	Montevideo, Uruguai	Canals (1936) ; Estable et al. (1955) ; Fieser & Ardao (1956) ; Capocasale & Bruno-Trezza (1964) ; Eisner et al. (2004)
<i>Discocyrtus prospicius</i>	Montevideo, Uruguai	Canals (1936) ; Capocasale (1965)
<i>Pachyloides thorellii</i>	Montevideo, Uruguai	Canals (1936) ; Capocasale & Bruno-Trezza (1964) ; González et al. (2004)
<i>Pachylus paessleri</i>	San Carlos de Apoquindo, Santiago, Chile	Naya et al. (2007) ; Lardies et al. (2008)
PACHYLOSPELEINAE		
<i>Pachylospelaesus strinatii</i>	Iporanga, São Paulo, Brasil	Hoenen & Gnaspini (1999) ; Pinto-da-Rocha (1996)
PROGONYLEPTOIDEINAE		
<i>Iporangaia pustulosa</i>	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Hoenen & Gnaspini (1999) ; Hara & Gnaspini (2003) ; Machado et al. (2004) ; Hara et al. (2005) ; Willemart & Chelini (2007) ; Willemart et al. (2007) ; Lerche (2009) ; Requena et al. (2009) ; Gnaspini & Lerche (2010) ; Rocha et al. (2011)
<i>Progonyleptoidellus striatus</i>	Santo André, SP, Brasil	Hara & Gnaspini (2003) ; Machado et al. (2004) ; Hara et al. (2005)
SODREANINAE		
<i>Sodreana</i> sp ¹ .	Ribeirão Grande, SP, Brasil	Hara & Gnaspini (2003) ; Hara et al. (2005)
<i>Stygnobates barbiellinii</i>	Ubatuba, SP, Brasil	Não disponível
TRICOMMATINAE		
<i>Camarana flavipalpi</i>	Ubatuba, SP, Brasil	Machado & Pomini (2008)
<i>Cryptogeobius crassipes</i>	Rio de Janeiro, RJ, Brasil	Não disponível

¹[Hara et al. \(2005\)](#) e [Hara & Gnaspini \(2003\)](#) identificam esta espécie como *Zortalia inscripta*. No entanto, [Pinto-da-Rocha \(em prep.\)](#) aponta que trata-se de uma espécie nova pertencente ao gênero *Sodreana*.

2.2 Obtenção e codificação dos caracteres

Determinamos os estados dos caracteres por meio de categorizações e codificação por lacunas (*gap coding*) nos casos em que a característica de interesse tinha natureza contínua. A fim de padronizar a obtenção dos dados referentes à defesa, utilizamos um protocolo de estimulação dos indivíduos (veja ‘Listagem de caracteres’). Com o objetivo de capturar a variação intra-específica nas características estudadas, sempre que possível, realizamos os experimentos com pelo menos 20 indivíduos de cada espécie. Sendo assim, codificamos alguns caracteres utilizando a percentagem dos indivíduos de cada espécie que expressaram um dado comportamento após a aplicação de um estímulo padronizado. Obtivemos os demais caracteres principalmente por meio de observações e manipulações em campo (Tabela 1). Para determinar a natureza química das substâncias presentes na secreção defensiva liberada pelos indivíduos, coletamos amostras para posterior análise no Laboratório de Química de Produtos Naturais, Instituto de Química, Universidade Estadual de Campinas. O procedimento de armazenagem e identificação do grupo químico da secreção defensiva das espécies amostradas seguiu o protocolo detalhado em [Rocha et al. \(2011\)](#). Quando não foi possível obter diretamente as informações necessárias para a determinação dos estados de alguns caracteres para as espécies, utilizamos dados disponíveis na literatura (Tabela 2). Codificamos apenas dois caracteres como ordenados, pois ambos permitiam a elaboração lógica de uma série de transformação (veja caracteres 30 e 33 na ‘Listagem dos caracteres’). Utilizamos todos os demais caracteres da matriz como não aditivos.

2.3 Análise filogenética

A robustez de uma árvore filogenética pode ser definida como sua resistência à variação nas premissas ou parâmetros da análise ([Giribet, 2003](#)). Para testar a robustez das árvores geradas neste estudo, efetuamos as análises filogenéticas utilizando três diferentes esquemas de pesagem: (1) todos os caracteres igualmente pesados, (2) pe-

sagem sucessiva (*successive weighting*; [Farris, 1969](#)) e (3) pesagem implícita (*implied weighting*; [Goloboff, 1993](#)). Visto que os processos iterativos de análise filogenética são sensíveis aos parâmetros de análise definidos *a priori* ([Wheeler, 1995](#)) e que não há razão biológica para a atribuição de somente um valor para a constante de concavidade (k) nas análises sob pesagem implícita ([Goloboff, 1993](#); [Turner & Zandee, 1995](#)), utilizamos um conjunto de valores de k ao invés de determinar somente um valor para este parâmetro. Dado que a distribuição dos valores de k em função do ajuste (*fit*) é concava ([Goloboff, 1993](#)), utilizamos os códigos `aaa.run` e `aab.run` desenvolvidos por [Mirande \(2009\)](#) para calcular os valores de k de modo que cada intervalo entre dois valores do parâmetro represente o mesmo incremento na magnitude do efeito da pesagem diferencial dos caracteres. Para tal, determinamos um intervalo composto por 10 valores de k , entre 70 e 95% do peso de um caráter não homoplásico (i.e., IC = 100), aplicados aos caracteres com valores intermediários do índice de consistência (comandos `aaa 3 10 70 95 7`; veja descrição em [Mirande, 2009](#)). Sendo assim, garantimos que sempre há um incremento de 2,78% do peso de um caráter não homoplásico aplicado a cada um dos nove intervalos entre os 10 valores de k utilizados.

Executamos todas as análises no programa TNT ([Goloboff et al., 2008](#)) e utilizamos 200 sequências de adição aleatória (*random addition sequences*) seguidas de troca entre ramos (*tree bisection reconnection*) e 20 ciclos do algoritmo de derivação de árvores (*tree-drifting*; [Goloboff, 1999](#)), salvando até 1.000 árvores por replicação. Utilizamos essa mesma rotina de buscas para encontrar as árvores mais parcimoniosas de pesos iguais e utilizando pesagem sucessiva. Utilizamos o IC dos caracteres do conjunto de árvores mais parcimoniosas obtidas com caracteres igualmente pesados como variável operacional para o desempenho dos caracteres para a pesagem sucessiva. Nas análises utilizando pesos iguais e pesagem sucessiva, utilizamos os seguintes comandos de busca: `rs0; hold 1000; xmult = replications 200 drift 20;`. Finalmente, utilizamos o código `REWT.RUN` (disponível no software TNT; [Go-](#)

loboff et al., 2008) para recalcular os pesos dos caracteres na pesagem sucessiva.

Calculamos os valores de suporte de Bremer relativo (Goloboff & Farris, 2001) e Bootstrap para cada nó da árvore de consenso de pesos iguais e utilizamos valores de suporte de Bremer relativo e reamostragem simétrica (*symmetric resampling*; Goloboff et al., 2003) para as árvores geradas utilizando os algoritmos de pesagem sucessiva e implícita. Adotamos o suporte de Bremer relativo e a reamostragem simétrica porque estes índices não sofrem a influência do esquema de pesagem da análise filogenética (Goloboff & Farris, 2001; Goloboff et al., 2003; Mirande, 2009). Calculamos também os valores de ajuste total (*total fit*) para todas as árvores mais parcimoniosas geradas através de pesagem sucessiva ou implícita utilizando uma função côncava decrescente (comando `fit*`). Para entender os padrões de evolução das características ecológicas, comportamentais e químicas otimizamos os caracteres no programa Winclada (Nixon, 1999) utilizando as opções ACCTRAN e DELTRAN.

3 Resultados

3.1 Listagem dos caracteres

Levantamos 48 caracteres de origem ecológica, comportamental e química (veja matriz na Tabela 3). Dividimos os caracteres em quatro grandes blocos: (a) defesa, composto por 24 caracteres (1-24) e 25 estados derivados, (b) gregarismo, com três caracteres (25-27) e cinco estados derivados, (c) reprodução, com 13 caracteres (28-40) e 26 estados derivados; (d) atividade e uso do habitat, com oito caracteres (41-48) e 15 estados derivados.

A descrição dos caracteres segue o seguinte formato:

1. Descrição do caráter: [0] Estado 0; [1] Estado 1 (Número de passos, IC = Índice de consistência, IR = Índice de retenção; todos computados utilizando

a Figura 4).

Exp: Descrição do protocolo de manipulação dos indivíduos amostrados.

Obs: Observações pertinentes sobre o caráter.

3.1.1 Comportamento defensivo

1. Indivíduo deixa-se cair de substrato elevado (vegetação ou paredes de cavernas) quando perturbado: [0] Ausente; [1] Presente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Tocamos indivíduos ativos sobre paredes de pedras, troncos ou folhas.

Obs: A definição deste caráter inclui apenas indivíduos que caem do substrato elevado imediatamente após a aplicação do estímulo. Não incluímos indivíduos que, após a aplicação do estímulo, correm e caem (caráter 2). Caráter inaplicável para as espécies que forrageiam ou se abrigam exclusivamente no solo (veja caracteres 44 e 45).

2. Indivíduo se desloca rapidamente quando perturbado e cai (ou se joga) de substrato elevado (geralmente vegetação): [0] Ausente; [1] Presente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Idem caráter 1.

Obs: Vide caráter 1.

3. Ataque com quelíceras e pedipalpos quando machos são manipulados: [0] Ausente ou em baixa frequência (<20% dos indivíduos amostrados); [1] Presente em alta frequência (>20% dos indivíduos amostrados) (3 passos, IC = 33, IR = 83).

Exp: Pinçamos os indivíduos na porção mediana do fêmur da perna IV e, em seguida, colocamos a ponta do dedo indicador imediatamente à frente

dos pedipalpos, em contato com as quelíceras. No caso de espécimes pequenos, como *Cryptogeobius crassipes* e *Chavesincola inexpectabilis*, aproximamos das quelíceras um pequeno cilindro de borracha fixo na ponta de uma pinça. Registramos se o indivíduo tentava atacar o dedo ou o cilindro de borracha com as quelíceras e/ou pedipalpos.

Obs: Os indivíduos podem atacar prontamente quando pinçados pela perna IV ou imediatamente quando o dedo é aproximado das quelíceras. Em alguns casos, entretanto, os indivíduos não atacam logo após o contato com o dedo, demorando certo tempo (5-10 s) para atacar. Quando menos de cinco indivíduos foram amostrados, o estado do caráter foi considerado como dado faltante (?).

4. Ataque com quelíceras e pedipalpos quando fêmeas são manipuladas: [0] Ausente ou em baixa frequência (<20% dos indivíduos amostrados); [1] Presente em alta frequência (>20% dos indivíduos amostrados) (3 passos, IC = 33, IR = 75).

Exp: Idem caráter 3.

Obs: Vide caráter 3.

5. Liberação de fluido oral antes da liberação de secreção repugnatória: [0] Presente. Indivíduos sempre liberam fluido oral antes da liberação de secreção repugnatória; [1] Ausente. Indivíduos podem liberar secreção repugnatória sem acúmulo prévio de gotículas de fluido oral (2 passos, IC = 50, IR = 91).

Obs: Veja descrição detalhada desses dois estados em [Gnaspini & Hara \(2007\)](#).

6. Deslocamento de gotículas de fluido oral pelos canais tegumentares nas margens do escudo dorsal: [0] Presente (veja Figura 10.5a em Gnaspini & Hara, 2007); [1] Ausente. Gotículas de fluido não se deslocam até a porção dorsal do

corpo via canais tegumentares, podendo se acumular entre a base das pernas I e II (veja Figura 1A em [Eisner et al., 1971](#)) (2 passos, IC = 50, IR = 66).

Exp: Pinçamos os indivíduos na porção mediana do fêmur da perna IV. Nos casos em que o indivíduo não liberou fluido oral quando pinçado pela perna IV, utilizamos uma outra pinça para pressioná-lo dorso-ventralmente na porção mediana do escudo dorsal (região imediatamente posterior ao oculario).

Obs: Veja descrição detalhada desses dois estados em [Gnaspini & Hara \(2007\)](#).

7. Substância repugnatória, emissão através dos ozóporos: [0] Presente; [1] Ausente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Imobilizamos os indivíduos pinçando o fêmur da perna IV. Em seguida, utilizamos uma outra pinça para pressioná-los dorso-ventralmente na porção mediana do escudo dorsal (imediatamente posterior ao oculario).

Obs: No caso de Mitobatinae, em que a secreção não é produzida, o caráter é aplicável e o estado é ausente. No entanto, os demais caracteres referentes à secreção repugnatória (7–18) não são aplicáveis para *Longiperna concolor* e *Promitobates ornatus*.

8. Substância repugnatória, liberação quando o indivíduo é pinçado no fêmur IV: [0] Ausente; [1] Presente (4 passos, IC = 25, IR = 72).

Exp: Pinçamos os indivíduos (machos e fêmeas) na porção mediana do fêmur da perna IV e, em seguida, registramos a liberação ou não da secreção repugnatória pelos ozóporos.

9. Substância repugnatória, propensão de liberação quando o corpo é pressionado dorso-ventralmente: [0] Baixa: menos de 20% dos indivíduos amostrados liberaram secreção; [1] Alta: mais de 20% dos indivíduos amostrados liberaram secreção (2 passos, IC = 50, IR = 66).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Para todas as espécies, amostramos sempre mais do que 10 indivíduos (machos e fêmeas).

10. Substância repugnatória, emissão de gotículas: [0] Presente; [1] Ausente (2 passos, IC = 50, IR = 88).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Indivíduos liberam secreção em forma de gotículas que se misturam às gotículas de fluido oral liberadas anteriormente (caráter 10) e se deslocam para a região posterior do corpo via canais tegumentares nas margens do escudo dorsal. Veja descrição detalhada deste comportamento em [Gnaspini & Hara \(2007\)](#).

11. Substância repugnatória, forma de liberação de gotículas: [0] Deslocamento de secreção repugnatória somente através de sulco entre perna I e II (veja Figura 1B em [Eisner et al., 1971](#)); [1] Deslocamento de secreção repugnatória através de canais tegumentares nas margens laterais do escudo dorsal (veja Figura 10.5b em [Gnaspini & Hara, 2007](#)) (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Caráter inaplicável para espécies que não liberam secreção em forma de gotícula (veja caráter 10). Gotícula de secreção pode se deslocar posteriormente através dos canais tegumentares nas margens do escudo dorsal ou diretamente para a porção ventral do corpo pelos canais tegumentares existentes entre os pares de pernas I e II. No caso de Cosmetidae (*Gryne coccineloides* e *Vonones sayi*) as gotículas de secreção se acumulam entre a base das pernas I e II e são posteriormente recolhidas pelo par de pernas I (veja caráter 15).

12. Substância repugnatória, acúmulo de gotícula de secreção entre a base das pernas I e II (ventralmente): [0] Presente (veja Figura 1B em [Eisner et al., 1971](#)); [1] Ausente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Idem caráter 6.

13. Substância repugnatória, emissão de jato: [0] Ausente; [1] Presente (veja Figura 10.5c em [Gnaspini & Hara, 2007](#)) (2 passos, IC = 50, IR = 91).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Indivíduos liberam secreção em forma de jato que pode ou não ser direcionado ao agressor (caráter 14). Veja descrição detalhada deste comportamento em [Hara & Gnaspini \(2003\)](#).

14. Substância repugnatória, jato de secreção pode ser liberado na direção do agressor: [0] Ausente. Liberação de jato ocorre somente em uma direção (antero-posterior) e, geralmente, em sentido posterior; [1] Presente. Jato de secreção pode variar em direção e sentido em função de local onde o indivíduo foi estimulado (2 passo, IC = 50, IR = 50).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Apesar de sempre pinçarmos os indivíduos na porção mediana do escudo dorsal, espécies que são capazes de liberar o jato na direção do estímulo atingiam o ápice da pinça (veja Figura 10.5c em [Gnaspini & Hara, 2007](#)). Espécies que não são capazes de liberar o jato na direção do estímulo nunca atingiam o ápice da pinça. Caráter inaplicável para espécies que não liberam secreção em forma de jato (veja caráter 11).

15. Substância repugnatória, gotícula de secreção é coletada pelo tarso da perna I e aplicada diretamente no agressor (*leg dabbing*, *sensu* [Eisner et al. \(1971\)](#)): [0] Ausente; [1] Presente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Veja Figuras 1D e 1G em [Eisner et al. \(1971\)](#).

16. Composição da substância repugnatória, vinil cetonas: [0] Ausente ou em frequência relativa $<5\%$; [1] Presente em frequência relativa $>5\%$ (3 passos, IC = 33, IR = 75).

Obs: Quando não foi possível coletar a secreção em quantidade suficiente para sua identificação, extraímos as informações químicas utilizadas das seguintes fontes: [Hara et al. \(2003\)](#); [Eisner et al. \(2004\)](#); [González et al. \(2004\)](#); [Machado et al. \(2005\)](#); [Machado & Pomini \(2008\)](#); [Rocha et al. \(2011\)](#).

17. Composição da substância repugnatória, 1,4-benzoquinonas: [0] Ausente ou em frequência relativa $<5\%$; [1] Presente em frequência relativa $>5\%$ (4 passos, IC = 25, IR = 66).

Obs: Idem caráter 16.

18. Composição da substância repugnatória, alquil-fenóis: [0] Ausente ou em frequência relativa $<5\%$; [1] Presente em frequência relativa $>5\%$ (2 passos, IC = 50, IR = 50).

Obs: Idem caráter 16.

19. Pinçamento do agressor pelos machos usando os espinhos da perna IV (*nipping*, *sensu* [Willemart et al., 2009](#)): [0] Ausente; [1] Presente (5 passos, IC = 20, IR = 60).

Obs: Quando o indivíduo joga o corpo bruscamente para trás enquanto pinçado pelo fêmur da perna IV, consideramos o pinçamento (*nipping*) como presente. Também consideramos o comportamento presente quando os indivíduos amostrados exibiram o comportamento de pinçamento durante

a execução de outros experimentos (e.g., experimentos dos caracteres 3 a 15).

20. Estridulação, indivíduo vibra e produz som baixo, porém audível, quando pressionado dorso-ventralmente na porção mediana do escudo dorsal (região imediatamente posterior ao oculario): [0] Ausente; [1] Presente (1 passo, não informativo).

Exp: Idem caráter 6.

Obs: Apesar de examinarmos sob microscópio estereoscópico os indivíduos que estridularam, não encontramos nenhum órgão estridulador evidente nas pernas, pedipalpos ou quelíceras.

21. Tanatose: [0] Presente; [1] Ausente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Exp: Manipulamos os indivíduos de três formas: (a) pinçamos os indivíduos na porção mediana do fêmur da perna IV; (b) pressionamos levemente os indivíduos entre as palmas das mãos e, em seguida, abrimos as mãos lentamente; (c) pinçamos os indivíduos na porção mediana do fêmur da perna IV e, em seguida, liberamos os indivíduos de uma altura de 15 a 20 cm do substrato. Consideramos o caráter como presente se algum dos indivíduos amostrados expressou o comportamento em pelo menos uma das três formas de manipulação.

Obs: Na literatura, existem diversas definições para o comportamento de tanatose (*thanatosis* ou *death feigning*). Dependendo do autor e da definição utilizada, pode-se facilmente utilizar termos diferentes para descrever um mesmo comportamento (e.g., [Edmunds, 1974](#); [Misslin, 2003](#); [Honma et al., 2006](#)). Portanto, para fins de padronização, definimos a tanatose como o ato de manter-se completamente imóvel após ser exposto a algum estímulo potencialmente perigoso para o animal (i.e., ser pinçado

pelo fêmur da perna IV, ser levemente pressionado ou sofrer queda de uma altura de 15 a 20 cm do substrato), independente da duração da imobilidade após a aplicação do estímulo ou da presença de uma postura estereotipada associada ao comportamento (veja *tonic immobility* em [Misslin, 2003](#)).

22. Tanatose, o indivíduo entra em tanatose apenas quando pressionado levemente entre as duas mãos: [0] Presente; [1] Ausente (2 passos, IC = 50, IR = 87).

Exp: Idem caráter 21, mas refere-se somente ao estímulo (b).

Obs: Muitos representantes da família Gonyleptidae, por serem grandes e conspícuos, geralmente são coletados manualmente utilizando o método de busca ativa. Durante as coletas, verificamos que os indivíduos de algumas espécies geralmente entram em tanatose somente quando presos nas mãos do coletor. Esses indivíduos geralmente fazem tanatose com pernas recolhidas sobre o corpo. No entanto, o caráter foi codificado como presente independentemente da postura de tanatose dos indivíduos. Caráter inaplicável para as espécies que não exibem tanatose (veja caráter 21).

23. Tanatose, pernas retraídas sobre o corpo: [0] Ausente; [1] Presente (veja Figura 10.1e em [Gnaspini & Hara, 2007](#)) (7 passos, IC = 14, IR = 45).

Exp: Idem caráter 21. Aplicamos os estímulos (b) e (c).

Obs: Codificamos o caráter como ausente sempre que a postura dos indivíduos da espécie era distinta (e.g. pernas estendidas lateralmente, veja Figura 2 em [Machado & Pomini, 2008](#)). Caráter inaplicável para as espécies que não exibem tanatose (veja caráter 21).

24. Deposição de detritos sobre o corpo: [0] Ausente. Os indivíduos nunca são encontrados com detritos aderidos a nenhuma parte do corpo; [1] Presente.

Detritos geralmente cobrindo todo o escudo dorsal e, algumas vezes, parte das pernas, pedipalpos e quelíceras (veja descrição em [DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010](#)) (1 passo, não informativo).

3.1.2 Comportamento gregário

25. Gregarismo: [0] Presente. Indivíduos formam agrupamentos sob troncos ou pedras no nível do solo (veja Figura 11.1b em [Machado & Macías-Ordóñez, 2007b](#)); [1] Presente. Indivíduos formam agrupamentos sobre paredes de pedra, geralmente em cavernas ou outras formações rochosas (veja Figura 11.1a em [Machado & Macías-Ordóñez, 2007b](#)); [2] Presente. Indivíduos formam agrupamentos no interior de bromélias-tanque; [3] Ausente (5 passos, IC = 60, IR = 80).

Obs: Definimos uma agregação como um conjunto de três ou mais indivíduos prostrados que apresentam sobreposição de pelo menos uma das pernas ([Machado et al., 2000](#)).

26. Gregarismo, distribuição temporal: [0] Agregações de adultos ocorrem durante todo ou quase todo o ano; [1] Agregações de adultos ocorrem predominantemente em apenas algumas épocas do ano (geralmente no período não reprodutivo) (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Obs: Caráter inaplicável para as espécies que não formam agregações (veja caráter 25).

27. Gregarismo, quantidade de indivíduos agrupados: [0] Agrupamentos geralmente pouco numerosos, raramente ultrapassando 30 indivíduos; [1] Agrupamentos geralmente numerosos, comumente ultrapassando 20 indivíduos e podendo conter até 200 (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Obs: Codificamos as espécies de acordo com a quantidade de indivíduos encontrados na maioria dos agrupamentos registrados. Caráter inaplicável para as espécies que não formam agregações (veja caráter 25).

3.1.3 Comportamento reprodutivo

28. Oviposição, quantidade de ovos e distribuição temporal das desovas: [0] Fêmeas colocam de um a três ovos individualmente ao longo de toda a estação reprodutiva; [1] Fêmeas colocam pequenos conjuntos de ovos (10-50) ao longo de toda a estação reprodutiva; [2] Fêmeas colocam 50-200 ovos de uma única vez na estação reprodutiva, podendo ter uma ou três oviposições durante toda a vida (4 passos, IC = 50, IR = 80).

Obs: Fêmeas de *Neosadocus maximus* colocam conjuntos de até 100 ovos de uma só vez, mas crescem novos conjuntos de ovos à desova ao longo da estação, fazendo com que sua estratégia de oviposição se assemelhe mais ao estado (1).

29. Oviposição, substrato utilizado: [0] Sobre ou sob troncos (vivos ou mortos) ou pedras; [1] Sobre a vegetação, podendo ocorrer na face abaxial de folhas ou no interior de bromélias-tanque; [2] Interior de cavidades naturais em troncos (vivos ou mortos); [3] Interior de cavidades naturais em barrancos; [4] Sobre troncos (vivos ou mortos), pedras, na face abaxial de folhas ou sobre briófitas rasteiras (5 passos, IC = 80, IR = 87).

Obs: Embora o estado (4) tenha sobreposição com os estados (0) e (1), os indivíduos das espécies codificadas como estado (4) utilizam todos os substratos discriminados em uma proporção relativamente similar. A codificação como polimorfismo dos estados (0) e (1) implica em perda de informação filogenética.

30. Oviposição, adesão de detritos aos ovos pelas fêmeas: [0] Presente em grande quantidade, cobrindo totalmente a superfície dos ovos; [1] Presente em pequena quantidade, cobrindo esparsamente a superfície dos ovos; [2] Ausente (4 passos, IC = 50, IR = 77).

Obs: Caráter ordenado.

31. Oviposição, deposição de ovos no substrato utilizando quelíceras: [0] Ausente; [1] Presente (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Obs: Veja descrição deste comportamento em [Nazareth & Machado \(2009\)](#).

32. Desova, disposição dos ovos na superfície abaxial da folha: [0] Ovos postos sem um padrão claro de distribuição na folha (veja Figura 1A em [Buzatto et al., 2007](#)); [1] Ovos postos a partir do ápice da folha em direção ao pecíolo (veja Figura 1 em [Machado et al., 2004](#)) (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Obs: Caráter inaplicável para as espécies que não ovipõem na vegetação (veja caráter 29).

33. Desova, presença de muco higrófilo e transparente envolvendo os ovos: [0] Ausente; [1] Presente. Camada fina de muco envolvendo os ovos (Figura 1A); [2] Presente. Camada espessa de muco envolvendo os ovos (veja Figura 3 em [Requena et al., 2009](#)) (2 passos, IC = 100, IR = 100).

Obs: Caráter ordenado.

34. Guarda da parceira (*mate guarding*), comportamento do macho após a cópula: [0] Macho abandona a fêmea imediatamente após a cópula; [1] Macho se posiciona atrás da fêmea e toca lentamente as pernas III e IV (ocasionalmente o dorso) da parceira com suas pernas II (veja Figura 12.5c em [Machado & Macías-Ordóñez, 2007a](#)); [2] Macho se posiciona atrás da fêmea e toca rapidamente as pernas, o dorso e o ventre da parceira com suas pernas II (veja

descrição deste comportamento em [Nazareth & Machado, 2009](#)); [3] Macho se posiciona atrás da fêmea e a agarra com os pedipalpos enquanto ela ovipõe (veja Figura 12.6b em [Machado & Macías-Ordóñez, 2007a](#)); [4] Macho se posiciona sobre a desova em frente à fêmea (Figura 1B) (5 passos, IC = 80, IR = 80).

Obs: A duração do período de guarda da parceira pode variar de 1 a 48 h em uma mesma espécie, dependendo de uma série de fatores como o período da estação reprodutiva, a densidade de outros machos e do número de vezes com que um macho copula com a mesma fêmea.

35. Guarda dos ovos, cuidado maternal: [0] Ausente; [1] Presente, fêmeas permanecem todo o tempo sobre a desova; [2] Presente, fêmeas abandonam os ovos regularmente (especialmente durante o dia) (3 passos, IC = 66, IR = 75).
36. Guarda dos ovos, cuidado paternal: [0] Ausente; [1] Presente e facultativo; [2] Presente e obrigatório. O macho abandona a desova frequentemente, sendo visto a mais de 5 m de seus ovos. O período longe dos ovos pode ser longo (> 48 h) e o macho pode se distanciar não só para comer, mas também para se abrigar; [3] Presente e obrigatório. O macho permanece sobre os ovos durante quase todo o tempo de cuidado, abandonando a desova esporadicamente e por curtos períodos (< 1 h) apenas para forragear (4 passos, IC = 75, IR = 80).

Obs: O estado (1) refere-se ao cuidado anfisexual descrito para algumas espécies de Goniosomatinae, no qual os machos cuidam de desovas cujas fêmeas guardiãs desertam ou morrem ([Buzatto & Machado, 2009](#)).

37. Sistema de acasalamento, machos possuem haréns formados por até 10 fêmeas: [0] Ausente; [1] Presente, contendo fêmeas que cuidam da prole (veja Figura 12.5d em [Machado & Macías-Ordóñez, 2007a](#)); [2] Presente, contendo fêmeas

Figura 1: (A) Desova de *Neosadocus maximus* sobre face abaxial de folha e com ovos envoltos por fina camada de muco (foto: G. Machado). (B) Casal de *Iporangaia pustulosa* após a cópula. Nesta espécie, o macho se posiciona sobre a desova e em frente à fêmea enquanto ela ovipõe (foto: G. Machado). (C) Macho de *Serracutisoma proximum* em forrageio sobre a vegetação com os pedipalpos estendidos para frente (foto: B.A. Buzatto). (D) Fêmea de *Camarana flavipalpi* prostrada com ápice dos fêmures das pernas IV divergentes (foto: D.S. Caetano).

ovígeras que não cuidam da prole (veja Figuras 1D em [Zatz et al., 2010](#)) (3 passos, IC = 66, IR = 75).

38. Brigas entre machos, golpes com as pernas II nas pernas II do adversário: [0] Ausente; [1] Presente (veja Figura 3a em [Buzatto & Machado, 2008](#)) (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Obs: Devido à ausência de registros de combates para a maioria das espécies amostradas, utilizamos o seguinte critério para a codificação do caráter nos táxons sem informação comportamental: quando a espécie possui forte dimorfismo sexual no comprimento da perna II dos machos (pernas II dos machos mais compridas que as das fêmeas) o caráter foi considerado como presente. Nas espécies sem dimorfismo sexual no comprimento da perna II, o caráter foi considerado ausente. Este critério foi baseado em informações sobre o comportamento e a morfologia de *Serracutisoma proximum* ([Buzatto & Machado, 2008](#)).

39. Brigas entre machos, indivíduos brigam utilizando a perna IV: [0] Ausente; [1] Presente (3 passos, IC = 33, IR = 66).

Obs: Quando a espécie possui forte dimorfismo sexual na perna IV, com machos mais armados ou com segmentos mais longos que as fêmeas, o caráter foi considerado como presente, sendo ausente em condições de ausência de dimorfismo sexual. Este critério foi baseado em informações sobre o comportamento e a morfologia de *Neosadocus maximus* ([Willemart et al., 2009](#)), *Longiperna concolor* ([Zatz et al., 2010](#)), *Promitobates ornatus* ([Machado & Macías-Ordóñez, 2007a](#)), *Serracutisoma proximum* ([Machado & Macías-Ordóñez, 2007a](#)), *Magnispina neptunia* ([Nazareth & Machado, 2010](#)) e *Pachyloides thorelli* (E. Stanley & C. Toscano-Gadea, com. pess.).

40. Brigas entre machos, golpes com as pernas IV nas pernas IV do adversário:

[0] Ausente [1] Presente (veja Figura 1A em [Zatz et al., 2010](#) (1 passos, IC = 100, IR = 100)).

Obs: Para espécies sem informação comportamental, o caráter foi considerado como presente quando as pernas IV dos machos eram retilíneas, inermes e muito mais compridas que as das fêmeas. Em todos os outros casos, o caráter foi considerado ausente. Este critério foi baseado em informações sobre o comportamento e a morfologia de *Promitobates ornatus* ([Zatz, 2010](#)) e *Longiperna concolor* ([Zatz et al., 2010](#)).

3.1.4 Atividade e uso do habitat

41. Horário de atividade: [0] Predominantemente noturno; [1] Diurno e noturno somente durante a estação reprodutiva; [2] Diurno e noturno quase todo o ano (exceto no pico do inverno) (4 passos, IC = 50, IR = 66).

42. Mesohabitat característico: [0] Ambientes florestados, com dossel alto, clara estratificação vegetal e baixa incidência solar; [1] Ambientes de transição, incluindo bordas de florestas e florestas secundárias; [2] Ambientes abertos, com vegetação baixa e alta incidência solar (4 passos, IC = 50, IR = 71).

Obs: Todas as espécies cavernícolas amostradas habitam formações rochosas em ambientes florestados. Sendo assim, as características fisiológicas dessas espécies devem ser mais próximas de espécies que habitam ambientes fechados do que de espécies que habitam ambientes de transição ou abertos.

43. Local de refúgio/descanso: [0] Entre as folhas da serapilheira, sob troncos caídos ou pedras; [1] Entre ou sobre pedras às margens de rios (inclui também ambientes cavernícolas cortados por riachos); [2] Em cavidades naturais em

troncos (vivos ou mortos); [3] Na vegetação (sob ou sobre folhas ou dentro de bromélias-tanque) (3 passos, IC = 66, IR = 90).

Obs: O local de refúgio é uma porção do microhábitat (i.e., uma subdivisão) que possui características específicas e que é utilizada pelos indivíduos como abrigo durante o período em que não estão em atividade (vide caráter 41).

44. Forrageio, substrato de forrageamento: [0] Predominantemente no solo, na serapilheira ou sobre pedras (incluindo paredes de cavernas); [1] Predominantemente na vegetação baixa (até 1 m); [2] Predominantemente na vegetação alta (entre 1 e 3 m) (4 passos, IC = 50, IR = 90).

45. Forrageio, postura dos pedipalpos: [0] Sempre retraídos sobre o corpo (veja Figura 8.4a em [Acosta & Machado, 2007](#)); [1] Comumente estendidos para frente (Figura 1C) (1 passo, IC = 100, IR = 100).

46. Forrageio, postura de caça senta-e-espera, indivíduo pendurado na vegetação usando as pernas III e IV, com as pernas I e II estendidas à frente do corpo, que pende voltado para o solo: [0] Ausente; [1] Presente (veja Figura 8.4b em [Acosta & Machado, 2007](#)) (1 passo, IC = 100, IR = 100).

Obs: Caráter inaplicável para as espécies que não forrageiam sobre a vegetação (veja caráter 44).

47. Postura das fêmeas quando prostradas, posicionamento dos fêmures IV: [0] Ápices dos fêmures IV convergentes, podendo se tocar formando um “V” invertido (veja Figura 1 em [Osses et al., 2008](#)); [1] Fêmures IV se cruzam na porção mediana formando um “X” (veja Figuras 1-2 em [Machado & Warfel, 2006](#)); [2] Fêmures IV paralelos, ápices nunca se tocam (veja Figura 7.2b em [Curtis & Machado, 2007](#)); [3] Fêmures IV divergentes, ápices nunca se tocam (Figura 1D) (4 passos, IC = 75, IR = 88).

Obs: A postura prostrada é aquela adotada pelos indivíduos durante o período em que estão em repouso (veja caráter 41). Nesta postura, suas pernas ficam retraídas e o ventre em contato com o substrato. Somente foram utilizadas fêmeas para o registro dos caracteres 45 e 46, pois nos casos em que ocorre forte dimorfismo sexual nas pernas IV a postura prostrada dos machos pode ser distinta das fêmeas. Em casos em que ocorre variação intra-específica, foi considerado o estado mais frequente.

48. Postura das fêmeas quando prostradas, ângulo dos fêmures das pernas IV em relação ao substrato: [0] Geralmente formando ângulo menor que 45° em relação ao substrato (veja Figura 3a em [Machado & Oliveira, 1998](#); [1] Geralmente formando ângulo maior que 45° em relação ao substrato (veja Figura 1 em [Osses et al., 2008](#)) (4 passos, IC = 25, IR = 57).

Obs: Vide caráter 47.

	1								2								3								4																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8											
<i>Stygnobates barbiellinii</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	3	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	D	2	0	0	0	1	
<i>Discocyrtus prospicuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	?	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1		
<i>Pachyloides thorellii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1		
<i>Pachylus paessleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	-	0	?	1	0	?	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1	
<i>Acanthopachylus aculeatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	-	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1	
<i>Chavesincola inexpectabilis</i>	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3	0	1	-	0	2	0	3	0	0	1	0	0	2	0	0	0	-	0	1	
<i>Magnispina neptunia</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	?	?	?	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3	0	1	-	0	2	0	3	0	0	1	0	0	2	0	0	0	-	0	1	
<i>Cobania picea</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	2	B	0	0	-	0	1
<i>Camarana flavipalpi</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	3	-	-	0	0	1	0	-	0	?	0	0	?	0	1	?	1	0	0	0	0	-	3	0	
<i>Cryptogeobius crassipes</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	?	0	-	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	3	-	-	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	-	0	1
<i>Pachylospelaeus strinatii</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	3	-	-	0	0	1	?	-	0	?	0	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	1	
<i>Promitobates ornatus</i>	0	0	0	1	-	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	3	-	-	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	C	1	0	0	1	0				
<i>Longiperna concolor</i>	0	0	0	1	-	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	3	-	-	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	C	1	0	0	1	0					
<i>Bourguyia trochanteralis</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	0	2	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	?	0	0	3	2	0	0	1	0	
<i>Acutisoma longipes</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	-	-	0	1	1	1	2	4	2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	
<i>Serracutisoma proximum</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	-	-	0	1	1	1	2	4	2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	

3.2 Análise filogenética

Na análise filogenética utilizando caracteres igualmente pesados, obtivemos 20 árvores mais parcimoniosas e o consenso estrito destas árvores possui 145 passos, IC de 47 e IR de 72 (Figura 2). Para a análise de pesagem implícita, o intervalo dos valores de k utilizados foi de 1,83 a 14,87 (Tabela 4). A Tabela 4 apresenta a relação dos 10 grupos de valores de k utilizados e sintetiza os atributos das árvores mais parcimoniosas encontradas nas análises. O consenso estrito das árvores mais parcimoniosas geradas nas análises utilizando cada um dos 10 valores de k resultou em somente duas topologias (Figuras 3 e 4). Uma delas possui 126 passos, IC de 54, IR de 78 e ajuste total (*total fit*) de 38,13 (Figura 3), enquanto a outra topologia possui 123 passos, IC de 56, IR de 80 e ajuste total (*total fit*) de 44,31 (Figura 4). A análise utilizando o método de pesagem sucessiva resultou em somente uma árvore mais parcimoniosa idêntica à árvore de 123 passos gerada através da pesagem implícita (Figura 4).

Tabela 4: Resultado da análise de sensibilidade dos valores do índice de concavidade (k) utilizando 10 grupos de intervalos de k . A coluna ‘Distância’ apresenta a distância relativa de um caráter mediano em relação a um caráter não homoplásico, i.e., IC = 100 (veja descrição em [Mirande, 2009](#)). A coluna ‘ k ’ representa os valores do índice de concavidade utilizado. As colunas ‘Comprimento’ e ‘AMP’ apresentam os valores do comprimento e o número de árvores mais parcimoniosas encontradas. Finalmente, a coluna ‘Fit’ contém os valores de ajuste total (*total fit*) de cada uma das AMP geradas.

Distância	k	Comprimento	AMP	Fit
70%	1,83	126	3	35,28
72,78%	2,10	126	3	36,18
75,56%	2,42	126	3	37,13
78,33%	2,83	126	3	38,13
81,11%	3,36	126	3	39,19
83,89%	4,08	123	1	40,31
86,67%	5,09	123	1	41,53
89,44%	6,63	123	1	42,87
92,22%	9,28	123	1	44,31
95%	14,87	123	1	45,85

Figura 2: Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado somente em caracteres comportamentais e ecológicos e utilizando caracteres de pesos iguais. Matriz de caracteres apresentada na Tabela 3. Consenso estrito de 20 árvores mais parcimoniosas. Comprimento = 145, índice de consistência = 47 e índice de retenção = 72. Quadrados apresentam valores de suporte dos ramos: Bremer relativo e Bootstrap, respectivamente. Um '*' representa valores de Bootstrap menores que 10. Caracteres plotados em ACCTRAN.

Figura 3: Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado somente em caracteres comportamentais e ecológicos e utilizando pesagem implícita. Matriz de caracteres apresentada na Tabela 3. Consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas geradas utilizando $k = 2,8$. Comprimento = 126, índice de consistência = 54, índice de retenção = 78 e ajuste total ($total\ fit$) = 38,13. Quadrados apresentam valores de suporte dos ramos: Bremer relativo e Reamostragem simétrica (*Symmetric resampling*), respectivamente. Um “*” representa valores de reamostragem menores que 10. Caracteres plotados em ACCTRAN. Topologia idêntica às obtidas nas árvores de consenso estrito das análises utilizando um intervalo de k entre 1,83 e 4,1 (veja Tabela 4).

Figura 4: Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado somente em caracteres comportamentais e ecológicos e utilizando pesagem implícita. Matriz de caracteres apresentada na Tabela 3. Única árvore mais parcimoniosa gerada utilizando $k = 9,3$. Comprimento = 123, índice de consistência = 56, índice de retenção = 80 e ajuste total ($total\ fit$) = 44,31. Quadrados apresentam valores de suporte dos ramos: Bremer relativo e Reamostragem simétrica (*Symmetric resampling*), respectivamente. Um '*' representa valores de reamostragem menores que 10. Caracteres plotados em ACCTRAN. Topologia idêntica às obtidas nas análises sob pesagem implícita utilizando um intervalo de k entre 5,1 e 14,9 (veja Tabela 4) e, também, utilizando pesagem sucessiva.

4 Discussão

4.1 Uso de caracteres comportamentais

A maioria dos estudos publicados até o momento que utilizaram o comportamento como base de dados para análises filogenéticas basearam-se principalmente em sequências comportamentais estereotipadas, tais como corte, captura de presas e autolimpeza (e.g., [Scholes, 2008](#); [Puniamoorthy et al., 2009](#); [Japyassú & Machado, 2010](#)), ou estruturas resultantes do comportamento, tais como ninhos ou casulos (e.g., [Zyskowski & Prum, 1999](#); [Stuart & Currie, 2001](#); [Noll, 2002](#); [Kuntner et al., 2008](#)). Neste estudo, agrupamos diversas fontes de informações que contemplam defesa, composição química da secreção repugnatória, gregarismo, reprodução, atividade e uso do habitat. Até onde saibamos, este trabalho apresenta a maior matriz de caracteres ecológico-comportamentais já publicada, compreendendo 48 caracteres e 72 estados derivados (Tabela 3). Quase metade desses caracteres foi definida com base em experimentos padronizados, o que nos permitiu otimizar o tempo do levantamento de informações comportamentais, principal fator limitante em estudos filogenéticos com um grande número de terminais. Adicionalmente, a utilização de experimentos simples nos permitiu controlar o contexto em que um dado ato comportamental era expresso, minimizando, portanto, possíveis erros na definição de homologias primárias (*sensu* [de Pinna, 1991](#)). A maior segurança na definição dos estados pode explicar em parte porque o IC das árvores obtidas, independentemente do esquema de pesagem utilizado, foi superior ao esperado para uma filogenia com 31 terminais, i.e., aproximadamente 42 (veja figura 1 em [Sanderson & Donoghue, 1989](#)).

O desempenho dos quatro blocos de caracteres, medido com base no IC, foi ligeiramente diferente: a maior mediana foi aquela do bloco ‘gregarismo’ ($n = 3$ caracteres; $IC = 100$), seguida pelas medianas do bloco ‘reprodução’ ($n = 13$ caracteres; $IC = 80$), ‘atividade e uso do habitat’ ($n = 8$ caracteres; $IC = 58$) e ‘defesa’

($n = 22$ caracteres; $IC = 50$). A quantidade de informações faltantes (*missing data*) também diferiu entre os quatros blocos de caracteres. O bloco de ‘atividade e uso do habitat’ não apresenta dados faltantes. Para os blocos de ‘defesa’ e ‘gregarismo’ a porcentagem de células com dados faltantes é de apenas 2,8% e 3,2%, respectivamente. Já para o bloco de ‘reprodução’, a porcentagem de células com dados faltantes é de 21,8% e para sete espécies não há informações para quase todos os caracteres reprodutivos (veja caracteres 28 – 40 na Tabela 3). Este é o bloco cuja obtenção de dados é mais difícil, pois nem todas as espécies se reproduzem em cativeiro ou são facilmente encontradas no campo em atividade de corte, cópula, oviposição e cuidado parental. Apesar da biologia reprodutiva ser um dos temas mais intensivamente estudados em Gonyleptidae nos últimos 15 anos, informações básicas sobre espécies de Metasarcinae, Cobaniinae e Sodreaninae ainda não estão disponíveis na literatura e tampouco foram obtidas neste estudo. Dado o forte sinal filogenético contido nos caracteres reprodutivos, estudos futuros deveriam concentrar esforços nessas três subfamílias, pois as informações obtidas podem ser úteis não apenas do ponto de vista estritamente comportamental, mas também para a melhor compreensão sobre as relações de parentesco desses grupos.

4.2 Filogenia de Gonyleptidae

Considerando os três métodos de análise, obtivemos quatro árvores e três topologias diferentes (Figuras 2-4). A topologia obtida utilizando caracteres igualmente pesados (Figura 2) é menos resolvida do que as topologias utilizando algoritmos de pesagem diferencial dos caracteres (Figuras 3 e 4). No entanto, todos os clados presentes na topologia igualmente pesada estão representados na topologia utilizando pesagem sucessiva e em uma das topologias obtidas utilizando pesagem implícita (Figura 4). A análise de sensibilidade do índice de concavidade (k) das buscas utilizando pesagem implícita resultou em somente duas árvores que diferem em relação à posição de *B. trochanteralis*, Goniosomatinae e Mitobatinae (Figuras 3 e 4). Uma

dessas topologias é idêntica àquela obtida na análise utilizando pesagem sucessiva (Figura 4) e, adicionalmente, é consideravelmente mais curta (124 passos) do que a topologia alternativa (127 passos) obtida com valores mais baixos de k (Tabela 4), ou seja, sob um esquema de pesagem com forte penalidade aplicada em função do número de passos dos caracteres (Goloboff, 1993). Por corresponder à árvore mais parcimoniosa, ter sido recuperada com dois tipos de análise e ser congruente com os resultados da análise utilizando caracteres igualmente pesados, utilizaremos a árvore apresentada na Figura 4 para a discussão das relações de parentesco em Gonyleptidae e do padrão de evolução dos caracteres, que será feita na seção seguinte. Ocasionalmente, faremos menção às árvores apresentadas nas Figuras 2 e 3 para discutir algumas diferenças importantes nas topologias obtidas.

Independentemente do esquema de pesagem utilizado, no grupo-externo, recuperamos o monofiletismo de Cosmetidae (veja Giribet et al., 2010), que possui como sinapomorfia inequívoca o comportamento defensivo de *leg dabbling* (Eisner et al., 1971). Nossos resultados utilizando pesagem implícita e sucessiva indicam que Gonyleptidae é uma família monofilética, sustentada por apenas uma sinapomorfia inequívoca: brigas entre machos utilizando a perna IV (caráter 39). No entanto, da mesma forma que na nossa análise utilizando caracteres igualmente pesados, reconstruções filogenéticas anteriores baseadas em caracteres morfológicos (Kury, 1994a; Pinto-da-Rocha, 2002) ou moleculares (Giribet et al., 2010) não recuperaram o monofiletismo de Gonyleptidae, pois Metasarcinae aparece em uma politomia basal junto com representantes de outras famílias. De fato, nosso levantamento indica que Metasarcinae não possui muitos dos caracteres apomórficos que caracterizam o restante dos Gonyleptidae, tais como alta propensão de liberação de substância repugnatória quando o indivíduo é levemente pressionado dorso-ventralmente (caráter 9), deslocamento de gotículas de secreção por canais tegumentares nas margens do escudo dorsal (caráter 11) e pinçamento do agressor pelos machos (caráter 19). Dado que a presença de brigas entre machos foi apenas inferida para vários táxons que possuem

forte dimorfismo sexual na perna IV, incluindo *Tapacochana insignita*, é possível que Metasarcinae realmente corresponda a uma nova família, irmã de Gonyleptidae. Análises considerando uma maior representatividade das espécies de Metasarcinae são, portanto, necessárias para compreender melhor o posicionamento do grupo dentro de Gonyleptoidea. No entanto, caso corroborada a presença de brigas entre machos usando a perna IV nos representantes de Metasarcinae, este caráter pode ser a primeira sinapomorfia de Gonyleptidae obtida com base em um estudo cladístico. Até o momento, a família tem sido definida somente por caracteres diagnósticos, tais como coxa IV bem desenvolvida, ausência do dimorfismo sexual no tamanho das quelíceras, presença do processo ventral no pênis e ausência do processo dorsal da glândula (Kury & Pinto-da-Rocha, 2007).

Dentre as subfamílias de Gonyleptidae que já foram revisadas (Tabela 1) e que neste estudo contaram com mais de uma espécie representante (Tabela 2), recuperamos o monofiletismo de três delas, todas com alta sustentação segundo os valores de bootstrap (Figura 4): Hernandariinae (com uma sinapomorfia inequívoca e três homoplásicas), Goniosomatinae (sete sinapomorfias inequívocas e duas homoplásicas) e Mitobatinae (três sinapomorfias inequívocas e três homoplásicas) (Figura 4). O monofiletismo de Heteropachylinae, que também já foi revisada (Tabela 1), é dependente do tipo de otimização dos caracteres (Figura 4). Na otimização ACCTRAN, *Chavesincola inexpectabilis*, *Magnispina neptunia* e *Cobania picea* (Cobaniinae) formam uma tricotomia sustentada por cinco sinapomorfias inequívocas (caracteres 29, 31, 34, 36 e 42) e três homoplásicas (caracteres 28, 30 e 36). No entanto, quando utilizamos a otimização DELTRAN, recuperamos o monofiletismo de Heteropachylinae com três sinapomorfias inequívocas (caracteres 29, 31 e 34) e três homoplásicas (caracteres 28, 30 e 36). Adicionalmente, o clado formado por *C. picea* e Heteropachylinae, também presente na topologia baseada em caracteres morfológicos (Figura 5), é sustentado por uma sinapomorfia inequívoca (caráter 42) e outra homoplásica (caráter 23). A dependência da definição de Heteropachylinae ao algoritmo

de otimização dos caracteres provavelmente é uma consequência da grande quantidade de informações faltantes para *C. picea*, especialmente no bloco de reprodução (caracteres 28 a 37). Finalmente, apesar de ainda não ter sido formalmente revisada, Tricommatinae já foi foco de um estudo filogenético que removeu o grupo de Phalangodidae, elevou-o ao nível de família e definiu suas sinapomorfias morfológicas (Kury, 1992b). Mais tarde, os ‘Tricommatidae’ foram transferidos para Gonyleptidae com o status de subfamília (Vogt & Kury, 1996; Kury, 2003), porém seu posicionamento dentro da família não foi bem estabelecido. Nossos resultados apontam que Tricommatinae, de fato, pertence à família Gonyleptidae formando um grupo monofilético de baixa sustentação que é irmão do clado Pachylospelaenae+ (Figura 4).

Figura 5: Cladograma das subfamílias de Gonyleptidae baseado em caracteres morfológicos. Adaptado de Pinto-da-Rocha (2002).

Em relação às subfamílias que ainda não foram revisadas (Tabela 1), nossos resultados apontam que Pachylinae, cuja definição morfológica é especialmente pro-

blemática (e.g., [Kury, 1995](#); [Pinto-da-Rocha, 2002](#); [Hara & Pinto-da Rocha, 2010](#)), corresponde a um grupo monofilético definido por somente uma sinapomorfia homoplásica (caráter 42). O monofiletismo de Pachylinae deve ser interpretado com cautela, pois, apesar dos nossos esforços de coleta, uma fração muito pequena da diversidade da subfamília foi incluída na nossa matriz. Uma das espécies de Pachylinae que tentamos incluir nas análises foi *Graphinotus ornatus*, que é morfologicamente muito distinta das demais espécies de Pachylinae utilizadas aqui. Entretanto, tivemos dificuldade para caracterizar sua secreção repugnatória e não conseguimos obter nenhuma informação sobre sua biologia reprodutiva. Em virtude da grande quantidade de dados faltantes e da instabilidade nas topologias promovidas pela presença de *G. ornatus*, resolvemos eliminar esta espécie da matriz final. Vale destacar, porém, que em todas as análises preliminares que fizemos incluindo essa espécie, Pachylinae não forma um grupo monofilético, pois *G. ornatus* aparece mais proximamente relacionado a outras subfamílias de Gonyleptidae, principalmente devido aos caracteres pertencentes ao grupo de forrageamento e uso do habitat. Ao contrário dos Pachylinae incluídos na nossa análise, *G. ornatus* é uma espécie típica de vegetação alta, que quase nunca é encontrada nos estratos mais baixos ou no chão (obs. pess.). Espécies de outros gêneros formalmente incluídos em Pachylinae, tais como *Lacronia* e *Ubatubesia*, também são comumente encontrados na vegetação alta ([Kury & Orrico, 2006](#), obs. pess.). É possível, portanto, que o conjunto de caracteres referentes a forrageamento e uso do habitat traga informações filogenéticas úteis para a definição de clados dentro do que hoje conhecemos como Pachylinae.

Outra subfamília não revisada e de difícil definição é Gonyleptinae (Tabela 1), representada em nossas análises por quatro espécies muito distintas do ponto de vista morfológico, ecológico e comportamental. Na análise morfológica de [Pinto-da-Rocha \(2002\)](#), Gonyleptinae foi representada apenas pela espécie nominal, *Gonyleptes horridus*, pois *Roeweria virescens*, citada como Gonyleptinae, foi posteriormente transferida para Pachylinae ([Kury, 2003](#)). Nosso resultado, portanto, é a primeira

hipótese filogenética que apresenta Gonyleptinae como um grupo polifilético (Figura 4). Em um estudo comportamental recente, [Werneck et al.](#) (submetido) argumentam que, apesar das formas de cuidado parental serem bastante conservadas dentro das subfamílias de Gonyleptidae (ver [Nazareth & Machado, 2009](#)), em ‘Gonyleptinae’ são encontradas espécies cujas fêmeas ocultam ovos ([Pereira et al., 2004](#); [Stanley & Machado](#), no prelo), espécies com cuidado maternal ([Machado & Vital, 2001](#); [Werneck et al.](#), submetido) e com cuidado paternal ([Machado et al., 2004](#)). Se, de fato, as formas de cuidado parental forem conservadas dentro de clados supra-genéricos de Gonyleptidae, é possível que os caracteres comportamentais 30, 35 e 36 possam ser usados na definição de unidades monofiléticas dentro do que hoje consideramos ‘Gonyleptinae’ (veja Figura 6). Não há dúvida, entretanto, que *Mischonyx cuspidatus*, *Gonyleptes saprophilus*, *Neosadocus maximus* e *Acanthogonyleptes pulcher* fazem parte do clado que inclui as subfamílias Hernandariinae, Sodreaninae, Progonyleptoidellinae e Caelopyginae. Este clado é denominado aqui de K92 em referência ao trabalho pioneiro de ([Kury, 1992a](#)), que reconheceu pelo menos duas potenciais sinapomorfias morfológicas para o grupo: margem distal da placa ventral do pênis com uma fenda parabólica profunda e placa ventral do pênis piriforme com lobos basais direcionados dorsalmente. No nosso estudo, acrescentamos mais três sinapomorfias inequívocas e três homoplásicas que dão suporte ao clado K92 (Figura 4): indivíduos não liberam secreção em forma de gotículas (caráter 10), não acumulam gotícula de secreção entre a base das pernas I e II (caráter 12), liberam secreção contendo vinil cetonas (caráter 16), podem liberar secreção repugnatória sem acúmulo prévio de gotículas de fluido oral (caráter 5), liberam secreção em forma de jato (caráter 13) e forrageiam predominantemente na vegetação (caráter 44).

Apesar de não termos obtido apoio ao monofiletismo de Progonyleptoidellinae, esta subfamília forma um grupo monofilético com *Ampheres leucopheus* (Caelopyginae) sustentado por duas sinapomorfias inequívocas (caracteres 2 e 41) e uma homoplásica (caráter 47) (Figura 4). Esse resultado é congruente com outros tra-

balhos prévios feitos com caracteres morfológicos que apontam que Progonyleptoidellinae e Caelopyginae formam um clado monofilético (e.g., [Pinto-da-Rocha, 2002](#)). Da mesma forma que na topologia obtida por [Pinto-da-Rocha \(2002\)](#) (Figura 5), Sodreaninae, representada aqui por *Stygnobates barbiellinii* e *Sodreana* sp., é grupo irmão do clado Caelopyginae + Progonyleptoidellinae. Vale destacar, entretanto, que Sodreaninae não forma um grupo monofilético, mas sim uma tricotomia com *Acanthogonyleptes pulcher* que, ao contrário de todos os outros representantes de ‘Gonyleptinae’, forrageia em vegetação alta (caráter 44). A semelhança morfológica entre os Sodreaninae e as espécies incluídas no gênero *Acanthogonyleptes* é marcante e chega a ser curioso que a proximidade filogenética entre esses dois táxons nunca tenha sido proposta anteriormente. É possível, portanto, que *Acanthogonyleptes* faça parte de Sodreaninae ou constitua uma subfamília à parte e próxima ao clado Sodreaninae + Progonyleptoidellinae + Caelopyginae. Nesse sentido, a obtenção de informações sobre a biologia reprodutiva dos representantes de *Acanthogonyleptes* e Sodreaninae, para os quais nada se sabe (veja Tabela 2), pode trazer informações filogenéticas úteis para a definição do *status* taxonômico desses dois grupos, assim como sobre as relações de parentesco entre eles e os outros representantes de K92.

Um outro grande clado encontrado aqui, formado por Pachylinae+, é sustentado apenas por duas sinapomorfias homoplásicas (Figura 4). Aparentemente, também não existe nenhuma característica morfológica marcante que dê suporte a esse clado (A.B. Kury, com. pess.), chamado daqui para frente de 8-14, que são os caracteres que dão suporte ao grupo. Em uma das duas topologias obtidas sob pesagem implícita, Mitobatinae e o clado formado por Goniosomatinae + Bourguiiinae fazem parte de K92 e não de 8-14 (Figura 3). Além disso, a topologia igualmente pesada da Figura 2 sugere que o clado 8-14 é instável e, portanto, as relações de parentesco dentro desse clado precisam ser melhor investigadas. Estudos cladísticos baseados em caracteres morfológicos apontam, por exemplo, que Bourguiiinae é uma linhagem basal de Gonyleptidae ([Kury, 1994b](#); [Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009](#)), Gonio-

somatinae é grupo irmão de K92 (Pinto-da-Rocha, 2002) e que Mitobatinae pode ser um grupo próximo de algumas linhagens de ‘Pachylinae’ (Bragagnolo, 2009, mas veja Pinto-da-Rocha, 2002). Adicionalmente, Kury (1995) sugere que Tricommatinae seja relacionado ao gênero *Huralvioides*, que formalmente pertence a Pachylinae. Fica evidente, portanto, que as relações de parentesco inferidas a partir de dados ecológico-comportamentais e que definem o clado 8-14 são incongruentes com as reconstruções baseadas somente em caracteres morfológicos. Uma das sinapomorfias homoplásicas de 8-14 é a postura dos fêmures IV das fêmeas formando um “X” durante o repouso (caráter 47), presente em *Pachylospelaeus strinatii*, *B. trochanteralis*, Mitobatinae e Goniosomatinae. Esse caráter está condicionado ao fato das espécies possuírem as pernas IV alongadas e, como o fêmur IV sofreu vários eventos independentes de alongamento dentro das subfamílias de Gonyleptidae (e.g., Pinto-da-Rocha, 2002; DaSilva & Gnaspini, 2009), é provável que a postura de repouso descrita acima também tenha evoluído convergentemente em vários táxons. Em conclusão, a presença desta e de outras semelhanças possivelmente convergentes entre as subfamílias do clado 8-14 parece ser um grande desafio na compreensão das relações de parentesco no grupo.

4.3 Padrão de evolução dos caracteres

Por uma questão de espaço, não discutiremos a evolução dos 48 caracteres levantados para a análise filogenética. Em vez disso, selecionamos alguns caracteres dentro de cada um dos quatro blocos de caracteres e faremos uma discussão mais detalhada sobre cada um deles. Apesar de alguns autores afirmarem que a compreensão dos padrões evolutivos das características fenotípicas de um determinado grupo por meio de uma topologia gerada com a contribuição dessas mesmas características é um procedimento tautológico (e.g., Coddington, 1988; Brooks & McLennan, 1991; Vane-Wright et al., 1988), os argumentos utilizados não são consistentes com os princípios e métodos atuais de reconstrução filogenética (de Pinna, 1997; Luckow & Bruneau,

1997). O estudo dos caracteres presentes na matriz de dados não introduz um viés na compreensão dos padrões evolutivos, pois as homologias primárias (*sensu* de Pinna, 1991) não corroboradas pela análise filogenética são interpretadas como homoplasias e, de acordo com as metodologias empregadas atualmente (Kitching et al., 1998), a ordenação dos estados de caráter é obtida a partir da própria análise filogenética.

Uma característica marcante de toda a ordem Opiliones é a presença de um par de glândulas na porção antero-lateral do corpo responsável pela secreção de substâncias voláteis que são utilizadas principalmente na proteção contra predadores (Gnaspini & Hara, 2007), podendo também ter um papel importante na comunicação intra-específica (Machado et al., 2002). Entre as espécies de Laniatores, esses compostos voláteis podem ser divididos em quatro grupos químicos principais: vinil-cetonas (caráter 16), benzoquinonas (caráter 17), alquil-fenóis (caráter 18) e hidroquinonas. A presença de vinil-cetonas é uma sinapomorfia inequívoca do clado composto por *Hernandariinae*+ (Figura 4). Já as benzoquinonas são plesiomórficas em *Gonyleptidae*, ocorrendo duas perdas independentes: uma sustentando o clado formado por *G. saprophilus*+ e outra como sinapomorfia da subfamília *Tricommatinae*, cujas espécies liberam exclusivamente alquil-fenóis. Hara et al. (2005) mapearam a composição da secreção repugnatória na topologia de *Gonyleptidae* proposta por Pinto-da-Rocha (2002), mas usaram as moléculas e não os grupos químicos como fonte de informação. Além disso, várias subfamílias não estavam representadas na amostragem taxonômica e muitos compostos não foram identificados. Talvez por isso, nenhum padrão evidente tenha emergido dessa análise. No entanto, no presente trabalho, os grupos químicos que compõem a secreção repugnatória mostraram-se caracteres filogeneticamente informativos, capazes de definir tanto subfamílias quanto grandes grupos formados por várias subfamílias.

O comportamento de formar agregações é plésiomorfo em *Gonyleptidae*, estando presente também nos dois representantes de *Cosmetidae* utilizados como grupo-externo (Figura 4). Nas linhagens basais, agregações ocorrem principalmente

sob pedras ou troncos (caráter 25), são pequenas (raramente ultrapassando 30 indivíduos; caráter 26) e podem ser encontradas durante quase todo o ano (caráter 27). A formação de agregações foi perdida duas vezes: uma como sinapomorfia do clado *Hernandariinae*+ e outra como sinapomorfia do clado *Tricommatinae*+ (Figura 4). No entanto, o caráter aparece novamente no clado formado por *Goniosomatinae* + *Bourguyiinae*, que, além disso, tem como sinapomorfia a presença de agregações somente no período não reprodutivo (inverno em *Goniosomatinae* e verão em *Bourguyiinae*). Em *Goniosomatinae*, entretanto, os indivíduos formam agregações numerosas expostas em paredes de pedras (Machado, 2002), podendo conter até 200 indivíduos, enquanto em *Bourguyiinae* as agregações ocorrem dentro de bromélias-tanque (Machado & Oliveira, 2002). Apesar das espécies basais desse clado, tais como *Multumbo terrenus*, *Neosadocus maximus* e *G. saprophilus*, poderem formar agregações em cativeiro, esse comportamento nunca foi observado na natureza.

Os *Gonyleptidae* possuem muitos representantes que exibem cuidado parental pós-zigótico e, dependendo da espécie, o indivíduo que protege a desova pode ser macho ou fêmea (revisão em Machado & Macías-Ordóñez, 2007a). No entanto, a forma plesiomórfica de cuidado à prole na família é a adesão de detritos aos ovos pelas fêmeas (caráter 30), assim como previamente sugerido por Machado & Raimundo (2001). A Figura 6 apresenta a otimização das formas de cuidado parental em *Gonyleptidae* (caracteres 30, 35 e 36). O cuidado maternal evoluiu três vezes em *Gonyleptidae*, em contraste com os resultados de Nazareth & Machado (2009) que encontraram pelo menos quatro surgimentos independentes do comportamento, utilizando a topologia proposta por Pinto-da-Rocha (2002). Essa diferença deve-se ao fato de que aqui *Bourguyiinae* é grupo irmão de *Goniosomatinae* e não um grupo basal relacionado aos *Cobaniinae* e *Heteropachylinae* (Figura 5). Como o cuidado maternal está presente tanto em *Bourguyiinae* quanto em *Goniosomatinae*, o caráter é otimizado aqui como tendo surgido apenas uma vez. Nos clados formados por *Pachylus paessleri* + *Acantopachylus aculeatus* (*Pachylinae*) e *Bourguyiinae* +

Figura 6: Filogenia de Gonyleptidae mostrando a evolução do cuidado parental. Foram plotados o comportamento de deposição de detritos na superfície dos ovos pelas fêmeas (caráter 30), a presença de cuidado maternal (caráter 35) e cuidado paternal (caráter 36). A presença de cuidado parental independe da deposição de detritos nos ovos pelas fêmeas, sendo assim, o cuidado maternal e o cuidado paternal estão representados por padrões de linhas e losangos e a cor de preenchimento dos ramos representa os estados do caráter de deposição de detritos sobre os ovos pelas fêmeas (veja Resultados e Tabela 3). Filogenia adaptada da Figura 4 usando o programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2009).

Goniosomatinae fica claro também que o cuidado maternal evoluiu a partir de uma condição plesiomórfica em que as fêmeas envolvem os ovos com detritos e não exibem nenhuma forma adicional de cuidado (Figura 6). Já no caso de *Neosadocus maximus*, a condição a partir da qual o cuidado maternal evoluiu é dúbia, visto que o ancestral do clado *G. saprophilus*+ poderia ter exibido tanto ocultação de ovos quanto cuidado paternal (Figura 6). Em relação ao cuidado paternal exclusivo, tanto na topologia proposta aqui quanto na topologia de [Pinto-da-Rocha \(2002\)](#), ocorrem pelo menos três eventos independentes de evolução (Figura 6). Apenas em *G. saprophilus* é possível dizer que a guarda dos ovos pelo macho evoluiu a partir de uma condição de não cuidado. Nos outros casos, a ausência completa de informações sobre a biologia reprodutiva dos grupos irmãos impede uma inferência segura sobre a condição plesiomórfica que deu origem ao cuidado paternal.

Figura 7: Filogenia de Gonyleptidae mostrando o uso do estrato vegetal como local de forrageio. Legenda faz referência aos estados do caráter 44 (veja Resultados e Tabela 3). Filogenia adaptada da Figura 4 usando o programa Mesquite ([Maddison & Maddison, 2009](#)).

As linhagens basais de Gonyleptidae, assim como todas as espécies do grupo-

externo, habitam predominantemente o chão, podendo subir na vegetação baixa ou em trocos de árvores, mas nunca ocorrendo especialização para utilizar a vegetação alta como local de forrageamento, abrigo ou oviposição. Somente cinco subfamílias de Gonyleptidae possuem representantes que tipicamente habitam a vegetação alta (entre 1 e 3 m): Goniosomatinae, Bourguiiinae, Progonyleptoidellinae, Caelopyginae e Sodreaninae (Tabela 3, caracteres 29, 43 e 44). Dentre essas subfamílias, houve dois eventos independentes de especialização em vegetação alta (Figura 7), uma vez em Goniosomatinae + Bourguiiinae e outra no clado Progonyleptoidellinae + Caelopyginae + Sodreaninae + *A. pulcher* (daqui em diante referido apenas como PCSA). Em ambos os casos, a transição para a vegetação alta parece ter sido precedida pela utilização predominante da vegetação baixa (até 1 m), tal como observado em Mitobatinae, Hernandariinae, *G. saprophilus*, *N. maximus* e *M. cuspidatus* (Figura 7). Em opiliões, a utilização dos estratos mais altos da vegetação está geralmente associada a modificações morfológicas nos apêndices locomotores, principalmente ao aumento no número de segmentos tarsais e ao alongamento dos fêmures e tíbias (Guffey et al., 2000; Shultz & Pinto-da-Rocha, 2007). Apesar do alongamento dos fêmures e tíbias ser observado em representantes dos dois clados de Gonyleptidae que habitam a vegetação alta, somente no clado PCSA ocorreu aumento no número de segmentos tarsais, sugerindo uma maior especialização das espécies deste grupo à locomoção sobre a folhagem (Curtis & Machado, 2007). A diferença no número de segmentos tarsais nas espécies de PCSA e no clado Goniosomatinae + Bourguiiinae corrobora a hipótese de que ocorreram dois eventos independentes de especialização à vegetação alta (Figuras 4 e 7), em detrimento da hipótese alternativa (Figura 3) em que PCSA e Goniosomatinae + Bourguiiinae formam um grupo monofilético.

5 Conclusões

A grande quantidade de informações ecológicas, comportamentais e químicas acumuladas para diversas espécies de Gonyleptidae possibilitou a construção de uma topologia bem resolvida e relativamente estável aos diferentes parâmetros e esquemas de pesagem utilizados. Nosso resultado demonstra que caracteres comportamentais e ecológicos são úteis em análises filogenéticas e, portanto, devem ser incorporados nas matrizes de caracteres sempre que disponíveis. Definimos diversas sinapomorfias comportamentais inéditas para a maioria das subfamílias, bem como para clados mais inclusivos dentro de Gonyleptidae que já foram anteriormente sugeridos com base em caracteres morfológicos, tais como K92, Caelopyginae + Progonyleptoidelliane + Sodreaninae e Cobaniinae + Heteropachylinae. Surpreendentemente, esta é a primeira vez que o monofiletismo da família é suportado em um estudo cladístico, o que faz de Gonyleptidae, até onde saibamos, o único caso em que o monofiletismo de uma família de Arthropoda foi formalmente definido pela primeira vez com base em caracteres comportamentais, ecológicos e químicos. No futuro, a integração de informações ecológicas, comportamentais e químicas aos dados morfológicos já disponíveis na literatura para vários grupos poderá gerar uma melhor compreensão sobre as relações de parentesco entre as subfamílias de Gonyleptidae. Para isso, seria interessante que informações ecológicas básicas facilmente obtidas em campo fossem incorporadas às etiquetas de coleta. Dados simples como horário de atividade, microambiente de refúgio e forrageamento, presença de desovas, se o indivíduo está cuidando dos ovos, liberação de secreção pelos indivíduos e forma de liberação dessa secreção, nos permitiriam diminuir o número de dados faltantes e ampliar o número de espécies analisadas.

Referências Bibliográficas

- Acosta, L. E. & Machado, G. 2007. *Diet and foraging*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 309–338.
- Boyer, S. L., Karaman, I. & Giribet, G. 2005. The genus *Cyphophthalmus* (Arachnida, Opiliones, Cyphophthalmi) in Europe: a phylogenetic approach to Balkan Peninsula biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36(3):554–567.
- Bragagnolo, C. 2009. *Revisão sistemática de Promitobates Roewer 1913 e análise filogenética de Mitobatinae Simon 1879 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae)*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Buzatto, B. A. & Machado, G. 2008. Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a neotropical harvestman. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(1):85–94.
- Buzatto, B. A. & Machado, G. 2009. Amphisexual care in *Acutisoma proximum* (Arachnida, Opiliones), a Neotropical harvestman with exclusive maternal care. *Insectes Sociaux*, 56(1):106–108.
- Buzatto, B. A., Requena, G. S., Lourenço, R. S., Munguia-Steyer, R. & Machado, G. Conditional male dimorphism and alternative reproductive tactics in a Neotropical arachnid (Opiliones). *Evolutionary Ecology*, 25(2):331–349.
- Buzatto, B. A., Requena, G. S., Martins, E. G. & Machado, G. 2007. Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a Neotropical harvestman. *Journal of Animal Ecology*, 76(5):937–45.
- Canals, J. 1936. Observaciones biológicas en arácnidos del orden Opiliones. *Revista Chilena de Historia Natural*, 40:61–63.
- Capocasale, R. 1965. Opiliones del Uruguay. *Discocyrtus prospicius* Holmberg, el alotipo hembra de *Pygophalangodus gemignanii uruguayensis* Ringuelet (Gonyleptidae) y *Metalibitia rosascostai* sp. nov. (Cosmetidae). *Bulletin du Museum National D'Histoire Naturelle*, (4):631–644.

- Capocasale, R. & Bruno-Trezza, L. 1964. Biología de *Acanthopachylus aculeatus* (Kirby, 1819) (Opiliones: Pachylinae). *Revista de la Sociedad Uruguaya de Entomología*, 6:19–32.
- Coddington, J. 1988. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics*, 4:3–22.
- Cokendolpher, J. C. & Jones, S. R. 1991. Karyotype and notes on the male reproductive system and natural history of the harvestman *Vonones sayi* (Simon) (Opiliones, Cosmetidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93:86–91.
- Curtis, D. J. & Machado, G. 2007. *Ecology*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 280–308.
- DaSilva, M. B. & Gnaspini, P. 2009. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. *Invertebrate Systematics*, 23:530–624.
- DaSilva, M. B. & Pinto-da-Rocha, R. 2010. Systematic review and cladistic analysis of the Hernandariinae (Opiliones: Gonyleptidae). *Zoologia*, 27(4):577–642.
- de Pinna, M. C. C. 1991. Tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7:367–394.
- de Pinna, M. C. C. 1997. Behavioral characters in phylogeny reconstruction. *Anais de Etologia*, 15:109–124.
- 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):46–60.
- Eberhard, W. G. 2004. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution*, 58: 1947–1970.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in Animals: A Survey of Antipredator Defences*. Longman, Harlow.
- Eisner, T., Kluge, A. F., Carrel, J. E. & Meinwald, J. 1971. Defense of phalangid: liquid repellent administered by leg dabbing. *Science*, 173(3997):650–2.

- Eisner, T., Rossini, C., González, A. & Eisner, M. 2004. Chemical defense of an opiloid (Acanthopachylus aculeatus). *Journal of Experimental Biology*, 207(8): 1313–1321.
- Eisner, T., Eisner, M. & Siegler, M. 2005. *Secretions of opiloids, whip scorpions and pseudoscorpions*. In: Eisner, T., Eisner, M. & Siegler, M. (eds.). *Secret weapons - Defenses of Insects, Spiders, Scorpions, and Other Many Legged Creatures*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 7–10.
- Estable, C., Ardao, M. I., Brasil, N. P. & Fieser, L. F. 1955. Gonyleptidae. *Journal of the American Chemical Society*, 77:4942.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Biology*, 18(4):374–385.
- Fieser, L. & Ardao, M. 1956. Investigation of the chemical nature of Gonyleptidine. *Journal of Chemical Ecology*, 78:774–781.
- Firmo, C. L. & Pinto-da-Rocha, R. 2002. A new species of *Pseudotrogulus* Roewer and assignment of the genus to the Hernandariinae (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 30:173–176.
- Giribet, G. 2003. Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. *Systematic Biology*, 52(4):554–564.
- Giribet, G. & Kury, A. 2007. *Phylogeny and biogeography*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 62–87.
- Giribet, G., Vogt, L., González, A. P., Sharma, P. & Kury, A. B. 2010. A multilocus approach to harvestman (Arachnida: Opiliones) phylogeny with emphasis on biogeography and the systematics of Laniatores. *Cladistics*, 26(4):408–437.
- Gnaspini, P. & Hara, M. R. 2007. *Defense mechanisms*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 374–399.
- Gnaspini, P. & Lerche, C. F. 2010. Embryonic development of *Ampheres leucopheus* and *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Experimental Zoology*, 314B:489–502.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9(1):83–91.

- Goloboff, P. A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15(4):415–428.
- Goloboff, P. A. & Farris, J. S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 34:26–34.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. J. & Szumik, C. A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19:324–332.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24:774–786.
- González, A., Rossini, C. & Eisner, T. 2004. Mimicry: imitative depiction of discharged defensive secretion on carapace of an opilionid. *Chemoecology*, 14(1): 5–7.
- Guffey, C., Townsend Jr., V. R. & Felgenhauer, B. E. 2000. External morphology and ultrastructure of the prehensile region of the legs of *Leiobuunum nigripes* (Arachnida, Opiliones). *The Journal of Arachnology*, 28:231–236.
- Hara, M. & Gnaspini, P. 2003. Comparative study of the defensive behavior and morphology of the gland opening area among harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) under a phylogenetic perspective. *Arthropod Structure & Development*, 32:257–275.
- Hara, M. R. & Pinto-da Rocha, R. 2010. Systematic review and cladistic analysis of the genus *Eusarcus* Perty 1833 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Zootaxa*, 2698:1–136.
- Hara, M. R., Gnaspini, P. & Machado, G. 2003. Male egg guarding behavior in the Neotropical harvestman *Ampheres leucopheus* (Mello-Leitão 1992) (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 31:441–444.
- Hara, M. R., Cavaleiro, A. J., Gnaspini, P. & Santos, D. Y. A. C. 2005. A comparative analysis of the chemical nature of defensive secretions of Gonyleptidae (Arachnida: Opiliones: Laniatores). *Biochemical Systematics and Ecology*, 33: 1210–1225.
- Hoenen, S. & Gnaspini, P. 1999. Activity rhythms and behavioral characterization of two epigeal and one cavernicolous harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 27:159–164.

- Honma, A., Oku, S. & Nishida, T. 2006. Adaptive significance of death feigning posture as a specialized inducible defence against gape-limited predators. *Proceedings of the Royal Society B*, 273:1631–1636.
- Japyassú, H. F. & Machado, F. A. 2010. Coding behavioural data for cladistic analysis: using dynamic homology without parsimony. *Cladistics*, 26(6):625–642.
- Jones, S. R. & Cokendolpher, J. C. 1985. Spermatogenesis in the harvestman *Vonones sayi* (Simon) (Opiliones: Laniatores: Cosmetidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 6:403–413.
- Kim, K. C. & Byrne, L. B. 2006. Biodiversity loss and the taxonomic bottleneck: emerging biodiversity science. *Ecological Research*, 21:794–810.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J. & Willians, D. M. 1998. *Cladistics: Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Oxford University Press, New York.
- Kuntner, M., Coddington, J. A. & Hormiga, G. 2008. Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*, 24:147–217.
- Kury, A. B. 1991. *Análise filogenética de Mitobatinae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae)*. Dissertação de Mestrado, Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Kury, A. B. 1992a. The false Cranainae of the Brazilian Atlantic forest (Opiliones: Gonyleptidae). *Tropical Zoology*, 5:279–291.
- Kury, A. B. 1992b. Notes on Mitobatinae VI. A review of *Metamitobates* Roewer (Opiliones, Gonyleptidae, Mitobatinae). *Mitteilungen aus dem Zoologisches Museum in Berlin*, 68(1):157–166.
- Kury, A. B. 1994a. The genus *Yania* Roewer, 1919, and other presumed Tricommatidae from South American highlands. *Revue Arachnologique*, 10(7):137–145.
- Kury, A. B. 1994b. Early lineages of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones, Laniatores). *Tropical Zoology*, 7(2):343–353.
- Kury, A. B. 1995. A review of *Huralvioides* (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Amazoniana*, 13(3/4):315–323.
- Kury, A. B. 2003. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. especial monográfico 1: 1–325.

- Kury, A. B. & Orrico, V. G. D. 2006. A new species of *Lacronia* Strand, 1942 from the highlands of Rio de Janeiro (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Revista Ibérica de Aracnologia*, 13:147–153.
- Kury, A. B. & Pinto-da-Rocha, R. 2007. *Gonyleptidae Sundeval, 1833*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 196–203.
- Lardies, M. A., Naya, D. E., Berrios, & Bozinovic, F. 2008. The cost of living slowly: metabolism, Q(10) and repeatability in a South American harvestman. *Physiological Entomology*, 33(3):193–199.
- Lerche, C. F. 2009. *Desenvolvimento embrionário em Gonyleptidae (Arachnida: Opiliones: Laniatores): um estudo comparativo*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Luckow, M. & Bruneau, A. 1997. Circularity and independence in phylogenetic tests of ecological hypotheses. *Cladistics*, 13(1-2):145–151.
- Machado, G. 2002. Maternal care, defensive behavior, and sociality in Neotropical *Goniosoma* harvestmen (Arachnida, Opiliones). *Insectes Sociaux*, 49:1–6.
- Machado, G. & Macías-Ordóñez, R. 2007a. *Reproduction*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 414–454.
- Machado, G. & Macías-Ordóñez, R. 2007b. *Social behavior*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 400–413.
- Machado, G. & Oliveira, P. S. 1998. Reproductive biology of the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *Journal of Zoology*, 246:359–367.
- Machado, G. & Oliveira, P. S. 2002. Maternal care in the Neotropical harvestman *Bourguyia albiornata* (Arachnida: Opiliones): oviposition site selection and egg protection. *Behaviour*, 139:1509–1524.
- Machado, G. & Pizo, M. A. 2000. The use of fruits by the Neotropical harvestman *Neosadocus variabilis* (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 28(3):357–360.

- Machado, G. & Pomini, A. M. 2008. Chemical and behavioral defenses of the Neotropical harvestman *Camarana flavipalpi* (Arachnida: Opiliones). *Biochemical Systematics and Ecology*, 36(5-6):369–376.
- Machado, G. & Raimundo, R. L. G. 2001. Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Ethology Ecology & Evolution*, 13:133–150.
- Machado, G. & Vital, D. M. 2001. On the occurrence of epizoic algae and liverworts on the harvestmen *Neosadocus* aff. *variabilis* (Opiliones: Gonyleptidae). *Biotropica*, 33:535–538.
- Machado, G. & Warfel, J. 2006. First case of maternal care in the family Cranidae (Opiliones, Laniatores). *The Journal of Arachnology*, 34:269–272.
- Machado, G., Raimundo, R. L. G. & Oliveira, P. S. 2000. Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Natural History*, 34:587–596.
- Machado, G., Bonato, V. & Oliveira, P. S. 2002. Alarm communication: a new function for the scent-gland secretion in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Die Naturwissenschaften*, 89(8):357–60.
- Machado, G., Requena, G. S., Buzatto, B. A., Osses, F. & Rosseto, L. M. 2004. Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology*, 44(2):577–598.
- Machado, G., Carrera, P. C., Pomini, A. M. & Marsaioli, A. J. 2005. Chemical defense in harvestmen (Arachnida, Opiliones): do benzoquinone secretions deter invertebrate and vertebrate predators? *Journal of Chemical Ecology*, 31(11): 2519–2539.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. <http://mesquiteproject.org>.
- Mendes, A. C. 2005. *Revisão sistemática e análise filogenética de Heteropachylinae Kury, 1994 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Mestre, L. A. M. & Pinto-da-Rocha, R. 2004. Population dynamics of an isolated population of the harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae), in

- Araucaria Forest (Curitiba, Paraná, Brasil). *The Journal of Arachnology*, 32: 208–220.
- Mirande, M. J. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25(6):574–613.
- Misslin, R. 2003. The defense system of fear: behavior and neurocircuitry. *Neurophysiologie Clinique*, 33(2):55–66.
- Naya, D. E., Lardies, M. A. & Bozinovic, F. 2007. The effect of diet quality on physiological and life-history traits in the harvestman *Pachylus paessleri*. *Journal of Insect Physiology*, 53(2):132–138.
- Nazareth, T. M. & Machado, G. 2009. Reproductive behavior of *Chavesincola inexpectabilis* (Opiliones, Gonyleptidae) with description of a new and independently evolved case of paternal care in harvestmen. *The Journal of Arachnology*, 37: 127–134.
- Nazareth, T. M. & Machado, G. 2010. Mating system and exclusive post-zygotic paternal care in a Neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones). *Animal Behaviour*, 79:547–554.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9 published by the author, Ithaca, NY. http://www.cladistics.com/about_winc.htm.
- Noll, F. B. 2002. Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with special reference to social behavior. *Cladistics*, 153:137–153.
- Osses, F., Martins, E. G. & Machado, G. 2007. Oviposition site selection by the Neotropical bromeliad-dweller harvestman *Bourguyia hamata* (Arachnida: Opiliones). *Journal of Ethology*, 26:233–241.
- Osses, F., Nazareth, T. M. & Machado, G. 2008. Activity pattern of the Neotropical harvestman *Neosadocus maximus* (Opiliones, Gonyleptidae): sexual and temporal variations. *The Journal of Arachnology*, 36:518–526.
- Pereira, W., Elpino-Campos, A., Del-Claro, K. & Machado, G. 2004. Behavioral repertory of the Neotropical harvestman *Ilhaia Cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 32(1):22–30.
- Pinto-da-Rocha, R. 1996. Biological notes on and population size of *Pachylospeleus strinati* Silhavy, 1974 in the Gruta das Areias de Cima, Iporanga, south-eastern

- Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Bulletin of the British arachnological Society*, 10(5):189–192.
- Pinto-da-Rocha, R. 2002. Systematic review and cladistic analysis of the brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). *Arquivos de Zoologia*, 36(4): 357–464.
- Pinto-da-Rocha, R. & Bragagnolo, C. 2010. Review of the Brazilian Atlantic Rain-forest harvestman *Longiperna* (Opiliones: Gonyleptidae: Mitobatinae). *Zoologia*, 27(6):993–1007.
- Pinto-da-Rocha, R. & Kury, A. B. 2003. Phylogenetic analysis of *Santinezia* with description of five new species (Opiliones, Laniatores, Cranidae). *The Journal of Arachnology*, 31(2):173–208.
- Prevosti, F. J. & Chemisquy, M. A. 2010. The impact of missing data on real morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics*, 26:326–339.
- Proctor, H. C. 1996. *Behavior characters and homoplasy: perception versus practice*. In: Sanderson, M. & Hufford, L. (eds.). *Homoplasy, the Recurrence of Similarity in Evolution*. Academic Press, San Diego. pp. 131–149.
- Puniamoorthy, N., Ismail, M. R. B., Tan, D. S. H. & Meier, R. 2009. From kissing to belly stridulation: comparative analysis reveals surprising diversity, rapid evolution, and much homoplasy in the mating behaviour of 27 species of sepsidies flies (Diptera: Sepsidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 22:2146–2156.
- Ramires, E. N. & Giaretta, A. A. 1994. Maternal care in a Neotropical harvestman, *Acutisoma proximum* (Opiliones, Gonyleptidae). *Journal of Ethology*, 22:179–180.
- Remane, A. 1952. Die grundlagen des natürlichen sytems, der vergleichenden anatomie und der phylogenetik. *Theoretische Morphologie und Systematik I*, Geest & Portig K.G., Leipzig.
- Requena, G. S., Buzatto, B. A., Munguía-Steyer, R. & Machado, G. 2009. Efficiency of uniparental male and female care against egg predators in two closely related syntopic harvestmen. *Animal Behaviour*, 78(5):1169–1176.
- Rocha, D. F. O., Hamilton, K., Gonçalves, C. C. S., Machado, G. & Marsaioli, A. J. 2011. 6-Alkyl-3,4-dihydro-2H-pyrans: chemical secretion compounds in Neotropical harvestmen. *Journal of Natural Products*. DOI 10.1021/np100719f.

- Sanderson, M. J. & Donoghue, M. J. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution*, 43(8):1781–1795.
- Scholes, E. 2008. Evolution of the courtship phenotype in the bird of paradise genus *Parotia* (Aves: Paradisaeidae): homology, phylogeny, and modularity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94:491–504.
- Sharma, P. & Giribet, G. 2009. Sandokanid phylogeny based on eight molecular markers - The evolution of a southeast Asian endemic family of Laniatores (Arachnida, Opiliones). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52(2):432–447.
- Shultz, J. W. 1998. Phylogeny of Opiliones (Arachnida): an assessment of the “Cyphopalpatores” concept. *The Journal of Arachnology*, 26:157–272.
- Shultz, J. W. & Pinto-da-Rocha, R. 2007. *Morphology and functional anatomy*. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts. pp. 14–61.
- Stanley, E. & Machado, G. 2011. Egg hiding in four harvestman species from Uruguay (Opiliones: Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, no prelo.
- Stuart, A. E. & Currie, D. C. 2001. Using caddisfly (Trichoptera) case-building behaviour in higher level phylogeny reconstruction. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1842–1854.
- Turner, H. & Zandee, R. 1995. The behaviour of Goloboff’s tree fitness measure F. *Cladistics*, 11(1):57–72.
- Vane-Wright, R. I., Schultz, S. & Boppré, M. 1988. The cladistics of *Amauris* butterflies: congruence, consensus and total evidence. *Cladistics*, 8:125–138.
- Vogt, M. & Kury, A. 1996. *Filogenia de Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones)*. Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Zoologia, Porto Alegre, Brasil.
- Wenzel, J. 1992. Behavioral homology and phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:361–381.
- Werneck, R. M., Caetano, D. S. & Machado, G. Maternal care in the Neotropical harvestman *Liogonyleptoides tetracanthus* (Opiliones: Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, Submetido.
- Wheeler, W. C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity and the phylogenetic analysis molecular data. *Systematic Biology*, 44(3):321–331.

- Willemart, R. H. 2001. Egg covering behavior of the Neotropical harvestman *Pro-mitobates ornatus* (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 29(2): 249–252.
- Willemart, R. H. & Chelini, M. C. 2007. Experimental demonstration of close-range olfaction and contact chemoreception in the Brazilian harvestman *Iporangaia pustulosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123(123):73–79.
- Willemart, R. H. & Pellegatti-Franco, F. 2007. The spider *Enoploctenus cyclothorax* (Araneae, Ctenidae) avoids preying on the harvestman *Mischonyx cuspidatus* (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 34:649–652.
- Willemart, R. H., Chelini, M. C., De Andrade, R. & Gnaspini, P. 2007. An ethological approach to a SEM survey on sensory structures and tegumental gland openings of two Neotropical harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Italian Journal of Zoology*, 74:39–54.
- Willemart, R. H., Osses, F., Chelini, M. C., Macías-Ordóñez, R. & Machado, G. 2009. Sexually dimorphic legs in a Neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones): ornament or weapon? *Behavioural Processes*, 80:51–59.
- Yamaguti, H. Y. & Pinto-da-Rocha, R. 2009. Taxonomic review of Bourguyinae, cladistic analysis, and a new hypothesis of biogeographic relationships of the Brazilian Atlantic Rainforest (Arachnida: Opiliones, Gonyleptidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(2):319–362.
- Zatz, C. 2010. *Seleção sexual e evolução do dimorfismo sexual em duas espécies de opiliões (Arachnida: Opiliones)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Zatz, C., Werneck, R., Macías-Ordóñez, R. & Machado, G. 2010. Alternative mating tactics in dimorphic males of the harvestman *Longiperna concolor* (Arachnida: Opiliones). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, pp. 1–11. DOI: 10.1007/s00265-010-1103-0.
- Zyskowski, K. & Prum, R. O. 1999. Phylogenetic analysis of the nest architecture of Neotropical ovenbirds (Furnariidae). *The Auk*, 116(4):891–911.