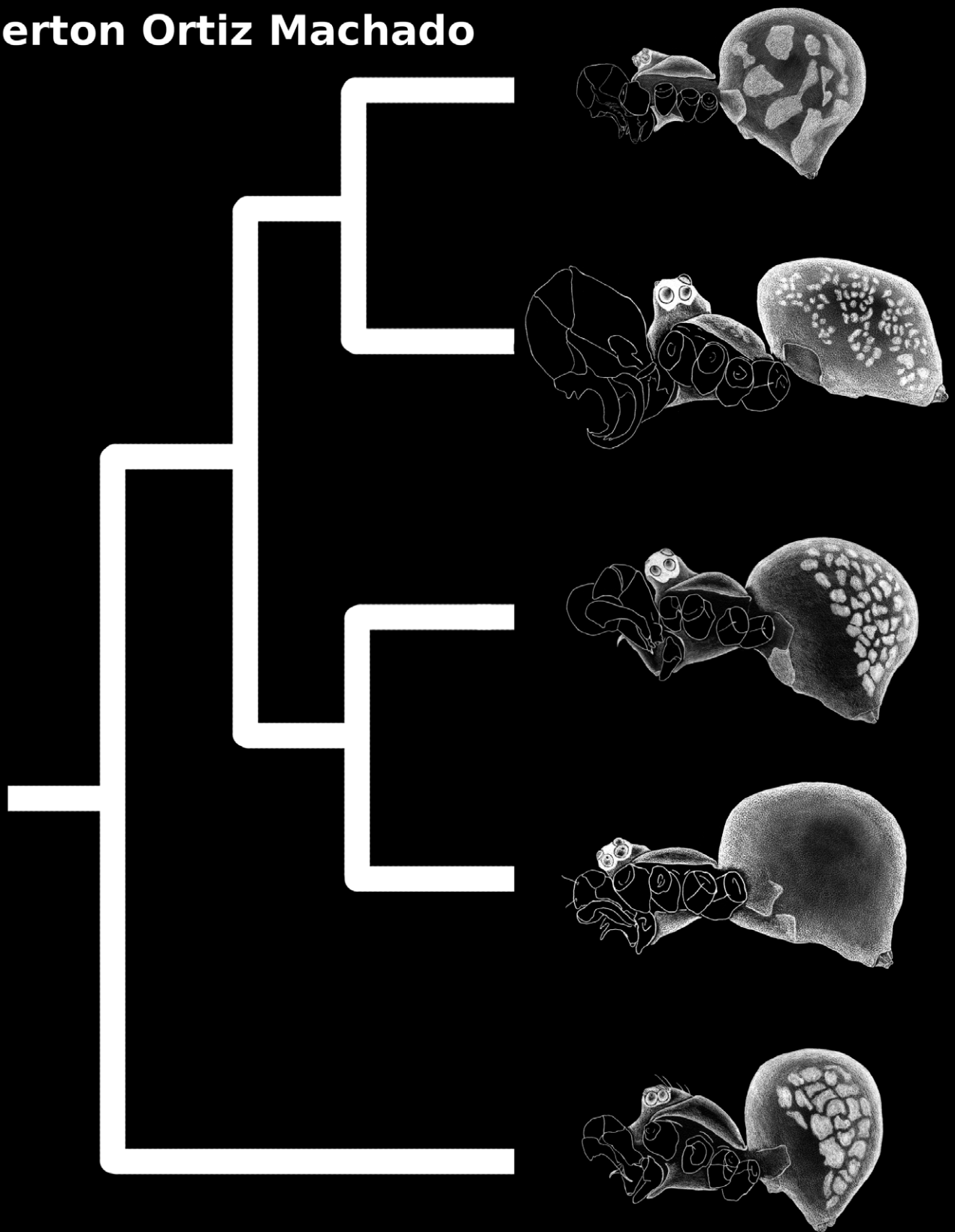


**Éwerton Ortiz Machado**



**Estratificação de habitat, diversidade e evolução do gênero Mesabolivar González-Sponga, 1998 (Araneae: Pholcidae)**

**Zoologia - Instituto de Biociências - USP - 2011**

Éwerton Ortiz Machado

Estratificação de habitat, diversidade e  
evolução do gênero *Mesabolivar* GONZÁLEZ-  
SPONGA, 1998 (Araneae: Pholcidae)

Éwerton Ortiz Machado

Estratificação de habitat, diversidade e  
evolução do gênero *Mesabolivar* GONZÁLEZ-  
SPONGA, 1998 (Araneae: Pholcidae)

Habitat stratification, diversity and evolution  
of the genus *Mesabolivar* GONZÁLEZ-SPONGA,  
1998 (Araneae: Pholcidae)

São Paulo

2011

Éwerton Ortiz Machado

Estratificação de habitat, diversidade e  
evolução do gênero *Mesabolivar* GONZÁLEZ-  
SPONGA, 1998 (Araneae: Pholcidae)

Habitat stratification, diversity and evolution  
of the genus *Mesabolivar* GONZÁLEZ-SPONGA,  
1998 (Araneae: Pholcidae)

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

Orientador(a): Antonio Domingos  
Brescovit

São Paulo

2011

## Ficha catalográfica

Machado, Éwerton

Estratificação de habitat, diversidade  
e evolução do gênero *Mesabolivar*

GONZÁLEZ-SPONGA, 1998 (Araneae:  
Pholcidae)

Número de páginas: 163

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

1. Estratificação espacial 2. Filogenia  
3. Pholcidae

I. Universidade de São Paulo. Instituto de  
Biociências. Departamento de Zoologia.

## Comissão Julgadora:

\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).  
Orientador(a)

## Dedicatória

À minha mãe, que tanto fez por mim.

## Agradecimentos

À Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, ao Instituto e à Universidade por possibilitar este trabalho e pelo conhecimento disponibilizado para tal.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro ao longo deste trabalho.

Ao Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan por permitir o uso de sua estrutura física e pelo apoio para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos curadores das coleções que gentilmente permitiram e me auxiliaram na visita de coleções ou enviaram exemplares para empréstimo: Dr. Norman Platnick, Dr. Miguel Simó, Irene Knysak, Dr. Martin Ramirez, Dr. Erica H. Buckup, Dr. Arno A. Lise, Dr. Adriano B. Kury, Dr. Alexandre B. Bonaldo, Dr. Ricardo Pinto da Rocha, Dr. Adalberto J. Santos, Dr. Jonathan Coddington, Dr. Bernhard A. Huber,

À Pío Colmenares, que gentilmente me recebeu e obteve permissão para examinar material da coleção particular de González-Sponga (MAGS).

Ao meu orientador por me guiar, me cobrar e por me mostrar o caminho ao longo de todo o trabalho.

Ao professor Dr. Fernando P. L. Marques pelo auxílio na análise cladística e uso de programas relacionados.

Ao professor Dr. Pedro Gnaspini, pelas discussões produtivas, conselhos e inúmeras vezes que sanou minhas dúvidas. Também agradeço por fornecer seu laboratório para trabalharmos quando não tínhamos um.

Ao Dr. Bernhard A. Huber pelos inúmeros conselhos, informações e orientações em relação aos folcídeos.

Aos amigos (que não nominarei para não correr o grave risco de deixar de fora alguém importante), especialmente do Laboratório de Artrópodes, do Instituto de Biociências e Museu de Zoologia pelas inúmeras discussões, críticas e sugestões que certamente ajudaram a compor este trabalho. Afinal, eles sabem quem são.

À minha mãe, que mesmo longe e sem ter uma ideia exata do que faço sempre me apoiou incondicionalmente.

Finalmente, ao meu amor, que além de me dar toda a ajuda mundana possível jamais me permitiu perder o foco. Especialmente nos penosos momentos finais.

## Índice

1. Introdução.....	9
1.1. Família Pholcidae Koch, 1851.....	9
1.2. Gênero Mesabolivar González-Sponga, 1998.....	11
1.3. Morfologia funcional e seleção sexual em Pholcidae.....	12
1.4. Estudos sobre biologia e uso do habitat.....	13
2. Objetivos.....	15
3. Materiais e Métodos.....	16
3.1. Material examinado.....	16
3.2. Exame do material e terminologias.....	17
3.3. Análises estatísticas.....	20
3.4. Análise filogenética.....	21
3.5. Taxonomia.....	28
4. Resultados.....	28
4.1. Lista de caracteres.....	28
4.2. Filogenia.....	46
4.2.1. Clado Novo Mundo.....	46
4.2.2. Gênero Mesabolivar.....	48
4.3. Relação entre morfologia e habitat.....	50
4.4. Estratificação de habitat.....	59
5. Taxonomia.....	62
6. Discussão.....	144
6.1. Análises filogenéticas.....	144
6.2. Estratificação de habitat - correlação entre as espécies arborícolas versus espécies de solo.....	145
6.3. Evolução das estruturas sexuais secundárias e seleção sexual.....	146
7. Conclusões.....	148
Resumo.....	149
Resumo.....	149
Abstract.....	151
Referências Bibliográficas.....	152
Anexo I - medidas I.....	157
Anexo II - medidas II.....	158
Anexo II - matriz.....	161



# 1. Introdução

## 1.1. Família Pholcidae KOCH, 1851

A família Pholcidae inclui aranhas de pequeno a médio porte (aproximadamente de 1 a 15 milímetros), com pernas de tamanho variável, normalmente muitas vezes maior que o comprimento do corpo (2 a 25 vezes). Os folcídeos estão entre os construtores de teias mais comuns na região Neotropical, sendo que o formato destas é diversificado, variando de poucos fios em cavernas ou matas a estruturas tridimensionais irregulares ou domos organizados com fios armadilha (KASTON, 1983; HUBER, 2000).

Segundo PLATNICK (2011), Pholcidae apresenta atualmente 84 gêneros com 1111 espécies distribuídas por todo o mundo. Destes, HUBER (2000) registrou 457 espécies em 47 gêneros descritos para o Novo Mundo, sendo que 6 são representados por uma única espécie introduzida cada e 39 gêneros são exclusivos desta região. A família está inserida hoje dentro de Haplogynae, mais precisamente no clado Scytodoidea e tem como grupo irmão o clado Diguettidae+Plectreuridae (CODDINGTON & LEVI, 1991; PLATNICK *et al.*, 1991; CODDINGTON, 2005). Pholcidae tem como sinapomorfias a presença de um *procursus* (um paracímio retrolateral) proeminente no palpo do macho adulto, ausência de fiandeiras laterais posteriores, clipeo tão alto quanto o comprimento das quelíceras, tarsos pseudosegmentados e três tricobótrios na tíbia das pernas. Estas sinapomorfias foram propostas na análise filogenética de HUBER (2000), ocasião em que revisou todos os gêneros conhecidos para o Novo Mundo. O cladograma de HUBER (2000) apresenta uma tricotomia basal e a partir deste resultado a família foi separada em quatro grupos internos sem, entretanto, definir seus status taxonômicos. Foram propostos clados “em

nível de subfamília”, argumentando que a posição dos gêneros em um ou outro grupo ainda é instável. Por este motivo foi mantido a nomenclatura *sensu* HUBER (2000). Atualmente a família está dividida em:

- “Ninetines”: Folcídeos pequenos (1-2 mm), com pernas robustas e proporcionalmente curtas, geralmente sem sulco torácico. Tem como sinapomorfia um órgão tarsal exclusivo. Vivem sob pedras e folhas no solo. Uma análise filogenética recente sugere que este grupo é grupo-irmão dos demais folcídeos (BRUVO-MADARIC *et al.* 2005).

- “Pholcines”: Folcídeos do Velho Mundo exceto por *Metagonia* Simon e *Leptopholcus* Simon, únicos gêneros com representantes no Novo Mundo. Apresenta como sinapomorfias a presença de uma apófise proximal característica na quelícera dos machos, um espinho no êmbolo e sulcos nos pêlos modificados na quelícera dos machos. Pholcinaes apresenta uma grande variedade de habitats.

- “Holocnemines”: Tem como sinapomorfia a pseudosegmentação do tarso reduzida e presença de um tufo de cerdas distais no procurso do palpo do macho. Pouco se sabe sobre a biologia destas aranhas.

- “Clado Novo Mundo”: Grupo com distribuição restrita ao Novo Mundo. Um dos clados mais bem sustentados em HUBER (2000), apresentando como sinapomorfias a presença de apófise retrolateral na coxa do palpo do macho, órgão tarsal com receptor exposto e gonóporo do macho sem fúsulos epiândricos. É um grupo diverso tanto na morfologia como em hábitos. É neste grupo que foi enquadrado o gênero *Mesabolivar* GONZÁLEZ-SPONGA.

Estes grupos foram corroborados na análise complementar realizada em HUBER (2003). BRUVO-MADARIC *et al.* (2005) realizaram a análise filogenética mais recente da família, combinando dados morfológicos moleculares e vários métodos de análise. Eles concluíram que os ninetines podem ser grupo-irmão do restante da família, hipótese já citada em HUBER (2000). O Clado Novo Mundo foi confirmado como um

grupo monofilético em BRUVO-MADARIC *et al.* (2005) somente quando o gênero neotropical *Priscula*, antes em holocnemines, foi incluído. Ainda assim, o grupo continua restrito às Américas. Diferentemente do trabalho anterior de HUBER (2000), parte de holocnemines aparece como grupo-irmão do clado Novo Mundo e parte na base dos Pholcines. Ele também confirma que *Metagonia* é relacionado aos Pholcines, uma dúvida originada no fato deste ser o único gênero do grupo com distribuição estritamente sul-americana.

## 1.2. Gênero *Mesabolivar* GONZÁLEZ-SPONGA, 1998

O gênero *Mesabolivar*, alvo deste trabalho, apresenta distribuição restrita a região neotropical e inclui atualmente 45 espécies válidas. A espécie-tipo é *Mesabolivar pseudoblechroscelis* foi descrita para Venezuela por GONZÁLEZ-SPONGA (1998). Juntamente com *Metagonia* SIMON, é um dos gêneros mais abundantes e bem distribuídos da América do Sul e o maior gênero brasileiro de folcídeos (PLATNICK, 2011; HUBER, 2000). Em seu trabalho com os folcídeos neotropicais Huber (2000) apresentou uma revisão de *Mesabolivar*, incluindo 35 espécies e colocando-as tentativamente em 4 grupos de espécies. Neste mesmo trabalho *Mesabolivar* é colocado como grupo-irmão de *Coryssocnemis* SIMON, agrupados pela presença de um alargamento do fêmur das pernas. O gênero *Mesabolivar* é um dos mais estudados da região neotropical (HUBER *et al.*, 2005a; MACHADO *et al.* 2007a, 2007b e 2007c) e com estudos de biologia para algumas espécies (EBERHARD & BRICEÑO, 1983; EBERHARD & BRICEÑO, 1985; HUBER, 1999). O gênero apresenta uma variedade de formas de genitália, desde estruturas simples (HUBER, 2000) a projeções exageradas e complexas (HUBER *et al.*, 2005a), além de modificações conspícuas nas quelíceras dos machos, que sempre correspondem a sulcos ou cavidades nas genitálias femininas (HUBER, 1999; HUBER *et al.*, 2005a).

### 1.3. Morfologia funcional e seleção sexual em Pholcidae

Pelo menos três famílias dentre os Haplogynae apresentam modificações nas quelíceras dos machos com função sexual: Oonopidae, Tetrablemmidae e Pholcidae. Esta última é a mais bem estudada neste aspecto, sendo que BURGER *et al.* (2003, 2006) foram os únicos a estudarem a modificação das quelíceras do macho e sua função na cópula em outra família de Haplogynae (uma espécie de Tetrablemmidae). Em Pholcidae os mecanismos de interação macho-fêmea receberam certa atenção (HUBER, 1994, 1995, 1997a, 1998a, 1998b, 2002; HUBER & EBERHARD, 1997; UHL, 1994; UHL *et al.* 1995) e descobriu-se que a seleção sexual é determinante na evolução do grupo (HUBER, 1998b). A participação das quelíceras (e eventualmente o clipeo) dos machos na cópula esteve sempre presente em todos os estudos realizados até o momento. A correlação estrutural entre órgãos do macho e fêmea tem contribuído ao estudo da evolução dos grupos e compreensão dos fenômenos relacionados à seleção sexual. HUBER (1998a) estudou a correlação dos mecanismos genitais entre espécies, considerando suas implicações taxonômicas e evolutivas. Um exemplo foi a compreensão da função de uma apófise presente no fêmur do palpo do macho voltada para a região distal (apófise do tipo ‘PUP’ – “pointed upward” segundo HUBER, 1998a) importante na estabilização da rotação do bulbo no momento da cópula (HUBER, 1998a). Da mesma forma, as apófises na quelícera são fundamentais na fixação inicial do macho na fêmea (HUBER, 1998a). O autor discute que a perda destas estruturas, apesar de possível, seria pouco provável por estar sobre forte pressão seletiva e influenciar de maneira direta o sucesso reprodutivo. Ele usou estes argumentos para corroborar alguns agrupamentos de gêneros (e.g. grupo *Modisimus*). HUBER (2003, HUBER *et al.* 2005a) percebeu uma forte correlação entre a distância entre

as apófises nas quelíceras do macho e as aberturas cegas no epígino da fêmea, sendo possível acompanhar a mudança nas distâncias ao longo da filogenia (HUBER, 1999; HUBER *et al.*, 2005a). Na maioria dos casos uma mudança pouco custosa na fêmea (e.g. deslocamento na posição da abertura cega) implica em exigências custosas para o macho (apófises longas nas quelíceras). HUBER (1999) sugere a teoria “escolha críptica da fêmea” (EBERHARD, 1985) como modelo que melhor explica a forte correlação entre quelíceras/clípeos e epíginos após discutir cinco possíveis teorias alternativas para explicar o caminho que leva às morfologias mais extremas. Reavaliando estas idéias, HUBER *et al.* (2005a) usaram dois gêneros (*Mesabolivar* GONZÁLEZ-SPONGA e *Belisana* THORELL), dos quais foram escolhidas uma espécie com apófise discreta e uma com apófise exagerada em cada gênero para demonstrar a correlação entre estas mesmas estruturas e suas correspondências nas fêmeas. Além disso, apresentaram uma correlação para as outras duas espécies de *Mesabolivar* com quelíceras/epígino exagerados (apófises das quelíceras e epígino ambos maiores que o cefalotórax) descritas neste mesmo trabalho. Em todos os casos foi encontrada uma correlação positiva entre as apófises e cavidades/projeções do epígino.

#### **1.4. Estudos sobre biologia e uso do habitat**

HUBER *et al.* (2005b) discutem a velocidade diferencial de evolução entre caracteres usando espécies de *Metagonia*. O hábito de vida plesiomórfico é a construção de teias na vegetação, que ocorre na maioria das espécies de *Metagonia*. Neste trabalho são apresentadas duas espécies próximas com padrão genital muito similar (incluindo caracteres extragenitais relacionados à cópula, no caso clípeo e quelíceras), sugerindo uma evolução lenta para estas estruturas. Os caracteres não relacionados à cópula são diferentes, sugerindo uma evolução mais rápida

e possivelmente respondendo à seleção natural. Apesar de poucas espécies terem sido estudadas, o autor sugere que espécies de vegetação acompanham o *bauplan* geral do gênero (abdômen alongado, pernas proporcionalmente longas) enquanto as que vivem na serapilheira apresentam possíveis adaptações para este ambiente (corpo menor, abdome globular e pernas proporcionalmente mais curtas). O conhecimento da evolução do habitat ainda é incipiente e poucas espécies apresentam informações, mesmo que sintéticas, sobre o habitat utilizado. Informações completas sobre biologia de folcídeos são conhecidas somente para *M. eberhardi* HUBER, que dentre as demais espécies do gênero foi estudada com maior detalhamento (EBERHARD & BRICEÑO, 1983, 1985). Alguns trabalhos deram atenção a dados desta natureza (HUBER, 1997a; HUBER *et al.*, 2005a, 2005b) e recentemente algumas informações primárias sobre o estrato vegetal habitado por algumas espécies foram descritos (MACHADO *et. al.* 2007a, 2007b e 2007c, projeto BIOTA/FAPESP/Aracnídeos de São Paulo) a partir de informações extraídas de coletas sistematizadas com protocolos de coleta definidos. A maioria das espécies conhecidas de *Mesabolivar* são habitantes de vegetação de sub-bosque, facilmente coletadas por serem de fácil visualização. Entretanto, material provindo de coletas sistematizadas (projeto BIOTA/FAPESP) mostram sem surpresa que o conhecimento sobre as espécies do gênero está subestimado, especialmente as que habitam o nível do solo.

Pensando nestes aspectos e utilizando dados desta natureza, este trabalho tenciona estudar aspectos da estratificação espacial combinados com a evolução e história natural de *Mesabolivar*.

## 7. Conclusões

1. Existe ancestralidade no uso do habitat dentro do gênero *Mesabolivar*. Entretanto, este está sujeito a conquistas e reconquistas na história evolutiva.
2. O Clado Novo Mundo necessita de um novo conjunto de dados para a elucidação da relação entre os gêneros. Foi realizada uma segunda tentativa de resolver o clado sem sucesso. Os dados morfológicos estão praticamente esgotados. Uma abordagem com dados moleculares é o próximo passo lógico.
3. Não foi possível estabelecer o grupo-irmão de *Mesabolivar*. Isto está relacionado aos problemas de resolução do Clado Novo Mundo.
4. É possível utilizar a morfologia para inferir aspectos da história natural, desde que suficientemente estudados. Este conhecimento pode contribuir para a coleta direcionada de muitas espécies, especialmente aquelas conhecidas por poucos exemplares.
5. A inclusão de mais terminais pode melhorar a resolução de análises filogenéticas, preenchendo lacunas e evitando efeitos como atração dos ramos longos.

## Resumo

Incluído no grupo informal "Clado Novo Mundo" sensu Huber (2000), o gênero *Mesabolivar* apresenta distribuição restrita a região neotropical e inclui atualmente 45 espécies válidas. Este gênero é composto por algumas espécies que habitam a vegetação, troncos e rochas (hábito parietal) e outras que habitam a serapilheira. Foi proposto testar o monofiletismo de *Mesabolivar* e estudar a evolução do habitat de vida no gênero. Foram realizadas duas análises. A primeira, em escala genérica, objetivou avaliar as relações do "Clado Novo Mundo" e o monofiletismo de *Mesabolivar*. Usando parcimônia Foram encontradas 200 árvores com 498 passos. Não foi encontrada resolução suficiente para encontrar o grupo-irmão de *Mesabolivar*. O gênero não é monofilético, com três espécies (*M. luteus*, *M. levii* e *M. cambridgei*) relacionadas a outros gêneros. As demais espécies de *Mesabolivar* formam um grupo monofilético, suportado pelo procurso curvado e presença de cavidade epiginal. A segunda análise, que incluiu 36 espécies descritas e 29 não descritas de *Mesabolivar*, encontrou 74 mais parcimoniosas com 256 passos. Foram testadas as relações entre medidas morfométricas, para que estas possam ser relacionadas com o habitat. Foi encontrado há uma correlação entre o habitat, tamanho das pernas e formato do abdome, onde aranhas com abdome esférico (fiadeiras quase ventrais) e pernas curtas habitam o solo e aranhas com abdome alongado (fiadeiras subterminais) e pernas longas vivem em vegetação, troncos e rocha (hábito parietal). Para realizar inferências em espécies com história natural desconhecida, foi observado que o fêmur, tíbia e metatarso representam bem o tamanho total das pernas, sendo que o metatarso é o mais adequado. Otimizando o hábito de vida (com dados diretos ou inferidos pelas medidas/formato do abdome) foi otimizado no cladograma. A condição plesiomórfica baseada no grupo externo é o



habitat parietal. Entretanto, o hábito plesiomórfico para *Mesabolivar* é ambíguo. O clado mais basal de *Mesabolivar* é composto por habitantes do solo. O hábito de vida no solo é reconquistado pelo menos duas vezes. São apresentadas descrições resumidas das 29 espécies incluídas nas análises, e duas relacionadas a *M. luteus*.

## ***Abstract***

Belonging to the informal group "New World Clade" *sensu* Huber (2000), *Mesabolivar* has a Neotropical distribution. Includes nowadays 45 valid species. This genus comprises parietal species (shrubs, logs, trunks and rocks inhabitants) and litter inhabitant species. The *Mesabolivar* monophyly was tested, and the evolution of habitat choice was studied. The phylogenetic analysis was conducted in two phases. The first one, at generic scale, tried to reevaluate the "New World Clade" internal relationships and verify the monophyly of *Mesabolivar*. The analysis using parsimony found 200 trees with 498 steps. The resolution did not allow identify the sister group of *Mesabolivar*. The genus *Mesabolivar* was found polyphyletic, with three species related to other genera (*M. luteus*, *M. levii* and *M. cambridgei*). All other *Mesabolivar* species form a monophyletic group. The second analysis included 96 known and 29 unknown *Mesabolivar* species. Found 74 more parsimonious trees with 256 steps. The relationship between the morphometrical traits and habitat was tested. There is a correlation between habitat, leg length and abdomen shape. Spiders with spherical abdomen (ventral spinnerets) and relatively short legs are litter inhabitants. Spiders with elongated abdomen (subterminal spinnerets) and long legs have parietal habitat. The statistical inference found the metatarsus as the best representative of leg length. Using observation and inference, the habitat was optimized. The plesiomorphic condition in *Mesabolivar* was ambiguous. The basal clade was composed by litter inhabitants. The litter living habitat was conquered at least two times independently. Was presented 29 reduced descriptions of undescribed species included in the phylogenetic analysis.

## Referências Bibliográficas

- Ayres, M., Ayres Júnior, M., Ayres, D.L., Santos, A.A. 2007. BioEstat – Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Ong Mamiraua. Belém, PA.
- Bruvo-Madaric, B., Huber, B. A., Steinacher, A., Pass, G. 2005. Phylogeny of pholcid spiders (Araneae:Pholcidae): combined analysis using morphology and molecules. *Mol. Phyl. Evol.* 37: 661-673.
- Burger, M., Nentwig, W., Kropf, C. 2003. Complex Genital Structures Indicate Cryptic Female Choice in a Haplogyne Spider (Arachnida, Araneae, Oonopidae, Gamasomorphinae). *J. Morphol.* 255: 80–93.
- Burger M, Jacob A, Kropf C. 2006. Copulatory behavior and web of *Indicoblemma lannaianum* from Thailand (Arachnida, Araneae, Tetrablemmidae). *J Arachnol* (in press).
- Coddington, J. A., Levi, H. W. 1991. Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 22: 565-592.
- Coddington, J. A. 2005. Phylogeny and Classification of Spiders. Em: Ubick, D., P. Paquin, P. E. Cushing, & V. Roth (eds). 2005. Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society. 377 pp.
- Eberhard, W. G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard University press. Harvard. 244 pp.
- Eberhard, W. G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press Ed. Princeton, New Jersey. 502 pp.
- Eberhard, W. G., Briceño, R. D., 1983. Chivalry in pholcid spiders. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 189-195.
- Eberhard, W. G., Briceño, R. D., 1985. Behavior and ecology of four species of *Modisimus* and *Blechnoscelis* (Araneae: Pholcidae). *Rev. Arachnol.* 6(1): 29-36.

- Eberhard, W. G., Huber, B. A. 1998. Possible links between embryology, lack of innervation, and the evolution of male genitalia in spiders. *Bull. Br. arachnol. Soc.* 11 (2): 73-80.
- Goloboff, P., Farris, J., Nixon, K. 2003. T.N.T.: Tree analysis using New Technology. Disponível em [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny)
- González-Sponga, M. A. 1998. Arácnidos de Venezuela. Cuatro nuevos géneros y cuatro nuevas especies de la familia Pholcidae Koch, 1850 (Araneae). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.* **57**: 17-31.
- Huber, B., A. 1994. Genital morphology, copulatory mechanism and reproductive biology in *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Pholcidae; Araneae). *Neth. J. Zool.* 44:85–99.
- Huber, B., A. 1995. Copulatory mechanism in *Holocnemus pluchei* and *Pholcus opilionoides*, with notes on male cheliceral apophyses and stridulatory organs in Pholcidae (Araneae). *Acta Zool.* 76: 291–300.
- Huber, B. A. 1997a. On American ‘*Micromerys*’ and *Metagonia* (Araneae, Pholcidae), with notes on natural history and genital mechanics. *Zool. Scripta.* 25(4): 341-363.
- Huber, B. A. 1997b. Redescriptions of Eugène Simon’s neotropical pholcids (Araneae, Pholcidae). *Zoosystema* 19 (4): 573-612.
- Huber, B., A. 1998a. Genital mechanics in some neotropical pholcid spiders (Araneae: Pholcidae), with implications for systematics. *J. Zool.* 244: 587–599.
- Huber, B., A. 1998b. Sexual selection in pholcid spiders (Araneae, Pholcidae): artful chelicerae and forceful genitalia. *J. Arachnol.* 27:135–141.
- Huber, B. A. 1998c. Report on some pholcid spiders collected in Guatemala and Honduras (Araneae, Pholcidae). *Revue Suisse de Zoologie* 105 (1): 49-80.
- Huber, B. A. 1998d. Notes on the Neotropical spider genus *Modisimus* (Pholcidae, Araneae), with descriptions of thirteen new species from

- Costa Rica and neighboring countries. *The Journal of Arachnology* 26: 19-60.
- Huber, B. A. 1999. Sexual selection in pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): artful chelicerae and forceful genitalia. *J. Arachnol.* **27**: 135-141.
- Huber, B. A. 2000. New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): A revision at generic level. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **254**: 1-348.
- Huber, B. A., 2002. Functional morphology of the genitalia in the spider *Spermophora senoculata* (Pholcidae, Araneae). *Zool. Anz.* 241: 105-116.
- Huber, B. A., 2003. Cladistic analysis of Malagasy pholcid spiders reveals generic level endemism: revision of *Zatavua* n. ge. And *Paramicromerys* Millot (Pholcidae: Araneae). *Zool. J. Linn. Soc.* **137**: 261-318.
- Huber, B., A., Eberhard, W., G. 1997. Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Can. J. Zool.* 74: 905–918.
- Huber, B. A., Brescovit, A. D., Rheims, C., 2005a. Exaggerated female genitalia in two new spider species (Araneae: Pholcidae), with comments on genital evolution by female choice versus antagonistic coevolution. *Insect Sys. Evol.* **36**: 285-292.
- Huber, B. A., Rheims, C. A., Brescovit, A. D. 2005b. Two new species of litter-dwelling *Metagonia* spiders (Araneae, Pholcidae) document both rapid and slow genital evolution. *Acta Zoologica.* 86: 33–40.
- Kaston, B. J. 1983. How to know the spiders. Third Ed. Dubuque, Iowa. Wm. C. Brown Co. Publishers. 272pp.
- Levi, H. W. 1965. Techniques for the study of spider genitalia. *Psyche* 72:152-158.
- Machado, E. O. 2007. Análise cladística do gênero neotropical *Mesabolivar* González-Sponga, 1998 (Araneae: Pholcidae). Dissertação

- (mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, São Paulo.
- Machado, E. O., Brescovit, A. D., Candiani, D., Huber, B. A., 2007a. Three new species of *Mesabolivar* (Aranea, Pholcidae) from leaf litter in urban environments in the city of São Paulo, São Paulo, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 97(2):168-176.
- Machado, E. O., Brescovit, A. D., Francisco, R. C., 2007b. Three new ground dweller *Mesabolivar* González-Sponga, 1998 (Araneae: Pholcidae) from Blumenau, Santa Catarina, Brazil. *Zootaxa* 1560: 55–61
- Machado, E. O., Yamamoto, F. U., Brescovit, A. D., Huber, B. A. 2007c. Three new ground living pholcid species (Araneae: Pholcidae) from Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, São Paulo, Brazil. *Zootaxa* 1582: 27–37
- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 2.72. Disponível em <http://mesquiteproject.org>
- Mello-Leitão, C. F. 1946. Notas sobre os Filistatidae e Pholcidae. *An. Acad. Brasileira Cienc.* 18(1): 39-83.
- Platnick, N., I. 2011. The world spider catalog, version 11.5. American Museum of Natural History. Disponível em: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>
- Platnick, N. I., Coddington, J. A., Forster, R. R., Griswold, C. E., 1991. Spinneret morphology and the Phylogeny of Haplogyne spiders. *American Museum Novitates*, **3016**: 1-73.
- Trajano, E. & Gnaspini-Netto, P. 1991. Notes on the food webs in caves of Southeastern Brazil. *Mémoires de Biospéologie* 18: 75-79.
- Uhl, G. 1994. Genital morphology and sperm storage in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Pholcidae; Araneae). *Acta Zool. Stockh.* 75: 1–12.

Uhl, G., Huber, B., A., Rose W. 1995. Male pedipalp morphology and copulatory mechanism in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Araneae, Pholcidae). Bull. Br. Arachnol. Soc. 10: 1–9.