

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Luiz Fernando Moura de Oliveira

Análise filogenética da subfamília  
Anyphaeninae Bertkau, 1878 (Araneae:  
Dionycha, Anyphaenidae)

**Phylogenetic analysis of the subfamily  
Anyphaeninae Bertekau, 1878 (Araneae:  
Dionycha, Anyphaenidae)**

São Paulo  
2023

## INTRODUÇÃO GERAL

Dentre as diversas famílias da Infraordem Araneomorphae, Anyphaenidae é a décima terceira em diversidade, e compreende 58 gêneros 635 espécies, com maior diversidade nas Américas (World Spider Catalog 2023). Os anifenídeos são ativos no período noturno e ocorrem desde a serapilheira e folhagens, atingindo as copas das árvores (Brescovit 1997; Labarque *et al.* 2015). São conhecidos popularmente como “aranhas-fantasma” pela rapidez com que se deslocam e variam de 2–14 mm de tamanho. Anyphaenidae foi proposta por Bertkau (1878) como aranhas enteléginas sem cribelo, com oito olhos, tarsos com duas unhas, espiráculo traqueal no meio do abdômen e um sistema traqueal bem desenvolvido.

A classificação taxonômica de Anyphaenidae permaneceu incerta ao longo do tempo. As atuais Anyphaenidae foram incluídas originalmente em Drassoidas por Simon (1884), onde foi considerada como subfamília Anyphaeninae de Drassidae (hoje sinônimo de Gnaphosidae). Após um curto período, foi transferida para Clubionidae por Keyserling (1891) onde continuou com status de subfamília. A condição de pertencer a Clubionidae perdurou por pelo menos 45 anos, como observamos nas publicações de Chickering (1937; 1939). Platnick (1974) em estudo detalhado para distinguir anyphaenídeos de clubionídeos elevou Anyphaeninae a família, fornecendo sinapomorfias como a presença de um sistema traqueal avançado no abdômen e tufo subungueal com cerdas achatadas nos tarsos. Segundo Ramírez (1995a) ao longo de décadas, numerosas famílias de aranhas foram reconhecidas como “famílias de despejo”, por apresentarem características semelhantes, o que dificulta o estabelecimento de gêneros e espécies em famílias bem distintas. Exemplo disto são os amaurobiídeos, agelenoídes e os clubionídeos. Esta última apresentava a maioria das aranhas de duas unhas, olhos e fiandeiras não modificados. Portanto, de acordo com este histórico podemos tencionar que as diferenças referentes ao sistema traqueal dos Anyphaenídeos foram negligenciadas como uma família por um longo tempo (Ramírez, 1995a).

As relações de grupos ou de grandes clados na árvore da vida das aranhas incluindo Anyphaenidae estavam longe de ser compreendidas. Hipóteses de relações de parentesco foram atribuídas para Anyphaenidae ao longo dos anos. A primeira hipótese foi proposta por Lehtinen (1967). Ele propôs que Anyphaenidae seria um grupo derivado em relação aos Amaurobiidae, pela perda de um condutor secundário no palpo dos machos. E no mesmo trabalho, sugeriu uma relação entre Anyphaenidae, Clubionidae e

Sparassidae. Entretanto, não mencionou qualquer sinapomorfia para o grupo, tornando a hipótese fraca. Outra hipótese foi proposta por Foster (1970), que incluiu Anyphaenidae dentro do clado Dictynoidea, baseada nas traqueias medianas separadas ou ramificadas. Contudo, tal hipótese também foi fraca, uma vez que o autor utilizou somente táxons da Nova Zelândia, ignorando os demais táxons da família. Além disso, não considerou outras famílias que apresentam duas unhas e traqueias ramificadas, tais como Saticidae, Corinnidae, Thomisidae e Gnaphosidae. A hipótese como a presença de triângulos pré-coxais é compartilhada por outras famílias, tais como Clubionidae, Gnaphosidae, Liocranidae, e Corinnidae, pertencem a uma linhagem entre os Dionycha, e que os anyphaenídeos pertence a esta linhagem (Ramírez, 1995a). Não obstante, Coddington & Levi (1991) reforçam esta hipótese, pela perda da glândula cilíndrica das fiandeiras e agrupam Anyphaenidae, Clubionidae e Salticidae.

Atualmente, Anyphaenidae está dentro do clado Dionycha, que é formado por um grupo de aranhas com condições derivadas por apresentar duas unhas e tarsos com escópula ungueal formada por cerdas achatadas (Ramírez, 2014; Azevedo *et al.*, 2022). Este clado apresenta dezessete famílias, e as mais próximas de Anyphaenidae de acordo com Ramírez (2014) são: Clubionidae, Eutichuridae e Corinnidae, esta última sendo considerada como grupo irmão de Anyphaenidae. Por outro lado, Wheeler *et al.* (2017) em sua análise molecular, sugeriram que as famílias mais próximas de Anyphaenidae seriam: Trocanteriidae, Liocranidae e Clubionidae, sendo que Clubionidae aparece como grupo irmão de Anyphaenidae. Ademais, Azevedo *et al.* (2022) em sua hipótese de dados genômicas, recuperam Anyphaenidae como grupo irmão de Clubionidae, corroborando Wheeler *et al.* (2017).

O primeiro estudo a propor uma filogenia para estudar as relações internas da família foi Ramírez (1995a) que apresentou uma análise com 9 táxons e 20 caracteres, resultando na proposição de três subfamílias: Malenellinae, Amaurobioidinae e Anyphaeninae. No entanto, segundo Ramírez (2003; 2014) e Wheeler *et al.* (2017) Malenellinae, é um sinônimo de Macrobuninae, e pertence à Amaurobiidae.

Ramírez (2003) na análise cladística morfológica de Amaurobioidinae, recuperou Anyphaeninae como grupo irmão de Amaurobioidinae, embora em parafilia. No mesmo trabalho, propôs duas tribos, Gayeninni e Amaurobioidini, e o gênero *Josa* grupo irmão de Gayeninni foi recuperado como não pertencendo nenhuma das tribos proposta. Amaurobioidinae é diagnosticada por uma área membranosa, apófise paramediana e condutores primários e secundários no bulbo copulador masculino.

A subfamília Amaurobioidinae amplamente estudada nos últimos anos, por meio de revisões taxonômicas (Ramírez & Kochalka, 1993; Ramírez, 1993; Rúbio & Ramírez, 2015). Entretanto, análises filogenéticas morfológicas e moleculares avançadas trouxeram percepções adicionais nas hipóteses de relacionamento para a subfamília (Ramírez, 1995b, 1997, 1999, 2003, 2007, Ramírez *et al.* 2004, Lopardo, 2005; Werenkraut & Ramírez, 2009; González Márquez & Ramírez, 2008; Laborda *et al.*, 2013; Labarque *et al.*, 2015). Além disso, análises biogeográficas auxiliaram no entendimento da distribuição da subfamília, através de Ciccarelli *et al.* (2016, 2019) e Soto *et al.* (2017). Amaurobioidinae atualmente compreende 22 gêneros e 182 espécies, com representantes nas Américas, África do Sul, Tasmânia e Nova Zelândia (World Spider Catalog, 2023).

No entanto, o seu grupo irmão, Anyphaeninae que foi estudada apenas no contexto taxonômico (Platnick, 1974, 1977; Platinick & Lau, 1975; Brescovit, 1991a, b; 1992a, b, c; 1993a, b; 1999, Oliveira & Brescovit, 2015a, b; Oliveira & Brescovit, 2016; Dupérré & Tapia, 2016; Martínez *et al.*, 2018; Brescovit & Oliveira, 2019; Martínez *et al.*, 2020; Martínez *et al.*, 2021; Oliveira & Brescovit, 2021). A primeira abordagem proposta com hipótese de parentesco com base em análise filogenética morfológica envolvendo a subfamília foi apresentada por Oliveira & Brescovit (2021), na revisão do gênero *Tafana* Simon, 1903. Atualmente Anyphaeninae compreende 35 gêneros e 432 espécies, sendo amplamente distribuído nas Américas, mas com representantes nas regiões Paleártica, Oriental e Polinésia (World Spider Catalog, 2023).

Anyphaeninae é caracterizada por apresentar quelíceras com mais de quatro dentes na retromargem, espiráculo traqueal entre o meio do ventre ou próximo ao sulco epigástrico na região ventral do abdômen, tégulo inteiro e ovalado no bulbo copulador masculino e abertura de copulação na área antero-mediana do epígino das fêmeas (Brescovit, 1997). Em seu estudo, Brescovit (1997) revisou a subfamília para região Neotropical, e redescreveu todos os gêneros conhecidos à época, além de propor 14 gêneros novos.

Entretanto, Brescovit (1997) sugeriu agrupamentos e diversas homologies por meio de caracteres morfológicos, o que permitiu somente especular a inter-relação com outros gêneros da subfamília. Por exemplo, a presença do processo tegular prolatral no bulbo copulador dos machos de *Anyphaena* e *Wulfila* sugere parentesco. Outro exemplo é o grupo *Aysha* sugerido, composto por dez gêneros: *Umuara* Brescovit, 1997; *Aysha* Keyserling, 1891; *Xiruana* Keyserling, 1891; *Tafana* Simon, 1903; *Osoriella* Mello-Leitão, 1922; *Hibana* Brescovit, 1991; *Aljassa* Brescovit, 1997; *Pippuhana* Brescovit,

1997; *Hatitia* Brescovit, 1997 e *Temnida* Simon, 1896 (Brescovit, 1997; Oliveira & Brescovit 2016) que é unido pela presença de um processo embólico localizado internamente na base do tégulo do bulbo copulador masculino. Quatro gêneros compartilham um caráter em comum, a presença do condutor de Anyphaeninae, o que sugere que *Xiruana*, *Pippuhana*, *Temnida* e *Lupettiana*, estejam intimamente relacionados dentro do grupo *Aysha*, menos *Lupettiana* que não apresenta o caráter processo embólico no bulbo copulador masculino. O número de espinhos ventrais na tíbia I e II poderia ajudar no entendimento de agrupamento para alguns gêneros, exemplo disto é a presença de cinco pares de espinhos não robusto e espaçado, que é compartilhado por *Mesilla*, *Macrophyes* e *Wulfilopsis*. Já no gênero *Buckupiella* apresenta seis pares e estes espinhos são robustos e não espaçados. No entanto, os gêneros *Otoniela* e *Temnida* apresentam quatro pares de espinhos robustos não espaçados, e nos demais gêneros, estes espinhos são bem conservados formando três pares. Apesar do caráter espinhos ventrais na tíbia I e II ajudem em agruparem alguns gêneros, Ramírez (2003) sugere que este não seja um bom caráter filogenético, pois não apresenta padrões que estabeleça relações entre gêneros. A presença da projeção do subtégulo é um caráter compartilhado por seis gêneros *Sillus*, *Patrera*, *Lepajan*, *Isigonia*, *Ilocomba* e *Lupettiana*, que foi sugerido por Brescovit (1997) como grupo *Sillus*. Entretanto, acredita-se que *Lepajan* é a única espécie dentro da subfamília que não apresenta chilum na região frontal da carapaça, o que pode ser uma autapomorfia para o gênero.

A maioria dos gêneros da subfamília apresenta o caráter, projeção tegular ventral, que são projeções esclerotizado ou hialina no bulbo copulador masculino, mas existe algumas variações neste caráter. Por exemplo, *Thaloe*, *Jessica*, *Iguarima* e *Anyphaenoides* apresentam um processo tegular ventral estreito enquanto que, *Teudis* e *Katissa* apresentam um processo largo, embora a presença deste caráter na subfamília possa agrupar estes gêneros, como acima. Por sua vez, *Italaman*, *Bromelina* e *Timbuka* são os três gêneros que possuem relações duvidosas dentro da subfamília, com características que não agrupam estes gêneros com os demais, por exemplo, a perda a apófise média em *Italaman* ou a carapaça achatada presente em *Bromelina*. O gênero *Australaena* descrito com base em uma fêmea por Berland (1942) permanece como *incertae sedis* dentro da família, mesmo após revisão de Ramírez (2003) que sugeriu pertencer a Anyphaeninae, de modo que, mesmo Dierkens & Ramage (2016) descrevendo o primeiro macho para a espécie, sugere a necessidade de uma revisão ampla do gênero para um melhor entendimento.

Por fim, dois gêneros só recentemente tiveram descrições completadas com machos e fêmeas, *Thaloe* e *Mesilla*. O gênero *Thaloe* foi descrito apenas por machos por Brescovit (1993c), mas Brescovit & Oliveira (2019) propuseram três novas espécies, incluindo as fêmeas desconhecidas. Por outro lado, o gênero *Mesilla* descrito apenas por fêmea, teve a descrição do macho da espécie tipo do gênero apresentada em Martínez *et al.*, (2020). Portanto, analisando os trabalhos taxonômicos acima, podemos mencionar *a priori* que a subfamília Anyphaeninae apresenta todos os seus gêneros pareados com machos e fêmeas.

Apesar do extenso histórico taxonômico, análises filogenéticas apresentando hipóteses de parentesco ainda são carentes para Anyphaeninae. Neste âmbito, apresentamos aqui uma análise filogenética com critério de otimalidade de parcimônia para Anyphaeninae, propondo hipóteses de parentesco entre os seus gêneros.

A tese de doutorado é composta por dois capítulos, no formato de artigos. O capítulo 1 compreende os resultados da análise filogenética baseada em caracteres morfológicos de Anyphaeninae.

O capítulo 2 consiste em forma de artigo uma descrição taxonômica “Sobre o gênero de aranhas Neotropicais *Otoniela* Brescovit, 1997 (Araneae: Anyphaenidae, Anyphaeninae), com a descrição de seis novas espécies”, submetido na revista Zootaxa 18 de março de 2023. Além destes capítulos, a tese inclui 4 artigos publicados durante o doutoramento com redescrições e descrições de espécies novas em vários gêneros (em anexo).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Azevedo, G. H. F, Bougie, T., Carboni, M., Hedin, M. & Ramírez, M. J. 2022. Combining genomic, phenotypic and sanger sequencing data to elucidate the phylogeny of the two-clawed spiders (Dionycha). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 166 (107327): 1-14.doi:10.1016/j.ympev.2021.107327
- Berland, L. 1942. Polynesian spiders. *Occasional Papers of the Bernice P. Bishop Museum* 17: 1-24.
- Berland, L. 1913. Araignées. In: Mission du Service géographique de l'armée pour la mesure d'un arc du méridien équatorial en Amérique du Sud (1899-1906). *Paris*, 10, 78-119.
- Bertkau, P. 1878. Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen, nebst Bemerkungen zueinzeln Gattungen. *Archiv für Naturgeschichte*, 44: 351-410.
- Blackwall, J. 1862. Description of newly discovered spiders captured in Rio de Janeiro, by John Gray and the Rev. Hamlet Clark. *Annals and Magazine of Natural History, decade 3* 10: 421-439.
- Brescovit, A. D. 1991a. Revalidação do gênero *Isigonia* Simon, com descrição de uma espécie nova (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 35: 721-727.
- Brescovit, A. D. 1991b. *Hibana*, novo gênero de aranhas da família Anyphaenidae (Arachnida, Araneae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 7: 729-744.

- Brescovit, A. D. 1992a. Revisão das aranhas do gênero *Macrophyes* O. Pickard-Cambridge, da região Neotropical (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 36: 101-106.
- Brescovit, A. D. 1992b. Descrição do macho de *Anyphaena inferens* Chamberlin (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 36: 107-109.
- Brescovit, A. D. 1992c. Revisão do grupo *prospera* do gênero *Aysha* Keyserling, 1891 na região Neotropical (Araneae: Anyphaenidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 72: 23-104.
- Brescovit, A. D. 1993a. *Lepajan*, um gênero novo de aranhas neotropicais e sinonímia de *Pelayo* Pickard-Cambridge com *Josa* Keyserling (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37: 125-130.
- Brescovit, A. D. 1993b. Aranhas do gênero *Hibana* Brescovit: espécie nova, combinações, sinonímias e novas ocorrências para a região neotropical (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37: 131-139.
- Brescovit, A. D. 1993c. *Thaloe* e *Bromelina*, novos gêneros de aranhas neotropicais da família Anyphaenidae (Arachnida, Araneae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37: 693-703.
- Brescovit, A. D. 1997. Revisão de Anyphaenidae Bertkau a Nível de Gêneros na Região Neotropical (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 13, 1-187.
- Brescovit, A. D. 1999a. Revisão das aranhas do gênero *Lupettiana* Brescovit (Araneae, Anyphaenidae, Anyphaeninae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (Supl. 2): 63-76.
- Brescovit, A. D. 1999b. Revisão das aranhas do gênero *Jessica* Brescovit (Araneae, Anyphaenidae, Anyphaeninae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 43: 249-269.



- Brescovit, A. D. & Oliveira, L. F. M. 2019. Three new species of *Thaloe* Brescovit (Araneae: Anyphaenidae, Anyphaeninae), with description of the first known females of the genus. *Zootaxa*, 4624 (2): 256-266.
- Caporiacco, L. Di. 1955. Estudios sobre los aracnidos de Venezuela 2a parte: Araneae. *Acta biológica Venezuelica*, 1 (16): 245-448.
- Ceccarelli, F. S., Opell B. D., Haddad, C. R., Raven, R. J., Soto, E. M. & Ramírez M. J. 2016. Around the world in eight million years: historical biogeography and evolution of the spray zone spider *Amaurobioides* (Araneae: Anyphaenidae). *PLoS One*, 11 (10): e0163740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163740>
- Ceccarelli, F. S., Koch, M. N., Soto, E. M., Barone, M. L., Arnedo, M. A. & Ramírez, M. J. 2019. The grass was greener: repeated evolution of specialized morphologies and habitat shifts in ghost spiders following grassland expansion in South America. *Systematics Biology*, 68 (1): 63-77. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy028>
- Chickering, A. M. 1937. Anyphaenidae of Barro Colorado Island, Panama, Canal Zone. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters*, 22: 541-561.
- Chickering, A. M. 1939. Anyphaenidae and Clubionidae of Michigan. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters*, 24 (2): 49-84.
- Dierkens, M. & Ramage, T. 2016. Deuxième contribution à la connaissance des araignées de Polynésie française. Bilan des espèces présentes et description de *Theridion charlati* n. sp. et *Glenognatha ledouxi* n. sp. *Bulletins mensuels Société linnéenne de Lyon*, 85 (3-4): 134-172.
- Dupérré, N. & Tapia, E. 2016. Overview of the anyphaenids (Araneae, Anyphaeninae, Anyphaenidae) spider fauna from the Chocó forest of Ecuador, with the description of thirteen new species. *European Journal of Taxonomy*, 255: 1-50.
- González, M. E. & Ramírez, M. J. 2012. A revision and phylogenetic analysis of the spider genus *Aysenia* Tullgren (Araneae: Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zootaxa*, 3201: 1-26.

- Keyserling, E. G. 1891. Die Spinnen Amerikas. Brasilianische Spinnen. *Nürnberg, Verlag von Bauer*, Vol. 3, 278p.
- Labarque, F. M., Soto, E. M., Ramírez, M. J. & Arnedo, M. A. 2015. Chasing ghosts: the phylogeny of Amaurobioidinae ghost spiders (Araneae, Anyphaenidae). *Zoologica Scripta*, 44 (5): 550-561.
- Laborda, Á., Ramírez, M. J. & Pizarro-Araya, J. 2013. New species of the spider genera *Aysenia* and *Aysenoides* from Chile and Argentina: description and phylogenetic relationships (Araneae: Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zootaxa*, 3731: 133-152.
- Lopardo, L. 2005. Phylogenetic revision of the spider genus *Negayan* (Araneae, Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zoologica Scripta*, 34: 245-277.
- Martínez, L., Brescovit, A. D. & Oliveira, L. F. M. 2020. Two new species of ghost spider genus *Macrophyes* O. Pickard-Cambridge, 1893 from Colombia and description of the first male of *Mesilla* Simon, 1903 (Araneae: Anyphaenidae: Anyphaeninae). *Zootaxa*, 4853 (4): 581-590. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4853.4.7>
- Martínez, L., Brescovit, A. D., Villarreal, E. & Oliveira, L. F. M. 2021. An update of morphological and distributional data of the genus *Patrera* Simon (Araneae: Anyphaenidae: Anyphaeninae) with the description of twenty-five new species from Colombia. *Zootaxa*, 4914 (1): 001-064. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4914.1.1>
- Mello-Leitão, C. F. 1922. Novas Clubionidas do Brasil. *Archivos da Escola Superior de Agricultura e Medicina Veterinária Rio de Janeiro*, 6: 16-57.
- Oliveira, L. F. M. & Brescovit, A. D. 2015a. A taxonomic revision of the Neotropical spider genus *Xiruana* Brescovit 1997 (Araneae: Anyphaenidae, Anyphaeninae). *Zootaxa*, 3980 (2): 201-229.

- Oliveira, L. F. M. & Brescovit, A. D. 2015b. Two new species of the Neotropical spider genus *Umuara* Brescovit (Araneae, Anyphaenidae, Anyphaeninae) from Brazil. *Zootaxa*, 3980 (3): 435-441.
- Oliveira, L. F. M. & Brescovit, A. D. 2016. The first male of the spider genus *Temnida* Simon, 1896 (Araneae: Anyphaenidae: Anyphaeninae). *Arachnology*, 17 (1): 47-51.
- Oliveira, L. F. M. & Brescovit, A. D. 2021. The spider genus *Patrera* Simon (Araneae: Dionycha, Anyphaeninae) in the Atlantic Forest biome, with the description of one new species from Brazil. *Zootaxa*, 4991 (2): 201-246.
- Oliveira, L. F. M. & Brescovit, A. D. 2021. Taxonomic revision and cladistic analysis of ghost spiders of the genus *Tafana* Simon, 1903 (Araneae: Dionycha, Anyphaenidae), with the descriptions of twelve new species. *European Journal of Taxonomy*, 742: 1-77. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.742.1291>
- Platnick, N. I. 1974. The spider family Anyphaenidae in America North of Mexico. *Bulletin of the Museum Comparative Zoology*, 146: 205-266.
- Platnick, N. I. & Lau, A. 1975. A revision of the *celer* group of the spider genus *Anyphaena* (Araneae, Anyphaenidae) in Mexico and Central America. *American Museum Novitates*, 2575: 1-36.
- Platnick, N. I. 1977. New Species and Records of the *Anyphaena celer* group in Mexico (Araneae, Anyphaenidae). *Journal of Arachnology*, 4: 207-210.
- Ramírez, M. J. 1993. Revisión del género *Liparotoma* Simon, 1884 (Araneae, Anyphaenidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 64: 195-207.
- Ramírez, M. J. & Kochalka, J. A. 1993. El género *Gayenna* (Araneae: Anyphaenidae). *Acta Entomologica Chilena*, 18: 163-169.
- Ramírez, M. J. 1995a. A phylogenetic analysis of the subfamilies of Anyphaenidae (Arachnida, Araneae). *Entomologica Scandinavica*, 26: 361-384.

- Ramírez, M. J. 1995b. Revisión y filogenia del género *Monapia*, con notas sobre otras Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 66: 71-102.
- Ramírez, M. J. 1997. Revisión y filogenia de los géneros *Ferrieria* y *Acanthoceto* (Araneae: Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Iheringia, Série Zoologia*, 82: 173-203.
- Ramírez, M. J. 1999. New species and cladistic reanalysis of the spider genus *Monapia* (Araneae, Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Journal of Arachnology*, 27: 415-431.
- Ramírez, M. J. 2003. The spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): A phylogenetic revision at the generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 277: 1-262.
- Ramírez, M. J., Ansaldi, M. J. & Puglisi, A. F. 2004. Description of the females of *Oxysoma itambezinho* Ramírez and *Monapia Tandil* Ramírez, and their effects on the generic relationships of Gayennini (Araneae, Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zootaxa*, 668: 1-8.
- Ramírez, M. J. 2007. Homology as a parsimony problem: a dynamic homology approach for morphological data. *Cladistics*, 23: 588-612.
- Ramírez, M. J. 2014. The Morphology and Phylogeny of Dionychan Spiders (Araneae: Araneomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 390: 1-374.
- Rubio, G. D. & Ramírez, M. J. 2015. Taxonomic revision of the American spider genus *Arachosia* (Araneae: Anyphaenidae). *Zootaxa*, 3932(1): 1-105.
- Soto, M. E. & Ramírez, M. J. 2012. Revision and phylogenetic analysis of the spider genus *Philisca* Simon (Araneae: Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zootaxa*, 3443 (1): 1-65. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3443.1>.
- Soto, M. E., Labarque, M. F., Ceccarelli, S. F., Arnedo, A. M., Pizarro-Araya, J. &

Ramírez, M. J. 2017. The life and adventures of an eight-legged castaway: colonization and diversification of *Philisca* ghost spiders on Robinson Crusoe Island (Araneae, Anyphaenidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 132-141. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.10.017>

Werenkraut, V. & Ramírez, M. J. 2009. A revision and phylogenetic analysis of the spider genus *Coptoprepes* Simon (Araneae: Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zootaxa*, 2212 (1): 1-40. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2212.1.1>

Wheeler, C. W., Coddington, A. J., Crowley, M. L., Dimitrov, D., Goloboff, A. P., Griswold, E. C., Hormiga, H., Prendini, L., Ramírez, J. M., Sierwald, P., Almeida-Silva, L., Alvarez-Padilha, F., Arnedo, A. M., Silva, B. R. L., Benjamin, P. S., Bond, E. J., Grismado, J. C., Hasan, E., Hedin, M., Izquierdo, A. M., Labarque, M. F., Ledford, J., Lopardo, L., Maddison, P. W., Miller, A. J., Piacntini, N. L., Platnick, N. I., Polotow, D., Silva-Dávila, D., Scharff, N., Szuts, T., Ubick, D., Vink, J. C., Wood, M. H. & Zhang, J. 2017. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*, 1-43.

World Spider Catalog, 2023. World spider catalog, version 15.5 Bern: Natural History Museum, Disponível em: <<http://wsc.nmbe.ch>> Acesso em 4 junho 2023.

## CONCLUSÕES GERAIS

- A família Anyphaenidae foi recuperada como monofilética e aparece como grupo-irmão das famílias Clubionidae, Corinnidae e Cheirachantiidae.
- A subfamília Anyphaeninae foi recuperada monofilética e aparece como grupo-irmão de Amaurobioidinae. A subfamília é suportada pela presença do número de dentes com cinco ou mais dentes na região promarginal na chelicera, dentículos retromarginais basais pequenos em relação aos distais, posição do espiráculo traqueal no meio ou próximo ao sulco epigástrico na região ventral do abdômen e posição contínua da primeira bifurcação das traqueias medianas na região interna do abdômen.
- Anyphaeninae se divide em cinco clados, compostos por gêneros com distribuição predominantemente nas Américas, mas também apresenta representantes das regiões Palearctica e Polinésia.
- *Australaena*, que era considerado *insertea sedis* em Anyphaenidae, foi recuperada dentro de Anyphaeninae por apresentar o espiráculo traqueal no meio do abdômen.
- Dentro de Anyphaeninae a maior parte dos gêneros foram recuperados monofiléticos.
- O gênero *Anyphaena* foi recuperado parafilético pela espécie *Anyphaena californica* (Banks, 1904), sendo recuperado como grupo-irmão do gênero *Isigonia*.
- O grupo *Aysha* foi recuperado monofilético e inclui 12 gêneros, caracterizados pela presença do processo embólico no bulbo copulador masculino: *Aljassa* Brescovit, 1997; *Aysha* Keyserling, 1891; *Eldar* n. gen.; *Hibana* Brescovit, 1991; *Hatitia* Brescovit, 1997; *Istari* n. gen.; *Osoriella* Mello-Leitão, 1922; *Pippuhana*

Brescovit, 1997; *Tafana* Simon, 1903; *Temnida* Simon, 1896; *Umuara* Brescovit, 1997; *Xiruana* Brescovit, 1997.

- O gênero *Aysha* é recuperado parafilético pela espécie *Aysha brevimana* (C. L. Koch, 1839), sendo recuperada como grupo-irmão dos gêneros *Xiruana* + *Temnida* + *Istari*.
- São propostos dois novos gêneros *Eldar* **n. gen.** e *Istari* **n. gen.**.
- Propomos a transferência da espécie *Teudis griseus* (Keyserling, 1891) para o novo gênero *Istari* **n. gen.**.
- O grupo *Sillus* não foi recuperado monofilético.
- Dois grupos são propostos: o grupo que apreseta do êmbolo curto no palpo masculino composto por 11 gêneros e o grupo da inserção basal do êmbolo no palpo masculino composto por 9 gêneros.
- *Patrera* Simon, 1903 é recuperado como polifilético e o gênero *Jessica* Brescovit, 1997 é recuperado como parafilético.
- *Lepajan* Brescovit, 1993 é considerado sinônimo de *Patrera* Simon, 1903.
- Com relação ao gênero *Otoniela* Brescovit, 1997, é proposto uma nova diagnose e dados morfológicos adicionais.
- Seis novas espécies são descritas para Brasil, Paraguai e Argentina: *Otoniela* Brescovit, 1997 (*O. lupercioi* **sp. nov.** (♂♀), *O. chica* **sp. nov.** (♂♀), *O. duovizinhense* **sp. nov.** (♂♀), and *O. tigre* **sp. nov.** (♂♀), and *O. aparecida* **sp. nov.** (♀) and *O. negrinho* **sp. nov.** (♂♀)).
- Adicionalmente, dois grupos taxonômicos são propostos para *Otoniela* Brescovit, 1997. O grupo *adisi*, composto por *O. adisi* Brescovit, 1997, *O. lupercioi* **sp. nov.**, *O. chica* **sp. nov.**, *O. duovizinhense* **sp. nov.**, *O. aparecida* **sp. nov.**, e o grupo

*quadrivittata*, composto por *O. quadrivittata* Simon, 1896, *O. tigre* **sp. nov.**, *O. negrinho* **sp. nov.**.

## RESUMO

Anyphaenidae é uma das mais diversas famílias da infraordem Araneomorphae e compreende as subfamílias Amaurobioidinae e Anyphaeninae. Amaurobioidinae é caracterizada por uma área membranosa, apófise paramediana e condutores primários e secundários no bulbo copulador masculino, e foi amplamente estudada por meio de revisões taxonômicas e inferências filogenéticas, baseadas em caracteres morfológicos e moleculares. Anyphaeninae, por outro lado, é diagnosticada por apresentar quelíceras com mais de quatro dentes na retromargem, espiráculo traqueal entre o meio do ventre ou próximo ao sulco epigástrico na região ventral do abdômen, tégulo inteiro e ovalado no bulbo copulador masculino e abertura de copulação na área antero-mediana do epígino das fêmeas, e foi estudada apenas no contexto taxonômico. Assim, o objetivo geral dessa tese foi apresentar uma hipótese filogenética baseada em caracteres morfológicos para Anyphaeninae, além de fornecer novos dados taxonômicos para a subfamília. Isso foi alcançado por meio de (1) uma análise cladística, que incluiu 98 espécies de Anyphaeninae e que foi baseada em 198 caracteres morfológicos, analisados utilizando critério de parcimônia e pesagem implícita; e (2) por meio da descrição seis novas espécies para o gênero *Otoniela*, além da descrição de três novas espécies para o gênero *Thaloe*, duas novas espécies para o gênero *Macrophyes*, descrição do primeiro macho para o gênero *Mesilla* e descrição de 25 espécies colombianas e de uma espécie da Mata Atlântica para o gênero *Patrera*. Os resultados taxonômicos para *Otoniela* compõem o segundo capítulo, enquanto que os demais são disponibilizados no Anexo I. Anyphaeninae foi recuperado como monofilético e como grupo irmão de Amaurobioidinae. Dentro da subfamília cinco clados foram recuperados, em sua maioria como monofiléticos. Os gêneros *Australaena* Berland, 1942, *Buckupiella* Brescovit, 1997 e *Timbuka* Brescovit, 1997 foram recuperados como monofiléticos por apresentarem a forma do conductor cimbial largo. *Anyphaena* Sundevall, 1833, *Anyphaenoides* Berland, 1913 e *Isigonia* Simon, 1897 são recuperados como monofiléticos por apresentarem a ausência de tufo de cerdas na região antero-dorsal do abdômen e presença apófise tibial prolateral no palpo masculino. Apenas o gênero *Anyphaena* foi recuperado parafilético,



com a espécie *Anyphaena californica* (Banks, 1921) como grupo irmão do gênero *Isigonia*. O grupo *Aysha* foi recuperado como monofilético compondo 12 gêneros: *Aljassa* Brescovit, 1997, *Aysha* Keyserling, 1891, *Eldar n. gen.*, *Hibana* Brescovit, 1993, *Hatitia* Brescovit, 1997, *Istari n. gen.*, *Osoriella* Mello-Leitão, 1922, *Pippuhana* Brescovit, 1997, *Tafana* Simon, 1903, *Temnida* Simon, 1896, *Umuara* Brescovit, 1997 e *Xiruana* Brescovit, 1997, caracterizados por apresentarem processo embólico no bulbo copulador masculino. O gênero *Aysha* foi recuperado paraofilético e a espécie *Aysha breviamana* aparece mais relacionada com os gêneros *Xiruana*, *Temnida* e *Istari n. gen.*. O grupo *Sillus* não foi recuperado como monofilético. O gênero *Patrera* foi recuperado como um grupo polifilético e o gênero *Jessica* foi recuperado como paraofilético. Dois grupos são propostos, caracterizados pelo tamanho e a inserção do êmbolo no bulbo copulatório masculino. O grupo do êmbolo curto é composto por 11 gêneros: *Lupettiana* Brescovit, 1997, *Sillus* F. O. Pickard-Cambridge, 1900, *Bromelina* Brescovit, 1993, *Macrophyes* O. Pickard-Cambridge, 1893, *Iguarima* Brescovit, 1997, *Katissa* Brescovit, 1997, *Patrera* Simon, 1903, *Wulfilopsis* Soares & Camargo, 1955, *Italaman* Brescovit, 1997, *Ilocomba* Brescovit, 1997 e *Jessica* Brescovit, 1997. Neste clado, a espécie *Patrera kuryi* Martínez *et. al.*, 2021 parece estar relacionada com os gêneros *Wulfilopsis*, *Italaman* e *Ilocomba* por compartilharem o êmbolo curto. Em adição, a espécie *Jessica erythrostroma* (Mello-Leitão, 1939) foi recuperada como grupo irmão do gênero *Ilocomba*. O grupo da inserção basal do êmbolo no tégulo no bulbo copulatório masculino é composto por nove gêneros: *Patrera*, *Otoniela* Brescovit, 1997, *Shuyushka* Dpérré & Tapia, 2016, *Jessica*, *Lepajan* Brescovit, 1993, *Mesilla* Simon, 1903, *Thaloe* Brescovit, 1993 e *Wulfila* O. Pockard-Cambridge, 1895. O gênero *Patrera* é recuperado como paraofilético, a espécie *Patrera bonaldoi* Martínez *et. al.*, 2021 é recuperada mais basal no grupo e a espécie *Patera armata* (Chickering, 1940) foi recuperada como grupo irmão do gênero *Mesilla*. Os gêneros *Mesilla*, *Teudis*, *Thaloe* e *Wulfila* parecem estar mais relacionados por compartilharem a apófise média do bulbo copulatório masculino mais alongada. Por outro lado, são propostos dois novos gêneros: *Eldar galadriela* **sp. nov.** como um gênero monotípico, e *Istari n. gen.*, incluindo *I. gandalf* **sp. nov.** e *I. radagast* **sp. nov.** e *Teudis griseus* (Keyserling, 1981) é transferido para o gênero *Istari n. gen.* e *Lepajan* Brescovit, 1993 é sinônimo de *Patrera* Simon, 1903. A análise de 127 indivíduos permitiu ampliar os registros de *Otoniela adisi* Brescovit, 1997 e descrever seis espécies adicionais: *O. lupercioi* **sp. nov.** (♂♀), do Brasil, Argentina e Paraguai; *O. chica* **sp. nov.** (♂♀), *O. duovizinchense* **sp. nov.** (♂♀) e *O. tigre* **sp. nov.** (♂♀), do Brasil e Argentina; e

*O. aparecida* **sp. nov.** (♀) e *O. negrinho* **sp. nov.** (♂♀), conhecido apenas do Brasil. Como resultado, uma nova diagnose corrigida do gênero é apresentada. Adicionalmente, dados morfológicos complementares de *Otoniela adisi* são documentados.

**Palavras-chave:** Arachnida, Filogenia, Taxonomia, Aranhas fantasmas

## ABSTRACT

Anyphaenidae is one of the most diverse families of the infraorder Araneomorphae, and comprises the subfamilies Amaurobioidinae and Anyphaeninae. Amaurobioidinae is characterized by a membranous area, paramedian apophysis, and primary and secondary conductors in the male copulatory bulb. This subfamily has been largely studied in taxonomic reviews and phylogenetic inferences, based both on molecular and morphological characters. Anyphaeninae, on the other hand, is diagnosed for presenting chelicerae with more than four teeth in the retromargin, tracheal spiracle between the mid-abdomen or close to the epigastric furrow, full and oval tegulum in the male copulatory bulb, and copulatory opening in the anteromedian epigynum of the females. This subfamily has only been studied under a taxonomic perspective. In this sense, the aim of the current dissertation is to propose a phylogenetic hypothesis based on morphological characters for Anyphaeninae, apart from providing new taxonomic data to the subfamily. This was achieved by (1) using a cladistic analysis which included 98 species of Anyphaeninae, and based on 198 morphological characters, analyzed using parsimony criteria and implied weighting; and (2) the description of six new species for the genus *Otoniela*, three for the genus *Thaloe*, two for *Macrophyes*, 25 Colombian and one species from the Atlantic Forest of the genus *Patrera*, apart from the first male description of the genus *Mesilla*. Taxonomic results for *Otoniela* are presented in the second chapter, whereas the others are available in Appendix I. Anyphaeninae was recovered as monophyletic, and as a sister group of Amaurobioidinae. Five clades were recovered within this subfamily, most of all, monophyletic. The genera *Australaena* Berland, 1942, *Buckupiella* Brescovit, 1997, and *Timbuka* Brescovit, 1997 were recovered as monophyletic for presenting wide cymbial conductor. *Anyphaena* Sundevall, 1833, *Anyphaenoides* Berland, 1913, and *Isigonia* Simon, 1897 are recovered as monophyletic

for showing absence of tuf in the anterodorsal abdomen, and presence of tibial apophysis in the male palp. Only the genus *Anyphaena* was recovered as paraphyletic, with *Anyphaena californica* (Banks, 1921) as sister group of the genus *Isigonia*. The group *Aysha* was recovered as monophyletic, comprising 12 genera: *Aljassa* Brescovit, 1997, *Aysha* Keyserling, 1891, *Eldar n. gen.*, *Hibana* Brescovit, 1993, *Hatitia* Brescovit, 1997, *Istari n. gen.*, *Osoriella* Mello-Leitão, 1922, *Pippuhana* Brescovit, 1997, *Tafana* Simon, 1903, *Temnida* Simon, 1896, *Umuara* Brescovit, 1997, and *Xiruana* Brescovit, 1997, characterized for presenting embolic process in the male copulatory bulb. The genus *Aysha* was recovered as paraphyletic, and the species *Aysha breviamana* is closely related to the genera *Xiruana*, *Temnida*, and *Istari n. gen.*. The genus *Patrera* was recovered as polyphyletic, and the genus *Jessica*, as paraphyletic. We propose two groups, based on the size and insertion of the embolus in the male copulatory bulb. The short embolus group is made of eleven genera: *Lupettiana* Brescovit, 1997, *Sillus* F. O. Pickard-Cambridge, 1900, *Bromelina* Brescovit, 1993, *Macrophyes* O. Pickard-Cambridge, 1893, *Iguarima* Brescovit, 1997, *Katissa* Brescovit, 1997, *Patrera* Simon, 1903, *Wulfilopsis* Soares & Camargo, 1955, *Italaman* Brescovit, 1997, *Ilocomba* Brescovit, 1997, and *Jessica* Brescovit, 1997. Within this clade, the species *Patrera kuryi* Martínez *et al.*, 2021 is more related to the genera *Wulfilopsis*, *Italaman*, and *Ilocomba*, for sharing the short embolus. Additionally, the species *Jessica erythrostoma* (Mello-Leitão, 1939) was recovered as a sister group of the genus *Ilocomba*. The group with basal insertion of the embolus in the male copulatory bulb comprises nine genera: *Patrera*, *Otoniela* Brescovit, 1997, *Shuyushka* Dpérré & Tapia, 2016, *Jessica*, *Lepajan* Brescovit, 1993, *Mesilla* Simon, 1903, *Thaloe* Brescovit, 1993, and *Wulfila* O. Pockard-Cambridge, 1895. The genus *Patrera* is recovered as the most basal in the group, and the species *Patrera armata* (Chickering, 1940) was recovered as a sister group of the genus *Mesilla*. The genera *Mesilla*, *Teudis*, *Thaloe*, and *Wulfila* are closely related for sharing longer median apophysis of the male copulatory bulb. Apart from that, two new genera are proposed: *Eldar galadriela* **n. sp.**, as a monotypic genus, and *Istari n. gen.*, including *I. gandalf sp. nov.* and *I. radagast sp. nov.*. Two synonymies are proposed, *Teudis griseus* (Keyserling, 1981) transferred to genus *Istari n. gen.*, and *Lepajan* Brescovit, 1993 as junior synonym of *Patrera* Simon, 1903. The analysis of 127 individuals made it possible to enlarge the records of *Otoniela adisi* Brascovit, 1997, and to describe six new species: *O. lupercioi sp. nov.* (♂♀), from Brazil, Argentina, and Paraguai; *O. chica sp. nov.* (♂♀), *O. duovizinchense sp. nov.* (♂♀), and *O. tigre sp. nov.* (♂♀), from Brazil and Argentina;

and *O. aparecida* **sp. nov.** (♀) and *O. negrinho* **sp. nov.** (♂♀), known exclusively from Brazil. As a result, a new and corrected diagnosis for the genus is presented herein. Additionally, complementary morphological data for *Otoniela adisi* are provided.

**Keywords:** Arachnida, Phylogeny, Taxonomy, Ghost spiders