

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Caracterização tridimensional e evolução do sistema nervoso central de 12 famílias de aranhas”

Leonardo Samuel Ricioli

Dissertação/Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Ribeirão Preto - SP

2023

Caracterização Tridimensional e Evolução do Sistema Nervoso Central de 12 Famílias de Aranhas

Leonardo Samuel Ricioli

Resumo

A evolução do sistema nervoso dos euartrópodes é um dos tópicos mais debatidos da sistemática filogenética. Entretanto, existe uma lacuna nos estudos sobre morfologia comparada e evolução do cérebro nas aranhas, um dos grupos mais diversificado e abundante de euartrópodes. No presente estudo, foram caracterizados e modelados tridimensionalmente o sistema nervoso central (SNC) de 12 famílias de aranhas utilizando dados de microtomografia computadorizada (nano-CT). Foram codificados pela primeira vez em uma matriz os caracteres e estados de caracteres das estruturas do SNC (e.g., ausência/presença de neurópilos), incluindo os caracterizados neste trabalho com o nano-CT (12 famílias) e aqueles de estudos histológicos prévios (18 famílias). Adicionalmente, com o intuito de correlacionar a evolução dos caracteres do SNC com a evolução do comportamento de forrageamento, foram também codificados as guildas ecológicas e a forma generalizada de caça da maioria das famílias de aranhas. Para estudar a evolução do SNC, foram mapeados os caracteres morfológicos e comportamentais em uma árvore filogenética composta (*super-tree*). Os resultados do trabalho sugerem que houve uma tendência ao aumento de número de neurópilos (i.e., aglomerados neuronais) a partir do clado Entelegynae, especialmente nos clados RTA e Dionycha. A correlação com os dados de forrageamento, sugerem que as aranhas caçadoras ativas (i.e., maioritariamente aquelas dos clados RTA e Dionycha) possuem mais neurópilos e com maior volume, associados a uma visão mais especializada.

Palavras-chave: Araneae, Cérebro, nano-CT, Neurofilogenia, Neuromorfologia.

Introdução

Euarthropoda representa o grupo mais diverso de animais, ocupando quase todos os ambientes terrestres e aquáticos do planeta (HAMILTON *et al.*, 2010; DUNLOP, 2013; EDGECOMB; GIRIBET, 2020). Os euartrópodes transicionaram para o ambiente terrestre em três eventos quase simultâneos, evoluindo de forma independente em Hexapoda, Myriapoda e Arachnida (DUNLOP, 2013; STRAUSFELD *et al.*, 2016). Essa abundância e diversidade vem acompanhada de uma multiplicidade de modificações no sistema nervoso central (SNC) (STRAUSFELD *et al.*, 2016), cuja evolução está no centro de debates polêmicos. Esses debates envolvem a origem do SNC, correspondências de neurópilos e gânglios em diferentes clados e sua relação com fatores ecológicos (BUDD, 2002; HOMBERG, 2008; CHITTKA *et al.*, 2009; MA *et al.*, 2012; STRAUSFELD; HIRTH, 2013; CONG *et al.*, 2014; STRAUSFELD *et al.*, 2016; VINTHER, 2022). O SNC modular dos euartrópodes pode ter desenvolvido partes especializadas através da duplicação homóloga de um segmento anterior ancestral (VINTHER, 2022), dando origem a uma multitude de especializações em diferentes clados (STRAUSFELD *et al.*, 2016). Atualmente a pesquisa em evolução do SNC se concentra em Insecta (Hexapoda) (LOESEL; RICHTER, 2014), e para que seja possível compreender a evolução do SNC de euartrópodes é necessária a amostragem de clados sub representados (FAHRBACH, 2004; HARZSCH, 2006).

Araneae representa um dos grupos subrepresentados no estudo do SNC (WELTZIEN; BARTH, 1991; LONG, 2021). Para o grupo, o assunto é pouco abordado e se concentra em uma pequena quantidade de famílias. Existem estudos detalhados do SNC de *Cupiennius salei* Keyserling, 1877 e de algumas espécies de Salticidae Blackwall, 1841 (HILL, 1975; BABU; BARTH, 1984; STRAUSFELD; BARTH, 1993; STRAUSFELD *et al.*, 1993; STEINHOFF *et al.*, 2017), além de descrições histológicas de 19 famílias de aranhas (LONG 2016, 2021), cobrindo a maioria dos clados de Araneae, e descrições parciais focadas principalmente em Entelegynae (TRUJILLO-CENÓZ; MELAMED, 1967; WALCOTT, 1969; PARK; MOON, 2013; STAFSTROM *et al.*, 2017). Entretanto, essas descrições representam cerca de 14% das famílias de aranhas conhecidas.

Araneae representa o segundo maior grupo de aracnídeos (Arachnida) com mais de 50 mil espécies distribuídas em 132 famílias (WORLD SPIDER CATALOG, 2023), sendo um grupo megadiverso de predadores, presente na maioria dos ecossistemas terrestres com exceção dos pólos (PLATNICK, 2020). As aranhas possuem o corpo dividido em duas

tagmas, com o prossoma anterior abrigando os olhos (i.e., geralmente oito), o par de pedipalpos, o par de quelíceras, os quatro pares de pernas, o SNC e parte do sistema digestivo, e o opistossoma posterior abrigando o coração, os pulmões em livro e traqueas, o sistema reprodutivo, e as fiandeiras (FOELIX, 2011; PLATNICK, 2020).

As adaptações morfológicas e comportamentais das aranhas possibilitam sua ocupação em uma diversa gama de ambientes (CARDOSO *et al.*, 2011; WOLFF *et al.*, 2015, 2022). Em sua forma de forrageio, aranhas podem utilizar teia ou empregar a caça ativa (DIAS *et al.*, 2009; CARDOSO *et al.*, 2011). As teias possuem alta plasticidade fenotípica, o que possibilita que sejam construídas de formas distintas ou específicas para que as chances de captura de presa sejam maiores (EBERHARD, 1990; BILDE *et al.*, 2002; OPATOVA *et al.*, 2020). Por sua vez, as aranhas que perseguem a suas presas ativamente, utilizam emboscadas (KERSCH-BECKER *et al.*, 2018) ou fazem uso de armadilhas sensoriais complexas para auxiliar na captura (JACKSON; WILCOX, 1998; CUSHING, 2012).

Além disso, maior parte dos estudos sobre o SNC de aranhas foi realizado com técnicas histológicas (BABU; BARTH, 1984; LONG, 2016, 2021; TRUJILLO-CENÓZ; MELAMED, 1967), o que gera amostras bidimensionais que não são facilmente extrapoladas à reconstruções tridimensionais (SMITH *et al.*, 2016). Além disso, as técnicas de dissecação histológica são invasivas, por exemplo, o uso de micrótomo pode alterar de forma permanente as estruturas dos tecidos estudados (FRIEDRICH; BEUTEL, 2008; SIMMONS; SWANSON, 2009; SMITH *et al.*, 2016). Comparações volumétricas do mesmo cérebro utilizando técnicas histológicas e nano-CT demonstraram que a histologia pode superestimar o volume do cérebro (SMITH *et al.*, 2016). O uso da nano-CT permite uma avaliação não invasiva das amostras, mantendo a integridade dos tecidos, além de garantir medições precisas da morfologia. Ainda, o emprego da nano-CT tem facilitado a reconstrução tridimensional e segmentação das diferentes partes do SNC, incluindo cérebro e neurópilos (LEHMANN *et al.*, 2016; SMITH *et al.*, 2016).

O Sistema Nervoso Central das aranhas

O SNC das aranhas apresenta diversas semelhanças com o SNC de outros aracnídeos em sua morfologia geral (SOMBKE *et al.*, 2019; SINAKEVICH *et al.*, 2021). O SNC das aranhas consiste em uma massa única e sem subdivisões claras, conhecida como **singânglio**, dividida pelo esôfago aproximadamente em sua parte central (MILLOT; VACHON, 1949;

BULLOCK; HORRIDGE, 1965; BABU; BARTH, 1984). A parte que fica acima do esôfago é chamada de **porção supraesofágica**, e a parte que fica abaixo de **porção subesofágica** (Fig. 4) (BABU; BARTH, 1984; STEINHOFF *et al.*, 2017; LONG, 2021). O SNC está localizado inteiramente no prossoma e possui terminações nervosas que seguem para o opistossoma (BARTH, 2002; FOELIX, 2011). O SNC é composto pelo **protocérebro**, **deutocérebro** e **tritocérebro**, além de uma porção abaixo do esôfago conhecida como cordão nervoso ventral (BABU; BARTH, 1984; MASHANOV *et al.*, 2016). Essas diferentes partes do cérebro possuem aglomerados neuronais com funções específicas conhecidas como **neurópilos** (BABU; BARTH, 1984; ITO *et al.*, 2014).

O protocérebro abriga a maior quantidade de neurópilos, que são localizados na porção supraesofágica e podem ser divididos entre a **via dos olhos principais** e a **via dos olhos secundários** (Fig. 5). Os neurópilos associados à visão dos olhos principais e secundários possuem origem e desenvolvimento independentes (FOELIX, 2011; SCHOMBURG *et al.*, 2015). O aparato neural associado ao processamento visual no protocérebro possui neurópilos específicos para cada via, e esses caminhos neurais se juntam em outros neurópilos específicos, como o **corpo arqueado** e o **corpo de cogumelo**, que podem ter entre suas funções uma função integrativa (BABU; BARTH, 1984; STRAUSFELD; BARTH, 1993; STRAUSFELD *et al.*, 1993; LOESEL *et al.*, 2011). A maioria dos neurópilos do protocérebro são bilateralmente simétricos, com exceção do corpo de arqueado (BABU; BARTH, 1984). O deutocérebro abriga os neurópilos das quelíceras, e o tritocérebro abriga os neurópilos dos pedipalpos (GORB *et al.*, 1993; LONG, 2021). Os neurópilos das pernas e o neurópilo fundido do opistossoma formam o cordão nervoso ventral.

A via dos olhos principais

A via dos olhos principais inclui os neurópilos diretamente relacionados com o processamento visual dos olhos anteriores medianos e pode ser composta por até três neurópilos distintos, sendo estes as lâminas, medulas e o corpo arqueado. As lâminas e medulas são neurópilos bilateralmente simétricos, enquanto o corpo arqueado é um neurópilo único na porção posterior do protocérebro (Figs 1, 2) (BABU; BARTH, 1984; BARTH, 2002). O conjunto desses neurópilos se localiza na porção mais dorsal do protocérebro, na borda superior (BABU; BARTH, 1984).

O par de **lâminas dos olhos principais** (LAM1; Fig. 4A-C) apresenta uma ligação

direta com os olhos principais através do contato com os neurônios das retinas. Está presente na camada superficial do SNC, na porção antero-dorsal do protocérebro acima dos neurópilos dos olhos secundários (BABU, 1969; STRAUSFELD *et al.*, 1993; STEINHOFF *et al.*, 2017). As lâminas podem apresentar um número diferente de camadas celulares dependendo da espécie, ainda, diferentes camadas podem ser responsáveis pelo processamento primário de informações de partes distintas da retina (NAGATA *et al.*, 2018). Em sua porção posterior, as lâminas possuem neurônios que ligam o neurópilo às medulas dos olhos principais.

As **medulas dos olhos principais** (MED1; Fig. 4A-C) possuem ligações tanto com as lâminas na porção anterior quanto com o corpo arqueado em sua porção posterior (STRAUSFELD *et al.*, 1993). As medulas se posicionam posteriormente em relação às lâminas, dorso-lateralmente e em uma camada superficial do protocérebro. Assim como as lâminas, possui diferentes camadas celulares, mas ainda não se sabe ao certo a função dessas camadas (STRAUSFELD; BARTH, 1993). A diferença de função das lâminas e medulas dos olhos principais permanece desconhecida, no entanto, estudos sugerem que possam estar associados ao processamento de imagens com detalhes de cor e profundidade (NAGATA *et al.*, 2018).

O **corpo arqueado** (CA; Fig. 4A-C) é um neurópilo não-pareado que fica na extremidade posterior do protocérebro e se expande ao longo da largura toda do SNC (BABU; BARTH, 1984). Recebe aferências das vias dos olhos principais e secundários, bem como da porção subesofágica do cérebro, servindo como um agregador de informação dos neurópilos da via dos olhos principais e coordenador do movimento (LOESEL *et al.*, 2011). Pode ser dividido em diferentes porções: uma dorsal e outra ventral (STEINHOFF *et al.*, 2017; STRAUSFELD; BARTH, 1993). Apesar de possuir ligações robustas com os olhos principais, o corpo arqueado pode também estabelecer ligações com a via dos olhos secundários, com função integrativa (BARTH, 2002; LOESEL *et al.*, 2011).

A via dos olhos secundários

A via dos olhos secundários pode incluir até uma lâmina e uma medula para cada um dos três pares de olhos que compreendem os olhos secundários (e.g., olhos anteriores laterais, olhos posteriores medianos e olhos posteriores laterais) (ver também HILL, 1975; STEINHOFF *et al.*, 2017) e o corpo de cogumelo. Os neurópilos associados à via dos olhos secundários se localizam geralmente em posição mais ventral em relação à via dos olhos

principais no protocérebro (BABU; BARTH, 1984; BARTH, 2002).

As **lâminas dos olhos secundários** (LAM2; Fig. 4A-C) são ligadas diretamente aos olhos através dos neurônios das retinas na sua porção anterior, e em sua posição posterior, com as medulas ou diretamente com o corpo de cogumelo (BABU; BARTH, 1984; LONG, 2021). Tais lâminas se posicionam ao longo da porção anterior do protocérebro, geralmente em posição ventral em relação às lâminas dos olhos principais (STRAUSFELD; BARTH, 1993; LONG, 2016; STEINHOFF *et al.*, 2017). Cada lâmina dos olhos secundários apresenta forma e volume distintos, além de possuírem diferentes camadas celulares (STRAUSFELD; BARTH, 1993). É responsável pelo processamento primário de informações dos olhos secundários (STRAUSFELD; BARTH, 1993).

As **medulas dos olhos secundários** (MED2; Fig. 5A-C) se ligam às lâminas em sua porção anterior, e podem apresentar ligações em sua porção posterior tanto com a porção anterior do corpo de cogumelo quanto diretamente com a porção anterior do corpo arqueado, dependendo da presença ou ausência do corpo de cogumelo (TRUJILLO-CENÓZ; MELAMED, 1967; LONG, 2016, 2021). Fica em posição posterior em relação às lâminas, e podem tanto ser uma grande medula sem subdivisões visíveis como um conjunto de diversas medulas individualmente identificáveis (STRAUSFELD; BARTH, 1993; STEINHOFF *et al.*, 2017; LONG, 2021). A função específica das medulas dos olhos secundários não é conhecida, mas, segundo estudos no tema, os neurópilos da via dos olhos secundários parecem estar associados à detecção de movimento acromático (STAFSTROM *et al.*, 2017a; NAGATA *et al.*, 2018).

O **corpo de cogumelo** (CG; Fig. 5A-C) é constituído por neurópilos tripartidos, com as subunidades de ambos os lados do protocérebro ligados por uma estrutura denominada **ponte** (PCG; Fig. 4D) (STRAUSFELD; BARTH, 1993). As diferentes partes que formam o corpo de cogumelo são: as **cabeças**, que se localizam na porção anterior do neurópilo (CCG; Fig. 5D), as **hastes** na porção mais mediana (HCG; Fig. 5D) e os **cabos** na porção lateral (CACG; Fig. 4D). O corpo de cogumelo se localiza posteriormente em relação aos neurópilos dos olhos secundários, na porção central do protocérebro (STEINHOFF *et al.*, 2017). Possui ligações com os neurópilos dos olhos secundários em sua porção anterior, além de ligações com o corpo arqueado em sua porção posterior (STRAUSFELD; BARTH, 1993). O corpo de cogumelo é comumente associado ao aprendizado e a formação de memórias em diversos euartrópodes (STRAUSFELD *et al.*, 1998), porém, nas aranhas o corpo de cogumelo funciona como um terceiro neurópilo visual processando informações dos olhos secundários (STRAUSFELD; BARTH, 1993; WOLFF; STRAUSFELD, 2015). Em algumas aranhas que

não apresentam o corpo de cogumelo é possível encontrar estruturas comumente associadas ao neurópilo (ex., nervos), entretanto, tais estruturas não apresentam ligação com as vias dos olhos secundários (LONG, 2016, 2021).

A porção subesofágica

A porção subesofágica do SNC abriga os neurópilos das quelíceras, neurópilo dos pedipalpos, quatro pares de gânglios das pernas e o gânglio fundido do opistossoma (BABU; BARTH, 1984). Os neurópilos das quelíceras fazem parte do deutocérebro, que se desenvolve acima do esôfago mas migra para a porção subesofágica durante o desenvolvimento (BARTH, 2002). Já o neurópilo dos pedipalpos faz parte do tritocérebro, e se desenvolve diretamente na porção subesofágica.

O **neurópilo das quelíceras** (QL; Fig. 5A-B) se posiciona na altura do esôfago, e é responsável pela coordenação das quelíceras, além de receber inervações de sensilas mecanorreceptoras (BABU; BARTH, 1984; GORB *et al.*, 1993). O **neurópilo dos pedipalpos** (PDP; Fig. 5A-B) se posiciona abaixo do neurópilo das quelíceras, na porção mais ventral do SNC, e inerva os pedipalpos (BABU; BARTH, 1984; DEDERICHS *et al.*, 2019). Já o **gânglio fundido do opistossoma** se localiza na porção posterior do SNC, sendo responsável pela inervação das estruturas e coordenação do opistossoma (BABU; BARTH, 1984). Existem ainda na porção subesofágica, estruturas pouco estudadas, como o neurópilo de Blumenthal, identificado em apenas *C. salei* em dois estudos, possivelmente responsável pela percepção de mudanças de temperatura e pressão (ANTON; TICHY, 1994).

Efeitos ambientais na morfologia do SNC das aranhas

A relação da complexidade comportamental com o volume cerebral e a cognição de animais pequenos (CHITTKA; NIVEN, 2009), e a relação de fatores ecológicos com a evolução do SNC (FARRIS; ROBERTS, 2005; JAPYASSÚ; LALAND, 2017) são algumas questões ainda sem respostas claras em euartrópodes, e especialmente em aranhas. Apesar disso, algumas pesquisas sugerem que o SNC é bastante plástico, e que em aranhas diversos fatores podem influenciar em seu desenvolvimento.

O tamanho do SNC pode ser influenciado pela forma de caça, de forma que caçadoras ativas podem ter a necessidade de um SNC maior (JAPYASSÚ; LALAND, 2017). As lâminas

dos olhos principais também tem sua morfologia modificada de acordo com a forma de caça (STAFSTROM *et al.*, 2017). Como fatores ligados ao ambiente, à dieta e as interações podem estar relacionados à modificações do SNC, classificações ecológicas, como as guildas, que englobam fatores relacionados ao ambiente e à dieta (SIMBERLOFF; DAYAN, 1991), podem auxiliar na compreensão das modificações do SNC em aranhas. Até o momento, existem poucos estudos que investigam a relação entre a caça e a evolução do SNC.

Objetivos

Com a finalidade de elucidar e compreender melhor de que forma se deu a evolução do SNC em Araneae e qual sua possível correlação com fatores ecológicos, o trabalho se propôs aos seguintes objetivos:

- 1 Caracterizar tridimensionalmente a morfologia do SNC de 12 famílias de aranhas;
- 2 Codificar caracteres e estados de caráter do SNC e da forma de caça das aranhas em uma matriz filogenética;
- 3 Mapear esses caracteres em uma árvore composta filogenética e estudar sua evolução.

Conclusão

Nossos resultados indicam a possibilidade de uma tendência nas aranhas para a complexificação geral do SNC no clado do Calamistro Oval e Dionycha. Alguns neurópilos, como as lâminas dos olhos principais e secundários, aparecem ao longo de todas as famílias estudadas, mas apresentam volumes maiores no clado do Calamistro Oval e Dionycha (Figs 36A-C, 39A-C). Outros neurópilos, como as medulas dos olhos secundários e o corpo de cogumelo são sinapomorfias de Entelegynae, e também apresentam aumento de volume no clado do Calamistro Oval e Dionycha (36B-E, 39B-E). Entretanto, para que seja possível identificar se existe um sinal filogenético na variação do cérebro, é necessária uma amostragem mais abrangente de dados do SNC em Araneae.

Aranhas que empregam a caça ativa amostradas no presente estudo apresentaram uma maior complexidade nas vias dos olhos principais e secundários. A caça ativa utiliza como principal modo sensorial a visão na maioria das vezes (FENK *et al.*, 2010; MOREHOUSE *et al.*, 2017). Aranhas de teia podem sofrer menor pressão de seleção para complexificação do seu SNC, porque a teia pode agir como uma extensão do próprio SNC

(JAPYASSÚ; LALAND, 2017). A teia é uma estrutura dinâmica que modifica o comportamento da aranha, e é modificada pelo comportamento (JAPYASSÚ; LALAND, 2017). A identificação de presas, modulada nas aranhas de caça ativa pelos neurópilos da via dos olhos principais e secundários, pode ocorrer fora do SNC nas aranhas de teia, possibilitando o relaxamento da pressão de seleção sobre o SNC (FONG, 1995; JAPYASSÚ; LALAND, 2017). Dessa forma, aranhas de teia podem apresentar um SNC menor sem comprometer a capacidade de caça. Os resultados sugerem que essa correlação é visível nas famílias amostradas quando observamos o volume de neurópilos individuais (CHITTKA; NIVEN, 2009), e quando observamos a complexidade geral do SNC através da presença de neurópilos (Figs 36A-F, 39A-F). Contudo, ainda temos poucos dados de morfologia do SNC em aranhas, e testes comportamentais são necessários para testar diretamente essa ligação entre o desenvolvimento dos neurópilos do SNC e as formas de caça.

Referências

- ANTON, S.; TICHY, H. Hygro-and thermoreceptors in tip-pore sensilla of the tarsal organ of the spider *Cupiennius salei*: innervation and central projection. **Cell and Tissue Research**, v. 278, p. 399-407, 1994.
- AZEVEDO, G. H. F.; BOUGIE, T.; CARBONI, M.; HEDIN, M.; RAMÍREZ, M. J. Combining genomic, phenotypic and Sanger sequencing data to elucidate the phylogeny of the two-clawed spiders (Dionycha). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 166, p. 107327, 2022.
- BABU, K. S. Certain histological and anatomical features of the central nervous system of a large Indian spider, *Poecilotheria*. **American Zoologist**, v. 9, n. 1, p. 113-119, 1969.
- BABU, K. S.; BARTH, F. G. Neuroanatomy of the central nervous system of the wandering spider, *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneida). **Zoomorphology**, v. 104, p. 344-359, 1984.
- BARTH, F. G. A spider's world: senses and behavior. **Springer Science & Business Media**, 2002.
- BILDE, T.; MAKLAKOV, A. A.; TAYLOR, P. W.; LUBIN, Y. State-dependent decisions in nest site selection by a web-building spider. **Animal Behaviour**, v. 64, n. 3, p. 447-452, 2002.
- BLONDEL, J. Guilds or functional groups: does it matter?. **Oikos**, v.100, p 223–231. 2003.
- BUDD, G. E. A palaeontological solution to the arthropod head problem. **Nature**, v. 417, n. 6886, p. 271-275, 2002.
- BULLOCK, T.; HORRIDGE, G. A. Structure and function in the nervous systems of invertebrates. **W. H. Freeman & Co.**, 1965.
- CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUÉ, R.; CODDINGTON, J. A. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. **PloS one**, v. 6, n. 6, p. e21710, 2011.
- CAPONERA, V.; AVILÉS, L.; BARRETT, M.; O'DONNELL, S. Behavioral attributes of social groups determine the strength and direction of selection on neural investment. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 733228, 2021.

- CERVEIRA, A. M.; JACKSON, R. R.; NELSON, X. J. Dim-light vision in jumping spiders (Araneae, Salticidae): identification of prey and rivals. **Journal of Experimental Biology**, v. 222, n. 9, p. jeb198069, 2019.
- CERVEIRA, A. M.; NELSON, X. J.; JACKSON, R. R. Spatial acuity-sensitivity trade-off in the principal eyes of a jumping spider: possible adaptations to a 'blended' lifestyle. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 207, n. 3, p. 437-448, 2021.
- CHITTKA, L.; NIVEN, J. Are bigger brains better?. **Current biology**, v. 19, n. 21, p. R995-R1008, 2009.
- CONG, P.; MA, X.; HOU, X.; EDGECOMBE, G. D.; STRAUSFELD, N. J. Brain structure resolves the segmental affinity of anomalocaridid appendages. **Nature**, v. 513, n. 7519, p. 538-542, 2014.
- CUSHING, P. E. Spider-ant associations: an updated review of myrmecomorphy, myrmecophily, and myrmecophagy in spiders. **Psyche**, v. 2012, 2012.
- DEDERICHS, T. M.; MÜLLER, C. H. G.; SENTENSKÁ, L.; LIPKE, E.; UHL, G.; MICHALIK, P. The innervation of the male copulatory organ of spiders (Araneae)—a comparative analysis. **Frontiers in Zoology**, v. 16, n. 1, p. 1-14, 2019.
- DIAS, S. C.; CARVALHO, L. S.; BONALDO, A. B.; BRESCOVIT, A. D. Refining the establishment of guilds in Neotropical spiders (Arachnida: Araneae). **Journal of Natural History**, v. 44, n. 3-4, p. 219-239, 2009.
- DIMITROV, D.; BENAVIDES, L. R.; ARNEDO, M. A.; GIRIBET, G.; GRISWOLD, C. E.; SCHARFF, N.; HORMIGA, G. Rounding up the usual suspects: A standard target-gene approach for resolving the interfamilial phylogenetic relationships of ecribellate orb-weaving spiders with a new family-rank classification (Araneae, Araneoidea). **Cladistics**, v. 33, n. 3, p. 221-250, 2017.
- DUNLOP, J. A.; SCHOLTZ, G.; SELDEN, P. A. Water-to-land transitions. In: **Arthropod biology and evolution: molecules, development, morphology**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2013. p. 417-439.
- EBERHARD, William G. Function and phylogeny of spider webs. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 341-372, 1990.

- FAHRBACH, S. E. What arthropod brains say about arthropod phylogeny. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 11, p. 3723-3724, 2004.
- FARRIS, S. M.; ROBERTS, N. S. Coevolution of generalist feeding ecologies and gyrencephalic mushroom bodies in insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 48, p. 17394-17399, 2005.
- FARRIS, S. M. Evolution of complex higher brain centers and behaviors: behavioral correlates of mushroom body elaboration in insects. **Brain, behavior and evolution**, v. 82, n. 1, p. 9-18, 2013.
- FENK, L. M.; HOINKES, T.; SCHMID, A. Vision as a third sensory modality to elicit attack behavior in a nocturnal spider. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 196, p. 957-961, 2010.
- FERNÁNDEZ, R.; KALLAL, R. J.; DIMITROV, D.; BALLESTEROS, J. A.; ARNEDO, M. A.; GIRIBET, G.; HORMIGA, G. Phylogenomics, diversification dynamics, and comparative transcriptomics across the spider tree of life. **Current Biology**, v. 28, n. 9, p. 1489-1497. e5, 2018.
- FOELIX, R. Biology of spiders. **OUP USA**, 2011.
- FONG, D. W.; KANE, T. C.; CULVER, D. C. Vestigialization and loss of nonfunctional characters. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 26, n. 1, p. 249-268, 1995.
- FRIEDRICH, F.; BEUTEL, R. G. Micro-computer tomography and a renaissance of insect morphology. In: **Developments in X-ray tomography VI**. SPIE, 2008. p. 545-550.
- GORB, S. N.; ANTON, S.; BARTH, F. G. Central projections of cheliceral mechanoreceptors in the spider *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneae). **Journal of morphology**, v. 217, n. 2, p. 129-136, 1993.
- GIRIBET, G.; EDGECOMBE, G. D. The invertebrate tree of life. **Princeton University Press**, 2020.
- HAMILTON, A. J.; BASSET, Y.; BENKE, K. K.; GRIMBACHER, P. S.; MILLER, S. E.; NOVOTNÝ, V.; SAMUELSON, G. A.; STORK, N. E.; WEIBLEN, G. D.; YEN, J. D. L.; ROSSBERG, A. G.; DEANGELIS, D. L.; Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness; **Am. Nat.**, 176 (2010), pp. 90-95

- HANSTRÖM, Bertil. Untersuchungen über die relative Größe der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. **Z Mikr Anat Forsch**, 7:139–90, 1926.
- HANSTRÖM, B. Fortgesetzte Untersuchungen über das Araneengehirn. **Zool Jahrb Abt Ontog Tiere Anat**, v. 59, p. 455-478, 1935.
- HARZSCH, S. Neurophylogeny: architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. **Integrative and Comparative Biology**, v. 46, n. 2, p. 162-194, 2006.
- HEDIN, M., DERKARABETIAN, S., ALFARO, A., RAMÍREZ, M. J., & BOND, J. E. . Phylogenomic analysis and revised classification of atypoid mygalomorph spiders (Araneae, Mygalomorphae), with notes on arachnid ultraconserved element loci. **PeerJ**, 7, e6864. 2019.
- HILL, David Edwin. The structure of the central nervous system of jumping spiders of the genus *Phidippus* (Araneae: Salticidae). **Oregon State University Library**, 1975.
- HOLMGREN, Israel. Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. **Svensk Bot. Tidskr**, v. 10, p. 263-268, 1916.
- HOMBERG, U. Evolution of the central complex in the arthropod brain with respect to the visual system. **Arthropod structure & development**, v. 37, n. 5, p. 347-362, 2008.
- ITO, K.; SHINOMIYA, K.; ITO, M.; ARMSTRONG, J. D.; BOYAN, G.; HARTENSTEIN, V.; HARZSCH, S.; HEISENBERG, M.; HOMBERG, U.; JENETT, A.; KESHISHIAN, H.; RESTIFO, L. L.; ROSSLER, W.; SIMPSON, J. H.; STRAUSFELD, N. J.; STRAUSS, R.; VOSSHALL, L. B. A systematic nomenclature for the insect brain. **Neuron**, v. 81, n. 4, p. 755-765, 2014.
- JACKSON, R. R.; WILCOX, R. S. Spider-eating spiders: despite the small size of their brain, jumping spiders in the genus *Portia* outwit other spiders with hunting techniques that include trial and error. **American Scientist**, v. 86, n. 4, p. 350-357, 1998.
- JAKOB, E. M.; LONG, S. M.; HARLAND, D. P.; JACKSON, R. R.; CAREY, A.; SEARLES, M. E.; PORTER, A. H.; CANAVESI, C.; ROLLAND, J. P. Lateral eyes direct principal eyes as jumping spiders track objects. **Current Biology**, v. 28, n. 18, p. R1092-R1093,

2018.

JAPYASSÚ, H. F.; LALAND, K. N. Extended spider cognition. **Animal Cognition**, v. 20, n. 3, p. 375-395, 2017.

KEKLIKOGLOU, K.; FAULWETTER, S.; CHATZINIKOLAOU, E.; WILS, P.; BRECKO, J.; KVAČEK, J.; METSCHER, B.; & ARVANITIDIS, C. Micro-computed tomography for natural history specimens: a handbook of best practice protocols. **European Journal of Taxonomy**, n. 522, 2019.

KERSCH-BECKER, M. F.; GRISOLIA, B. B.; CAMPOS, M. J. O.; ROMERO, G. Q. The role of spider hunting mode on the strength of spider–plant mutualisms. **Oecologia**, v. 188, p. 213-222, 2018.

KULKARNI, S.; WOOD, H.; HORMIGA, G. Advances in the reconstruction of the Spider Tree of Life: a roadmap for spider systematics and comparative studies. **EcoEvoRxiv**. 114–121. doi:10.32942/X28C7J. 2022.

LABARQUE, F. M. , WOLFF, J. O., MICHALIK, P., GRISWOLD, C. E., RAMÍREZ, M. J. The evolution and function of spider feet (Araneae: Arachnida): multiple acquisitions of distal articulations. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 2, p. 308-341, 2017.

LAND, M. F. Structure of the retinae of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in relation to visual optics. **Journal of experimental biology**, v. 51, n. 2, p. 443-470, 1969.

LEDFORD, J., DERKARABETIAN, S., RIBERA, C., STARRETT, J., BOND, J. E., GRISWOLD, C., & HEDIN, M. (2021). Phylogenomics and biogeography of leptonetid spiders (Araneae: Leptonetidae). **Invertebrate Systematics**, 35(3), 332-349.

LEHMANN, T., MELZER, R. R., HÖRNIG, M. K., MICHALIK, P., SOMBKE, A. Arachnida (excluding Scorpiones) In: Schmidt-Rhaesa A, Harzsch S, Purschke G, editors. **Structure and evolution of invertebrate nervous systems**. p. 453–477. 2016.

LOESEL, R., SEYFARTH, E. A., BRÄUNIG, P., AGRICOLA, H. J. Neuroarchitecture of the arcuate body in the brain of the spider *Cupiennius salei* (Araneae, Chelicerata) revealed by allatostatin-, proctolin-, and CCAP-immunocytochemistry and its evolutionary

- implications. **Arthropod structure & development**, v. 40, n. 3, p. 210-220, 2011.
- LOESEL, R.; RICHTER, S. 21 Neurophylogeny—from description to character analysis. In: Deep metazoan phylogeny: the backbone of the tree of life. **De Gruyter**, p. 505-514. 2014.
- LONG, S. M. Spider brain morphology & behavior. 2016.
- LONG, S. M. Variations on a theme: Morphological variation in the secondary eye visual pathway across the order of Araneae. **Journal of Comparative Neurology**, v. 529, n. 2, p. 259-280, 2021.
- MA, X.; HOU, X.; EDGECOMBE, G. D.; STRAUSFELD, N. J. Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod. **Nature**, v. 490, n. 7419, p. 258-261, 2012.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. **Version 3.51**. 2018. 2019.
- MAGALHAES, I. L. F.; AZEVEDO, G. H. F.; MICHALIK, P.; RAMÍREZ, M. J. The fossil record of spiders revisited: implications for calibrating trees and evidence for a major faunal turnover since the Mesozoic. **Biological Reviews**, v. 95, n. 1, p. 184-217, 2020.
- MARTÍ, José. Nossa América. Tradução de Maria Angélica de Almeida Triber. São Paulo: **Hucitec**, 1983.254p. p:194-201. 1881.
- MASHANOV, V., ZUEVA, O., RUBILAR, T., EPHERRA, L., & GARCIA-ARRARAS, J. E. (2016). Echinodermata In Schmidt-Rhaesa A., editor;, HARZSCH S., editor;, & Purschke G.(Eds.), editor., **Structure and evolution of invertebrate nervous systems** (pp. 665–688).
- METSCHER, B. D. MicroCT for comparative morphology: simple staining methods allow high-contrast 3D imaging of diverse non-mineralized animal tissues. **BMC physiology**, v. 9, n. 1, p. 1-14, 2009.
- MICHALIK, P., KALLAL, R., DEDERICHS, T. M., LABARQUE, F. M., HORMIGA, G., GIRIBET, G., & RAMÍREZ, M. J. (2019). Phylogenomics and genital morphology of cave raptor spiders (Araneae, Trogloraptoridae) reveal an independent origin of a flow-through female genital system. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 57(4), 737-747.

- MILLOT, J.; VACHON, M. *Traité de zoologie, Tome VI: Onychophores, Tardigrades, Arthropodes (généralités), Trilobitomorpes, Chélicérates. Publications de la Société Linnéenne de Lyon*, v. 18, n. 8, 1949.
- MOREHOUSE, N. I.; BUSCHBECK, E. K.; ZUREK, D. B.; STECK, M.; PORTER, M. L. Molecular evolution of spider vision: new opportunities, familiar players. *The Biological Bulletin*, v. 233, n. 1, p. 21-38, 2017.
- NAGATA, T.; ARIKAWA, K.; KINOSHITA, M. Photoreceptor projection from a four-tiered retina to four distinct regions of the first optic ganglion in a jumping spider. *Journal of Comparative Neurology*, v. 527, n. 8, p. 1348-1361, 2019.
- NEUHOFER, D.; MACHAN, R.; SCHMID, A. Visual perception of motion in a hunting spider. *Journal of Experimental Biology*, v. 212, n. 17, p. 2819-2823, 2009.
- NISCHIK, E. S.; KRIEGER, J. Evaluation of standard imaging techniques and volumetric preservation of nervous tissue in genetically identical offspring of the crayfish *Procambarus fallax cf. virginalis* (Marmorkrebs). *PeerJ*, v. 6, p. e5181, 2018.
- NIVEN, J. E.; LAUGHLIN, S. B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*, v. 211, n. 11, p. 1792-1804, 2008.
- OPATOVA, V.; HAMILTON, C. A.; HEDIN, M.; MONTES DE OCA, L.; KRÁL, J.; BOND, J. E. Phylogenetic systematics and evolution of the spider infraorder Mygalomorphae using genomic scale data. *Systematic Biology*, v. 69, n. 4, p. 671-707, 2020.
- PARK, Y.; MOON, M. Microstructural organization of the central nervous system in the orb-web spider *Araneus ventricosus* (Araneae: Araneidae). *Applied Microscopy*, v. 43, n. 2, p. 65-74, 2013.
- PLATNICK, N. I. Spiders of the World. In: *Spiders of the World. Princeton University Press*, 2020.
- POLOTOW, D.; CARMICHAEL, A.; GRISWOLD, C. E. Total evidence analysis of the phylogenetic relationships of Lycosoidea spiders (Araneae, Entelegynae). *Invertebrate Systematics*, v. 29, n. 2, p. 124-163, 2015.
- RAMIREZ, M. J.; GRISMADO, C. J.; UBICK, D.; OVTSHARENKO, V.; CUSHING, P. E.; PLATNICK, N. I.; WHEELER, W. C.; PRENDINI, L.; CROWLEY, L. M.; HORNER, N.

- V. Myrmecicultoridae, a new family of myrmecophilic spiders from the Chihuahuan Desert (Araneae: Entelegynae). **American Museum Novitates**, v. 2019, n. 3930, p. 1-24, 2019.
- RIVERA-QUIROZ, F. A.; MILLER, J. A. Old brains in alcohol: The usability of legacy collection material to study the spider neuroarchitecture. **Diversity**, v. 13, n. 11, p. 601, 2021.
- SCHMID, A. Different functions of different eye types in the spider *Cupiennius salei*. **The Journal of experimental biology**, v. 201, n. 2, p. 221-225, 1998.
- SAINT REMY, Georges Claude Antoine. Recherches sur la portion terminale du canal de l'épendyme chez les vertébrés. Tese de Doutorado. **Impr. Nancéienne**. 1887.
- SCHMIDT-RHAESA, A.; HARZSCH, S.; PURSCHKE, G. Structure and evolution of invertebrate nervous systems. **Oxford University Press**, 2015.
- SCHMITZ, O. J.; SUTTLE, K. B. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. **Ecology**, v. 82, n. 7, p. 2072-2081, 2001.
- SCHOMBURG, C.; TURETZEK, N.; SCHACHT, M. I.; SCHNEIDER, J.; KIRFEL, P.; PRPIC, N.; POSNIEN, N. Molecular characterization and embryonic origin of the eyes in the common house spider *Parasteatoda tepidariorum*. **EvoDevo**, v. 6, n. 1, p. 1-14, 2015.
- SENTENSKÁ, L.; MÜLLER, C. H. G.; PEKÁR, S.; UHL, G. Neurons and a sensory organ in the pedipalps of male spiders reveal that it is not a numb structure. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 12209, 2017.
- SHAO, L.; LI, S.. Early Cretaceous greenhouse pumped higher taxa diversification in spiders. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 127, p. 146-155, 2018.
- SHEEHAN, D.; HRAPCHAK, B. Theory & practice of histotechnology. **Columbus, OH: Battelle Pres**, v. 2. 1980.
- SIMBERLOFF, D.; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual review of ecology and systematics**, v. 22, n. 1, p. 115-143, 1991.
- SIMMONS, D. M.; SWANSON, L. W. Comparing histological data from different brains: sources of error and strategies for minimizing them. **Brain research reviews**, v. 60, n. 2, p. 349-367, 2009.
- SINAKEVITCH, I.; LONG, S. M.; GRONENBERG, W. The central nervous system of whip

- spiders (Amblypygi): large mushroom bodies receive olfactory and visual input. **Journal of Comparative Neurology**, v. 529, n. 7, p. 1642-1658, 2021.
- SMITH, D. B.; BERNHARDT, G.; RAINE, N.E.; Exploring miniature insect brains using nano-CT scanning techniques. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2016.
- SOMBKE, A.; KLANN, A. E.; LIPKE, E.; WOLF, H. Primary processing neuropils associated with the malleoli of camel spiders (Arachnida, Solifugae): a re-evaluation of axonal pathways. **Zoological Letters**, v. 5, n. 1, p. 1-13, 2019.
- STAFSTROM, J. A.; HEBETS, E. A. Nocturnal foraging enhanced by enlarged secondary eyes in a net-casting spider. **Biology letters**, v. 12, n. 5, p. 20160152, 2016.
- STAFSTROM, J. A.; MICHALIK, P.; HEBETS, E. A. Sensory system plasticity in a visually specialized, nocturnal spider. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 46627, 2017.
- STEINHOFF, P. O. M.; SOMBKE, A.; LIEDTKE, J.; SCHNEIDER, J. M.; HARZSCH, S.; UHL, G. The synganglion of the jumping spider *Marpissa muscosa* (Arachnida: Salticidae): Insights from histology, immunohistochemistry and microCT analysis. **Arthropod Structure & Development**, v. 46, n. 2, p. 156-170, 2017.
- STRAUSFELD, N. J.; WELTZIEN, P.; BARTH, F. G. Two visual systems in one brain: neuropils serving the principal eyes of the spider *Cupiennius salei*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 328, n. 1, p. 63-75, 1993.
- STRAUSFELD, N. J.; BARTH, F. G. Two visual systems in one brain: neuropils serving the secondary eyes of the spider *Cupiennius salei*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 328, n. 1, p. 43-62, 1993.
- STRAUSFELD, N. J.; HANSEN, L.; LI, Y.; GOMEZ, R. S.; ITO, K. Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies. **Learning & memory**, v. 5, n. 1, p. 11-37, 1998.
- STRAUSFELD, N. J. **Arthropod brains: evolution, functional elegance, and historical significance**. Harvard University Press, 2012.
- STRAUSFELD, N. J.; MA, X.; EDGECOMBE, G. D. Fossils and the evolution of the arthropod brain. **Current Biology**, v. 26, n. 20, p. R989-R1000, 2016.
- STRAUSFELD, N. J.; HIRTH, F.. Deep homology of arthropod central complex and

- vertebrate basal ganglia. **Science**, v. 340, n. 6129, p. 157-161, 2013.
- STRONG, E. E.; LIPSCOMB, D. Character coding and inapplicable data. **Cladistics**, v. 15, n. 4, p. 363-371, 1999.
- TANAKA, G.; HOU, X.; MA, X.; EDGECOMBE, G. D.; STRAUSFELD, N. J. Chelicerate neural ground pattern in a Cambrian great appendage arthropod. **Nature**, v. 502, n. 7471, p. 364-367, 2013.
- TRUJILLO-CENÓZ, O.; MELAMED, J. The fine structure of the visual system of *Lycosa* (Araneae: Lycosidae) Part II. Primary visual centers. **Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie**, v. 76, p. 377-388, 1967.
- VINTHER, J. Evolution: The arthropod brain—a saga in three parts. **Current Biology**, v. 32, n. 15, p. R833-R836, 2022.
- WALCOTT, C. A spider's vibration receptor: its anatomy and physiology. **American zoologist**, v. 9, n. 1, p. 133-144, 1969.
- WELTZIEN, P.; BARTH, F. G. Volumetric measurements do not demonstrate that the spider brain “central body” has a special role in web building. **Journal of Morphology**, v. 208, n. 1, p. 91-98, 1991.
- WHEELER, W. C.; CODDINGTON, J. A.; CROWLEY, L. M.; DIMITROV, D.; GOLOBOFF, P. A.; GRISWOLD, C. E.; HORMIGA, G.; PRENDINI, L.; RAMÍREZ, M. J.; SIERWALD, P.; ALMEIDA-SILVA, L.; ALVAREZ-PADILLA, F.; ARNEDEO, M. A.; BENAVIDES SILVA, L. R.; BENJAMIN, S. P.; BOND, J. E.; GRISMADO, C. J.; HASAN, E.; HEDIN, M.; IZQUIERDO, M. A.; LABARQUE, F. M.; LEDFORD, J.; LOPARDO, L.; MADDISON, W. P.; MILLER, J. A.; PIACENTINI, L. N.; PLATNICK, N. I.; POLOTOW, D.; SILVA-DÁVILA, D.; SCHARFF, N.; SZÚTS, T.; UBICK, D.; VINK, C. J.; WOOD, H. M.; ZHANG, J. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. **Cladistics**, v. 33, n. 6, p. 574-616, 2017.
- WOLFF, G. H.; STRAUSFELD, N. J. Genealogical correspondence of mushroom bodies across invertebrate phyla. **Current Biology**, v. 25, n. 1, p. 38-44, 2015.
- WOLFF, J. O.; WIERUCKA, K.; PATERNO, G. B.; CODDINGTON, J. A.; HORMIGA, G.;

KELLY, M. B. J.; HERBERSTEIN, M. E.; RAMÍREZ, M. J. Stabilized morphological evolution of spiders despite mosaic changes in foraging ecology. **Systematic Biology**, v. 71, n. 6, p. 1487-1503, 2022.

WSCA - World Spider Catalog (2023). World spider catalog. version 23.5. **Natural History Museum Bern**. Disponível em: <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on 27/04/2023. Acesso em: 15 set 2023.

ZENG, Y.; CREWS, S. Biomechanics of omnidirectional strikes in flat spiders. **Journal of Experimental Biology**, v. 221, n. 7, p. jeb166512, 2018.

ZUREK, D. B.; NELSON, X. J. Hyperacute motion detection by the lateral eyes of jumping spiders. **Vision Research**, v. 66, p. 26-30, 2012.

ZUREK, D. B.; CRONIN, T. W.; TAYLOR, L. A.; BYRNE, K.; SULLIVAN, M. L. G.; MOREHOUSE, N. I. Spectral filtering enables trichromatic vision in colorful jumping spiders. **Current Biology**, v. 25, n. 10, p. R403-R404, 2015.