

**Universidade Federal de São Carlos**  
**Centro de Ciências Biológicas e da Saúde**  
**Programa de pós-graduação em Ecologia e recursos Naturais**  
**UFSCar**

**Carolina de Almeida Caetano**

**Evolução e morfologia comparativa dos pés em aranhas**  
**Mygalomorphae e raptorais**

**2023**

**CAROLINA DE ALMEIDA CAETANO**

**EVOLUÇÃO E MORFOLOGIA COMPARATIVA DOS PÉS EM ARANHAS  
MYGALOMORPHAE E RAPTORIAIS**

**Tese apresentada ao Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.**

**Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais**

**Orientadora: Profa. Dra. Livia Maria Fusari**

**Coorientador: Prof. Dr. Facundo Martín Labarque**

**São Carlos – SP**

**2023**



# UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

---

## Folha de Aprovação

---

Defesa de Tese de Doutorado da candidata Carolina de Almeida Caetano, realizada em 02/02/2023.

### Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Livia Maria Fusari (UFSCar)

Prof. Dr. Antonio Domingos Brescovit (Instituto Butantan)

Prof. Dr. Abel Antonio Bustamante Ferrada (UFPA)

Prof. Dr. José Paulo Leite Guadanucci (UNESP)

Profa. Dra. Cristina Anne Rheims (Instituto Butantan)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço aos meus orientadores, Profa. Dra. Livia Maria Fusari e Prof. Dr. Facundo Martín Labarque, por serem tão generosos quanto corajosos em aceitarem me orientar, fico verdadeiramente feliz de ter trabalhado com vocês, obrigada. Agradeço aos meus pais e ao meu irmão pelo apoio amoroso durante esta longa jornada acadêmica, vocês são incríveis. Ao meu filho Pedro por me esperar pacientemente nos momentos em que precisei me ausentar e por ser sempre carinhoso e solícito. Ao meu companheiro Giordano, que sempre comemora as minhas conquistas e me dá força e afeto para continuar. Às minhas amigas, amigos e colegas de laboratório, pelas trocas costumeiras, pelos momentos divertidos e pelo alívio que trazem para a vida. Agradeço ao Zé que disponibilizou grande parte do material usado no trabalho das Mygalas. Agradeço ao Charles e Peter, pelo material disponibilizado para o trabalho das raptorias. À Beatriz pela ajuda com o ponto crítico. Aos colaboradores do meu primeiro projeto de doutorado, especialmente aos colegas, professores e técnicos do laboratório de Neurobiofísica da USP, muito obrigada. Agradeço a banca, por ter feitos considerações excelentes na minha qualificação. Agradeço a todos funcionários do PPGERN, pela disponibilidade e atenção de sempre. Agradeço a CAPES por financiar este trabalho.

## RESUMO

As aranhas estão entre os animais mais diversos do planeta e desenvolveram diferentes características morfológicas e comportamentais para a captura de presas. Recentemente, tem sido sugerido que as microestruturas que compõem os pés das aranhas poderiam refletir seu modo de captura de presas. Mygalomorphae compõe um dos primeiros clados de aranhas a se ramificar, com mais de 3000 espécies conhecidas, com as microestruturas dos pés pouco estudadas, mas com comportamentos de caça bem definidos e diversos. Outro grupo de aranhas pouco estudadas sobre morfologia dos pés e comportamento de caça são aquelas com configuração do pé raptorial. Estudamos a anatomia e a funcionalidade dos pés de aranhas Mygalomorphae e raptorais usando modelagem de reconstrução 3D, microscopia eletrônica de varredura e microscopia de luz. A reconstrução evolutiva das características dos pés de Mygalomorphae usando uma árvore composta de aranhas indicou (1) que apresentam dois estados de caráter para a articulação metatarso-tarso, (2) uma putativa novidade evolutiva com dois pares de sensilas do pé em duas fileiras, (3) outra possível sinapomorfia em Theraphosoidina é a morfologia das placas de tufos subungueais que são parcialmente separadas do tarso por uma sutura dorsal. No caso das aranhas com pés raptorais, a reconstrução evolutiva das suas características indicou que traços semelhantes surgiram três vezes independentemente em Trogloraptoridae, Gradungulinae e *Doryonychus raptor* (Tetragnathidae). As características que definem os pés raptorais são (1) um complexo formado pela base da unha superior prolateral alongada ligada com o anel esclerotizado do pretarso, com (2) a primeira apertando contra o tarso. Esse complexo pode até flexionar sobre (3) robustas macrocerdas raptorais formando uma versão reduzida de cesta de captura no tarso para capturar a presa durante a caça. Além disso, nossos resultados mostram que táxons previamente comparados com aranhas raptorais, Celaeniini (Araneidae) e *Heterogriffus berlandi* (Thomisidae), possuem outras configurações de pés de aranha, carecem das características que distinguem os pés raptorais, e da cesta de captura do tarso. Também fazemos previsões sobre o possível comportamento dos táxons acima mencionados que precisarão ser testados através da observação de espécimes vivos. Concluímos que múltiplas microestruturas morfológicas do tarso são necessárias para definir qualquer pé de aranha e recomendar uma avaliação abrangente antes de afirmar uma configuração do pé para qualquer táxon de aranha.

**Palavras-chave:** Anatomia – Ecologia Evolutiva – Domiothelina – *Doryonychus* – *Gradungula* – Micro-Tomografia Computadorizada – Filogenia – Pretarsi – Tarsi – Theraphosoidina – *Trogloraptor*.

## ABSTRACT

Spiders are among the most diverse animals on the planet and have developed different morphological and behavioral characteristics for capturing prey. Recently, it has been suggested that the microstructures of spiders' feet could reflect their way of capturing prey. Mygalomorphae composes one of the first clades of spiders to branch, with more than 3000 known species, with the microstructures of the feet little studied, but with well-defined and diverse hunting behaviors. Another group of spiders little studied regarding foot morphology and hunting behavior are those with raptorial foot configuration. We studied the anatomy and functionality of Mygalomorphae and raptorial spider feet using 3D reconstruction modeling, scanning electron microscopy, and light microscopy. Evolutionary reconstruction of Mygalomorphae foot features using a composite tree of spiders indicated (1) that they exhibit two character states for the metatarsal-tarsal joint, (2) a putative evolutionary novelty with two pairs of foot sensilla in two rows, (3) another possible synapomorphy in Theraphosoidina is the morphology of the subungual tufted plates that are partially separated from the tarsus by a dorsal suture. In the case of spiders with raptorial feet, evolutionary reconstruction of their features indicated that similar traits arose three times independently in Trogloraptoridae, Gradungulinae, and *Doryonychus raptor* (Tetragnathidae). The defining features of the raptorial feet are (1) a complex formed by the base of the elongated prolateral superior claw connected with the sclerotized ring of the pretarsus, with (2) the first pressing against the tarsus. This complex can even flex over (3) stout raptorial macrobristles forming a scaled-down version of a trapping basket on the tarsus to capture prey during hunting. Furthermore, our results show that taxa previously compared with raptorial spiders, Celaeniini (Araneidae) and *Heterogriffus berlandi* (Thomisidae), have other configurations of spider feet, lack the characteristics that distinguish raptorial feet, and lack the tarsal trapping basket. We also make predictions about the possible behavior of the aforementioned taxa that will need to be tested through observation of live specimens. We conclude that multiple tarsal morphological microstructures are required to define any spider foot and recommend a comprehensive assessment before asserting a foot configuration for any spider taxon.

**Keywords:** Anatomy – Evolutionary Ecology – Domiothelina – *Doryonychus* – *Gradungula* – Computerized Micro – Tomography – Phylogeny – Pretarsi – Tarsi – Theraphosoidina – *Trogloraptor*.

# Lista de Figuras

## Capítulo 1

Figura 1.....	48
Figura 2.....	49
Figura 3.....	50
Figura 4.....	51
Figura 5.....	52
Figura 6.....	53
Figura 7.....	54
Figura 8.....	55
Figura 9.....	56
Figura 10.....	57
Figura 11.....	58
Figura 12.....	59
Figura 13.....	60
Figura 14.....	61
Figura 15.....	62
Figura 16.....	63
Figura 17.....	64
Figura 18.....	65

Figura 19.....	66
Figura 20.....	67
Figura 21.....	68
Figura 22.....	69
Figura 23.....	70
Figura 24.....	71
Figura 25.....	72
Figura 26.....	73
Figura 27.....	74
Figura 28.....	75
Figura 29.....	76
Figura 30.....	77
Figura 31.....	78
Figura 32.....	79
Figura 33.....	80
Figura 34.....	81
Figura 35.....	82
Figura 36.....	83
Figura 37.....	84
Figura 38.....	85
Figura 39.....	86



Figura 40.....	87
Figura 41.....	88
Figura 42.....	89
Figura 43.....	90
Figura 44.....	91
Figura 45.....	92

## **Lista de Tabelas**

### **Capítulo 1**

Tabela 1.....	23
Tabela 2.....	26

## Sumário

Introdução Geral.....	13
Objetivos Gerais.....	17
Referências.....	18
Capítulo 1.....	19
Resumo.....	20
Introdução.....	17
Objetivos.....	22
Material e Métodos.....	23
<i>Material de estudo</i> .....	23
<i>Microscopia de luz</i> .....	25
<i>Microscopia eletrônica de varredura</i> .....	25
<i>Análise das imagens</i> .....	25
<i>Evolução do caráter</i> .....	25
Resultados.....	27
<i>Morfologia geral dos pés de Mygalomorphae</i> .....	27
<i>Morfologia dos principais clados de Mygalomorphae</i> .....	28
<i>Atypoidea</i> .....	28
<i>Avicularioidea</i> .....	29
<i>Clado Veneno (Bipectina: Avicularioidea)</i> .....	30

<i>Domiothelina (Bipectina: Avicularioidea)</i> .....	30
<i>Bemmeridae e Theraphosoidina (Bipectina: Avicularioidea)</i> .....	31
<i>Nemesoidina (Bipectina: Avicularioidea)</i> .....	32
<i>Evolução dos caracteres</i> .....	33
Discussão.....	38
<i>Morfologia Evolutiva dos Pés em Mygalomorphae</i> .....	38
<i>Características morfológicas gerais dos pés em Mygalomorphae</i> .....	38
<i>Articulação metatarso-tarso restrita e macrocerdas tarsais</i> .....	38
<i>Sensilas do pé</i> .....	39
<i>Estruturas semelhantes a sensilas na membrana artrodial tarso-pretarso</i> .....	39
<i>Unha inferior, tufos subungueais, e escópula</i> .....	40
<i>Guia cuticular, espessura dos tendões pretarsais e bainha no tendão depressor</i> .....	41
Conclusões.....	42
Referências.....	43
Capítulo 2.....	94
Resumo.....	95
Considerações Finais.....	96
Anexos.....	97

## 1. Introdução Geral

O conhecimento atual sobre a diversidade de estruturas tarsais e pretarsais na maioria dos aracnídeos é fragmentário ou quase desconhecido, no entanto, eles são bem documentados para aranhas (Labarque *et al.*, 2017). A perna das aranhas é subdividida em **podómeros** esclerotizados (= artículos). A **membrana artrodial**(= cutícula flexível membranosa) conecta as bordas dos podómeros adjacentes formando uma junta, a articulação, normalmente reforçada por **côndilos** (= charneira) fortemente esclerotizados no ponto de contato entre os podómeros adjacentes. As articulações podem ter dois côndilos, movendo-se em um plano (extremidade distal do trocânter, fêmur, tíbia e tarso), ou um único côndilo dorsal em articulação com pouco movimento horizontal (extremidade distal da patela). As articulações **eudsmáticas** são operadas por músculos inserindo-se na borda do podómero distal, imediatamente após a articulação. Nas aranhas, assim como em outros aracnídeos, existe uma articulação adicional sem inserções musculares; esta é uma junta **adesmática**, dividindo o tarso do aracnídeo em dois **pseudopodómeros**, o metatarso e tarso. Essa junta também carece de côndilos e a maioria das aranhas pode dobrá-la em qualquer direção. Porém, a hiperflexão do tarso é prevenida no sentido dorsal por uma extensão distal da cutícula do metatarso conhecida como **stopper do metatarso** (ver *metatarsal stopper* em Ramírez, 2014: figuras 45C, 54A-H, 55A-J). Vários grupos de aranhas têm outras articulações adesmáticas ou áreas flexíveis no tarso, diferente da articulação mais distal que é tratada em detalhe abaixo (veja podotarsito abaixo). Quando a cutícula do tarso apresenta muitas **fissuras** ou faixas membranosas transversais o tarso torna-se flexível ou mesmo enrolado (ver *pseudosegmento* em Raven, 1985).

Em Labarque *et al.* (2017), o termo **pé** foi usado para descrever a parte distal do tarso das aranhas que interage principalmente com o substrato (Figura 1). O pé inclui a extremidade distal do tarso e suas cerdas, além do pretarso e suas unhas. Eles propuseram as **sensilas do pé** (= fendas do pé) como os marcos morfológicos para definir o pé das aranhas, um par de sensilas sensoriais dispostas no lado ventral do tarso distalmente, em uma linha transversal apenas atrás das unhas (Labarque *et al.*, 2017). As sensilas do pé são mecanorreceptores que detectam tensões cuticulares, importantes para a percepção das vibrações do substrato, mas também fornecem um *feedback* sobre o puxar dos tendões e as alterações da pressão da hemolinfa na ponta da perna (Speck & Barth, 1982). Ao redor das sensilas do pé, muitas aranhas exibem uma linha fracamente esclerotizada da cutícula, a **sutura da sensila do pé**, que presumivelmente aumenta a sensibilidade das sensilas

sensoriais. Em alguns táxons de aranhas, a sutura da sensila do pé pode estender-se dorsalmente além das sensilas sensoriais para produzir uma dobradiça dorsal ou mesmo uma articulação completa (veja podotarsito abaixo). A seção tarsal do pé tem muitas cerdas quimiossensoriais, assim como outras cerdas especializadas. Muitas aranhas construtoras de teia têm **cerdas dentadas assessorias** (= falsas unhas) que auxiliam no agarramento dos fios de seda (Foelix, 1970), enquanto as aranhas errantes podem ter um par de cerdas adesivas bem agrupadas, os **tufos subungueais** (veja abaixo).

Vários táxons de aranha têm pés articulados, delimitados por uma membrana artrodial com uma textura fina em lugar da sutura sensilas do pé, estendendo-se para encontrar dorsalmente e, assim, formar uma articulação adicional. O nome **podotarsito** (podo = pé, tarsito = pseudopodómero do tarso) refere-se à ponta do tarso além dessa articulação (Labarque *et al.*, 2017), classicamente essa estrutura era conhecida como *onychium* (Simon, 1892). Em alguns casos, o podotarsito é feito de um anel completo de cutícula esclerotizada, **podotarsito fechado**, enquanto em outros apenas a parte ventral é esclerotizada. No último caso, a membrana artrodial ao nível das sensilas do pé liga-se dorsalmente com a membrana do pretarso e unhas, **podotarsito aberto**. Em alguns táxons, o podotarsito tem uma subdivisão adicional por uma área membranosa, **podotarsito subdividido**.

Pode haver outras membranas artrodiais presentes nos pés das aranhas, adicionais àquelas entre tarso, pretarso e podotarsito. Muitas aranhas errantes desenvolveram grupos emparelhados de cerdas adesivas (= *tenent*) em seus pés (Hill, 1977; Wolff & Gorb, 2013; Wolff *et al.* 2013; Ramírez, 2014). Cada tufo subungueal pode ser inserido numa **placa de tufos subungueais** articulada. Esta placa é separada do tarso por uma sutura ou membrana móvel, a **sutura de tufo subungueal**, permitindo assim que o tufo subungueal se mova de acordo com as alterações na pressão da hemolinfa (Wolff *et al.*, 2013). Alternativamente, os tufos subungueais podem surgir de uma porção solidamente fundida com a cutícula circundante. Wolff *et al.* (2013) e Ramírez (2014) descreveram vários tipos diferentes de tufos subungueais em aranhas, todos com microtrículas espatuladas que produzem adesão por forças moleculares (ver Arzt, Gorb & Spolenak, 2003; Kesel *et al.*, 2003). A inserção do tufo subungueal e sua interação com as estruturas remanescentes do pé são altamente variáveis. Nas aranhas sem um podotarsito separado, a placa do tufo subungueal pode ser bem separada do côndilo, ou o côndilo pode ser escondido pela placa do tufo subungueal.

Em contraste, em aranhas com um podotarsito definido e articulado, os tufos subungueais cobrem a maior parte do lado ventral do podotarsito dividido bilateralmente. Vários grupos de aranhas também podem ter cerdas na superfície ventral ou lateral dos apêndices, a **escópula** (Raven, 1985; Wolff *et al.*, 2013; Ramírez, 2014): estes podem ocorrer no tarso, metatarso e, por vezes, estendendo-se para a tíbia, mas raramente no pé (ver Wolff *et al.*, 2013). Em os machos de Liphistiidae, Mygalomorphae e Segestriidae (Sysnpermiata), também podemos encontrar outra estrutura com aparência de escópula mas constituída por cerdas quimiossensíveis, a **pseudoescópula** (Pérez-Miles *et al.*, 2017, Giroti & Brescovit, 2019).

O pretarso é uma estrutura pequena, fortemente esclerotizada que possui duas **unhas superiores** articuladas flexivelmente e uma **unha inferior** solidamente fundida. A unha inferior pode ser reduzida ou ausente, especialmente em aranhas errantes. A parte ventral do pretarso é comprimida, se move entre os côndilos tarsais, enquanto a parte dorsal é expandida acima dos côndilos, onde as unhas superiores se inserem através de uma membrana flexível. Músculos antagonistas inserem-se dorsal e ventralmente a superfície do pré-tarso através de tendões longos, o **elevador** e o **depressor** respectivamente. O pretarso é delimitado do tarso por uma articulação móvel, embora os côndilos articulares possam não ser evidentes em muitos casos. Muitas aranhas têm uma série de sulcos paralelos em cada lado da parte comprimida do pretarso, as fileiras pretarsais. Em contraste com todos os outros podómeros, o pretarso carece de cerdas ou qualquer estrutura sensorial evidente. A parte dorsal, mais larga do pretarso forma um anel esclerotizado, com uma abertura onde as unhas inserem; esta abertura pode ser dividida por um **septo médio pretarsal**. A membrana artrodial do tarso-pretarso é contínua com a membrana que articula as unhas superiores com o pretarso, e às vezes com outras membranas do pé. Ele geralmente tem uma textura nodosa, apenas ocasionalmente suave.

Este trabalho focou no estudo da evolução, morfologia comparada e função dos pés em Araneae, mais especificamente em Mygalomorphae (ver Capítulo 1) e em aranhas com pés raptorais (ver Capítulo 2), pertencentes a famílias não aparentadas proximamente. Recentemente, foi publicada uma revisão completa sobre as principais configurações anatômicas dos pés de aranha e sua evolução foi reconstruída (Labarque *et al.*, 2017). Os autores focaram principalmente nas Araneomorphae mais diversas, enquanto as Mygalomorphae foram pouco amostradas. Além disso uma espécie analisada, *Gradungula sorenseni* (Gradungulidae), se destacou por sua morfologia do

pé bastante distinta, com unhas assimétricas e alta flexão das unhas sobre o tarso. Esta morfologia do pé foi nomeada como raptorial (Labarque *et al.*, 2017).

Usando os dados sobre a evolução dos pés de aranha como uma estrutura (Labarque *et al.*, 2017), pudemos identificar novas características morfológicas e entender como elas podem funcionar, para prever a configuração dos pés (ou seja, morfologia e cinemática) dependendo de onde uma espécie vive (ou seja, ambiente) e como ela se comporta (ou seja, vagante, tecelão) e vice-versa, e hipotetizar possíveis tendências evolutivas. As aranhas Mygalomorphae e as aranhas com pés raptorais apresentam sensilas nos pés? Quantas vezes evoluíram as diferentes anatomias dos pés e de que morfologias ancestrais derivam? As aranhas Mygalomorphae e as aranhas raptorais apresentam ponto de articulação adicional, bainha de tendão, guias cuticulares ou qualquer outra estrutura que sirva para melhorar a mobilidade de seus pés? Como funcionam as unhas, tufos subungueais e placas de tufos subungueais em Mygalomorphae? Todos Araneae têm uma anatomia semelhante e podem se mover de maneira semelhante? As placas de tufos subungueais de Mygalomorphae apresentam a mesma morfologia presente em outras aranhas?

Para responder estas questões que direcionaram esta tese, revisamos a morfologia, função e evolução de Mygalomorphae e de aranhas com pés raptorais em dois capítulos, discutindo a anatomia funcional de suas articulações e reconstruindo sua evolução. Usamos várias técnicas para observar estruturas tarsais e pré-tarsais (ou seja, externas e internas), incluindo microscopia de luz, microscopia eletrônica de varredura e microtomografia de raios-X  $\mu$ -CT.



## **2. Objetivos Gerais**

Estudar a morfologia e reconstruir a evolução das estruturas tarsais e pretarsais de aranhas com pés raptorais e de todas as famílias de Mygalomorphae e de aranhas com pés raptorais:

- 2.1 Rever a morfologia das estruturas tarsais e pretarsais entre as famílias de aranhas Mygalomorphae e de aranhas com pés raptorais;
- 2.2 Estudar a evolução dos caracteres das estruturas tarsais e pretarsais das aranhas pertencentes à Mygalomorphae e de aranhas com pés raptorais;
- 2.3 Investigar sua evolução com uma reconstrução otimizada em uma árvore de relações filogenéticas recente;
- 2.4 Predizer o funcionamento das microestruturas do pé e do tarso durante a captura de presas;
- 2.5 Associar as microestruturas dos pés e do tarso com os nichos e formas de captura de presa.

## Referências

- ARZT, E.; GORB, S.; SPOLENAK, R. From micro to nano contacts in biological attachment devices. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Online, v. 100, n. 19, p. 10603-10606, 2003.
- GIROTI, A. M.; BRESCOVIT, A. D. Morphology of putative chemosensory setae in males of the spider genus *Ariadna* Audouin (Araneae, Synspermiata, Segestriidae). **Zoomorphology**, v. 138, n. 2, p. 249-263, 2019.
- HILL, D. E. The pretarsus of salticid spiders. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 60, n. 4, p. 319-338, 1977.
- KESEL, A. B.; MARTIN, A.; SEIDL, T. Adhesion measurements on the attachment devices of the jumping spider *Evarcha arcuata*. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 206, n. 16, p. 2733-2738, 2003.
- LABARQUE, F. M. *et al.* The evolution and function of spider feet (Araneae: Arachnida): multiple acquisitions of distal articulations. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 181, n. 2, p. 308-341, 2017.
- PÉREZ-MILES, F. *et al.* Morphology and evolution of scopula, pseudoscopula and claw tufts in Mygalomorphae (Araneae). **Zoomorphology**, Switzerland, v. 136, n. 4, p. 435-459, 2017.
- SIMON, E. **Histoire naturelle des araignées**. 10th ed. Paris, 1892,1-256.
- SPECK, J.; BARTH, F. G. Vibration sensitivity of pretarsal slit sensilla in the spider leg. **Journal of comparative physiology**, Switzerland, v. 148, n. 2, p. 187-194, 1982.
- WOLFF, J. O.; GORB, Stanislav N. Radial arrangement of Janus-like setae permits friction control in spiders. **Scientific reports**, cidade??, v. 3, n. 1, p. 1-7, 2013.
- WOLFF, J. O.; NENTWIG, W.; GORB, S. N. The great silk alternative: multiple co-evolution of web loss and sticky hairs in spiders. **PLoS One**, San Francisco, v. 8, n. 5, p. e 62682, 2013.
- RAMÍREZ, M. J. The morphology and phylogeny of Dionychan spiders (Araneae: Araneomorphae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 2014, n. 390, p. 1-374, 2014.
- RAVEN, R. J. **A cladistic reassessment of mygalomorph spider families (Araneae)**. 1986. ed. Proceedings of the Ninth International Congress of Arachnology, Panama 1983. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, pp. 223-227.

## Capítulo 1 - Evolução e morfologia comparada dos pés em aranhas Mygalomorphae

### RESUMO

Durante milhões de anos, as aranhas vêm desenvolvendo diversas características morfológicas e séries de comportamentos. Recentemente, tem sido sugerido que as microestruturas que compõem os pés das aranhas poderiam refletir seu modo de captura de suas presas. Mygalomorphae compõe um dos primeiros clados de aranhas em se ramificar, com mais de 3000 espécies conhecidas, com as microestruturas dos pés pouco estudadas, mas com comportamentos de caça bem definidos e diversos. Nos propomos a rever a morfologia e evolução dos pés das aranhas Mygalomorphae, discutindo a anatomia funcional de suas articulações, e reconstruindo sua evolução. Utilizamos microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura para observar as estruturas distais das pernas, incluindo o metatarso, tarso e pretarso. As Mygalomorphae apresentam dois estados de caráter para a articulação metatarso-tarso, como na maioria das aranhas com uma articulação livre, e com uma articulação restrita. Mygalomorphae apresenta uma novidade evolutiva com dois pares de sensilas do pé em duas fileiras. As placas de tufos subungueais das Mygalomorphae também são uma novidade evolutiva, com morfologia distinta daquelas encontradas em outras aranhas, com as placas parcialmente separadas do tarso por uma sutura dorsal.

**Palavras-chave:** Anatomia – Caracteres discretos – Filogenia – Pretarso – Tarso

## 1. Introdução

Mygalomorphae é uma infraordem de aranhas constituída por mais de 3000 espécies, distribuídas em 354 gêneros e 31 famílias (World Spider Catalog, 2023). É uma linhagem antiga de aranhas relativamente grandes e robustas que geralmente têm vidas sedentárias (Coddington, 2005; Bond *et al.*, 2012; Opatova *et al.*, 2020). São menos diversas e abundantes do que seu grupo irmão, as Araneomorphae (Platnick, 2014). Junto a estes dois clados, Araneomorphae e Mygalomorphae, formam a subordem Opisthotele, grupo irmão de Mesothelae (Platnick, 2020). As Mygalomorphae estão divididas em dois clados: Atypoidea e Avicularioidea (Opatova *et al.*, 2020; Platnick, 2020). As Avicularioidea estão divididas em outros grupos: como o clado incluindo o Clado Veneno e Domiothelina, e Crassitarsae incluindo Bemmeridae + Theraphosoidina e Nemesoidina (Opatova *et al.*, 2020: figura 8). Mygalomorphae apresenta uma grande diversidade em seu modo de captura de presas (Hedin *et al.*, 2019; Opatova *et al.*, 2020). Dentre as Atypoidea ocorrem aranhas que fazem teias de funil e de lençol, característica recentemente considerada pleisiomórfica entre as aranhas (Opatova *et al.*, 2020); e também que capturam suas presas fazendo uma teia em forma de bolsa, e que fazem tocas com colarinhos (Opatova *et al.*, 2020). Dentre as Avicularioidea além de *purse-web spiders* e aranhas de funil e de lençol, ocorre aranhas de alçapão, como em Mesothelae, e aranhas que fazem tocas abertas e, em menor número, com colarinho (Opatova *et al.*, 2020). As aranhas Mygalomorphae possuem a quetotaxia das pernas, a morfologia das fiandeiras, do grupo ocular, do *rastellum*, e da serrula correlacionadas com seu comportamento de construção de ninho (Wilson *et al.*, 2022). O aumento da espessura das pernas posteriores em relação às pernas anteriores, disposição mais dorsal de macrocerdas e presença de um agrupamento de macrocerdas na patela III, foram correlacionadas à modificação da entrada da toca (ex., bolsa, colarinho, torre ou alçapão) (Wilson *et al.*, 2022). Recentemente, Wolff *et al.* (2022) observaram que as características morfológicas das pernas de aranhas, como comprimento e espessura, estavam relacionadas com o modo de captura de presas e inferiram que as microestruturas das pernas também estariam. Porém conhecimento atual sobre configurações de pés de aranhas Mygalomorphae não é apenas escasso, mas principalmente desconhecido, como acontece na maioria dos aracnídeos. Labarque *et al.* (2017) fizeram um estudo amplo sobre a morfologia e evolução de caracteres morfológicos presentes nos pés das aranhas, focando principalmente em Araneomorphae. Resumiram as estruturas tarsais e pretarsais externas em dez das vinte e duas

famílias de Mygalomorphae (Figura 2) usando a literatura disponível. As aranhas Mygalomorphae estudadas apresentaram os côneos tarsais fortes e distintos, a membrana artrodial do tarso-pretarso com superfície nodosa e as sensilas do pé pequenas e transversais (Labarque *et al.*, 2017). Enquanto a maioria dessas aranhas pode ter três unhas e nenhuma fileira pretarsal (i.e., condição plesiomórfica), algumas delas podem apresentar estados derivados como as aranhas errantes (i.e., Dionycha), incluindo ausência da unha inferior e presença de filas pretarsais, tufo subungueais e placas com tufo subungueais (Labarque *et al.*, 2017).

O presente trabalho se propõe a resumir a morfologia e evolução das estruturas que compõem o tarso e pretarso de aranhas Mygalomorphae e a testar a hipótese de que as microestruturas tarsais e pretarsais destas aranhas estejam relacionadas com o modo de captura de presas.

## 2. **Objetivos**

2.1 Rever e descrever a morfologia das estruturas tarsais e pretarsais entre as famílias de aranhas Mygalomorphae;

2.2 Levantar os caracteres e estados de caracteres das estruturas tarsais e pretarsais das aranhas Mygalomorphae e;

2.3 Investigar sua evolução com uma reconstrução otimizada do mapeamento desses caracteres em uma árvore de relações filogenéticas recente.

### 3. Material e Métodos

Para estudar as estruturas tarsais, pretarsais e as configurações do pé das Mygalomorphae usamos os protocolos, terminologia e reconstrução evolutiva apresentados em Labarque *et al.* (2017). Para isso, se seguirão principalmente a revisão de Schultz (1989) dos apêndices locomotores de aracnídeos, os livros clássicos de Snodgrass (1935, 1952) e Foelix (2011), os exames de Wolff *et al.* (2013) e Pérez-Miles *et al.* (2017) sobre cerdas adesivas nos pés e tarsos de aranhas, Ramírez (2014) sobre anatomia comparada de aranhas, Opatova *et al.* (2020) sobre comportamento e filogenia de Mygalomorphae e Oca *et al.* (2022) sobre filogenia de Crassitarsae.

#### 3.1 Material de estudo

Utilizamos o mesmo material de Labarque *et al.* (2017: tabela 1) e o expandimos para o grupo de estudo. O material recém-examinado está listado na Tabela 1 e está depositado nas seguintes instituições (**SIGLA**, Nome da instituição, Cidade, País – curador): **CAD**, Coleção Aracnológica Diamantina, Diamantina, Brasil – J. P. L. Guadanucci; **IBSP**, Instituto Butantan, São Paulo, Brasil – A. D. Brescovit; **MCTP**, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil – R. A. Teixeira; **MRAC**, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Bélgica – D. V. Spiegel; **QMS**, Queensland Museum - Spider, Brisbane, Austrália – M. Rix; **ZMUC**, Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen, Dinamarca – N. Scharff. Além disso, os dados morfológicos de táxons não estudados em Labarque *et al.* (2017) foram retirados da literatura e estão listados na Tabela 2. Os dados morfológicos utilizados em Labarque *et al.* (2017: tabela 1) também pode ser acessados do projeto Spider AToL, fornecido por *morphbank: biological imaging* (Florida State University, Department of Scientific Computing, Tallahassee, EUA; <http://www.morphbank.net>).

**Tabela 1.** Lista dos espécimes usados no estudo, métodos e códigos de depósito

Códigos de depósito	Método	Família	Táxon, autor
IBSP12537	ML	Mecicobothriidae	<i>Mecicobothrium thorelli</i> Holmberg, 1882
ZMUC	MEV/ML	Atypidae	<i>Atypus affinis</i> Eichwald, 1830
IBSP4052	MEV/ML	Antrodiaetidae	<i>Antrodiaetus unicolor</i> (Hentz, 1842)
FML-1394	MEV/ML	Ischnothelidae	<i>Ischnothele annulata</i> Tullgren, 1905

IBSP3463	MEV/ML	Hexathelidae	<i>Hexathele</i> Ausserer, 1871
FML-1386	ML	Paratropididae	<i>Paratropis</i> Simon, 1889
FML-1371	MEV/ML	Atracidae	<i>Hadronyche</i> L. Koch, 1873
FML-1387	MEV/ML	Actinopodidae	<i>Actinopus</i> Perty, 1833
FML-1375	MEV/ML		<i>Missulena</i> Walckenaer, 1805
QMS12276	MEV/ML	Halonoproctidae	<i>Conothele</i> Thorell, 1878
QMS11129	MEV/ML	Migidae	<i>Migas nitens</i> Hickman, 1927
QLD	MEV/ML	Idiopidae	<i>Euoplos variabilis</i> (Rainbow & Pulleine, 1918)
FML-1388	MEV/ML		<i>Idiops</i> sp. Perty, 1833
FML-1385	MEV/ML	Euctenizidae	<i>Eucteniza mexicana</i> (O. Pickard-Cambridge, 1895)
FML-1378	MEV/ML	Barychelidae	<i>Idioctis</i> L. Koch, 1874
IBSP165118	MEV/ML	Barychelidae	morfortipo 1
FML-1379	MEV/ML	Barychelidae	morfortipo 2
FML-1381	ML	Theraphosidae	<i>Sickius longibulbi</i> Soares & Camargo, 1948
CAD280	MEV/ML		<i>Vitalius nondescriptusi</i> (Mello-Leitão, 1926)
ex IBSP 12	MEV/ML	Pycnothelidae	<i>Lycinus</i> Thorell, 1894
MCTP5457	MEV/ML		<i>Acantogonatus tacuariensis</i> (Pérez-Miles & Capocasale, 1982)
FML-1374	MEV/ML		<i>Rachias</i> Simon, 1891
MCTP22202	MEV/ML		<i>Xenonemesia</i> Goloboff 1988
QMS20555	MEV/ML	Microstigmatidae	<i>Ixamatus</i> Simon, 1887
MRAA72691	MEV/ML	Cyrtoucheniidae	<i>Acontius</i> Karsch, 1879
CAD028	MEV/ML	Dipluridae	<i>Trechona diamantina</i> Guadanuccia, Fonseca-Ferreira, Baptista & Pedroso, 2016
FML-1391	MEV/ML	Rhytidicolidae	<i>Fufius</i> Simon, 1888

---

MEV: Microscopia eletrônica de varredura; ML: Microscopia de luz



*3.2 Microscopia de luz (ML).* As preparações de tarso e pretarso foram limpas com escovas finas e dissecadas longitudinalmente à mão usando um micro-bisturi; algumas cerdas serão removidas usando pinças finas para expor as estruturas. As amostras foram digeridas com uma solução de limpador de lentes de contato (ReNu®) para dissolver o tecido mole. Em seguida, as preparações foram observadas em óleo de cravo-da-índia ou ácido láctico sob o microscópio. As fotografias foram tiradas com uma câmera digital Leica IC80HD montada num microscópio Leica M125 na UNESP, uma câmera digital Leica DFC montada num microscópio Leica MZ 16A no IBSP (ver secção de colaboração), câmeras digitais montadas em microscópios na UFSCar. As imagens de alcance focal ampliado foram compostas com Helicon Focus 4.70 Pro (Khmelik, Kozub & Glazunov, 2006).

*3.3 Microscopia eletrônica de varredura (MEV).* Os tarsos e pretarsos dissecados longitudinalmente foram desidratados em uma série de concentrações crescentes de etanol (80%, 90%, 95%, 100%) e secos em ponto crítico. Depois de secar e limpar, eles foram montados em fita adesiva de cobre (Electron Microscopy Sciences, EMS 77802) afixada em um *stub*. As estruturas foram revestidas por pulverização com Au-Pd e analisadas sob alto vácuo no equipamento FEI Inpect S50 do Laboratório de Caracterização Estrutural (LCE-DEMa) da UFSCar. Também estudamos imagens de MEV concedidas pelo nosso colaborador Prof. Dr. José Paulo Leite Guadanucci do Departamento de Biodiversidade, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro (UNESP), disponibilizadas em anexo e citadas no texto como *Figura A1. número da figura* (e.x., Figura A1.1 referindo a Figura 1 do Anexo 1).

*3.4 Análise das imagens.* Analisamos as imagens obtidas utilizando o software Adobe® Creative Suite® 6.

*3.5 Evolução do caráter.* Para reconstruir a evolução dos caracteres de aranhas Mygalomorphae, compomos um conjunto de dados no programa Mesquite ver. 3.61 (Maddison & Maddison, 2016) e mapeamos os caracteres com uma otimização de parcimônia no mesmo programa ver. 1.5 (Goloboff, Farris & Nixon, 2008; Goloboff & Catalano, 2016). Criamos uma árvore composta (*super-tree*) resumindo de forma aproximada os principais clados da filogenia de aranhas como em Labarque *et al.* (2017). Atualizamos a árvore seguindo as análises filogenéticas de Wheeler *et al.* (2017) e filogenômicas de Fernández *et al.* (2018). A topologia de

Mygalomorphae é baseada em Hedin *et al.* (2019), Opatova *et al.* (2020), e Oca *et al.* (2022), e a de Dionycha é baseada em Azevedo *et al.* (2022). Maiores detalhes sobre clados específicos seguem Polotow *et al.* (2015) para Udubidae e Zoropsidae, Shao & Li (2018) para Telemidae, Michalik *et al.* (2019) para Trogloraptoridae, Ramírez *et al.* (2019) para Myrmecicultoridae, Scharff *et al.* (2019) para Araneidae, Ledford *et al.* (2021) para Leptonetidae e Archoleptonetidae. No caso de conflito, os estudos mais recentes e com maior número de dados foram priorizados, como em Labarque *et al.* (2017).

**Tabela 2.** Lista de famílias, estruturas morfológicas analisadas e artigos consultados.

Família	Estrutura analisada	Artigo consultado
Hexurellidae	Unha inferior, tufos subungueais, fissuras e espinhos na cutícula, comportamento	Gertsch & Platnick, 1979; Hedin <i>et al.</i> , 2019
Mecicobothriidae	Comportamento	Hedin <i>et al.</i> , 2019
Megahexuridae	Comportamento	Hedin <i>et al.</i> , 2019
Porrhothelidae	Unha inferior e espinhos na cutícula tarsal de machos e fêmeas	Foster, 1968
Macrothelidae	Unha inferior e espinhos na cutícula tarsal de machos	Tang <i>et al.</i> , 2022
Bemmeridae	Unha inferior	Zoinstein & Marusik, 2016
Nemesiidae	Fissuras e espinhos na cutícula tarsal de fêmea, tufos subungueais	Zoinstein, 2018; Pérez-Milles, 2017
Pycnothelidae ( <i>Lycinus</i> )	Comportamento	Oca <i>et al.</i> , 2020
Pycnothelidae ( <i>Xenonemesia</i> )	Comportamento	Wilson <i>et al.</i> , 2022
Entypesidae	Configuração do metatarso-tarso	Zoinstein, 2018
Rhytidicolidae ( <i>Fufius</i> )	Comportamento	Wilson <i>et al.</i> , 2022

## 4. Resultados

### 4.1 Morfologia geral dos pés de Mygalomorphae

As aranhas Mygalomorphae apresentam duas configurações possíveis para a articulação entre o metatarso e o tarso: com movimento livre do tarso, de maneira independente ao metatarso ou com movimento restrito do tarso, movendo-se como uma unidade junto ao metatarso. Nas espécies que tem o tarso livre, a larga membrana artrodial entre os pseudopodómeros, especialmente ventralmente, permite um amplo movimento, sendo restrito só dorsalmente pelo *stopper* do metatarso acima da borda mais proximal do tarso (Figuras 5A, 16B, 30A). Além disso, os lados do *stopper* do metatarso, existem expansões proximais da cutícula do metatarso que ultrapassam a borda proximal do *stopper*, conferindo suporte e direcionamento ao movimento do tarso (Figuras 5B, 16C, 30B). Aquelas espécies que apresentam o movimento do tarso completamente restrito possuem o *stopper* do metatarso alinhado a porção mais distal do tarso, virtualmente não há diferença entre as alturas dos pseudopodómeros, com uma membrana artrodial diminuta que restringe o movimento do tarso em todas as direções (Figuras 10A, 14A, 19A). Nestes casos, as expansões cuticulares laterais ao *stopper* do metatarso, encaixam acima da borda mais proximal do tarso restringindo seu movimento (Figuras 10B, 14B, 19B). Algumas aranhas Mygalomorphae apresentam tarsos flexíveis, com muitas fissuras irregulares na cutícula (Figuras A1.1, .2, .4, .18, .23), que permitem uma flexibilidade extra ao longo do pseudopodómero. Além disso, alguns clados de Mygalomorphae apresentam escópulas com cerdas adesivas (Figura A1.15, .16), e a maioria dos machos apresentam pseudoescópula com cerdas de recepção química (Figura A1.6; Pérez-Miles *et al.*, 2017). A morfologia das sensilas do pé podem ser uma novidade evolutiva (e sinapomorfia) das Mygalomorphae. Contrário a maioria das aranhas com um par de sensilas delimitando o pé (Labarque *et al.*, 2017: figuras 1A, G, 2A-D, F), a maioria das Mygalomorphae tem dois pares de sensilas distribuídas em duas fileiras, sendo que a mais proximal delimita o pé (Figuras 7F, 22F, 24F). As aranhas Mygalomorphae apresentaram os côndilos tarsais fortes, distintos, simétricos e alineados, e a membrana artrodial do tarso-pretarso com superfície nodosa (Figuras 4B, 5C, 9B-C, 16E, 23C-D, 27D; Labarque *et al.*, 2017). Além disso, na maioria das espécies a borda distal ventral do tarso está deslocada proximalmente entre os côndilos, com uma membrana artrodial desenvolvida, possibilitando uma grande amplitude no movimento da base do

pretarso e conseqüentemente das unhas superiores e inferior no sentido ventral (Figuras 9F, 16F, 30F). Os pretarsos da maioria das Mygalomorphae têm três unhas e fileira pretarsal (Figuras 5A, D, 15A, 29A; Labarque *et al.*, 2017), porém algumas espécies perderam a unha inferior (Figuras 13A, 21A, 22A, 26A) e as fileiras (Figuras 4E, 13D, 15C). As unhas superiores são menos de duas vezes mais longas que o pretarso, como em muitas aranhas (Labarque *et al.*, 2017: figuras 2A-D, F, 6E, 7F). As Mygalomorphae não apresentam septo médio no pretarso (Figuras 10E, 13E, 19E, 24E), mas algumas espécies apresentam placas com tufos subungueais (Figura A1.15-16; Labarque *et al.*, 2017; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Os tendões elevador e depressor em Mygalomorphae podem ser de espessura semelhante (Figuras 9D, 17D), como na maioria das aranhas (Labarque *et al.*, 2017), ou ter o depressor mais espesso (Figura 7E, 10D, E). Algumas Mygalomorphae A possuem a guia cuticular do tendão depressor (Figuras 10E, 14E, 29E), mas nenhuma apresenta a cutícula e bainha do tendão elevador (Figuras 6E, 10D, 29E).

## 4.2 Morfologia dos principais clados de Mygalomorphae

### 4.2.1 Atypoidea

As aranhas do clado Atypoidea (Figuras 3A, 4A, 5A, 40) apresentam as duas configurações do *stopper* do metatarso com a articulação do tarso presentes em Mygalomorphae. Em Mecicobothriidae e Antrodietidae o tarso se move livremente, limitado pelo *stopper* acima da sua borda proximal (Figuras 3A-B, 5A-B). Em Atypidae a mobilidade do tarso está completamente restrita, com o *stopper* alinhado e encaixado na sua borda proximal (Figura 4A-C). Os machos de Atypoidea apresentam fissuras na cutícula do tarso, permitindo uma maior flexibilidade (Figuras A1.1-2), e pseudoescópula (Figuras A1.1-3; Pérez-Miles *et al.*, 2017). As fêmeas de Atypoidea não apresentam escópula adesiva (Figuras A1.1-3; Pérez-Miles *et al.*, 2017). As espécies de Atypoidea apresenta duas configurações de sensilas delimitando o pé, um par em *Atypus* (Atypidae) como na maioria das aranhas (Figura 4D, E; Labarque *et al.*, 2017), e dois pares em duas fileiras consecutivas em *Antrodiaetus* (Antrodiaetidae) (Figura 5F). Além destas sensilas, *Antrodiaetus* possui dois pares de sensilas a mais dispostas proximalmente (Figura 5C, F). Como na maioria das Mygalomorphae, Atypoidae apresenta a borda distal ventral do tarso deslocada proximalmente

com a membrana artrodial bem desenvolvida que, internamente no tarso, dobrá-se na base do pretarso (Figuras 4E, 5D, E). As Atypoidea também possuem a unha inferior do pretarso, quando menos, duas vezes menor do que as unhas superiores (Figuras 3A, 5A, D), mas em *Atypus* é ligeiramente menor (Figura 4D, E). A base do pretarso de *Atypus* não tem fileiras (Figura 4D-E), mas elas estão presentes em *Antrodiaetus* (Figura 5C). Nenhuma Atypoidea possui tufos subungueais (Figuras 3A, D, 4A, F, 5A, C). *Atypus* apresenta os tendões elevador e depressor semelhantes em diâmetro (Figura 4D), mas não temos evidência disso nas outras famílias de Atypoidea. Porém, *Atypus* e *Antrodiaetus* não tem as bainhas dos tendões pretarsais (Figuras 4D-E, 5D-E). *Antrodiaetus* apresenta a guia cuticular do tendão depressor (Figura 5D) posicionada ventralmente ao depressor do pretarso.

#### 4.2.2 Avicularioidea

O clado Avicularioidea é o mais diverso dentro das Mygalomorphae, o que é refletido na diversidade morfológica das microestruturas dos podomómeros distais e do pé dessas aranhas. Na maioria das Avicularioidea, o tarso movimenta-se livremente com o *stopper* do metatarso disposto acima da sua borda proximal (Figuras 6A-B, 7B-C, 8B-C). Porém, no clado unindo Domiothelina e o Clado Veneno (Figura 40) o movimento do tarso é restrito com o *stopper* do metatarso alinhado à borda tarsal (Figuras 10A-B, 11A-B, 12A-B, 13A-B, 14A-B, 15A-B). Esta condição também emerge independentemente em *Idiactis* (Barychelidae, Theraphosoidinae). Em Avicularioidea, também se observa que houve uma tendência para a perda das macrocerdas do tarso em ambos os sexos nos clados de ramificação profunda, como em Crassitarsae (Figuras A1.15-24). As fêmeas de Crassitarsae também apresentam escópula com cerdas adesivas (Figuras A1.15-24; Pérez-Miles *et al.*, 2017), contrário a maioria das espécies de Avicularioidea que não possuem escópula. Tanto em *Ischnothele annulata* (Ischnothelinae) quanto em *Trechona diamantina* (Dipluridae), observamos uma característica nodosa na membrana artrodial no documentada em Labarque *et al.* (2017). Essas membranas artrodiais apresentam na borda proximal dorsal, ao lado da borda distal do tarso, várias estruturas de morfologia externa semelhantes a sensilas de mecanorrecepção (Figuras 6E, 29D). Em sua maioria as Avicularioidea apresentam unha inferior (Figuras 6A, D, 7A, D, 10A-C), com a perda posterior em Paratropididae, Migidae, e várias Crassitarsae incluindo Theraphosoidina e Pycnothelidae (Figuras 8A, D, 13A, 18A, D, 24A). No clado unindo

Domiothelina e o Clado Veneno (Figure 33) observa-se uma que houve uma tendência para a perda das fileiras pretarsais (Figuras 10D, 12C-D, 15C). Também se observa que houve uma tendência à perda do segundo par de sensilas, proximal ao par que delimita o pé, em Domiothelina e em alguns taxa de Crassitarsae (Figuras 11D, 15F, 16F, 17F, 23F, 26F, 29F, 30F). O tamanho relativo dos tendões tem uma grande variação em Avicularioidea e pouca sinal filogenética, com táxons com tendões de tamanhos semelhantes (Figura 7E), o tendão depressor mais espesso (Figura 12E), ou o tendão elevador mais espesso (Figura 22C). A guia cuticular do tendão depressor também tem pouca sinal filogenética dentro do grupo, com táxons onde pode estar presente (Figuras 6E, 11E, 23D) e em outros onde não possuem essa característica (Figuras 7E, 17E).

#### 4.2.2.1 Clado Veneno (*Bipectina*: *Avicularioidea*)

Como falado anteriormente, no clado que une ao Clado Veneno e Domiothelina (Figure 40) surge independentemente o tarso com movimento restrito, com o *stopper* do metatarso alinhado à sua borda proximal (Figuras 10A-B, 11A-B, 12A-B, 13A-B, 14A-B, 15A-B). Dos táxons estudados dentro do Clado Veneno, essas características foram observadas em Actinopodidae (*Actinopus* e *Missulena*) (Figuras 10A-B, 11A-B). Os machos do Clado Veneno apresentam macrocerdas e pseudoescópulas (Figuras A1.6-9; Pérez-Miles *et al.*, 2017) nos tarsos, enquanto as fêmeas carecem dessas características assim como de escópula (Figuras A1.6-9; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Como na maioria das Mygalomorphae, as aranhas do Clado Veneno possuem dois pares de sensilas dispostas em duas fileiras (Figuras 9F, 10F, 11F). Dentro deste clado, somente *Hadronyche* (Atracidae) apresenta fileiras pretarsais, os tendões do pretarso de espessura semelhante e carece da guia cuticular do tendão depressor (Figura 9D-E). Enquanto Actinopodidae possui o tendão depressor mais espesso do que o tendão elevador, e a sua guia cuticular do primeiro fusionada e disposta ventralmente (Figuras 10D-E, 11E).

#### 4.2.2.2 Domiothelina (*Bipectina*: *Avicularioidea*)

Como no clado anterior, Domiothelina (Figure 40) apresenta o tarso com movimento restrito e o *stopper* do metatarso alinhado à sua borda proximal (Figuras 12A-B, 13A-B, 14A-B,

15A-B, 16B-C). Porém, em *Eucteniza* (Euctenizidae) essas características reverterem a condição plesiomórfica (Figuras 12A-B, 13A-B, 14A-B, 15A-B, 16B-C). Domiothelina, em sua maioria, apresenta espinhos no tarso (Figuras A1.10-13). Os machos de *Euoplos* (Idiopidae), além de possuírem pseudoescópula como a maioria das Mygalomorphae, possuem em conjunto uma escópula com cerdas adesivas na porção mais apical do tarso (Figura A1.12; Pérez-Miles *et al.*, 2017). As fêmeas de *Euoplos* (Idiopidae) também possuem escópula (Figuras A1.10-13; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Alguns táxons de Domiothelina perderam o segundo par de sensilas do pé característico das Mygalomorphae, voltando a condição plesiomórfica desse caráter em *Conothele* (Halonoproctidae), *Idiops* (Idiopidae), e Euctenizidae (Figuras 12D, 15F, 16F). Dentre as Domiothelina, *Migas* (Migidae) perdeu a unha inferior (Figura 13A-B, D). Além disso, *Migas* apresenta uma novidade evolutiva (sinapomorfia) dentro das Mygalomorphae, a presença da bainha do tendão depressor (Figura 13E). Nas Domiothelina, também se observa que houve uma tendência à perder as fileiras pretarsais, como no caso de Halonoproctidae e *Idiops* (Idiopidae) (Figuras 12D, F, 15C). Na maioria das Domiothelina a guia cuticular do tendão depressor é fusionada e posicionada ventralmente ao tendão (Figuras 12F, 14E, 15E), exceto em *Eucteniza* (Euctenizidae) que perdeu a guia.

#### 4.2.2.3 Bemmeridae e Theraphosoidina (Bipectina: Avicularioidea)

Bemmeridae e Theraphosoidina apresentam o tarso com movimento livre e o *stopper* do metatarso acima da sua borda proximal (Figuras 17A-B, 18A-B, 20B-C, 21B-C), as condições plesiomórficas. Porém, em *Idiots* (Barychelidae) o *stopper* fica alinhado à borda do tarso limitando sua mobilidade (Figura 19A-B). As aranhas de Bemmeridae e Theraphosoidina, também apresentam escópula com cerdas adesivas (Figuras A1.15-16; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Dentre esses grupos, as fêmeas de *Melloina* (Theraphosidae) apresentam macrocerdas no tarso e carecem de escópula (Figura A1.15; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Como na maioria das Mygalomorphae, Bemmeridae e Theraphosoidina apresentam dois pares de sensila dispostos em duas fileiras (Figuras 19F, 22F). Porém, no morfotipo 1 de Barychelidae essa característica reverte para a condição plesiomórfica (Figura 17F). As aranhas de Theraphosoidina carecem da unha inferior (Figuras 17A, 18A, 19A, 20A, 21A, 22A-E) e apresentam fileiras pretarsais (Figuras 18D, 19E, 22E). A morfologia das placas dos tufos subungueais podem ser uma novidade evolutiva (e

sinapomorfia) das Theraphosoidina. Contrário a várias aranhas, especialmente em *Dionycha*, onde os tufos subungueais podem surgir diretamente da cutícula do tarso (Labarque *et al.*, 2017: figuras 2C, 16) ou de placas separadas do tarso por uma sutura ou membrana móvel (Labarque *et al.*, 2017: figuras 2D, 16), as Theraphosoidina têm as placas separadas parcialmente (Figuras 17A, E, 18A, E, 19A, C-D, 20D-F, 21A, D-F, 22A-B, F, A1.12-13). As placas dos tufos subungueais das Theraphosoidina são contínuas com o tarso ventralmente e separadas por uma membrana móvel dorsalmente. Semelhante ao funcionamento das placas de tufos totalmente separadas em outras aranhas (Labarque *et al.*, 2017), o aumento da pressão da hemolinfa e a ativação do tendão depressor provoque a movimentação em sentido ventral das placas parcialmente separadas das Theraphosoidina e, conseqüentemente, dos tufos subungueais. Como em algumas aranhas (Labarque *et al.*, 2017), os côneilos do tarso estão expostos debaixo das placas dos tufos subungueais nas Theraphosoidina (Figuras 17A, E, 18A, E, 19A, C-D, 20D-F, 21A, D-F, 22A-B, F). O morfotipo 1 de Barychelidae apresenta os tendões do pretarso com espessura semelhante e carece da guia cuticular do tendão depressor (Figura 17D). Dentre as Mygalomorphae analisadas, *Vitalius* (Theraphosidae) poderia apresentar uma novidade evolutiva, o tendão elevador mais espesso do que o tendão depressor (Figura 22C). Além disso, *Vitalius* apresenta um par de sensilas na borda ventral das placas dos tufos subungueais, a **sensila dos tufos**, diferente das sensilas do pé, e uma guia cuticular fusionada e posicionada ventralmente ao tendão depressor (Figuras 18D,

#### 4.2.2.4 *Nemesoidina* (*Bipectina*: *Avicularioidea*)

As fissuras da cutícula do tarso surgem independentemente duas vezes em *Nemesoidina*, em ambos os sexos de *Acanthogonatus* (Pycnothelidae) e só nas fêmeas de *Trechona* (Dipluridae) (Figuras A1.17-23). Há bastante variação nas cerdas localizadas na parte ventral do tarso entre os machos de *Nemesoidina*. Anamidae, Dipluridae e *Acanthogonatus* (Pycnothelidae) possuem escópula com presença de cerdas quimiossensíveis, as demais *Nemesoidina* possuem somente escópula (Figuras A1.18-24; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Como no caso de *Ischnothele annulata* (Ischnothelinae), a membrana artrodial de *Trechona diamantina* (Dipluridae) apresenta várias estruturas com morfologia semelhante a sensilas de mecanorrecepção (Figura 29D). O número de pares de sensilas do pé têm uma grande variação nas *Nemesoidina*, apresentando um (Figuras 23F, 26F, 27F, 29F, 30F) ou dois pares (Figuras 24F, 25F), não houve uma clara tendência evolutiva.



Inclusive diferentes táxons de Pycnothelidae apresentam alguma das duas condições (Figuras 23F, 24F, 25F, 26F). No caso de *Xenomisia* (Pycnothelidae), possui a sensila do pé disposta longitudinalmente ao tarso (Figura 26F) como em *Liphistius* (Liphistiidae; Labarque *et al.*, 2017: figura 1A). As aranhas Nemesoidina possuem as fileiras do pretarso (Figuras 23E, 24E, 26D, 27D, 28F, 29C, 30E) e somente Pycnothelidae perdeu a unha inferior (Figuras 23A, D, 24A, 25A, 26A). Além disso, as Nemesoidina tenderam a apresentar os tendões do pretarso com espessura semelhante, como em Dipluridae e Cyrtaucheniidae (Figuras 28E-F, 29D-E). Dentro delas, *Ixamatus* (Microstigmatidae) perdeu a guia cuticular do tendão depressor (Figuras 23D, 27E, 29E).

#### 4.3 Evolução dos caracteres

Estudamos a evolução das principais variantes qualitativas nas estruturas dos pés de aranhas Mygalomorphae com base em uma super-árvore composta de Araneae. Apresentamos os resultados em uma árvore espelhada com os hábitos predatórios (car. 15) das famílias analisadas.

**Caráter 1. Unha inferior (Labarque *et al.*, 2017: car. 5):** (0) ausente (Figura 8A); (1) presente (Figuras 5A, 7A). A perda da unha inferior aconteceu três vezes independentemente em Mygalomorphae em *Paratropis* (Bipectina: Paratropididae) no clado formado por Bemmeridae e Theraphosoidina (Crassitarsae), e em Pycnothelidae (Crassitarsae: Nemesoidina) (estado 0) (Figura 31). COMENTÁRIOS: Quando presente em Mygalomorphae, a unha inferior é menor do que as unhas superiores.

**Caráter 2. Configuração dos tufos subungueais (adaptado de Labarque *et al.*, 2017: car. 4):** (0) surgindo diretamente da cutícula tarsal (Labarque *et al.*, 2017: figuras 2C); (1) surgindo de uma placa completamente separada por membrana (placa dos tufos subungueais; Labarque *et al.*, 2017: figuras 2D); (2) surgindo do podotarsito articulado (Labarque *et al.*, 2017: figuras 2E); (3) ausente; (4 - **NOVO**) surgindo de uma placa parcialmente separada dorsalmente (Figura 22A-B, F). Os tufos subungueais estão ausentes na maioria das aranhas (estado 3). Os tufos subungueais associados a uma placa parcialmente articulada com o tarso surgem em Theraphosoidina (estado 4). Em Synspermiata, os tufos surgem do podotarsito articulado; estado de caráter que surge de

maneira independente em *Dionycha* (estado 2). Além disso, *Dionycha* apresenta os tufos subungueais surgindo de uma placa completamente separada do tarso (estado 1) ou surgindo diretamente do tarso (estado 0) (Figura 32).

**Caráter 3. Fileiras pretarsais (Labarque *et al.*, 2017: car. 6):** (0) ausente (Figura 4D-E); (1) presente (Figura 9E). Mygalomorphae tem como estado de caráter plesiomórfico a presença das fileiras pretarsais (estado 1). Observa-se que houve uma tendência a perda das fileiras pretarsais no clado unindo a *Domiothelina* e o Clado Veneno. COMENTÁRIOS: *Atypus* (Atypidae) e Nemesiidae sem fileiras pretarsais (estado 0) (Figura 33).

**Caráter 4. Septo médio do pretarso (Labarque *et al.*, 2017: car. 7):** (0) ausente (Figura 5D, 9D, 14D); (1) presente (Labarque *et al.*, 2017: figura 6C-D). Os táxons de Mygalomorphae analisados não possuem septo médio (estado 0) (Figura 34).

**Caráter 5. Número de sensilas do pé (adaptado de Labarque *et al.*, 2017: car. 13):** (0) duas em uma fileira (Figura 29F); (1) vários, quatro a oito em uma fileira (Labarque *et al.*, 2017: figura 7B); (2 - **NOVO**) quatro sensilas em duas fileiras (Figura 24F). A maioria das aranhas possuem duas sensilas em uma fileira ventral delimitando o pé (Labarque *et al.*, 2017: figura 16) (estado 0). Somente Sparassidae possui quatro a oito sensilas em uma fileira (estado 1). As Mygalomorphae apresentam uma novidade evolutiva (sinapomorfia) com a presença de quatro sensilas distribuídas em duas fileiras (estado 2), com a sensila mais distal delimitando o pé. Porém, a partir de *Bipectina* e só em algumas famílias existiu uma leve tendência à perder o segundo par de sensilas, voltando a condição plesiomórfica (estado 0) (Figura 35).

**Caráter 6. Espessura relativa dos tendões pretarsais (NOVO):** (0) tendão depressor do pretarso mais espesso (Figura 12F); (1) tendões do pretarso com espessura semelhante (Figura 9D-E); (2) tendão elevador do pretarso mais espesso (Figura 22C). Comparamos o diâmetro dos tendões em um corte transversal na altura da união dos tendões com o pretarso. Como na maioria das Opisthothelae, várias Mygalomorphae apresentam o estado plesiomórfico com os tendões do pretarso de tamanho semelhante (estado 1), especialmente nas primeiras ramificações do grupo.

Porém, a maioria das Avicularioidea apresentam o tendão depressor mais espesso do que o tendão elevador (estado 0), com uma posterior reversão para o estado plesiomórfico em Atracidae (Clado Veneno) e Nemesoidina (estado 1). Dentre as Mygalomorphae, somente *Vitalius* (Theraphosidae) possui o tendão elevador mais espesso do que o tendão depressor (estado 2) (Figura 36). COMENTÁRIOS: Sparassidae apresenta o tendão elevador mais espesso (estado 2), dentre todas as aranhas analisadas em Labarque *et al.* (2017).

**Caráter 7. Bainha do tendão elevador (NOVO):** (0) ausente (Figura 9D); (1) presente (Labarque *et al.*, 2017: figura 8B, D). Mygalomorphae não possui bainha do tendão elevador (estado 0) (Figura 37). COMENTÁRIOS: Filistatidae, a maioria das Synspermiata, Palpimanoidea, Eresidae, Deinopidae, Sparassidae, e várias Dionycha com bainha do tendão elevador (estado 1; Labarque *et al.*, 2017) (Figura A2.1).

**Caráter 8. Bainha do tendão depressor (NOVO):** (0) ausente (Figura 9E); (1) presente (Figura 13E). Dentro das Mygalomorphae analisadas, *Migas* (Migidae) apresenta bainha do tendão depressor (estado 1) (Figura 38). COMENTÁRIOS: a maioria das Synspermiata, Gradungulidae, Palpimanoidea, Eresidae, Sparassidae, Salticidae e Selenopidae com bainha do tendão depressor (estado 1; Labarque *et al.*, 2017) (Figura A2.2).

**Caráter 9. Guia cuticular do tendão depressor (NOVO):** (0) presente (Figura 13E); (1) ausente (Figura 12F). A presença da guia cuticular do tendão depressor é o estado plesiomórfico nas aranhas, incluindo a maioria das Mygalomorphae (estado 0). Dentro de Avicularioidea, várias famílias perderam independentemente a guia cuticular incluindo Hexathelidae, Atracidae, Euctenizidae Barychelidae (em parte) e Microstigmatidae (estado 1). COMENTÁRIOS: Nas Mygalomorphae estudadas, quando presente, a guia do tendão depressor é fusionada e localiza-se ventralmente ao tendão (Figuras 10E, 14E, 22D, 39).

**Caráter 10. Stopper do metatarso, relação com a extremidade proximal do tarso (adaptado de Ramírez, 2014: car. 119):** (0) stopper e borda tarsal alinhados (Figura 13A-B); (1) stopper acima da borda tarsal (Figura 3A-B). Como nas Opisthothelae, o estado de carácter

plesiomórfico dentre as Mygalomorphae é o *stopper* do metatarso acima da borda proximal do tarso (estado 1). Em Atypidae, o clado que une o Clado Veneno e Domiothelina, e *Idiots* (Theraphosoidina, Barychelidae) surge de maneira independente o *stopper* do metatarso alinhado com a borda proximal do tarso (estado 0). Dentre as Domiothelina, Euctenizidae teve uma reversão para o estado de caráter plesiomórfico (estado 0) (Figura 40).

**Caráter 11. Fissuras cuticulares do tarso em machos (Labarque *et al.*, 2017: car. 12):**

(0) ausente (Figura A1.5C-D); (1) presente (Figura A1.1A-B). Dentre os machos de Mygalomorphae, as fissuras da cutícula ocorrem em todos os tarsos da maioria das Atypoidea e *Acanthogonatus* (Pycnothelidae) (estado 1), e no tarso IV de Hexurelidae (Atypoidea) e *Ischnothele* (Ischnothelidae) (estado 01) (Figura 41).

**Caráter 12. Fissuras cuticulares do tarso em fêmeas (Labarque *et al.*, 2017: car. 12):**

(0) ausente (Figura A1.10 C-D); (1) presente (Figura A1.18 C-D). Como na maioria das aranhas, a maioria das fêmeas de Mygalomorphae não apresentam fissuras cuticulares nos tarsos (estado 0). As fissuras surgem de maneira independente nas fêmeas de *Acanthogonatus* (Pycnothelidae) e *Trechona* (Dipluridae) (estado 1) (Figura 42).

**Caráter 13. Macrocerdas tarsais em machos (adaptado Ramírez, 2014: car. 152):**

(0) ausente (Figura A1.2 A-B); (1) presente (Figura A1.6 A-B). Dentre as Mygalomorphae, as macrocerdas nos tarsos dos machos aparecem no clado Avicularoidea (estado 1) com algumas perdas posteriores de forma independente em Porrhothelidae, Migidae e Crassitarsae (estado 0) (Figura 43). COMENTÁRIOS: Atypoidea carece de macrocerdas no tarso (estado 0). Euagridae, *Paratropis*, e *Eucteniza* com macrocerdas somente no tarso IV (estado 01).

**Caráter 14. Macrosetas tarsais em fêmeas (adaptado Ramírez, 2014: car. 152):**

(0) ausente (Figura A1.15 A-B); (1) presente (Figura A1.8 C-D). Dentre as Mygalomorphae, as macrocerdas nos tarsos das fêmeas aparecem em Euagridae, Idiopidae e *Melloina* (Theraphosidae) possuem macrocerdas em todos os tarsos (estado 1) (Figura 44). COMENTÁRIOS: Atypoidea

carece de macrocerdas nos tarsos (estado 0). Hexathelidae com macrocerdas somente no tarso IV (estado 01).

**Caráter 15. Escópula do tarso em machos (Pérez-Miles *et al.*, 2017: car. 3):** (0) ausente (Figura A1.1 A-B); (1) com predominância de cerdas adesivas (escópula) (Figura A1.16 A-B); (2) com predominância de cerdas quimiossensíveis (pseudoescópula); (3) presença de cerdas adesivas e quimiossensíveis sem predomínio evidente de qualquer um deles. O estado de caráter plesiomórfico nos machos das aranhas é ter pseudoescópula nos tarsos (estado 2). A presença de escópula nos tarsos dentro das Mygalomorphae, ocorre de forma independente em Theraphosoidina e *Xenonemesia* (Pycnothelidae) (estado 1). A presença de ambos tipos de cerdas ocorre em *Euoplos* (Domiothelina, Idiopidae), *Acanthogonatus* e *Lycinus* (Pycnothelidae), e Anamidae (Nemesoidina) (Figura 45).

**Caráter 16. Escópula do tarso em fêmeas (modificado de Pérez-Miles *et al.* 2017: car. 3):** (0) ausente (Figura 1.5 A-B); (1) presente (Figura 1.15 A-B); (2) presença de escópula com cerdas quimiossensíveis abundantes (Figura 1.18 C-D). Dentre as fêmeas de Mygalomorphae, as Crassitarsae apresentam escópula no tarso (estado 1) com uma posterior reversão ao estado plesiomórfico em *Melloina* (Theraphosidae) (estado 0). A presença de cerdas quimiossensíveis nos tarsos em conjunto com a escópula surge de forma independente em *Acanthogonatus* (Pycnothelidae), Anamidae, e *Trechona* (Dipluridae) (estado 2) (Figura 46).

## 5. Discussão

### 5.1 Morfologia Evolutiva dos Pés em Mygalomorphae

#### 5.1.1 Características morfológicas gerais dos pés em Mygalomorphae

As aranhas Mygalomorphae compartilham com Liphistiidae e Araneomorphae uma série de caracteres morfológicos com estados plesiomórficos. Todas essas aranhas apresentam a articulação metatarso-tarso limitando a hiper-flexão dorsal do tarso (Figuras 5A-B, 8B-C, 18A-B, 24B-C). Carecem de sutura ventral entre as sensilas do pé (Figuras 3A, C, 6A, 10A, B, 19A, 28A). Mygalomorphae apresentaram os côneilos tarsais fortes e distintos e a membrana artrodial do tarso-pretarso com superfície nodosa (Labarque *et al.*, 2017) e carecem de tufos subungueais (Figuras 3A, 6A, 10A, 28A, 32). Apresentam unha inferior, sendo esta menor do que as unhas superiores, e carecem de fileiras pretarsais (Figuras 3A, 7A, 11A, 16A, 27A, 31). Além disso, Mygalomorphae apresentam a guia cuticular do tendão depressor fusionada e posicionada ventralmente ao tendão (Figuras 5D, 10E, 12F, 14E, 22E, 29E, 39), e carecem de bainhas nos dois tendões que movem o pretarso (Figuras 6E, 9D, 12E, 17D, 37, 38). Porém vimos o surgimento de estados de caráter derivados em Mygalomorphae, vamos comentá-los nas seções subsequentes.

#### 5.1.2 Articulação metatarso-tarso restrita e macrocerdas tarsais

As aranhas pertencentes ao clado unindo a Domiothelina e o Clado Veneno (Figura 40) têm a mobilidade restrita entre o metatarso e o tarso, com as duas estruturas movendo-se como uma unidade e conferindo maior estabilidade à perna na região distal. A maioria das aranhas deste clado também apresentam macrocerdas no tarso (Figuras 43, 44). A presença de duas fileiras de macrocerdas ventrais nas pernas de Lycosoidea, incluindo aquelas que ocorrem no tarso, foi relacionada a uma maior efetividade no momento de imobilização e captura de presas (Eggs *et al.*, 2015). Recentemente foi testado em Mygalomorphae se as “macrocerdas de escavação” estavam correlacionadas com o hábito de escavar (Wilson *et al.*, 2022), mas os autores concluíram que as macrocerdas estavam correlacionadas com o tipo de entrada da toca (alçapão) e sugeriram que têm

relação com a captura de presas. Consideramos, portanto, que a presença de macrocerdas no tarso somadas à articulação restrita do metatarso-tarso no clado unindo a Domiothelina e o Clado Veneno tenham sido selecionadas por conferirem uma maior estabilidade no momento de captura de presas.

### 5.1.3 *Sensilas do pé*

Mygalomorphae são as únicas aranhas a apresentar dois pares de sensilas do pé em duas fileiras, com o par mais distal definindo o limite do pé (Figura 19F), em vez do par habitual nas outras aranhas (Figura 35; Labarque *et al.*, 2017). As sensilas são mecanorreceptores que detectam tensões cuticulares, importante para a percepção das vibrações do substrato, mas também fornecendo um *feedback* sobre a tração dos tendões e alterações da pressão da hemolinfa na ponta da perna (Speck & Barth, 1982; Barth, 2002). O segundo par de sensilas associadas às sensilas do pé em Mygalomorphae poderia, presumivelmente, aumentar a sensibilidade do pé dessas aranhas. O aumento da sensibilidade nos pés das aranhas pela presença de diferentes combinações de caracteres morfológicos, já foi sugerido com anterioridade para outros táxons (Foelix, 1970; Barth, 2002; Labarque *et al.*, 2017). Aranhas com uma sutura ventral entre o par de sensilas dos pés (ex., Araneoidea), com podotarsito (ex., Synspermiata), ou com várias sensilas (mais de duas) distribuídas na sutura do pé (Sparassidae), presumivelmente, também aumentaram a sensibilidade de seus pés (Labarque *et al.*, 2017). Em Mygalomorphae, também observamos outros casos com sensilas adicionais posteriores (Antrodietidae; Figura 5C) e anteriores (Theraphosidae; Figura 22E) aos dois pares de sensilas do pé. No caso das Theraphosidae, estas sensilas adicionais estão associadas às placas de tufos subungueais parcialmente separadas do tarso, presumivelmente, para também aumentar a sensibilidade dessa estrutura. Nas Mygalomorphae também encontramos táxons onde reverte-se o número de sensilas do pé para o estado plesiomórfico, como em algumas Domiothelina, Theraphosioidina e Nemesioidina (Figura 35).

### 5.1.4 *Estruturas semelhantes a sensilas na membrana artrodial tarso-pretarso*

*Ischnothele annulata* (Ischnothelinae) e *Trechona diamantina* (Dipluridae) apresentam uma característica nodosa, não registrada anteriormente, na membrana artrodial do tarso-pretarso,

com a borda proximal dorsal com várias estruturas semelhantes a sensilas de mecanorrecepção (Figuras 6E, 29D). A membrana artrodial conecta as bordas de podómeros adjacentes e, no caso do tarso-pretarso, ela é contínua com a membrana que articula as unhas superiores e geralmente tem uma textura nodosa (Labarque *et al.*, 2017). As aranhas de *Ischnothele* fazem teias que podem chegar a 3600 cm<sup>2</sup>, com forma de funil, que se abrem apicalmente e formam uma estrutura tridimensional interconectada (Coyle, 1995; Opatova *et al.*, 2020). Estas aranhas fazem rápidas investidas na teia, seguidas de pausa, para sentir as vibrações causadas pelas presas, principalmente formigas e besouros (Coyle, 1995). Um aumento na sensibilidade da membrana artrodial tarso-pretarso pelos putativos mecanorreceptores, pode ter sido favorecida pelo comportamento de forrageamento de *Ischnothele*. Por outro lado, *T. diamantina* é uma espécie endêmica da Chapada Diamantina (MG), restrita às regiões afóticas de ambientes cavernícolas com pouca luminosidade (Guadanucci *et al.*, 2016). As condições extremas destes ambientes, pode ter favorecido o desenvolvimento dos potenciais mecanorreceptores na membrana artrodial tarso-pretarso para incrementar a percepção e sensibilidade nesses locais. Porém, é necessário estudar com mais detalhe a anatomia, morfologia e fisiologia dessas estruturas, assim como os comportamentos dos táxons que as apresentam, para poder compreender seu funcionamento. Especialmente, por *I. annulata* e *T. diamantina* não estarem proximamente aparentados.

#### 5.1.5 Unha inferior, tufos subungueais, e escópula

A combinação da perda da unha inferior e do surgimento de tufos subungueais e escópula, foi uma tendência que apareceu várias vezes na filogenia nas aranhas que deixaram ou perderam a teia para caçar (Wolff *et al.*, 2013; Ramírez, 2014; Labarque *et al.*, 2017; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Nas aranhas caçadoras cursoriais, estas características têm sido atribuídas a capacidade de capturar presas e se deslocar por superfícies lisas e/ou verticais (Pekár *et al.*, 2011; Wolff *et al.*, 2013; Ramírez, 2014; Labarque *et al.*, 2017; Pérez-Miles *et al.*, 2017). Em Mygalomorphae, a escópula adesiva surge em Crassitarsae e, no decorrer da evolução, Theraphosoidina adiciona os tufos subungueais que emergem de placas parcialmente separadas do tarso por uma sutura dorsal (Figura 22A). Dentre as Theraphosidae, em *Vitalius* as placas estão ainda acompanhadas por sensilas mecanoreceptoras (Figura 22E) e em *Melloina* surgem macrocerdas tarsais e perde-se a escópula (Goloboff-Szumik & Ríos-Tamayo, 2022). Neste último caso, a presença de macrocerdas no tarso



poderia juntamente com os tufos subungueais ajudar na captura de presas, compensando a perda da escópula. Continuando com as tendências observadas, em Dysderoidea (Synspermiata) os tufos subungueais emergem de podotarsitos móveis, enquanto em *Dionycha* emergem diretamente da cutícula do tarso, de placas totalmente separadas por membrana, ou também de podotarsitos (Labarque *et al.*, 2017: 16). Como em Labarque *et al.* (2017), podemos observar que várias características morfológicas se combinam de várias maneiras para produzir uma unidade funcional muito diversa.

#### 5.1.6 Guia cuticular, espessura dos tendões pretarsais e bainha no tendão depressor

Diferente de Liphistiidae que possui a guia cuticular do tendão depressor separada em duas barras cuticulares laterais e os tendões do pretarso de espessura semelhante (Labarque *et al.*, 2017: figura 5E), a maioria das Mygalomorphae possuem uma guia cuticular fusionada posicionada ventralmente ao tendão depressor mais espesso (Figuras 36, 39; Labarque *et al.*, 2017). Dentre as Theraphosoidina, *Vitalus* (Theraphosidae) apresenta o tendão elevador mais espesso (Figura 22C), condição semelhante encontrada também em Sparassidae (Labarque *et al.*, 2017: figura 8D). Enquanto a diferença entre a espessura dos tendões em *Vitalius* é evidente perto da inserção no pretarso, essa diferença é notável após as sensilas do pé em Sparassidae. Ambas as famílias possuem muitas cerdas adesivas nas placas de tufos subungueais as quais devem exercer uma maior força de adesão, relativo a outras aranhas com tufos. Durante a extensão do pretarso nas aranhas, a pressão da hemolinfa baixa e é ativado o tendão elevador (Labarque *et al.*, 2017). Um tendão elevador mais espesso poderia ajudar descolando as cerdas adesivas durante a extensão do pretarso naqueles casos com tufos muito densos. Dentre as Domiothelina e a diferença de todas as outras Mygalomorphae, *Migas* (Miguidae) apresenta bainha no tendão depressor (Figura 13E). As *Migas* são aranhas pequenas, com aproximadamente 10 mm, que usam a estrutura em alçapão para a captura de presas (Hickmann, 1967; Wilson *et al.*, 2022). Outras aranhas pequenas com pés multi articulados (ex., Palpimanidae, Orsolobidae, Drymusidae) ou aranhas com o tendão depressor fino (ex. Sparassidae), também apresentam bainha no tendão depressor (Labarque *et al.*, 2017: figuras 8E, 11E, 13E). Em *Migas*, esta característica pode ter surgido para reforçar o diâmetro reduzido do tendão depressor como parece ser o caso em outras aranhas.

## 6. Conclusões

- 6.1 As Mygalomorphae apresentam uma novidade evolutiva com dois pares de sensilas do pé em duas fileiras. As demais Araneae possuem um par de sensilas do pé em uma fileira;
- 6.2 No clado unindo Domiothelina e o Clado Veneno houve uma tendência a ter a articulação metatarso-tarso restrita, com o stopper do metatarso alinhado com a borda proximal do tarso;
- 6.3 As Theraphosoidina apresentam outra possível novidade evolutiva com os tufos subungueais se originando de placas parcialmente separadas do tarso e articuladas com o pretarso. A morfologia dessas placas de tufos subungueais é distinta daqueles encontrados em outras Araneae;

## Referências

AZEVEDO, G. H. *et al.* Convergence, Hemiplasy, and Correlated Evolution Impact Morphological Diversity Related to a Web-Less Lifestyle in the Two-Clawed Spiders. **Insect Systematics and Diversity**, v. 6, n. 5, p. 1, 2022.

CODDINGTON, J. A. Phylogeny and classification of spiders. In: Ubick, D., P. Paquin, P.E. Cushing, and V. Roth (eds). 2005. **Spiders of North America: an identification manual**. American Arachnological Society. pp. 377.

COYLE, F. A. A revision of the funnelweb mygalomorph spider subfamily Ischnothelinae (Araneae, Dipluridae). **Bulletin of the AMNH**; n. 226. 1995.

BOND, J. E. *et al.* A reconsideration of the classification of the spider infraorder Mygalomorphae (Arachnida: Araneae) based on three nuclear genes and morphology. **PloS one**, v. 7, n. 6, p. e38753, 2012.

BARTH, F. G. **A spider's world: senses and behavior**. 1st edition. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 2002.

EGGS, B. *et al.* Hunting without a web: how lycosoid spiders subdue their prey. **Ethology**, v. 121, n. 12, p. 1166-1177, 2015.

FERNÁNDEZ, R. *et al.* 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. F. Structure and function of tarsal sensilla in the spider *Araneus diadematus*. **Journal of Experimental Zoology**, v. 175, n. 1, p. 99-123, 1970.

FOELIX, R. **Biology of spiders**. 3 ed. Oxford: Oxford University Press, 2011, 419 p.

FORSTER, R. R. The spiders of New Zealand. Part II. Ctenizidae, Dipluridae. **Otago Museum Bulletin**, v. 2, p. 1-72, 126-180, 1968.

GUADANUCCI, J. P. *et al.* An unusual new species of *Trechona* (Araneae: Mygalomorphae: Dipluridae), from quartzitic caves of the Diamantina Plateau, Minas Gerais, Brazil, with a key to the known species. **Journal of Natural History**, v. 50, n. 39-40, p. 2487-2497, 2016.

GERISCH, W. J. A revision of the spider family Mecicobothriidae (Araneae, Mygalomorphae). **American Museum Novitates**, n. 2687, p. 1-32, 1979.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, 2008.

GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, n. 3, p. 221-238, 2016.

GOLOBOFF-SZUMIK, V. E.; TAMAYO, D. R. Description of the female of *Melloina gracilis* (Schenkel, 1953) (Mygalomorphae: Theraphosidae) with comments on the familial placement of *Melloina*. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie**, v. 24, n. 2, p. 249-255, 2022.

GRISWOLD C.E., RAMÍREZ M.J. Phylogeny of spiders. In: Ubick D, Paquin P, Cushing PE, eds. Spiders of North America: an identification manual. 2nd ed., **American Arachnological Society**, 2017

HEDIN, M. *et al.* Phylogenomic analysis and revised classification of atypoid mygalomorph spiders (Araneae, Mygalomorphae), with notes on arachnid ultraconserved element loci. **PeerJ**, v. 7, p. e6864, 2019.

HICKMAN, V. V. **Some common Tasmanian spiders**. 1 ed. Hobart: Tasmanian Museum and Art Gallery. 1967. 112 p.

KHMELIK, V. V.; KOZUB, D.; GLAZUNOV, A. Helicon Focus 3.10. 3 and 4.01 Pro. 2006.

LABARQUE, F. M. *et al.* 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.

LEDFORD, J. *et al.* Phylogenomics and biogeography of leptonetid spiders (Araneae: Leptonetidae). **Invertebrate Systematics**, v. 35, n. 3, p. 332-349, 2021.

MADDISON, W. P., MADDISON, D. R., 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. Available online at: <http://mesquiteproject.org>. (Accessed 17 January 2022).

MICHALIK, P. *et al.* 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**, v. 57, n. 4, p. 737-747, 2019.

OCA, L. M. *et al.* Phylogenomic analysis, reclassification, and evolution of South American nemesioid burrowing mygalomorph spiders. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 168, p. 107377, 2022.

OPATOVA, V. *et al.* Phylogenetic systematics and evolution of the spider infraorder Mygalomorphae using genomic scale data. **Systematic Biology**, v. 69, n. 4, p. 671-707, 2020.

PEKÁR, S.; SOBOTNÍK, J.; LUBIN, Y. Armoured spiderman: morphological and behavioural adaptations of a specialised araneophagous predator (Araneae: Palpimanidae). **Naturwissenschaften**, v. 98, n. 7, p. 593-603, 2011.

PÉREZ-MILES, F. *et al.* Morphology and evolution of scopula, pseudoscopula and claw tufts in Mygalomorphae (Araneae). **Zoomorphology**, v. 136, n. 4, p. 435-459, 2017.

PLATINICK, N. I. **Spider of the world: A natural history**. 1 ed. Princeton: Princeton university press, 2020. 256 p.

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.

HEDIN, M. *et al.* Phylogenomic analysis and revised classification of atypoid mygalomorph spiders (Araneae, Mygalomorphae), with notes on arachnid ultraconserved element loci. **PeerJ**, v. 7, p. e6864, 2019.

RAMÍREZ, M. J. The morphology and phylogeny of dionychan spiders (Araneae: Araneomorphae). **Bulletin of the american Museum of Natural History**, New York, v. 2014, n. 390, p. 1-374, 2014.

RAMÍREZ, M. J. *et al.* Myrmecicultoridae, a new family of myrmecophilic spiders from the Chihuahuan Desert (Araneae: Entelegynae). **American Museum Novitates**, v. 2019, n. 3930, p. 1-24, 2019.

SCHARFF, N. *et al.* Phylogeny of the orb-weaving spider family Araneidae (Araneae: Araneoidea). **Cladistics**, v. 36, n. 1, p. 1-21, 2020.

SPECK, J.; BARTH, F. G. Vibration sensitivity of pretarsal slit sensilla in the spider leg. **Journal of comparative physiology**, v. 148, n. 2, p. 187-194, 1982.

SHAO, L.; LI, S. Early Cretaceous greenhouse pumped higher taxa diversification in spiders. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 127, p. 146-155, 2018.

SHULTZ, J. W. Morphology of locomotor appendages in Arachnida: evolutionary trends and phylogenetic implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 97, n. 1, p. 1-56, 1989.

SNODGRASS, R. E. **Principles of Insect Morphology**. 1 ed. New York: McGraw-Hill Book Company, 667 pp. 1935.

SNODGRASS, R. E. **A Textbook of Arthropod Anatomy**. 1 ed. New York: Ithaca, Comstock, 1952. P. 363.

TANG, Y. N. *et al.* Description of a new genus and two new species of the funnel-web mygalomorph (Araneae: Mygalomorphae: Macrothelidae) from China with notes on taxonomic amendments. **Zootaxa**, v. 5125, p. 513-535, 2022.

WHEELER, W. C. *et al.* 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.

WILSON, J. *et al.* Correlation with a limited set of behavioral niches explains the convergence of somatic morphology in mygalomorph spiders. **Authorea Preprints**, 2022.

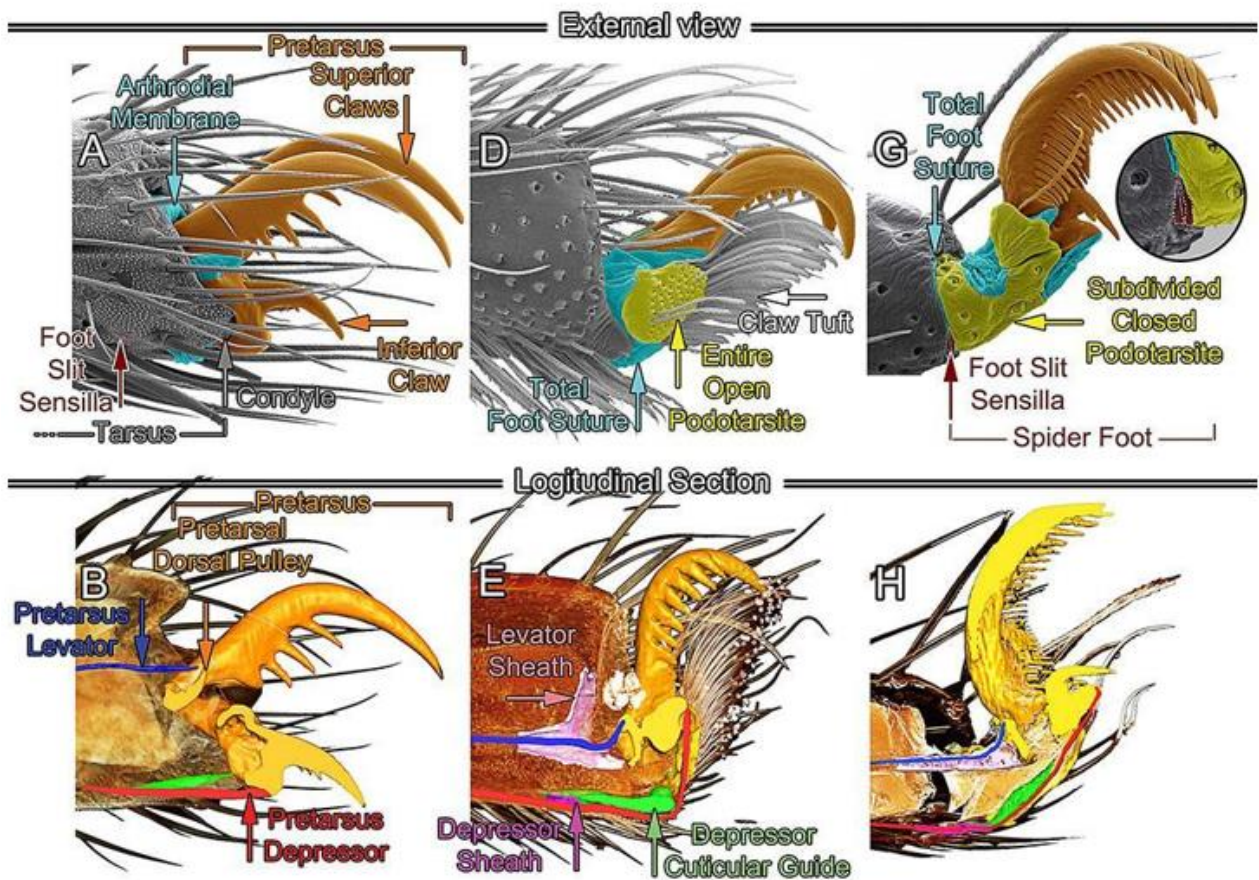
WOLFF, J. O.; NENTWIG, W.; GORB, S. N. The great silk alternative: multiple co-evolution of web loss and sticky hairs in spiders. **PLoS One**, v. 8, n. 5, p. e 62682, 2013.

WOLFF, J. O. *et al.* Stabilized morphological evolution of spiders despite mosaic changes in foraging ecology. **Systematic Biology**, v. 71, p. 1487–1503, 2022

ZONSTEIN, S. L.; MARUSIK, Y. M. A review of the spider genus *Atmetochilus* of Sumatra, Indonesia, with first analysis of male characters and description of three new species (Araneae, Nemesiidae). **Zoological Studies**, v. 55, 2016.

ZONSTEIN, S. Notes on Entypesa (Araneae: Nemesiidae) in the Field Museum of Natural History, with descriptions of four new species from Madagascar. **Arachnology**, v. 17, n. 9, p. 469-479, 2018.

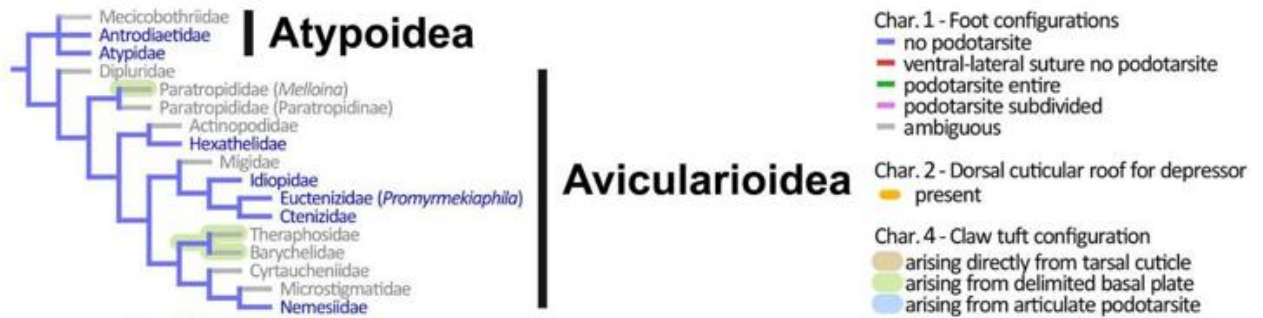
Figura - Introdução Geral



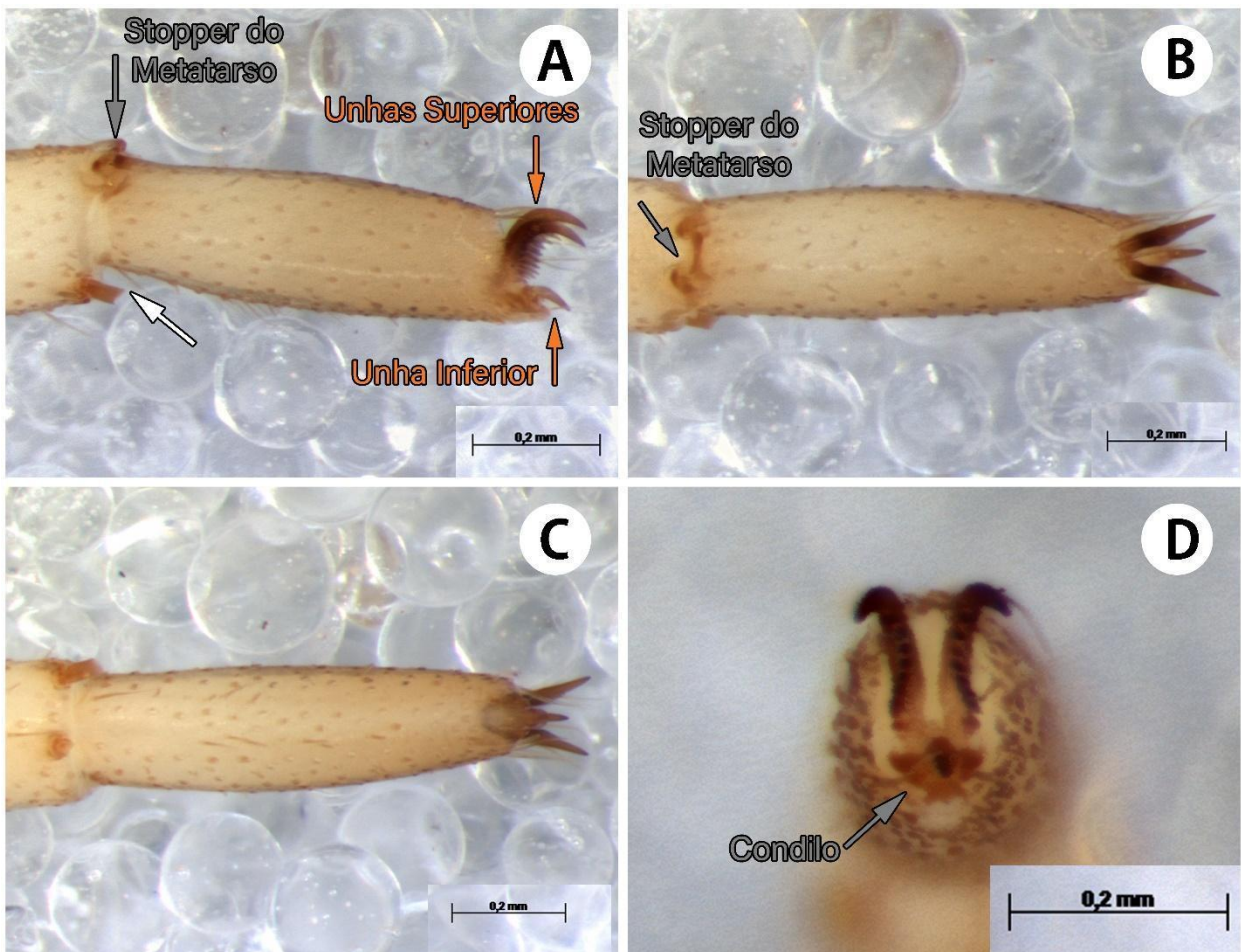
**Figura 1.** Resumo das configurações dos pés das aranhas, modificado de Labarque *et al.* (2017), incluindo morfologia externa e terminologia de anatomia interna. **A-B, D-E, G-H** Preparações dos pés das fêmeas (A, D, G MEV, vista lateral externa; B, E, H reconstruções de micro-CT, corte longitudinal). **A-B** *Liphistius yamasakii* Ono. **D-E** *Dysdera crocata* C. L. Koch. **G-H** *Izithunzi capense* (Simon).



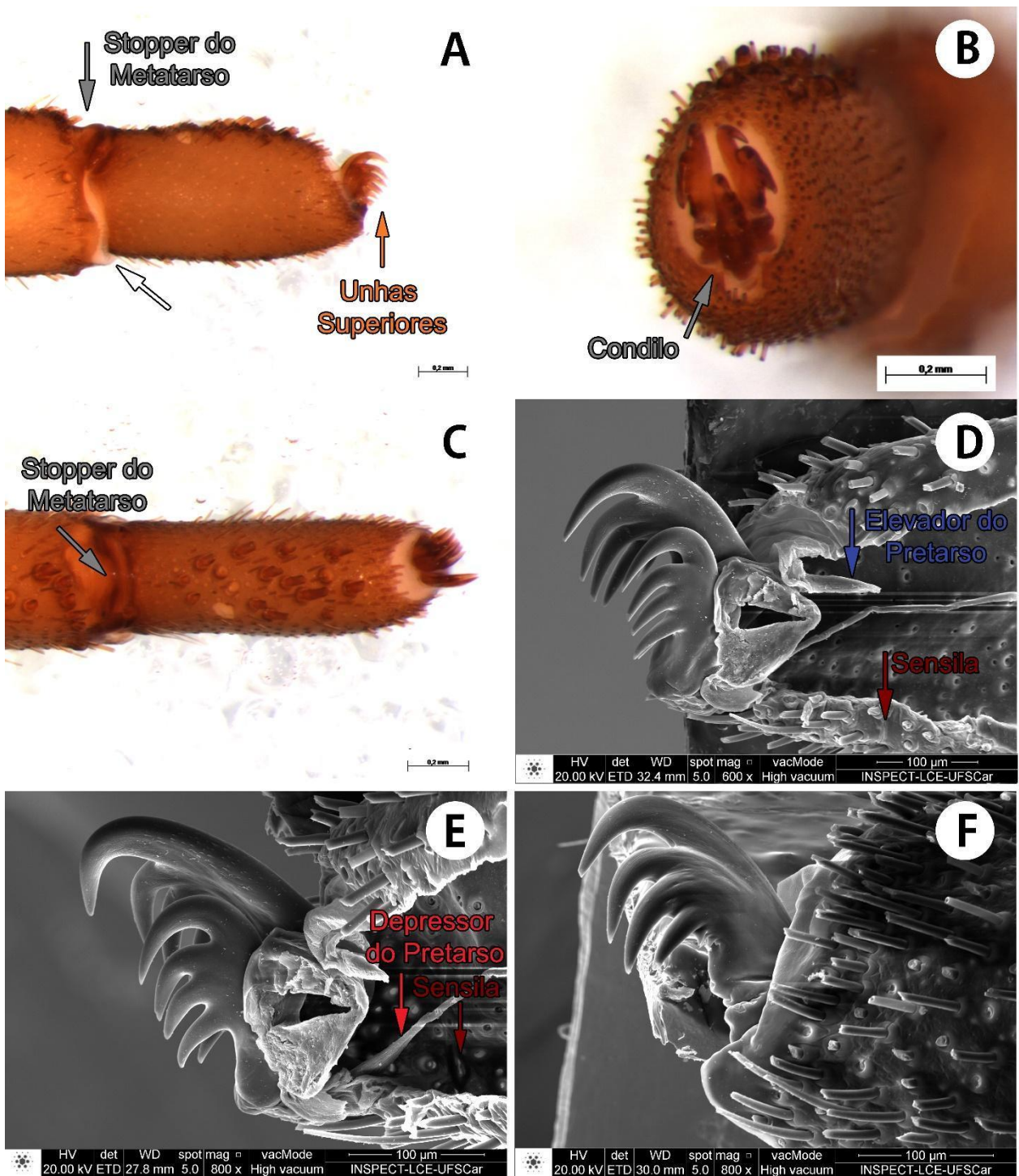
## Figuras – Capítulo 1



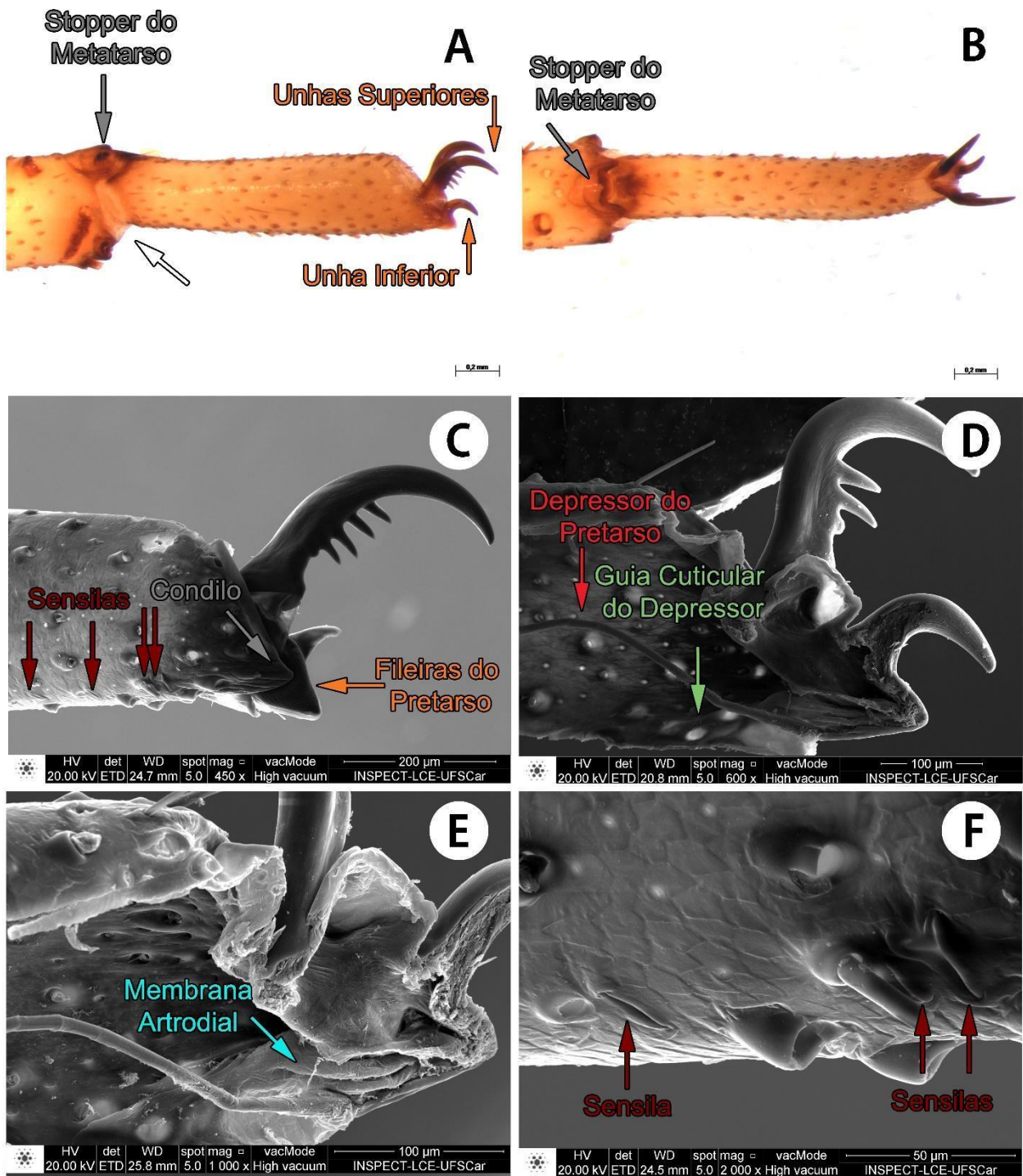
**Figura 2.** Árvore composta das aranhas, modificada de Labarque *et al.* (2017) mostrando um resumo aproximado das relações em Mygalomorphae (após Griswold & Ramírez, 2017). Mapeamento das configurações dos pés e unhas (caracteres 1 e 4, respectivamente) e do telhado dorsal cuticular para o tendão depressor (caráter 2).



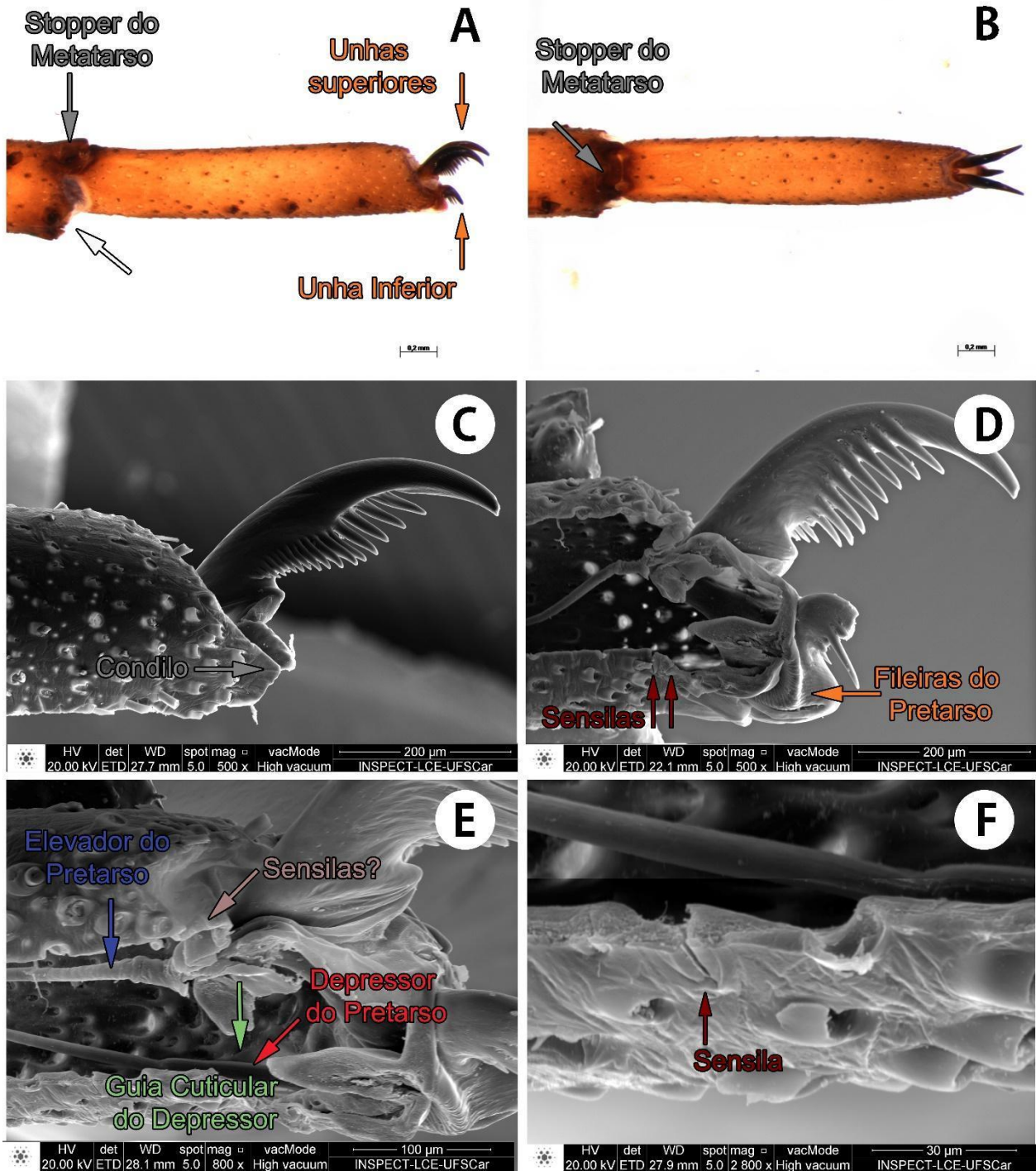
**Figura 3.** Configuração do pé de Mecicobothriidae. **A-D** *Mecicobothrium thorelli* Holmberg, 1882 (IBSP12537), tarso esquerdo II, fêmea (ML: A prolateral; B dorsal; C ventral; D apical).



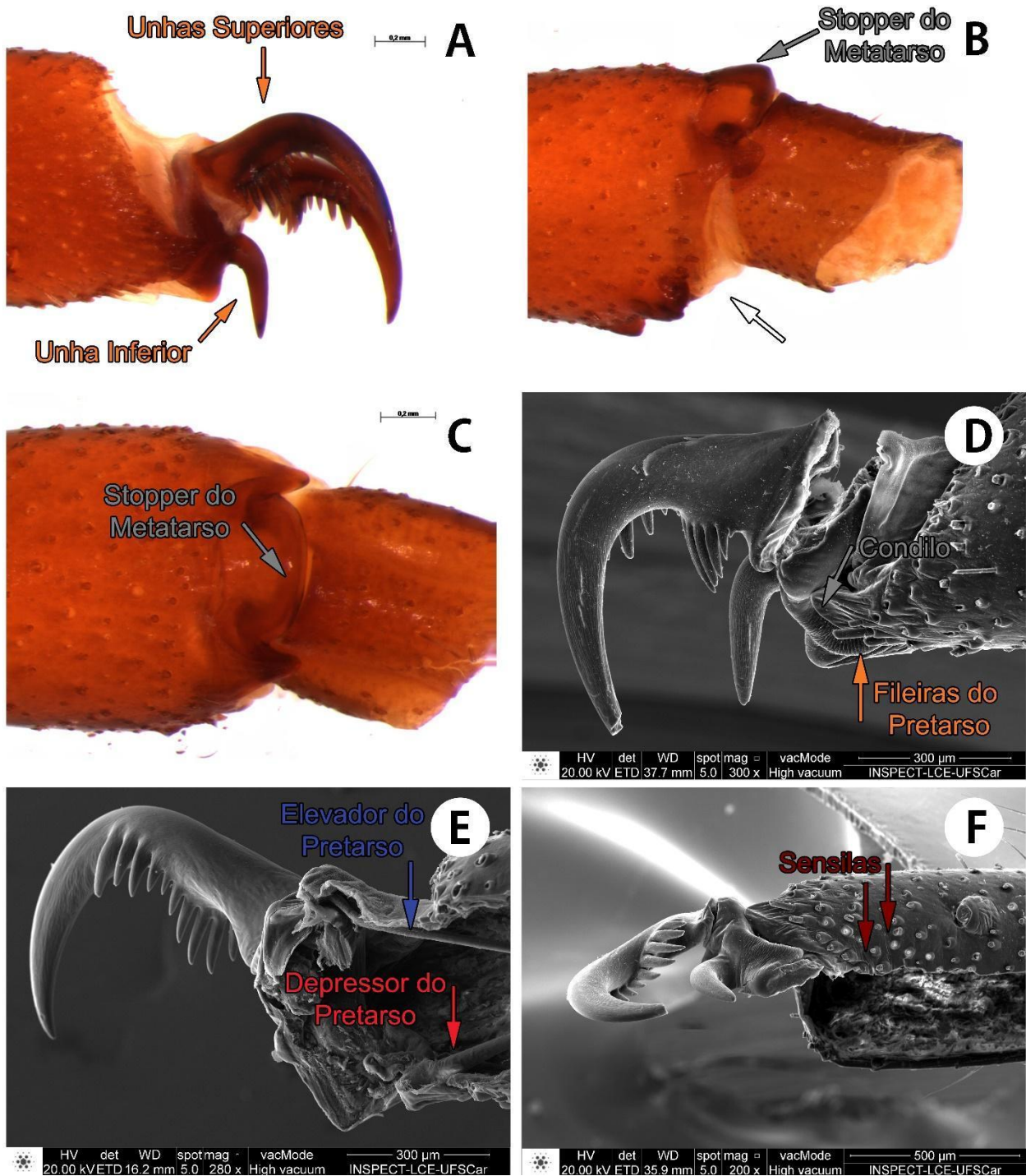
**Figura 4.** Configuração do pé de Atypidae. **A-F** *Atypus affinis* Eichwald, 1830 (ZMUC), tarso esquerdo I, fêmea. A-C Preparado inteiro (ML: A prolateral; B apical; C dorsal). D-E Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: D, E metade prolateral, retrolateral; F metade retrolateral, retrolateral).



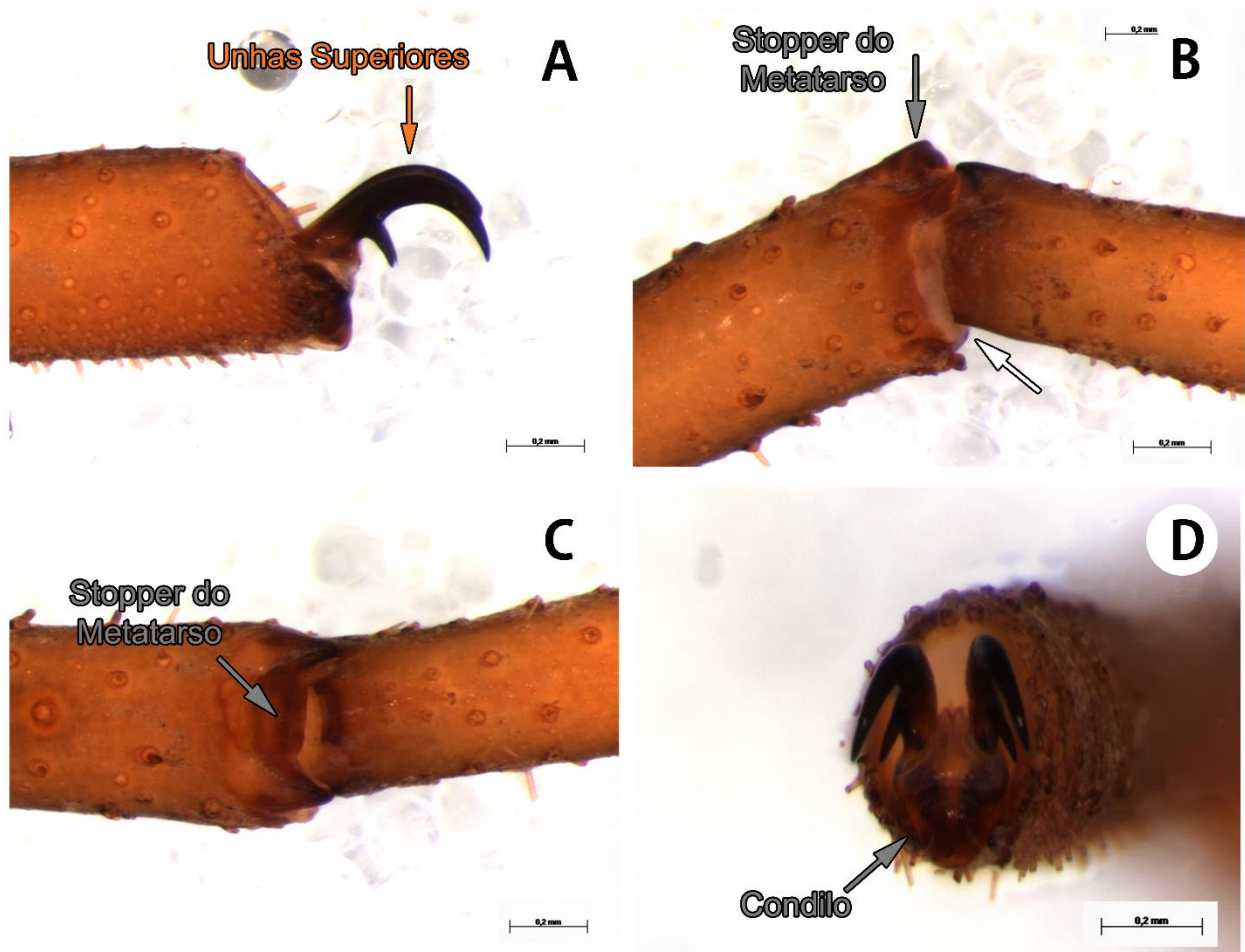
**Figura 5.** Configuração do pé de Antrodiaetidae. A-F *Antrodiaetus unicolor* (Hentz, 1842) (IBSP4052), tarso esquerdo II, fêmea. A-B Preparado inteiro (ML: A prolateral; B dorsal). C-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C, F metade prolateral, prolateral [F detalhe sensilas do pé]; D, E metade retrolateral, prolateral).



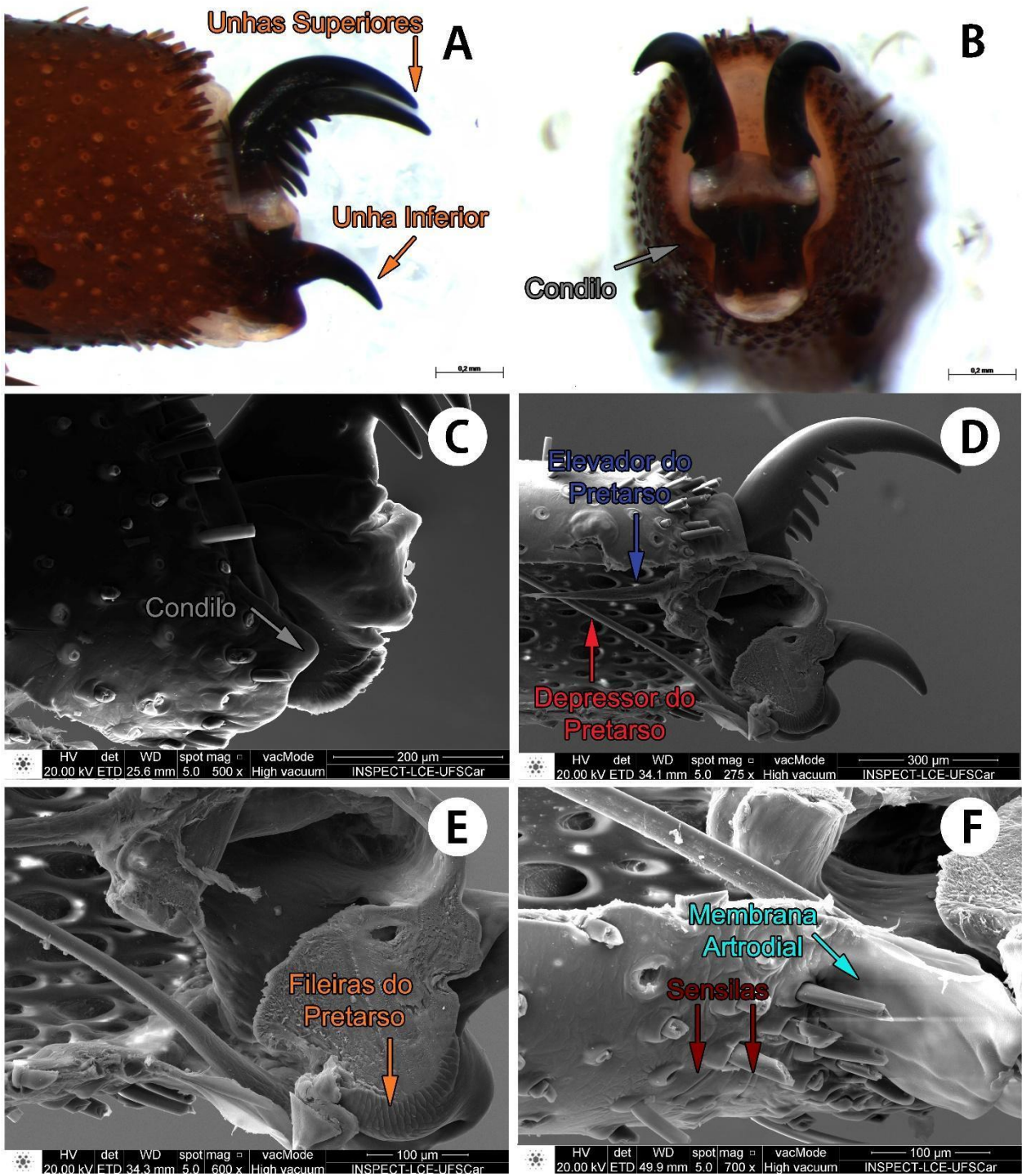
**Figura 6.** Configuração do pé de Ischnothelidae. A-F *Ischnothele annulata* Tullgren, 1905, (FML-1394), tarso esquerdo II, fêmea. A-B Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal). C-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C metade prolateral, prolateral; D-F metade retrolateral, prolateral).



**Figura 7.** Configuração do pé de Hexathelidae. **A-F** *Hexathele* Ausserer, 1871 (IBSP3463), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (ML: A pretarso, prolateral; B *stopper* do metatarso, prolateral; C idem, dorsal). D-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: D metade retrolateral, retrolateral; F idem, ventral; E metade prolateral, retrolateral).

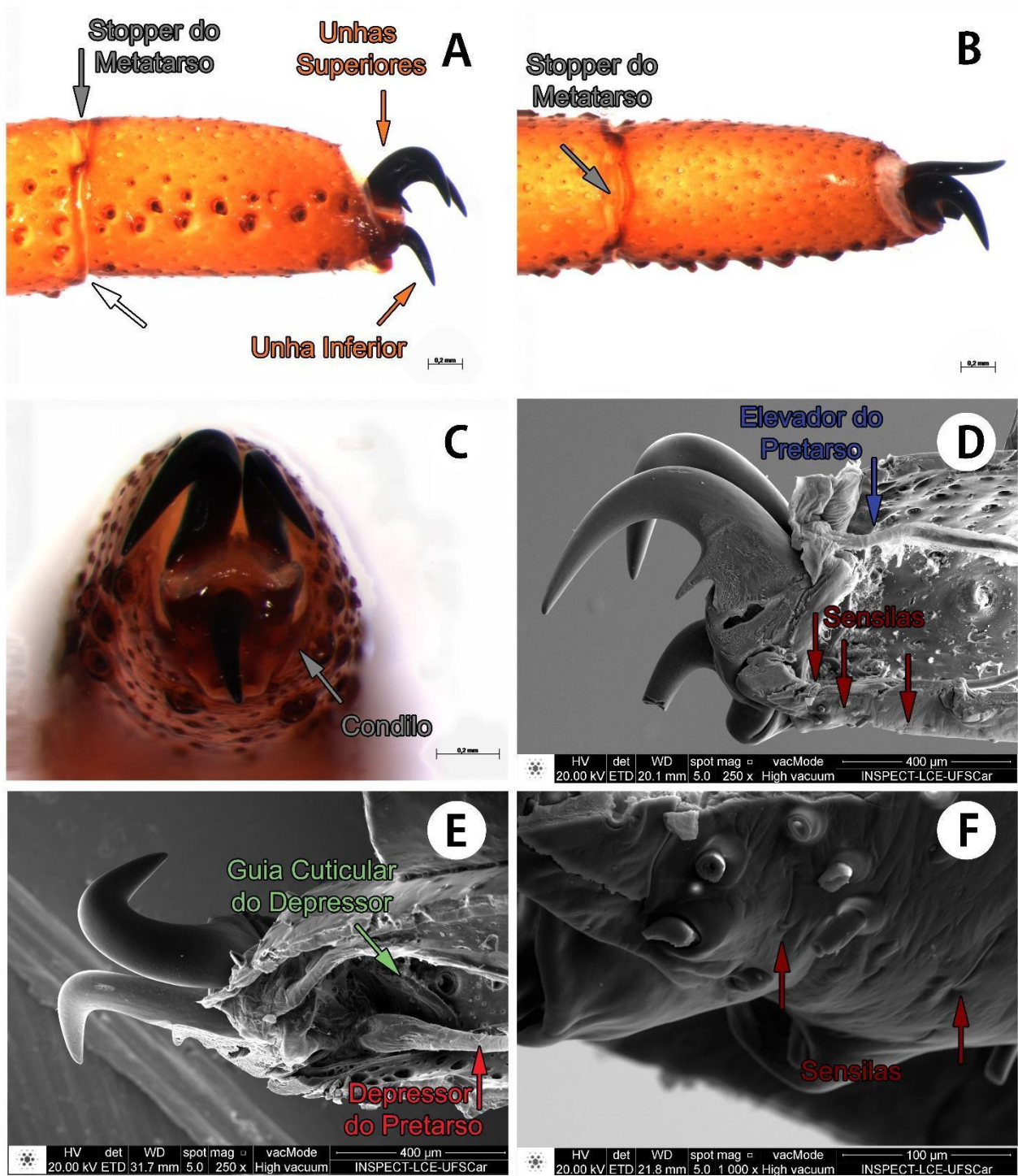


**Figura 8.** Configuração do pé de Paratropididae. **A-D** *Paratropis* Simon, 1889 (FML-1386), tarso esquerdo II, macho (ML: A pretarso, prolateral; B *stopper* do metatarso, prolateral; C idem, dorsal; D pretarso apical).

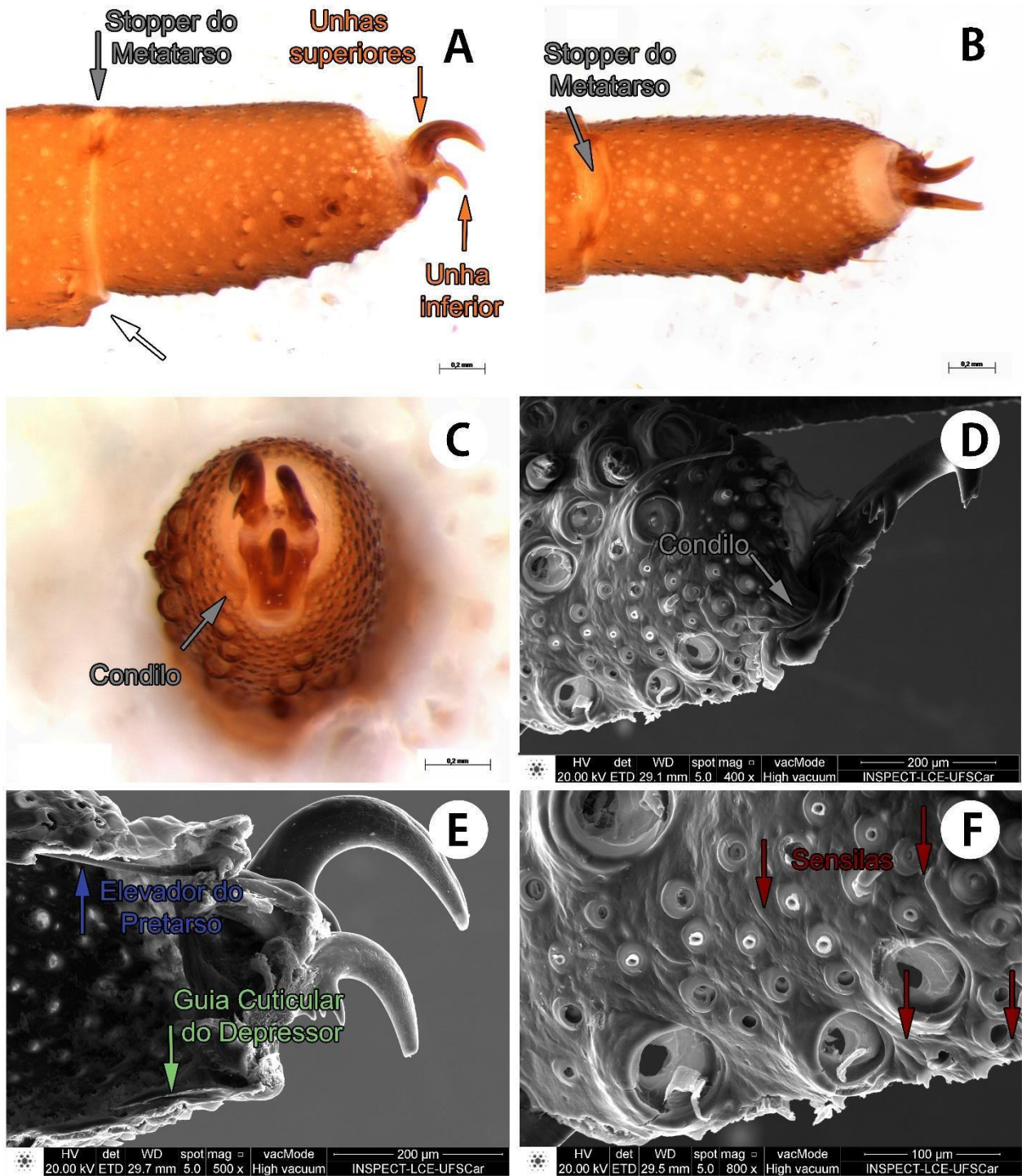


**Figura 9.** Configuração do pé de Atracidae. A-F *Hadronyche* L. Koch, 1873 (FML-1371), tarso esquerdo II. A-B Preparado inteiro (ML: A pretarso, prolateral; B idem, apical). C-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C metade prolateral, prolateral; D-F metade retrolateral [D-E prolateral; F ventral]).

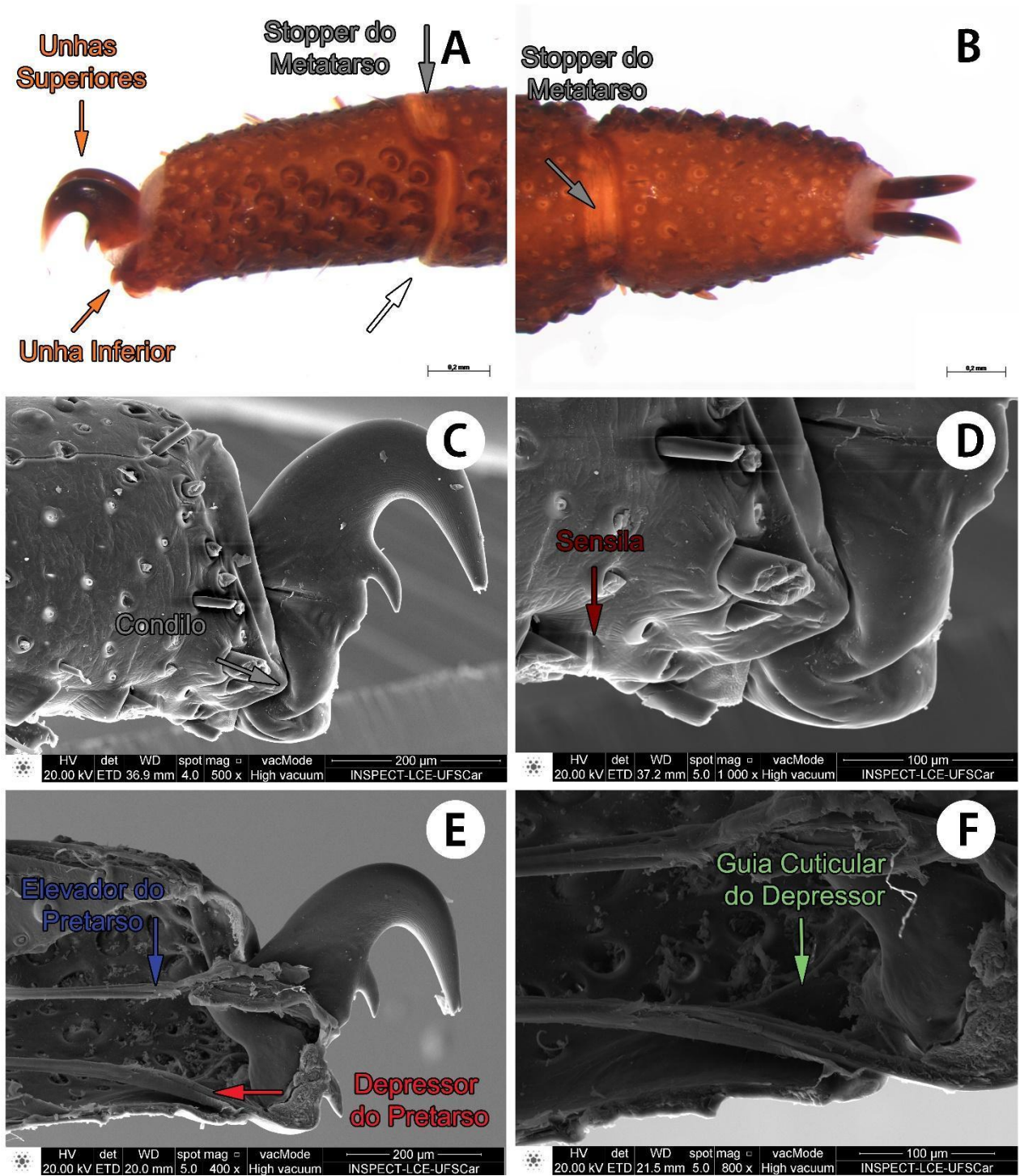




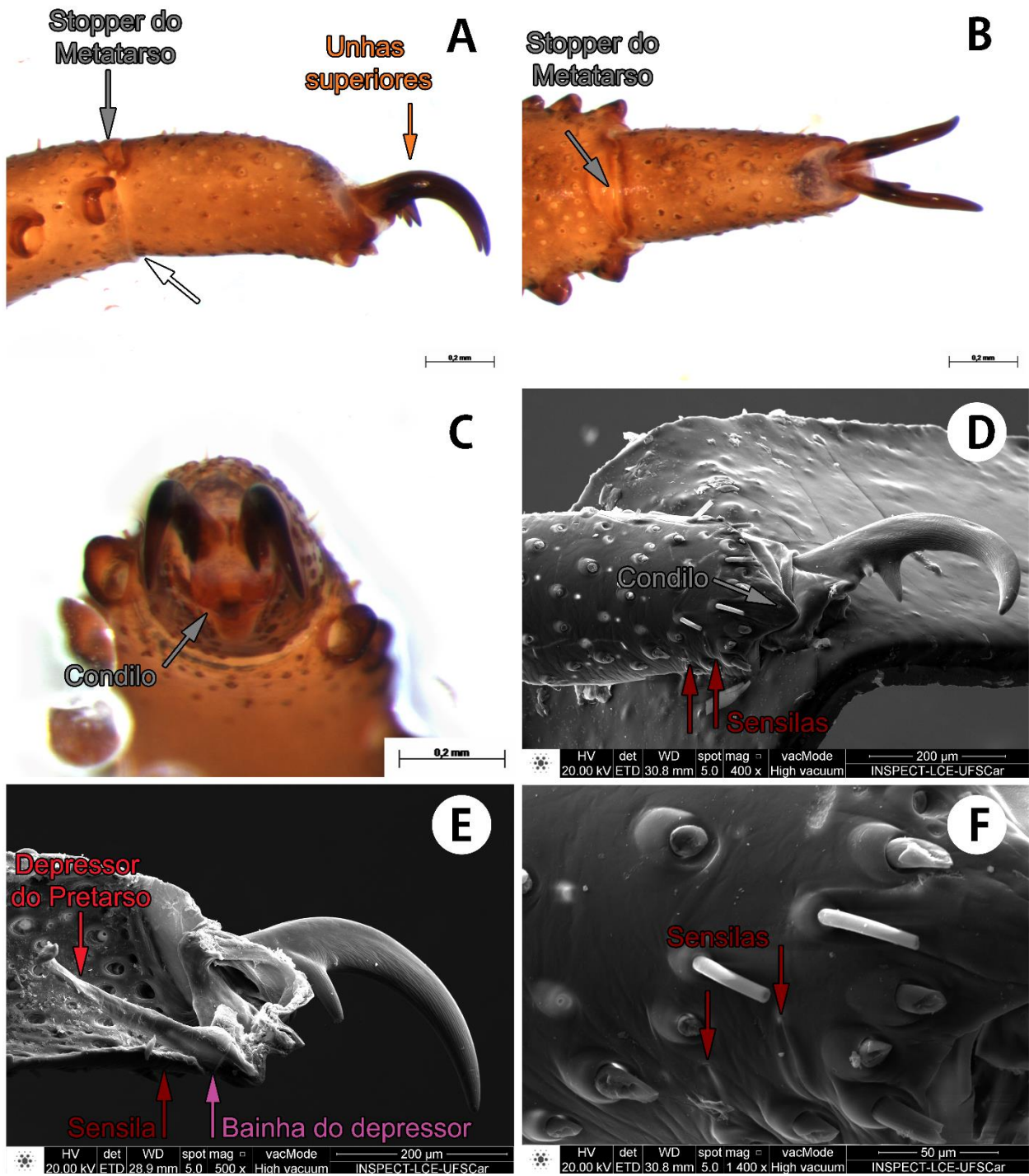
**Figura 10.** Configuração do pé de Actinopodidae. **A-F** *Actinopus* Perty, 1833 (FML-1378), tarso esquerdo II, fêmea. **A-C** Preparado inteiro (ML: **A** prolateral, **B** dorsal, **C** apical). **D-F** Corte longitudinal, metade prolateral, detalhe do pretarso (MEV: **D** retrolateral; **E** dorsal; **F** ventral).



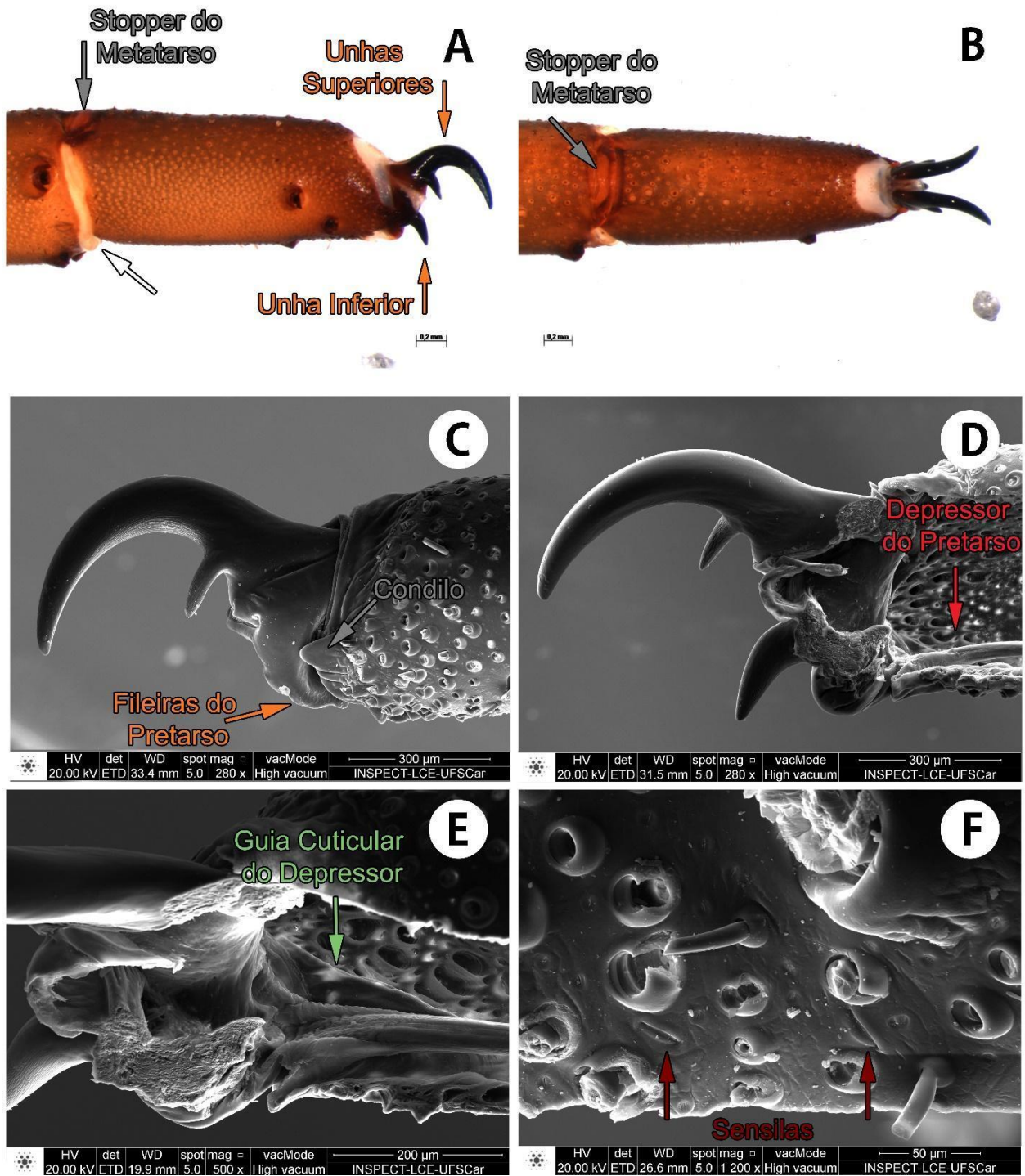
**Figura 11.** Configuração do pé de Actinopodidae. A-F *Missulena Walckenaer, 1805* (FML-1375), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). D-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: D, F metade prolateral, prolateral [F detalhe sensilas]; E metade retrolateral, prolateral).



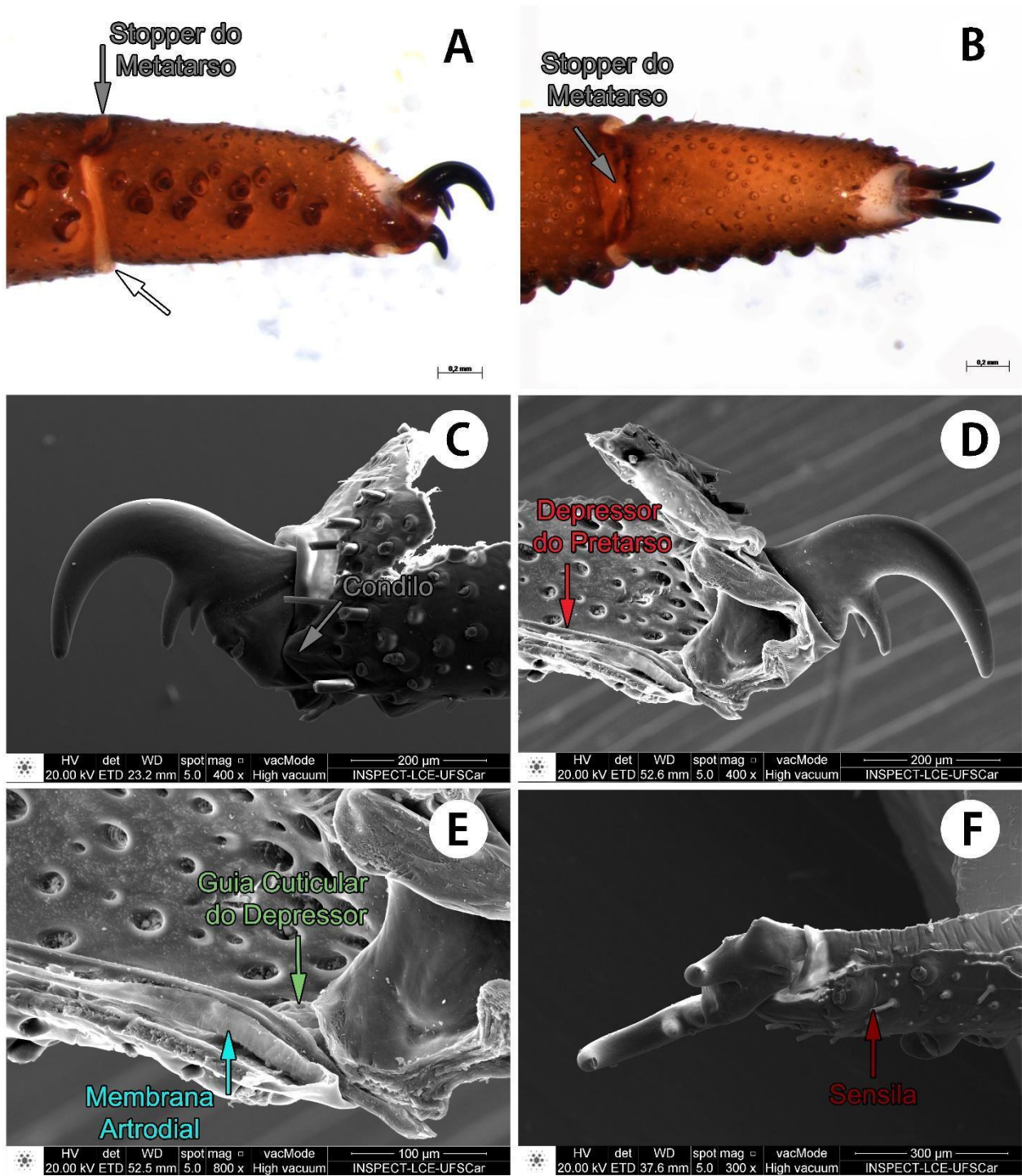
**Figura 12.** Configuração do pé de Halonoproctidae. **A-F** *Conothele* Thorell, 1878 (QMS12276), tarso esquerdo I, fêmea. A-B Preparado inteiro (LM: A retrolateral; B dorsal). C-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C, D metade prolaral, prolaral [D detalhe sensila]; E, F metade retrolateral, prolaral [F detalhe guia cuticular do tendão depressor]).



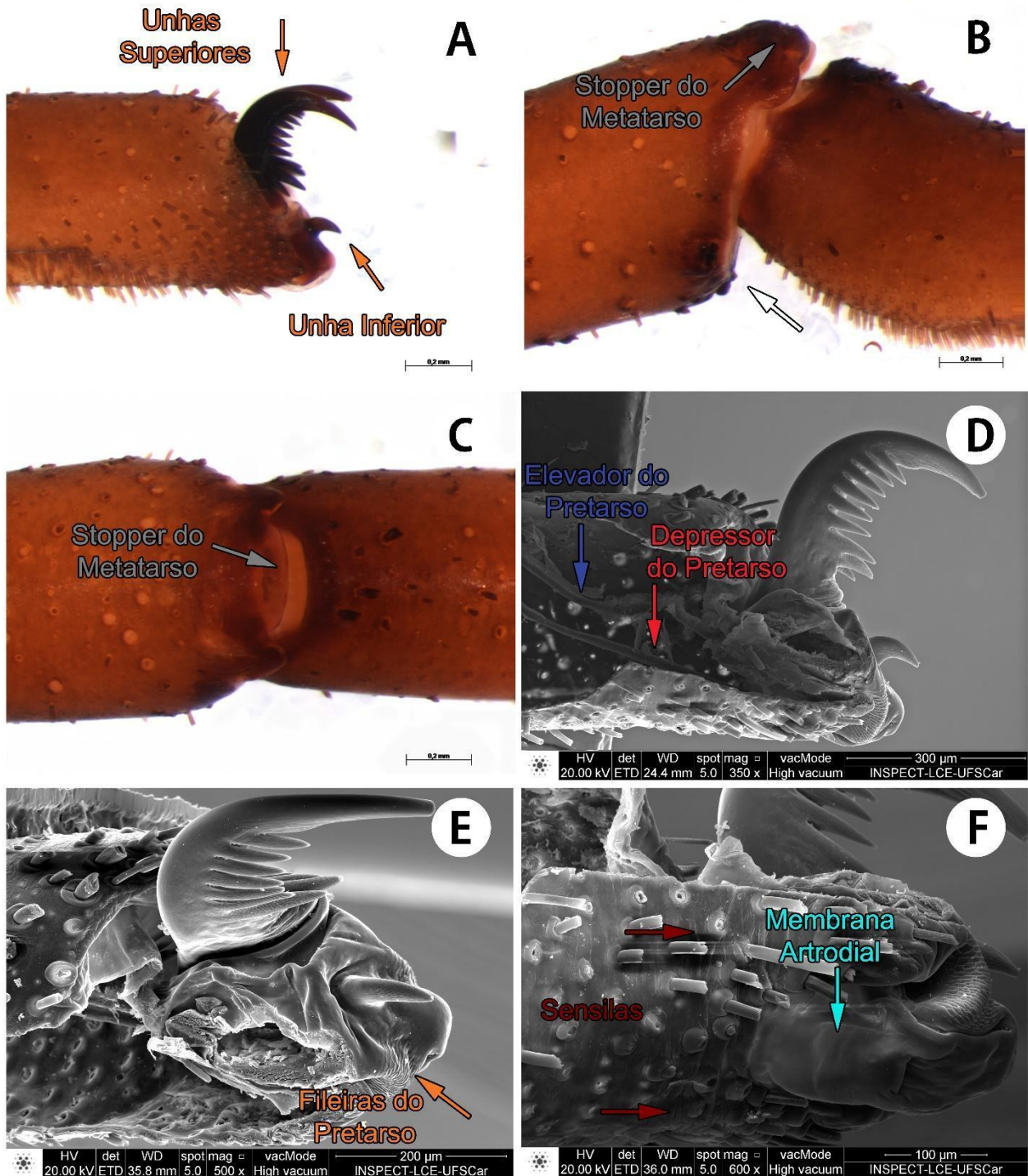
**Figura 13.** Configuração do pé de Migidae. *Migas nitens* Hickman, 1927 (QMS11129), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). D-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: D, F metade prolateral, prolateral [F detalhe sensilas]; E metade retrolateral, prolateral).



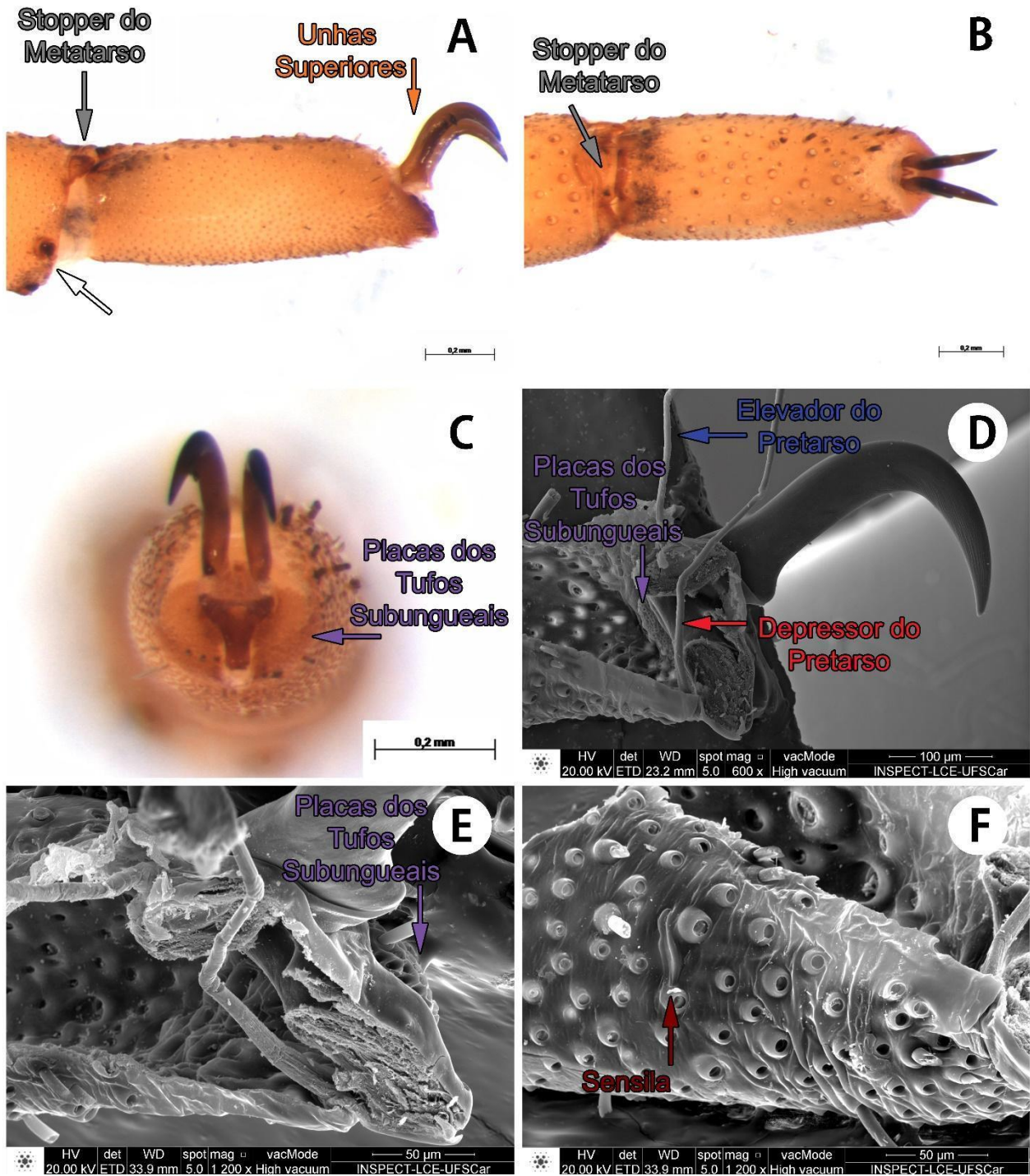
**Figura 14.** Configuração do pé de Idiopidae. **A-F** *Euoplos variabilis* (Rainbow & Pulleine, 1918) (QLD), tarso esquerdo II, fêmea. **A-B** Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal). **C-F** Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C, F metade retrolateral, retrolateral [F detalhe sensilas]; D, E metade prolateral [D retrolateral; E dorsal]).



**Figura 15.** Configuração do pé de Idiopidae. **A-F** *Idiops* sp. Perty, 1833 (JPG), tarso esquerdo II, fêmea. A-B Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal). C-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C-E metade retrolateral [C retrolateral; D-E prolateral]; F metade prolateral, ventral).

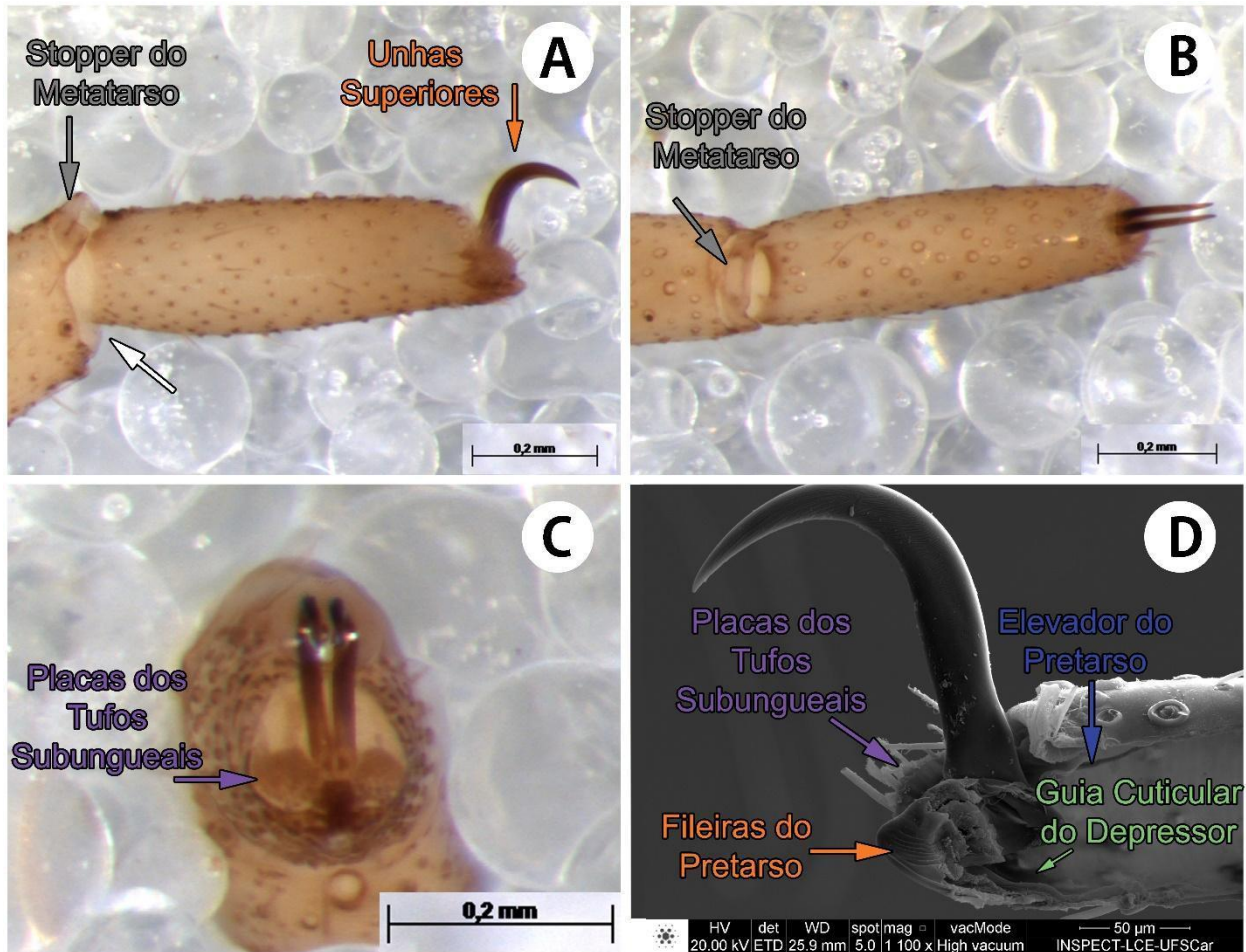


**Figura 16.** Configuração do pé de Euctenizidae. **A-F** *Eucteniza Mexicana* (O. Pickard-Cambridge, 1895) (FML-1385), tarso esquerdo II, macho. A-C Preparado inteiro (LM: A pretarso, prolateral; B stopper do metatarso, prolateral; C idem, dorsal). D-F Corte longitudinal, metade retrolateral, detalhe do pretarso (MEV: D prolateral; E dorsal; F ventral).

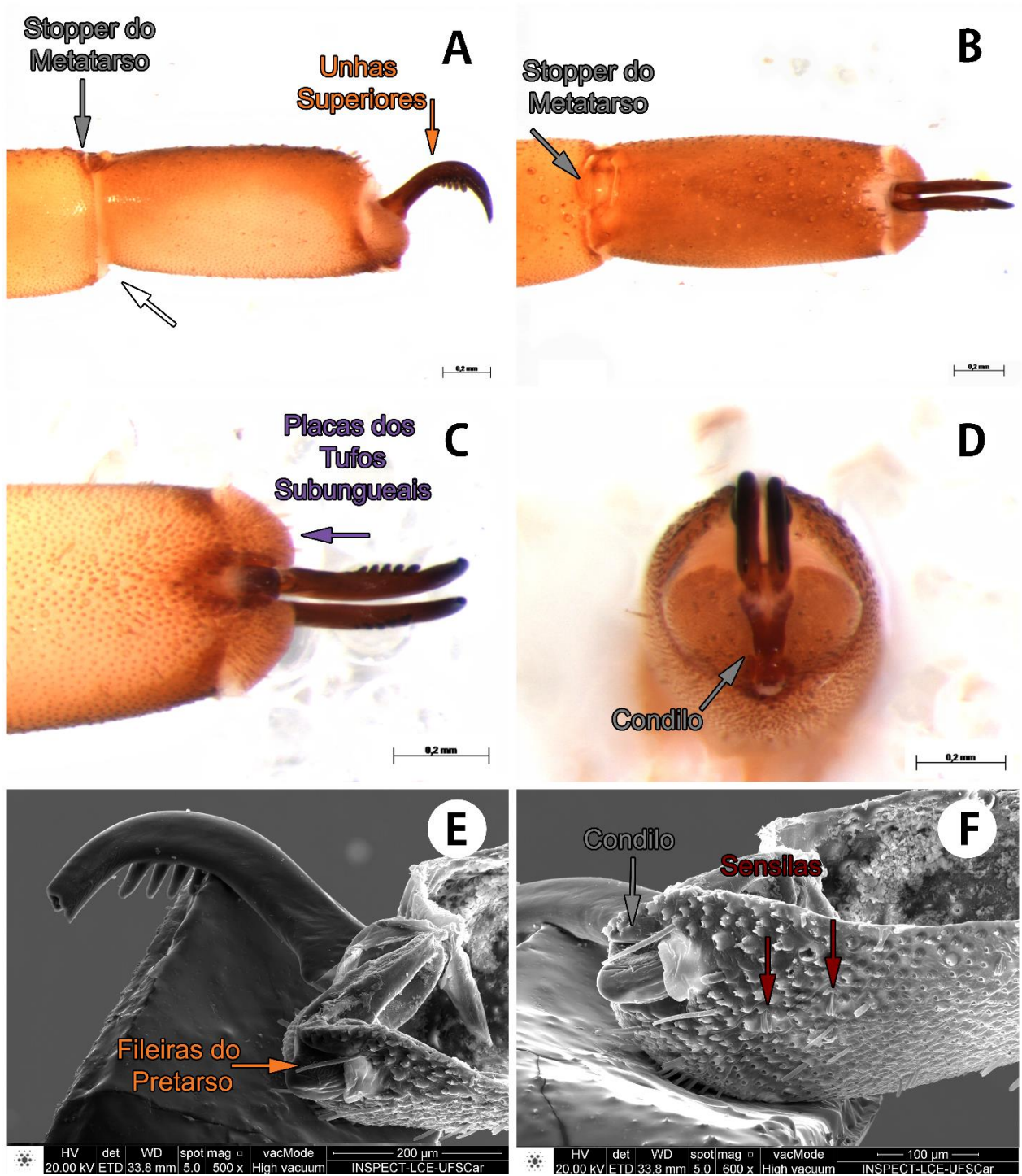


**Figura 17.** Configuração do pé de Barychelidae. A-F Barychelidae morfotipo 1 (IBSP165118), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). D-F Corte longitudinal, metade retrolateral, detalhe do pretarso (MEV: D prolateral; E dorsal; F ventral).

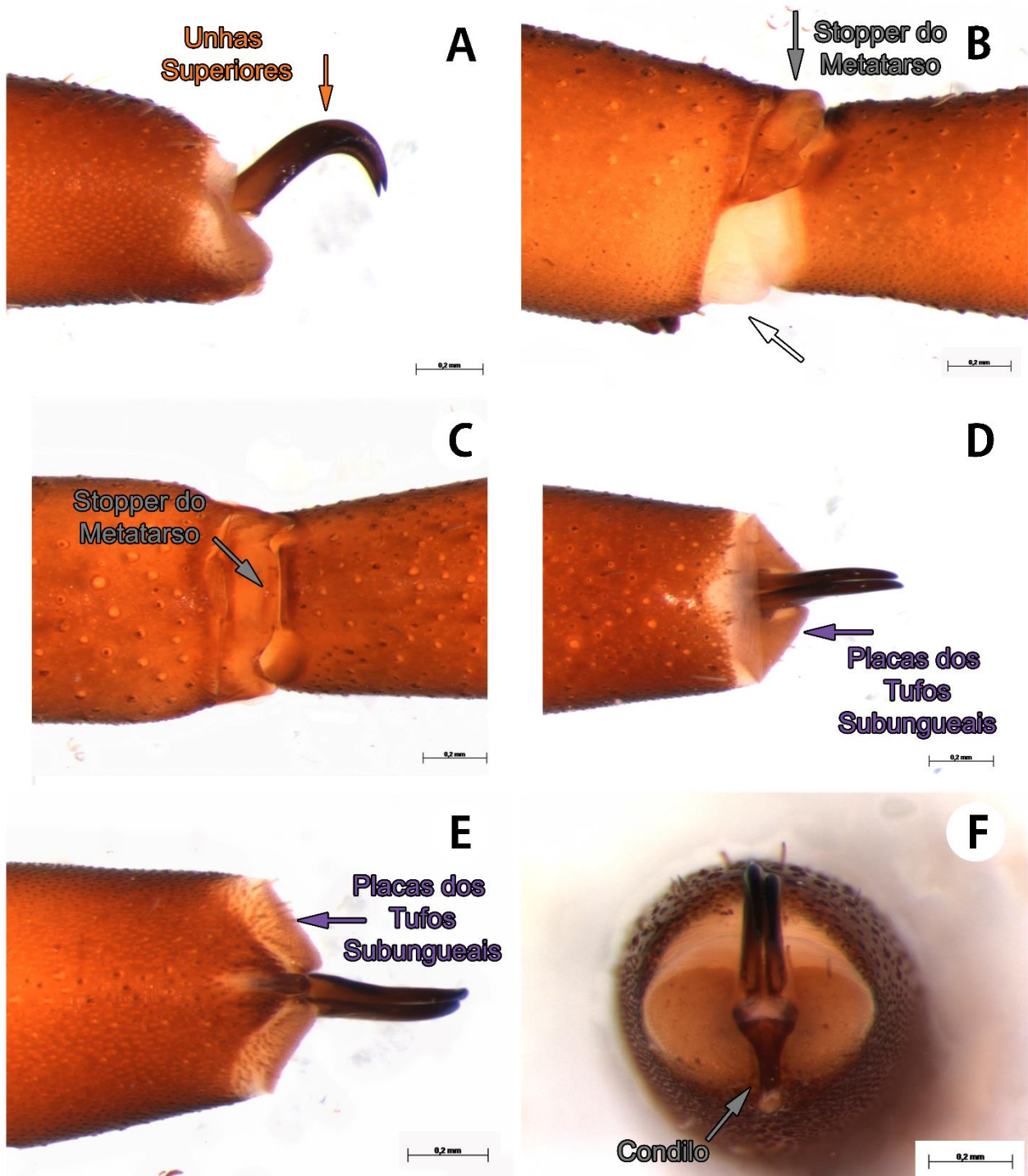




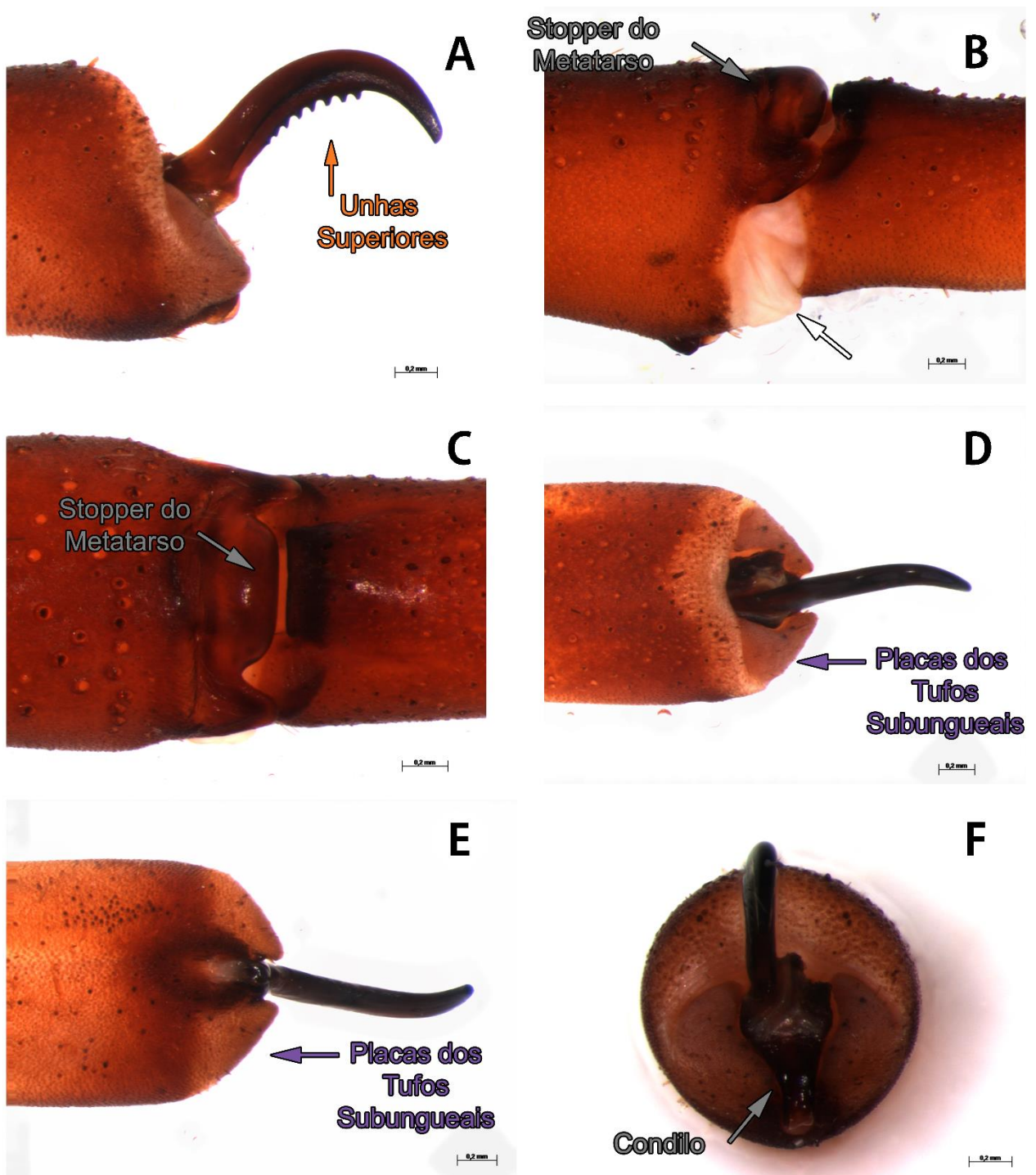
**Figura 18.** Configuração do pé de Barychelidae. **A-D** Barychelidae morfotipo 2 (FML-1379), tarso esquerdo II, fêmea. **A-C** Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). **D** Corte longitudinal, metade prolateral, detalhe do pretarso (MEV: D retrolateral).



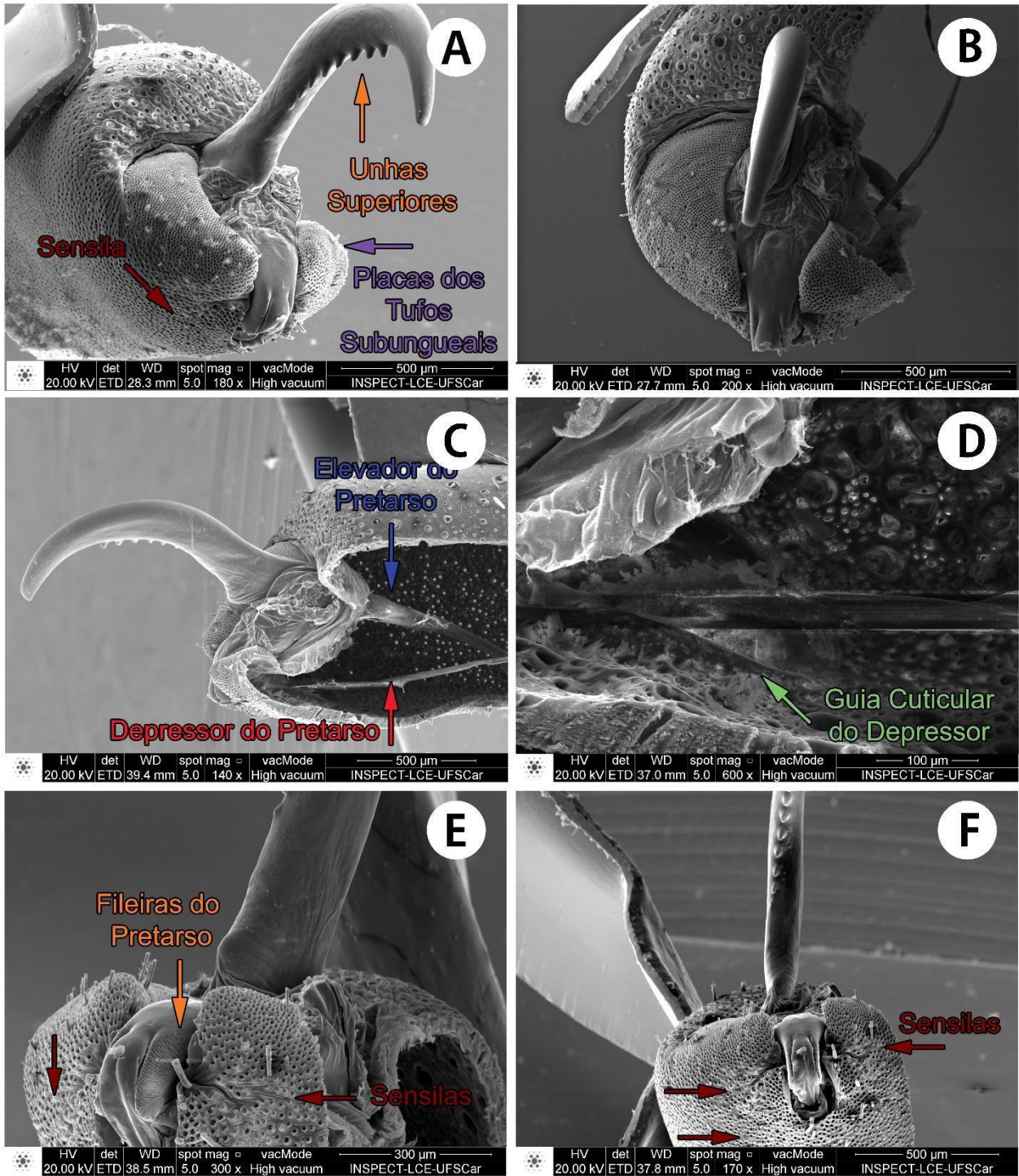
**Figura 19.** Configuração do pé de Barychelidae. **A-F** *Idiactis* L. Koch, 1874, (FML-1378), tarso esquerdo II, fêmea. A-D Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C ventral; D apical). E-F Corte longitudinal, metade prolateral, detalhe do pretarso (MEV: E retrolateral; F ventral).



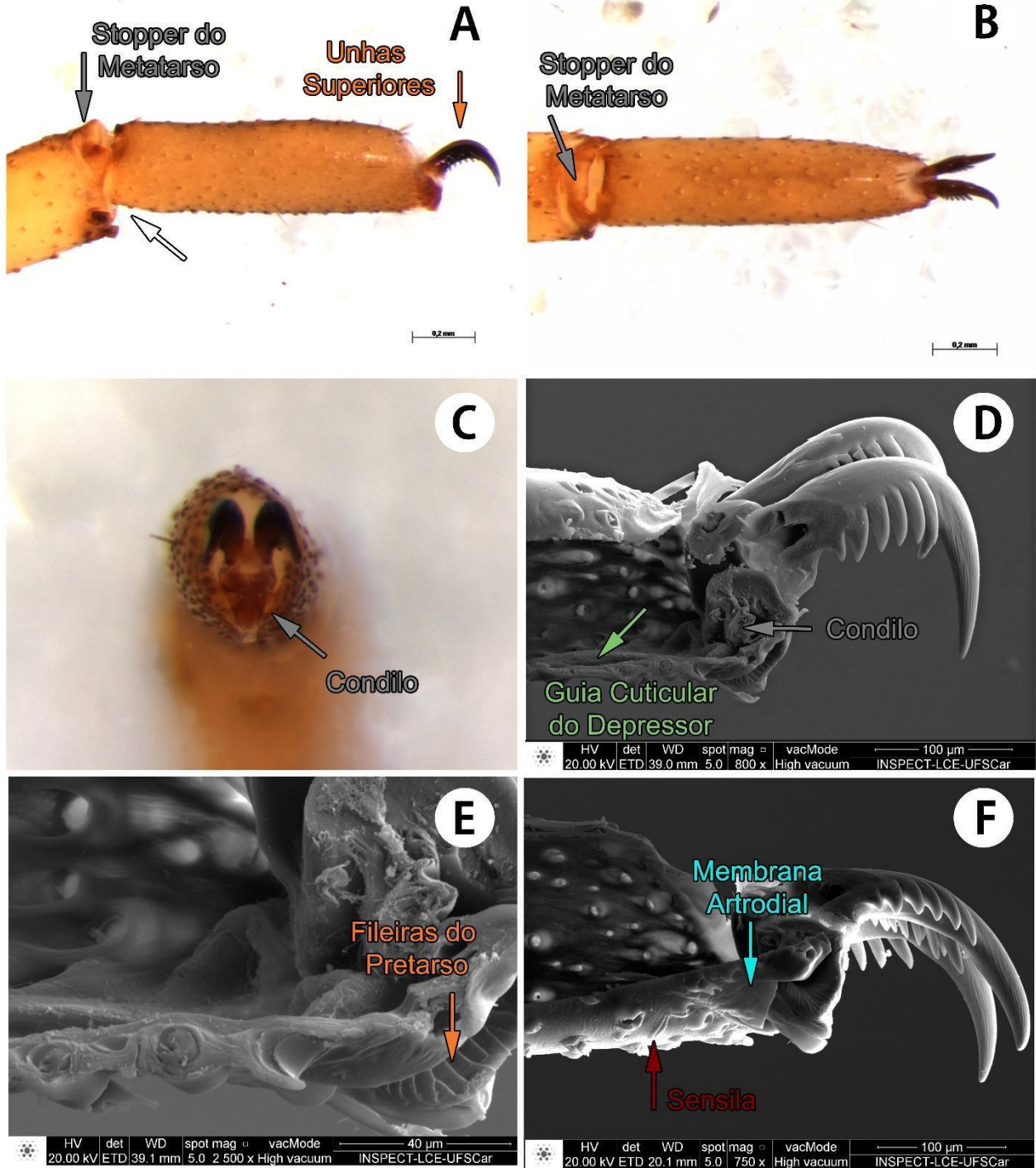
**Figura 20.** Configuração do pé de Theraphosidae. **A-F** *Sickius longibulbi* Soares & Camargo, 1948 (FML-1381), tarso esquerdo II, fêmea (ML: A, D-F pretarso [A prolateral; D dorsal; E ventral; F apical]; B-C stopper do metatarso [B prolateral, C dorsal]).



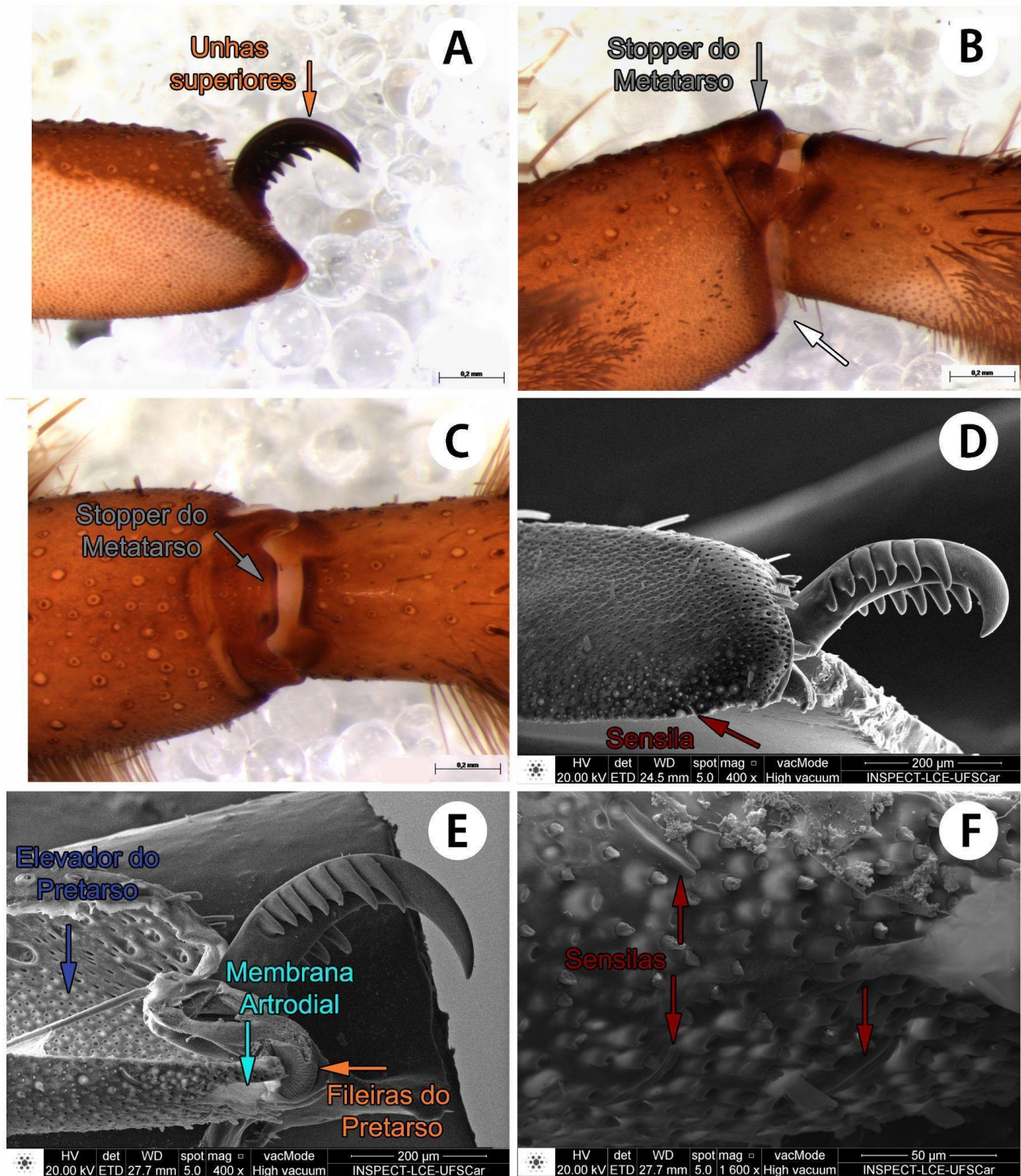
**Figura 21.** Configuração do pé de Theraphosidae. **A-F** *Vitalius nondescriptus* (Mello-Leitão, 1926) (CAD280), tarso esquerdo II, macho (ML: A, D-F pretarso [A pro-lateral; D dorsal; E ventral; F apical]; B-C stopper do metatarso [B pro-lateral, C dorsal]–F).



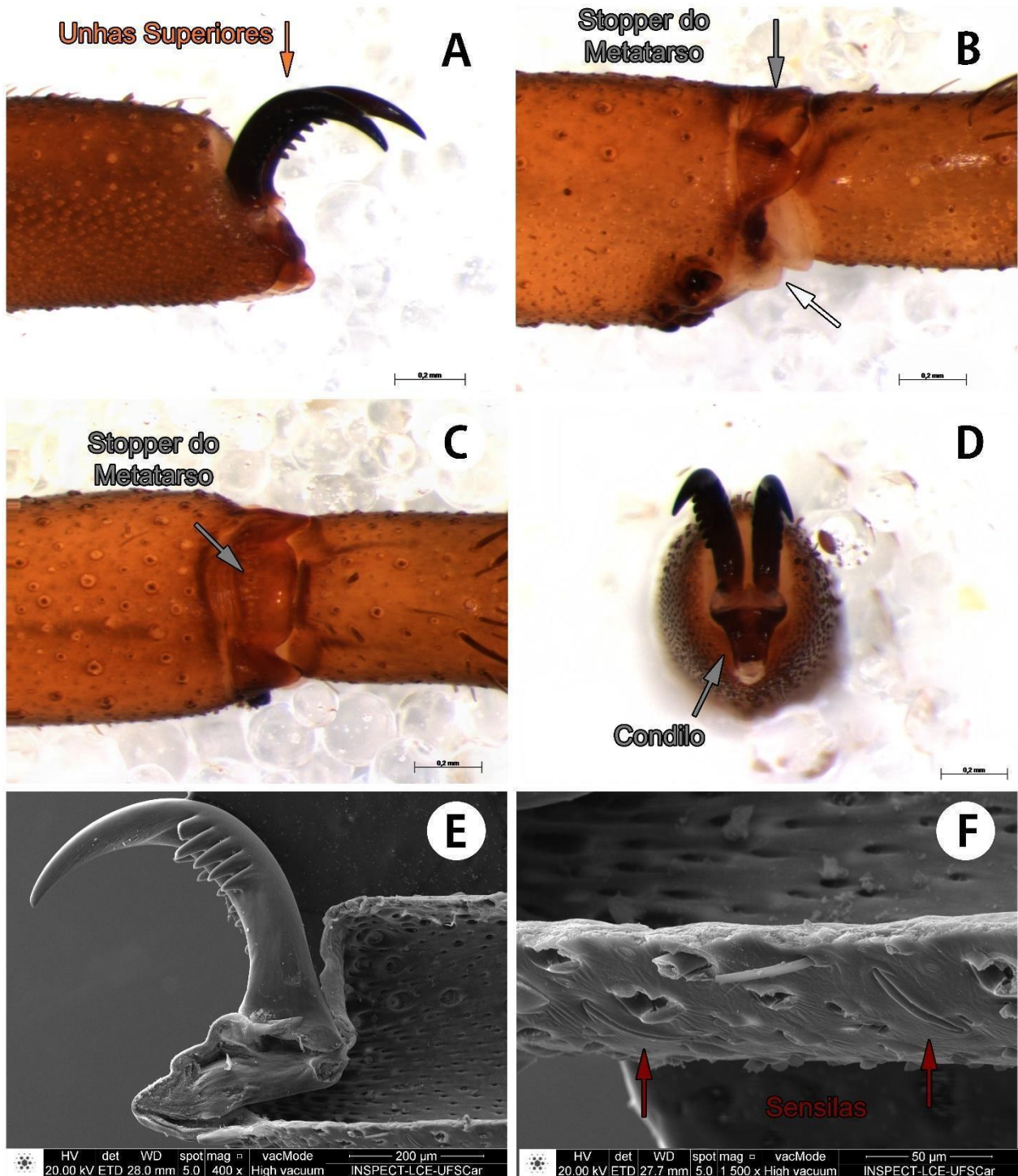
**Figura 22.** Configuração do pé de Theraphosidae. **A-F** *Vitalius nondescriptus* (Mello-Leitão, 1926) (CAD280), tarso esquerdo II, fêmea, corte longitudinal, metade prolateral (MEV: A apical-prolateral; B apical; C retrolateral; D idem, detalhe guia cuticular do tendão depressor; E ventral-retrolateral; F ventral).



**Figura 23.** Configuração do pé de Pycnothelidae. A-F *Lycinus* Thorell, 1894 (ex IBSP 12), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). D-F Corte longitudinal, metade retrolateral, detalhe do pretarso (MEV: D prolateral; E idem, detalhe fileiras; F ventral-retrolateral).

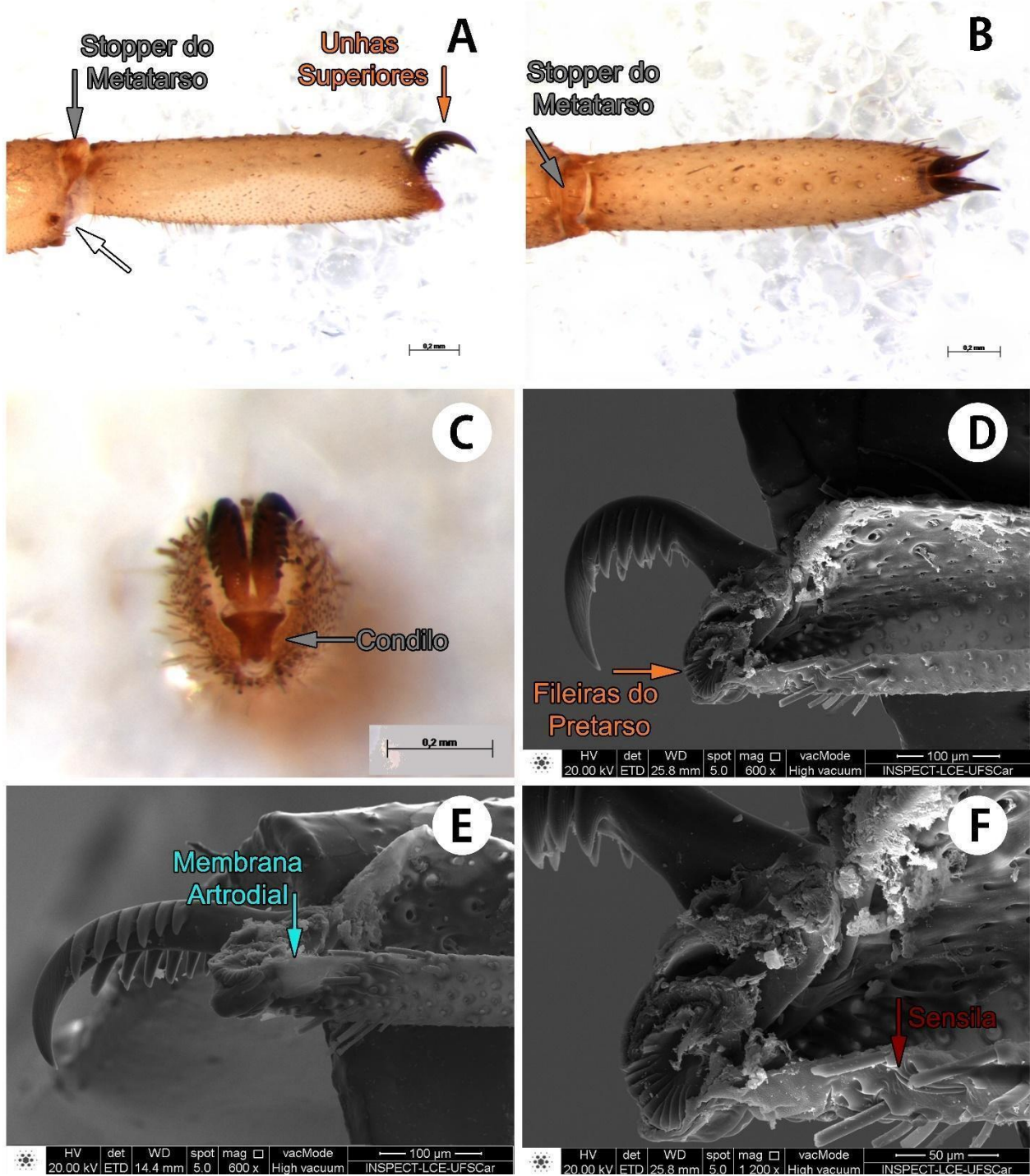


**Figura 24.** Configuração do pé de Pycnothelidae. **A-F** *Acanthogonatus tacuariensis* (Pérez-Miles & Capocasale, 1982) (MCTP5457), tarso esquerdo II. **A-C** Preparado inteiro (LM: **A** pretarso, prolateral; **B** stopper do metatarso, prolateral; **C** idem, dorsal). **D-F** Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: **D** metade prolateral, prolateral; **E-F** metade retrolateral, retrolateral [F detalhe sensilas]).

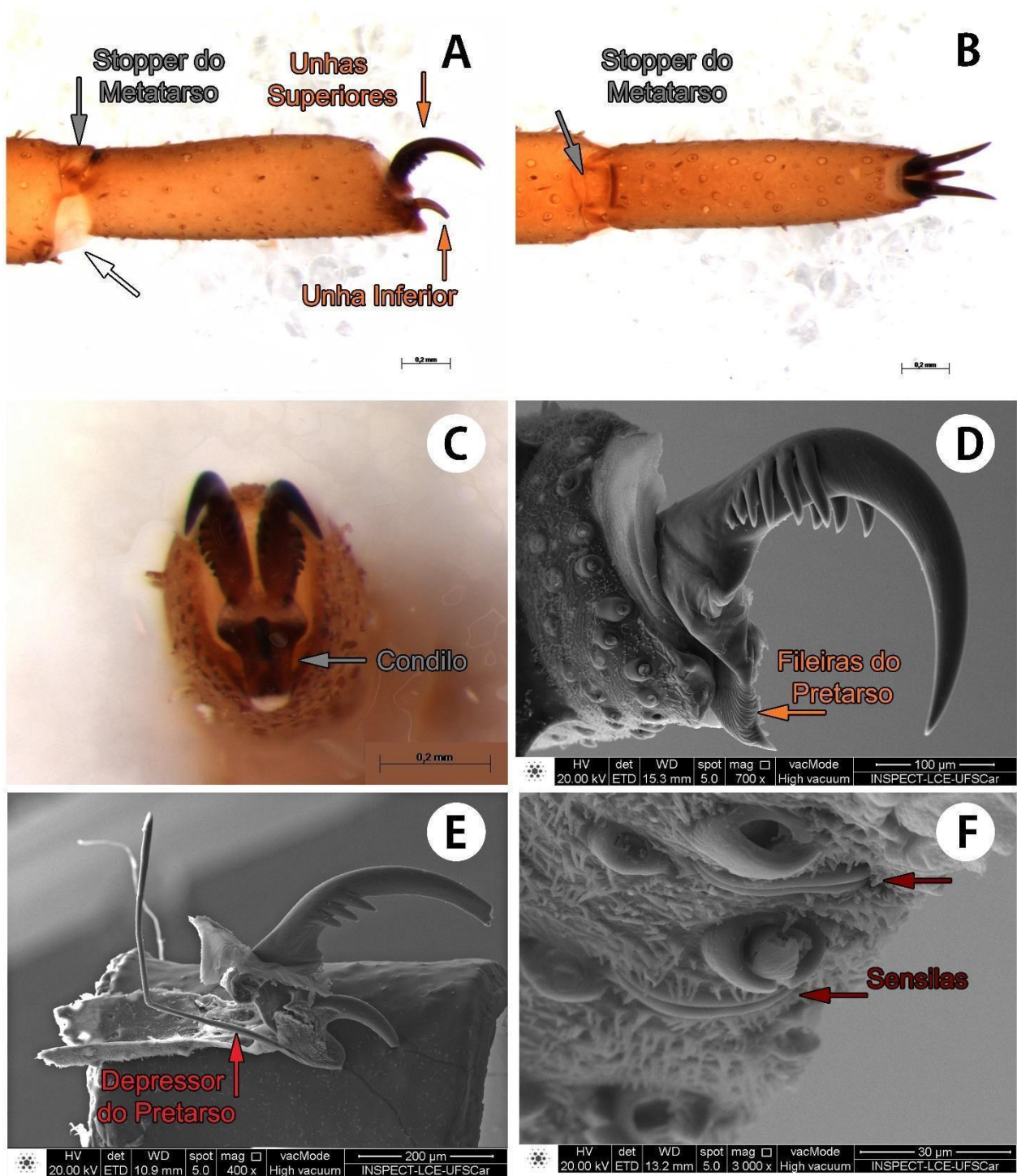


**Figura 25.** Configuração do pé de Pycnothelidae. A-F *Rachias* sp. Simon, 1891 (FML-1374), tarso esquerdo II, fêmea. A-D Preparado inteiro (LM: A, D pretarso [A prolateral; D apical]; B-C stopper do metatarso [B prolateral; C dorsal]). E-F Corte longitudinal, metade prolateral, detalhe do pretarso (MEV: E, F, retrolateral [F detalhe sensilas]).

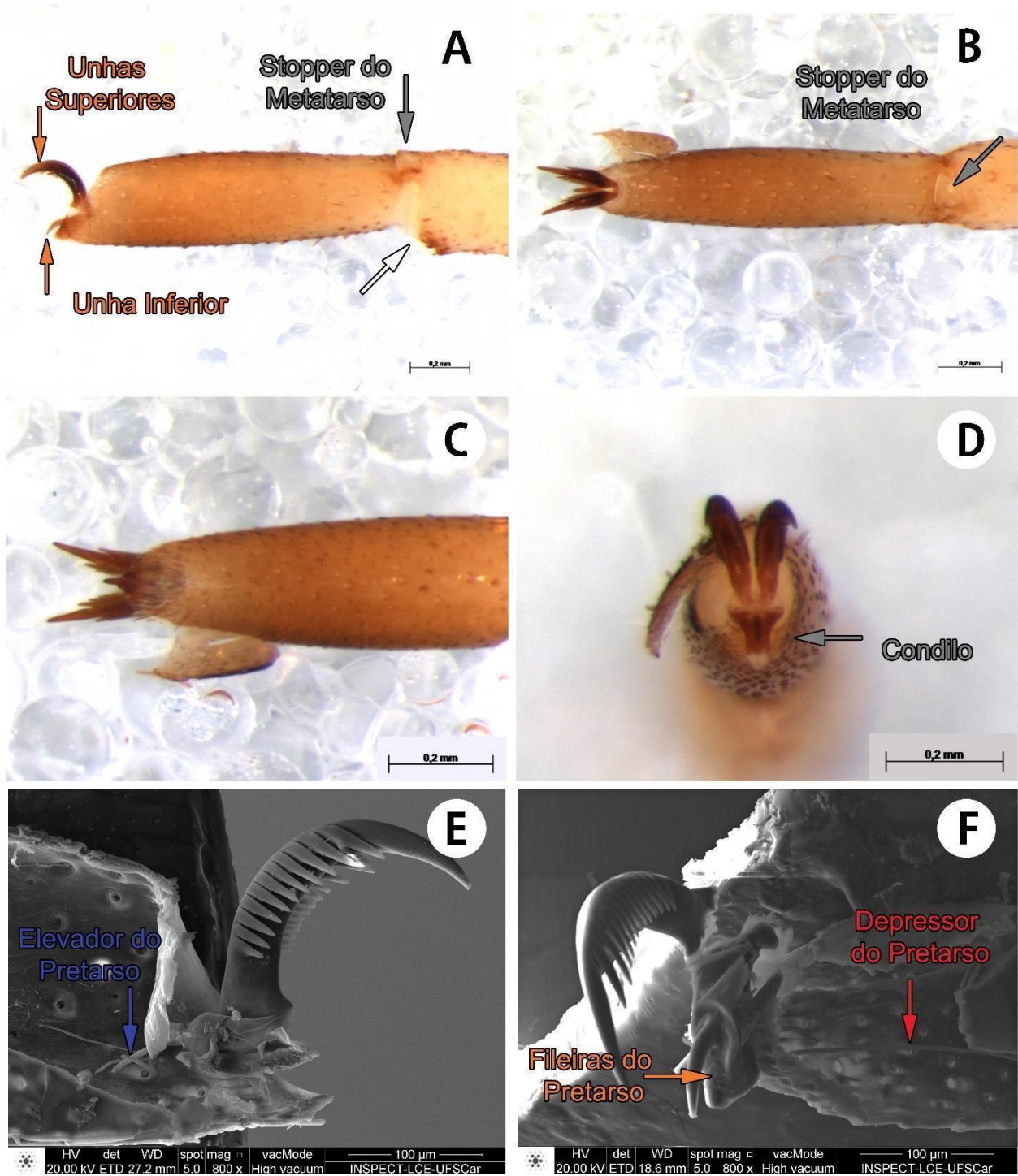




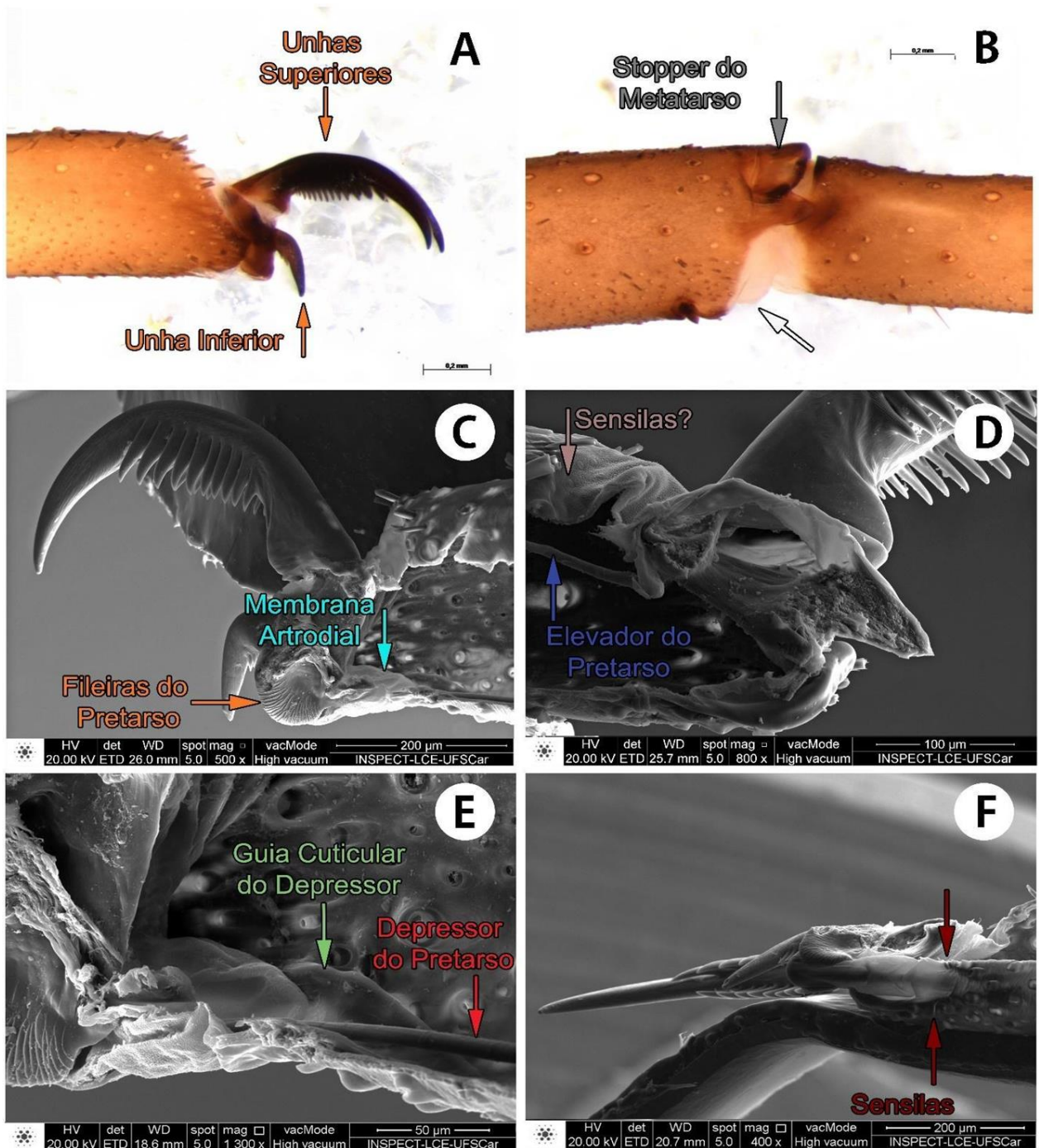
**Figura 26.** Configuração do pé de Pycnothelidae. A-F *Xenonemesia* Goloboff 1988 (MCTP22202), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). D-F Corte longitudinal, metade prolateral, detalhe do pretarso (MEV: D, F retrolateral [F detalhe sensilas]; E ventral).



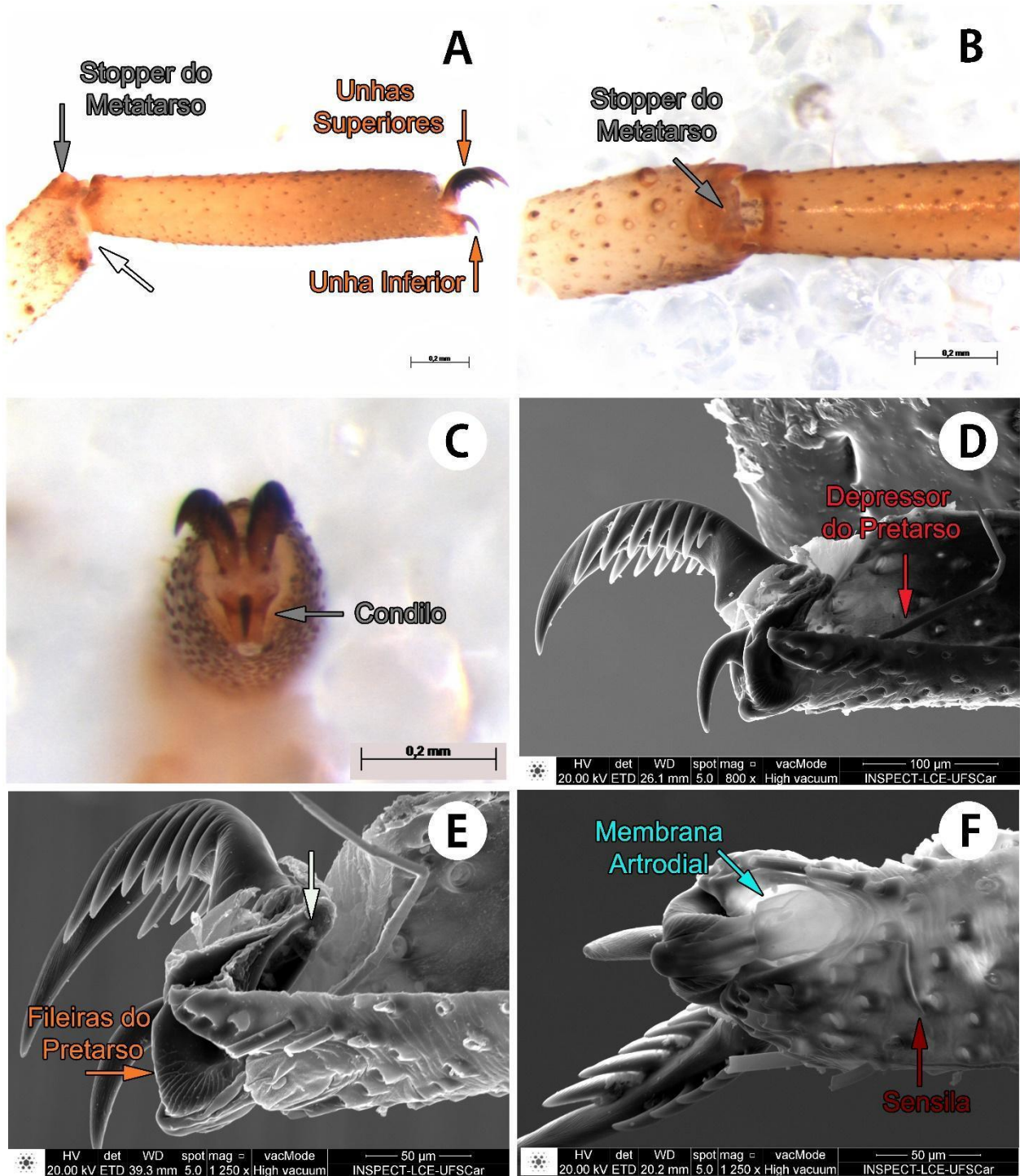
**Figura 27.** Configuração do pé de Microstigmatidae. *Ixamatus* sp. L. Koch, 1873 (QMS20555), tarso esquerdo II, fêmea. A-C Preparado inteiro (LM: A prolateral; B dorsal; C apical). D-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: D, F metade prolateral, prolateral [F detalhe sensilas]; E metade retrolateral, prolateral).



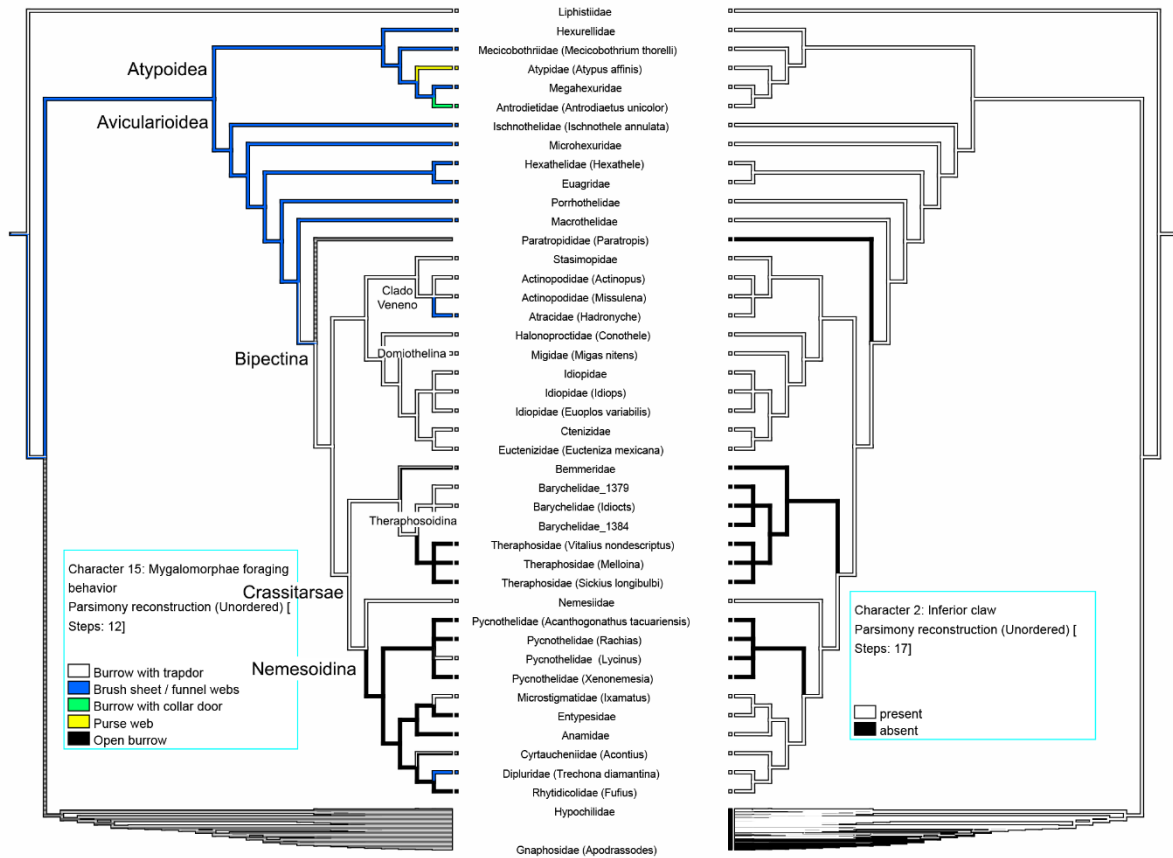
**Figura 28.** Configuração do pé de *Cyrtoucheniidae*. *Acontius* Karsch, 1879 (RMCA72691), tarso esquerdo II, macho. A-D Preparado inteiro (LM: A retrolateral; B dorsal; C ventral; D apical). E-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: E metade retrolateral, prolateral; F metade prolateral, apical-prolateral).



**Figura 29.** Configuração do pé de Dipluridae. **A-F** *Trechona diamantina* Guadanucci, Fonseca-Ferreira, Baptista & Pedrosa, 2016 (CAD028), tarso esquerdo II, fêmea. A-B Preparado inteiro (LM: A pretarso prolateral; B stopper do metatarso, prolateral). C-F Corte longitudinal, detalhe do pretarso (MEV: C, E-F metade prolateral [C, E retrolateral; E detalhe guia cuticular do tendão depressor; F ventral]; D metade retrolateral, prolateral).



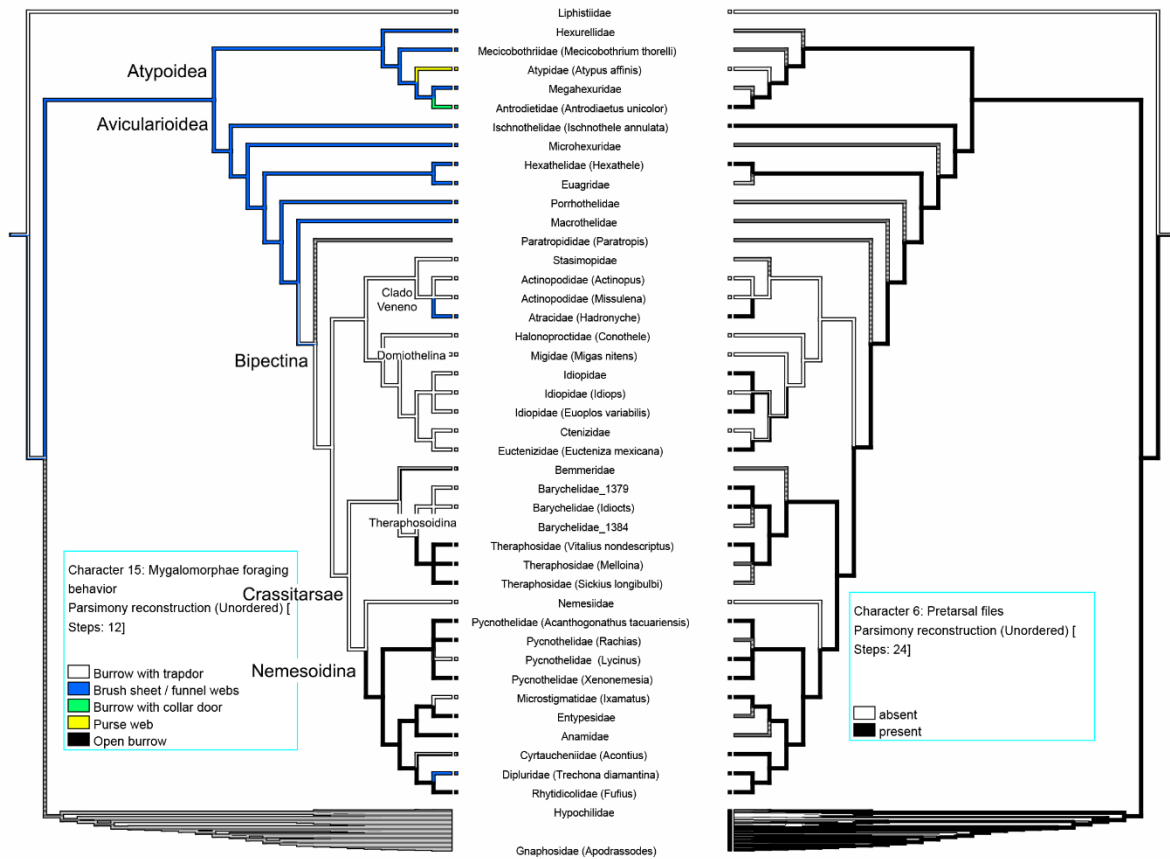
**Figura 30.** Configuração do pé de Rhytidicolidae. A-F *Fufius* Simon, 1888 (FML-1391), tarso esquerdo II, macho. A-C Preparado inteiro (LM: A, C pretarso [A prolateral; C apical]; B stopper do metatarso, prolateral). D-F Corte longitudinal, metade prolateral, detalhe do pretarso (MEV: D retrolateral; E ventrolateral; F ventral).



**Figura 31.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda, condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita, presença da unha inferior (branco), ausência (preto).

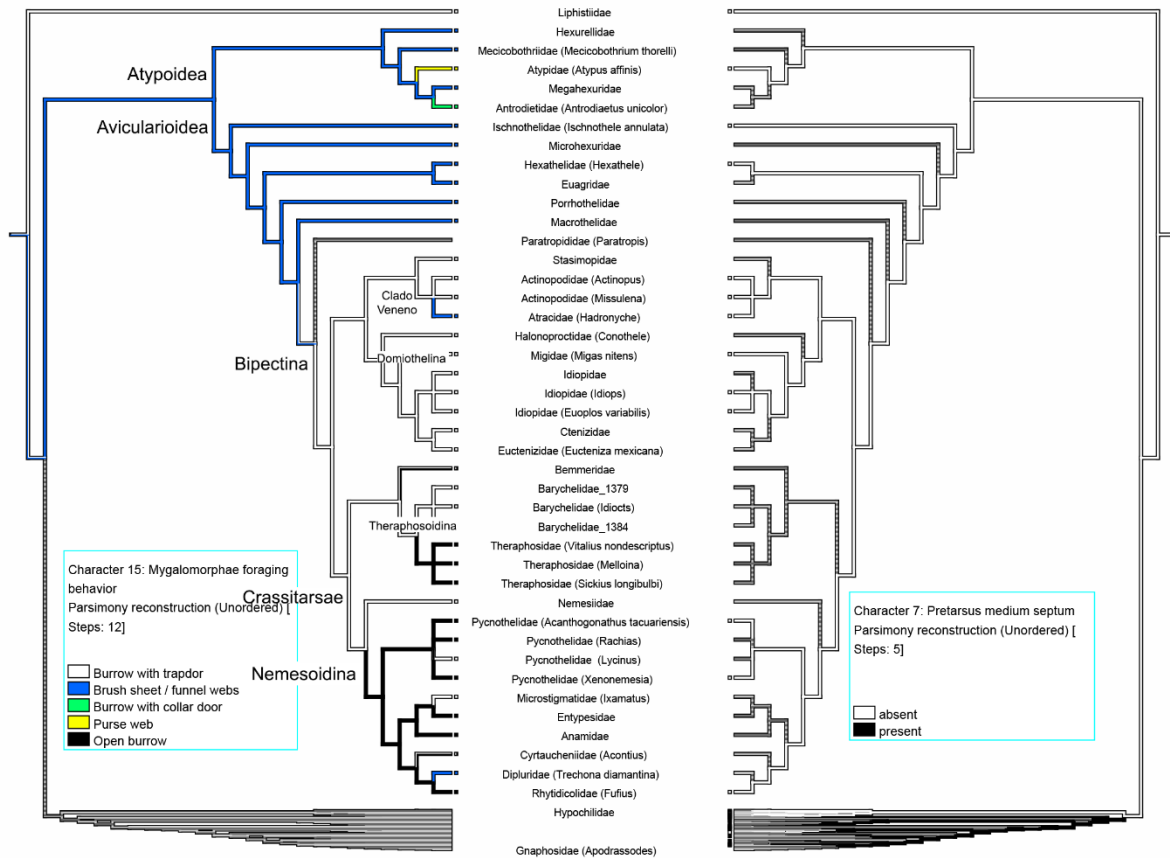


subungueais surgindo: diretamente da cutícula (branco); da placa completamente separada (azul); do podotarsito articulado (verde); ausente (amarelo), da placa parcialmente separada (preto).

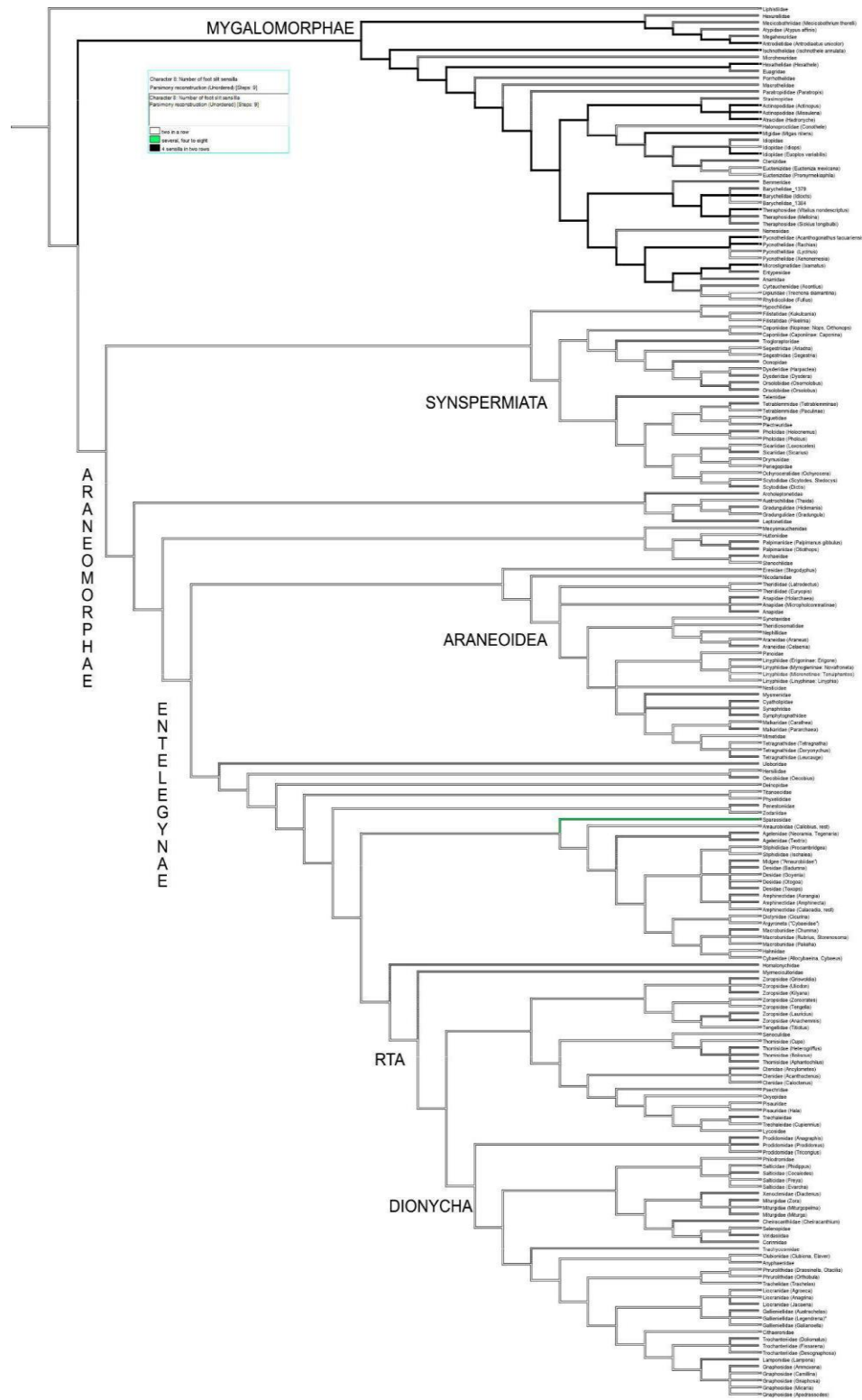


**Figura 33.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda, condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita, ausência de fileiras pretarsais (branco), presença de fileiras pretarsais (preto).



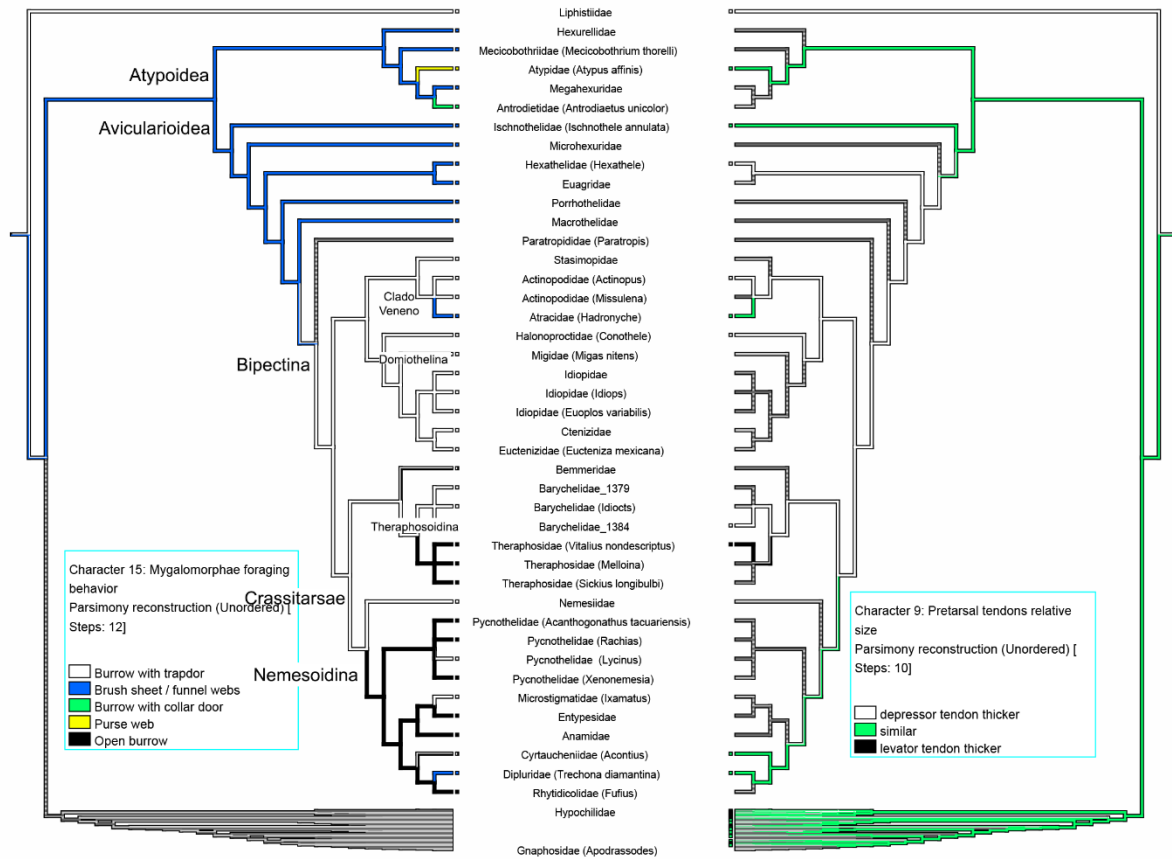


**Figura 34.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda, condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita, ausência de septo médio (branco), presença de septo médio (preto).

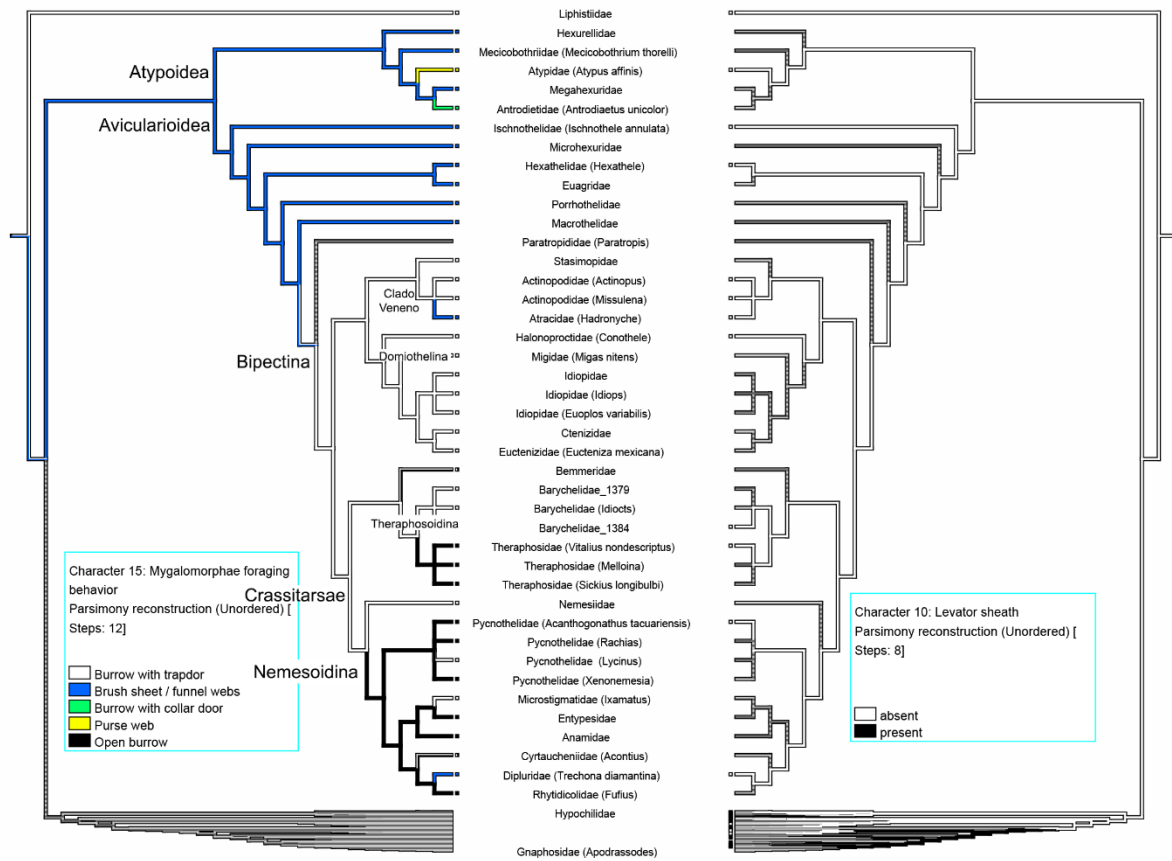


**Figura 35.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações (segundo Wheeler *et al.* (2017); Fernández *et al.* (2018); Hedin *et al.* (2019); Opatova *et al.* (2020); Oca *et al.* (2022)). Duas

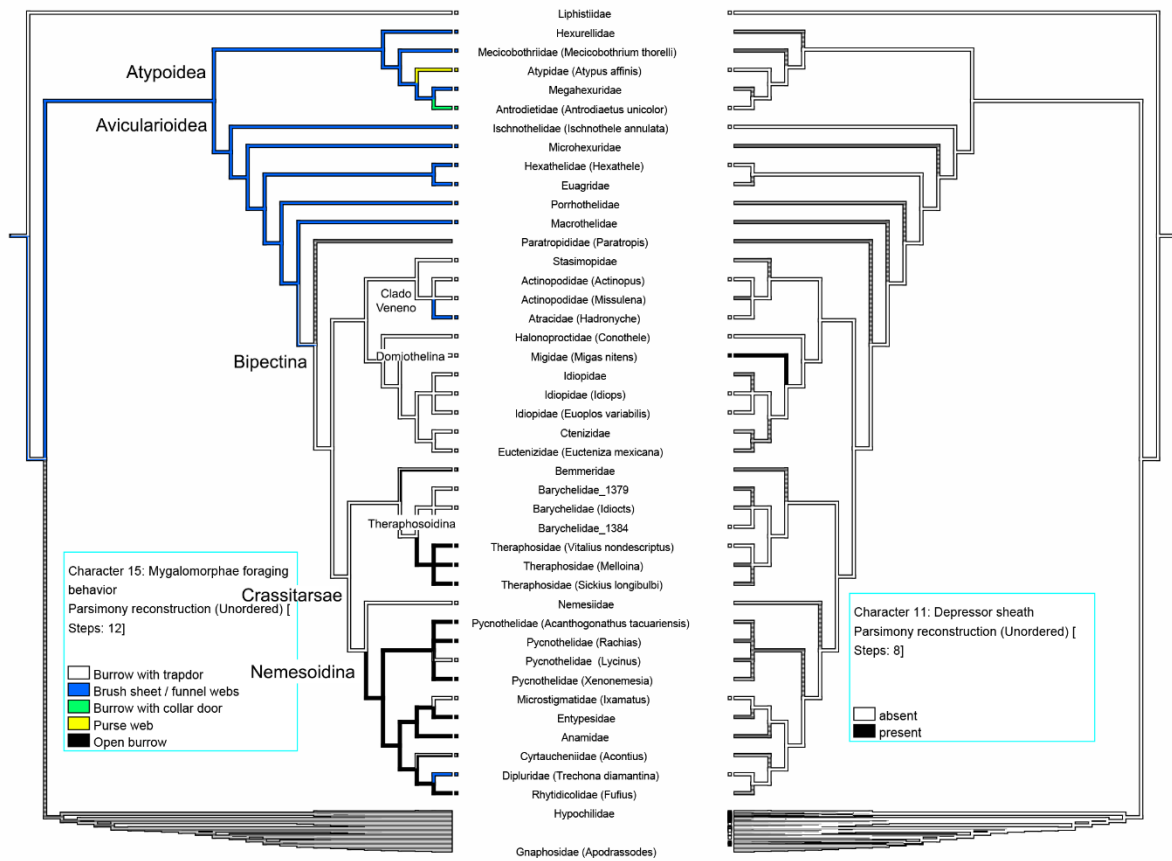
sensilas em uma fileira (branco); duas sensilas em duas fileiras (preto); quatro ou mais sensilas em uma fileira (verde).



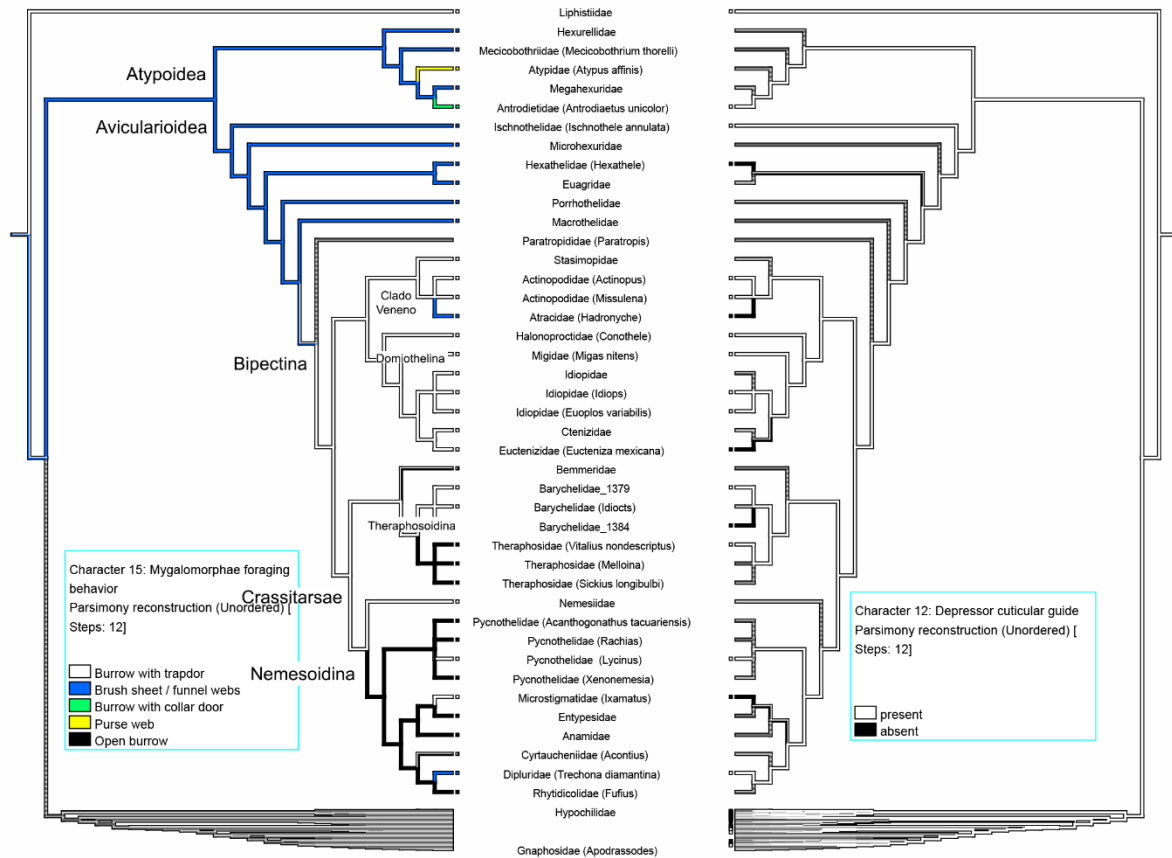
**Figura 36.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tendões de tamanho semelhante (verde), tendão depressor mais espesso (branco), tendão elevador mais espesso (preto).



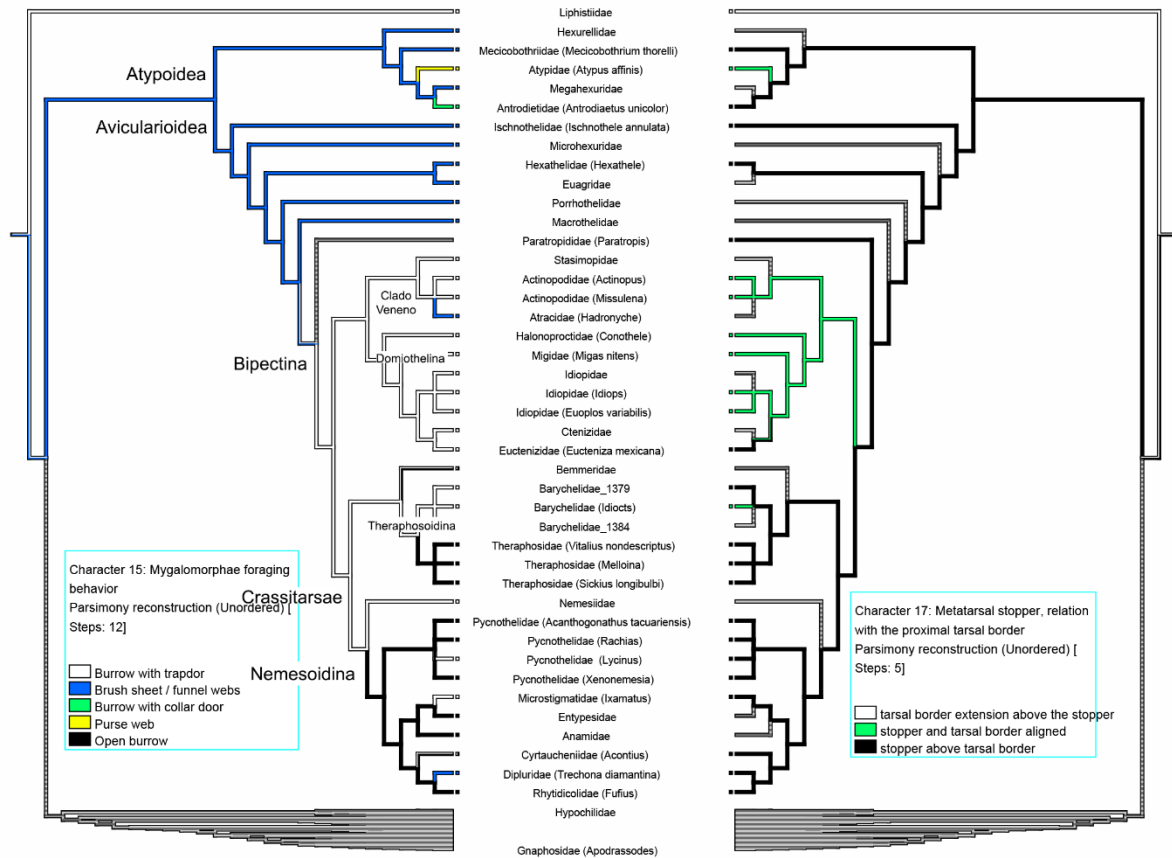
**Figura 37.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita ausência de bainha no tendão elevador (branco), presença de bainha no tendão elevador (preto).



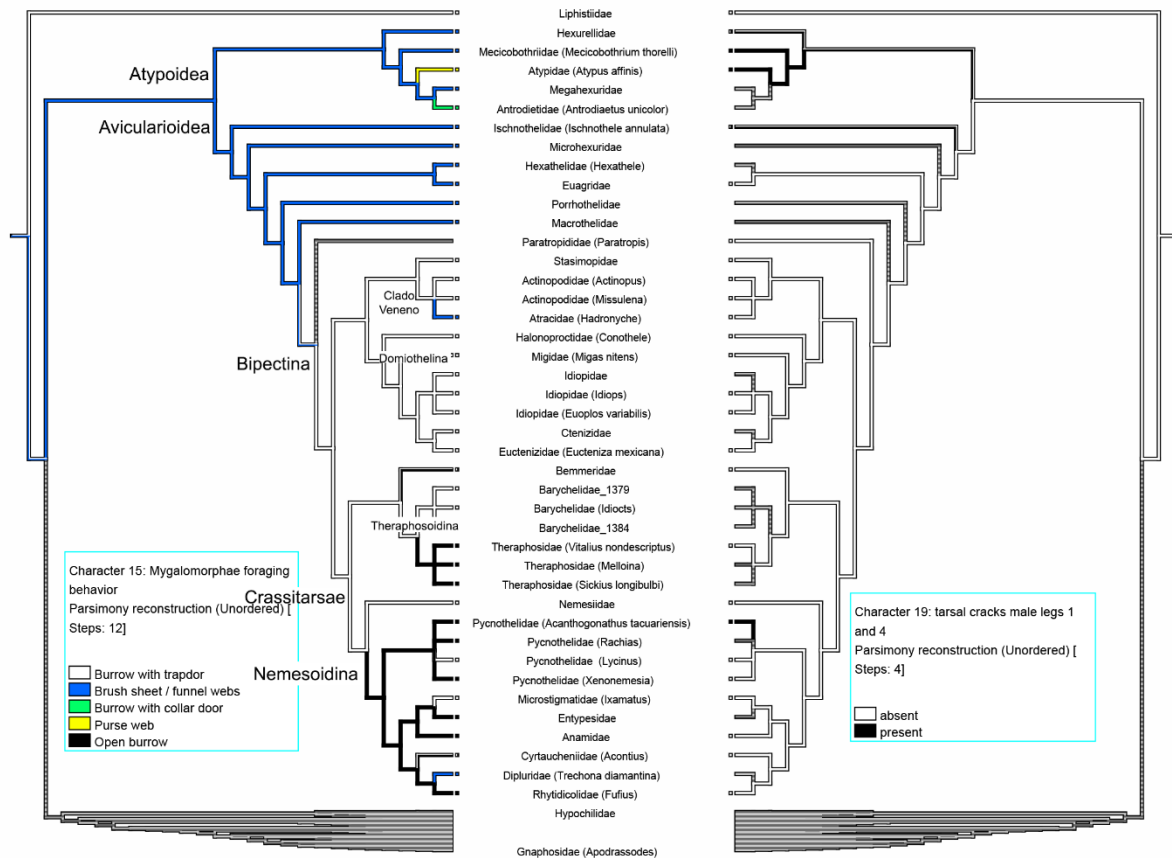
**Figura 38.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita ausência de bainha no tendão depressor (branco), presença de bainha no tendão depressor (preto).



**Figura 39.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita presença da guia cuticular do tendão depressor (branco), presença da guia cuticular do tendão depressor (preto).

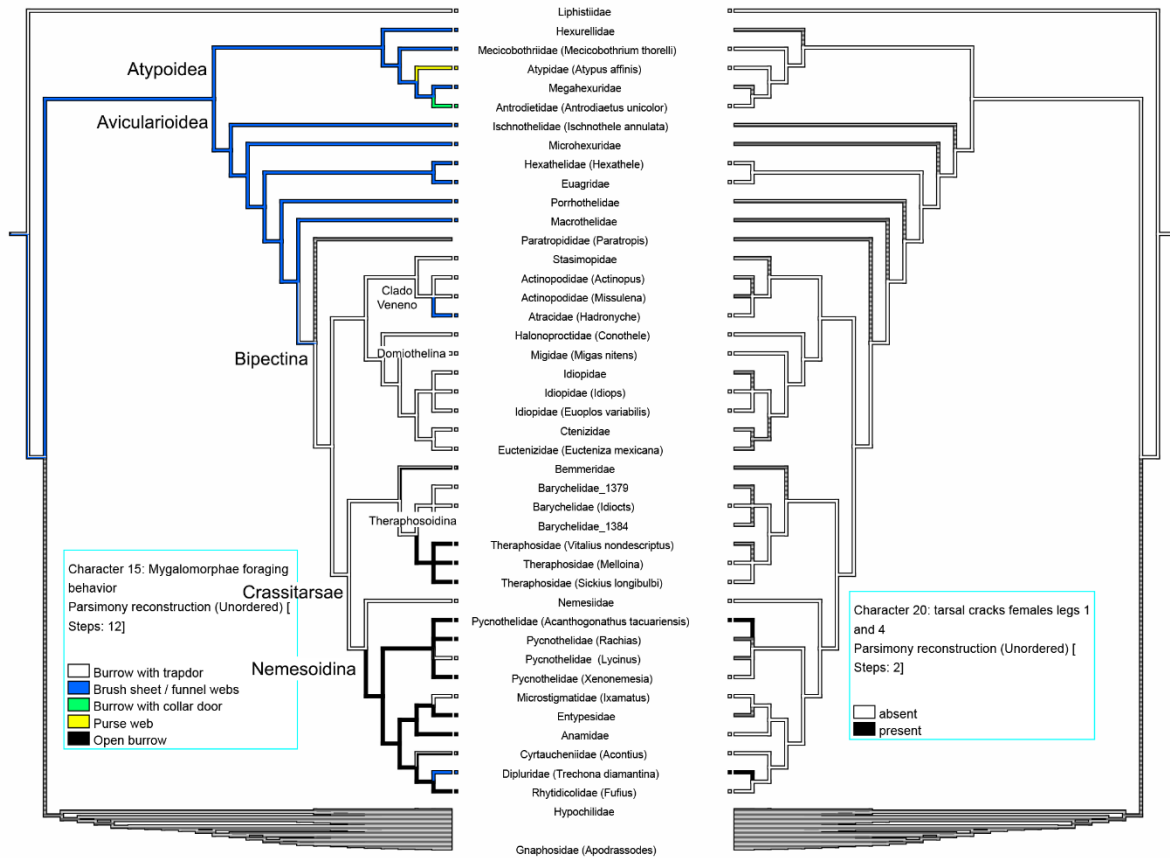


**Figura 40.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita *stopper* do metatarso acima da borda tarsal (preto); *stopper* do metatarso abaixo da borda tarsal (branco) e *stopper* e borda tarsal alinhados (verde).

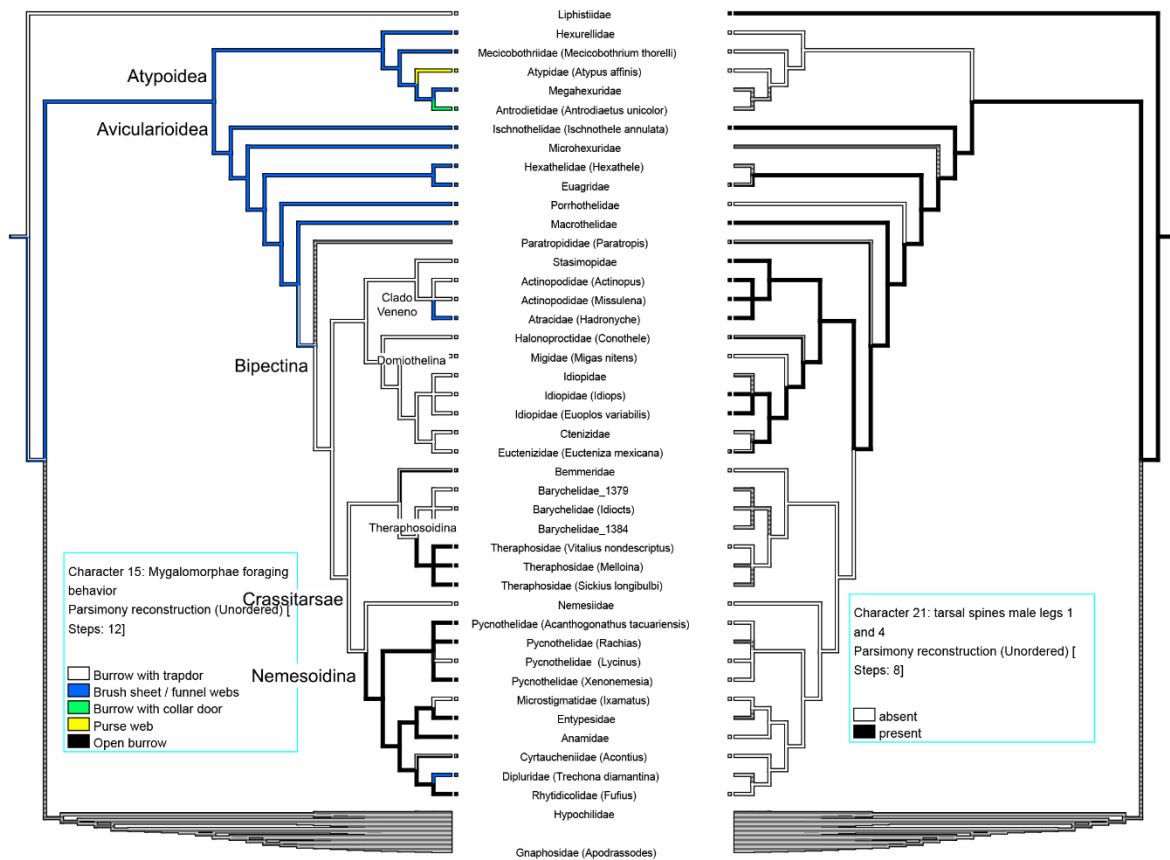


**Figura 41.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tarso sem fissuras (branco), tarso com fissuras (preto).

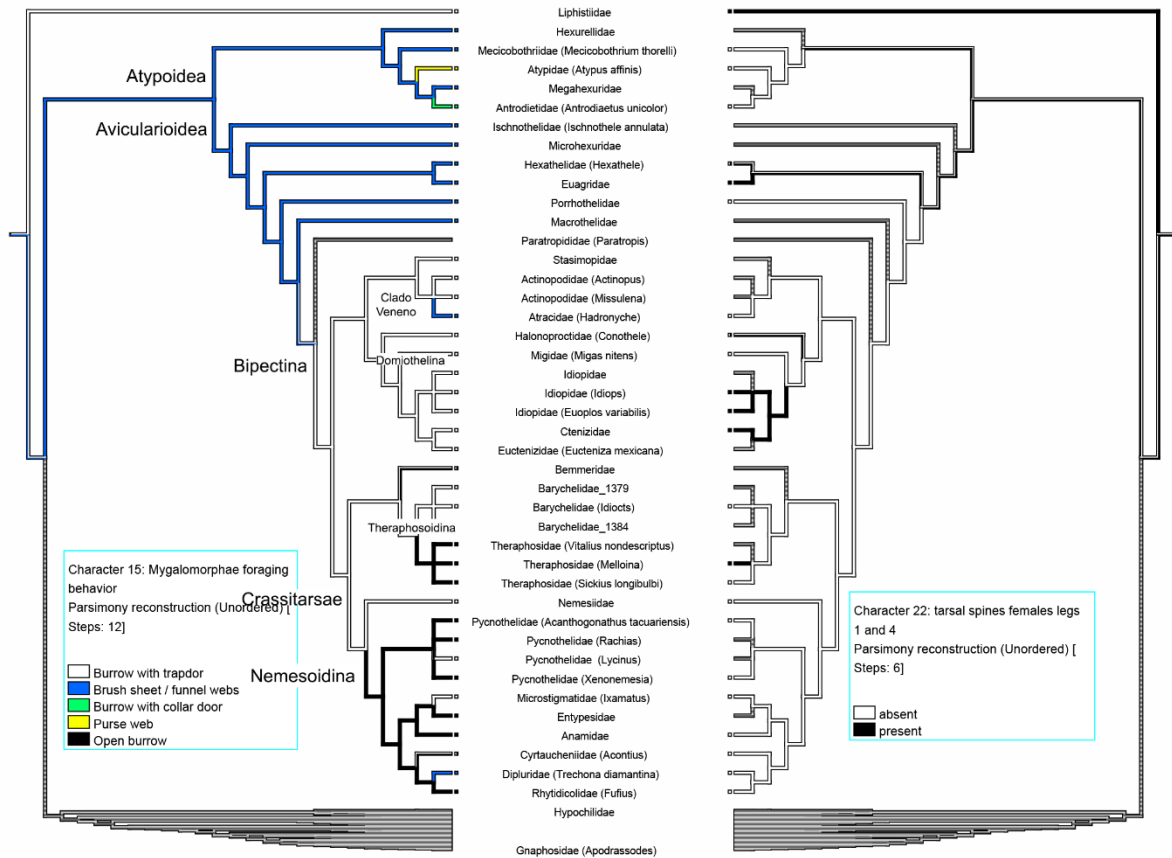




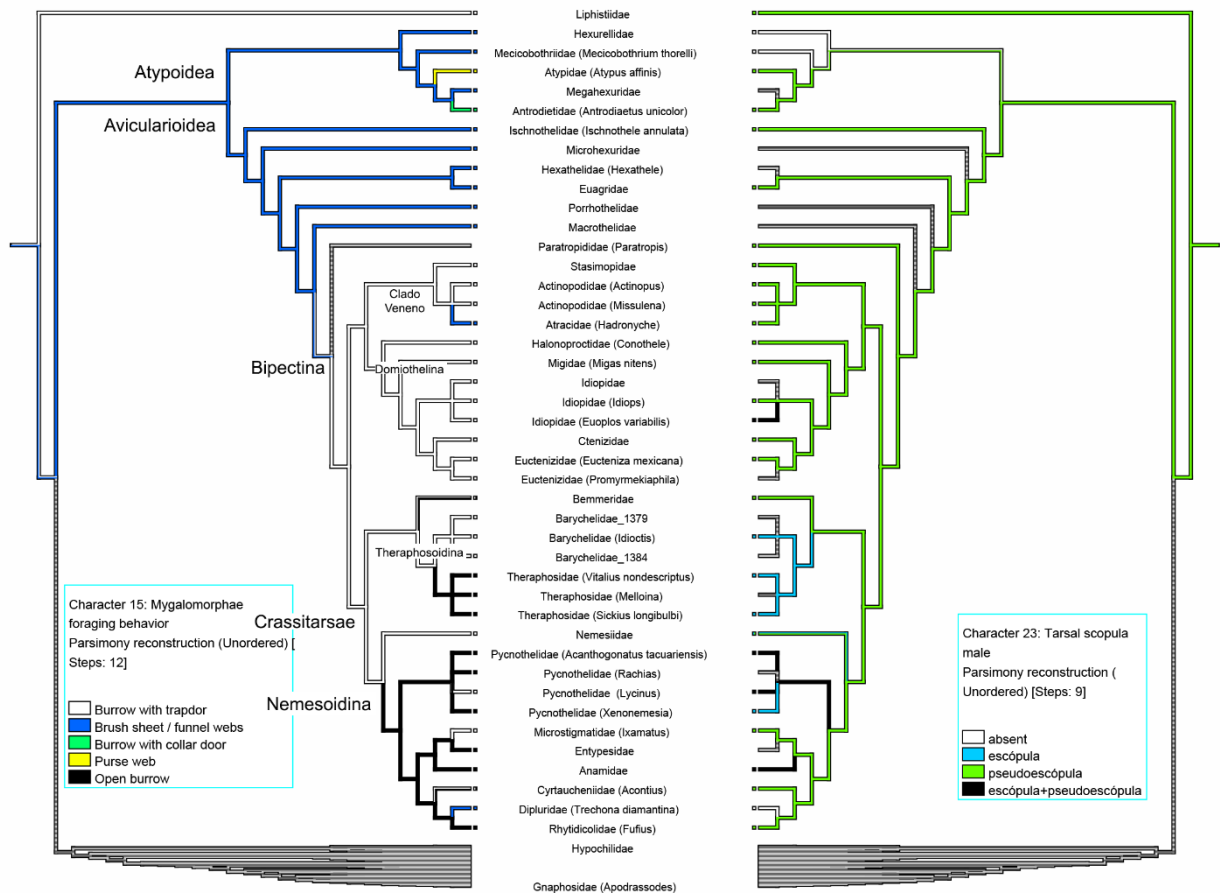
**Figura 42.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tarso sem fissuras (branco), tarso com fissuras (preto).



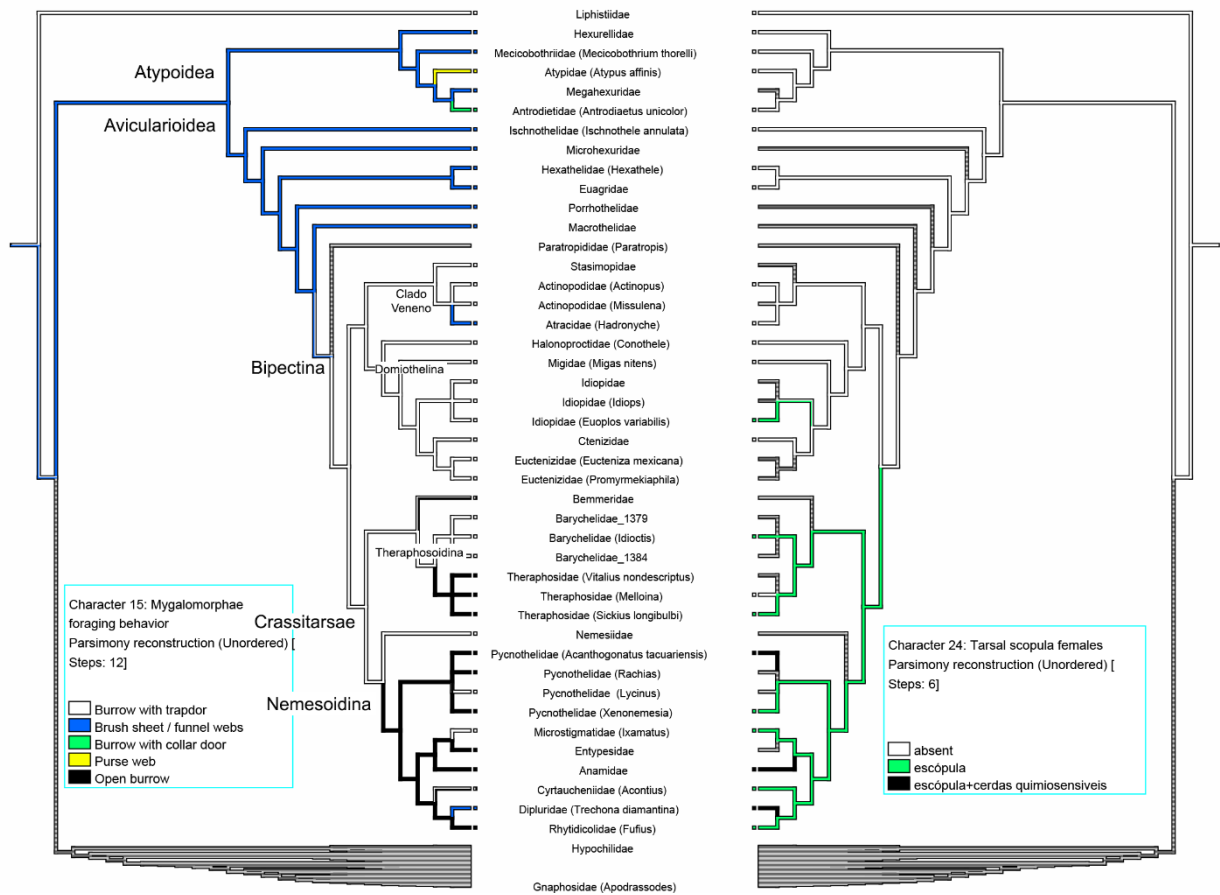
**Figura 43.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tarso com espinhos (preto), tarso sem espinhos (branco).



**Figura 44.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tarso com espinhos (preto), tarso sem espinhos (branco).



**Figura 45.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tarso escópula (azul), pseudoescópula (verde), presença de cerdas adesivas e quimiossensoriais sem predomínio evidente (preto).



**Figura 46.** Árvore composta de aranhas mostrando um resumo aproximado das relações de Mygalomorphae (segundo Opatova *et al.* 2020; Oca *et al.* 2022). À esquerda condição de estilo de vida: alçapão (branco), funil/lençol (azul), toca com colarinho (verde), teia em bolsa (amarelo), toca aberta (preto). À direita tarso ausência de escópula (branco), presença de escópula (verde), presença de escópula com cerdas quimiosensíveis abundantes (preto).

**Capítulo 2.**

TITLE: "Evolution and comparative morphology of raptorial feet in spiders"

CAROLINA DE ALMEIDA CAETANO<sup>1,2\*</sup>, CHARLES E. GRISWOLD<sup>3</sup>, PETER MICHALIK<sup>4</sup>,  
FACUNDO M. LABARQUE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), campus São Carlos, Rodovia Washington Luís, Km 235, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brazil, carolinadeacaetano@gmail.com; facundo.labarque@ufscar.br*

<sup>2</sup>*Departamento de Hidrobiologia (DHb), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), campus São Carlos, Rodovia Washington Luís, Km 235, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brazil*

<sup>3</sup>*California Academy of Sciences, 55 Music Concourse Drive, San Francisco, CA 94118, USA*

<sup>4</sup>*Zoologisches Institut und Museum, Universität Greifswald, Greifswald, Germany, michalik@uni-greifswald.de*

\*Corresponding author

Carolina de Almeida Caetano <https://orcid.org/0000-0002-6458-1831>

Peter Michalik <https://orcid.org/0000-0003-2459-9153>

Facundo M. Labarque <http://orcid.org/0000-0001-9413-1949>

Manuscript under second revision on *Arthropod Structure and Development* (attached).

## ABSTRACT

Spiders are among the most diverse animals, which developed different morphological and behavioral traits for capturing prey. We studied the anatomy and functionality of the rare and apomorphic raptorial spider feet using 3D reconstruction modeling, among other imaging techniques. The evolutionary reconstruction of the raptorial feet (tarsus plus pretarsus) features using a composite tree of spiders indicates that similar traits emerged three times independently in Trogloraptoridae, Gradungulinae, and *Doryonychus raptor* (Tetragnathidae). The characteristics defining the raptorial feet are an interlocked complex merging of the base of the elongated prolateral claw with the pretarsal sclerotized ring, with the former clasping against the tarsus. It even flexes over robust raptorial macrosetae forming a reduced tarsal version of a catching basket to encase prey during hunting. Our results show that taxa previously compared with raptorial spiders, Celaeniini (Araneidae) and *Heterogriffus berlandi* (Thomisidae), lack the raptorial feet key characteristics and the tarsal-catching basket. We make predictions about the possible behavior of the abovementioned taxa that will need to be tested by observing living specimens. We conclude that multiple morphological tarsal and pretarsal micro-structures define the raptorial foot functional unit and recommend a comprehensive evaluation before asserting this configuration to any spider taxa.

**KEYWORDS:** *Doryonychus* – Gradungulinae – micro-computed tomography – phylogeny – pretarsi – *Trogloraptor*.

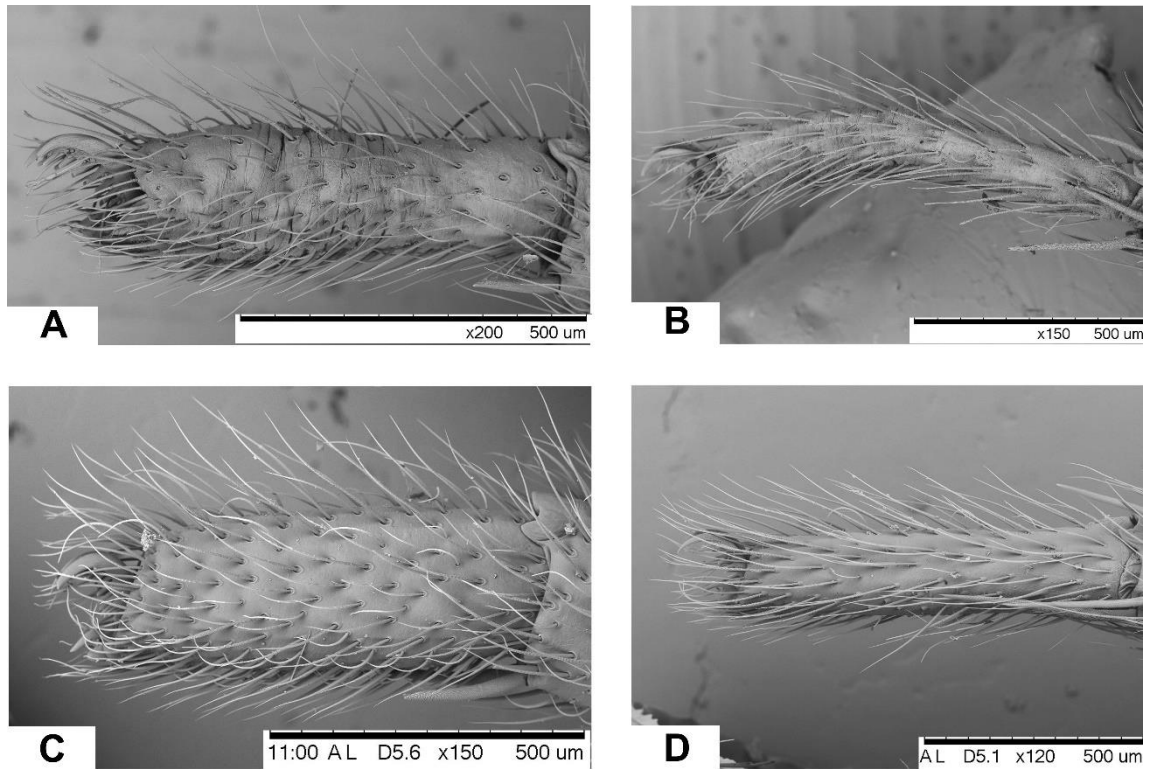
## Considerações finais

Nos propomos inicialmente a responder alguns questionamentos, ao qual somos capazes de elucidar ao final deste trabalho, pontuamos algumas respostas abaixo.

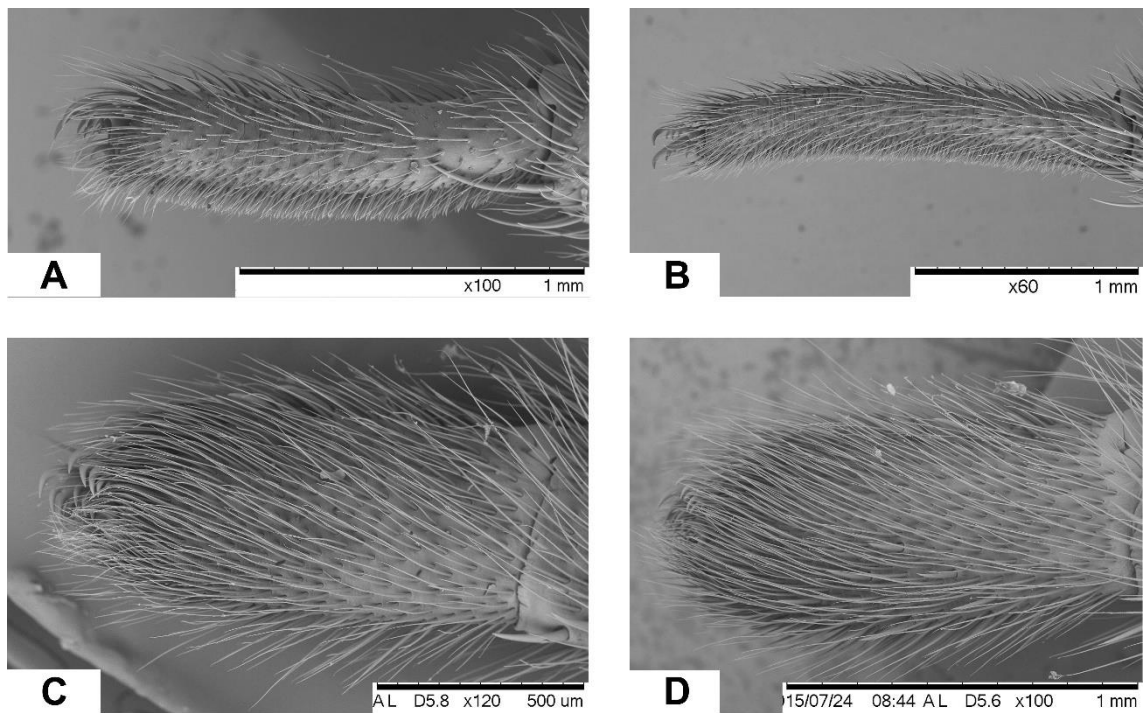
- As aranhas Mygalomorphae e as aranhas com pés raptorais apresentam sensilas nos pés? Encontramos uma sinapomorfia para Mygalomorphae com dois pares de sensilas do pé em duas fileiras, e também encontramos as sensilas embebidas na sutura das sensilas do pé formando uma articulação dorsal como em *Trogloraptor* e *Doryonychus*. Também registramos pela primeira vez as sensilas do pé raptorial em *Gradungula*.
- Quantas vezes evoluíram as diferentes anatomias dos pés e de que morfologias ancestrais derivam? As Mygalomorphae têm um pé simples, mas com dois pares de sensilas do pé em duas fileiras, ou seja, não é um pé articulado porque carece da sutura das sensilas do pé. Os pés das Mygalomorphae apresentam muitos estados de carácter plesiomórficos, compartilhados com as outras aranhas. Enquanto as aranhas raptorais, elas apareceram três vezes independentemente na filogenia: derivando dentro das Synspermiata (maioria das famílias com pés articulados), das Austrochiloidea (aranhas que vivem de cabeça para abaixo em grandes teias), e das Araneoidea (aranhas que fazem teia orbicular).
- Como funcionam as unhas, tufos subungueais, e placas de tufos subungueais em Mygalomorphae? Apresentam a mesma morfologia das demais aranhas? Descrevemos um novo estado de carácter para Mygalomorphae, onde as placas de tufos subungueais estão parcialmente separadas do tarso por uma sutura dorsal conectada com a membrana artrodial do tarso-pretarso. Estas placas se mexem (flexão) em conjunto com o pretarso e suas unhas, quando a pressão da hemolinfa aumenta e o tendão depressor é ativado. A placa dos tufos subungueais em Mygalomorphae é distinto ao das demais aranhas, conforme discutido.



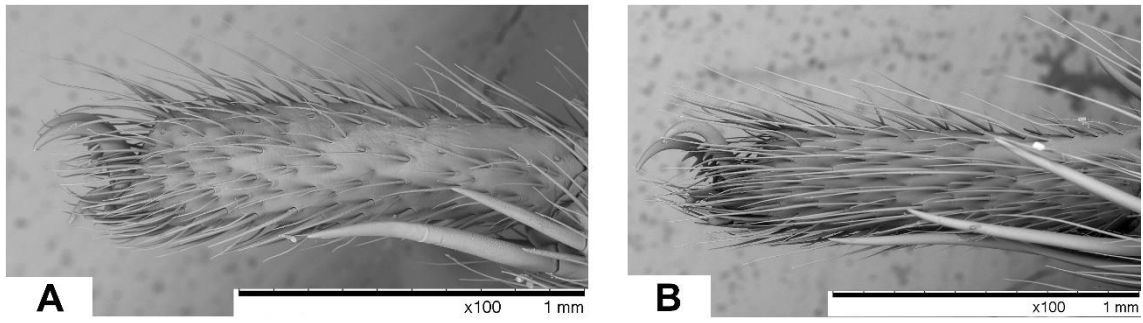
## Anexo 1



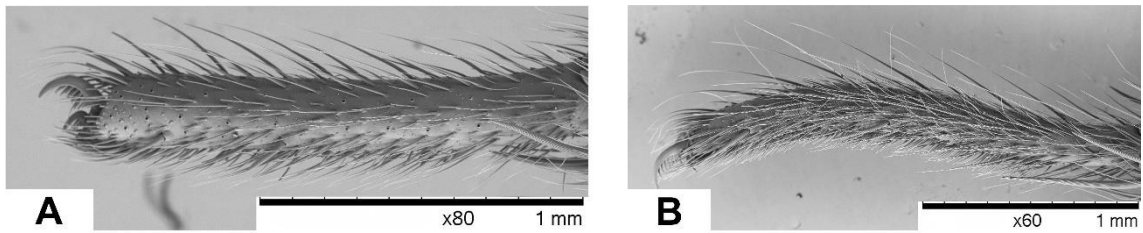
**Figura 1.** Tarsos, vista lateral. Mecicobothriidae A. *Mecicobothrium thorelli*, macho, tarso I. B. *Mecicobothrium thorelli*, macho, tarso IV. C. *Mecicobothrium thorelli*, fêmea, tarso I. D. *Mecicobothrium thorelli*, fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



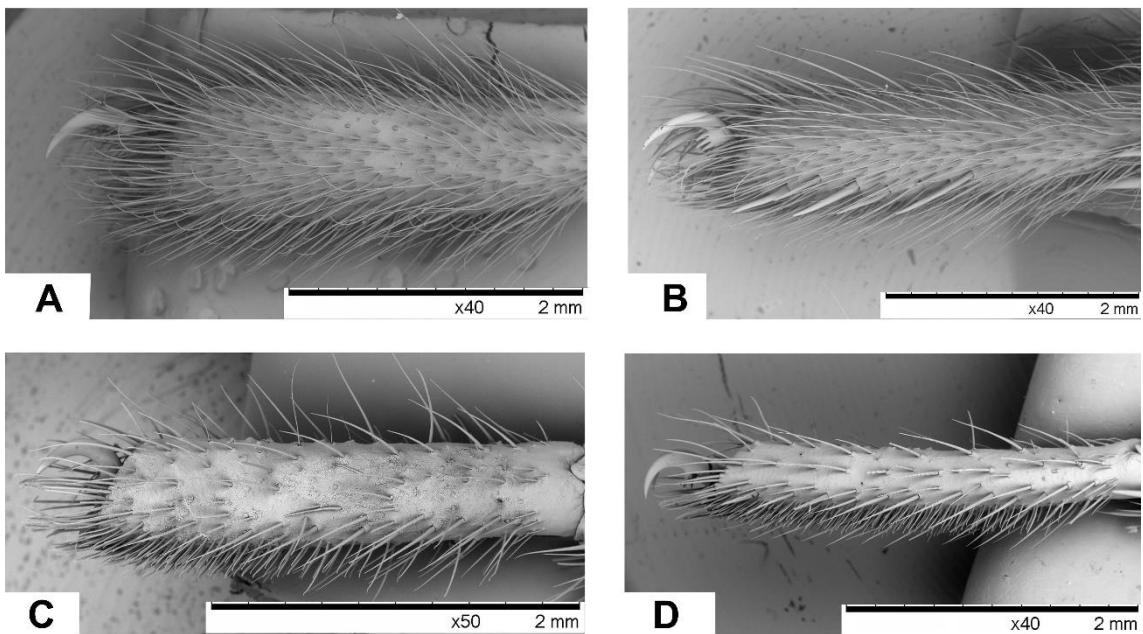
**Figura 2.** Tarsos, vista lateral. Atypidae. A. *Atypus affinis*, macho, tarso I. B. *Atypus affinis*, macho, tarso IV. C. *Atypus affinis*, fêmea, tarso I. D. *Atypus affinis*, fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



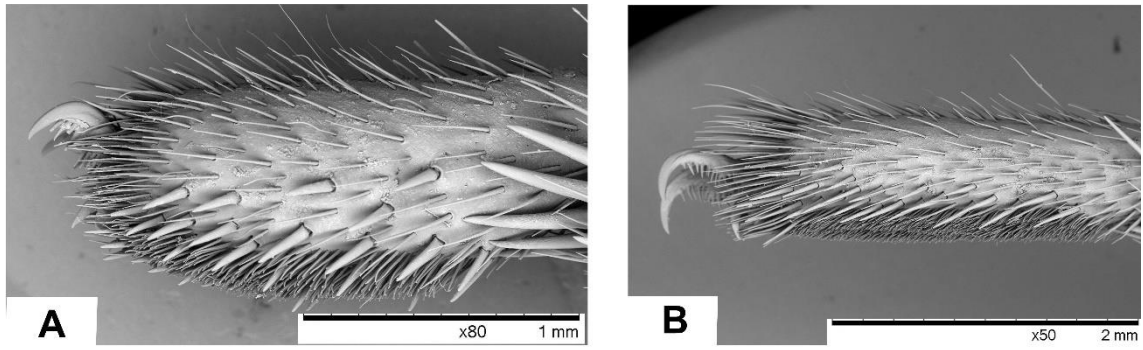
**Figura 3.** Tarsos, vista lateral. A. *Antrodiaetus unicolor*, fêmea, tarso I. B. *Antrodiaetus unicolor*, fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



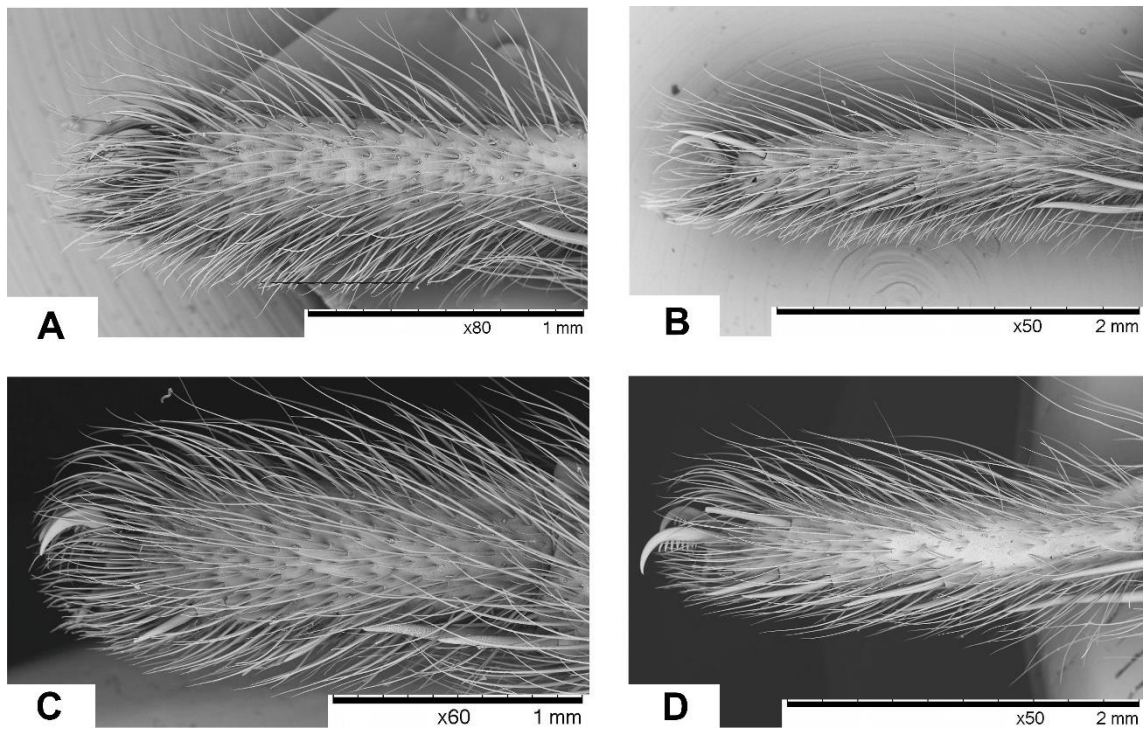
**Figura 4.** Tarsos, vista lateral. Ischnothelidae. A. *Ischnothele annulata*, macho, tarso I. B. *Ischnothele annulata*, macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



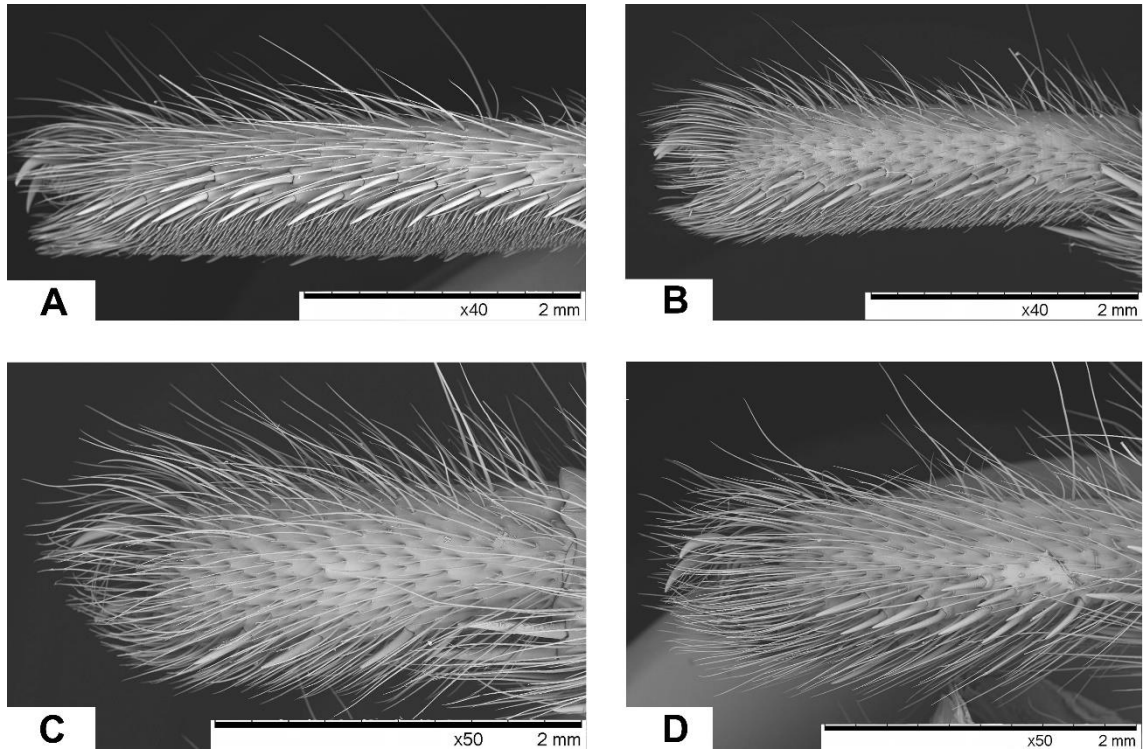
**Figura 5.** Tarsos, vista lateral. Hexathelidae. A. *Hexathele* sp., fêmea, tarso I. B. *Hexathele* sp., fêmea, tarso IV. C. *Paratropis* sp., macho, tarso I. D. *Paratropis* sp., macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



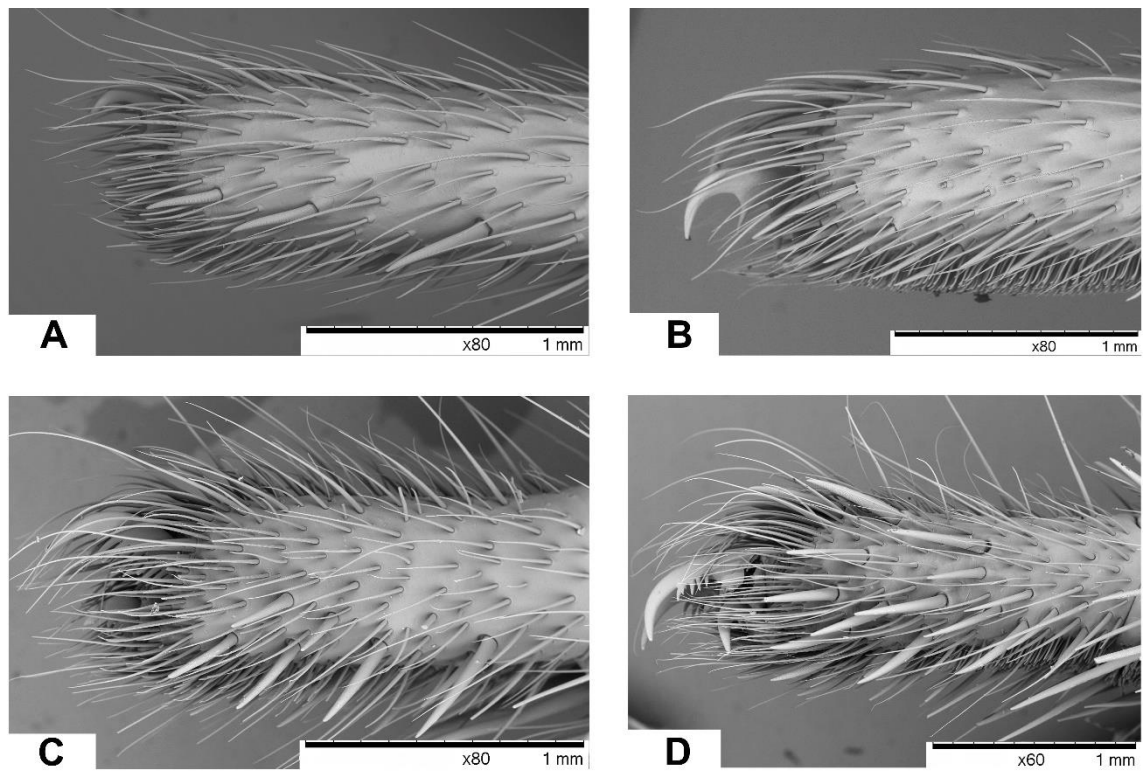
**Figura 6.** Tarsos, vista lateral. Stasimopidae. A. *Stasimopus* sp., macho, tarso I. B. *Stasimopus* sp., macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



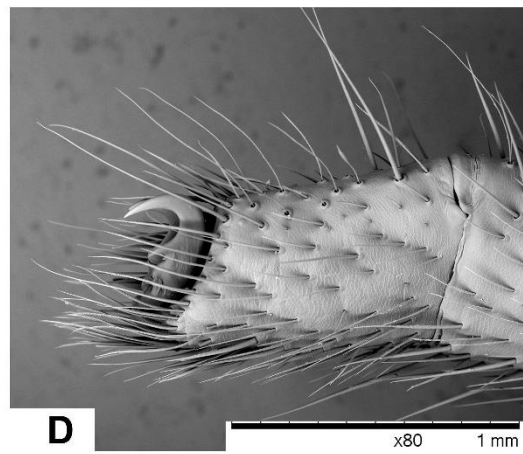
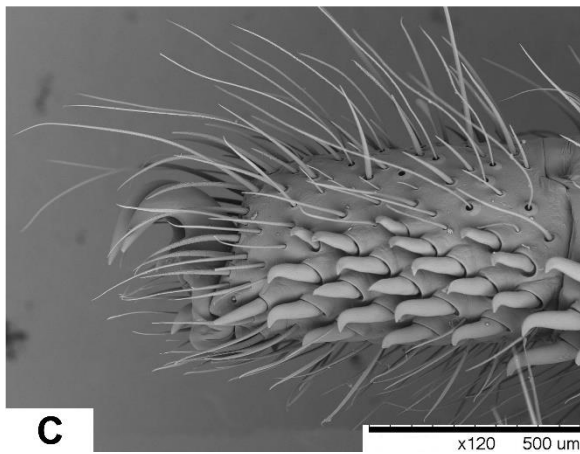
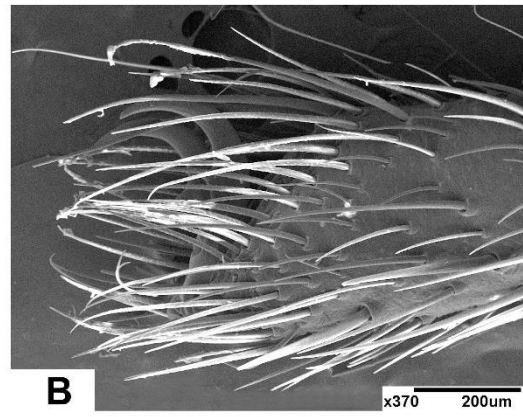
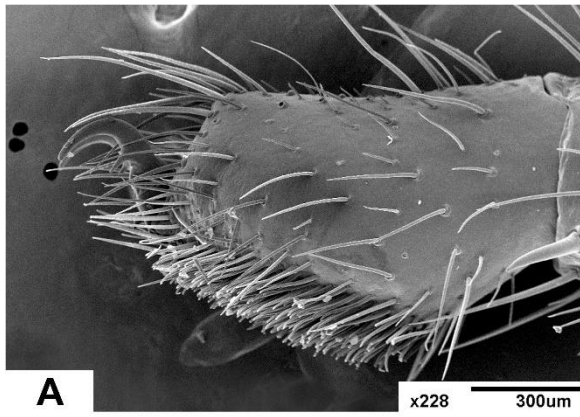
**Figura 7.** Tarsos, vista lateral. Euagridae A. *Australothele jamesoni*, macho, tarso I. B. *Australothele jamesoni*, macho, tarso IV. C. *Australothele jamesoni*, fêmea, tarso I. D. *Australothele jamesoni*, fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



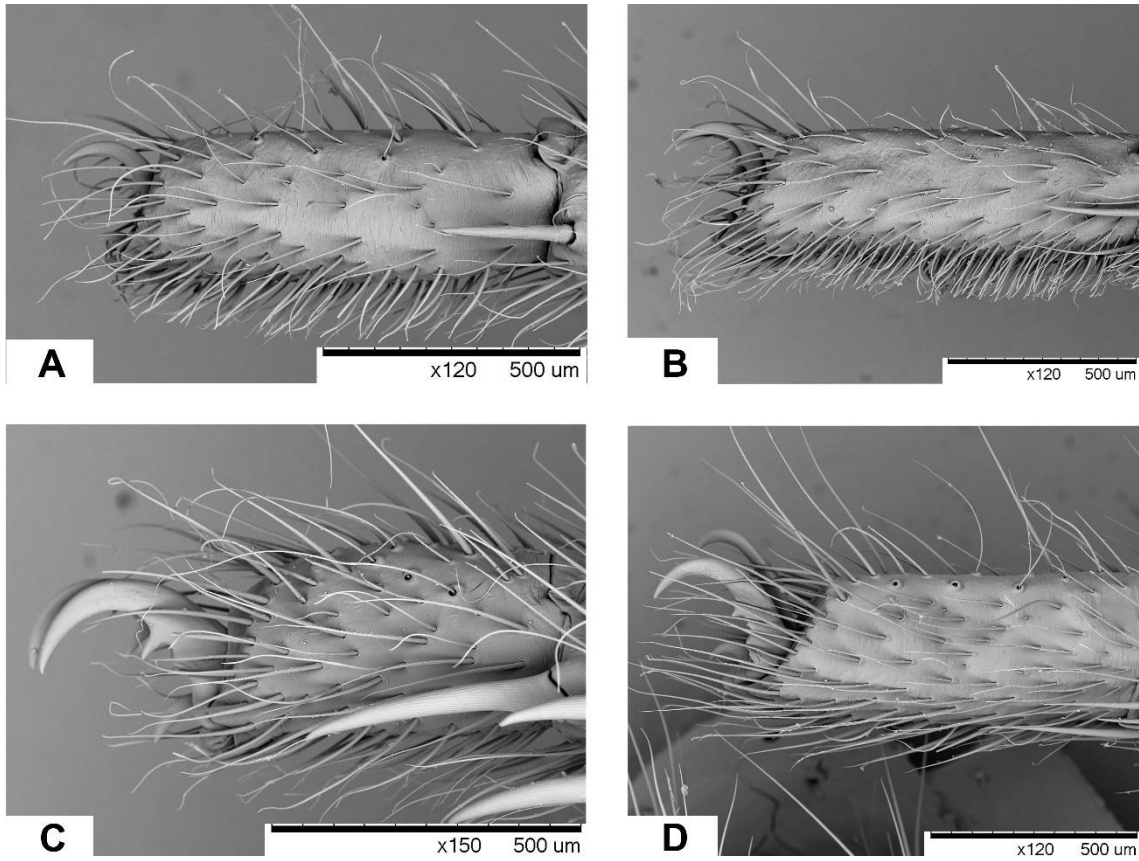
**Figura 8.** Tarsos, vista lateral. Atracidae. A. *Hadronyche* sp., macho, tarso I. B. *Hadronyche* sp., macho, tarso IV. C. *Hadronyche* sp., fêmea, tarso I. D. *Hadronyche* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



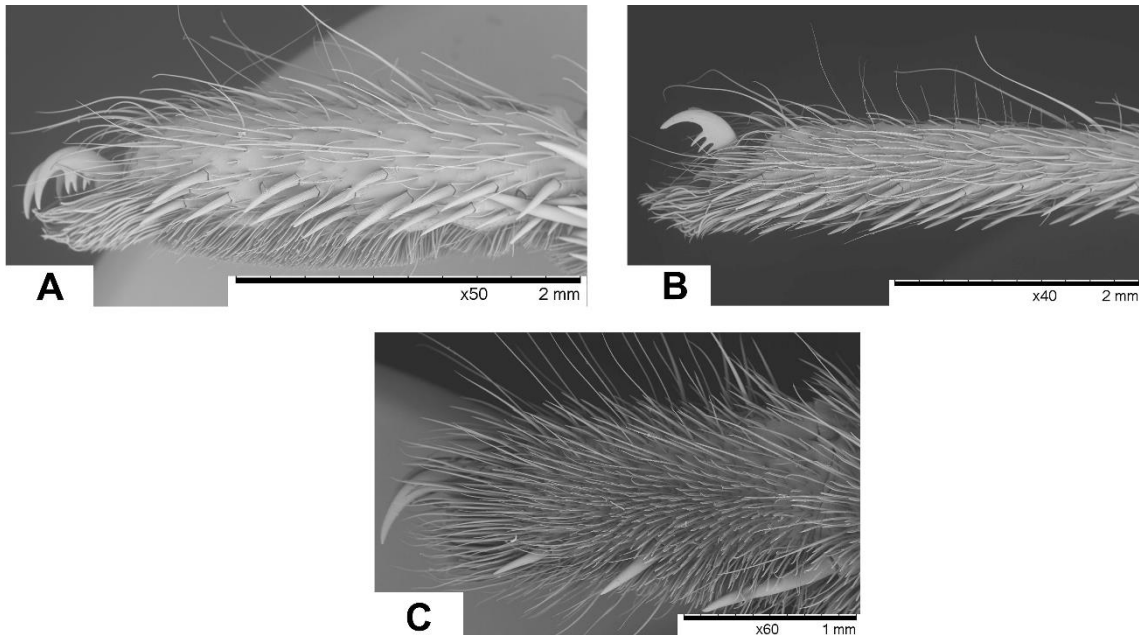
**Figura 9.** Tarsos, vista lateral. Actinopodidae. A. *Actinopus* sp., macho, tarso I. B. *Actinopus* sp., macho, tarso IV. C. *Missulena* sp., macho, tarso I. D. *Missulena* sp., macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



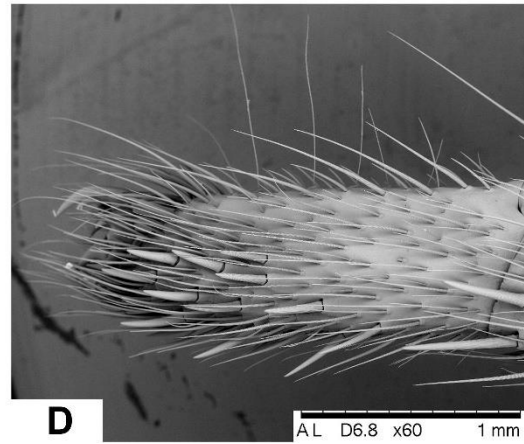
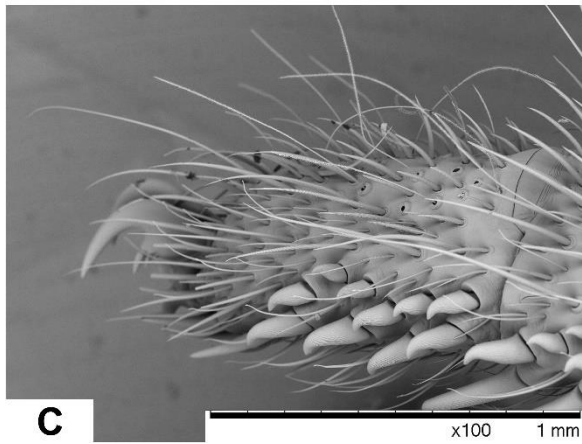
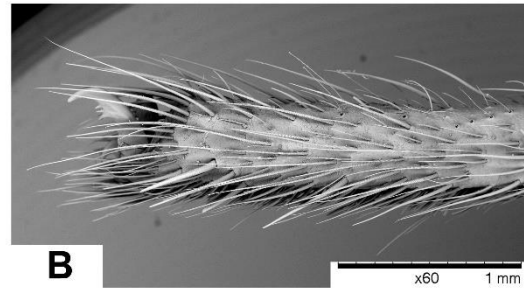
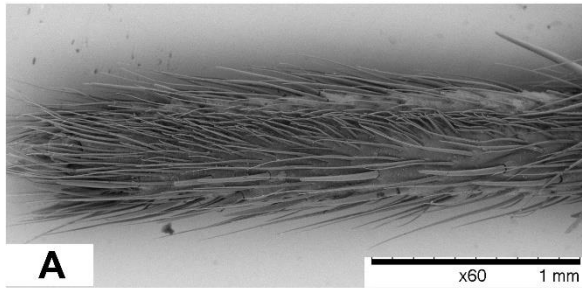
**Figura 10.** Tarsos, vista lateral. Halonoproctinae. A. *Conothele* sp., macho, tarso I. B. *Conothele* sp., macho, tarso IV. C. *Conothele* sp., fêmea, tarso I. D. *Conothele* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



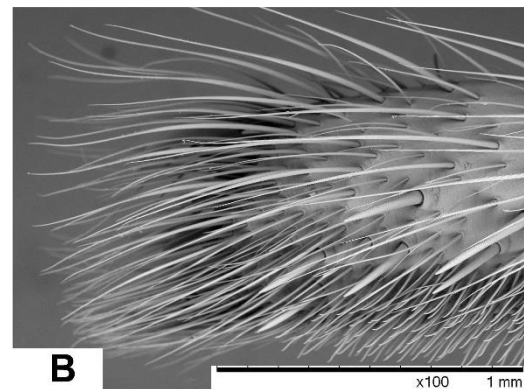
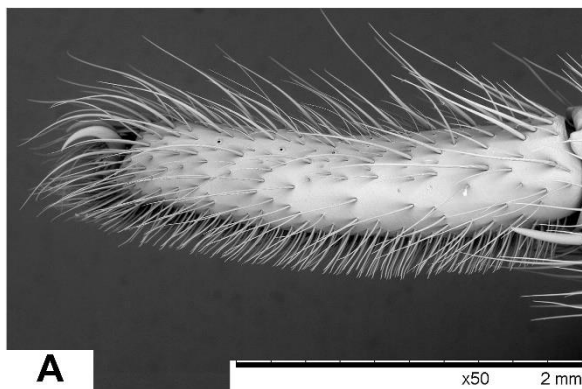
**Figura 11.** Tarsos, vista lateral. Migidae. A. *Migas* sp., macho, tarso I. B. *Migas* sp., macho, tarso IV. C. *Migas* sp., fêmea, tarso I. D. *Migas* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



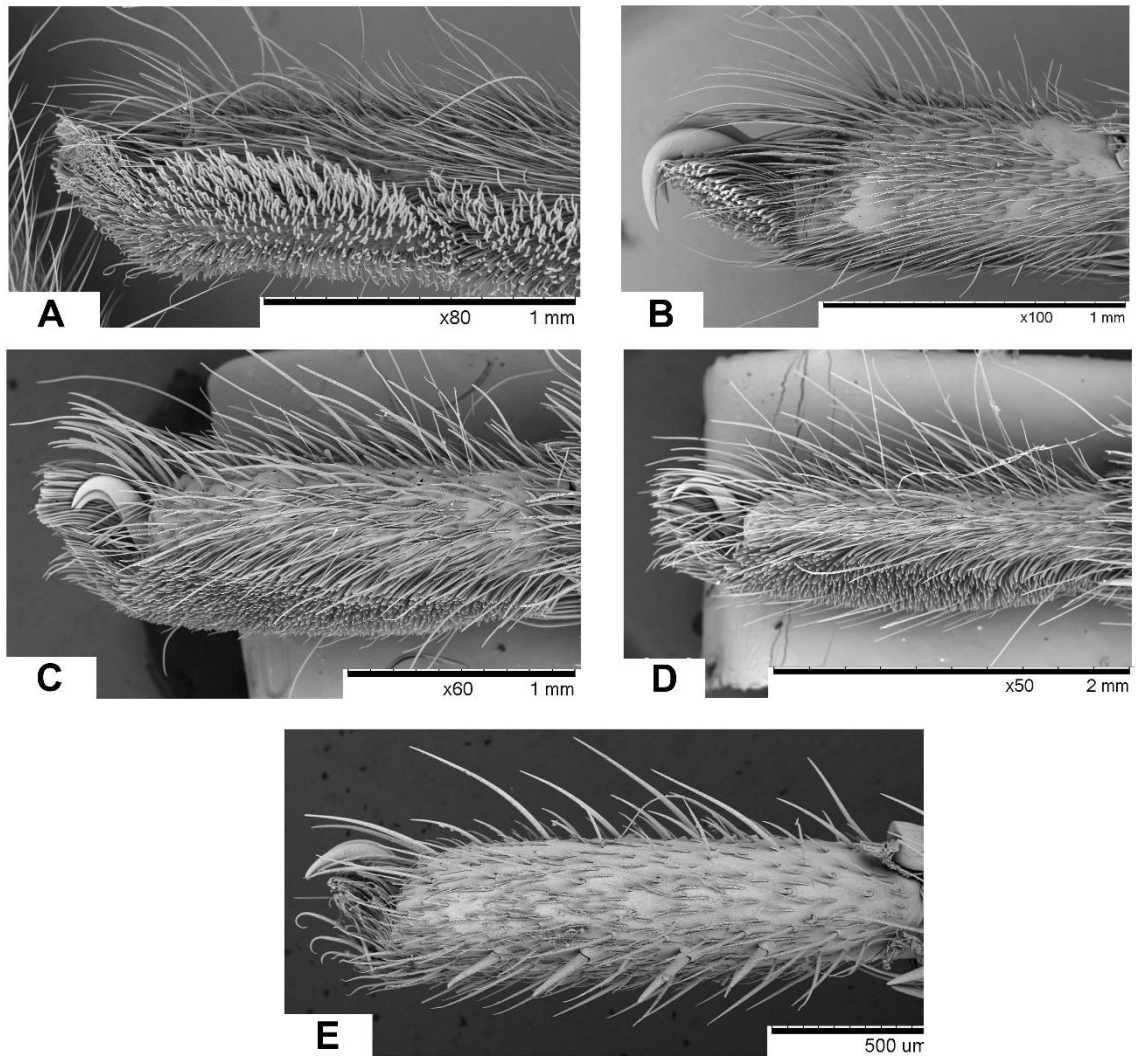
**Figura 12.** Tarsos, vista lateral. Idiopidae. A. *Euoplos variabilis*, macho, tarso I. B. *Euoplos variabilis*, macho, tarso IV. C. *Euoplos variabilis*, fêmea, tarso I. D. *Euoplos variabilis*, fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



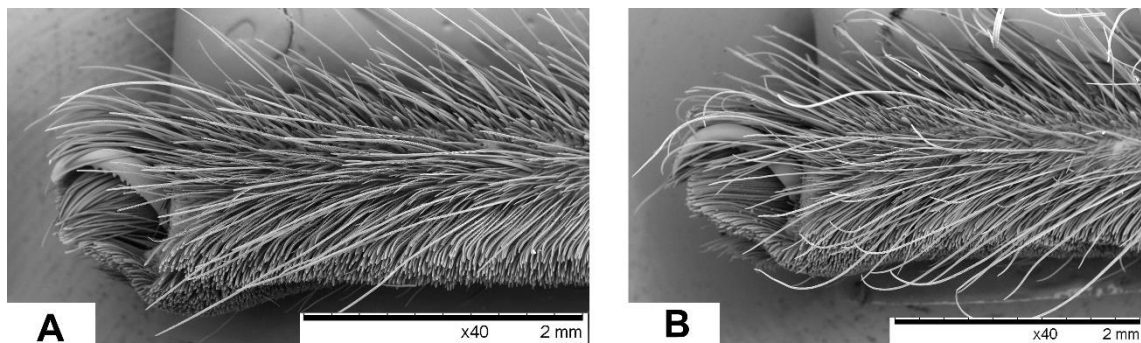
**Figura 13.** Tarsos, vista lateral. Idiopidae. A *Idiops* sp., macho, tarso I. B. *Idiops* sp., macho, tarso IV. C. *Idiops* sp., fêmea, tarso I. D. *Idiops* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



**Figura 14.** Tarsos, vista lateral. Euctenizidae. A. *Eucteniza mexicana*, macho, tarso I. B. *Eucteniza mexicana*, macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.

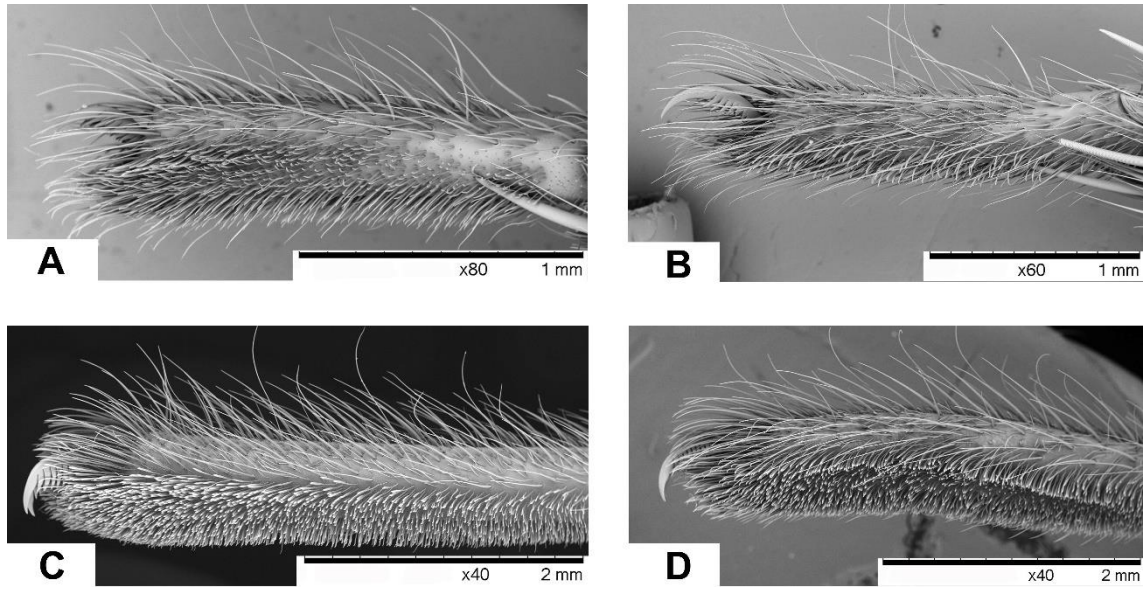


**Figura 15.** Tarsos, vista lateral. A-B Barychelidae. C-E Theraphosidae. A. *Idioctis helva*, fêmea, tarso I. B. *Idioctis helva*, fêmea, tarso IV, C. *Sickius longibulbi*, fêmea, tarso I. D. *Sickius longibulbi*, fêmea, tarso. E. *Melloina* sp., fêmea, tarso I. Créditos: José Paulo Guadanucci.

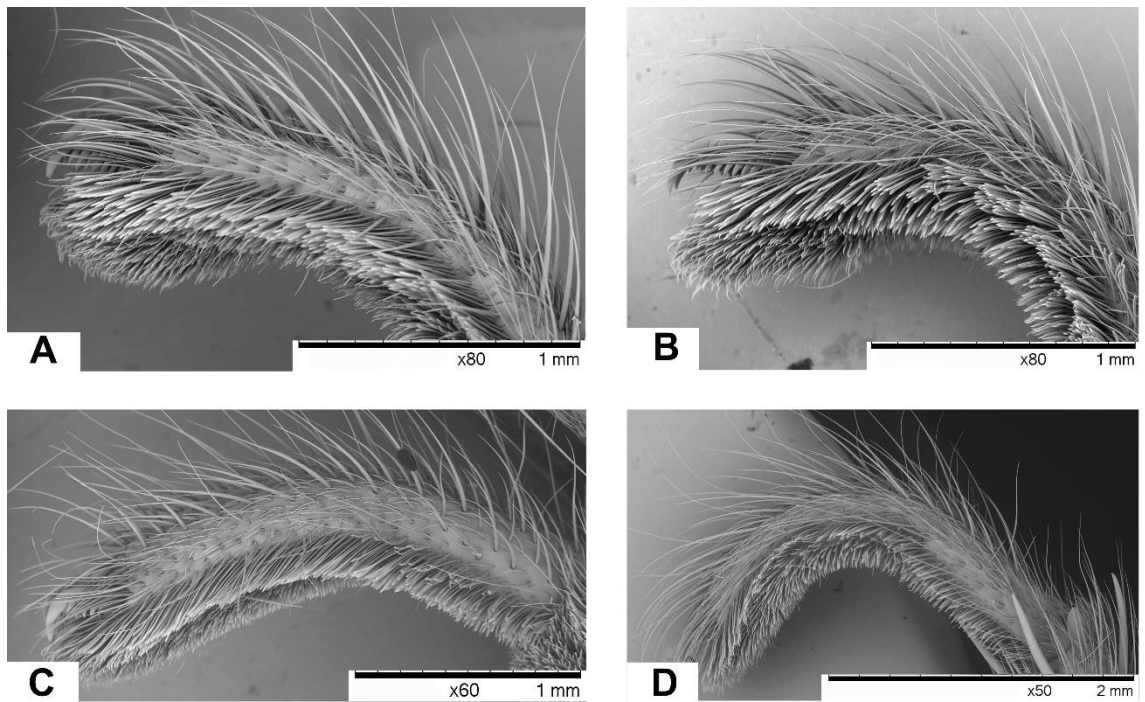


**Figura 16.** Tarsos, vista lateral. Theraphosidae. A. *Vitalius* sp., macho, tarso I. B. *Vitalius* sp., macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.

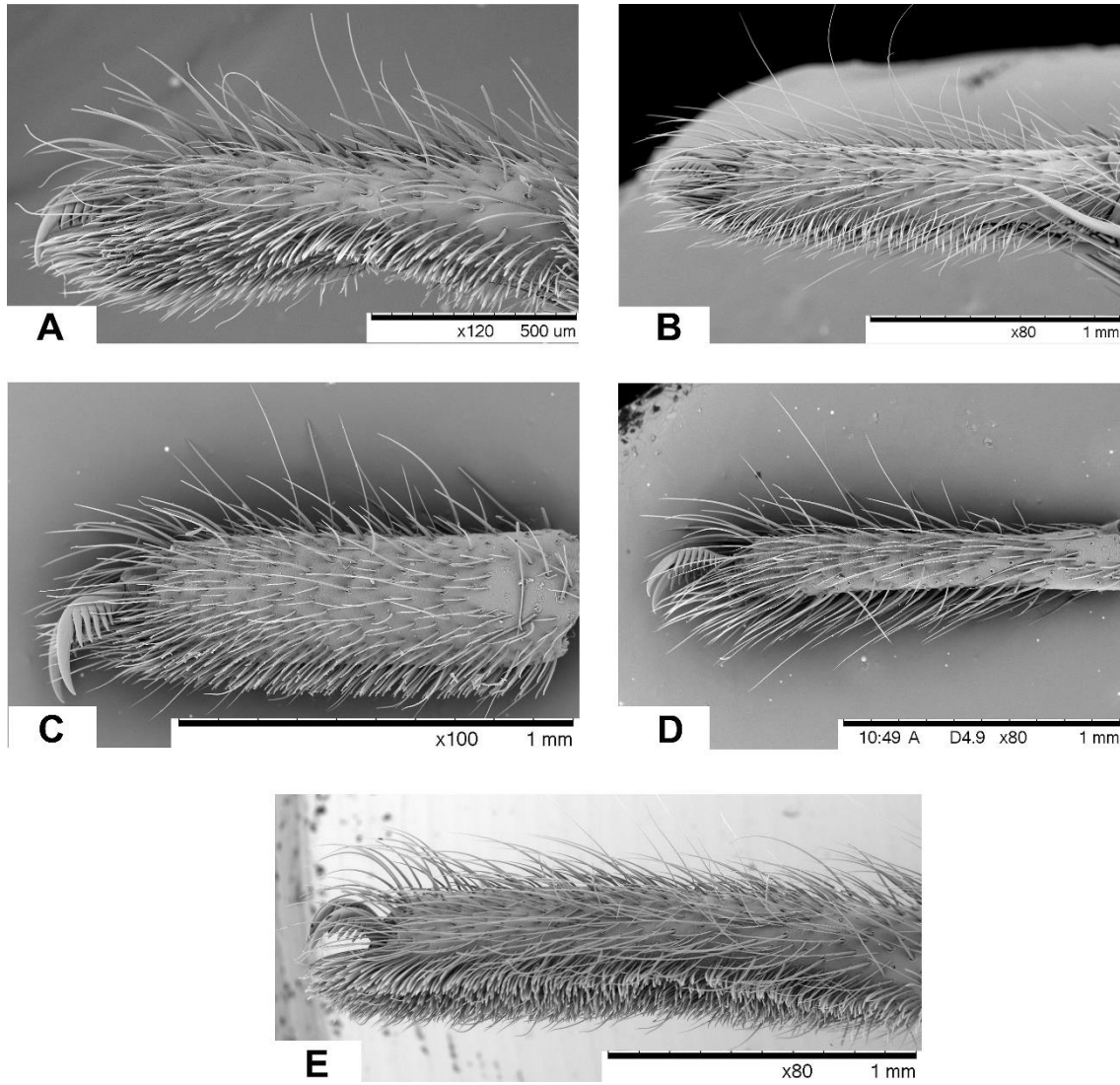




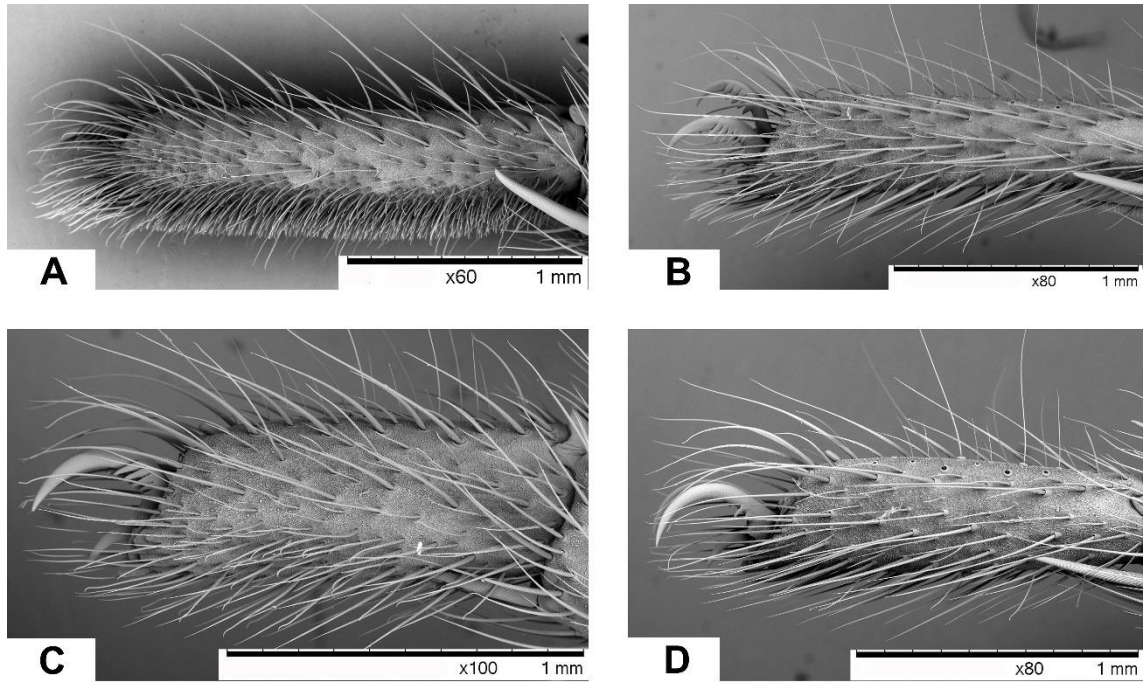
**Figura 17.** Tarsos, vista lateral. Nemesiidae. A. 98. *Nemesia* sp. macho, tarso I. B. *Nemesia* sp., macho, tarso IV. C. *Calisoga* sp. macho, tarso I. D. *Calisoga* sp., macho, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



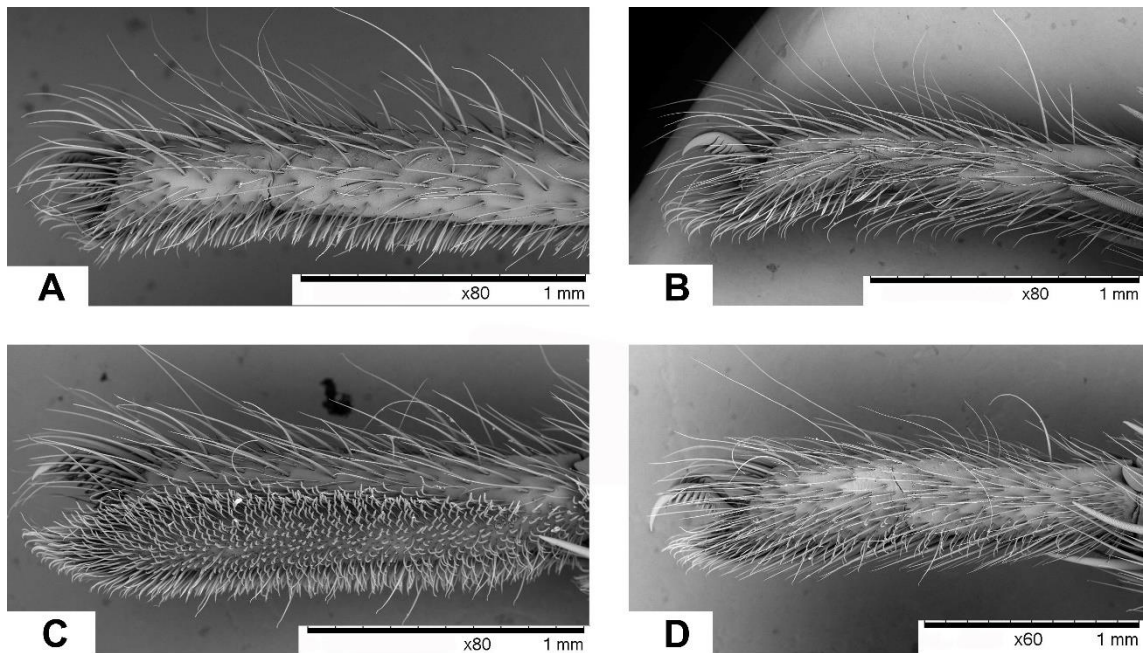
**Figura 18.** Tarsos, vista lateral. Pycnothelidae. A. *Acantogonathus tacuariensis*, macho, tarso I. B. *Acantogonathus tacuariensis*, macho, tarso IV. C. *Acantogonathus tacuariensis*, fêmea, tarso I. D. *Acantogonathus tacuariensis*, fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



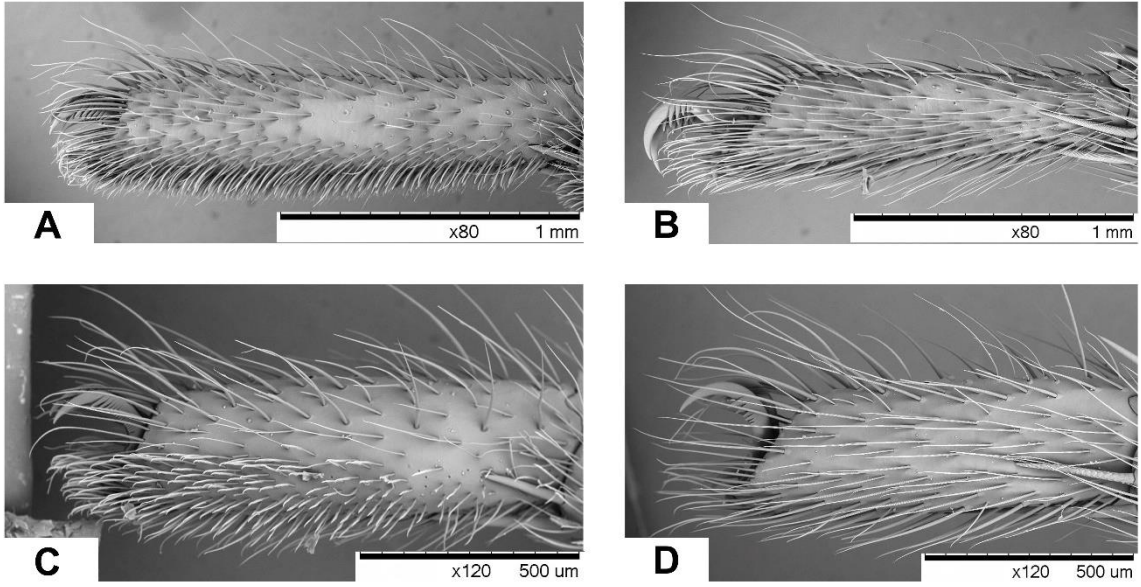
**Figura 19.** Tarsos, vista lateral. Pycnothelidae. A. *Xenonemesia otti*, macho, tarso IV. B. *Xenonemesia otti*, fêmea, tarso I. C. *Xenonemesia otti*, fêmea, tarso IV. D. *Xenonemesia otti*, macho, tarso I. E. *Lycinus* sp., macho, tarso I. Créditos: José Paulo Guadanucci.



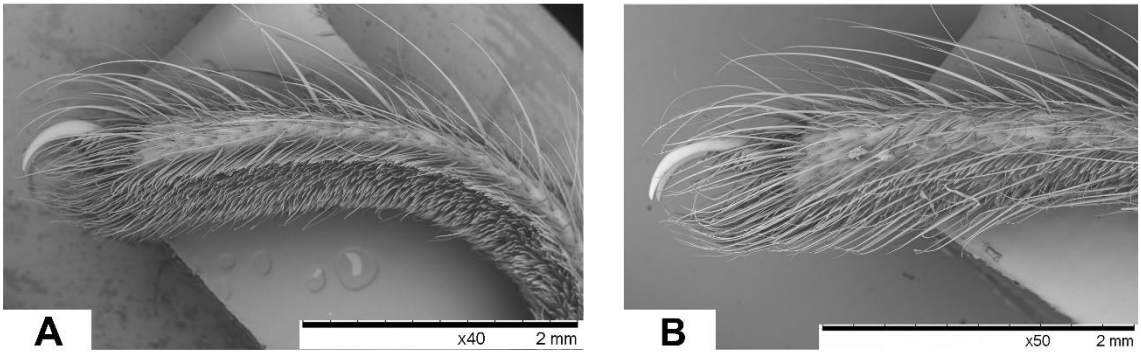
**Figura 20.** Tarsos, vista lateral. Microstigmatidae. A. *Ixamatus* sp., macho, tarso I. B. *Ixamatus* sp., macho, tarso IV. C. *Ixamatus* sp., fêmea, tarso I. D. *Ixamatus* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



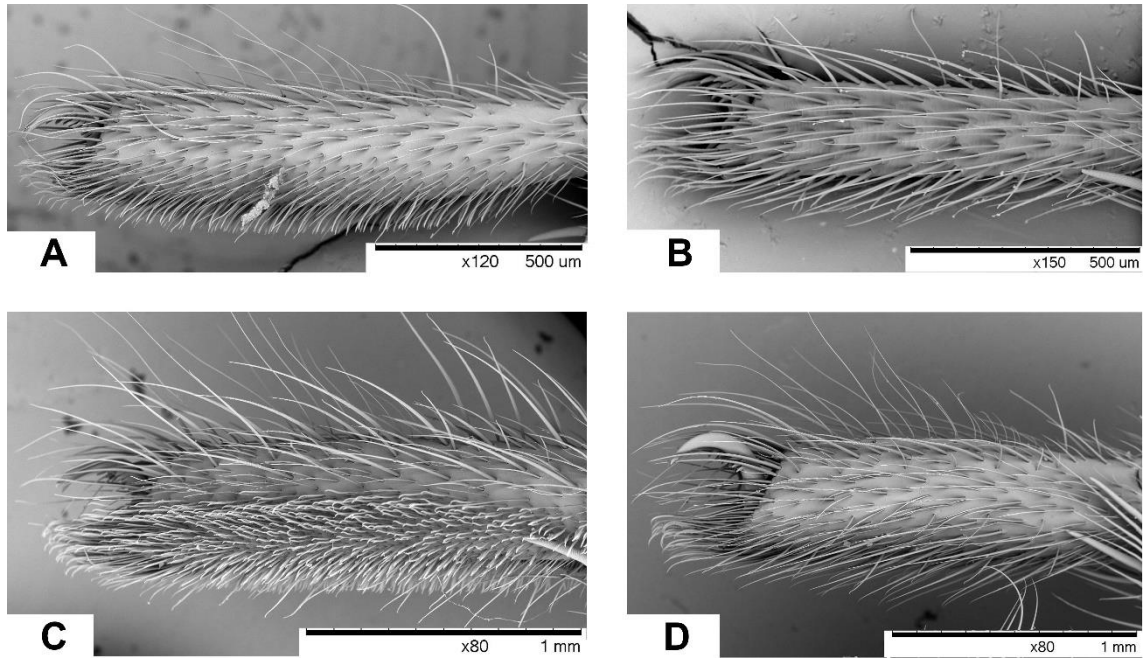
**Figura 21.** Tarsos, vista lateral. Anamidae. A. *Chenistonina* sp., macho, tarso I. B. *Chenistonina* sp., macho, tarso IV. C. *Chenistonina* sp., fêmea, tarso I. D. *Chenistonina* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.



**Figura 22.** Tarsos, vista lateral. Cyrtoucheniidae. A. *Acontius* sp., macho, tarso I. 77. *Acontius* sp., macho, tarso IV. 78. *Acontius* sp., fêmea, tarso I. 79. *Acontius* sp., fêmea, tarso IV.  
 Créditos: José Paulo Guadanucci.



**Figura 23.** Tarsos, vista lateral. Dipluridae. A. *Trechona* sp., fêmea, tarso I. B. fêmea, tarso IV.  
 Créditos: José Paulo Guadanucci.



**Figura 24.** Tarsos, vista lateral. Rhytidicolidae. A. *Fufius* sp., macho, tarso I. B. *Fufius* sp., macho, tarso C. *90. ixam* sp., fêmea, tarso I. D. *Fufius* sp., fêmea, tarso IV. Créditos: José Paulo Guadanucci.





# Arthropod Structure and Development

## Evolution and comparative morphology of raptorial feet in spiders

--Manuscript Draft--

<b>Manuscript Number:</b>	ASD-D-23-00003R1
<b>Article Type:</b>	Research Paper
<b>Section/Category:</b>	6. Comparative morphology from the phylogenetic perspective - G. D. Edgecombe
<b>Keywords:</b>	Doryonychus - Gradungulinae - micro-computed tomography - phylogeny - pretarsi - Trogloraptor
<b>Corresponding Author:</b>	Carolina Almeida Caetano, Ph.D. Federal University of Sao Carlos São Carlos, São Paulo BRAZIL
<b>First Author:</b>	Carolina Almeida Caetano, Ph.D.
<b>Order of Authors:</b>	Carolina Almeida Caetano, Ph.D. Charles Griswold Peter Michalik Facundo Labarque
<b>Abstract:</b>	Spiders are among the most diverse animals, which developed different morphological and behavioral traits for capturing prey. We studied the anatomy and functionality of the rare and apomorphic raptorial spider feet using 3D reconstruction modeling, among other imaging techniques. The evolutionary reconstruction of the raptorial feet (tarsus plus pretarsus) features using a composite tree of spiders indicates that similar traits emerged three times independently in Trogloraptoridae, Gradungulinae, and Doryonychus raptor (Tetragnathidae). The characteristics defining the raptorial feet are an interlocked complex merging of the base of the elongated prolateral claw with the pretarsal sclerotized ring, with the former clasping against the tarsus. It even flexes over robust raptorial macrosetae forming a reduced tarsal version of a catching basket to encase prey during hunting. Our results show that taxa previously compared with raptorial spiders, Celaeniini (Araneidae) and Heterogriffus berlandi (Thomisidae), lack the raptorial feet key characteristics and the tarsal-catching basket. We make predictions about the possible behavior of the abovementioned taxa that will need to be tested by observing living specimens. We conclude that multiple morphological tarsal and pretarsal micro-structures define the raptorial foot functional unit and recommend a comprehensive evaluation before asserting this configuration to any spider taxa.
<b>Suggested Reviewers:</b>	Ivan Magalhaes Bernardino Rivadavia Argentinian Museum of Natural Sciences magalhaes@macn.gov.ar  Hannah Wood Smithsonian National Museum of Natural History WoodH@si.edu  Guilherme Azevedo San Diego State University ghfazevedo@gmail.com
<b>Response to Reviewers:</b>	Dear Barbara Beltz, Here we are sending the responses to all comments and suggestions made by both referees. Other small suggestions thought the text, not mentioned here, were also accepted.  Referees' Comments to Authors: Reviewer #1: The Highlights need more precise language: "We built a comparative morphological database of the raptorial feet in spiders." - I would rather call it comparative datasets. Database seems exaggerated in this context