

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE OPILIÕES (ARACHNIDA): SISTEMAS DE ACASALAMENTO E CUIDADO PARENTAL

Glauco Machado¹, Gustavo S. Requena² & Bruno A. Buzatto³

¹ Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 05422-970, São Paulo, SP, Brasil.

² Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, CP 593, 38400-902 Uberlândia, MG, Brasil.

³ Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, CP 6109, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 13083-970, São Paulo, Brasil.

E-mails: ¹glaucom@ib.usp.br, ²billy.requena@gmail.com, ³bruno.buzatto@gmail.com

RESUMO

Para se reproduzir, a maioria dos opiliões precisa passar por um longo processo, que envolve encontrar, selecionar e convencer um parceiro a copular, fertilizar os ovos, encontrar um local apropriado para oviposição e, em algumas espécies, proteger a prole. Em muitas espécies de opiliões, o sistema de acasalamento se enquadra na definição de poliginia por defesa de recursos, na qual os machos brigam pela posse de territórios que contêm sítios de oviposição preferidos pelas fêmeas. Em pelo menos uma espécie, *Acutisoma proximum*, existe uma variação descontínua no comprimento das pernas II, que são sexualmente dimórficas e usadas pelos machos grandes como armas em brigas territoriais. Machos com pernas II curtas não defendem territórios, mas adotam uma estratégia alternativa de acasalamento baseada na invasão de haréns protegidos pelos machos grandes, onde eles conseguem cópulas furtivas com as fêmeas. Após a oviposição, fêmeas de muitas espécies pertencentes à superfamília Gonyleptoidea cuidam dos ovos e das ninfas recém-eclodidas. Espera-se que o cuidado maternal em opiliões evolua apenas quando as fêmeas: (1) vivam o bastante para beneficiar a prole após a oviposição, (2) sejam capazes de defender a prole contra predadores e (3) restrinjam a reprodução a um único evento durante uma estação reprodutiva, de modo que elas obtenham um maior sucesso reprodutivo permanecendo com os ovos até a eclosão das ninfas. Embora o cuidado maternal diminua a fecundidade total das fêmeas guardiãs, este comportamento é crucial para a sobrevivência dos ovos, diminuindo a predação por co-específicos e outros artrópodes. Em pelo menos sete linhagens de opiliões pertencentes à subordem Laniatores, são os machos que cuidam da prole. Enquanto o cuidado maternal provavelmente evoluiu como resultado de seleção natural, o cuidado paternal em opiliões parece ter evoluído como resultado de seleção sexual. Estudos experimentais demonstraram que machos que provêm cuidado à prole são preferidos pelas fêmeas e obtêm um número maior de cópulas do que machos que não provêm cuidado. Adicionalmente, machos sem prole cuidam de desovas cujos pais foram removidos — o que seria esperado dado que a presença de ovos é atrativa para as fêmeas. A biologia reprodutiva dos opiliões é um tema fascinante e o grupo oferece uma oportunidade ideal para estudar seleção sexual em um clado diverso e pouco explorado pelos ecólogos comportamentais.

Palavras-chave: Seleção sexual, poliginia, estratégias alternativas de acasalamento, cuidado maternal, cuidado paternal.

ABSTRACT

REPRODUCTIVE BEHAVIOR IN HARVESTMEN (ARACHNIDA): MATING SYSTEMS AND PARENTAL CARE. Opiliones (harvestmen) undergo a prolonged process of reproduction, which consists of finding a suitable mate, persuading the mate to copulate, succeeding in fertilization and oviposition, and, in some cases, protecting the brood. In most harvestman species studied so far the manner of mate acquisition is a type of resource defense polygyny in which males fight over territories containing the preferred sites for oviposition by females. In at least one species, *Acutisoma proximum*, there is a discontinuous variation in the lengths of the sexually dimorphic second pair of legs, which are used as weapons by larger males when fighting over territories. Males with a shorter pair of second legs do not fight for territories, but instead adopt

an alternative mating tactic of furtively invading the harems of the larger males to copulate. After oviposition, females of many harvestman species of the superfamily Gonyleptoidea take care of their eggs and young nymphs. Maternal care in harvestmen is expected to evolve when: (1) females live long enough to watch over the offspring after oviposition, (2) females are capable of defending their offspring against potential predators, and (3) females have a single reproductive event during the breeding season, so that they can achieve greater reproductive success by defending their eggs until hatch. Although caring for the offspring negatively affects the fecundity of females, this behavior was demonstrated to play a crucial role in enhancing egg survival and preventing predation by conspecifics and other arthropods. In at least seven lineages of harvestmen of the suborder Laniatores, males are responsible for watching over the offspring. Whereas maternal care most likely evolved as a result of natural selection, paternal care in harvestmen seems to have evolved as a result of sexual selection. According to experimental evidence, males capable of providing paternal care are preferred by females and thus produce more brood than males unable and/or unwilling to provide paternal care. Additionally, it was shown that males tend to care for egg clutches from other males that were experimentally removed, as the eggs attract females. The reproductive biology of harvestmen is fascinating, and the clade provides an ideal and yet unexplored system for the study of sexual selection.

Keywords: Sexual selection, polygyny, alternative mating strategies, maternal care, paternal care.

RESUMEN

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE OPILIONES (ARACHNIDA): SISTEMAS DE APAREAMIENTO Y CUIDADO PARENTAL. Para reproducirse, la mayoría de los opiliones necesitan pasar por un largo proceso que incluye encontrar, seleccionar y convencer a una pareja de copular, fertilizar los huevos, encontrar un lugar apropiado para la oviposición y, en algunas especies, proteger la progenie. En muchas especies de opiliones, el sistema de apareamiento es la poliginia por defensa de recursos, en la cual los machos pelean por la posesión de territorios que contienen sitios de oviposición preferidos por las hembras. Por lo menos en una especie, *Acutisoma proximum*, existe una variación discontinua en el largo de las patas II, que son sexualmente dimórficas y usadas por los machos grandes como armas en peleas por territorios. Los machos con las patas II cortas no defienden territorios, pero adoptan una estrategia de apareamiento alternativa basada en la invasión de harenes protegidos por los machos grandes, donde ellos logran obtener cópulas furtivas con las hembras. Después de la oviposición, las hembras de muchas especies pertenecientes a la superfamilia Gonyleptoidea cuidan de los huevos y de las ninfas recién eclosionadas. Se espera que el cuidado maternal en opiliones evolucione cuando las hembras: (1) vivan lo suficiente para beneficiar a la cría después de la oviposición, (2) sean capaces de defender la cría contra depredadores, y (3) restrinjan la reproducción a un único evento durante una estación reproductiva, de modo que ellas obtengan un mayor éxito reproductivo permaneciendo con los huevos hasta la eclosión de las ninfas. Aunque el cuidado maternal disminuya la fecundidad total de las hembras, este comportamiento es crucial para la supervivencia de los huevos, disminuyendo la depredación por conespecíficos y otros artrópodos. Por lo menos en siete linajes de opiliones pertenecientes al suborden Laniatores son los machos los que cuidan de la cría. Mientras el cuidado maternal probablemente evolucionó como resultado de la selección natural, el cuidado paternal en los opiliones parece haber evolucionado como resultado de la selección sexual. Estudios experimentales demostraron que machos que proveen cuidado a la cría son preferidos por las hembras y obtienen un mayor número de cópulas, que los machos que no proveen este cuidado. Adicionalmente, se ha observado que los machos sin prole cuidan las puestas de padres experimentalmente removidos, lo que es esperado porque la presencia de huevos es atractiva para las hembras. La biología reproductiva de los opiliones es un tema fascinante y el grupo ofrece una oportunidad ideal para estudiar selección sexual en un clado diverso y poco explorado por los ecólogos del comportamiento.

Palabras-clave: Selección sexual, poliginia, estrategias alternas de apareamiento, cuidado maternal, cuidado paternal.

INTRODUÇÃO

A maioria dos opiliões se reproduz sexuadamente e, portanto, machos e fêmeas precisam passar por um longo processo que envolve encontrar, selecionar e convencer um parceiro a copular e fertilizar os ovos, além de encontrar um local apropriado para a oviposição e, em algumas espécies, proteger os ovos e as ninfas recém eclodidas até sua dispersão. A maior parte da informação disponível na literatura sobre a biologia reprodutiva dos opiliões resume-se a observações anedóticas. Apenas nas últimas duas décadas o assunto começou a ser estudado de forma mais detalhada e adotando uma abordagem experimental. Nesta revisão, vamos usar tanto as informações mais antigas quanto aquelas geradas recentemente para sintetizar e integrar o conhecimento sobre sistemas de acasalamento e cuidado parental em opiliões. Sempre que possível, apontaremos as lacunas no conhecimento e indicaremos direções para estudos futuros.

Antes de começarmos, vale destacar que este trabalho foi elaborado pensando nos estudantes que estão se iniciando em ecologia comportamental e que têm interesse em temas relacionados à biologia reprodutiva. Entretanto, leitores “especialistas” poderão também encontrar informações de interesse no texto, já que ele expõe brevemente o contexto teórico e resume boa parte do conhecimento atual sobre a biologia reprodutiva dos opiliões. Por se tratar de um grupo relativamente pequeno (*ca.* 6.000 espécies) e pouco conhecido, resolvemos iniciar a revisão com uma breve caracterização da ordem Opiliones, que inclui informações básicas sobre morfologia e sistemática do grupo. Nas seções subseqüentes, apresentamos os dados sobre sistemas de acasalamento, cuidado maternal e cuidado paternal em opiliões. Esperamos que, para os estudantes, esta revisão mostre o tipo de pesquisa que se faz em ecologia comportamental, salientando que há outras razões para se estudar a biologia dos artrópodes além dos possíveis benefícios ou malefícios que eles possam trazer ao homem. Adicionalmente, esperamos que o texto tenha um valor educativo, pois buscamos integrar aspectos básicos de comportamento animal sob a luz dos conhecimentos atuais da evolução.

MORFOLOGIA E SISTEMÁTICA DE OPILIÕES

Os opiliões são comuns em uma grande variedade de habitats e podem ser encontrados em todos os continentes, exceto Antártica (Curtis & Machado 2007). Ao contrário das aranhas, o corpo dos opiliões é compacto, com o prossoma (= cefalotórax) e opistossoma (= abdômen) amplamente fundidos. No prossoma, encontram-se as quelíceras, os pedipalpos e quatro pares de pernas, sendo o segundo par tipicamente alongado e usado como apêndice sensorial (Shultz & Pinto-da-Rocha 2007). Na parte dorsal do prossoma encontram-se também um par de olhos, cuja acuidade visual é bastante reduzida na maioria dos grupos (Acosta & Machado 2007). Nas margens anteriores do prossoma encontra-se também a abertura de um par de glândulas que liberam uma secreção de odor desagradável e cuja principal função é a defesa contra predadores (Gnaspini & Hara 2007). A abertura genital de machos e fêmeas está localizada ventralmente no segundo segmento abdominal (Shultz & Pinto-da-Rocha 2007). Ao contrário da maioria dos aracnídeos, a transferência de gametas nos opiliões se dá de forma direta, pois os machos possuem pênis. As fêmeas, por sua vez, possuem um ovipositor eversível que pode ser muito longo ou relativamente curto (Macías-Ordóñez *et al.* no prelo).

Estudos filogenéticos recentes colocam a ordem Opiliones próxima das ordens Scorpiones, Pseudoscorpiones e Solifugae, formando um clado chamado Dromopoda que é sustentado por sinapomorfias associadas à musculatura dos apêndices locomotores e à morfologia das partes bucais (Shultz 1990, 2007). Os opiliões estão divididos em quatro subordens, Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi e Laniatores, mas relações de parentesco entre elas ainda são motivo de debate entre os sistematas (Shultz 1998, Giribet *et al.* 1999, 2002, Shultz & Regier 2001). Independente do sistema de classificação adotado, são reconhecidas atualmente 45 famílias e cerca de 1.500 gêneros de opiliões (Giribet & Kury 2007). Essa diversidade não está equitativamente distribuída entre as subordens, de modo que Eupnoi e Laniatores compreendem juntos quase 90% de todas as espécies descritas.

Os representantes da subordem Cyphophthalmi são geralmente pequenos (1 a 3 mm de comprimento de corpo), possuem pernas curtas, são fortemente

esclerotizados e geralmente habitam o solo ou cavernas (Giribet 2007). A subordem Eupnoi compreende duas superfamílias: Phalangioidea, que inclui espécies com pernas muito finas e longas, comuns no Hemisfério Norte, e Caddoidea, um grupo pequeno e cujas espécies são facilmente reconhecíveis por causa dos enormes olhos e pedipalpos armados com muitos espinhos (Cokendolpher *et al.* 2007). A subordem Dyspnoi também compreende duas superfamílias, Ischyropsalidoidea e Troguloidea, cujas espécies apresentam uma grande variedade de formas e estão principalmente distribuídas no Hemisfério Norte (Gruber 2007). A subordem Laniatores é uma linhagem extremamente diversa em termos morfológicos e suas espécies geralmente possuem espinhos no corpo, nas pernas e/ou nos pedipalpos. Essa subordem possui espécies distribuídas por todo o mundo, mas suas espécies são mais freqüentemente encontradas em regiões tropicais de ambos os hemisférios (Kury 2007).

SISTEMAS DE ACASALAMENTO EM OPILIÕES

Diferenças conspícuas entre machos e fêmeas foram um dos principais motivos que levaram Darwin (1871) a desenvolver a sua teoria da seleção sexual. De acordo com Darwin (1871), a seleção sexual pode resultar em diferenças intra-específicas no sucesso reprodutivo, causadas pela competição por parceiros sexuais. A diversidade morfológica e comportamental entre machos e fêmeas, desde então chamada de dimorfismo sexual, vem sendo entendida como o resultado de diferentes pressões de seleção sexual atuando em cada sexo, predominantemente devido à seleção sexual mais intensa sobre os machos (Andersson 1994). Assim, todo o desenvolvimento da teoria de seleção sexual de Darwin (1871) vem se baseando em inferências sobre a forma e a intensidade com que a seleção sexual atua sobre machos e fêmeas, o que só é possível por meio da compreensão de como funcionam os sistemas de acasalamento, i.e., as estratégias que machos e fêmeas adotam para se reproduzir.

Em 1977, Emlen & Oring categorizaram os sistemas de acasalamento conhecidos na época e sintetizaram toda a informação sobre o assunto em um único contexto teórico, enfatizando o efeito de

restrições ecológicas sobre as estratégias reprodutivas de machos e fêmeas. O argumento central de Emlen & Oring (1977) é que os indivíduos do sexo cujo sucesso reprodutivo é limitado por acasalamentos (geralmente machos) podem aumentar seu sucesso reprodutivo monopolizando os acasalamentos com membros do sexo limitante (geralmente fêmeas). De acordo com os autores, o grau em que esse monopólio é possível depende de fatores ambientais, como a disponibilidade e a dispersão espacial dos recursos críticos utilizados pelo sexo limitante. Essa oportunidade de monopolizar os acasalamentos com membros do sexo oposto deve então determinar o tipo de sistema de acasalamento da seguinte maneira: (1) a monogamia deve evoluir quando nenhum sexo possui a oportunidade de monopolizar os acasalamentos com indivíduos do sexo oposto; (2) a poliandria deve evoluir quando fêmeas são capazes de monopolizar os acasalamentos com múltiplos machos e (3) a poliginia deve evoluir quando machos são capazes de monopolizar os acasalamentos com múltiplas fêmeas (Shuster & Wade 2003).

SULTÕES E SEUS HARÉNS

Em sistemas de acasalamento poligínicos, uma minoria de machos controla o acesso reprodutivo a múltiplas fêmeas, deixando a maioria dos outros machos sem nenhum acesso a fêmeas (Shuster & Wade 2003). De acordo com a maneira pela qual um macho consegue monopolizar fêmeas, a poliginia pode ser classificada em categorias mais específicas. A poliginia por defesa de recursos, por exemplo, ocorre quando machos controlam fêmeas indiretamente, defendendo e monopolizando territórios ou recursos essenciais para a sobrevivência e/ou reprodução das fêmeas. Enquanto isso, a poliginia por defesa de fêmeas ocorre quando machos controlam fêmeas diretamente, defendendo-as de machos co-específicos. Entretanto, é importante ressaltar que essas categorias correspondem a extremos de um contínuo, de forma que a defesa de recursos e a defesa de fêmeas podem ambas ser importantes em um mesmo sistema de acasalamento (Ostfeld 1987). Além disso, a distribuição espacial e temporal de recursos e de fêmeas acabará determinando se os machos defendem os recursos que atraem fêmeas receptivas ou se os machos defendem fêmeas diretamente (Shuster &

Wade 2003). Independente do que exatamente os machos monopolizam, o monopólio só é possível quando os recursos e/ou as fêmeas são pouco abundantes e quando sua distribuição é agregada (Emlen & Oring 1977).

Ainda que aracnídeos apresentem uma grande diversidade de estratégias reprodutivas (Thomas & Zeh 1984), quase inexitem casos de poliginia por defesa de recursos ou por defesa de fêmeas entre espécies do grupo. Todos os exemplos conhecidos estão restritos às ordens Acari (Dimock 1985, Saito 1990) e Opiliones (Mora 1990, Macías-Ordóñez 1997, 2000, Buzatto & Machado 2008). No caso dos opiliões, machos podem monopolizar o acesso a um grupo de fêmeas por meio da defesa de recursos reprodutivos importantes para essas fêmeas, como sítios de oviposição. Em algumas espécies, além de defender um sítio de oviposição, machos também cuidam dos ovos posteriormente depositados pelas fêmeas (veja tópico CUIDADO PATERNAL). Ainda que o investimento paternal pós-zigótico presente nessas espécies possua importantes implicações para o sistema de acasalamento resultante, esses casos serão tratados em detalhes na seção “MAMÃES DEDICADAS E GARANHÕES INTERESSEIROS”. Nos próximos parágrafos, serão tratados apenas os casos de defesa de sítios de oviposição por machos de espécies que não apresentam nenhuma forma de cuidado paternal.

No opilião *Leiobunum vittatum* (Eupnoi: Sclerosomatidae), fêmeas depositam seus ovos exclusivamente em fendas em rochas, sítios de oviposição que estão agregados espacialmente (Macías-Ordóñez 1997, 2000). Durante a estação de acasalamento, os machos patrulham ativamente as pedras procuradas pelas fêmeas e até mesmo brigam entre si pela posse desses recursos. O interessante é que as rochas defendidas pelos machos não são escassas e geralmente apenas metade delas está ocupada por um macho em um dado momento. No entanto, para um macho que abandone uma rocha (para se alimentar, por exemplo) as chances de encontrar uma nova rocha disponível não são necessariamente altas, especialmente quando consideramos os mecanismos sensoriais e a baixa mobilidade dos opiliões. Os machos de *L. vittatum* provavelmente só são capazes de detectar as rochas no momento em que as tocam. Além disso, a serapilheira constitui um substrato

complexo e em constante mudança entre as rochas, o que impossibilita que os opiliões estabeleçam trilhas químicas que permitam que eles reencontrem as rochas abandonadas. Conseqüentemente, quando um macho encontra uma rocha, é provavelmente vantajoso para ele defendê-la pelo maior tempo possível (Macías-Ordóñez 1997, 2000).

Quando uma fêmea de *L. vittatum* encontra uma rocha sem nenhum macho, ela examina cuidadosamente a superfície dessa rocha, inserindo seu ovipositor sensitivo em diversas fendas encontradas, provavelmente avaliando o potencial dessas fendas como sítios de oviposição adequados (Macías-Ordóñez 1997, 2000). Por outro lado, quando uma fêmea visita uma rocha já ocupada por um macho, esse comportamento de avaliar o substrato é impraticável, pois o macho territorial prontamente agarra a fêmea visitante com seus pedipalpos e a mantém presa até que ela aceite copular. Após a cópula, o macho libera a fêmea de seus pedipalpos, mas continua guardando a parceira enrolando a ponta de sua perna I em uma ou duas das pernas da fêmea. Durante essa fase pós-cópula, a fêmea parece estar finalmente livre para provar o substrato e ovipor em fendas escolhidas, enquanto o macho territorial a segue, ainda segurando uma de suas pernas e expulsando qualquer outro macho co-específico que se aproxime (Macías-Ordóñez 1997, 2000). O macho em guarda de parceira não tenta copular com qualquer outra fêmea que eventualmente apareça durante esse período e apenas deixa de guardar sua parceira quando esta abandona o território.

Um segundo estudo realizado com uma outra população de *L. vittatum* provê informações que nos permitem compreender melhor como variáveis ambientais podem influenciar a poliginia por defesa de recursos. Nessa outra população, os machos de *L. vittatum* adotam uma estratégia de acasalamento distinta, na qual não existe defesa de território nem guarda de parceira após a cópula (Edgar 1971). Aparentemente, as diferenças comportamentais entre os machos das duas populações estudadas se devem ao fato de que as fêmeas da população estudada por Edgar (1971) depositam seus ovos em fissuras em troncos de árvores, um recurso reprodutivo abundante, não agregado espacialmente e que, conseqüentemente, não é defensável pelos machos (Machado & Macías-Ordóñez 2007).

Um sistema de acasalamento semelhante ao apresentado por *L. vittatum* foi descrito recentemente para *Acutisoma proximum* (Laniatores: Gonyleptidae), uma espécie que habita a Mata Atlântica do sul do estado de São Paulo (Buzatto & Machado 2008). No entanto, no caso de *A. proximum*, o sistema de acasalamento parece se situar em algum ponto dentro do contínuo entre poliginia por defesa de recursos e poliginia por defesa de fêmeas. Fêmeas de *A. proximum* depositam seus ovos na face inferior de folhas na vegetação, preferencialmente em três espécies de plantas hospedeiras que as fêmeas

parecem selecionar, e cuidam dos ovos e das ninfas recém eclodidas (Buzatto & Machado 2008). No começo da estação reprodutiva, machos territoriais lutam entre si pela posse de territórios na vegetação, que serão visitados por fêmeas receptivas em busca de um local para reprodução (Figura 1A). O fato de fêmeas exibirem uma preferência por algumas das espécies de planta presentes no ambiente possibilita que os machos defendam locais na vegetação que serão especialmente atrativos para as fêmeas (Figura 1B). Esse é um caso típico de poliginia por defesa de recurso, no qual os machos monopolizam as

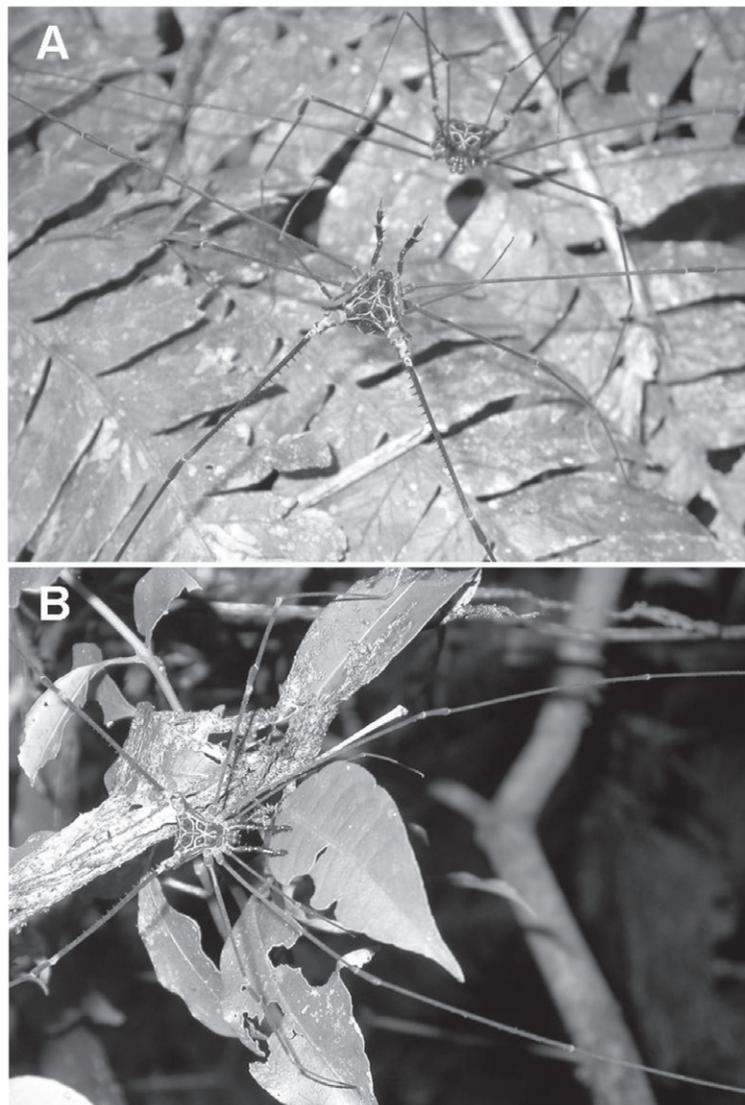


Figura 1. (A) Dois machos de *Acutisoma proximum* (Laniatores: Gonyleptidae) brigando sobre a vegetação no início da estação reprodutiva.

Durante a briga, os machos estendem o segundo par de pernas lateralmente e desferem golpes nas pernas do adversário.

Ocasionalmente, um dos machos ataca as pernas dianteiras do oponente com os pedipalpos (foto: B.A. Buzatto). (B) Macho de *A. proximum* defendendo seu território na vegetação (foto: B.A. Buzatto).

Figure 1. (A) Two *Acutisoma proximum* (Laniatores: Gonyleptidae) males fighting in the beginning of the reproductive season. While fighting, males extend their second pair of legs to the side and strike at the legs of their opponents. Occasionally one of the males will attack the front legs of its opponent with its pedipalps (photo: B.A. Buzatto). (B) *Acutisoma proximum* male guarding its territory on the vegetation (photo: B.A. Buzatto).

fêmeas por meio da defesa de um recurso reprodutivo importante para elas (Shuster & Wade 2003).

Alguns meses mais tarde, na mesma estação reprodutiva, os machos de *A. proximum* reduzem suas atividades de patrulha para os pequenos trechos de seus territórios onde as fêmeas depositaram os ovos e passam a gastar boa parte do tempo guardando cada fêmea individualmente em seqüência (Buzatto & Machado 2008). Nessa etapa, todas as fêmeas já chegaram aos territórios e passa a ser mais vantajoso para os machos defendê-las até que elas terminem de depositar seus ovos, um processo que pode durar até 14 dias. A partir desse momento, o sistema de acasalamento passa a se parecer mais com uma poliginia por defesa de fêmeas (Shuster & Wade 2003) e os machos continuam copulando com as fêmeas de seus haréns até que todas tenham terminado o processo de oviposição. Esse estudo com o opilião *A. proximum* é o primeiro caso de um aracnídeo que apresenta uma mudança em seu sistema de acasalamento ao longo da estação reprodutiva. Dessa forma, essa espécie poderá ser utilizada no futuro como uma fonte de dados filogeneticamente independentes para se testar hipóteses sobre a evolução e o funcionamento de sistemas de acasalamento poligínicos.

DUAS FORMAS DE AMAR: ESTRATÉGIAS ALTERNATIVAS DE ACASALAMENTO

Além da diversidade morfológica e comportamental que pode ser encontrada entre os sexos, pode existir também uma diversidade intra-sexual, de forma que machos de uma mesma população apresentem uma variação descontínua em sua morfologia e comportamento (Gross 1996). Como essas diferenças morfológicas não são extremos de uma variação contínua, elas evidenciam a existência de dois ou mais programas genéticos de desenvolvimento presentes na mesma população de machos (Eberhard 1980). Esse fenômeno resulta da evolução de distintas estratégias de acasalamento nos machos e parece ser comum quando a competição entre machos pelas fêmeas é intensa (Gadgil 1972). Em algumas espécies, as diferentes estratégias dos machos resultam em um sucesso reprodutivo médio similar entre elas, de forma que esse polimorfismo representa uma estratégia evolutivamente estável mista (Maynard-Smith 1988). Nesse caso, cada macho da população

deve possuir apenas um dos dois distintos programas genéticos de desenvolvimento mencionados acima e a seleção dependente de frequência deve regular a proporção de cada morfo de macho na população. As duas ou mais estratégias existentes em uma mesma população são igualmente vantajosas para os machos que as adotam, contanto que um equilíbrio entre a proporção delas seja mantido. Alternativamente, as diferentes estratégias adotadas pelos machos podem ser dependentes de sua condição física, de forma que todos os machos da população possuem os dois distintos programas genéticos, mas expressam apenas aquele que é mais vantajoso sob determinadas circunstâncias ou restrições (Eberhard 1982).

Talvez como resultado de nossa ainda incipiente compreensão da diversidade de sistemas de acasalamento dentro da ordem Opiliones, apenas um estudo até o presente descreveu a existência de estratégias alternativas de acasalamento em opiliões. Em *A. proximum*, a distribuição dos comprimentos do segundo par de pernas é descontínua nos machos (Figura 2A). Dessa forma, os machos da população parecem se dividir em dois morfos: um com pernas em média 52% mais longas que as pernas das fêmeas e outro com pernas aproximadamente do mesmo comprimento que as pernas das fêmeas (Buzatto *et al.* em preparação). Além de só se manifestar no comprimento do segundo par de pernas, o dimorfismo entre machos de *A. proximum* também só é detectável ao observador quando um grande conjunto de machos é medido e a relação entre o comprimento do segundo par de pernas e o tamanho do corpo são analisados (Buzatto *et al.* em preparação). Esse tipo de dimorfismo sutil entre machos se encaixa na definição de dimorfismo intra-sexual críptico (Cook & Bean 2006).

Associadas às diferenças morfológicas dos dois morfos de machos de *A. proximum* estão diferenças no comportamento reprodutivo de ambas as categorias (Figura 2B). Machos com pernas II longas defendem territórios na vegetação, onde até seis fêmeas podem depositar seus ovos (Buzatto & Machado 2008; Figura 2B). Quando dois desses machos territoriais se encontram, eles se engajam em longas brigas ritualizadas, nas quais se posicionam frontalmente e se golpeiam com as longas pernas II (Figura 1A). Por outro lado, machos com pernas II curtas nunca defendem territórios ou brigam e, ao invés disso, se deslocam entre os territórios dos machos grandes,

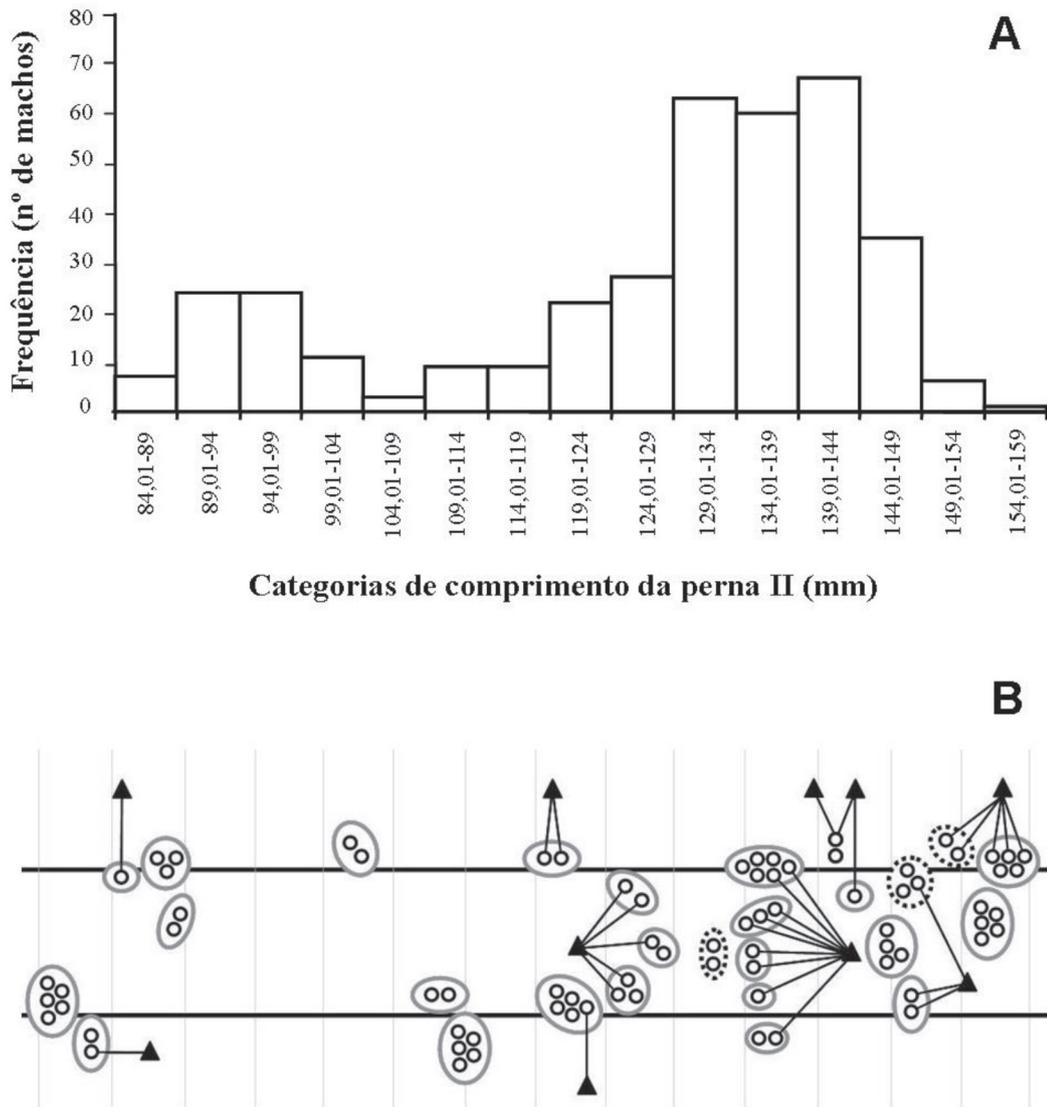


Figura 2. (A) Distribuição bimodal dos comprimentos do segundo par de pernas nos machos do opilião *Acutisoma proximum* no Parque Estadual Intervales, sul do estado de São Paulo. (B) Representação esquemática de 27 haréns de machos de *A. proximum*. As linhas cinzas verticais indicam distâncias de 10m ao longo do transecto de estudo. As duas linhas negras horizontais representam as margens do riacho, e os haréns desenhados entre elas estavam localizados na vegetação que pende sobre a água. Os círculos em cinza representam os haréns de machos territoriais, e os círculos menores dentro deles representam fêmeas que depositaram seus ovos nesses haréns. Haréns representados por um círculo pontilhado são aqueles em que o macho territorial foi rejeitado por outro macho durante a estação reprodutiva. Machos com pernas II curtas são representados por triângulos negros e as linhas que os conectam com as fêmeas representam as cópulas obtidas por esses machos. Duas fêmeas entre 150 e 160m nunca foram vistas próximas a machos territoriais.

Figure 2. (A) Bimodal frequency distribution of the lengths of the second leg pairs of *Acutisoma proximum* males from Parque Estadual Intervales, São Paulo state, Brazil. (B) Schematic representation of the harems of 27 *A. proximum* males. Vertical gray lines delimit 10m long sections of the studied transect; horizontal black lines indicate the margins of a stream; gray circles indicate the harems of territorial males; small black circles indicate females that deposited egg clutches in the harem; dotted circles indicate harems that were taken by another male during the breeding season. Note that some harems were placed on the vegetation over the stream. Males with a short second pair of legs are represented by black triangles and connecting lines indicate the females with which they copulated. Two females located in 150–160m were never observed close to territorial males.

invadindo-os e copulando com as fêmeas que estão dentro deles (Buzatto *et al.* em preparação; Figura 2B). Durante uma invasão, machos pequenos geralmente são detectados e repelidos pelos donos dos territórios, mas ocasionalmente conseguem copular com as fêmeas ali presentes. Essas cópulas

ocasionais entre fêmeas de haréns e machos invasores geram uma grande oportunidade para competição espermática em *A. proximum*. Assim, estudos futuros que apliquem técnicas moleculares capazes de designar a paternidade de desovas de *A. proximum* serão cruciais para investigar se os dois

morfos de machos apresentam sucesso reprodutivo médio semelhante. Essa informação pode revelar se as duas estratégias de acasalamento representam uma estratégia evolutivamente estável mista (Maynard-Smith 1988) ou se machos menores estão restritos a uma estratégia alternativa devido a uma condição sub-ótima (Eberhard 1982).

CUIDADO MATERNAL

Embora a estratégia reprodutiva mais comum dentre os animais seja esconder os ovos isolados ou em pequenos grupos espalhados pelo ambiente e não prover nenhum cuidado à prole, nas linhagens em que ocorre guarda de ovos por um indivíduo parental, este comportamento é geralmente realizado pelas fêmeas (Clutton-Brock 1991). Os opiliões não são uma exceção, de modo que a maioria das espécies do grupo espalha seus ovos em várias desovas pequenas e as fêmeas não exercem nenhuma forma de cuidado parental após a oviposição (Machado & Macías-Ordóñez 2007). Algumas espécies, entretanto, colocam ovos predominantemente em uma única desova e, nesses casos, é comum encontrar cuidado maternal (Machado & Raimundo 2001, Figura 3). Sob uma perspectiva filogenética, o cuidado maternal está ausente nos Cyphophthalmi, Eupnoi e Dyspnoi, aparecendo somente entre os Laniatores (Figura 4). Entre os Laniatores, o cuidado maternal evoluiu independentemente pelo menos quatro vezes a partir de um estado plesiomórfico de ausência de cuidado, no qual as fêmeas enterram ou camuflam seus ovos com detritos (Machado & Raimundo 2001). Portanto, não há dúvida de que o cuidado maternal é uma característica derivada na ordem Opiliones. Este resultado contrasta com a hipótese proposta por Tallamy & Schaefer (1997), que postula que o cuidado maternal em artrópodes seria o estado plesiomórfico e que os estados derivados seriam formas mais eficientes e menos custosas de proteção da prole, como a ocultação de ovos (veja também Tallamy & Brown 1999). Em alguns grupos de artrópodes, tais como hemípteros, o cuidado maternal parece de fato constituir uma característica plesiomórfica que foi perdida diversas vezes ao longo da história evolutiva do grupo (Tallamy & Schaefer 1997). Entretanto, para vários outros grupos, como quilópodos (Edgecombe & Giribet 2007), solífugos (Punzo 1998) e opiliões

(Machado & Raimundo 2001), o cuidado maternal é, sem dúvida, uma característica derivada que evoluiu uma ou mais vezes dentro de cada grupo.

Uma questão importante relacionada à evolução do cuidado maternal é o motivo pelo qual este comportamento evoluiu em algumas espécies, mas não em outras. A primeira hipótese, proposta por Wilson (1971), propõe que a predação intensa de ovos por co-específicos e formigas, assim como o alto risco de ataque por fungos em florestas tropicais, podem ter sido as principais pressões seletivas favorecendo a evolução do cuidado parental em artrópodes. Apesar dessa hipótese explicar porque o cuidado maternal é mais freqüente em espécies tropicais da superfamília Gonyleptoidea, ela não provê uma resposta adequada à questão levantada acima (Machado 2007). Tallamy & Wood (1986) propuseram que a resposta envolve muitos fatores morfológicos, fisiológicos e comportamentais, assim como restrições filogenéticas. Em algumas linhagens de insetos, por exemplo, as fêmeas possuem um ovipositor longo e esclerotizado capaz de inserir os ovos em locais protegidos de predadores e parasitóides, como dentro de tecidos vegetais ou em fissuras do substrato. Esse comportamento, além de conferir proteção aos ovos, evita os custos relacionados ao cuidado maternal que serão tratados em detalhes na seção seguinte, “*SER MÃE É PADECER NO PARAÍSO: CUSTOS E BENEFÍCIOS DO CUIDADO MATERNAL*”. De maneira similar, fêmeas de espécies de opilião das subordens Cyphophthalmi e Eupnoi possuem um ovipositor longo que as permitem inserir os ovos no substrato, escondendo-os de predadores (Juberthie 1964, Edgar 1971, Figura 4). Por outro lado, fêmeas das subordens Dyspnoi e Laniatores possuem um ovipositor curto e, portanto, são incapazes de inserir seus ovos em locais protegidos. A maioria das espécies com ovipositor curto deposita seus ovos em substratos expostos, situação na qual a presença de um indivíduo parental pode aumentar a sobrevivência da prole (Machado & Macías-Ordóñez 2007, Figura 4).

Além do comprimento do ovipositor, pelo menos duas características da história de vida dos opiliões podem ser usadas para explicar porque o cuidado parental evoluiu apenas entre representantes da subordem Laniatores e não nas outras subordens (Machado & Raimundo 2001). O cuidado parental requer considerável longevidade dos adultos, pois os indivíduos parentais devem sobreviver tempo

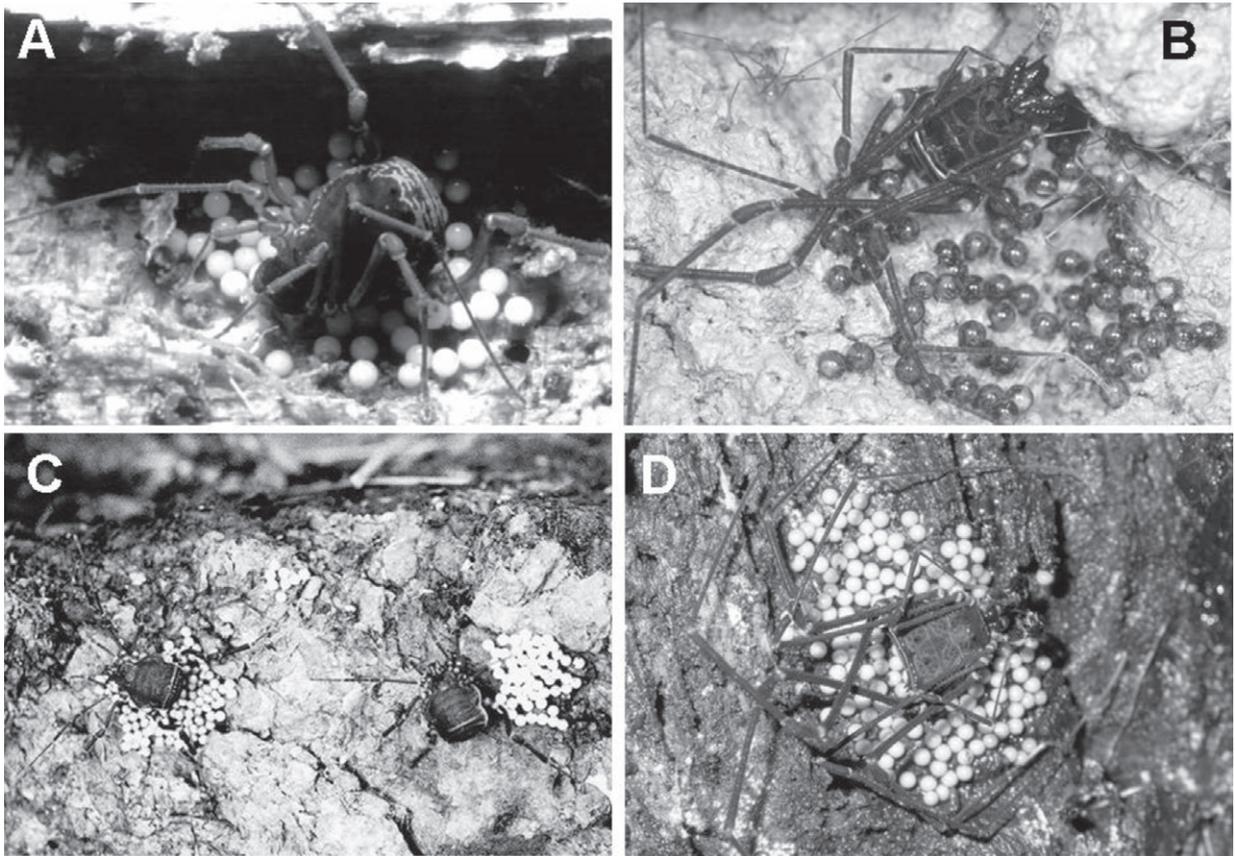


Figura 3. (A) Fêmea de *Erginulus clavotibialis* (Laniatores: Cosmetidae) sobre seus ovos sob um tronco em decomposição em Chiapas, México (foto: R. Macías-Ordóñez). (B) Fêmea de *Santinezia serratotibialis* (Laniatores: Cranidae) sobre seus ovos em um barranco às margens da floresta em Trinidad (foto: J.G. Warfel). (C) Duas fêmeas de *Pachyloidellus goliath* (Laniatores: Gonyleptidae) sobre suas respectivas desovas debaixo de uma pedra no Pampa de Achala, Argentina (foto: C. Mattoni). (D) Fêmea de *Goniosoma* sp. (Gonyleptidae) sobre seus ovos em um tronco caído no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil (foto: B.A. Buzatto).

Figure 3. (A) Female of *Erginulus clavotibialis* (Laniatores: Cosmetidae) guarding its eggs under a rotting log in Chiapas, Mexico (photo by R. Macías-Ordóñez). (B) Female of *Santinezia serratotibialis* (Laniatores: Cranidae) guarding its eggs on a cliff at the outskirts of a forest in Trinidad (photo: J.G. Warfel). (C) Two females of *Pachyloidellus goliath* (Laniatores: Gonyleptidae) guarding their eggs under a stone in Pampa de Achala, Argentina (photo: C. Mattoni). (D) Female of *Goniosoma* sp. (Gonyleptidae) guarding its eggs on a fallen log in the Parque Estadual Intervales, Southeastern Brazil (photo: B.A. Buzatto).

suficiente após a oviposição para poder beneficiar a prole (Tallamy & Wood 1986). Os indivíduos parentais também devem apresentar posturas defensivas ou comportamentos agressivos que sejam eficientes para repelir predadores e conferir proteção à prole (Tallamy & Wood 1986). A maioria das espécies de Eupnoi se desenvolve rapidamente e morre após a oviposição (Machado & Macías-Ordóñez 2007). Nas poucas espécies que vivem mais de um ano, o acasalamento ocorre em um período curto (geralmente no outono) e, logo após a oviposição, a neve cobre o solo onde os ovos foram postos e os adultos se abrigam em locais protegidos, como cavidades naturais em troncos ou cavernas. Portanto, as restrições impostas pela curta longevidade ou pelo rigor climático do inverno temperado inviabilizam associações prolongadas entre os indivíduos parentais e a prole (Figura 4).

Adicionalmente, representantes da subordem Eupnoi (especialmente os Phalangioidea) são pequenos, frágeis e seus pedipalpos, um apêndice importante para repelir predadores de ovos entre as espécies de Laniatores (Machado & Oliveira 1998, 2002, Buzatto *et al.* 2007), são geralmente curtos e desprovidos de espinhos (Cokendolpher *et al.* 2007). Os principais mecanismos defensivos empregados pelos Eupnoi são a autotomia de pernas, a fuga e a camuflagem (Gnaspini & Hara 2007). Todos esses mecanismos são evasivos e, portanto, não devem ser capazes de conferir proteção efetiva para os ovos contra potenciais predadores (Figura 4).

Em contraposição às espécies de Eupnoi, os indivíduos da maioria das espécies de Laniatores vivem mais de dois anos como adultos (Gnaspini 2007) e se reproduzem ao longo de quase todo o ano

(Curtis & Machado 2007), permitindo que associações mais duradouras entre o indivíduo parental e a prole sejam possíveis (Figura 4). Além disso, em Laniatores de grande porte, principalmente os Gonyleptoidea, defesas mecânicas contundentes, tais como o ataque com os pedipalpos e o pinçamento do agressor entre projeções pontiagudas do fêmur e trocânter IV, são muito comuns (Gnaspini & Hara 2007). Esses mecanismos de defesa permitem que, em espécies com cuidado parental, os indivíduos sejam capazes de proteger eficientemente a prole contra uma grande variedade de predadores. Finalmente, os diferentes tipos de secreção odorífera produzida pelas diferentes linhagens de opiliões podem também influenciar a capacidade defensiva do indivíduo parental (Figura 4). De acordo com Eisner *et al.* (1978), os Eupnoi, cuja

secreção é composta por álcoois, cetonas e aldeídos, são mais vulneráveis ao ataque de predadores do que os Laniatores, que possuem quinonas e fenóis como constituintes de suas secreções, compostos defensivos extremamente eficientes contra predadores invertebrados e vertebrados (Machado *et al.* 2005).

SER MÃE É PADECER NO PARAÍSO: CUSTOS E BENEFÍCIOS DO CUIDADO MATERNAL

A definição clássica de Trivers (1972) sobre investimento parental pressupõe que mesmo as formas mais simples de cuidado parental, como a proteção física dos ovos contra predadores e parasitas, deveriam apresentar tanto benefícios (geralmente desfrutados pela prole) quanto custos (pagos invariavelmente por

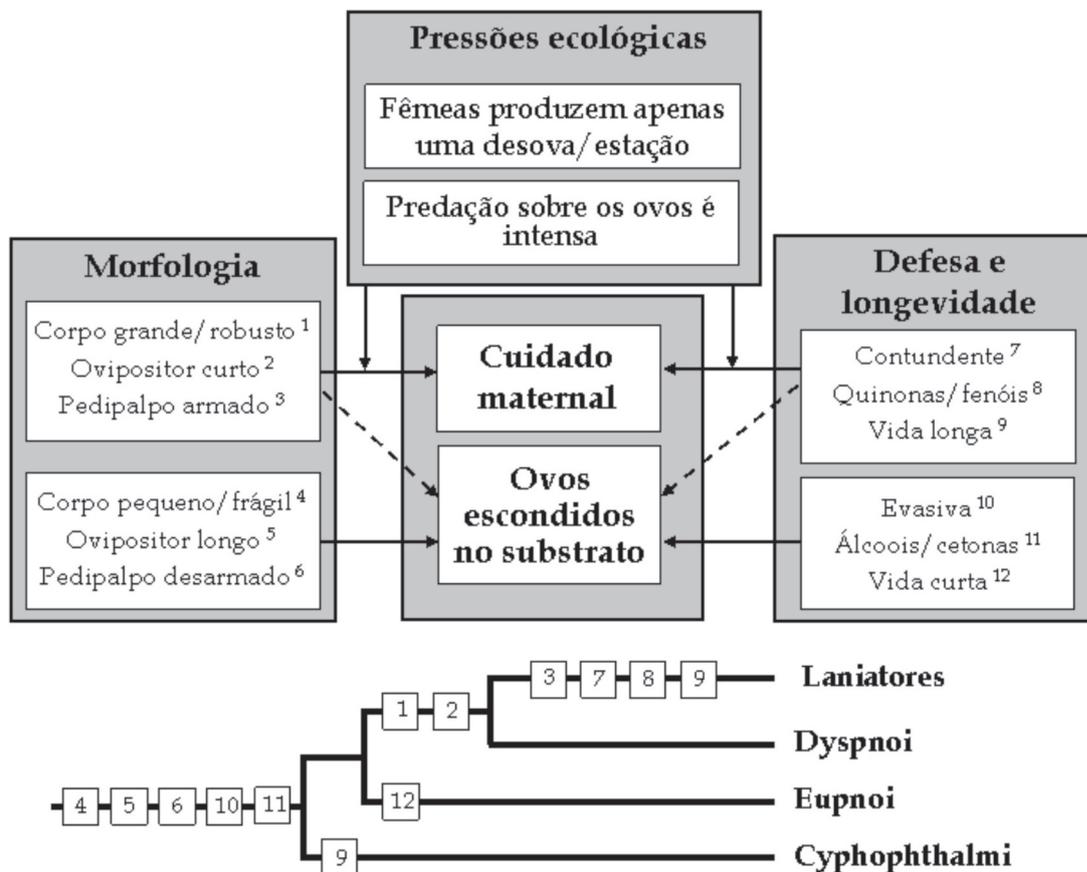


Figura 4. Cenário hipotético para a evolução das diferentes formas de investimento parental em opiliões (modificado de Machado & Macías-Ordóñez 2007). As duas principais pressões ecológicas que favorecem a evolução e manutenção do cuidado maternal provavelmente são a limitação de produção de uma única desova por estação reprodutiva e a intensa predação sobre os ovos. Além disso, características morfológicas e comportamentais, assim como a longevidade dos adultos, devem influenciar a evolução do cuidado maternal no grupo. Os números sobre cada característica estão mapeados na filogenia das subordens de opiliões apresentada na parte inferior da figura.

Figure 4. Hypothetical scenario for the evolution of the different forms of parental care in harvestmen (adapted from Machado & Macías-Ordóñez 2007). The two main ecological forces driving the evolution and maintenance of maternal care are most probably restricting the egg production to a single clutch per breeding season and intense egg predation. Moreover, some morphological and behavioral traits, like adult longevity, must influence the evolution of maternal care in the group. The numbers given next to each trait are mapped on the harvestman phylogeny presented on the lower part of the figure.

um ou por ambos os indivíduos parentais). Os benefícios do cuidado parental à prole incluem a atenuação das condições micro-climáticas (como a diminuição do risco de desidratação e/ou o aumento da aeração dos ovos), a proteção contra predadores, parasitóides e o ataque de fungos, assim como o provisionamento de água e alimento para os juvenis (exemplos em Clutton-Brock 1991). Já os custos provindos do cuidado parental para as fêmeas podem ser classificados em duas categorias: (a) custos ecológicos, associados a um aumento na exposição a predadores enquanto as fêmeas estão cuidando da prole; (b) custos fisiológicos, associados à alocação de energia para a produção de ovos e outras atividades relacionadas ao cuidado da prole e não para o crescimento e manutenção do indivíduo parental (Bell 1976).

Não há evidências de que fêmeas de opiliões possam beneficiar a prole alimentando as ninfas ou que possam proteger os ovos contra adversidades climáticas, tal como a desidratação (Machado & Oliveira 1998). Entretanto, experimentos em campo demonstraram que o cuidado maternal é crucial para a proteção da prole contra predadores. Desovas inteiras de *Bourguyia hamata* (Laniatores: Gonyleptidae) podem ser consumidas por formigas em poucas horas quando a fêmea guardiã é removida (Machado & Oliveira 2002). Para o opilião cavernícola *Acutisoma longipes* (Laniatores: Gonyleptidae), os principais predadores de ovos são grilos e co-específicos, que podem canibalizar toda uma desova em apenas 24 h (Machado & Oliveira 1998). Os ovos de *A. longipes* também são atacados por fungos, especialmente durante a estação chuvosa, quando cerca de 50% das desovas na população podem estar infectadas. Apesar dos ovos atacados por fungos não se desenvolverem, as fêmeas guardiãs não comem nem removem estes ovos de suas desovas. De fato, experimentos em campo demonstraram que o cuidado exercido pelas fêmeas não é capaz de proteger os ovos contra o ataque de fungos (Machado & Oliveira 1998). Mais recentemente, Buzatto *et al.* (2007) demonstraram que o cuidado maternal em *A. proximum* também é importante para a proteção dos ovos contra predadores, particularmente co-específicos. Os ovos deixados desprotegidos em condições naturais sobreviveram 75,6% menos aos ataques de predadores do que os ovos protegidos pelas fêmeas guardiãs após um período de 14 dias.

Existe apenas um estudo sobre os custos do cuidado maternal em opiliões, realizado com *A. proximum* (Buzatto *et al.* 2007). Como já vimos anteriormente, fêmeas *A. proximum* colocam seus ovos predominantemente na superfície abaxial de folhas na margem de riachos de interior de mata. Para testar se o cuidado maternal impõe custos ecológicos às fêmeas, Buzatto *et al.* (2007) acompanharam fêmeas de *A. proximum* com métodos de captura-marcação-recaptura ao longo de dois anos e estimaram a sobrevivência de fêmeas que cuidaram e que foram experimentalmente impedidas de cuidar das desovas. Os resultados mostraram que a taxa de sobrevivência das fêmeas não foi influenciada pelo comportamento de guarda dos ovos. Uma possível hipótese para explicar esses resultados é que todos os predadores conhecidos de opiliões da subfamília Goniosomatinae, incluindo marsupiais, aranhas e sapos (Cokendolpher & Mitov 2007), estão ativos apenas durante a noite, quando fêmeas de ambos os grupos experimentais estão expostas na vegetação. Dessa forma, o cuidado maternal em *A. proximum* não deve acarretar custos ecológicos associados à maior exposição das fêmeas guardiãs a predadores (Buzatto *et al.* 2007).

Com relação aos custos fisiológicos da reprodução em *A. proximum*, as fêmeas parecem investir uma enorme quantidade de energia para produzir ovos grandes e ricos em nutrientes (Ramires & Giaretta 1994), de forma que em algumas espécies da subfamília Goniosomatinae o volume total de uma desova pode corresponder a 50% do volume do corpo de uma fêmea (Machado & Macías-Ordóñez, 2007). Após a oviposição, as fêmeas guardiãs praticamente cessam as atividades de forrageamento, o que provavelmente reduz a aquisição de energia para a produção de novos ovos (Buzatto *et al.*, 2007). Para testar se o cuidado maternal impõe custos fisiológicos às fêmeas, Buzatto *et al.* (2007) realizaram um experimento removendo as desovas recém postas de algumas fêmeas e monitorando sua fecundidade futura por dois anos. A fecundidade total dessas fêmeas foi comparada com a fecundidade total de fêmeas que cuidaram normalmente de sua prole. Os resultados desse experimento indicaram que as fêmeas que foram experimentalmente impedidas de cuidar da prole produziram novas desovas mais frequentemente e tiveram uma produção de ovos ao longo da vida 18% maior que a de fêmeas que foram deixadas cuidando

de sua prole. Pesando os custos e benefícios do comportamento de guarda de ovos em *A. proximum*, uma estratégia de abandono da prole implicaria em uma redução média de 73,3% no sucesso reprodutivo total das fêmeas. Portanto, apesar dos custos que a guarda de ovos representa para a fecundidade das fêmeas, o cuidado maternal ainda assim aumenta o seu sucesso reprodutivo, já que a proteção contra predadores fornecida pela guarda de ovos compensa os custos deste comportamento (Buzatto *et al.* 2007).

CUIDADO PATERNAL

O cuidado paternal exclusivo à prole é uma estratégia extremamente rara, sendo encontrada apenas em alguns grupos de anfíbios e peixes e em poucas espécies de aves, artrópodes e poliquetos (revisões em Ridley 1978, Tallamy 2000, 2001). Além da competição espermática diminuir a certeza da paternidade da prole (Williams 1975), a competição direta entre os machos pelo acesso às fêmeas e/ou a escolha das fêmeas por parceiros sexuais criam um grupo de machos na população que possuem uma alta probabilidade de fertilizar ovos (Bateman 1948). Assim, a baixa certeza da paternidade e a grande variação no sucesso reprodutivo dos machos aumentam os custos associados ao comportamento de guarda da prole e têm sido apontadas como os principais fatores agindo contra a evolução do cuidado paternal (Kokko & Jennions 2003).

As primeiras hipóteses para explicar a evolução do cuidado paternal eram baseadas exclusivamente na fecundação externa. Segundo Trivers (1972), a fertilização interna aumentaria o custo do cuidado parental para os machos por diminuir a certeza da paternidade. Além disso, a fecundação interna promoveria um atraso entre a cópula e a oviposição e dissociaria o macho de sua prole, predispondo-o à deserção. Já em espécies com fertilização externa, os machos deveriam esperar que os óvulos fossem liberados para que pudessem fertilizá-los, aumentando a certeza da paternidade dos ovos e dando às fêmeas a oportunidade de serem as primeiras a desertar (Dawkins & Carlisle 1976). Entretanto, a certeza da paternidade *per se* não é capaz de explicar o porquê dos machos optarem pela guarda da prole, pois, mesmo em algumas espécies com fecundação externa, machos que desertam conseguem um maior número de cópulas

quando comparados a machos que permanecem com a prole (exemplos em Alcock 2001). Além disso, em algumas famílias de peixes (e.g., Callichthyidae e Belontiidae) os machos constroem ninhos de espuma e liberam seus espermatozoides antes da postura das fêmeas (Hostache & Mol 1998). Nesses casos, seria esperado que os machos desertassem primeiro, porém são exatamente eles que fornecem o cuidado. Dessa forma, a hipótese de associação da evolução do cuidado paternal com a fecundação externa, seja pela certeza da paternidade ou pela ordem de liberação dos gametas, não é apoiada por dados empíricos.

Uma das hipóteses mais robustas para explicar a evolução do cuidado paternal associa este comportamento à territorialidade dos machos e foi proposta por Williams (1975). Segundo essa hipótese, machos capazes de monopolizar locais com recursos limitantes para a sobrevivência e/ou reprodução de fêmeas seriam preferidos como parceiros sexuais. Dessa forma, machos territoriais deveriam ser selecionados a cuidar da prole, pois o custo adicional desse comportamento seria minimizado em consequência da territorialidade, uma vez que os machos já defendem uma área contra invasores. Além disso, como várias fêmeas podem visitar o mesmo território, o cuidado paternal não necessariamente diminui a probabilidade do macho obter novas cópulas. Apesar de não explicar todos os casos de cuidado paternal, essa hipótese parece se aplicar a grupos como peixes, anfíbios (Ridley 1978) e talvez algumas espécies de opiliões (Machado & Raimundo 2001).

Recentemente, Tallamy (2000, 2001) re-analisou todos os casos descritos de cuidado paternal em artrópodes e propôs uma nova hipótese para a evolução desse comportamento que, na verdade, é uma modificação da hipótese da territorialidade. Segundo esta hipótese, a presença de ovos sob o cuidado dos machos poderia indicar sua qualidade como protetor de ovos, assim como sinalizar para as fêmeas que o macho está disposto a cuidar de seus ovos. Conseqüentemente, os ovos aumentariam a atratividade dos machos, de modo que aqueles que cuidam da prole (machos guardiões) seriam preferidos por fêmeas e conseguiriam um número maior de cópulas do que aqueles que não cuidam (machos não-guardiões). Dessa maneira, seria esperado que machos pudessem copular com diversas fêmeas e guardassem os ovos de todas elas simultaneamente. Por

outro lado, se as fêmeas copulam preferencialmente com machos guardiões, machos que não possuíssem nenhum ovo sob seu cuidado estariam dispostos a cuidar de ovos geneticamente não relacionados a eles, pois este comportamento aumentaria as chances de obterem uma cópula. Apesar dessa hipótese ter se baseado em dados da literatura para muitas espécies de artrópodes com cuidado paternal (Tallamy 2001), o único teste formal da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual até o momento foi realizado com uma espécie de opilião (Nazareth 2008) e será abordado nas próximas seções.

O QUE SABEMOS SOBRE OPILIÕES COM CUIDADO PATERNAL?

Todos os casos de cuidado paternal descritos até o momento para os aracnídeos estão restritos à ordem Opiliones (Tabela I), na qual este comportamento evoluiu pelo menos sete vezes independentemente dentre os Laniatores (Machado & Macías-Ordóñez 2007, Machado 2007). Sabe-se que a maioria das espécies de opiliões com cuidado paternal apresenta características comportamentais em comum, como o fato dos machos guardiões poderem copular com diversas fêmeas e cuidar dos ovos de todas elas simultaneamente. Esse padrão pôde ser detectado por meio de observações diretas da interação entre machos e fêmeas ou por evidências indiretas, como a presença de ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário em uma mesma desova (Machado *et al.* 2004). A presença de ovos em estágios diferentes indica que eles provavelmente foram depositados em diferentes momentos, seja por uma mesma fêmea que retornou à desova ou por diversas fêmeas que copularam com o mesmo macho guardião. A seguir, serão apresentadas características da biologia reprodutiva das diferentes linhagens de opiliões com cuidado paternal e suas peculiaridades de história de vida.

Um tipo particular de cuidado paternal é observado em espécies da família Podoctidae (Laniatores), cujos machos carregam os ovos aderidos em suas pernas (Tabela I, Figuras 5A). Esse tipo de cuidado permite aos machos se movimentarem pelo ambiente à procura de locais onde as condições bióticas e abióticas estejam mais favoráveis ao desenvolvimento dos ovos e também permite que os machos fujam

carregando seus ovos sem abandoná-los diante do ataque de um predador (Machado & Raimundo 2001). Embora se conheça essa estratégia para apenas duas espécies (*Leytpodoctis oviger* e *Ibalonius* sp.), supõe-se que o cuidado paternal tenha surgido apenas uma vez na família, pois, apesar dessas espécies pertencerem a subfamílias diferentes (Podoctinae e Ibaloniinae, respectivamente), a forma de cuidado é muito semelhante (Kury & Machado 2003, Machado & Macías-Ordóñez 2007).

Uma segunda forma de cuidado paternal é encontrada em *Zygopachylus albomarginis* (Laniatores: Manaosbiidae), cujos machos constroem e fazem a manutenção de ninhos de barro sobre troncos caídos (Rodríguez & Guerrero 1976, Mora 1990, Figura 5B). As fêmeas visitam esses ninhos, copulam com os machos guardiões e deixam seus ovos sob o cuidado dos machos (Mora 1990, Tabela I). Porém, nem todos os machos constroem ninhos e, como o sucesso reprodutivo dos machos parece estar intimamente relacionado à posse de ninho, eles podem adquirir-los ocupando ninhos abandonados ou brigando com outros indivíduos pela posse do ninho. Nos casos em que ocorre usurpação, o novo dono invariavelmente come todos os ovos presentes no ninho (Mora 1990). O cuidado paternal é crucial para a sobrevivência da prole de *Z. albomarginis*, pois os machos guardiões impedem o estabelecimento de fungos sobre os ovos e protegem ovos e ninfas contra o ataque de predadores, principalmente formigas e co-específicos (Mora 1990). O alto investimento dos machos guardiões na prole, devido tanto à construção dos ninhos quanto à proteção ativa dos ovos, torna esses indivíduos mais criteriosos na escolha de parceiras sexuais e é a provável causa da reversão de papéis sexuais encontrada apenas nessa espécie de opilião. Essa reversão pode ser evidenciada pelo fato de que: (a) fêmeas ativamente cortejam machos por meio de comportamentos estereotipados; (b) machos podem recusar cópulas e expulsar algumas fêmeas de seus ninhos; (c) algumas fêmeas monopolizam machos guardiões e impedem que outras fêmeas copulem com esses indivíduos (Rodríguez & Guerrero 1976, Mora 1990).

Os machos de algumas espécies de opiliões da subfamília Gonyleptinae (Laniatores: Gonyleptidae) também cuidam dos ovos em ninhos, que são cavidades naturais utilizadas pelas fêmeas como

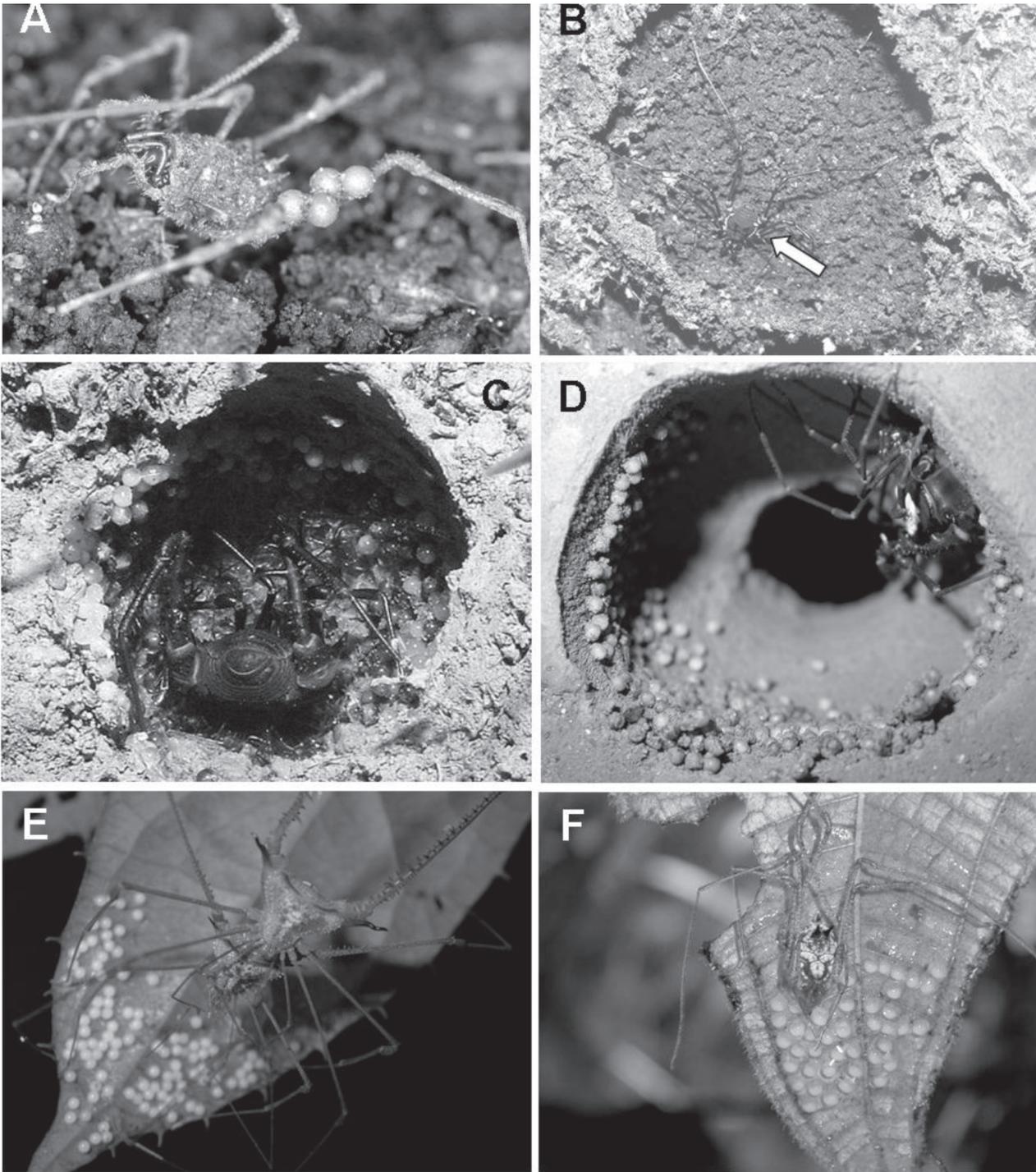


Figura 5. (A) Macho de *Leytpodoctis oviger* (Laniatores: Podoctidae) carregando ovos atados ao quarto par de pernas (foto: J. Martens). (B) A seta indica um macho de *Zygopachylus albomarginis* (Laniatores: Manaosbiidae) cuidando de ovos dentro de um ninho de barro no Panamá (foto: A. Anker). (C) Macho de *Neosadocus* sp. (Laniatores: Gonyleptidae) na entrada do seu ninho. Note os espinhos no quarto par de pernas, que são usados para repelir intrusos do ninho (foto: B.A. Buzatto). (D) Macho de *Pseudopucroliia* sp. (Gonyleptidae) sobre seus ovos no interior de um ninho de barro construído em laboratório (foto: G. Machado). (E) Macho de *Ampheres leucopheus* (Gonyleptidae) agarrando com os pedipalpos uma fêmea que está ovipondo em sua desova (foto: B.A. Buzatto). (F) Macho de *Iporangaia pustulosa* (Gonyleptidae) sobre seus ovos na face abaxial de uma folha às margens de um riacho (foto: B.A. Buzatto).

Figure 5. (A) Male Leytpodoctis oviger (Laniatores: Podoctidae) with eggs attached to its fourth pair of legs (photo: J. Martens). (B) The arrow indicates a male Zygopachylus albomarginis (Laniatores: Manaosbiidae) taking care of eggs in a mud nest in Panama (photo: A. Anker). (C) Male Neosadocus sp. (Laniatores: Gonyleptidae) guarding the entrance of a nest (photo: B.A. Buzatto). (D) Male of Pseudopucroliia sp. (Gonyleptidae) guarding its eggs inside a mud nest in the laboratory (photo: G. Machado). (E) Male Ampheres leucopheus (Gonyleptidae) grabbing an ovipositing female by the pedipalps (photo: B.A. Buzatto). (F) Male Iporangaia pustulosa (Gonyleptidae) guarding its eggs on the lower surface of a leaf ranging over a stream (photo: B.A. Buzatto).

sítios de oviposição (Tabela I, Figura 5C). Os machos guardiões se posicionam sobre os ovos e ficam com o quarto par de pernas (repleto de espinhos) voltado para a entrada da cavidade, o que facilita o ataque a qualquer intruso que tente entrar em seu ninho (Machado *et al.* 2004, Figura 5C). Assim como em *Z. albomarginis*, machos sem ninhos de *Gonyleptes saphophilus* e *Neosadocus* sp. também invadem ninhos alheios. Ao contrário de *Z. albomarginis*, entretanto, nessas espécies os machos invasores não se alimentam dos ovos já existentes no ninho e podem inclusive quadruplicar o número total de ovos da desova, copulando com fêmeas adicionais (Machado *et al.* 2004).

Machos de *Pseudopucroliia* sp. e *Chavesincola inexpectabilis* (Gonyleptidae: Heteropachylinae) apresentam comportamento reprodutivo similar às espécies da subfamília Gonyleptinae (Tabela I, Figura 5D). Entretanto, por pertencerem a uma subfamília diferente e não proximamente relacionada, podemos considerar que representem um evento independente de evolução do comportamento paternal na família Gonyleptidae (Nazareth & Machado, no prelo). Um estudo em cativeiro com *Pseudopucroliia* sp.

demonstrou que, assim como em *Z. albomarginis*, a reprodução dessa espécie está fortemente associada aos ninhos defendidos pelos machos, pois cortejo, cópula e oviposição ocorrem exclusivamente nestes locais (Nazareth 2008). Além disso, o sucesso reprodutivo dos machos guardiões, avaliado tanto como o número de fêmeas com as quais eles copulam quanto como a quantidade de ovos em seus ninhos, não foi influenciado pelo seu tamanho, mas sim pela presença de ovos em seus ninhos. Por fim, Nazareth (2008) demonstrou experimentalmente que os comportamentos de machos não-guardiões e de fêmeas são marcadamente diferentes frente a desovas desatendidas: (1) machos canibalizam ovos menos freqüentemente e em menor quantidade do que fêmeas; (2) machos permanecem um período maior de tempo dentro dos ninhos do que fêmeas e (3) apenas machos apresentam comportamentos defensivos frente a intrusos co-específicos. Assim, esses experimentos indicam que fêmeas escolhem machos baseadas em características de seus ninhos e de suas desovas. Adicionalmente, machos não-guardiões podem adotar ovos alheios em ninhos abandonados, defendendo-os ativamente contra intrusos.

Tabela I. Características da biologia reprodutiva de todas as linhagens de opiliões nas quais o cuidado paternal evoluiu de forma independente. Os ninhos em cavidades naturais podem ser encontrados em troncos, frestas em pedras ou buracos em barrancos. Desovas múltiplas são aquelas que contêm ovos em diversos estágios de desenvolvimento embrionário. Pontos de interrogação representam falta de informação biológica e o traço (—) indica que a característica em questão não se aplica ao táxon.

Table I. Characteristics of the reproductive biology of all extant harvestman lineages in which paternal care has evolved independently. Nests in natural cavities can be found inside logs, stone crevices or holes on roadside banks. Multiple egg clutches are those containing eggs in different stages of development. A question mark indicates where there is no available information; a dash indicates a characteristic that is not applicable to that particular taxon.

Táxon	Local de oviposição	Desovas múltiplas?	Número médio de ovos por desova	Machos cuidam de ovos que não lhes pertencem?	Ovos coberto por detritos?
PODOCTIDAE <i>Leytподoctis oviger</i> e <i>Ibalonius</i> sp. ¹	Pernas dos machos	Não	~ 10	—	Sim
MANAOSBIIDAE <i>Zygopachylus albomarginis</i> ¹	Ninhos de barro sobre troncos	Sim	~ 10	Não	Sim
GONYLEPTIDAE: Gonyleptinae <i>Gonyleptes saphophilus</i> e <i>Neosadocus</i> sp. ¹	Ninhos em cavidades naturais	Sim	160 – 230	Sim	Sim
GONYLEPTIDAE: Heteropachylinae <i>Chavesincola inexpectabilis</i> e <i>Pseudopucroliia</i> sp. ²	Ninhos em cavidades naturais	Sim	110 – 160	Sim	Sim
GONYLEPTIDAE: Caelopyginae + Progonyleptoidellinae ¹	Vegetação	Sim	~ 90	Não	Não
TRIAENONYCHIDAE <i>Karamea</i> spp. e <i>Soerensenella</i> spp. ³	Sob pedras ou troncos	Sim	~ 50	?	Sim
ASSAMIIDAE <i>Lepchana spinipalpis</i> ¹	Sob pedras ou troncos	Sim	~ 130	Sim	Não

1. Revisão em Machado & Macías-Ordóñez (2007); 2. Nazareth (2008); 3. Machado (2007).

Machos de espécies do clado Caelopyginae + Progonyleptoidellinae (Laniatores: Gonyleptidae) cuidam de ovos depositados na face abaxial de folhas na vegetação às margens de riachos de interior de mata (Machado *et al.* 2004, Tabela I, Figuras 5E, F). Um experimento de campo com *Iporangaia pustulosa* demonstrou que a presença do macho sobre a desova promove uma maior sobrevivência dos ovos, pois desovas que foram privadas do cuidado paternal apresentaram uma redução média de aproximadamente 55% na quantidade de ovos (Requena 2008). Adicionalmente, existe uma relação positiva entre a quantidade de fêmeas ativas na população e o tempo de permanência dos machos guardiões sobre suas desovas e, quanto maior esse tempo, maior o número de ovos adicionados às suas desovas (Requena 2008). Assim, os machos parecem ser capazes de modular o esforço de cuidado à prole dependendo das chances de encontrar uma fêmea ativa na vegetação e obter uma cópula adicional. Entretanto, embora características da desova possam ser selecionadas pelas fêmeas durante a escolha de parceiros, machos e fêmeas apresentam comportamentos semelhantes frente a desovas desprotegidas, canibalizando um grande número de ovos e permanecendo pouco tempo junto aos ovos encontrados (Requena 2008).

Finalmente, dois outros casos de cuidado paternal ocorrem entre opiliões de duas famílias não relacionadas (Laniatores: Triaenonychidae e Assamiidae), nas quais os ovos são colocados sob troncos ou pedras no chão da floresta (Tabela I). Em *Lepchana spinipalpis* (Assamiidae), um experimento de remoção dos machos guardiões de suas desovas revelou que machos não-guardiões adotam os ovos desprotegidos, embora não se saiba se eles canibalizam alguns ovos antes de começarem a cuidar (Martens 1993). O caso mais recentemente descrito de cuidado paternal em opiliões ocorre nas espécies da subfamília Soerenzenellinae (Triaenonychidae) da Nova Zelândia (Machado 2007). Curiosamente, apesar do dimorfismo sexual ser bastante evidente nessa subfamília, este caso de guarda de ovos foi descrito originalmente como cuidado maternal por Forster (1954). Praticamente nada se sabe sobre o comportamento dos machos e as poucas informações disponíveis são apresentadas na Tabela I.

MAMÃES DEDICADAS E GARANHÕES INTERESSEIROS

Os dados disponíveis na literatura sobre a biologia reprodutiva de opiliões evidenciam diferenças comportamentais claras entre o cuidado oferecido pelos machos ou pelas fêmeas. Talvez a diferença mais marcante diga respeito à deserção do indivíduo parental durante a guarda da prole, mesmo que por intervalos curtos de tempo. Para a maioria das espécies de opiliões com cuidado maternal, as fêmeas guardiãs raramente abandonam suas desovas (Gnaspini 1995, Machado & Oliveira 1998, 2002) e a presença ininterrupta dessas fêmeas guardando a prole reduz por completo, ou pelo menos drasticamente, sua atividade de forrageamento (Machado & Oliveira 1998, 2002, Buzatto *et al.* 2007). Ao contrário, machos guardiões freqüentemente abandonam suas desovas e podem ser encontrados a até 5 m de distância da mesma, assim como em *I. pustulosa* e *Ampheres leucopheus* (Hara *et al.* 2003, Machado *et al.* 2004). Pelo menos três hipóteses não mutuamente excludentes podem explicar esse comportamento dos machos guardiões: (1) os machos seriam incapazes de acumular reservas energéticas suficientes para o longo período de guarda da prole e, portanto, precisariam abandonar a desova regularmente para forragear; (2) os machos poderiam patrulhar suas respectivas desovas à distância a fim de repelir predadores e machos rivais ou (3) durante essas saídas os machos poderiam aumentar suas chances de encontrar uma fêmea receptiva e obter uma nova cópula.

Outra diferença entre o cuidado maternal e o cuidado paternal é que, na maioria das espécies com cuidado maternal, as fêmeas depositam todos seus ovos em um intervalo de tempo muito curto e cuidam de desovas contendo ovos em somente um estágio de desenvolvimento embrionário (e.g., Gnaspini 1995, Machado & Oliveira 1998, 2002). Como as fêmeas permanecem todo o período de cuidado sem sair para forragear, depositar todos os ovos de uma vez poderia minimizar os custos do cuidado, pois o desenvolvimento embrionário seria sincrônico e o tempo de cuidado seria reduzido (Tallamy & Brown 1999). Em espécies com cuidado paternal, por sua vez, os machos guardiões podem cuidar de desovas contendo ovos em vários estágios de desenvolvimento, provenientes de diversos eventos reprodutivos

(Tabela I), o que deve aumentar substancialmente o tempo total de cuidado. Em opiliões, o tempo total que as fêmeas guardiãs investem na guarda de ovos e ninfas recém-eclodidas raramente ultrapassa 50 dias (Machado & Macías-Ordóñez 2007). Entre as espécies com cuidado paternal, entretanto, a adição contínua de ovos às desovas pelas fêmeas prolonga o período total de guarda da prole pelos machos, que pode durar até oito meses, como em *Gonyleptes saphophilus* (Machado *et al.* 2004).

As diferenças comportamentais mencionadas acima podem ser consequência das diferentes pressões seletivas levando à evolução do cuidado paternal ou maternal (Trivers 1972). A maioria das espécies de opiliões com cuidado maternal apresenta um único evento reprodutivo por estação e, mesmo naquelas espécies em que as fêmeas podem produzir uma segunda desova, a porcentagem de indivíduos que o fazem é baixa, geralmente menos de 20% do total de fêmeas reprodutivas (Machado & Macías-Ordóñez 2007). Se as chances de se reproduzir novamente e conseguir colocar novos ovos durante uma mesma estação reprodutiva são baixas, os custos em termos de fecundidade do cuidado maternal são drasticamente minimizados (e.g., Kight 1997, Eggert & Müller 1997). Além disso, em algumas espécies, a perda de um único ovo pode representar uma diminuição de até 5% do sucesso reprodutivo global de uma fêmea, como é o caso do opilião *Discocyrtus oliverioi* (Gonyleptidae) (Elpino-Campos *et al.* 2001). Dessa forma, as fêmeas poderiam aumentar seu sucesso reprodutivo global permanecendo junto a sua desova durante todo o período de desenvolvimento dos ovos (Tallamy & Brown 1999). Portanto, o cuidado maternal em opiliões, assim como em outros artrópodes, provavelmente evoluiu como resultado da seleção natural (Zeh & Smith 1985, Tallamy 2000, 2001).

Ao contrário do cuidado maternal, o cuidado paternal parece ter evoluído como resultado de seleção sexual (Tallamy 2000, 2001). Uma forte evidência a favor dessa hipótese pode ser observada em *Pseudopucroliia* sp., *G. saphophilus*, *Neosadocus* sp. e *L. spinipalpis*, espécies nas quais os machos cuidam de ovos que não lhe pertencem (Tabela I). Além disso, em espécies da subfamília Progonyleptoidellinae, tais como *I. pustulosa*, *Iguapeia melanocephala* e *Progonyleptoidellus striatus*, machos guardiões deixam suas desovas desatendidas no inverno

durante todo o período diurno, apesar da presença de predadores de ovos (Machado *et al.* 2004). Os machos guardiões são encontrados sobre suas desovas somente durante a noite, quando as fêmeas estão em atividade sobre a vegetação. Uma vez que as fêmeas não estão ativas durante o dia, não existe nenhuma oportunidade de cópula para os machos e, portanto, a guarda de ovos neste período provavelmente não aumenta o sucesso de acasalamento dos machos.

Em espécies com cuidado paternal, é esperado que os machos sejam o sexo criterioso, discriminando parceiras sexuais e, algumas vezes, até recusando cópulas. De fato, esse tipo de reversão de papéis sexuais já foi demonstrado para *Z. albomarginis* (Mora 1990). Entretanto, embora machos guardiões de *I. pustulosa* e *Pseudopucroliia* sp. possam recusar algumas fêmeas, a reversão de papéis sexuais nestas espécies não ocorre completamente e as fêmeas ainda selecionam seus parceiros (Nazareth 2008, Requena 2008). Em *I. pustulosa*, por exemplo, fêmeas parecem copular preferencialmente com os machos maiores, pois os machos menores nunca foram encontrados cuidando de uma desova (Requena 2008). Essa escolha das fêmeas poderia ser atribuída à maior capacidade dos machos grandes defenderem recursos reprodutivos e a própria prole. Já em *Pseudopucroliia* sp., a escolha das fêmeas parece ser baseada predominantemente na presença de ovos no ninho dos machos (Nazareth 2008).

Em conclusão, a guarda dos ovos pelos machos em opiliões parece ser decisiva para a sobrevivência da prole (Mora 1990, Requena 2008). Porém, os benefícios do cuidado paternal para as fêmeas vão além, pois enquanto os machos permanecem junto à prole, elas podem continuar forrageando (Nazareth 2008, Requena 2008) e alocar essa energia adicional na produção de novos ovos, eliminando os custos de fecundidade que o cuidado implicaria a elas (hipótese do aumento da fecundidade; veja Maynard-Smith 1982, Tallamy 2000, 2001). Por outro lado, os machos guardiões também parecem sofrer baixos custos advindos do cuidado, uma vez que apresentam uma taxa de sobrevivência comparativamente mais alta do que machos que não cuidam da prole, mesmo forrageando menos do que esses indivíduos (Requena 2008). Além disso, os indivíduos que protegem os ovos não diminuem seu acesso a parceiras sexuais por exibirem esse comportamento. Ao contrário, eles

aumentam a probabilidade de obter uma nova cópula, sendo selecionados pelas suas parceiras exatamente por cuidarem dos ovos de outras fêmeas com as quais já copularam (Nazareth 2008). Sendo assim, a frequência de cuidado pode ser considerada uma característica sexualmente selecionada, equivalente a uma exibição sexual, e os machos parecem ajustar a frequência de cuidado à prole de acordo com a quantidade de fêmeas disponíveis na população. Dessa maneira, o cuidado paternal em opiliões parece ter evoluído por seleção sexual e a preferência das fêmeas pelos machos guardiões deve ser baseada nos benefícios desse comportamento em aumentar a fecundidade total dessas fêmeas.

CONCLUSÕES

Opiliões têm-se mostrado organismos especialmente adequados como modelos para trabalhos comportamentais. Muitas espécies se prestam a manipulações experimentais diretamente no campo, enquanto outras espécies, principalmente representantes da superfamília Gonyleptoidea, são facilmente mantidas em cativeiro, onde executam comportamentos similares aos observados no campo. Aliado às facilidades operacionais, o incremento no conhecimento sobre as relações de parentesco entre espécies ou grupos de espécies nos permitirá inferir a história evolutiva de caracteres comportamentais e analisar dados quantitativos usando métodos filogenéticos comparativos. A abordagem comparativa já foi usada preliminarmente por Machado & Raimundo (2001) para testar as relações entre a fecundidade e a forma de investimento parental nas subordens de opiliões. Portanto, opiliões são excelentes modelos para estudos sobre biologia comparada, especialmente aqueles destinados a compreender a diversificação do comportamento reprodutivo.

Apesar dos avanços recentes sobre o conhecimento do comportamento dos opiliões, o número de espécies para as quais dispomos de informações básicas é muito restrito. Além disso, a informação comportamental disponível está altamente concentrada em algumas famílias, tais como Gonyleptidae e Sclerosomatidae. Faltam dados básicos para várias famílias, especialmente para os pequenos Laniatores que habitam a serapilheira, sobre os quais não existe nenhum trabalho comportamental publicado até o

momento. Esperamos que as informações sobre a biologia reprodutiva dos opiliões apresentadas nesta revisão estimulem aqueles que estão ingressando no estudo do comportamento animal a prestarem um pouco mais de atenção nesse fascinante grupo de artrópodes.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos aos editores deste número especial da revista *Oecologia Brasiliensis* pela oportunidade de poder divulgar a linha de pesquisa do nosso laboratório, aos Drs. Jochen Martens, Arthur Anker, Rogelio Macías-Ordóñez, Joseph G. Warfel e Camilo Mattoni por cederem algumas fotos utilizadas neste artigo, ao Dr. Roberto Munguía Steyer pela correção do resumo em espanhol, a dois revisores anônimos por comentários sobre o manuscrito e à CAPES e FAPESP (processos 02/00381-0, 03/05427-0, 03/05418-1) pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

- ACOSTA, L.E. & MACHADO, G. 2007. Diet and foraging. Pp. 309-338. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- ALCOCK, J. 2001. *Animal Behavior*. Sinauer, Sunderland. 543p.
- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton. 599p.
- BATEMAN, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.
- BELL, G. 1976. On breeding more than once. *The American Naturalist*, 110: 57-77.
- BUZATTO, B.A. & MACHADO, G. 2008. Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of the harvestman *Acutisoma proximum* (Arachnida: Opiliones). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 85-94.
- BUZATTO, B.A.; REQUENA, G.S.; MARTINS, E.G. & MACHADO, G. 2007. Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a Neotropical harvestman. *Journal of Animal Ecology*, 76: 937-945.
- CLUTTON-BROCK T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, New Jersey. 368p.
- COKENDOLPHER, J.C.; TSURUSAKI, N.; TOURINHO, A.L.; TAYLOR, C.K.; GRUBER J. & PINTO-DA-ROCHA, R. 2007. Taxonomy: Eupnoi. Pp. 108-131. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- COKENDOLPHER, J.C. & MITOV, P.G. 2007. Natural enemies. Pp. 339-373. *In*: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G.

- Giribet (eds.). Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- COOK, J.M. & BEAN, D. 2006. Cryptic male dimorphism and fighting in a fig wasp. *Animal Behaviour*, 71: 1095-1101.
- CURTIS, D.J. & MACHADO, G. 2007. Ecology. Pp. 280-308. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- DARWIN, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London. 597p.
- DAWKINS, R. & CARLISLE, T.R. 1976. Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature*, 262: 131-133.
- DIMOCK, R.V. Jr. 1985. Population dynamics of *Unionicola formosa* (Acari: Unionicolidae), a water mite with a harem. *American Midland Naturalist*, 114: 168-179.
- EBERHARD, W.G. 1980. Horned beetles. *Scientific American*, 242: 166-182.
- EBERHARD, W.G. 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *The American Naturalist*, 119: 420-426.
- EDGAR, A.L. 1971. Studies on the biology and ecology of Michigan Phalangida (Opiliones). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 144: 1-64.
- EDGEcombe, G.D. & GIRIBET, G. 2007. Evolutionary biology of centipedes (Myriapoda: Chilopoda). *Annual Review of Entomology*, 5: 151-170.
- EGGERT, A.K. & MÜLLER, J.K. 1997. Biparental care and social evolution in burying beetles: lessons from the larder. Pp. 216-236. In: J.C. Choe & B.J. Crespi (eds.). *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge. 541p.
- EISNER, T.; ALSOP, D. & MEINWALD, J. 1978. Secretions of opilionids, whip scorpions and pseudoscorpions. Pp. 87-99. In: S. Bettini (ed.). *Handbook of Experimental Pharmacology (Arthropod Venoms)*, vol. 48. Springer-Verlag, Berlin. 977p.
- ELPINO-CAMPOS, A.; PEREIRA, W.; DEL-CLARO, K. & MACHADO, G. 2001. Behavioural repertory and notes on natural history of the Neotropical harvestman *Discocyrtus oliverioi* (Opiliones: Gonyleptidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 12: 144-150.
- EMLÉN, S.T. & ORING, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- FORSTER, R.R. 1954. The New Zealand harvestmen (sub-order Laniatores). *Canterbury Museum Bulletin*, 2: 1-329.
- GADGIL, M. 1972. Male dimorphism as a consequence of sexual selection. *The American Naturalist*, 104: 1-24.
- GIRIBET, G. 2007. Taxonomy: Cyphophthalmi. Pp. 92-108. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- GIRIBET, G.; EDGEcombe, G.D.; WHEELER, W.C. & BABBITT, C. 2002. Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics*, 18: 5-70.
- GIRIBET, G. & KURY, A.B. 2007. Phylogeny and biogeography. Pp. 62-87. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- GIRIBET, G.; RAMBLA, M.; CARRANZA, S.; RIUTORT, M.; BAGUÑA, J. & RIBERA, C. 1999. Phylogeny of the arachnid order Opiliones (Arthropoda) inferred from a combined approach of complete 18S, partial 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11: 296-307.
- GNASPINI, P. 1995. Reproduction and postembryonic development of *Goniosoma spelaum*, a cavernicolous harvestman from southeastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Invertebrate Reproduction and Development*, 28: 137-151.
- GNASPINI, P. 2007. Development. Pp. 455-472. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- GNASPINI, P. & HARA, M.R. 2007. Defense mechanisms. Pp. 374-399. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- GROSS, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 92-98.
- GRUBER, J. 2007. Taxonomy: Dyspnoi. Pp. 131-159. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- HARA, M.R.; GNASPINI, P. & MACHADO, G. 2003. Male guarding behavior in the neotropical harvestman *Ampheres leucopheus* (Mello-Leitão, 1922) (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *Journal of Arachnology*, 31: 441-444.
- HOSTACHE, G. & MOL, J.H. 1998. Reproductive biology of the Neotropical armored catfish *Hoplosternum littorale* (Siluriformes:

- Callichthyidae): a synthesis stressing the role of the floating bubble nest. *Aquatic Living Resources*, 11: 173-185.
- JUBERTHIE, C. 1964. Recherches sur la biologie des opilions. *Annales de Spéléologie*, 19: 1-244.
- KIGHT, S.L. 1997. Factors influencing maternal behaviour a burrower bug, *Sehiurus cinctus* (Heteroptera: Cydnidae). *Animal Behaviour*, 53: 105-112.
- KOKKO, H. & JENNIONS, M. 2003. It takes two to tango. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 103-104.
- KURY, A.B. & MACHADO, G. 2003. Transporte de ovos pelos machos: uma sinapomorfia comportamental para os opilões da família Podoctidae (Opiliones: Laniatores). Pp. 127. In: G. Machado & A.D. Brescovit (eds.). IV Encontro de Aracnólogos do Cone Sul. São Pedro, São Paulo, Brasil. 332p.
- KURY, A.B. 2007. Taxonomy: Laniatores. Pp. 159-246. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- MACHADO, G. 2007. Maternal or paternal egg guarding? Revisiting parental care in triaenonychid harvestmen (Opiliones). *Journal of Arachnology*, 35: 202-204.
- MACHADO, G.; CARRERA, P.; POMINI, A.M. & MARSAIOLI, A.J. 2005. Chemical defense in harvestmen (Arachnida: Opiliones): do benzoquinone secretions deter invertebrate and vertebrate predators? *Journal of Chemical Ecology*, 31: 2519-2539.
- MACHADO, G. & MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. 2007. Reproduction. Pp. 414-454. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- MACHADO, G. & OLIVEIRA, P.S. 1998. Reproductive biology of the neotropical harvestman (*Goniosoma longipes*) (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *Journal of Zoology*, 246: 359-367.
- MACHADO, G. & OLIVEIRA, P.S. 2002. Maternal care in the neotropical harvestman *Bourguyia albiornata* (Arachnida: Opiliones): Oviposition site selection and egg protection. *Behaviour*, 139: 1509-1524.
- MACHADO, G. & RAIMUNDO, R.L.G. 2001. Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida Opiliones). *Ethology, Ecology and Evolution*, 13: 133-150.
- MACHADO, G.; REQUENA, G.S.; BUZATTO, B.A.; OSSES, F. & ROSSETTO, L.M. 2004. Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology*, 44: 577-598.
- MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. 1997. *The mating system of Leioibunum vittatum Say 1821 (Arachnida: Opiliones: Palpatores): resource defense polygyny in the striped harvestman*. Tese de doutorado. Lehigh University, Bethlehem, USA. 167p.
- MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. 2000. Touchy harvestmen. *Natural History*, 109: 58-61.
- MACÍAS-ORDÓÑEZ, R.; MACHADO, G.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A. & SHULTZ, J.W. Genitalic evolution in Opiliones. Pp. no prelo. In: J. Leonard & A. Córdoba-Aguilar (eds.). *The Evolution of Primary Characters in Animals*. Oxford University Press, Oxford. ???p.
- MARTENS, J. 1993. Further cases of paternal care in Opiliones (Arachnida). *Tropical Zoology*, 6: 97-107.
- MAYNARD-SMITH, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge. 226p.
- MAYNARD-SMITH, J. 1988. Can a mixed strategy be stable in a finite population? *Journal of Theoretical Biology*, 130: 247-251.
- MORA, G. 1990. Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Animal Behavior*, 39: 582-593.
- NAZARETH, T.M.G. 2008. *Sistema de acasalamento e evolução do cuidado paternal em duas espécies de opilões da subfamília Heteropachylinae (Opiliones: Gonyleptidae)*. Dissertação de mestrado. UFU, Uberlândia, Brasil. 59p.
- NAZARETH, T.M. & MACHADO, G. Reproductive behavior of *Chavesincola inexpectabilis* (Opiliones: Gonyleptidae), with the description of a new and independently evolved case of paternal care in harvestman. *Journal of Arachnology*, no prelo.
- OSTFELD, R.S. 1987. On the distinction between female defense and resource defense polygyny. *Oikos*, 48: 238-240.
- PUNZO, F. 1998. *The Biology of Camel Spiders (Arachnida, Solifugae)*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 301p.
- RAMIRES, E.N. & GIARETTA, A.A. 1994. Maternal care in a neotropical harvestman, *Acutisoma proximum* (Opiliones, Gonyleptidae). *Journal of Arachnology*, 22: 179-180.
- REQUENA, G.S. 2008. *Biologia reprodutiva do opilão Iporangaia pustulosa (Arachnida: Opiliones): seleção sexual e*

- evolução do cuidado paternal*. Dissertação de mestrado. UFU. Uberlândia, Brasil. 122p.
- RIDLEY, M. 1978. Paternal care. *Animal Behaviour*, 20: 904-932.
- RODRIGUEZ, C.A. & GUERRERO, S. 1976. La historia natural y el comportamiento de *Zygopachylus albomarginis* (Chamberlin) (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae). *Biotropica*, 8: 242-247.
- SAITO, Y. 1990. Factors determining harem ownership in a subsocial spider mite (Acari, Tetranychidae). *Journal of Ethology*, 8: 37-43.
- SHULTZ, J.W. 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics*, 6: 1-38.
- SHULTZ, J.W. 1998. Phylogeny of Opiliones (Arachnida): an assessment of the "Cyphopalpatores" concept. *Journal of Arachnology*, 26: 257-272.
- SHULTZ, J.W. 2007. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 221-265.
- SHULTZ, J.W. & PINTO-DA-ROCHA, R. 2007. Morphology and functional anatomy. Pp. 14-61. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado & G. Giribet (eds.). *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge. 597p.
- SHULTZ, J.W. & REGIER, J.C. 2001. Phylogenetic analysis of Phalangida (Arachnida, Opiliones) using two nuclear protein-encoding genes supports monophyly of Palpatores. *Journal of Arachnology*, 29: 189-200.
- SHUSTER, S.M. & WADE, M.J. 2003. *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton. 593p.
- TALLAMY, D.W. 2000. Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Animal Behaviour*, 60: 559-567.
- TALLAMY, D.W. 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 46: 139-165.
- TALLAMY, D.W. & BROWN, W.P. 1999. Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Animal Behavior*, 57: 727-730.
- TALLAMY, D.W. & SCHAEFER, C. 1997. Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value. Pp. 94-115. In: J.C. Choe & B.J. Crespi (eds.). *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge. 552p.
- TALLAMY, D.W. & WOOD, T.K. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 369-390.
- THOMAS, R.H. & ZEH, D.W. 1984. Sperm transfer and utilization strategies in arachnids: ecological and morphological constraints. Pp 179-221. In: R.L. Smith (ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, London. 687p.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp 136-179. In: B. Campbell (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Press, Chicago. 392p.
- WILLIAMS, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, New Jersey. 210p.
- WILSON, E.O. 1971. *The Insects Societies*. Belknap Press, Cambridge. 548p.
- ZEH, D.W. & SMITH, R.L. 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoologist*, 25: 785-805.

Submetido em 01/10/2008.

Aceito em 28/10/2008.