IVAN LUIZ FIORINI DE MAGALHÃES

DIVERSIFICAÇÃO DAS ARANHAS SICARIUS (ARANEAE: SICARIIDAE) NA AMÉRICA DO SUL E SUA RELAÇÃO COM A HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA DAS FLORESTAS SECAS NEOTROPICAIS

> PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Ivan Luiz Fiorini de Magalhães

Diversificação das aranhas *Sicarius* (Araneae: Sicariidae) na América do Sul e sua relação com a história biogeográfica das florestas secas neotropicais

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Adalberto J. Santos

Belo Horizonte 2013

Advertência

Esta dissertação não é uma publicação, conforme descrito no capítulo 3 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Portanto, os nomes novos e mudanças taxonômicas propostos aqui não têm validade para fins de prioridade ou nomenclatura.

Warning

This dissertation is not a publication, as described in the third chapter of the International Code of Zoological Nomenclature. Hence the new names and taxonomic changes here proposed are not valid for priority or nomenclatural purposes.

"Possível o que é—possível o que foi. O sertão não chama ninguém às claras; mais, porém, se esconde e acena. Mas o sertão de repente se estremece, debaixo da gente... E—mesmo—possível o que não foi. O senhor talvez não acha?"

(João Guimarães Rosa, trecho de "Grande Sertão: Veredas")

Índice

Agradecimentos	6
Introdução Geral	
Capítulo 1: Taxonomia das espécies neotropicais de Sicarius (Araneae:	Sicariidae),
com ênfase na fauna da Caatinga	
Resumo	13
Abstract	
Introdução	
Material e Métodos	
História natural e comportamento	
Biogeografia	
Taxonomia (espécies da Caatinga)	
Taxonomia (espécies com ocorrência fora da Caatinga)	
Considerações finais	
Referências Bibliográficas	
Apêndice 1: Manuscrito publicado no periódico Zootaxa	
temporal e influência do clima na diversificação de um grupo a ambientes xéricos neotropicais	associado a
Resumo	100
Abstract	100
Introdução	101
Material e Métodos	
Resultados	
Discussão	115
Referências Bibliográficas	
Apêndice 1: Terminais usados na filogenia	126
Capítulo 3: Filogeografia de <i>Sicarius cariri</i> (Araneae: Sicariidae), u endêmica da Caatinga	ıma aranha 129
Resumo	
Abstract	
Introdução	
Material e Métodos	
Resultados	
Discussão	
Referências Bibliográficas	
Apêndice 1: Testemunhos e localidades dos indivíduos incluídos nas análise	es 160
Conclusão Geral	

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado (Proc. 132086/2011-5) e pelo financiamento do projeto (Proc. 474680/2010-0). Às Fundações de Amparo à Pesquisa dos Estados de Minas Gerais (FAPEMIG; APQ-01991-09, PPM-00553-11) e São Paulo (FAPESP; Proc. 2011/50689-0) e ao Instituto de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitóides da Região Sudeste pelo financiamento das viagens de campo e material de laboratório.

Aos amigos de imensa boa-vontade que me acompanharam nos trabalhos de campo e sem os quais eu decididamente estaria em apuros: Bárbara Faleiro, Gracielle Braga, Thadeu "Empada" Santos, Adalberto Santos, João Paulo "Mamilo" Pena-Barbosa, Humberto "Teté" Yamaguti, David Candiani, Frederic Hughes, Ana Monteiro, Tiago "Tiko" Porto, Leonardo Carvalho e seu pequeno exército de alunos (Fábio, Naiara, Adreany e Mylena) e João Chavari. Ao ICMBio, SEMARH-Bahia, SUDEMA-Paraíba e COPAM-Ceará pela expedição das permissões de coleta nas unidades de conservação administradas por esses órgãos. Aos chefes de parque, funcionários, guias, mateiros e moradores locais entusiasmados que ajudaram e se envolveram nas coletas, ou permitiram que eu coletasse em suas propriedades: Evandro, Cláudio e Rena (P.N. Cavernas do Peruaçu), Paula e Elildo Jr. (P.N. Grande Sertão Veredas), Sr. Antônio (FloNa Contendas do Sincorá), Vanessa (APA Marimbus/Iraquara), Sr. Tadeu e Vinícius (P.E. Morro do Chapéu), Zélis (P.E. Sete Passagens), Pedro Silva (Parnaíba/PI), Valmir (Fazenda Experimental Vale do Curu, Pentecoste/CE), Nemésio (Fazenda Magé, Quixadá/CE), Martins (EsEc de Aiuaba), Rose (P.E. Sítio Fundão), os "trilheiros da Caatinga" Cícero e João (Lajes/RN), Haroldo (Natal/RN), Marleno e Queninho (P.N. Serra de Itabaiana), Benedito (ReBio Pedra Talhada), Guaraci (RPPN Pedra do Cachorro) e Edjane e Roberto Lima (RPPN Fazenda Almas).

Aos curadores, pesquisadores associados e assistentes de curadoria dos seguintes museus e coleções por separar e enviar material e pela disposição em receber visitas em suas instituições: Norman Platnick (American Museum of Natural History), Darci Moraes Barros-Battesti e Antonio Brescovit (Instituto Butantan), Cristina Scioscia (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"), Gonzalo Giribet e Laura Leibensperger (Museum of Comparative Zoology), Christine Rollard (Muséum National d'Histoire Naturelle), Adriano Kury, Alessandro Giupponi e Carla Barros (Museu Nacional do Rio de Janeiro), Alexandro Bonaldo e Emanuel Cafofo (Museu Paraense Emílio Goeldi), Rocío Orellana (Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco), Diana Silva-D'Ávila (Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos), Ricardo Pinto-da-Rocha (Museu de Zoologia de São Paulo), Jan Beccaloni (Natural History Museum), Léon Baert (Royal Belgian Institute of Natural Sciences), Andres Taucares-Ríos (Universidad Arturo Prat), Luis Pereira (Universidad de La Plata), Paulo Motta (Universidade de Brasília), Tânia Brazil e Silvanir Souza (Universidade Federal da Bahia), Rodrigo Ferreira (Universidade Federal de Lavras) e Leonardo Carvalho (Universidade Federal

do Piauí). Agradeço ainda a Leonardo Carvalho, Rodrigo Ferreira, Tiago Porto e Antonio Brescovit por coletarem e me enviarem espécimes frescos de *Sicarius*.

Aos amigos dispostos a me abrigar em suas casas em minhas visitas às coleções científicas ou em trabalho de campo: Filipe Abreu, João Paulo Pena-Barbosa, Micheli Nunes e Thiago Patto, Rodrigo Ferreira, Leonardo Carvalho e Sr. Pedro Militão e sua esposa Graça. À ONG Pró-Natureza pela disponibilização de seu alojamento em Chapada Gaúcha (MG) durante os trabalhos de campo nessa cidade.

A Teofânia Vidigal (Laboratório de Malacologia e Sistemática Molecular) e Fabrício Santos (Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular) por permitirem o uso das instalações de seus laboratórios para o trabalho de bancada.

A Roberto Lois e ao pessoal do Centro de Microscopia da UFMG pelo auxílio na preparação das imagens de microscopia eletrônica de varredura dessa dissertação. A Gracielle Braga, Humberto Yamaguti, Thadeu Santos e Tiago Pezzuti por algumas fotografias incluídas no primeiro capítulo.

A Ricardo Ott, Antonio Brescovit e Ary Oliveira-Filho por disponibilizarem bibliografia de suas respectivas coleções pessoais.

A Facundo Labarque por revisar e fazer ótimas sugestões para a porção do primeiro capítulo publicada em um artigo no periódico Zootaxa.

Aos colegas Ubirajara "Bira", Guilherme "Doug", Bárbara Faleiro, Gracielle, Ana, Vinícius, Pedro, Viviane, Daniel, Cynthia, Juliano, Heloísa, Augusto, Anderson, Daniela, Patrícia, Bárbara Chaves e Gisele por ajudarem a encarar a rotina de laboratório. A todos os colegas de laboratório, departamento e pesquisa, em especial a Antonio Brescovit, Fabrício Santos, Greta Binford, Almir Pepato, Guilherme Azevedo, Augusto Nascimento, Anderson Chaves, Danilo "Goiás" Neves, Ubirajara de Oliveira e Daniella Rezende, pelas discussões e dicas que contribuíram muito para este trabalho.

Aos funcionários da UFMG, especialmente Frederico e Cristiane (colegiado da ECMVS) e Viviane (Depto. de Zoologia) por sua imensa disposição em ajudar no que fosse possível. À pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pelo empréstimo de um aparelho GPS para minhas viagens de campo.

Aos membros da banca, Fernanda Werneck, Fernando Silveira e Almir Pepato, por aceitarem participar da avaliação do meu trabalho.

Aos professores, que tanto contribuíram para a minha formação ao longo destes dois anos. Em especial, ao meu orientador, Adalberto, por sua dedicação, paciência, disposição em ensinar, interesse em participar das diversas etapas desse projeto de pesquisa, e por sempre estimular e apoiar o meu crescimento como cientista.

Finalmente, às minhas irmãs Larissa e Letícia e especialmente aos meus pais, João e Cláudia, por todo seu amor e estímulo para que eu me torne uma pessoa melhor a cada dia e pelo exemplo que representam para mim. Aos amigos, que tornam a vida muito mais divertida e interessante. Aos Galapagos' Finches por inserirem a UFMG no cenário musical belorizontino e nacional. E à Dani por entender cada momento em que estive ausente, coletando em algum lugarejo no meio do sertão ou trancafiado em um laboratório escuro, por todo o seu carinho e companheirismo, e por ter se tornado uma pessoa tão especial ao longo desse período (além, é claro, das pamonhas que ela sempre traz de Goiás).

Introdução Geral

As florestas tropicais estacionais secas da América do Sul (FTES) são um bioma de reconhecimento relativamente recente e que vem atraindo interesse científico cada vez maior nas últimas duas décadas. Esse tipo de formação vegetal ocorre em diversos núcleos disjuntos nas Américas do Sul e Central, em regiões com precipitação anual menor que 1600mm e com uma estação seca marcada e prolongada (Pennington *et al.* 2000; Werneck 2011). Prado & Gibbs (1993) perceberam que esses núcleos compartilham diversas espécies e gêneros de plantas que não são comumente encontrados em outras formações vegetais. A partir da distribuição dessas plantas, Prado (2000) propôs que essas diferentes áreas formavam uma unidade fitogeográfica única. Desde então, as FTES têm sido alvo de vários estudos com enfoque biogeográfico, sendo que duas questões têm sido abordadas mais intensivamente: as causas da atual distribuição disjunta do bioma, e o tempo de diversificação de sua biota (Pennington *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2004; Mayle 2006; Caetano *et al.* 2008; Colevatti *et al.* 2012; Teixeira Jr. *et al.* 2012; Särkinen *et al.* 2012; Werneck *et al.* 2012).

Para reconstruir a história de um bioma, é muito importante o conhecimento das histórias individuais dos organismos associados a ele. Em primeiro lugar, dados sobre a distribuição dos organismos facilitam a identificação dos biomas enquanto entidade biológica (*e.g.* Prado & Gibbs 1993; Prado 2000) e permitem a identificação de áreas de endemismo nos mesmos (*e.g.* Silva *et al.* 2012). Em segundo lugar, o conhecimento das relações filogenéticas desses organismos forma uma base sobre a qual podem ser testadas diversas hipóteses biogeográficas. Em particular, filogenias com estimativas de tempos de divergência são úteis para testar se a diversificação dos organismos coincide com eventos geológicos específicos (eg. Binford *et al.* 2008; Särkinen *et al.* 2012; Werneck *et al.* 2012). Por fim, estudos de filogeografia (Avise *et al.* 1987) permitem recuperar a história demográfica recente dos organismos. Quando diversos organismos associados a um determinado bioma têm seus padrões filogeográficos estudados e comparados, padrões comuns podem ser descobertos e ligados a processos biogeográficos históricos que ocorreram na região (*e.g.* Carnaval & Bates 2007; Carnaval *et al.* 2009).

Alguns organismos associados às FTES têm sido estudados, especialmente plantas e alguns vertebrados (Pennington *et al.* 2004; Caetano *et al.* 2008; Colevatti *et al.* 2012; Teixeira Jr. *et al.* 2012; Särkinen *et al.* 2012; Werneck *et al.* 2012). Entretanto, até o momento poucos invertebrados associados às FTES foram estudados com um enfoque biogeográfico, principalmente abelhas (Ramos & Melo 2010; Zanella 2011). Pesquisar organismos diferentes é importante porque alguns detalhes das histórias de vida individuais podem mascarar os padrões biogeográficos comuns. Assim, o objetivo dessa dissertação é estudar a diversificação das espécies neotropicais de aranhas do gênero *Sicarius* sob uma óptica biogeográfica. Esse gênero é um bom modelo em potencial para o estudo das FTES porque registros preliminares indicam que ele está restrito a ambientes com características xéricas (Binford *et al.* 2008; Lotz 2012; Magalhães *et al.* 2013).

Esta dissertação está dividida em três capítulos. No primeiro, revisarei as espécies neotropicais de Sicarius, com ênfase na fauna da Caatinga brasileira. Esse capítulo tem o objetivo de identificar quantas e quais são as espécies que ocorrem no continente e determinar qual a sua distribuição. No segundo capítulo, explorarei as relações filogenéticas entre as espécies neotropicais de Sicarius com base em dados moleculares. A filogenia será utilizada como um arcabouço para testar a hipótese de que a conservação filogenética de nicho foi um fator influente na diversificação do gênero e na sua ocupação de novos habitat. Além disso, os tempos de divergência entre os clados de Sicarius serão estimados e comparados com aqueles estimados para outros grupos restritos às FTES, para contribuir ao conhecimento do tempo de diversificação desse bioma. Por fim, o terceiro capítulo será um estudo do padrão filogeográfico de uma espécie de Sicarius endêmica da Caatinga. O principal objetivo desse capítulo é tentar determinar a influência das glaciações do Pleistoceno e de barreiras geológicas, como o rio São Francisco, na diversidade genética dessa espécie. Espero que, tomados juntos, os resultados desses três capítulos possam aportar novas informações ao estudo da biogeografia das FTES.

Referências bibliográficas

Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA & Saunders NC. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489–522.

- Binford GJ, Callahan MS, Bodner MR, Rynerson MR, Núñez PB, Ellison CE & Duncan RP. 2008. Phylogenetic relationships of *Loxosceles* and *Sicarius* spiders are consistent with Western Gondwanan vicariance. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 538–53.
- Caetano S, Prado DE, Pennington RT, Beck S, Oliveira-Filho A, Spichiger R & Naciri Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17, 3147–59.
- Carnaval AC & Bates JM. 2007. Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in Northeastern Brazil. *Evolution* 61, 2942–2957.
- Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT & Moritz C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science* 323, 785–789.
- Collevatti RG, Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, de Oliveira G, Rangel TF, Rabelo SG & Diniz-Filho JA. 2012. A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology* 21, 5845–5863.
- Lotz LN. 2012. Present status of Sicariidae (Arachnida: Araneae) in the Afrotropical region. *Zootaxa* 3522, 1–41.
- Magalhães ILF, Brescovit AD & Santos AJ. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa* 3599, 101–135.
- Mayle FE. 2006. The Late Quaternary biogeographical history of South American seasonally dry tropical forests: insights from palaeo-ecological data. *In* Pennington RT & Ratter JA (eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, 395–416.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261–273.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK & Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359, 515–537.
- Prado DE. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57, 437–461.
- Prado DE & Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 902–927.
- Ramos KS & Melo GAR. 2010. Taxonomic revision and phylogenetic relationships of the bee genus *Parapsaenythia* Friese (Hymenoptera, Apidae, Protandrenini), with biogeographic inferences for the South American Chacoan Subregion. *Systematic Entomology* 35, 449– 474.
- Särkinen T, Pennington RT, Lavin M, Simon MF & Hughes CE. 2012. Evolutionary islands in the Andes : persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39, 884–900.

- Silva SM, Moraes-Barros N, Ribas CC, Ferrand N & Morgante JS. 2012. Divide to conquer : a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 107, 39–55.
- Teixeira Jr. M, Amaro R, Recoder R, Sena MA & Rodrigues MT. 2012. A relict new species of Oreobates (Anura, Strabomantidae) from the Seasonally Dry Tropical Forests of Minas Gerais, Brazil, and its implication to the biogeography of the genus and that of South American Dry Forests. Zootaxa 3158, 37–52.
- Werneck FP. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30, 1630–1648.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT & Sites Jr. JW. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution* 66, 3014–3034.
- Zanella FCV. 2011. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. *In* CJB Carvalho & EAB Almeida (eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. Roca, São Paulo, 198–220.

Capítulo 1

Taxonomia das espécies neotropicais de *Sicarius* (Araneae: Sicariidae), com ênfase na fauna da Caatinga

Resumo

Nesse capítulo, eu reviso a taxonomia das espécies neotropicais de *Sicarius* (Araneae: Sicariidae), dando ênfase à fauna da Caatinga, o maior núcleo de floresta tropical seca do mundo. Eu redescrevo, designo um neótipo e registro novas ocorrências de *Sicarius tropicus* (Mello-Leitão, 1936), a única espécie previamente conhecida da região, e descrevo três espécies: *S. cariri, S. diadorim* e *S. ornatus* Eu incluo uma chave de identificação para espécies de *Sicarius* da Caatinga e reporto alta variação intraespecífica na morfologia da genitália dessas espécies, especialmente em fêmeas. Eu também apresento observações ocasionais sobre história natural e comportamento dessas espécies, incluindo dieta, acasalamento e tamanho da ninhada. Por fim, eu também forneço diagnoses, imagens de genitálias e mapas de distribuição de dezesseis morfótipos de *Sicarius* neotropicais que ocorrem fora da Caatinga, relacionando-os às espécies descritas quando possível.

Palavras-chave. Ambientes xéricos, Araneomorphae, endemismo, florestas tropicais estacionais secas, Haplogynae, nova espécie, *Sicarius tropicus*.

Abstract

In this chapter I revise the taxonomy of Neotropical species of *Sicarius* (Araneae: Sicariidae) with emphasis on species from the Brazilian Caatinga, the largest tropical dry forest nucleus in the world. I redescribe, designate a neotype and provide new records for *Sicarius tropicus* (Mello-Leitão, 1936), the only species previously known from the region, and describe three species: *S. cariri, S. diadorim* and *S. ornatus*. I include an identification key for Brazilian Caatinga species of *Sicarius* and report high intraspecific variation in the genitalic morphology of these species, especially in females. I also provide anecdotal observations on natural history and behavior of these species, including diet, mating behavior and clutch size. Finally, I also provide diagnoses, genitalia images and distribution maps for sixteen morphotypes of Neotropical *Sicarius* that occur outside the Brazilian Caatinga, linking those to described species when possible.

Keywords. Araneomorphae, endemism, Haplogynae, new species, seasonally dry tropical forests, *Sicarius tropicus*, xeric environments.

Introdução

A família de aranhas Sicariidae é relativamente pequena, contendo 124 espécies distribuídas em dois gêneros, *Loxosceles* Heineken & Lowe, 1832 e *Sicarius* Walckenaer, 1847 (Platnick 2013). *Loxosceles*, além de ser mais conhecido devido à sua importância médica, é o gênero mais diverso dos dois, contendo 103 espécies descritas principalmente da África, Américas e região do Mediterrâneo. Seu gênero irmão, *Sicarius*, possui apenas 21 espécies e uma subespécie descritas, sendo 14 espécies (e uma subespécie) neotropicais e sete espécies africanas.

A distribuição geográfica de *Sicarius* é particularmente interessante. O gênero é conhecido somente de ambientes xéricos do sul da África e das Américas Central e do Sul, principalmente desertos e florestas tropicais estacionais secas (Fig. 1; Aguilar & Méndez 1971; Binford *et al.* 2008; Lotz 2012). Isso resulta em uma distribuição disjunta do gênero nas Américas: há registros de *Sicarius* espalhados pelos diferentes núcleos de floresta seca neotropicais (veja Werneck 2011; Särkinen *et al.* 2011) e em desertos da Argentina, Chile e Peru.

Há uma hipótese filogenética recente para *Sicarius* (Binford *et al.* 2008) e esses organismos possuem grande potencial como modelos em estudos de biogeografia, evolução molecular e biotecnologia (Duncan *et al.* 2007; Binford *et al.* 2008; Binford *et al.* 2009; Zobel-Thropp *et al.* 2010). Apesar disso, as espécies africanas foram apenas recentemente revisadas por Lotz (2012), enquanto a taxonomia das espécies sulamericanas do gênero continua mal resolvida. Todas as espécies neotropicais foram descritas entre a metade do século XIX e começo do século XX, sendo essas descrições antigas muito precárias. Isso, aliado ao fato de que muitos tipos são juvenis ou encontram-se perdidos, faz com que a maior parte das espécies neotropicais de *Sicarius* seja irreconhecível. Uma pequena revisão das espécies argentinas foi feita por Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979), mas essas autoras não ilustraram os machos, tornando a identificação difícil.

A taxonomia dos *Sicarius* brasileiros é particularmente precária. A Caatinga é o maior núcleo de floresta tropical seca do mundo (Miles *et al.* 2006; Werneck 2011) mas, até hoje, apenas *Sicarius tropicus* (Mello-Leitão) é conhecida da região. Sua descrição original foi baseada em uma única fêmea de Campina Grande, Paraíba



Fig. 1. Distribuição das espécies de *Sicarius* no novo mundo. FTES=florestas tropicais estacionais secas. A Caatinga é o núcleo de FTES no nordeste do Brasil. Diferentes espécies estão representadas por diferentes símbolos/cores.

(Mello-Leitão 1936), e o macho foi subsequentemente descrito por Lins-Duarte (1973) com base em indivíduos coletados em Buíque, Pernambuco. No entanto, em nenhum dos dois trabalhos há ilustrações ou descrições que permitam identificar corretamente a espécie. Após esses trabalhos, mais dois registros de *S. tropicus* foram publicados (Lucas *et al.* 1979; Pinto-da-Rocha 1995), mas nenhum deles se baseou no exame do holótipo ou de material da localidade-tipo para assegurar uma identificação correta.

Esses são os únicos quatro registros publicados sobre *Sicarius* na Caatinga, mas espécimes depositados em coleções taxonômicas indicavam que o gênero é mais diverso e bem distribuído pelo bioma.

Neste capítulo, meus objetivos são 1) redescrever, ilustrar e prover novos registros de *Sicarius tropicus*, 2) descrever e ilustrar três espécies de *Sicarius* da Caatinga, 3) identificar e prover fotografias das espécies de *Sicarius* com ocorrência fora desse bioma, ligando esses morfótipos às espécies descritas quando possível e 4) fornecer dados de distribuição e história natural das espécies, quando possível.

Material e Métodos

O material examinado está depositado nas seguintes coleções científicas (curadores indicados entre parênteses): AMNH - American Museum of Natural History, Nova Iorque (N.I. Platnick); CHNUFPI – Coleção de História Natural da Universidade Federal do Piauí (L.S. Carvalho); IBSP - Instituto Butantan, São Paulo (D.M. Barros-Battesti); DZUB - Universidade de Brasília, Brasília (P.S. Motta); ISLA - Coleção de Invertebrados Subterrâneos da Universidade Federal de Lavras, Lavras (R.L. Ferreira); MACN - Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires (C. Scioscia); MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge (G. Giribet); MNHN – Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (C. Rollard); MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (A.B. Kury); MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (A.B. Bonaldo); MUSM – Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (D. Silva D.); MZBA - Universidade Federal da Bahia, Salvador (T.K. Brazil); MZSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (R. Pinto-da-Rocha); NHM -Natural History Museum, Londres (J. Beccaloni); PAN - Polska Akademia Nauk, Varsóvia, Polônia; RBINS – Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Bruxelas (L. Baert); UAP – Universidad Arturo Prat, Iquique (A. Taucares-Ríos); UFMG – Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte (A.J. Santos); UNLP – Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, La Plata (L. Pereira); UNSAAC - Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco (R. Orellana).



Figs. 2–7. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de *Sicarius cariri* (fêmeas de Alvorada do Gurguéia, Piauí, IBSP 162705, 162706). 2- Prossoma, dorsal. Setas indicam os grupos de macrosetas e o as macrosetas na borda da carapaça 3- Prossoma, dorsolateral. Seta indica a superfície estridulatória da quelícera. 4- Superfície estridulatória da quelícera, lateral. 5- Prossoma, ventral. 6- Região da boca, ventral. 7- Macrosetas da quelícera, ventral. Abreviações: Q=quelícera, O=olho, Ed=endito, L=lábio, SE=superfície estridulatória, E=esterno. Barras de escala: 2000μm (2, 5), 1000μm (6), 500μm (3), 50μm (4, 7).

Examinei todos os espécimes imersos em etanol 75% ou 96%. Para exame da genitália interna das fêmeas, dissequei os espécimes com alfinetes entomológicos e os coloquei em uma solução de pancreatina (preparada como descrito em Álvarez-Padilla & Hormiga 2008) para remoção de tecidos moles por 1 a 3 dias em temperatura ambiente. Esse procedimento é muito importante para identificar fêmeas de *Sicarius*, uma vez que

suas espermatecas são extremamente frágeis e podem ser facilmente danificadas se os tecidos moles forem removidos com um alfinete.

Tomei todas as medidas em milímetros e preferencialmente no lado esquerdo dos espécimes. Usei uma análise de covariância para checar se as espécies brasileiras possuem diferenças na relação entre o comprimento da carapaça e o comprimento do fêmur II. Fiz os desenhos utilizando uma câmara clara acoplada a um microscópio estereoscópio Leica M205C, ou baseando-me em fotografias tiradas em uma câmera digital DFC295 acoplada ao mesmo microscópio e montadas em uma imagem única e multi-focal usando o Leica Application Suite v 3.8.0. Fotografei as espermatecas das fêmeas em uma câmera digital AxioCam ERc5s acoplada a um microscópio óptico Zeiss PrimoStar. Preparei o material para microscopia eletrônica de varredura da seguinte forma: os espécimes foram secados sob lâmpadas incandescentes, colados em discos metálicos utilizando fita adesiva de cobre ou de carbono e cobertos com uma



Figs. 8–11. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de *Sicarius cariri* (fêmeas de Alvorada do Gurguéia, Piauí, IBSP 162705, 162706). 8- Opistossoma, dorsal. 9- Genitália e sistema traqueal da fêmea, dorsal. 10- Fiandeiras, ventral. 11- Tufo de cerdas anterior às fiandeiras. Abreviações: PF=pulmões foliáceos, Em=espermatecas, TC=tufos de cerdas, M=membrana dorsal, F=fiandeiras, Tr=traqueia. Barras de escala: 1000µm (8), 200µm (9), 500µm (10), 20µm (11).



Figs. 12–17. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de *Sicarius cariri* (fêmeas de Alvorada do Gurguéia, Piauí: 12–15, 17; IBSP 162705, 162706) e *Sicarius tropicus* (macho de São José dos Cordeiros, Paraíba: 16; IBSP 162770). 12- Quelíceras, retromarginal. 13- Palpo direito, prolateral. Seta indica tubérculos femorais. 14- Tubérculos do fêmur palpal, prolateral. 15- Tubérculo do fêmur palpal, prolateral. 16- Tubérculos do fêmur palpal, prolateral. 17- Segundo tarso direito, garras, lateral. Abreviações: LQ= ápice da lâmina da quelícera, LP= lobo promarginal da quelícera, V= abertura da glândula de veneno. Barras de escala: 500μm (12), 200μm (13), 100μm (14, 16, 17), 20μm (15).

camada de 10nm de ouro. As imagens foram feita em um microscópio JEOL JSM-6360L no Centro de Microscopia da UFMG.

Separei os espécimes em morfótipos com base em sua morfologia externa. Algumas espécies podem ser separadas por caracteres somáticos, como formato da carapaça, comprimento das pernas, presença de cerdas negras nas pernas e presença de macrosetas clavadas na superfície dorsal do corpo. Porém, em geral é necessário o exame da genitália para identificação das espécies. Em machos, o formato do bulbo do palpo deve ser examinado em vista lateral para diagnose, enquanto nas fêmeas os caracteres diagnósticos são o formato e número dos ramos das espermatecas.

Espécimes coletados por mim foram georreferenciados *in situ* usando um GPS. Coordenadas desses espécimes e daqueles que já possuíam essa informação em suas etiquetas de museu têm suas coordenadas indicadas entre parênteses na lista de material examinado. Georreferenciei lotes de espécimes sem coordenadas *post hoc* usando a ferramenta geoLoc do SpeciesLink (http://splink.cria.org.br/geoloc, último acesso em 22 de julho de 2012) baseando-se no município mais próximo, exceto para indivíduos coletados em cavernas, para os quais as coordenadas utilizadas foram retiradas da base de dados de cavernas brasileiras do CEVAC (http://www.icmbio.gov.br/cecav/ downloads/mapas.html, último acesso em 22 de julho de 2012). Esses espécimes têm



Figs. 18–21. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de Sicarius *cariri* (fêmea de Alvorada do Gurguéia, Piauí: 18, 19, 21; IBSP 162705) e *S. ornatus* (macho de Milagres, Bahia: 20; IBSP 161100). 18. Segundo fêmur direito, prolateral. Setas indicam grupos de cerdas negras. 19. Mesmo, dorsolateral. Setas indicam grupos de cerdas negras (acima) e linha ânterodorsal de cutícula exposta (abaixo). 20. Segundo fêmur direito, grupo de cerdas negras, prolateral. Seta indica uma cerda quimiosensória. 21- Segunda tíbia direita, base da tricobótria, anterolateral. Barras de escala: 1000µm (18), 500µm (19), 100µm (20), 10µm (21).

suas coordenadas indicadas entre colchetes. Municípios brasileiros têm seus nomes destacados em itálico.

As seguintes abreviações foram usadas no texto: Ac-fúsula da glândula aciniforme; C-cerda; CN-cerdas negras; CQ-cerda quimiosensória; E-esterno; Ed-endito; Em-espermateca; F-fiandeiras; FLA-fiandeiras laterais anteriores; FLP—fiandeiras laterais posteriores; FMP—fiandeira mediana posterior; FTES-florestas tropicais estacionais secas; L-lábio; LP-lobo promarginal da quelícera; LQ-ápice da lâmina da quelícera; M-membrana dorsal; MS-macroseta; anteriores; OLP-olhos laterais posteriores; O—olho; OLA—olhos laterais OMP-olhos medianos posteriores; PF-pulmões foliáceos; Pi-fúsula da glândula piriforme; Q-quelícera; SE-superfície estridulatória; TA-tubérculo anal; TC-tufos de cerdas; Tr-traqueia; V-poro da glândula de veneno.

Resultados e Discussão

História natural e comportamento

Indivíduos de Sicarius podem ser encontrados enterrados em sedimento fino sob algum tipo de cobertura: abrigos sob rochas, troncos caídos, folhas de palmeiras, esterco seco, cavernas etc. Seu comportamento de enterrar-se é estereotipado e foi descrito em detalhes por Reinskind (1966). Indivíduos são frequentemente encontrados próximos a suas exúvias, sugerindo que eles são relativamente sedentários. Exúvias são normalmente encontradas dependuradas de cabeça para baixo em pedras, troncos e paredes de cavernas (Fig. 42). Às vezes, dois ou mais indivíduos são encontrados dividindo o mesmo tronco ou abrigo, especialmente casais adultos ou juvenis bem pequenos. Quando incomodados, os Sicarius permanecem quase totalmente imóveis, provavelmente confiando na camuflagem fornecida pelas partículas de solo aderidas à cutícula como forma de defesa. Porém, eles também movimentam seus palpos no sentido dorso-ventral, raspando os tubérculos palpais contra a superfície rugosa das quelíceras. Isso pode ser percebido como uma vibração muito sutil e, no caso das espécies maiores, como um som baixo de estridulação. Como esse comportamento só foi observado por mim quando as aranhas eram seguradas com uma pinça ou molestadas de outra forma, eu acredito que isso possa ser uma resposta a



Figs. 22–27. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de *Sicarius cariri* (fêmeas de Alvorada do Gurguéia, Piauí: 22, 23, 26, 27; IBSP 162705, 162706; macho de São Raimundo Nonato, Piauí: 24, 25; UFMG 11040). 22- Macrosetas da carapaça, dorsal. 23- Macrosetas do esterno, ventral. 24- Cerdas do fêmur palpal, prolateral. 25- Cerdas do címbio palpal, prolateral. 26- Cerdas do segundo metatarso direito, anterolateral. 27- Macrosetas do opistossoma, dorsal. Abreviações: CQ= cerda quimiosensória, MS= macroseta, C= cerda. Barras de escala: 100μm (27), 50μm (22, 23), 20μm (24–26).

possíveis predadores. O mecanismo pelo qual isso poderia ajudar a evitar a predação, no entanto, é um completo mistério. Além disso, a possibilidade de uma função na cópula não pode ser descartada (por exemplo, aranhas da família Pholcidae produzem



Fig. 28. *Sicarius tropicus* (macho de Cabaceiras, Paraíba, AMNH), bulbo palpal direito, prolateral, espelhado. Barra de escala: 100µm.

vibrações utilizando o aparelho estridulatório das quelíceras durante o cortejo e a cópula; Huber 1995). Sicarius aparentam ser generalistas quanto à sua dieta, tendo sido observados predando diferentes ordens de insetos e outras aranhas em campo e em laboratório. Eles se desenterram rapidamente ao perceber a aproximação da presa, e então as agarram e picam, posteriormente consumindo-as enterradas ou não. Eu encontrei teias espermáticas de S. tropicus em campo (Fig. 43), sendo elas em formato de Y como registrado por Levi (1967) para uma espécie argentina. A única espécie para a qual consegui observar o comportamento de cópula foi S. cariri: encontrei um casal em cópula em campo (Fig. 44), na mesma posição descrita por Levi & Levi (1969) para uma espécie argentina. Isso faz supor que esse comportamento possa ser conservado em pelo menos algumas espécies do gênero. As ootecas possuem um formato de vaso com tampa e são cobertas por sedimento, como já descrito na literatura para várias espécies, (Figs. 45, 46; Butler 1877; Levi & Levi 1969; Aguilar & Méndez 1971), e são encontradas aderidas a rochas ou troncos. Às vezes, três ou mais ootecas são encontradas empilhadas, uma aderida à outra. As da base geralmente possuem um pequeno orifício na tampa, por onde os juvenis provavelmente saem. Me parece que os juvenis permanecem algum tempo na ooteca, já que abri algumas ootecas em campo e os juvenis saíram caminhando imediatamente.

Essas observações foram tomadas de forma anedótica tanto em campo quanto em laboratório, mas eu acredito que muitos desses comportamentos são amplamente distribuídos entre as espécies neotropicais do gênero. Para mais detalhes da história natural de cada espécie, ver as descrições abaixo.



Figs. 29–32. *Sicarius ornatus* (fêmea de Milagres, Bahia: 29–31; CHNUFPI 250) e *S. tropicus* (fêmea de Cabaceiras, Paraíba: 32; IBSP 40985). 29. Carapaça, dorsal. Note a coloração da carapaça na região não coberta por partículas de solo. Cerdas indicam grupos de macrosetas na carapaça. 30. Primeiro e segundo fêmures, anterodorsal. Note os grupos de cerdas. 31. Opistossoma, ventral. Note o grupo de cerdas anterior às fiandeiras. 32. Fiandeiras, ventral. Cerdas do lado direito foram removidas para exibir detalhes das fiandeiras e fúsulas. Abreviações: Ac= fúsulas da glândula aciniforme, FLA= fiandeira lateral anterior, TA= tubérculo anal, CN= cerdas negras, TC= tufo de cerdas, Pi= fúsulas da glândula piriforme, FLP= fiandeira lateral posterior, FMP= fiandeira média posterior.

Biogeografia

Os *Sicarius* são aranhas associadas exclusivamente a ambientes com características xéricas. No Brasil, essas aranhas são encontradas principalmente na Caatinga, com registros isolados em regiões de restinga e em enclaves de floresta seca no domínio do Cerrado, nos estados de Goiás, Tocantins e Mato Grosso do Sul (Figs. 150–166). As outras espécies sul-americanas são registradas em regiões de floresta seca da Argentina, Bolívia, Costa Rica, Equador e Peru, no Chaco do Paraguai, na vegetação xérica arbustiva das ilhas Galápagos, em desertos costeiros do Chile e Peru, e na estepe patagônica da Argentina (Figs. 1, 166, 235, 236), sendo que é pouco comum que a mesma espécie ocorra em mais do que um desses ambientes.

Todas as espécies de Sicarius possuem distribuições relativamente restritas. Cada espécie está geralmente confinada a um núcleo de floresta seca ou a alguma região dos desertos da costa pacífica da América do Sul. Apesar disso, uma espécie (Sicarius sp. 7) foi registrada para dois diferentes núcleos de floresta seca: Chiquitano, na Bolívia, e a região de Cusco, Peru (ver Werneck 2011; Särkinen et al. 2011). A Caatinga é o único núcleo de floresta seca em que registrei a ocorrência de mais de uma espécie de Sicarius. Isso possivelmente se explica porque a Caatinga é o núcleo de floresta seca de maior área. Mesmo assim, as espécies brasileiras possuem distribuições basicamente alopátricas, com poucas localidades em que suas distribuições entram em contato (como Castelo do Piauí, Piauí e Buíque, Pernambuco, áreas de contato entre S. tropicus e S. cariri). Nas espécies com ocorrência em desertos, casos de simpatria são muito mais comuns (S. peruensis Keyserling e S. gracilis Keyserling; S. terrosus Nicolet e várias espécies chilenas; S. rupestris Holmberg e as duas outras espécies argentinas). S. peruensis, que possui vários registros no deserto da costa peruana, também apresentou dois registros para a floresta seca da costa do Equador e norte do Peru.

Algumas espécies apresentam padrões de distribuição bastante interessantes. A existência de uma espécie conhecida somente da região de Huánuco, Peru ressalta a importância biogeográfica dos inúmeros pequenos núcleos de floresta seca que existem nos vales interandinos. É sabido que as florestas secas desses vales possuem uma história evolutiva única e antiga (Särkinen et al. 2012) e que contém muitas espécies endêmicas de diferentes grupos (e.g. Poissonia, Fabaceae: Pennington et al. 2011; Oreobates, Strabomantidae, Anura: Teixeira Jr. et al. 2012). É possível que, caso mais núcleos de floresta seca nos Andes sejam amostrados, mais espécies endêmicas de Sicarius sejam encontradas. Outra questão interessante é o baixo compartilhamento de espécies entre o Chile e a Argentina. Esse padrão é compartilhado com áreas de endemismo propostas para outros grupos de organismos (e.g. aves, Cracraft, 1985; roedores Octodontidae, Ojeda et al. no prelo) e quebras filogeográficas em organismos amplamente distribuídos (e.g. Marin et al. 2013). Nesse caso, a atuação dos Andes como uma possível barreira para a dispersão dessas espécies não pode ser ignorada. Tomados juntos, esses dois exemplos ilustram como os Andes possivelmente foram um dos fatores de grande importância na diversificação do gênero Sicarius na América do Sul.



Figs. 33–40. Espécimes vivos de *Sicarius*. 33- *S. tropicus*, macho de São José dos Cordeiros, Paraíba. Esse indivíduo foi encontrado em um depósito abandonado com pilhas de cal, por isso a aparência branca. 34- *S. tropicus*, fêmea de Campina Grande, Paraíba. 35- *S. cariri*, macho de São Raimundo Nonato, Piauí. 36- *S. cariri*, fêmea de Alvorada do Gurguéia, Piauí. 37- *S. diadorim*, macho de Itacarambi, Minas Gerais. Foto por T.L. Pezzuti. 38- *S. diadorim*, fêmea subadulta de Itacarambi, Minas Gerais. Foto por H. Yamaguti. 39- *S. ornatus*, macho de Itabaiana, Sergipe. 40- *S. ornatus*, fêmea de Ituaçu, Bahia.

Uma das questões mais intrigantes sobre a biogeografia do gênero Sicarius é sua distribuição disjunta. A maior parte das espécies está concentrada no oeste da América do Sul, em uma área mais ou menos contínua que vai da costa do Equador até a Patagônia. No entanto, há espécies que ocorrem em pelo menos três áreas distantes desse centro de distribuição: a Caatinga, as florestas secas da América Central e as ilhas Galápagos. Esse padrão de disjunção entre espécies de florestas secas também é observado para outros grupos, como plantas (Prado & Gibbs 1993), sapos (Teixeira Jr. et al. 2012) e lagartixas (Werneck et al. 2012). Prado & Gibbs (1993) propuseram que espécies com esse padrão de distribuição estiveram mais amplamente distribuídas durante o último máximo glacial (cerca de 21000 anos atrás), e que sua distribuição atual é, portanto, relictual. Essa ideia ficou conhecida como a 'hipótese do arco pleistocênico'. No entanto, trabalhos mais recentes indicam que as condições climáticas do Pleistoceno não foram favoráveis à expansão das florestas secas (Werneck et al. 2011) e que muitos organismos se diversificaram antes desse período (e.g. Pennington et al. 2004; Werneck et al. 2012). Os Sicarius, em particular, são um gênero de radiação antiga. Binford et al. (2008) sugeriram que o gênero já estava presente no oeste da Gondwana antes da separação entre África e América (entre 110 e 60 milhões de anos atrás; McLoughlin 2001). Embora não se conheça nenhum fóssil de Sicarius, há fósseis de Loxosceles da República Dominicana de cerca de 20 milhões de anos. Tudo isso faz com que pareça improvável que a história evolutiva do gênero seja explicada apenas por eventos recentes, como o 'arco pleistocênico' proposto por Prado & Gibbs (1993).

Então como explicar a distribuição disjunta de *Sicarius*? É um fato bem conhecido que muitas aranhas utilizam fios de seda para serem levadas por correntes de ar, uma estratégia de dispersão conhecida como balonismo (Suter 1999; Bell *et al.* 2005). No entanto, desconheço qualquer registro desse comportamento para *Sicarius* ou *Loxosceles*, e existe um modelo biomecânico demonstrando que aranhas com mais de 1,6 mg têm uma baixa probabilidade de serem levadas por correntes de ar (Suter 1999; mas veja Schneider *et al.* 2001 para um registro de aranhas maiores fazendo balonismo). Alguns filhotes de *S. ornatus* **n. sp.** pesados por mim têm entre 2 e 4 mg de peso. Assim, a possibilidade de que essas aranhas se dispersem por balonismo parece baixa. Nesse caso, as espécies de *Sicarius* da Caatinga e da América Central provavelmente devem sua atual distribuição a alguma outra forma de dispersão, ou a um evento de vicariância anterior ao Pleistoceno. Essa possibilidade será explorada em maior detalhe no Capítulo 2, à luz de uma filogenia datada do gênero.



Figs. 41–46. 41- *Sicarius cariri*, macho de Luís Corrêa, Piauí. Esse indivíduo foi encontrado enterrado na areia próximo ao tronco de uma árvore. 42- Exúvia de um indivíduo de *S. cariri* pendurada na parede de um abrigo de pedra em Paulo Afonso, Bahia. 43- Teia espermática de *S. tropicus* de Lajes, Rio Grande do Norte. 44- Casal de *S. cariri* em cópula (macho abaixo, IBSP 162272, fêmea acima, IBSP 162273). Morro do Chapéu, Bahia. Foto por G.F.B. Pereira. 45-Ooteca de *S. tropicus* de Campina Grande, Paraíba. 46- Ooteca de *S. diadorim* de Itacarambi, Minas Gerais. Foto por H. Yamaguti.

Por fim, o caso mais curioso é o de *Sicarius utriformis* Butler, que é restrita às ilhas Galápagos. Sua distribuição sugere que pelo menos essa espécie representa um caso de dispersão transoceânica, uma vez que esse arquipélago tem origem vulcânica e nunca esteve conectado ao continente (Simkin 1984; mas veja Grehan 2001). Embora eventos de dispersão transoceânica tenham sido vistos com desconfiança por muitos

anos, há um conjunto crescente de evidências de que ela é a explicação da distribuição de pelo menos alguns organismos (revisado em de Queiroz, 2005; Cowie & Holland 2006). Já foi demonstrado que colêmbolos e ácaros conseguem resistir às condições de salinidade e submersão proporcionadas por um evento desse tipo (Coulson *et al.* 2002), indicando que artrópodes de diferentes grupos taxonômicos podem eventualmente sobreviver a viagens transoceânicas. Assim, não é difícil imaginar um cenário em que um indivíduo ou ooteca de *Sicarius* tenha resistido a algumas semanas de viagem no mar em um tronco até chegar ao arquipélago. Embora essa hipótese não seja diretamente testável (e, provavelmente, classificada como "não-científica" pelos defensores mais entusiasmados da biogeografia de vicariância), ela se tornaria mais plausível caso fosse demonstrado que o parente vivo mais próximo de *S. utriformis* fosse alguma das espécies da costa do Peru ou da América Central. Essa possibilidade também deverá ser testada em um contexto filogenético.

Taxonomia

Família Sicariidae Keyserling, 1880

Gênero Sicarius Walckenaer, 1847

- Sicarius Walckenaer, 1847. Espécie-tipo por monotipia Sicarius thomisoides Walckenaer, 1847, designada por F.O.P.-Cambridge (1899a).
- *Thomisoides* Nicolet, 1849. Espécie-tipo *T. terrosus* Nicolet, 1849, designada por Simon (1893). Sinonimizado por Simon, 1893.
- Hexophtalma Karsch, 1879. Nome de reposição para Hexomma Karsch, 1878, homônimo júnior de Hexomma Thorell, 1876 (Opiliones: Sclerosomatidae).
 Espécie-tipo por monotipia H. hahnii (Karsch, 1878). Sinonimizado por Simon, 1893.
- Sicarioides F.O.P.-Cambridge, 1899. Espécie-tipo por designação original *S. rugosus* F.O.P.-Cambridge, 1899. Sinonimizado por Simon, 1903.

Diagnose. Espécies de *Sicarius* diferem de *Loxosceles* por possuírem a superfície dorsal da carapaça, opistossoma e pernas cobertas por macrosetas clavadas e cerdas com fímbrias, às quais partículas de solo se aderem (Figs. 2, 22–24, 26, 29, 33–40; Duncan

et al. 2007); enditos sem sérrula; um aparelho estridulatório composto por uma linha de vários tubérculos (usualmente três a sete) na face prolateral do fêmur do palpo (Figs. 13–16) e uma superfície rugosa na face retrolateral da quelícera, com estrias estreitamente espaçadas (Figs. 3–4) (*Loxosceles* possuem apenas um pequeno espinho no fêmur palpal, e a superfície rugose da quelícera é mais rasa e com estrias mais largas; Labarque & Ramírez 2012); dente distal das garras das pernas distintamente alongado (Fig. 17); fiandeiras cobertas por densos tufos de cerdas, sem cólulo (Figs. 31–32); sistema respiratório posterior sem traqueias laterais (Fig. 9); e presença, em fêmeas adultas, de um tufo denso de cerdas plumosas anterior às fiandeiras (Figs. 10–11, 31; Levi & Levi 1969: figs. 7–8). *Sicarius* também são característicos por seu comportamento distinto de se enterrar em sedimento fino (Fig. 41; Reinskind 1966) e pelo formato único de suas ootecas (Figs. 45, 46; Levi & Levi 1969; Aguilar & Méndez 1971).

Descrição (válida apenas para espécies neotropicais). Carapaça mais larga que longa, com região cefálica estreita (Fig. 2). Carapaça em algumas espécies com dois grupos centrais de macrosetas clavadas na região mediana, cercados por dez grupos menores de macrosetas (Figs. 2, 29). Macrosetas clavadas presentes nas bordas laterais da região torácica da carapaça (Figs. 2, 29). Face frontal das quelíceras densamente



Fig. 47. Relação entre comprimento da carapaça e do fêmur II em três espécies de *Sicarius*. Diferenças entre as espécies são mais acentuadas em machos (esquerda) do que em fêmeas (direita). *Sicarius tropicus* tem a maior razão fêmur II/carapaça nos dois sexos, enquanto *S. diadorim* tem a menor (ANCOVA: machos: $F_{(2, 82)}$ =63.41, p<0.001; fêmeas: $F_{(2, 73)}$ =41.85, p<0.001).

coberta por macrosetas clavadas (Figs. 3, 5–6) com uma superfície esculturada (Fig. 7). Face retrolateral da quelícera com uma superfície estriada que faz parte do aparelho estridulatório (Figs. 3-4). Quelícera sem dentes, com um lobo promarginal grande, arredondado e branco e uma lâmina queliceral aguda (Fig. 12). Face prolateral do fêmur com dois a sete tubérculos robustos e piramidais (Figs. 13-16). Seis olhos agrupados em um par mediano e dois pares laterais, esses às vezes situados sobre uma pequena protuberância coberta de macrosetas clavadas (Figs. 2, 188). Lábio mais longo que largo, distalmente acuminado e parcialmente fusionado ao esterno (Figs. 5-6). Enditos mais longos que o lábio e curvos distalmente, quase se tocando anteriormente ao lábio (Figs. 5-6). Esterno cordiforme ou piriforme, com ou sem uma reentrância posterior (Fig. 5). Face anterior dos fêmures às vezes com grupos de cerdas negras (Figs. 18–20, 30, 186, 220, 228, 232) sem fímbrias e frequentemente associadas a cerdas quimiosensórias (Fig. 20, seta). Fêmures com quatro fileiras dorsais de macrosetas clavadas e uma linha dorsal de cutícula totalmente exposta (Fig. 19). Tíbia com oito fileiras de macrosetas pontudas, duas dorsais, quatro laterais e duas ventrais; as duas ventrais possuem macrosetas longas intercaladas com macrosetas curtas, como em Mimetidae. Tricobótrias com base arredondada e larga, de soquete raso (Fig. 21). Garras tarsais das pernas com dente distal mais longo que os demais (Fig. 17). Faces laterais e dorsais do opistossoma cobertas com macrosetas clavadas (Figs. 8, 27) dispostas em 4-8 grupos pareados de 3-20 macrosetas. Fêmeas adultas com um denso tufo de cerdas plumosas imediatamente anterior às fiandeiras (Figs. 10–11, 31; Levi & Levi 1969: figs. 7–8). Cólulo ausente (Fig. 32). Fiandeiras curtas e cobertas por densos grupos de cerdas negras. Fiandeiras laterais anteriores com fúsulas da glândula piriforme, fiandeiras laterais e médias posteriores com fúsulas da glândula aciniforme (Sicarius tropicus; Fig. 32). Cerdas da carapaça, abdômen e apêndices com fímbrias às quais partículas de solo aderem (Figs. 22–24, 26–27). Carapaca e quelíceras marrom avermelhadas; esterno marrom alaranjado; enditos marrons; lábio marrom, com borda anterior branca; pernas amarelo alaranjado; opistossoma cinza amarronzado, de cor clara. Dimorfismo sexual sutil: machos têm abdomens menores e pernas aproximadamente 30% mais longas em relação à carapaça do que as fêmeas. O número de tubérculos no fêmur palpal não varia entre os sexos da mesma espécie. Címbio palpal do macho em formato de cumbuca, levemente projetado distalmente (Figs. 48, 64, 88, 104), dorsalmente coberto por macrosetas clavadas (Figs. 124, 126, 128, 130) e com cerdas plumosas próximas à



Figs. 48–51. Machos de *Sicarius tropicus*. 48. Cabaceiras, Paraíba (IBSP 40985), palpo esquerdo, prolateral. 49. Mesmo, bulbo. 50. Araruna, Paraíba (IBSP 41374), bulbo esquerdo, prolateral. 51. Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco (IBSP 3612), bulbo esquerdo, prolateral. Barras de escala: 100µm (exceto 48, 1000µm).

inserção do bulbo (Figs. 25, 125, 127, 129, 131). Bulbo palpal piriforme e simples, com três regiões distinguíveis: uma base arredondada onde os dutos espermáticos podem ser vistos por transparência, um corpo de formato cônico e um êmbolo fino, que pode ser dobrado em relação ao resto do bulbo (Fig. 28). O êmbolo é complexo e possui uma quilha em S. ornatus (Figs. 104–109, 130–133). Genitália feminina interna pequena e apenas levemente esclerotizada (Figs. 134-141), composta por uma membrana dorsal (Figs. 9, 142–149), inserida posteriormente ao sulco epigástrico, e uma região ventral de onde as espermatecas se projetam (Figs. 142-149), inserida anteriormente ao sulco epigástrico. Espermatecas com numerosos ramos, convolutos ou não, que podem terminar em um pequeno reservatório arredondado. O par de ramos mediano pode possuir um ou mais ramos ventrais (Figs. 119, 170, 222). Face ventral das espermatecas cobertas por pequenos poros amarronzados (Figs. 134-141, 147, 149). Esses poros possuem pequenos filamentos (Figs. 147, 149) e podem ser aberturas glandulares. poros, Fêmeas subadultas possuem espermatecas incipientes, sem que às



Figs. 52–63. *Sicarius tropicus*, genitália interna das fêmeas. 52. Neótipo de Campina Grande, Paraíba (MNRJ 6521), dorsal. 53. Mesmo, ventral. 54. Natal, Rio Grande do Norte (IBSP 37920), dorsal. 55. Mesmo, ventral. 56. Buíque, Pernambuco (IBSP 28048), dorsal. 57. Mesmo, ventral. 58. Cabaceiras, Paraíba (IBSP 40985), dorsal. 59. Mesmo, ventral. 60. Araruna, Paraíba (IBSP 41374), dorsal. 61. Mesmo, ventral. 62. Fêmea subadulta de Gurinhém, Paraíba (MNRJ 6263), dorsal. 63. Fêmea subadulta de Lajes, Rio Grande do Norte (IBSP 162804), dorsal. Barras de escala: 100µm.

vezes permitem a identificação da espécie (Figs. 62–63, 86–87, 102–103, 122–123), diferindo de fêmeas adultas pela falta do tufo de cerdas anterior às fiandeiras.

Variação genitálica. A genitália de ambos os sexos varia em formato, especialmente em fêmeas. Não há dois indivíduos com o mesmo número e forma de

ramos das espermatecas, e mesmo em cada indivíduo as espermatecas são assimétricas. Essa variação é geograficamente estruturada: indivíduos de uma mesma população geralmente possuem espermatecas mais semelhantes entre si do que aqueles de populações diferentes. Isso algumas vezes pode dificultar a identificação, uma vez que a variação dentre de cada espécie é quase tão grande quanto aquela entre diferentes espécies. Esse tipo de variação na morfologia genital de fêmeas já foi reportado em *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão (Buckup 1980). Para delimitar as espécies, associei os morfótipos de fêmeas aos de machos, uma vez que eles são frequentemente coletados juntos, e também observei a distribuição geográfica. Às vezes uma identificação confiável só pode ser feita se houver machos da localidade disponíveis, mas há pelo menos alguns pontos em que duas espécies coexistem. Eu tentei ilustrar o máximo da variação quanto possível, mas é possível que, se mais localidades forem amostradas, novas variantes serão descobertas.

Sicarius tropicus (Mello-Leitão, 1936)

Figs. 16; 28; 32–34; 47–63; 124–125; 134–135; 142–143; 150–153; 166

Thomisoides tropicus Mello-Leitão, 1936: 133, fig. 1. Holótipo fêmea de Campina Grande, Paraíba, Brasil, T. Leitão col., depositado no MNRJ 41852, destruído. Neótipo aqui designado: fêmea de Campina Grande, Paraíba (7°17'15.4''S 35°52'41.6''W, 466m), 28/V/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari col., depositado no MNRJ 6521.

S. tropicus: Bonnet 1959: 4569; Lins-Duarte, 1973: 310, Figs. 1-7.

Nota. O holótipo de *S. tropicus* nos foi emprestado, porém foi destruído no incêndio no Instituto Butantan de maio de 2010 antes que eu tivesse a chance de dissecá-lo e examiná-lo.

Diagnose. Machos de *S. tropicus* diferem de outras espécies por terem a base do bulbo palpal pequena, com aproximadamente um terço do címbio, e êmbolo quase paralelo ao resto do bulbo e levemente curvado (Figs. 48–51, 125). Fêmeas diferem de outras espécies por terem a espermateca com 15–18 ramos curtos e apenas levemente convolutos, todos com aproximadamente o mesmo tamanho, e que se projetam obliquamente ao eixo principal do corpo, ao invés de paralelo a ele (Figs. 52–61, 134–135, 142–143). Dentre as espécies brasileiras, essa é a que possui o fêmur II mais longo

em relação à carapaça (média±DP da relação fêmur II/carapaça: machos 1.64±0.07, fêmeas 1.25±0.05; veja Variação) (Fig. 47). Fêmeas subadultas têm vários (aproximadamente 14) ramos incipientes nas espermatecas, todos com aproximadamente o mesmo tamanho (Figs. 62–63).

Descrição. Macho (IBSP 40985, Cabaceiras, Paraíba). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 14,9. Carapaça: comprimento 7,17, largura anterior 2,73, largura da região torácica 7,42. Altura do clípeo 1,12. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,36, OLP 0,31, OMP 0,31, OLA–OLP 0,25, OMP–OLA 0,61. Esterno: comprimento 3,02, largura 3,51. Perna I: fêmur 9,88, patela 3,45, tíbia 10,5, metatarso 7,92, tarso 3,59. II: fêmur 11,63, tíbia 12,13. III: fêmur 10,5, tíbia 9,3. IV: fêmur 9,8, patela 3,22, tíbia 8,8, metatarso 7,08, tarso 3. Opistossoma: comprimento 7,42, largura 5,75. Cinco tubérculos no fêmur palpal. Palpo como nas Figs. 48–49.

Fêmea (MNRJ 6521, neótipo). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 13,35. Carapaça: comprimento 6,4, largura anterior 2,49, largura da região torácica 6,42. Altura do clípeo 0,97. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,28, OLP 0,28, OMP 0,25, OLA–OLP 0,23, OMP–OLA 0,66. Esterno: comprimento 2,31, largura 3,15. Perna I: fêmur 7,42, patela 2,58, tíbia 7,75, metatarso 5,58, tarso 2,75. II: fêmur 8,08, tíbia 7,92. III: fêmur 7,58, tíbia 6,5. IV: 7,42, patela 2,37, tíbia 6, metatarso 5,07, tarso 2,49. Opistossoma: comprimento 6,27, largura 6,34. Cinco tubérculos no fêmur palpal. Espermatecas como nas Figs. 52–53.

Variação. Comprimento da carapaça: machos 4,9–7,2 (n=35), fêmeas 4,4–7,4 (n=36). Fêmur II: machos 8,6–12 (n=35), fêmeas 5,6–9,25 (n=36). Tubérculos no fêmur palpal: 5–6. Ramos das espermatecas: 15–18. Morfologia genitálica é variável em ambos os sexos (Figs. 48–61).

Distribuição. Nordeste do Brasil, nos estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Sergipe (Fig. 166).

História natural. Espécimes foram coletados embaixo de pedras ou troncos, em armadilhas de queda abandonadas e em cavernas em áreas de Caatinga (Figs. 150–153). Indivíduos foram observados predando formigas, larvas de neurópteros mirmeleontídeos, larvas de besouros tenebrionídeos e aranhas *Loxosceles*. Ootecas foram encontradas em rochas, troncos e paredes de cavernas. Uma ooteca aberta no campo tinha 11 ovos no interior, outra 67.

Material adicional examinado. Ceará: Jaguaribara, Estação Ecológica do Castanhão (5°37'41.8"S 38°25'26.9"W, 110m), 11/V/2012, I.L.F. Magalhães & A.J. Santos col., 1♂ (IBSP 162715), 1♀ (IBSP 162717), 1♀ (IBSP 162718), 1♂ (UFMG 11695), 1º (UFMG 11696), 1º (UFMG 11697); *Quixadá*, Fazenda Magé (4°56'48.5"S 39°1'22.8"W, 195m), 6/V/2012, I.L.F. Magalhães & A.J. Santos col., 1∂ (IBSP 162721), 1♂ (IBSP 162722), 1♂ (IBSP 162723), 1♂ (IBSP 162724), 1♂ (IBSP 162725), 1♀ (IBSP 162729), 1♀ (IBSP 162730), 1♀ (IBSP 162731), 1♀ (IBSP 162732), 1♀ (IBSP 162733), 1♀ (IBSP 162734), 1♂ (UFMG 11698), 1♂ (UFMG 11699), 1♂ (UFMG 11700), 1♀ (UFMG 11701), 1♀ (UFMG 11702), 1♀ (UFMG 11703), Monumento Natural Monólitos de Quixadá, Pedra Riscada (4°55'45.5"S 38°59'18.7"W, 178m), I.L.F. Magalhães & A.J. Santos col., 1∂ (IBSP 162738), 1♀ (IBSP 162740), 1^Q (IBSP 162741), 1 juvenil (IBSP 162744), 1 juvenil (IBSP 162745), 1 juvenil (IBSP 162746), 1♂ (IBSP 162747), 1♂ (UFMG 11704), 1♀ (UFMG 11705), 1 \bigcirc (UFMG 11706); *Tejucuoca*, Toca do Amor [4°1'43"S 39°39'45"W], 16/IX/2008, 1 \bigcirc 1 2 juvenis (ISLA 2212), Toca do Sino, 1 2 juvenis (ISLA 2211). **Paraíba**: Araruna, Parque Estadual Pedra da Boca (6°27'16.5"S 35°40'45.5"W, 228m), 1-2/VI/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari col., 13 (IBSP 162748), 13 (IBSP 162749), 1♂ (IBSP 162750), 1♂ (IBSP 162751), 1♂ (IBSP 162752), 1♂ (IBSP 162753), 1♂ (IBSP 162754), 1♀ (IBSP 162758), 1♀ (IBSP 162759), 1♀ (IBSP 162760), 1♂ (UFMG 11707), 1♂ (UFMG 11708), 1♂ (UFMG 11709), 1♀ (UFMG 11710), 1[°] (UFMG 11711), Pedra da Boca [6°27'16.5"S 35°40'45.5"W, 570m], 3/X/2003, S.C. Dias col., 2 2 (IBSP 41374); Cabaceiras (7°29'20"S 36°17'14"W), 2003, M.T.L. Duarte *col.*, $1\bigcirc 1\bigcirc (AMNH)$, $13\bigcirc 4\bigcirc 3$ juvenis (IBSP 40985), $4\bigcirc 6$ juvenis (IBSP 43566), 18/IX/2011, J.B.R. Alencar col., 13 1 juvenil (CHNUFPI 257); Campina Grande (7°17'15.4"S 35°52'41.6"W, 466m), 28/V/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari *col.*, 1♂ (IBSP 162763), 1♀ (IBSP 162765), 1♀ (IBSP 162766), 1♂
(UFMG 11712), 1^Q (UFMG 11713); *Gurinhém* (7°11'42"S 35°24'46"W), 15/III/1999, A.B. Kury & A.P.L. Giupponi col., 2 juvenis (MNRJ 6263); São João do Cariri [7°22'S 36°30'W, 458m], II/2004, S.C. Dias col., 1♀ (IBSP 43424); São José dos Cordeiros, Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Almas (7°28'17.6"S 36°53'52.3"W, 616m), 31/V/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari col., 13 (IBSP 162769), 13 (IBSP 162770), 1중 (IBSP 162771), 1중 (IBSP 162772), 1중 (IBSP 162773), 1중 (IBSP 162774), 1♂ (IBSP 162775), 1♂ (IBSP 162776), 1♂ (IBSP 162777), 1♂ (IBSP 162778), 1♀ (IBSP 162784), 1♀ (IBSP 162785), 1♀ (IBSP 162786), 1♀ (IBSP 162787), 1♀ (IBSP 162788), 1♀ (IBSP 162789), 1♀ (IBSP 162790), 1♂ (UFMG 11714), 13 (UFMG 11715), 13 (UFMG 11716), 13 (UFMG 11717), 13 (UFMG 11718), 1^o (UFMG 11719), 1^o (UFMG 11720), 1^o (UFMG 11721); **Pernambuco**: Brejo da Madre de Deus, Gruta do Caboclo [8°8'S 36°22'W], 2^Q (ISLA 2221), 11/I/2007, 1♀ 3 juvenis (ISLA 2222); Buíque (8°37'23"S 37°9'21"W), Equipe UFPB *col.*, 1°_{\circ} 29 (IBSP 28048), Parque Nacional do Catimbau, Igrejinha (8°29'33.9"S 37°15′6.4″W, 938m), 2/IV/2012, I.L.F. Magalhães col., 1♀ (UFMG 11120), 1♀ (UFMG 11732), Vale do Catimbau [8°29'33.9"S 37°15'6.4"W, 798m], 6/XI/2002, D. Araújo & D.M. Cella *col.*, 1^{\operatorna} (IBSP 36912), 1^{\operatorna} (IBSP 36915), 1^{\operatorna} (IBSP 36920), Vilarejo Catimbau, 1982, M.C. Santos *col.*, $1 \stackrel{\frown}{\circ} 3 \stackrel{\frown}{\circ} 1$ juvenil (IBSP 3612); *Caruaru*, Brejo dos Cavalos [8°16'S 35°58'W], 11–18/XII/2009, C. Sampaio et al. col., 4∂ 4♀ (MNRJ 9040); São Caetano, Reserva Particular do Patrimônio Natural Pedra do Cachorro (8°14'22.9"S 36°11'13.7"W, 649m), 26/V/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari *col.*, 1♂ (IBSP 162794), 1♀ (IBSP 162795), 1♀ (IBSP 162796), 1♀ (IBSP 162797), 1º (UFMG 11722), 1º (UFMG 11723). **Piauí**: *Castelo do Piauí*, Parque Municipal Pedra do Castelo, Caatinga e grutas (5°12'5.9"S 41°41'14.2"W, 197m), 26/II/2012, I.L.F. Magalhães et al. col., 13 (IBSP 162400), 13 (IBSP 162401), 13 (IBSP 162402), 1♂ (IBSP 162403), 1♀ (IBSP 162404), 1♀ (IBSP 162405), 1♀ (IBSP 162406), 1♀ (IBSP 162407), 1♂ (IBSP 162408), 1♂ (IBSP 162409), 1♂ (IBSP 162410), 1♂ (IBSP 162411), 1♂ (IBSP 162412), 1♂ (IBSP 162413), 1♂ (UFMG 11055), 1♂ (UFMG 11056), 1♂ (UFMG 11057), 1♂ (UFMG 11058), 1♀ (UFMG 11059), 1^Q (UFMG 11060). **Rio Grande do Norte**: *Apodí*, Gruta do Urubu 6/I/2007, 16 (ISLA 2208); *Baraúna*, Caverna da Escada [5°10'8''S 37°43'41''W], 27/I/2010, D.M. Bento col., 4^{\bigcirc} 1 juvenil (ISLA 2213), 29/VII/2010, 1^{\bigcirc}_{\bigcirc} 1 \bigcirc 2 juvenis (ISLA 2214), Caverna Esquecida [5°2'20"S 37°33'41"W], 12/VI/2010, 13 (ISLA 2215); Felipe Guerra, Buraco das Abelhas Italianas [5°35'52"S 37°41'10"W], 1/IX/2007, 1∂ (ISLA

2219), Caverna da Rumana [5°33'54"S 37°39'7"W], 5/VIII/2010, D.M. Bento col., 13 (ISLA 2217), Caverna Trapiá [5°34'2"S 37°37'19"W], 4/VIII/2010, 1∂ 1♀ 3 juvenis (ISLA 2216), Gruta da Carrapateira [5°33'38"S 37°39'50"W], 24/IV/2007, 13 (ISLA 2220), Gruta da Catedral [5°33'50"S 37°39'57"W], 14/IX/2008, 1 \bigcirc (ISLA 2218); Governador Dix-Sept Rosado, Caverna Boniteza [5°30'51"S 37°33'22"W], 20/VII/2010, D.M. Bento *col.*, 1 (ISLA 2210), Gruta Boca de Peixe [5°29'4"S 37°33'30"W], 1 (ISLA 2210) 3 juvenis (ISLA 2224), Gruta Marimbondo Caboclo [5°29'44"S 37°32'42"W], D.M. Bento col., 1^o (ISLA 2223); Lajes, Rio do Sal (5°42'13.3"S 36°14'40.1"W, 187m), 13/V/2012, I.L.F. Magalhães & A.J. Santos col., 1♂ (IBSP 162800), 1♀ (IBSP 162802), 1 juvenil (IBSP 162804), 1∂ (UFMG 11724), 1♀ (UFMG 11725); Martins, Caverna Casa de Pedra [6°4'17"S 37°53'3"W], 5/IX/2007, 1♀ (ISLA 2204), 1♀ 3 juvenis (ISLA 2207); Mossoró, Gruta do Trinta [5°12'44"S 37°15'51"W], 10/VI/2010, D.M. Bento col., 1° (ISLA 2202), 8/XII/2009, 1° 1 juvenil (ISLA 2203); Natal, Candelária [5°46'S 35°12'W, 30m], 29/VII/2000, M.G. Sumeida *col.*, 1♀ (IBSP) 37920). Sergipe: Nossa Senhora da Glória (10°13'6"S 37°25'13"W), VIII/1980, S. Lucas *col.*, 1♀ (IBSP 3150).

Sicarius cariri Magalhães, Brescovit & Santos, 2013

Figs. 2–15; 17–19; 21–27; 35–36; 47, 64–87; 126–127; 136–137; 144–145; 154–159; 166

S. tropicus: Lucas et al. 1981: 132, Figs. 1–2 (identificação errada); Pinto-da-Rocha 1995: 71 (identificação errada).

Material tipo. Macho holótipo de Desfiladeiro, Parque Nacional da Serra da Capivara (8°46'0.3"S 42°28'39.9"W, 508m), São Raimundo Nonato, Piauí, Brasil, 19/II/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, depositado no IBSP 162345. Parátipos: mesmos dados de coleta, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162345), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (CHNUFPI 259), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162347), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162348), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (MNRJ 6522), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (MPEG ARA-19205), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162351), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162352), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162356), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 162357), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (CHNUFPI 260), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (MZSP 48988), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11040), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11041), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (MZSP 48987), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11043), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11044), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11045); Parque Nacional da Serra da Capivara, Toca da Boca do Sapo (8°51'0.5"S 42°33'55.2"W, 446m), 21/II/2012, I.L.F.



Figs. 64–71. Machos de *Sicarius cariri.* 64. Holótipo de São Raimundo Nonato, Piauí (IBSP 162345), palpo esquerdo, prolateral. 65. Mesmo, bulbo. 66. Guaribas, Piauí, Brasil (IBSP 56025), bulbo esquerdo, apical. 67. São Domingos, Goiás (MNRJ 6250), bulbo esquerdo, prolateral. 68. Riacho Seco, Bahia (IBSP 161063), bulbo esquerdo, prolateral. 69. Caruaru, Pernambuco (IBSP 161053), bulbo esquerdo, prolateral. 70. Lençóis, Bahia (MNRJ 6264), palpo esquerdo, prolateral. 71. Xique-Xique, Bahia (IBSP 162285), bulbo esquerdo, prolateral. Barras de escala: 100µm (exceto 64, 1000µm).

Magalhães *et al. col.*, 1♂ (IBSP 162338), 1♂ (IBSP 162339), 1♀ (MPEG ARA-19206), 1♀ (IBSP 162342), 1♀ (IBSP 162343), 1♂ (UFMG 11038), 1♀ (MNRJ 6523); (8°52'46.6"S 42°43'14.8"W, 535m), 1♂ (IBSP 162714); (8°53'10.1"S 42°33'19.5"W, 368m), 18/II/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 1♂ (IBSP 162335), 1♀ (IBSP 162337), 1♂ (UFMG 11037); [8°46'0.3"S 42°28'39.9"W, 318m], 30/VI/2001, A.C. Aguiar *col.*, 1♀ (DZUB 1226).



Figs. 72–79. *Sicarius cariri*, genitália interna das fêmeas. 72. Parátipo de São Raimundo Nonato, Piauí (IBSP 162356), dorsal. 73. Mesmo, ventral. 74. Riacho Seco, Bahia (IBSP 161060), dorsal. 75. Mesmo, ventral. 76. Guaribas, Piauí, Brasil (IBSP 56025), dorsal. 77. Mesmo, ventral. 78. Bom Jesus, Piauí (MZSP 21551), dorsal. 79. Mesmo, ventral. Barras de escala: 100µm.

Nota. Essa espécie é a mais bem distribuída na Caatinga. Como *S. tropicus* era a única espécie conhecida para o Brasil, os autores acima inadvertidamente supuseram que seus indivíduos pertenciam a essa espécie. Tive acesso aos espécimes examinados por eles e estou certo de que eles representam indivíduos de *S. cariri*.

Etimologia. O nome da espécie é em homenagem aos índios Cariris, um povo nativo do Brasil cujo território original é localizado no nordeste do país. A palavra *cariri* significa calado ou taciturno na língua tupi.



Figs. 80–87. *Sicarius cariri*, genitália interna das fêmeas. 80. Santa Quintéria do Maranhão, Maranhão (IBSP 35472), dorsal. 81. Mesmo, ventral. 82. Xique-Xique, Bahia (IBSP 162288), dorsal. 83. Mesmo, ventral. 84. Itaguaçu da Bahia, Bahia (IBSP 28955), dorsal. 85. Mesmo, ventral. 86. Fêmea subadulta de Santa Quintéria do Maranhão, Maranhão (IBSP 35746), ventral. 87. Fêmea subadulta de Bom Jesus, Piauí (IBSP 27793), dorsal. Barras de escala: 100μm.

Diagnose. Machos de *S. cariri* são similares aos de *S. diadorim* no formato do êmbolo, que forma um ângulo quase reto em relação ao resto do bulbo e tem uma curvatura em vista apical, com a concavidade voltada retrolateralmente (Fig. 66), mas diferem pelo êmbolo mais curto (Figs. 64–71, 127). Fêmeas diferem das outras espécies brasileiras por possuir menos ramos nas espermatecas (tipicamente 12 ou menos em *S. cariri*, 16 ou mais nas outras espécies), que são muito convolutos e geralmente longos (Figs. 72–85, 136–137, 144–145). Essa espécie tem fêmur II de comprimento intermediário entre os de *S. tropicus* e *S. diadorim* (média±DP da relação fêmur II/carapaça: machos 1.51±0.07, fêmeas 1.16±0.05; veja Variação) (Fig. 47). Fêmeas

subadultas têm poucos (8–10) ramos incipientes nas espermatecas, de formato similar ao dos adultos (Figs. 86–87).

Descrição. Macho (IBSP 162345, holótipo). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 12,25. Carapaça: comprimento 5,93, largura anterior 2,44, largura da região torácica 6,34. Altura do clípeo 0,97. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,25, OLP 0,23, OMP 0,2, OLA–OLP 0,25, OMP–OLA 0,66. Esterno: comprimento 2,43, largura 3,14. Perna I: fêmur 8,17, patela 2,75, tíbia 9,1, metatarso 7, tarso 3,34. II: fêmur 9,4, tíbia 9,6. III: fêmur 8,4, tíbia 8,1. IV: fêmur 7,92, patela 2,47, tíbia 7,75, metatarso 6,42, tarso 2,92. Opistossoma: comprimento 5,83, largura 5,42. Sete tubérculos no fêmur palpal. Palpo como nas Figs. 64–65.

Fêmea (IBSP 56025, Guaribas, Piauí). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 13,05. Carapaça: comprimento 5,83, largura anterior 2,94, largura da região torácica 6,41. Altura do clípeo 1,02. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,25, OLP 0,23, OMP 0,2, OLA–OLP 0,23, OMP–OLA 0,71. Esterno: comprimento 2,51, largura 3,12. Perna I: fêmur 6,14, patela 2,27, tíbia 6,68, metatarso 4,98, tarso 2,8. II: fêmur 6,75, tíbia 6,58. III: fêmur 6,25, tíbia 5,58. IV: fêmur 6,2, patela 2,04, tíbia 5,8, metatarso 4,84, tarso 2,52. Opistossoma: comprimento 6,58, largura 6,08. Seis tubérculos no fêmur palpal. Espermatecas como nas Figs. 72–73.

Variação. Comprimento da carapaça: machos 4,8–6,7 (n=37), fêmeas 5,1–7,75 (n=25). Fêmur II: machos 7,2–10,13 (n=37), fêmeas 6,0–9,1 (n=25). Tubérculos no fêmur palpal: 5–7. Ramos das espermatecas: 9–13 (tipicamente 12 ou menos). Morfologia genitálica é variável em ambos os sexos (Figs. 64–85).

Distribuição. Centro e nordeste do Brasil, nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Goiás, Maranhão, Pernambuco, Piauí e Tocantins (Fig. 166).

História natural. Indivíduos dessa espécie são comumente encontrados embaixo de troncos e pedras, em ninhos de cupins ou em cavernas em áreas de Caatinga ou restinga (Figs. 154–159). Espécimes foram observados predando baratas, pequenas aranhas migalomorfas e indivíduos da mesma espécie. As observações sobre comportamento de cópula citadas acima foram feitas para um casal dessa espécie em Morro do Chapéu, Bahia (Fig. 44). Ootecas foram encontradas em troncos caídos, paredes de cavernas e em troncos de árvores vivas. Vinte e cinco indivíduos recémsaídos da ootecas tinham entre 1,19 e 1,37 de comprimento da carapaça.

Material adicional examinado. Alagoas: Delmiro Gouveia, Caverna do Morcego [9°23'33"S 38°11'26"W], 20/IV/2007, 2^Q (ISLA 2225). Bahia: Barra, Brejo Olhos D'Água (10°48'26.8"S 43°21'9.7"W, 450m), 26/I/2012, I.L.F. Magalhães et al. *col.*, 1♂ (IBSP 162247), 1♀ (IBSP 162688), 1♂ (IBSP 162690), 1♀ (IBSP 162691), 1♂ (UFMG 11017), 1° (UFMG 11684), Ibiraba [10°48'S 42°50'W], 1° 5 juvenis (MZUFBA 2579); Campo Formoso, Gruta Boa Vista [10°9'45"S 40°51'35"W, 556m], F. Chaimowicz col., 1^Q (MZSP 11885), Gruta Boa Vista, Salão Telécio [10°9'45"S 40°51'35"W], 2/I/1992, L.S. Horta col., 1^o (MNRJ 3417), Gruta Morrinho [10°12'33"S 40°55'5"W], 13/VI/2012, R.L. Ferreira col., 13 (ISLA 2200); Canudos [9°53'S 39°1'W], 1♀ (MNRJ 6265); Central (11°8'8"S 42°6'46"W), 10/VII/1997, 1♂ 1♀ (IBSP 13349), Fazenda Paulo [11°8'8"S 42°6'46"W, 698m], 15/VII/1997, E.F. Ramos *col.*, 1♀ (IBSP 13335), mesma localidade e coletor, VII/1997, 1♂ (IBSP 13382), Peixe-Candeia (11°8'8"S 42°6'46"W), 10/VII/1997, 3Å (IBSP 13354), Roça do Paulo [11°8'8"S 42°6'46"W, 698m], 9/VII/1997, 1♂ (IBSP 13340), Toca Esperança, 13/VII/1997, 1♂ (IBSP 13397); *Itaguaçu da Bahia* (11°0'42"S 42°23'58"W), 17/VII/2000, 1∂ 1♀ (IBSP 28955), VII/2000, 1♀ (IBSP 28959), VI/2002, A.D. Brescovit *col.*, 1♂ (IBSP 37813); Jaborandi, divisa com Posse/GO (13°55'54"S 46°0'12"W, 960m), 28/IV/2008, O.R. Pires Jr. col., 23 (DZUB 5019), Fazenda Jatobá, 1/VIII/2012, O. Pires Jr. col., 13 1 juvenil (DZUB 6230); Jaguarari, Toca do Angico [10°14'16"S 40°17'59"W], 9/I/2008, 16 (ISLA 2201); Lençóis [12°33'S 41°23'W], 13/XI/2002, A.P.L. Giupponi & R.L.C. Baptista col., 1 (MNRJ 6264); Miguel Calmon, Distrito de Bagres, Caatinga arbórea (11°19'31.8"S 40°35'40.4"W, 512m), 23/I/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 1♂ (IBSP) 162256), 1^Q (IBSP 162257); Morro do Chapéu, Caatinga rupestre e pasto (11°28'39.2"S 41°22'7.9"W, 761m), 19/I/2012, 1♂ (IBSP 162258), 1♂ (UFMG 11685), Parque Estadual Morro do Chapéu, Caatinga sobre areia (11°29'51.2"S 41°19'49.3"W,

949m), 20/I/2012, I.L.F. Magalhães et al. col., 1 (IBSP 162262), 1 (IBSP 162265), 1♀ (IBSP 162266), 1♀ (IBSP 162267), 1♀ (IBSP 162268), 1♀ (IBSP 162269), 1♂ (UFMG 11021), 1^Q (UFMG 11022), 1^Q (UFMG 11023), 1^Q (UFMG 11686), campo rupestre e pasto (11°29'56.9"S 41°15'5.2"W, 1134m), 21/I/2012, I.L.F. Magalhães et al. *col.*, 1♀ (IBSP 162272), 1♀ (IBSP 162273), 1♂ (IBSP 162274), 1♀ (IBSP 162276), 1♀ (IBSP 162277), 1♀ (IBSP 162279), 1♀ (IBSP 162280), 1♀ (IBSP 162281), 1♀ (IBSP 162282), 1∂ (UFMG 11024), 1♀ (UFMG 11025), 1♀ (UFMG 11026); Paripiranga (10°37'19"S 37°55'2"W), 25/II/2012, T.J. Porto col., 1 (UFMG 11731); Paulo Afonso, Estação Ecológica Raso da Catarina (9°39'58.1"S 38°28'15.1"W, 586m), 22-23/V/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari col., 13 (IBSP 162694), VII/1983, T.B. Nunes col., 1 \bigcirc (IBSP 3755); *Queimadas* (10°58'40"S 39°37'28"W), V/2003, 1 \bigcirc (IBSP 39283); *Riacho Seco* [8°48'S 39°40'W], VI/2010, A. Medeiros *col.*, 1∂ (IBSP 161057), 1∂ (IBSP 161058), 1♂ (IBSP 161059), 1♀ (IBSP 161060), 1♂ (IBSP 161061), 1♂ (IBSP 161062), 1♂ (IBSP 161063), 1♀ (IBSP 161064), 1♂ (IBSP 161065), 3♂ (IBSP 161066), 1♀ (IBSP 161067), 1♂ (IBSP 161068), 1♂ (IBSP 161069), 1♂ (IBSP 161070), 1중 (IBSP 161071), 1중 (IBSP 161072), 1중 (IBSP 161073), 1중 (IBSP 161074), 1∂ (IBSP 161075), 1♀ (IBSP 161083); Salvador, Lagoa do Abaeté [12°56'S 38°21'W, 8m], III/1996, 1♀ (IBSP 10326), 1♂ (IBSP 10327), 1♂ (IBSP 10328), 1♂ (IBSP 10329), 1⁽¹⁾ (IBSP 10330); Santa Teresinha [12°46'19"S 39°31'22"W], 9/XI/2010, L.S. Carvalho col., 13 (CHNUFPI 75); Senhor do Bonfim, Campus VII da UNEB [10°26'S 40°10'W, 606m], III/VII/2008, J.S. Costa *col.*, 1♀ (IBSP 133729), 1♂ (IBSP 133732), 1♂ (IBSP 133734), 1♀ (IBSP 133735), 1♀ (IBSP 133736), 1♂ (IBSP 133738), 1♂ 1♀ (IBSP 133739), 1♀ (IBSP 133740), 1♂ (IBSP 133741), 1♀ (IBSP 133742), 1♂ (IBSP 133743), 1♂ (IBSP 133745), 1♂ 1♀ (IBSP 133746), 3♂ 3♀ (IBSP 133747); Xique-Xique, Caatinga rupestre (11°4'48.9"S 42°43'46.3"W, 419m), 27/I/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 1♂ (IBSP 162285), 1♀ (IBSP 162286), 1♀ (IBSP 162287), 1♀ (IBSP 162288), 1♂ (IBSP 162695), 1♀ (UFMG 11027), 1♂ (UFMG 11687). Ceará: Aiuaba, Estação Ecológica de Aiuaba (6°40'9.3"S 40°10'47.5"W, 436m), 8/V/2012, I.L.F. Magalhães & A.J. Santos *col.*, 1♂ (IBSP 162697), 1♀ (IBSP 162699), 1∂ (UFMG 11688), 1♀ (UFMG 11689); Araripe, Gruta Brejinho [7°13'51"S 39°59'49"W, 605m], E. Trajano, M.E. Bichuette & L.A. Souza *col.*, 1♀ (IBSP 56058), Toca das Onças, 13/VII/2002, 1 12 9 juvenis (IBSP 56037); Crato, Floresta Nacional do Araripe, Trilha do Picoto (7°20'42"S 39°25'5"W), 6/II/2011, A.S. Lopes col., 1^{\bigcirc} (CHNUFPI 71), Parque Estadual Sítio Fundão (7°13'56.5"S 39°26'16.8"W, 482m), 9/V/2012, I.L.F. Magalhães & A.J. Santos col., 1♂ (IBSP 162701), 1♀ (IBSP 162703), 1∂ (UFMG 11690), 1♀ (UFMG 11691), Pedra Fedorenta [7°13'56.5"S 39°26'16.8"W, 426m], 15/VII/2002, E. Trajano, M.E. Bichuette & L.A. Souza col., 12 (IBSP 56047), 13 (IBSP 56056), Serra do Cariri [7°13'56.5"S 39°26'16.8"W], 6/X/2003, A.B. Kury col., 1 (MNRJ 1476); Santana do Cariri [7°11'S 39°44'W], 18/III/1999, A.B. Kury & A.P.L. Giupponi col., 13 (MNRJ 3434). Goiás: Posse, Fazenda Veredas [14°4'S 46°22'W, 811m], 30/I/2008, J.C.A. Rodrigues *col.*, 1∂ 3♀ (DZUB 5583); *São* Domingos, Parque Estadual Terra Ronca [13°37'30"S 46°19'29"W, 739m], 19/XII/2010, P.C. Motta et al. col., 1 (DZUB 5957), mesma localidade, V/2000, A.M. Chagas Jr col., 1 (IBSP 35023) [13°37'30"S 46°19'29"W], 8/V/2000, A. Chagas & L. Bichuette col., 1 (MNRJ 6250). Maranhão: Barão de Grajaú, ponte sobre o Rio Parnaíba (6°43'23"S 43°6'17"W, 125m), 23/III/1999, A.B. Kury & A.P.L. Giupponi col., 13 1 juvenil (MNRJ 6257); Barreirinhas, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses (2°44'49"S 42°49'39"W), X/2001, Equipe Biota col., 1^Q (IBSP 76676); Santa Quitéria do Maranhão (3°30'56"S 42°32'48"W), II-XII/1999, M. Mendonça col., 1 \bigcirc 2 juvenis (IBSP 35742), 11/XII/1999, M.A. Mendonça *col.*, 1 \bigcirc (IBSP 36071), 1 \bigcirc (IBSP 36073). Pernambuco: Buíque, Parque Nacional do Catimbau (8°26'45.4"S 37°20'22.4"W, 586m), 9/IV/2012, I.L.F. Magalhães col., 1♂ (UFMG 11115), mesma localidade e coletor, (8°30'14.4"S 37°21'4.5"W, 683m), 1♀ (UFMG 11117), 1♀ (UFMG 11118), Pedra do Cachorro (8°34'39.9"S 37°14'48.6"W, 795m), 2/IV/2012, I.L.F. Magalhães col., 1^Q (UFMG 11119), (8°26'45.4"S 37°20'22.4"W, 586m), 9/IV/2012, I.L.F. Magalhães col., 1⁽²⁾ (UFMG 11733); Caruaru [8°16'S 35°58'W], 2008–2009, H.P. Amorim col., 13 (IBSP 161051), 13 (IBSP 161052), 13 (IBSP 161053); Serra *Talhada* [7°59'S 38°17'W], 1♂ (IBSP 161054), 1♂ (IBSP 161055), 1♂ (IBSP 161056). Piauí: Alvorada do Gurguéia, Fazenda Escola da UFPI, Caatinga (8°22'28.6"S 43°51'32.5"W, 230m), 15–17/II/2012, I.L.F. Magalhães et al. col., 1∂ (IBSP 162323), 1♂ (IBSP 162324), 1♀ (IBSP 162326), 1♀ (IBSP 162327), 1♀ (IBSP 162328), 1♀ (IBSP 162329), 1♀ (IBSP 162705), 1♀ (IBSP 162706), 1♂ (UFMG 11035), 1♀ (UFMG 11036); Avelino Lopes (10°8'12"S 43°56'55"W), II/1979, M.C. Santos col., 1∂ (IBSP 3149); Bom Jesus [9°4'S 44°21'W, 277m], 12/XI/2010, D.E. Oliveira col., 1♀ (DZUB 5828), Estação Ecológica Uruçuí-Una (8°52'6"S 44°58'12"W), II/2000, P. Valdus, C. Nogueira & F. Curccio col., 1 1 juvenil (IBSP 27793), mesma localidade, 19–29/I/2001, G.G. Martingelli *col.*, $1 \stackrel{\frown}{\circ} 1 \stackrel{\frown}{\circ}$ (MZSP 21551); *Caracol*, Parque Nacional da Serra das Confusões (9°13'16"S 43°29'21"W), X/2006, P.R.R. Silva et al. col., 5♂

(CHNUFPI 42), 2° (CHNUFPI 43), 4°_{\circ} 6 juvenis (CHNUFPI 44), 2°_{\circ} 5 juvenis (CHNUFPI 45), 8 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (CHNUFPI 46), 6 $\stackrel{\circ}{\circ}$ 2 juvenis (CHNUFPI 47), 4 $\stackrel{\circ}{\circ}$ 4 juvenis (CHNUFPI 48), 5♀ (CHNUFPI 49), 2♂ 9 juvenis (CHNUFPI 50), 8♂ (CHNUFPI 51), 6♀ (CHNUFPI 52), 4♂ (CHNUFPI 53), mesma localidade, L.S. Carvalho & F.S. Silva *col.*, 2♀ (CHNUFPI 65), 1♂ (CHNUFPI 66), 1♀ (CHNUFPI 67), 1♂ (CHNUFPI 68), 2♂ (CHNUFPI 69), 1♂ (CHNUFPI 70) (9°13'16"S 43°29'21"W), X/2006, P.R.R. Silva et al. col., 13 (CHNUFPI 72); Castelo do Piauí, Parque Municipal Pedra do Castelo, Caatinga e grutas (5°12'5.9"S 41°41'14.2"W, 197m), 26/II/2012, I.L.F. Magalhães et al. *col.*, 1♂ (IBSP 162386), 1♂ (IBSP 162387), 1♂ (IBSP 162388), 1♂ (IBSP 162389), 1♀ (IBSP 162392), 1♀ (IBSP 162393), 1♀ (IBSP 162394), 1♀ (IBSP 162395), 1♀ (IBSP 162396), 1♀ (IBSP 162397), 1♂ (UFMG 11051), 1♂ (UFMG 11052), 1♀ (UFMG 11053), 1♀ (UFMG 11054); Floriano, Fazenda do Colégio Agrícola de Floriano, Caatinga (6°45'41.5"S 43°3'16.5"W, 117m), 14/II/2012, I.L.F. Magalhães et al. col., 1 (IBSP 162316), 1♂ (IBSP 162707), 1♂ (UFMG 11034); *Guaribas*, Parque Nacional da Serra das Confusões [9°13'16"S 43°29'21"W], I/2002, Giovana *col.*, $1 \stackrel{\frown}{\circ} 1 \stackrel{\frown}{\circ} 1$ juvenil (IBSP 56025); Ilha Grande do Piauí, Vilarejo Saquinho, Restinga (2°45'59.4"S 41°48'27.4"W, 22m), 28/II/2012, I.L.F. Magalhães et al. col., 1♂ (IBSP 162420), 1♂ (IBSP 162421), 1♂ (IBSP 162422), 1♂ (IBSP 162423), 1♂ (IBSP 162424), 1♂ (IBSP 162425), 1♀ (IBSP 162430), 1♀ (IBSP 162431), 1♀ (IBSP 162432), 1♀ (IBSP 162433), 1♀ (IBSP 162434), 1♂ (IBSP 162440), 1♂ (IBSP 162441), 1♂ (IBSP 162442), 1 (IBSP 162443), 1 (IBSP 162444), 1 (IBSP 162445), 1 (UFMG 11061), 1♂ (UFMG 11062), 1♂ (UFMG 11063), 1♂ (UFMG 11064), 1♀ (UFMG 11068), 1∂ (UFMG 11069), 1∂ (UFMG 11070), 1♀ (UFMG 11692); José de Freitas, Nazareth Eco Resort [4°45'S 42°34'W, 138m], 1♀ (IBSP 56731); Luís Corrêa, BR-343, Restinga (2°53'54.3"S 41°40'41.3"W, 14m), 30/II/2012, I.L.F. Magalhães et al. *col.*, 1♂ (IBSP 162377), 1♂ (IBSP 162378), 1♂ (IBSP 162379), 1♂ (IBSP 162380), 1♀ (IBSP 162383), 1♂ (UFMG 11048), 1♂ (UFMG 11049), 1♀ (UFMG 11050); Parnaíba, Campus Embrapa Meio-Norte (3°5'0.99"S 41°47'0.19"W), 1/II/2005, D. Loebmann col., 13 (IBSP 51603), Distrito de Irrigação dos Tabuleiros Litorâneos do



Figs. 88–91. Machos de *Sicarius diadorim.* 88. Holótipo de Itacarambi, Minas Gerais (UFMG 10789), palpo esquerdo, prolateral. 89. Mesmo, bulbo. 90. Palmas do Monte Alto, Bahia (IBSP 161080), bulbo esquerdo, prolateral. 91. Itaobim, Minas Gerais (UFMG 10157), bulbo esquerdo, prolateral. Barras de escala: 100µm (exceto 88, 1000µm).

Piauí [3°2'12.7"S 41°46'45.8"W, 5m], 2008, J.A.S. Cunha *col.*, 1Å (IBSP 144004), Restinga (3°2'12.7"S 41°46'45.8"W, 29m), 29/II/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 1Å (IBSP 162374), 1 \degree (IBSP 162709) (3°2'12.7"S 41°46'45.8"W), 6/XI/1994, R. Bertani & D. Diniz *col.*, 1 \degree (IBSP 5721); *Picos*, Baixio, Caatinga (7°9'47.5"S 41°19'50.3"W, 239m), 22–24/II/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 1Å (IBSP 162366), 1 \degree (IBSP 162367), 1 \degree (IBSP 162710), 1 \degree (IBSP 162711), 1 \degree (UFMG 11046), 1 \degree (UFMG 11693), 1Å (UFMG 11694), Valparaíso, Caatinga e pasto (7°4'1.3"S 41°20'19.3"W, 274m), 23–24/II/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 1Å (IBSP 162371), 1 \degree (IBSP 162372), 1 \degree (UFMG 11047); *Piracuruca*, Parque Nacional das Sete Cidades, (4°5'56.2"S 41°43'12.9"W, 169m), V/2011, G. Ruiz *et al. col.*, 2Å 3 \degree (IBSP 161293). **Tocantins**: *Dianópolis* [11°37'S 46°49'W, 693m], 25/IX/2003, F.S.P. Godói *col.*, 1 \degree (DZUB 2666); *Mateiros*, Parque Estadual do Jalapão [10°22'S 46°41'W, 430m], 16/VI/2003, R. Alves *col.*, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (DZUB 2250), mesma localidade, 1/XI/2004, S. Balbino *col.*, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ 1 juvenil (DZUB 3368), mesma localidade, 1999, A.B. Kury & A.P.L. Giupponi *col.*, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (MNRJ 3919).

Sicarius diadorim Magalhães, Brescovit & Santos, 2013

Figs. 37-38; 47; 88-103; 128-129; 138-139; 146-147; 160-162; 166

Material tipo. Macho holótipo de Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, Itacarambi, Minas Gerais, Brasil (15°1'41.1"S 44°15'12.2"W, 762m), 4–7/VIII/2011, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, depositado no UFMG 10789. Parátipos: mesmos dados de coleta, 1 3° (IBSP 162806); mesma localidade, 5–7/V/2012, G.F.B. Pereira *et al. col.*, 1 3° (UFMG 11602), 1 3° (UFMG 11603), 1 2° (UFMG 11604), 1 2° (UFMG 11605), 1 2° (IBSP 162805).

Nota. O holótipo e o parátipo IBSP 162806 foram coletados como juvenis e criados em laboratório até a maturidade.

Etimologia. Diadorim é um dos dois personagens principais do romance *Grande Sertão: Veredas*, de João Guimarães Rosa, notório escritor mineiro. A estória é sobre um grupo de jagunços e se passa no interior de Minas Gerais e da Bahia, em regiões largamente coincidentes com a distribuição de *S. diadorim*.

Diagnose. Machos de *S. diadorim* são similares aos de *S. cariri* pelo êmbolo, que forma um ângulo quase reto em relação ao resto do bulbo e possui uma curvatura em vista apical, com a concavidade voltada retrolateralmente, mas difere pelo êmbolo mais longo, esguio e sinuoso (Figs. 88–91, 129). Fêmeas de *S. diadorim* são diagnosticadas pelas espermatecas com 14–18 ramos que decrescem em tamanho da região mediana até as laterais (Figs. 92–101, 138, 146). Dentre as espécies brasileiras, *S. diadorim* possui o fêmur mais curto em relação à carapaça (média±DP da relação fêmur II/carapaça: machos 1.43±0.05, fêmeas 1.12±0.05; veja Variação) (Fig. 47). Fêmeas subadultas, como as adultas, possuem ramos das espermatecas mais longos na região mediana, decrescendo em comprimento em direção às laterais (Figs. 102–103).



Figs. 92–103. *Sicarius diadorim*, genitália interna das fêmeas. 92. Parátipo de Itacarambi, Minas Gerais (UFMG 11605), dorsal. 93. Mesmo, ventral. 94. Fazenda Trijunção, Cocos, Bahia (DZUB 5000), dorsal. 95. Mesmo, ventral. 96. Fêmea da mesma localidade (IBSP 42147), dorsal. 97. Mesmo, ventral. 98. Espinosa, Minas Gerais (IBSP 162292), dorsal. 99. Mesmo, ventral. 100. Guanambi, Bahia (AMNH), dorsal. 101. Mesmo, ventral. 102. Fêmea subadulta de Itacarambi, Minas Gerais (UFMG 4880), dorsal. 103. Fêmea subadulta da mesma localidade (UFMG 4881), dorsal. Barras de escala: 100µm.

Descrição. Macho (UFMG 10789, holótipo). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 10,38. Carapaça: comprimento 4,91, largura anterior 2,06, largura da região torácica 5,18. Altura do clípeo 0,71. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,23, OLP 0,2, OMP 0,23, OLA–OLP 0,15, OMP–OLA 0,53. Esterno: comprimento 2,19, largura 2,55. Perna I: fêmur 6,27, patela 2,12, tíbia 6,55, metatarso 5,25, tarso 2,25. II: fêmur 6,92, tíbia 6,55. III: fêmur 6,48, tíbia 5,93. IV: fêmur 6,17, patela 2,08, tíbia 5,66, metatarso 4,98, tarso 2,39. Opistossoma: comprimento 5,33, largura 5,52. Seis tubérculos no fêmur palpal. Palpo como nas Figs. 88–89.

Fêmea (DZUB 5000, Cocos, Bahia). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 14,39. Carapaça: comprimento 6,2, largura anterior 3, largura da região torácica 6,48. Altura do clípeo 1,12. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,28, OLP 0,25, OMP 0,25, OLA–OLP 0,25, OMP–OLA 0,76. Esterno: comprimento 2,39, largura 3,27. Perna I: fêmur 6,56, patela 2,58, tíbia 6,68, metatarso 5,32, tarso 2,66. II: fêmur 7,43, tíbia 7,08. III: fêmur 6,61, tíbia 6,14. IV: fêmur 6,55, patela 2,27, tíbia 6,13, metatarso 4,65, tarso 2,24. Opistossoma: comprimento 7,51, largura 8,64. Cinco tubérculos no fêmur palpal. Espermatecas como nas Figs. 92–93.

Variação. Comprimento da carapaça: machos 4,6–6,2 (n=14), fêmeas 5–6,74 (n=16). Fêmur II: machos 6,9–8,46 (n=14), fêmeas 5,8–7,43 (n=16). Tubérculos no fêmur palpal: 5–7. Ramos das espermatecas: 14–18. Morfologia genitálica é variável em ambos os sexos (Figs. 88–101). Algumas fêmeas, como as de Espinosa e Itaobim, Minas Gerais, possuem um par de ramos ventrais nas espermatecas como os de *S. ornatus* (Fig. 146).

Distribuição. Brasil, sudoeste da Bahia e norte de Minas Gerais (Fig. 166).

História natural. Indivíduos dessa espécie foram coletados embaixo de pedras e troncos em áreas de Caatinga (Figs. 161–162) e transição Caatinga-Cerrado (Fig. 160).



Figs. 104–109. Machos de *Sicarius ornatus*. 104. Holótipo de Milagres, Bahia (IBSP 161102), palpo esquerdo, prolateral. 105. Mesmo, bulbo. 106. Itabaiana, Sergipe (IBSP 162807), bulbo esquerdo, prolateral. 107. Macho da mesma localidade, bulbo esquerdo, prolateral. 108. Ituaçu, Bahia (IBSP 162249), bulbo esquerdo, prolateral. 109. Andaraí, Bahia (MNRJ 6355), bulbo esquerdo, prolateral. Barras de escala: 100µm (exceto 102, 1000µm).

Um juvenil foi observado predando um hemíptero. Ootecas foram encontradas em troncos caídos. Uma ooteca encontrada no campo continha 11 juvenis. A localidade tipo foi visitada três vezes. Em agosto (fim da estação seca), apenas três juvenis e duas ootecas com juvenis foram encontrados. Em outubro (começo da estação chuvosa), nove juvenis (incluindo fêmeas subadultas) e três ootecas vazias foram encontrados. Em maio (fim da estação chuvosa), dois machos e três fêmeas adultas foram encontrados.



Figs. 110–123. *Sicarius ornatus*, genitália interna das fêmeas. 110. Parátipo de Milagres, Bahia (IBSP 161089), dorsal. 111. Mesmo, ventral. 112. Ituaçu, Bahia (IBSP 10236), dorsal. 113. Mesmo, ventral. 114. Itabaiana, Sergipe (IBSP 162812), dorsal. 115. Mesmo, ventral. 116. Parátipo de Milagres, Bahia (IBSP 161081), dorsal. 117. Mesmo, ventral. 118. Itaetê, Bahia (MNRJ 6261), dorsal. 119. Mesmo, ventral. 120. Mucugê, Bahia (IBSP 56507), dorsal. 121. Mesmo, ventral. 122. Fêmea subadulta de Milagres, Bahia (IBSP 161093), dorsal. 123. Fêmea subadulta de Itabaiana, Sergipe (IBSP 67162), ventral. Setas indicam ramos ventrais das espermatecas. Barras de escala: 100μm.

Juvenis de tamanho médio coletados em agosto levaram entre sete e oito meses (e duas mudas) para se tornarem adultos. Isso sugere que essa espécie seja anual ou que os adultos estivem durante a estação seca.

Material adicional examinado. Bahia: Cocos, Fazenda Trijunção (14°49'15"S 45°58'23"W, 559m), 20/IV/2008, P.C. Motta col., 1 32 (DZUB 5000), VIII/2000, R.A. Brandão *col.*, 2^Q (IBSP 42147); *Guanambi*, Aeroporto [14°12'S 42°44'W, 539m], 21/I/2009, F.U. Yamamoto & R.P. Indicatti col., 1 1 juvenil (IBSP 124092), Ceraíma, 15 Km SE Guanambi (14°17'2.4"S 42°41'16.3"W, 577m), 25/I/2007, C. Mattoni et al. col., 1^o (AMNH), 1^o (AMNH), Ceraíma, 8 Km NE Guanambi, Fazenda do Fabiano (14°10'17.6"S 42°43'56.4"W, 539m), 25/I/2007, C. Mattoni et al. col., 1^o/₊ (AMNH); Palmas de Monte Alto, Serra do Monte Alto [14°16'S 43°10'W], 2009, A. Pimentel & I. Soares col., 2 (IBSP 161076), 1 (IBSP 161077), 2 (IBSP 161078), 1 (IBSP 161079), 1♂ (IBSP 161080); São Félix do Coribe [13°24'S 44°11'W], 1/V/2011, S.S. Salgado & A.O. Rodrigues *col.*, 1^{\uparrow}_{\circ} 1° (DZUB 6229). Minas Gerais: *Espinosa*, Caatinga arbórea (14°56'47.9"S 42°50'5.9"W, 623m), 10/I/2012, I.L.F. Magalhães et al. col., 1º (IBSP 162290), 1º (IBSP 162291), 1º (IBSP 162292), 1 juvenil (IBSP 162294), 1 \bigcirc (UFMG 11028); *Itaobim*, Caatinga em encosta de morro (16°31'58.6''S 41°30'37.5"W, 464m), 25/XI/2011, I.L.F. Magalhães et al. col., 1^Q (UFMG 10156), Caatinga próxima a lajedo de arenito (16°35'43.9"S 41°34'45.3"W, 301m), 26/XI/2011, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, 16 (UFMG 10157).

Sicarius ornatus Magalhães, Brescovit & Santos, 2013

Figs. 20; 29-31; 39-40; 104-123; 130-133; 140-141; 148-149; 163-165; 166

Material tipo. Macho holótipo de Milagres, Bahia, Brasil (12°54'54.2"S 39°51'27.9"W), I/2011, M.A. Ulisséa *col.*, depositado no IBSP 161102. Parátipos: mesmos dados de coleta, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161098), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161100); 12–16/VI/2010, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161085), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (MPEG ARA 19207), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11039) 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (UFMG 11042), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161088), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161089), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161093), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161094), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161091), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161096), 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161097); 28/I/2010, Equipe Feira de Santana *col.*, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161081); 1/V/2009, 1 $\stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 161082); mata atrás do Posto Andorinhas



Figs. 124–131. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de palpos de machos de *Sicarius.* 124. *Sicarius tropicus* de São José dos Cordeiros, Paraíba (IBSP 162770), palpo esquerdo, prolateral. 125. Mesmo, bulbo. 126. *Sicarius cariri* de São Raimundo Nonato, Piauí (UFMG 11040), palpo esquerdo, prolateral. 127. Mesmo, bulbo. 128. *Sicarius diadorim* de Itacarambi, Minas Gerais (UFMG 11602), palpo esquerdo, prolateral. 129. Mesmo, bulbo. 130. *Sicarius ornatus* de Milagres, Bahia (IBSP 161100), palpo esquerdo, prolateral. 131. Mesmo, bulbo. Barras de escala: 500µm (122, 124, 126, 128), 200µm (129), 100µm (123, 125, 127).

(12°54'21"S 39°50'53"W, 750m), 16–19/III/2012, E.S. Araújo & A. Medeiros *col.*, 1♂ 2♀ (CHNUFPI 250), 1♂ (CHNUFPI 73), 1♂ (CHNUFPI 74), 1♂ (CHNUFPI 258).

Etimologia. O nome se deve à morfologia incomum da genitália de ambos os sexos nessa espécie: machos possuem uma quilha no êmbolo e fêmeas possuem até cinco pares de ramos ventrais nas espermatecas.

Diagnose. Machos diferem de todas as outras espécies de *Sicarius* por possuírem uma quilha no êmbolo (Figs. 104–109, 130–133). Fêmeas têm de um a cinco pares de ramos ventrais na espermatecas (Figs. 111, 115, 119, 141, 149, setas), mais facilmente visualizados em vista lateral, e ramos das espermatecas curtos e não convolutos (Figs. 110–121). Os dois ramos medianos das espermatecas são estendidos posteriormente em relação aos ramos laterais, e a face ventral das espermatecas é coberta por muitos poros (Fig. 115, 119, 149). Fêmeas subadultas têm ramos das espermatecas muito curtos; em vista ventral e, como nas adultas, o par mediano é estendido posteriormente (Figs. 122–123).

Descrição. Macho (IBSP 161102, holótipo). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 11,25. Carapaça: comprimento 5,39, largura anterior 2,37, largura da



Figs. 132–133. Imagens de microscopia eletrônica de varredura de Sicarius *ornatus*, vista prolateral do êmbolo. 132. Milagres, Bahia (IBSP 161100). 133. Itabaiana, Sergipe (IBSP 162807). Barras de escala: 50µm.

região torácica 5,73. Altura do clípeo 0,92. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,25, OLP 0,25, OMP 0,23, OLA–OLP 0,2, OMP–OLA 0,51. Esterno: comprimento 2,2, largura 3,14. Perna I: fêmur 6,74, patela 2,35, tíbia 7,34, metatarso 5,32, tarso 2,39. II: fêmur 7,69, tíbia 7,69. III: fêmur 6,91, tíbia 6,56. IV: fêmur 7,08, patela 2,2, tíbia 5,93, metatarso 4,84, tarso 2,29. Opistossoma: comprimento 5,8, largura 5,18. Cinco tubérculos no fêmur palpal. Palpo como nas Figs. 104–105.

Fêmea. (IBSP 161089, parátipo de Milagres, Bahia). Aparência geral e coloração como descritas para o gênero. Carapaça com grupo central mediano e dez grupos periféricos de macrosetas clavadas. Fêmures com 2 a 7 grupos de cerdas negras na face anterior. Comprimento total 13,5. Carapaça: comprimento 6,27, largura anterior 2,65, largura da região torácica 6,48. Altura do clípeo 0,99. Diâmetros e interdistâncias dos olhos: OLA 0,23, OLP 0,23, OMP 0,23, OLA–OLP 0,23, OMP–OLA 0,69. Esterno: comprimento 2,4, largura 3,15. Perna I: fêmur 6,61, patela 2,66, tíbia 7,25, metatarso 4,9, tarso 2,4. II: fêmur 7,51, tíbia 7,25. III: fêmur 7,25, tíbia 6,3. IV: fêmur 7,08, patela 2,45, tíbia 6,34, metatarso 5, tarso 2,4. Opistossoma: comprimento 6,68, largura 7. Seis tubérculos no fêmur palpal. Espermatecas como nas Figs. 110–111.

Variação. Comprimento da carapaça: machos 4,85–6,75 (n=10), fêmeas 5,28– 6,61 (n=11). Fêmur II: machos 6,82–9,5 (n=10), fêmeas 6,48–8,12 (n=11). Tubérculos no fêmur palpal: 5–7. Ramos das espermatecas 13–24. Morfologia genitálica é variável em ambos os sexos (Figs. 104–121). A quilha do êmbolo varia muito em tamanho (Figs. 132–133). A princípio, pensei que alguns indivíduos pudessem representar uma segunda espécie, mas como há muita variação intrapopulacional, eu prefiro considerar essa variação como formas diferentes de uma mesma espécie. Algumas fêmeas possuem cinco pares de ramos ventrais nas espermatecas (Figs. 119, 121), outras três (Fig. 141), outras apenas um (Figs. 115).

Distribuição. Brasil, leste da Bahia e Sergipe (Fig. 166).

História natural. Essa espécie foi coletada em áreas de Caatinga, em cavernas (Fig. 165) e em áreas de transição Caatinga-Floresta Atlântica (Fig. 163). Em Sergipe, espécimes foram coletados à beira de um riacho (Fig. 164), em condições muito mais



Figs. 134–141. Espermatecas de *Sicarius*. 134. *Sicarius tropicus*, neótipo (MNRJ 6521), ventral. 135. Mesmo, ramos direitos. 136. *Sicarius cariri*, parátipo (IBSP 162356), ventral. 137. Mesmo, ramos direitos. 138. *Sicarius diadorim*, parátipo (UFMG 11605), ventral. 139. Mesmo, ramos centrais. 140. *Sicarius ornatus*, parátipo (CHNUFPI 258), ventral. 141. Mesmo, ramos centrais. Setas indicam ramos ventrais das espermatecas. Barras de escala: 100µm.



Figs. 142–149. Imagens de espermatecas de *Sicarius*. 142. *Sicarius tropicus* de São José dos Cordeiros, Paraíba (IBSP 162768), dorsal. 143. Mesmo, ramos esquerdos. 144. *Sicarius cariri*, parátipo fêmea de São Raimundo Nonato, Piauí (IBSP 162357), ventral. 145. Mesmo, ramos direitos. 146. *Sicarius diadorim* de Itacarambi, Minas Gerais (IBSP 162291), ventral. Seta indica um ramo ventral da espermateca. 147. Mesmo, detalhe da base do ramo da espermateca. 148. *Sicarius ornatus* de Ituaçu, Bahia (IBSP 162254), ventral. 149. Mesmo, detalhe da base dos ramos esquerdos da espermateca. Seta indica ramos ventrais da espermateca. Abreviação: M=membrana dorsal. Barras de escala: 200µm (142, 144, 146, 148), 100µm (145), 50µm (143, 149), 10µm (147).

úmidas do que as usuais para um *Sicarius*. Ootecas foram encontradas em rochas ou em fendas em paredes rochosas. Trinta e nove indivíduos recém-saídos da ooteca tinham entre 1,32 e 1,5 mm de comprimento da carapaça.

Material adicional examinado. Bahia: *Andaraí*, Igatu [12°53'S 41°19'W], 10– 12/III/2012, A.P.L. Giupponi *et al. col.*, $2 \circ 2 \circ 5$ juvenis (MNRJ 6355); *Iramaia*, Gruta do Calixto [13°17'35"S 41°3'48"W], 1/I/2010, $1 \circ 1$ juvenil (ISLA 2209); *Itaetê*, arredores da Gruta Natal, Fazenda Rio Alegre [12°58'S 40°58'W], 4/IV/2005, D.R. Pedroso & M.E. Bichuette *col.*, $1 \circ 2$ juvenis (MNRJ 6261); *Ituaçu*, Gruta Mangabeira [13°50'21.9"S 41°18'55.2"W, 522m], T.K. Brazil *col.*, $1 \circ 1$ juvenil (IBSP 10236) (13°50'21.9"S 41°18'55.2"W, 522m), 15/I/2012, I.L.F. Magalhães *et al. col.*, $1 \circ \delta$ (IBSP 162249), $1 \circ \delta$ (IBSP 162250), $1 \circ \delta$ (IBSP 162252), $1 \circ \delta$ (IBSP 162253), $1 \circ \delta$ (IBSP 162254), $1 \circ \delta$ (UFMG 11018), $1 \circ \delta$ (UFMG 11019); *Jequié* [13°51'S 40°4'W, 215m], 2005–2006, L. Bocardo *col.*, $1 \circ \delta$ (IBSP 70973); *Maracás*, próximo à sede da Ferbasa (13°28'16"S 40°26'17"W, 954m), 1/V/2012, E.S. Araújo & A. Medeiros *col.*, $2 \circ \delta$ (CHNUFPI 251); *Milagres* (12°54'54.2"S 39°51'27.9"W), 12–16/VI/2010, M.A. Ulisséa



Figs. 150–153 Locais onde indivíduos de *Sicarius tropicus* foram encontrados. 150. Pasto em Campina Grande, Paraíba. 151. Caatinga com afloramentos rochosos em São Caetano, Pernambuco. 152. Caatinga com afloramentos rochosos em Araruna, Paraíba. 153. Pequenos abrigos sob rochas em Jaguaribara, Ceará.

col., 1 juvenil (IBSP 161093); *Mucugê*, Reserva Particular do Patrimônio Natural Adília Paraguaçu Batista [12°59'S 41°22'W, 983m], VII/2005, J.P.Souza-Alves *col.*, 1 \bigcirc (IBSP 56507). **Sergipe**: *Itabaiana*, Parque Nacional Serra de Itabaiana, gruta (10°45'0.2"S 37°20'26"W, 188m), 14–20/IX/1999, A.D. Brescovit *et al. col.*, 4 \bigcirc 3 juvenis (IBSP 67162), 19/V/2012, I.L.F. Magalhães & J.L. Chavari *col.*, 1 \bigcirc (IBSP 162807), 1 \bigcirc (IBSP 162808), 1 \bigcirc (IBSP 162811), 1 \bigcirc (IBSP 162812), 1 \bigcirc (IBSP 162815), 1 \bigcirc (UFMG 11726), 1 \bigcirc (UFMG 11727), 1 \bigcirc (UFMG 11728), 1 \bigcirc (UFMG 11729).



Figs. 154–159. Locais onde indivíduos de *Sicarius cariri* foram encontrados. 154. Pequeno vale em área de Caatinga em São Raimundo Nonato, Piauí. 155. Caatinga arbórea em Alvorada do Gurguéia, Piauí. 156. Caatinga com afloramentos rochosos em Morro do Chapéu, Bahia. Foto por G.F.B. Pereira. 157. Caatinga arenosa em Xique-Xique, Bahia. Foto por G.F.B. Pereira. 158. Caatinga arenosa em Barra, Bahia. 159. Mata de cajueiros (*Anacardium occidentale* L.) e restinga em Ilha Grande, Piauí.



Figs. 160–165. Locais onde indivíduos de *Sicarius diadorim* (160–162) e *S. ornatus* (163–165) foram encontrados. 160. Transição Cerrado-Caatinga em Itacarambi, Minas Gerais. Foto por M.T.T. Santos. 161. Caatinga próxima a afloramentos rochosos em Itaobim, Minas Gerais. Foto por G.F.B. Pereira. 162. Caatinga secundária em Itaobim, Minas Gerais. 163. Transição floresta Atlântica-Caatinga em Itabaiana, Sergipe. 164. Pequeno abrigo sob rocha em Itabaiana, Sergipe. 165. Caverna em Ituaçu, Bahia.

Chave para espécies de Sicarius da Caatinga

1 Machos... 2

- Fêmeas... 5

2 Êmbolo com uma quilha distal; base do bulbo pouco distinta do corpo (Fig. 131)... Sicarius ornatus Magalhães, Brescovit & Santos

- Êmbolo simples, sem quilha distal; base do bulbo distinta do corpo (Figs. 125, 127, 129)... 3

3 Êmbolo formando um ângulo aproximadamente reto com o resto do bulbo (Figs. 65, 89, 127) e com uma curvatura voltada retrolateralmente, visível em vista apical (Fig. 66)... 4

- Êmbolo quase paralelo ao resto do bulbo e sem tal curvatura (Figs. 49, 125)... *Sicarius tropicus*

4 Êmbolo relativamente curto e robusto (Figs. 65-71)... Sicarius cariri

- Êmbolo relativamente longo e sinuoso (Figs. 88-91)... Sicarius diadorim

5 Face ventral das espermatecas com 1–5 pares de ramos ventrais e cobertas por muitos poros (Figs. 111, 115, 119, 141, 149)... *Sicarius ornatus*

- Face ventral das espermatecas sem ramos, ou com apenas um par; poucos poros (Figs. 53, 79, 93)... 6



Fig. 166. Distribuição das espécies brasileiras de *Sicarius*. Triângulos= *S. tropicus*; quadrados= *S. ornatus*; estrelas= *S. diadorim*; círculos= *S. cariri*.

6 Espermatecas com poucos ramos (normalmente menos que 12) (Figs. 73, 79, 81)... Sicarius cariri

- Espermatecas com mais de 16 ramos (Figs. 53, 55, 93, 101)... 7

7 Ramos das espermatecas convolutos próximo ao ápice; ramos medianos muito mais longos que os laterais (Figs. 93, 95, 99, 101)... *Sicarius diadorim*

- Ramos das espermatecas apenas sutilmente convolutos; todos os ramos das espermatecas aproximadamente com o mesmo tamanho (Figs. 53, 55, 57, 61)... *Sicarius tropicus*

Espécies neotropicais de Sicarius com ocorrência fora da Caatinga

O objetivo desta seção não é fornecer uma descrição completa e formal de todas as espécies neotropicais de *Sicarius*, mas sim apresentar os morfótipos identificados para a América do Sul, bem como descrever sua distribuição conhecida. Foi feito um esforço para examinar o maior número de tipos possível. No entanto, quase todos se encontram perdidos ou são representados por juvenis, o que impossibilita a identificação pela morfologia. Nesse caso, os nomes disponíveis foram ligados aos morfótipos por sua distribuição, quando possível. O país mais problemático é o Chile, do qual sete espécies foram descritas da mesma localidade (Valdívia) por Nicolet (1849), seis das quais apresentam holótipos ou síntipos juvenis. Para mais detalhes sobre cada morfótipo, ver as notas abaixo.

Sicarius terrosus (Nicolet, 1849)

Figs. 167–172, 235A

- *Thomisoides terrosus* Nicolet, 1849: 352, prancha 1, fig. 9. Síntipos juvenis de Valdívia, Chile, depositados no MNHN 4159, examinados, provavelmente destruídos.
- *Thomisoides rubripes* Nicolet, 1849: 353, prancha 1, fig. 10. Holótipo fêmea de Valdívia, Chile, depositado no MNHN 5488, examinado, provavelmente destruído. **NOVA SINONÍMIA.**
- Thomisoides minoratus Nicolet, 1849: 354. Síntipos juvenis de Valdívia, Chile, depositados no MNHN AR5490, examinados, provavelmente destruídos. NOVA SINONÍMIA.

Thomisoides terrosus Keyserling, 1880: 268, prancha 8, fig. 148.

Thomisoides nicoleti Keyserling, 1880: 270, fig. 149. Holótipo macho do Chile, depositado no MNHN AR5492, examinado, provavelmente destruído. **NOVA SINONÍMIA.**

Sicarius terrosus Simon, 1893: 271.

Notas. *S. terrosus, S. rubripes* e *S. minoratus* foram alocados por Nicolet (1849) na seção das *Thomisoides* "piriformes". As características fornecidas por esse autor para diagnosticar essas espécies são extremamente questionáveis, como tamanho do abdômen, coloração dos olhos e quantidade de sedimento aderido à cutícula. Embora os tipos de *S. terrosus* e *S. minoratus* sejam juvenis, não encontramos evidências para reconhecer três espécies distintas. Por isso, como primeiro revisor (ICZN 1999, art. 24.2) decidi manter o nome mais comumente usado e também o primeiro a ser citado na publicação de Nicolet como o válido, sinonimizando as outras duas espécies a *S. terrosus*. A morfologia da genitália dos tipos de *S. rubripes* (uma fêmea, Fig. 171) e de *S. nicoleti* (um macho, Fig. 172) permitiu reconhecer esse morfótipo.

Diagnose. Machos podem ser diferenciados de todas as outras espécies neotropicais, exceto *Sicarius* sp. 1 (Chile) pelo bulbo levemente curvado, sem distinção clara entre o corpo do bulbo e o êmbolo (Fig. 169). Diferencia-se de *Sicarius* sp. 1 (Chile) por possuir um bulbo mais curto e robusto. Fêmeas diferenciam-se de todas as outras espécies neotropicais, exceto *Sicarius* sp. 1 (Chile) e *S. yurensis*, por possuírem espermatecas com 10 a 14 ramos esguios e compridos, frequentemente terminando em um gancho no ápice (Fig. 170). Diferencia-se de *S. yurensis* por não possuir a região cefálica intumescida (Fig. 167), e de *Sicarius* sp. 1 (Chile) por possuir ramos nas espermatecas mais curtos e numerosos [10 a 14; 6 a 10, geralmente 8, em *Sicarius* sp. 1 (Chile)].

Distribuição. Costa desértica do Chile, desde seu extremo norte até a região de Valdívia. Há um registro isolado em Buenos Aires, Argentina (Fig. 235).

Material examinado. Argentina. Buenos Aires: Buenos Aires [34°36'S 58°22'W], 15/IX/1996, 1♂ 1♀ 2 juvenis (AMNH). Chile. Aconcagua: La Ligua, 7 Km E La



Figs. 167–170. *Sicarius terrosus* (Nicolet, 1849) de Iquique, Tarapacá, Chile (IBSP 162893). 167. Macho, carapaça, dorsal. 168. Macho, fêmures, dorsal. 169. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 170. Fêmea, espermatecas, ventral.

Ligua, 9/I/1985, N.I. Platnick & O.F. Francke *col.*, $1^{\circ}_{\circ} 2^{\circ}_{\circ}$ (AMNH). **Antofagasta**: Antofagasta, 57 Km N Antofagasta, 5/VI/1992, H. Larrain *col.*, 1°_{\circ} (AMNH), Antofagasta, Juan Lopez, (23°30'30.54"S 70°32'10.92"W), 14/VII/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, $1^{\circ}_{\circ} 1$ juvenil (IBSP 162905); Vertedero Municipal (23°32'1.5"S 70°23'8.34"W), 15/VII/2012, $2^{\circ}_{\circ} 1^{\circ}_{\circ} 3$ juvenis (IBSP 162909), La Chimba, (23°31'16.74"S 70°22'40.32"W), $1^{\circ}_{\circ} 2$ juvenis (IBSP 162884), Mejillones (23°6'18"S 70°27'45.6"W), 14/VII/2012, $1^{\circ}_{\circ} 6^{\circ}_{\circ} 14$ juvenis (IBSP 162894), Taltal, Caleta Paposo (24°59'53.8"S 70°27'57.66"W), 16/VII/2012, 1°_{\circ} (IBSP 162904), cave near road to Taltal (25°20'49.134"S 70°26'44.82"W), 17/VII/2012, 1°_{\circ} (IBSP 162888), Cifuncho (25°39'15.9"S 70°38'49.98"W), 16/VII/2012, $1^{\circ}_{\circ} 4$ juvenis (IBSP 162903), Reserva Nacional Paposo (24°57'49.2"S 70°27'57.66'W), $1^{\circ}_{\circ} 4$ juvenis (IBSP 162906), (25°15'59.1"S 70°27'45.6"W), 3°_{\circ}



Figs. 171–172. Sinônimos de *Sicarius terrosus* (Nicolet, 1849). 171. Holótipo fêmea de *S. rubripes* (Nicolet, 1849), espermatecas, dorsal. 172. Holótipo macho de *S. nicoleti* (Keyserling, 1880), palpo esquerdo, prolateral. O palpo está expandido e por isso o bulbo não se encontra na posição usual em relação ao címbio.

6^Q 7 juvenis (IBSP 162895), Tocopilla, Caleta Urco Sur (21°46'11.7"S 70°9'11.22"W), 18/VII/2012, 1 2 juvenis (IBSP 162902), [24°13'S 70°25'W], 21/VIII/1982, L.E. Peña col., 2 juvenis (AMNH); Atacama, Chañaral, Parque Nacional Pan de Azúcar (26°8'33.6"S 70°39'42.48"W), 16/VII/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, 2♀ 3 juvenis (IBSP 162911); La Negra, [23°46'S 70°19'W], 11/VII/1992, H. Larrain col., 12 1 juvenil (AMNH); Las Vertientes, 12/VI/1992, 1^o (AMNH); Paposo, 24 Km S Paposo, 11/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, 2^{\bigcirc} (AMNH), 1^{\bigcirc} (AMNH), 1^{\bigcirc} 1 juvenil (AMNH), 1Å (AMNH), 3Å (AMNH), 3Å (AMNH), [25°0'0"S 70°27'0"W], II/2012, M. Ferrú *col.*, 1∂ (IBSP 162907), [25°0'S 70°27'W], 17-20/IX/1992, L.E. Peña *col.*, 1♀ 2 juvenis (AMNH); Peine [23°40'S 68°3'W], XI/1975, 1♀ (AMNH); Río Loa, Río Loa Mouth [21°26'S 69°45'W, 10m], 12/II/1992, 3♀ (AMNH); San Pedro de Atacama, Guatin [22°47'S 68°5'W, 3300m], 23-30/VIII/1982, 1 28 juvenis (AMNH), Tilomonte [23°47'S 68°6'W], 23/I/1996, 1[°] 4 juvenis (AMNH), (23°41'S 68°4'W), 10/IV/1990, L.E. Peña col., 1° 5 juvenis (AMNH), [23°47'S 68°6'W], 23-30/VIII/1982, 2° 4 juvenis (AMNH); Talabre, SE of Toconao, 14/II/1992, 19 5 juvenis (AMNH); Taltal [25°17'S 69°45'W], 1Å (AMNH); Tocopilla, 20 Km N Tocopilla, 12/XII/1992, L.E. Peña *col.*, 1 \bigcirc 4 juvenis (AMNH), Iquique, Caleta Buena (22°16'6.0"S 70°15'16.8"W), 14/VII/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, $5 \stackrel{\frown}{\circ} 8 \stackrel{\bigcirc}{\circ} 9$ juvenis (IBSP 162878), Playa Consuel (22°19'33.84"S 70°15'16.8"W), 2♀ 2 juvenis (IBSP 162882), Playa Punta Arenas (21°38'43.86"S 70°8'43.32"W), 13/VII/2012, 2♀ 3 juvenis (IBSP) 162908). Arica y Parinacota: Arica, Arica, Playa Corazones (18°32'23.4"S

70°38'16.62"W), 12/VII/2012, 2° 14 juvenis (IBSP 162896); Camarones, Caleta Camarones (19°31'16.74"S 70°15'48.6"W), 11/VII/2012, 2^Q 4 juvenis (IBSP 162885). Atacama: Caldera, 25 Km SE Caldera, 27-28/X/1983, 1 (AMNH), Aquada El Leon $[26^{\circ}59'S \ 70^{\circ}40'W], \ 8-9/X/1990, L.E.$ Peña *col.*, 2 $\stackrel{\bigcirc}{_{\sim}}$ 8 juvenis (AMNH), Quebrada de Leon [26°59'S 70°40'W, 140m], 10/X/1992, N.I. Platnick et al. col., 1^o (AMNH), [27°4'S 70°48'W], 13/X/1982, J. Moreno col., 1♀ (AMNH); Copiapó, 40 Km S Copiapó, 23-25/X/1983, 23 juvenis (AMNH), 60 Km S Copiapó, 22/X/1991, L.E. Peña col., 1♀ (AMNH), [27°22'S 70°19'W], 11/X/1982, J. Moreno col., 1♂ (AMNH), 3 4 juvenis (AMNH); Domeyko, 1 Km E Domeyko, 8/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, $1 \stackrel{\frown}{\odot} 2 \stackrel{\frown}{\Box} 1$ juvenil (AMNH); Huasco, Quebrada Talinay [28°28'S 71°13'W], 13/X/1980, L.E. Peña *col.*, 1 2 juvenis (AMNH); Inca de Oro [26°49'S 69°56'W], 8/X/1980, 3 3 juvenis (AMNH); Isla de Chañaral [29°1'S 71°34'W], X/1980, 1 juvenil (AMNH); Juntas, Río Huasco, 3/X/1980, 1 (AMNH); Sauce Perez, S of Freirina [28°38'S 71°7'W], 26/X/1980, 1 $^{\circ}$ 8 juvenis (AMNH); Tongoy, 15/X/1990, 1 $^{\circ}$ (AMNH); Vallenar, 8 Km N Vallenar, 6/X/1990, 1^{\bigcirc} (AMNH), S of Vallenar, Km 630, 1/X/1980, 1° 5 juvenis (AMNH); N. of Cuesta Pajonales, 8/VIII/1982, 1° 4 juvenis (AMNH), X/1980, 1♀ (AMNH). Azapa: Chitita, 10/VI/1986, 1♂ 5♀ 5(AMNH), 1♂ (AMNH), 1 \bigcirc (AMNH), 1 \bigcirc 5 \bigcirc 42 juvenis (AMNH). Coquimbo: Bahia Mausa [29°43'S 70°42'W], 2-3/X/1993, 2^Q (AMNH); Choros Bajos [29°17'S 71°18'W, 300m], 10-12/XI/1981, 1 2 juvenis (AMNH) [29°17'S 71°18'W], 19/X/1983, 1 8 juvenis (AMNH); El Tofo, 6 Km E El Tofo, 7/I/1985, N.I. Platnick & O.F. Francke *col.*, 1♀ 1 juvenil (AMNH), (29°26'S 71°15'W), IX/1916, 1∂1 juvenil (AMNH); Elqui, 16 Km S Cruz Grande, 7/X/1992, N.I. Platnick et al. col., 2^Q 1 juvenil (AMNH), 19 Km N La Serena, 4/XI/1981, N.I. Platnick & R.T. Schuh col., 1^Q (AMNH), 20 Km N La Serena, Rt. 5, Km 491 (29°46'S 71°20'W, 120m), 8/II/1994, N.I. Platnick et al. col., 1♀ (AMNH), 6/X/1992, 1♂ (AMNH), 6 Km S Cruz Grande (29°29'S 71°19'W, 5m), 11/XI/1993, 23° 3° 1 juvenil (AMNH), 6/X/1992, 1° (AMNH), 79 Km N La Serena, Rt. 5, Km 553, 5/X/1992, 1 juvenil (AMNH), 15/X/1992, 1♂ (AMNH), El Panque, 20km S Vicuna, 4/X/1992, $1\bigcirc 1\bigcirc 6$ juvenis (AMNH); Huampulla, Ovalle [30°36'S 71°12'W], 30/IX/1993, L.E. Peña col., 1 11 juvenil (AMNH); Huentelauquén, Coastal town [31°35'S 71°32'W], 26/IX/1980, 10° 10 juvenis (AMNH); Illapel, Cuesta El Espino [31°19'S 71°4'W, 2200m], 1/IX/1984, 1♂ 3♀ 3 juvenis (AMNH), 1♂ (AMNH), 1 \bigcirc (AMNH), 7 \bigcirc 5 juvenis (AMNH), IX/1984, 2 \bigcirc 3 \bigcirc 2 juvenis (AMNH), Tahuinco, Fundo Quelen, [31°52'S 70°52'W], 1/IV/1961, J. Aros col., 5 juvenis (AMNH); Isla

Choros [29°15'S 71°32'W], 7/VIII/1980, L.E. Peña col., 3♀ 1 juvenil (AMNH); La Higuera, Llano de la Higuera [29°30'S 71°16'W], 17/X/1983, 1 \bigcirc 3 juvenis (AMNH), 6/X/1990, L.E. Peña col., 19 1 juvenil (AMNH); Limarí, 24 Km S Socos, Rt. 5, Km 347 (30°53'S 71°37'W, 360m), 9/XI/1993, N.I. Platnick et al. *col.*, 1♂ (AMNH); Los Maitenes, N of Amolantas, 27/IX/1980, L.E. Peña *col.*, $1 \stackrel{?}{\circ} 1 \stackrel{?}{\circ} 3$ juvenis (AMNH); Mayacún, Cordillera de los Andes [29°43'S 70°42'W], 1/V/1961, R. Donoso *col.*, 19 6 juvenis (AMNH); Ovalle, Ramadillas, 14-15/X/1994, L.E. Peña col., 2 juvenis (AMNH); Salamanca [31°47'S 70°58'W], 1/V/1961, J. Aros *col.*, 1♀ 1(AMNH); Tongoy [30°15'S 71°29'W], 21/IX/1996, $1 \stackrel{?}{\circ} 2 \stackrel{\circ}{\downarrow} 4$ juvenis (AMNH). Iquique: Dolores, Tamarugal, Km 1870, Bajo contra Salinas, 13/VIII/1994, H. Larrain col., 1 juvenil (AMNH); Pachica, Quebrada de Tarapacá [19°48'S 69°17'W], $1 \stackrel{\frown}{_{\sim}} 1 \stackrel{\bigcirc}{_{\sim}} 1$ juvenil (AMNH); Rio Seco [20°15'S 70°7'W], 21/VI/1998, 1^Q (AMNH). Santiago: Cajon del Maipo, El Canelo [33°37'S 70°23'W], XII/1984, L.E. Peña col., 2♀ 1(AMNH); El Manzano [33°34'S 70°48'W], 13/X/1982, 1 juvenil (AMNH); La Dormida, Til-Til [33°5'S 70°55'W, 2000m], 16-18/XI/1984, L. Irarrazaval *col.*, 1♂ (AMNH); Lampa [33°16'S 70°53'W], V/1979, L.E. Peña col., 4 juvenis (AMNH); Quebrada de la Plata [33°30'0"S 70°53'0"W], 24/X/2010, C. Veloso *col.*, 1♀ (IBSP 161103); Quilicura [33°21'S 70°43'W], 25/V/1979, L.E. Peña col., 1♀ 2 juvenis (AMNH), VIII-IX/1979, 133 juvenis (AMNH), V/1979, 133 juvenis (AMNH); Renca [33°23'S 70°45'W], 11/X/1984, 1 (AMNH). Tarapacá: Altos de Pica [20°22'0"S 68°57'0"W], 21/II/2012, M. Ferrú *col.*, 1♀ (IBSP 162891); Arica [18°29'S 70°19'W], VII/1961, J. Aros *col.*, 2♀ (AMNH); Iquique, Iquique, Playa Chanabaya (20°53'11.46"S 70°8'12.36"W), 13/VII/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, $3 \stackrel{\frown}{\circ} 1 \stackrel{\bigcirc}{\circ} 1$ juvenil (IBSP 162893), Playa Puenta Gruesa (20°2'53.94"S 70°10'53.4"W), 1♀ (IBSP 162892), Playa Río Seco $(21^{\circ}0'8.28''S 70^{\circ}9'51''W)$, $1^{\circ}_{\circ}1^{\circ}_{\circ}3$ juvenis (IBSP 162883), Playa San Marcos (21°6'2.46"S 70°7'14.7"W), 1♀ 2 juvenis (IBSP 162880), Punta Patache (20°48'3.84"S 70°11'14.1"W), $1 \stackrel{?}{\circ} 2 \stackrel{\circ}{_{_{_{_{_{_{}}}}}}} 6$ juvenis (IBSP 162887), Playa Quinteros (20°36'39.24"S 70°7'14.7"W), 2^Q (IBSP 162879); Tamarugal, Canchones, Centro Experimental Canchones (20°26'42"S 69°32'1.8"W), 10/VII/2012, 1° 15 juvenis (IBSP 162899), Huara, Quebrada Miñimiñi (19°12'12.6"S 70°0'21.6"W), 11/VII/2012, 1♀ (IBSP 162898), (19°12'126"S 70°0'21.6"W), 23 juvenis (IBSP 162898), Pisagua, (19°35'11.4"S 70°13'0.6"W), 7♀ 9 juvenis (IBSP 162900), Pozo Almonte, La Huavca (20°26'8.4"S 69°32'43.2"W), 10/VII/2012, 2♀ 1(IBSP 162881), Pampa del Tamarugal, $1\bigcirc 1\bigcirc 3$ juvenis (IBSP 162910); Quebrada de Tarapacá [19°48'S 69°17'W, 1300m],

25/I/1992, L.E. Peña *col.*, 13° 3 \bigcirc 6 juvenis (AMNH). **Valparaíso**: Los Andes [32°50'S 70°35'W], 30/IX/1965, H. Heatwole *col.*, 13° (AMNH); Petorca, Pichicuy, Quebrada Huaquen [32°20'S 71°28'W, 10m], 2/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, 19° (AMNH). Pocón [18°26'59.8"S 70°3'59.33"W, 550m], 23/VI/2010, 19° 1 juvenil (UAP-Chile).



Figs. 173–176. *Sicarius* sp. 1 (Chile) de Caldera, Atacama, Chile (AMNH). 173. Macho, carapaça, dorsal. 174. Macho, fêmures, dorsal. 175. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 176. Fêmea, espermatecas, ventral.

Sicarius sp. 1 (Chile)

Figs. 173–176, 235C

Nota. Por estar restrito a uma região diferente das espécies estudadas por Nicolet (1849), esse morfótipo provavelmente representa uma espécie não descrita.

Diagnose. Esta espécie é muito similar a *S. terrosus*, possuindo um bulbo curvado e sem distinção clara entre o corpo do bulbo e o êmbolo (Fig. 175). Machos são diagnosticados pelo bulbo mais longo e esguio. Fêmeas são diagnosticadas pelas

espermatecas com menor número de ramos (6 a 10), que também são mais longos e apresentam a curvatura em gancho no ápice menos frequentemente (Fig. 176).

Distribuição. Áreas desérticas da região costeira das províncias de Atacama e Antofagasta, centro-norte do Chile (Fig. 235).

Material examinado. Chile. Antofagasta: Atacama, Chañaral, Flamenco coastal dunes [26°37'S 70°36'W, 10m], 13/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, 1 \bigcirc (AMNH), 10/X/1992, 1 \bigcirc (AMNH), N of Chañaral [26°22'S 70°36'W], L.E. Peña *col.*, 1 \bigcirc (AMNH), Parque Nacional Pan de Azúcar (26°18'8.58"S 70°37'41.64"W), 17/VII/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, 5 \bigcirc 1 juvenil (IBSP 162886), (26°21'20.76"S 70°38'16.62"W), 2 \bigcirc 9 \bigcirc 9 juvenis (IBSP 162897). Atacama: Caldera, 25 Km SE Caldera, 27-28/X/1983, 1 \bigcirc (AMNH), Puerto Viejo [27°20'S 70°56'W], 15-16/X/1992, L.E. Peña *col.*, 1 \bigcirc 2 juvenis (AMNH), [27°4'S 70°48'W], 20/VII/1983, J. Moreno *col.*, 1 \bigcirc 3 \bigcirc 3 juvenis (AMNH); Copiapó [27°22'S 70°19'W], 20/X/1982, 2 \bigcirc 3 juvenis (AMNH); Puerto Viejo, E of Puerto Viejo, 9-10/X/1980, L.E. Peña *col.*, 1 \bigcirc 1 juvenil (AMNH); Vallenar, 56 Km N Vallenar, 9/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, 1 \bigcirc (AMNH); 21-23/X/1983, 1 \bigcirc 3 juvenis (AMNH), X/1980, L.E. Peña *col.*, 2 \bigcirc (AMNH).

Sicarius sp. 2 (Chile)

Figs. 177-180, 235B

Nota. Esta morfoespécie, juntamente com os morfótipos *Sicarius* sp. 3, 4 e 5 listados abaixo, apresenta a morfologia correspondente ao descrito na seção dos *Thomisoides* "rugosos" proposta por Nicolet (1849). Essas espécies apresentam tamanho corporal reduzido (Figs. 177, 181, 185, 189), esterno truncado posteriormente (Fig. 184), olhos laterais sobre pequenos tubérculos (Fig. 188) e corpo coberto por muitas macrosetas clavadas (Figs. 178, 182), sendo algumas dessas de coloração branca. Entretanto, a partir das descrições originais e dos tipos, todos juvenis, não é possível ligar os nomes disponíveis aos morfótipos. Isso só será possível caso material coletado na localidadetipo permita uma identificação correta das espécies de Nicolet. Por isso, os nomes *S. fumosus* (Nicolet, 1849), *S. crustosus* (Nicolet, 1849), *S. lanuginosus* (Nicolet, 1849) e *S. deformis* (Nicolet, 1949) não puderam ser aplicados a nenhum dos morfótipos que avaliei.

Diagnose. Machos dessa espécie são similares aos de *Sicarius* sp. 3 (Chile) por possuírem êmbolo curvado e claramente distinto do corpo do bulbo, mas diferem por possuí-lo mais longo (Fig. 179). Fêmeas diferem de todas as espécies neotropicais de *Sicarius* por apresentarem os ramos medianos das espermatecas muito mais longos que as demais e retorcidos no ápice (Fig. 180).

Distribuição. Áreas costeiras desérticas da região centro-sul do Chile, nas províncias de Coquimbo, Santiago e Valparaíso (Fig. 235).

Material examinado. Chile. Coquimbo: Choapa, 19 Km N Los Vijos, Rt. 5, Km 244 (31°45'S 71°31'W, 5m), 9/XI/1993, N.I. Platnick et al. *col.*, 1 $\stackrel{\circ}{}$ (AMNH); Los Vilos, 6.5 Km N Los Vilos, 16/X/1992, 1 $\stackrel{\circ}{}$ (AMNH). **Santiago**: Cajon del Maipo, El Canelo [33°37'S 70°23'W, 1000m], 1980, L.E. Peña *col.*, 1 $\stackrel{\circ}{}$ (AMNH). **Valparaíso**: Quillota, Palmas de Ocoa [32°54'S 71°5'W, 475m], 12/I/1985, N.I. Platnick & O.F. Francke *col.*,



Figs. 177–180. *Sicarius* sp. 2 (Chile) de Quillota, Valparaíso, Chile (AMNH). 177. Macho, carapaça, dorsal. 178. Macho, fêmures, dorsal. 179. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 180. Fêmea, espermatecas, ventral.

1 $car{d}$ (AMNH) [32°54'S 71°5'W], 25/V/1984, R. Calderón G. *col.*, 1 $car{d}$ (AMNH), [32°58'S 71°4'W], 1 $car{d}$ (AMNH), Palmas de Ocoa, Parque Nacional La Campaña, 29/I/1985, 1 $car{d}$ (AMNH), 21/XII/1984, 1 $car{d}$ (AMNH), 30/XI/1984, 2 $car{d}$ (AMNH). Sem dados: 1 $car{d}$ (AMNH).

Sicarius **sp. 3** (Chile) Figs. 181–184, 235C

Diagnose. O único macho conhecido desse morfótipo se distingue de *Sicarius* sp. 2 (Chile) por possuir um êmbolo mais curto, menos curvado e mais paralelo ao corpo do bulbo (Fig. 183). Fêmeas desse morfótipo não são conhecidas.

Distribuição. Conhecido de uma única localidade em Coquimbo, Chile central (fig. 235).


Figs. 181–184. *Sicarius* sp. 3 (Chile) de Elqui, Coquimbo, Chile (AMNH). 181. Macho, carapaça, dorsal. 182. Macho, fêmures, dorsal. 183. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 184. Macho, esterno, ventral.

Material examinado. Chile. Coquimbo: Elqui, 9 Km S Cruz Grande (29°30'S 71°19'W, 5m), 11/XI/1993, N.I. Platnick et al. *col.*, 1♂ (AMNH)



Figs. 185–188. *Sicarius* sp. 4 (Chile) de Cauquenes, Maule, Chile (AMNH). 185. Macho, carapaça, dorsal. 186. Macho, fêmures, dorsal. 187. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 188. Macho, clípeo, anterior.

Sicarius sp. 4 (Chile)

Figs. 185-188, 235C

Diagnose. Machos diferem das outras espécies chilenas de tamanho pequeno e corpo recoberto de cerdas clavadas pelas seguintes características do bulbo palpal: distinção pouco pronunciada entre a base e o corpo do bulbo, e êmbolo reto formando um ângulo agudo com o corpo do bulbo (Fig. 184). Fêmeas desse morfótipo não são conhecidas.

Distribuição. Conhecido de uma única localidade em Maule, centro-sul do Chile (Fig. 235).

Material examinado. Maule: Cauquenes, W of Cauquenes [35°58'S 72°19'W, 350m], 4/X/1983, 1♂ (AMNH), V/1984, L. Irarrazaval *col.*, 1♂ (AMNH).

Sicarius **sp. 5 (Chile)** Figs. 189–192, 235B

Nota. Por estar restrito a uma região diferente das espécies estudadas por Nicolet (1849), esse morfótipo provavelmente representa uma espécie não descrita.

Diagnose. Machos dessa espécie se distinguem dos demais *Sicarius* chilenos por possuir o corpo do bulbo esguio e levemente ondulado na região apical (Fig. 191). Fêmeas se distinguem por possuírem espermatecas com oito a doze ramos digitiformes, não-retorcidos, que decrescem em tamanho da região mediana para as laterais (Fig. 192).



Figs. 189–192. *Sicarius* sp. 5 (Chile) de Paposo, Antofagasta, Chile (macho, AMNH) e Isla de Chañaral, Atacama, Chile (fêmea, AMNH). 189. Macho, carapaça, dorsal. 190. Macho, fêmures, dorsal. 191. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 192. Fêmea, espermatecas, ventral.

Distribuição. Áreas desérticas da costa da região centro-norte do Chile, nas províncias de Antofagasta e Atacama (Fig. 235).

Material examinado. Chile. Antofagasta: Paposo, 24 Km S Paposo, 11/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, 1 \checkmark (AMNH), 4 Km N Paposo, 1 \updownarrow (AMNH), 6 Km E Paposo, 12/X/1992, 1 \checkmark 1 juvenil (AMNH). Atacama: Copiapó, 35 Km S Copiapó, 16-17/X/1992, L.E. Peña *col.*, 1 \updownarrow (AMNH), 40 Km S Copiapó, 23-25/X/1983, 2 \updownarrow (AMNH); Isla de Chañaral [29°1'S 71°34'W], 30/X/1980, L.E. Peña *col.*, 1 \clubsuit 1 juvenil (AMNH). Coquimbo: Elqui, 20km N La Serena, Rt. 5, Km 491, 6/X/1992, N.I. Platnick et al. *col.*, 1 \checkmark (AMNH).

Sicarius patagonicus (Simon in Mello-Leitão, 1919)

Figs. 193-196, 235C

Thomisoides patagonicus Simon in Mello Leitão, 1919: 475, fig. 1. Síntipos da Patagonia, Argentina, supostamente depositados no MZSP (Mello Leitão 1919), não encontrados (R. Pinto-da-Rocha, com. pess.).

Thomisoides patagonicus Mello-Leitão, 1940: 8, fig. 8.

- *Thomisoides irregularis* Mello-Leitão, 1940: 9, fig. 9. Holótipo fêmea de Arroyto, Neuquén, Argentina, depositado no UNLP (14270), examinado. Sinonimizado por Gerschman de Pikelin & Schiapelli 1979.
- Sicarius patagonicus Gerschman de Pikelin & Schiapelli, 1979: 88, fig. 1a, prancha 2, figs. 7-8, 11.

Notas. Mello-Leitão (1919) descreveu a espécie, porém atribuiu a descrição a Eugene Simon alegando que o mesmo já havia identificado os tipos com uma etiqueta e os depositado no Museu Paulista. Na descrição original, o autor informa que os tipos se encontram nesse museu, porém os mesmos não puderam ser encontrados para exame. Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979) não informam se examinaram os tipos de *S. patagonicus* ou não, e por isso sua identificação dessa espécie deve ser tomada com cautela. Porém, prefiro adotar a interpretação dessas autoras para essa espécie até que material da localidade-tipo esteja disponível para exame. Os registros de distribuição reportados por Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979) e Binford *et al.* (2008) foram incluídos no mapa de distribuição da espécie (Fig. 235).



Figs. 193–196. *Sicarius patagonicus* (Simon *in* Mello-Leitão, 1919) de Languineo, Chubut, Argentina (AMNH). 193. Macho, carapaça, dorsal. 194. Macho, fêmures, dorsal. 195. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 196. Fêmea, espermatecas, ventral.

Diagnose. Machos se distinguem de outras espécies de *Sicarius* por possuir um bulbo curto e robusto, com êmbolo curto e levemente curvado (Fig. 195). Fêmeas se distinguem pelos ramos das espermatecas muito convolutos e com reservatórios apicais pequenos (Fig. 196).

Distribuição. Região central da Argentina (Fig. 235).

Material examinado. Argentina. Chubut: Languineo, E^a Manantiales [43°24'S 70°8'W], 6-10/XI/1985, L.E. Peña *col.*, $1 \stackrel{>}{\circ} 3 \stackrel{\bigcirc}{\circ}$ (AMNH). Córdoba: Villa Carlos Paz, 2 Km NE Villa Carlos Paz, 15/III/1988, F.A. Coyle et al. *col.*, $1 \stackrel{\bigcirc}{\circ}$ (AMNH). Neuquen: Arroyito [39°4'44"S 68°34'58"W], M. Birabén *col.*, $1 \stackrel{\bigcirc}{\circ}$ (UNLP 14270).

Sicarius rupestris (Holmberg, 1881)

Figs. 197-200, 235A

Thomisoides rupestris Holmberg, 1881: 153, prancha 4, fig. 9. Síntipos de Sierra Pichy-Mahuida, La Pampa, Argentina, perdidos, não examinados.

Sicarius rupestris Tullgren, 1901: 187.

Thomisoides rupestris Mello-Leitão, 1940: 8, figs. 6-7.

Sicarius rupestris Gerschman & Schiapelli, 1979: 88, fig. 1c.

Sicarius rupestris Labarque & Ramírez, 2012: 3, figs. 2F, 5C-D, 8C-D, 9F, 10F, 11F, 12F, 13F, 14F, 15F, 16F, 17F, 18F, 19F, 20F, 26A-F, 27A-B, 30E.

Nota. Como muitos outros tipos de Holmberg, o de *S. rupestris* encontra-se perdido. Assim como para *S. patagonicus*, Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979) não afirmam ter identificado a espécie através do exame dos tipos, mas prefiro adotar sua interpretação da espécie até que material da localidade-tipo esteja disponível. Os registros de distribuição reportados por Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979) e Binford *et al.* (2008) foram incluídos no mapa de distribuição da espécie (Fig. 235).



Figs. 197–200. *Sicarius rupestris* (Holmberg, 1881) de Valle de los Altares, Chubut, Argentina (AMNH). 197. Macho, carapaça, dorsal. 198. Macho, fêmures, dorsal. 199. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 200. Fêmea, espermatecas, ventral.

Diagnose. Machos se distinguem das outras espécies argentinas pelo bulbo longo e esguio, com um êmbolo curvado (Fig. 199). Fêmeas são diagnosticadas pelos ramos das espermatecas não-convolutos e com grande reservatório arredondado no ápice (Fig. 200).

Distribuição. Região central da Argentina.

Material examinado. Argentina. Chubut: Valle de los Altares [43°53'S 68°24'W], 3-5/XI/1990, L.E. Peña *col.*, $2 \stackrel{\circ}{\circ} 1 \stackrel{\circ}{\downarrow}$ (AMNH). Córdoba: Pampa de Achala (31°36'S 64°52'W), 2/III/2002, C.A. Rheims, A.J. Santos & M.O. Gonzaga *col.*, $1 \stackrel{\circ}{\circ}$ (IBSP 36168), $1 \stackrel{\circ}{\circ} 2$ juvenis (IBSP 36170).

Sicarius sp. 6 (Argentina)

Figs. 201–204, 235B

Thomisoides terrosus Mello-Leitão, 1941: 108, fig. 4. Identificação errada.

Sicarius terrosus Gerschman de Pikelin & Schiapelli, 1979: fig. 1b, prancha 1, 4-5. Identificação errada.

Sicarius terrosus Binford et al., 2008. Identificação errada.

Notas. Os autores citados acima erroneamente identificaram essa espécie como *S*. *terrosus*, aparentemente porque a descrição original de Nicolet (1849) é extremamente superficial e se aplica a diversas espécies do gênero, não permitindo uma correta identificação. Este morfótipo provavelmente representa uma espécie não descrita. Os registros de distribuição reportados por Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979) e Binford *et al.* (2008) foram incluídos no mapa de distribuição (Fig. 235).

Diagnose. Machos são similares aos de *S. cariri*, com um êmbolo curto, reto e formando um ângulo aproximadamente reto com o corpo do bulbo (Fig. 203), mas diferem por não possuírem grupos de macrosetas negras nas pernas (Fig. 202) e por possuírem menos macrosetas clavadas na carapaça (Fig. 201). Fêmeas se distinguem de

todas as espécies neotropicais de *Sicarius* pelos ramos das espermatecas numerosos e muito curtos, não ultrapassando a membrana dorsal em comprimento (Fig. 204).



Figs. 201–204. *Sicarius* sp. 6 (Argentina) de Río Sali, Tucumán, Argentina (macho, AMNH) e La Curtiembre, Salta, Argentina (fêmea, AMNH). 201. Macho, carapaça, dorsal. 202. Macho, fêmures, dorsal. 203. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 204. Fêmea, espermatecas, ventral.

Distribuição. Região noroeste da Argentina, com um registro isolado em Buenos Aires (Fig. 235).

Material examinado. Argentina. Buenos Aires: Buenos Aires [34°36"'S 58°22"'W], 24/VIII/1988, L. Coronel *col.*, $13^{\circ} 32^{\circ} 1$ juvenil (IBSP 4057). Catamarca: Puenta Balasta, 15 Km N of Puenta Balasta, 13/II/1993, L.E. Peña *col.*, $13^{\circ} 22^{\circ}$ (AMNH). Neuquen: Senilopa, I-II/1973, O. de Ferrariis *col.*, 12° (AMNH). Salta: La Curtiembre [22°55'S 63°13'W, 1200m], 15/II/1993, L.E. Peña *col.*, 12° (AMNH). Tucumán: Amaicha del Valle, 9.8 Km E Amaicha del Valle, 28/III/1992, P. Devries et al. *col.*, 12°

(AMNH); Río Sali, below rt. 9 bridge, 6.3 km S border with Salta province, 17/III/1988, F.A. Coyle et al. *col.*, 1°_{\circ} (AMNH).



Figs. 205–210. *Sicarius* sp. 7 (Bolívia e Peru) de Lagunillas, Santa Cruz, Bolívia (Figs. 205, 207, 209, MZSP 48990) e Quispicanchi, Cusco, Peru (Figs. 206, 208, 210, UNSAAC). 205. Macho, carapaça, dorsal. 206. Macho, fêmures, dorsal. 207. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 208. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 209. Fêmea, espermatecas, ventral. 210. Fêmea, espermatecas, ventral.

Sicarius sp. 7 (Bolívia e Peru)

Figs. 205-210, 236A

Nota. Este morfótipo provavelmente representa uma espécie não descrita.

Diagnose. Machos se distinguem pelo tubérculo proximal do fêmur palpal muito esclerotizado e pelo bulbo grosso e robusto, com êmbolo muito curto (Figs. 207–208). Fêmeas se distinguem pelos ramos das espermatecas: robustos, digitiformes, não-convolutos, com reservatório no ápice muito pequeno e indistinto, e com poros ventrais muito desenvolvidos (Figs. 209–210).

Distribuição. Florestas tropicais estacionais secas do centro-sul da Bolívia, da região de Cusco, no Peru e no extremo oeste do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Há um registro isolado em uma região de Chaco no Paraguai. Um juvenil coletado em Piraputanga, Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil (IBSP 24133) possivelmente é um representante dessa espécie.

Material examinado. Bolívia. Chuquisaca: E. Monteagudo [19°48'S 63°57'W, 1600m], 21-24/XII/1984, 1 \degree (AMNH). Cochabamba: Peña Colorado [18°10'S 64°52'W, 1600m], 13/II/1976,3 \degree (AMNH). Marquijja: E. Aiquile, 10/II/1976, 1 \circlearrowright 3 \degree (AMNH). Santa Cruz: La Bola, 8/I/1991, P.A. Goloboff et al. *col.*, 1 \degree (AMNH); Lagunillas (19°38'54.9"S 63°41'9"W), 4/XII/2010, R. Pinto-da-Rocha et al. *col.*, 1 \textdegree (MZSP 48990); San Antonio de Parapeti [20°1'S 63°13'W], 1991, B. Malkin *col.*, 2 \textdegree 2 \degree (AMNH). Brasil. Mato Grosso do Sul: Corumbá, S. Urucum [19°0'S 57°39'W, 118m], 25-30/XI/1960, Cory & Lenko *col.*, 1 \textdegree (MZSP 8261). Paraguai. Boqueron: Estancia Iparoma, 19 Km N Filadelfia, 5/X/1978, K.L. Anderson *col.*, 1 \textdegree 1♀ (AMNH). Peru. Cusco: Quispicanchi [13°31'S 71°56'W, 3000m], 15/III/2012, Huacarpay *col.*, 1 \textdegree 1♀ (UNSAAC).

Sicarius peruensis (Keyserling, 1880)

Figs. 211-214, 236B

Thomisoides peruensis Keyserling, 1880: 272, prancha 8, fig. 150. Síntipos juvenis de várias localidades do Peru, depositados na PAN, parcialmente examinados. Sicarius peruensis Simon, 1893: 271.

Sicarius peruensis Aguilar & Méndez, 1971: 143, prancha 2.

Sicarius peruvianus Lehtinen, 1986: 152, fig. 3 (correção inválida).

Nota. Esta espécie foi originalmente descrita por Keyserling (1880) a partir de machos e fêmeas de diferentes localidades, incluindo Lima, Monterico, San Malu, Montana Nancho e Chorillos, todas no Peru. Os síntipos adultos não foram encontrados. A identificação deste morfótipo foi feita a partir dos desenhos do palpo do macho feitos por Keyserling (1880) e considerando que ele apresenta distribuição concordante com a da série sintípica de Keyserling.

Diagnose. Essa espécie é mais similar a *S. gracilis*, com a qual tem uma distribuição largamente simpátrica e compartilha um êmbolo longo e ramos ventrais retorcidos na espermateca. Machos se distinguem pelo êmbolo mais curto e menos dobrado no ápice, e pela distinção mais suave entre a base e o corpo do bulbo (Fig. 213). Fêmeas se distinguem por seus ramos das espermatecas, mais curtos e robustos, e pelo ramo ventral da espermateca, mais curto e menos retorcido em *S. peruensis* (Fig. 214).



Figs. 211–214. *Sicarius peruensis* (Keyserling, 1880) de Chincha, Ica, Peru (IBSP 162921). 211. Macho, carapaça, dorsal. 212. Macho, fêmures, dorsal. 213. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 214. Fêmea, espermatecas, ventral.

Distribuição. Florestas secas da costa do Equador e norte do Peru e costa desértica do Peru central (Fig. 236).

Material examinado. Equador. Manabi: Puerto Lopez, Parque Nacional Machalilla (1°35'27"S 80°45'50"W), 2/IV/2011, A. Chagas et al. *col.*, $3 \stackrel{\circ}{\circ} 1$ juvenil (MNRJ 6259). **Peru. Ancón**: Ancón [11°42'S 77°7'W], 8/II/1947, J.C. Pallister *col.*, $1 \stackrel{\circ}{\circ}$ (AMNH). **Ica**: Chincha, Laran, Luchumarca (13°22'12.2"S 75°52'4.7"W), 19/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, $5 \stackrel{\circ}{\circ} 1 \stackrel{\circ}{\circ} 6$ juvenis (IBSP 162921); Nazca, [14°50'S 74°56'W], IV/1990, H. Aslencios *col.*, $1 \stackrel{\circ}{\circ}$ (MUSM 504935); Palpa, Dunas de Usaca, Tambo de Perro (14°49'25.3"S 75°12'21.4"W, 281m), 3/IV/2010, M. Vilchez & D. Silva D. *col.*, $1 \stackrel{\circ}{\circ}$ (MUSM 501200). **Lambayeque**: Lobos de Tierra, Isla Lobos de Tierra (6°27'S 80°53'W), VIII/1939, K.P. Schmidt *col.*, $2 \stackrel{\circ}{\circ} 2 \stackrel{\circ}{\circ}$ (AMNH); Las Pampas, Km 885 old Pan-American Highway [5°52'S 79°46'W], 8/IV/1981, S.W. Cardiff *col.*, $1 \stackrel{\circ}{\circ}$ (AMNH). **Lima:** Cañete, Lunahuana (12°58'36.86"S 76°9'46.02"W), 18/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, $4 \stackrel{\circ}{\circ} 6$ juvenis (IBSP 162920), (12°59'9.2"S 76°9'29.2"W), $3 \stackrel{\circ}{\circ} 4 \stackrel{\circ}{\circ} 4 \stackrel{\circ}{\circ} 3$ juvenis (IBSP 162927), $1 \stackrel{\circ}{\circ}$ (MUSM 504946).

Sicarius yurensis Strand, 1908 novo status

Figs. 215–218, 235B

Sicarius terrosus yurensis Strand, 1908: 227. Fêmea de Yura, Peru, supostamente depositada no Museu de Wiesbaden, não encontrado (F. Geller-Grimm, com. pess).

Nota. Strand examinou uma fêmea proveniente de Yura, Peru, e identificou-a como *S. terrosus*. Na sua descrição, ele apontou diversas diferenças entre esse espécime e aquele descrito por Keyserling (1880), sem estar seguro se se tratavam de variações individuais ou causadas pela má preservação do espécime. Uma das diferenças apontadas por ele era a largura da face anterior do cefalotórax (4 mm em seu espécime, 2,8 mm no de Keyserling, ambos com 8 mm de comprimento de carapaça). Embora não estivesse certo do *status* de seu espécime, Strand adicionou ao final da descrição que

"possivelmente sua variedade pudesse ser nomeada *yurensis*". Com isso, Platnick (2013) considera *S. terrosus yurensis* uma subespécie válida. Examinei um indivíduo macho proveniente de Yura, Peru e constatei que, de fato, esse espécime (e outros do mesmo morfótipo) apresenta a região cefálica larga e intumescida, além de diferenças marcantes na genitália. Com isso, decidi elevar *S. yurensis* ao estado de espécie.

Diagnose. Esta espécie se distingue de todos os *Sicarius* neotropicais pela região cefálica intumescida (Fig. 215). Machos se distinguem ainda pelo bulbo palpal muito longo e esguio, com êmbolo pouco dobrado em relação ao corpo do bulbo (Fig. 217). Fêmeas possuem genitália com morfologia indistinguível à de *S. terrosus*, com vários ramos curtos e dobrados em formato de bengala no ápice (Fig. 218).

Distribuição. Costa desértica do centro-sul do Peru e extremo norte do Chile (Fig. 235).



Figs. 215–218. *Sicarius yurensis* Strand, 1908 **novo** *status* de Yura, Arequipa, Peru (macho, AMNH) e Las Yaras, Tacna, Peru (fêmea, AMNH). 215. Macho, carapaça, dorsal. 216. Macho, fêmures, dorsal. 217. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 218. Fêmea, espermatecas, ventral.

Material examinado. Chile. Tarapacá: Quebrada Chipana (20°48'56''S 69°7'43''W), 23/VIII/2009, A. Taucare-Ríos *col.*, 1 \bigcirc (IBSP 161783). **Peru. Arequipa:** Yura [16°15'S 71°40'W], 10/VIII/1939, K.P. Schmidt *col.*, 1 \bigcirc 1 juvenil (AMNH). **Ica:** Chincha, Grocio Prado, San Juan (13°24'20.7''S 75°59'19.8''W), 19/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, 4 juvenis (IBSP 162912). **Lima:** Lunahuana [12°58'S 76°7'W], 1 juvenil (MUSM 504943). **Tacna**: Las Yaras [17°52'S 70°33'W, 400m], 3-5/XI/1983, 1 \bigcirc (AMNH), 28/10/2009, 1 \bigcirc (UAP-Chile).



Figs. 219–222. *Sicarius gracilis* (Keyserling, 1880) de Huarochiri, Lima, Peru (IBSP 162929). 219. Macho, carapaça, dorsal. 220. Macho, fêmures, dorsal. 221. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 222. Fêmea, espermatecas, ventral. Seta indica o ramo ventral retorcido da espermateca.

Sicarius gracilis (Keyserling, 1880)

Figs. 219-222, 236A

Thomisoides gracilis Keyserling, 1880: 275. Tipo de Monterico, Peru, depositado na PAN, não encontrado.

Nota. Keyserling descreveu essa espécie a partir de um indivíduo coletado em "Monterico, Peru". Esta localidade é vaga e não permite a correta identificação da localidade-tipo. No entanto, preferi utilizar esse nome para o morfótipo que ocorre em abundância na costa peruana, ao invés de considerar *S. gracilis* como um nome dúbio.

Diagnose. Esta espécie é mais similar a *S. peruensis* e *S. utriformis*, com as quais compartilha um êmbolo longo e ramos ventrais retorcidos na espermateca. Machos distinguem-se pelo êmbolo mais longo e pela distinção marcada entre o corpo e a base do bulbo (Fig. 221). Fêmeas se distinguem de *S. peruensis* pelos ramos das espermatecas mais longos e esguios e pelo ramo ventral da espermateca mais longa e retorcida, e de *S. utriformis* por não possuir microprojeções translúcidas nos ramos das espermatecas (Fig. 222).

Distribuição. Costa desértica do norte e centro do Peru (Fig. 236).

Material examinado. Peru. Ica: Chincha, Grocio Prado, San Juan (13°24'20.7"S 75°59'19.8"W), 19/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. col., 3∂ 5♀ 1 juvenil (IBSP 162912), (13°24'53.4"S 76°6'13"W), 2^{-1}_{0} 4 $^{\circ}_{1}$ 1 juvenil (IBSP 162930); Pisco, Humay (13°42'2.1"S 75°49'15"W), 2♂ 6♀ 3 juvenis (IBSP 162915). La Libertad: Guanape, Isla Norte [8°32'S 78°57'W], II/1979, D. Duffey *col.*, $3\sqrt[3]{4}$ juvenis (AMNH); Trujillo, Hacienda Cartavio [8°6'S 79°1'W], VI-VII/1939, W. Weyrauch col., 1 (AMNH). Lima: Atocongo [12°12'S 76°54'W], 4/XI/1951, Koepcke *col.*, 1°_{\downarrow} 1 juvenil (MUSM 504945); Cañete, Chilca (12°31'35.8"S 76°42'12.1"W), 18/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. col., 8^A 1 (IBSP 162916); Canta, Canta (11°37'39.1"S 76°46'29.5"W), 13/VI/2012, 2∂ 6♀ (IBSP 162924), Road to Arahuay (11°39'44.3"S 76°46'7.3"W), 1♀ (IBSP 162928), Santa Rosa de Quives, Trapiche (11°41'29.8"S 76°48'58.7"W), 1♂ (IBSP 162914); Chosica, Santa María de Chosica [11°56'S 76°42'W, 1084m], X/1968, O. Meneses *col.*, 1°_{\downarrow} 1 juvenil (IBSP 2579); Desembocadura Río Chillon, 17/II/1984, D. Silva D. col., 1^o (MUSM 504939); E. Sta. Maria del Mar, Puquio de Chilca, Quebrada de Chilca, 7km [12°24'S 76°45'W, 720m], 24/XII/1973, O.F. Francke *col.*, 1^Q (AMNH); Huaral, Reserva Nacional de Lachay (11°22'39.8"S 77°19'24.7"W), 15/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. *col.*, 43° 49 3 juvenis (IBSP 162923), (11°24'44.2"S 77°22'6.9"W), 1^Q 2 juvenis (IBSP 162922); Huarochiri, Chilca, Via Santo Domingo de los Olleros (12°27'1.4"S 76°37'28.4"W), 18/VI/2012, 1

1º 3 juvenis (IBSP 162919), Nieve Nieve, (12°1'31.1"S 76°41'11.1"W), 16/VI/2012, 1°_{\circ} 1 $\stackrel{\circ}{_{\circ}}$ 1 juvenil (IBSP 162932), Ricardo Palma (11°55'30.3"S 76°39'14.6"W), 14/VI/2012, 1♂ 1♀ 2 juvenis (IBSP 162929), Sisicaya (12°1'39.9"S 76°37'53.2"W), 16/VI/2012, 1 \bigcirc 2 juvenis (IBSP 162926); Huaycan, Cieneguilla [12°4'S 76°45'W], 19/I/1986, D. Silva D. col., 1^Q (MUSM 504947); La Molina Vieja,[12°5'S 76°57'W], 4/I/1968, O. Meneses *col.*, 1 2 juvenis (IBSP 2578); Lima, Cieneguilla (12°3'15.5"S 76°44'37.5"W), 16/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. col., 6∂ 9♀ (IBSP 162917); Lomas de Atocongo [12°12'S 76°54'W], 26/V/1984, C. Mudahn col., 1♀ (MUSM 504942); Lomas de Lachay [11°22'S 77°21'W], X/1968, P. Aguilar *col.*, 1♀ 1 juvenil (MUSM 504932); Lomas Flor de Amancaes (11°59'S 77°7'W, 500m), 15-29/III/2005, C. Castillo col., 13 (MUSM 501530); Provincia de Cañete, Ásia, Via Coyallo (12°46'5.3"S 76°32'34.9"W), 18/VI/2012, A.D. Brescovit, A.J. Santos et al. col., 1 2 2 6 juvenis (IBSP 162931); Zapallal, [11°50'S 77°5'W], 21/VII/1986, J. Utene *col.*, 1^Q (MUSM 504941); Cieneguilla (12°6'S 76°49'W, 280m), 23/VI/2007, P. Centeno *col.*, 1° (MUSM 504934). **Panguana**: Rio Yuyapichis [9°36'S 74°56'W], 7/IX/1977, U. Meede *col.*, 1♀ (IBSP 2921).

Sicarius sp. 8 (Peru)

Figs. 223-226, 236A

Nota. Este morfótipo provavelmente representa uma espécie não descrita.

Diagnose. Machos são similares aos de *S. diadorim*, com os quais compartilham o êmbolo longo e formando um ângulo reto com o corpo do bulbo, porém diferem pelo êmbolo mais robusto, pela base do bulbo relativamente menor (Fig. 225) e por não possuírem grupos de macrosetas negras nas pernas (Fig. 224). Fêmeas são semelhantes às de *Sicarius* sp. 7 (Bolívia) por possuírem quatro ramos robustos nas espermatecas, mas diferem por esses serem levemente convolutos, pelos reservatórios apicais maiores e pelos poros ventrais menos desenvolvidos (Fig. 226).

Distribuição. Restrito à região de Huánuco, Peru (Fig. 236).

Material examinado. Peru. Huánuco: Acomayo, Andes [9°46'S 76°5'W], VII/1946, F. Woytkowski *col.*, 1 $\overset{\circ}{\circ}$ 6 juvenis (AMNH), (9°27'36"S 76°3'W, 2100m), 1 $\overset{\circ}{\circ}$ 1 $\overset{\circ}{\circ}$

(AMNH); Ambo [10°8'S 76°12'W, 2100m], W. Weyrauch *col.*, $2\stackrel{\bigcirc}{=} 2$ juvenis (AMNH); localidade inespecífica, III/1940, W. Weyrauch *col.*, $1\stackrel{\bigcirc}{=}$ (AMNH), 27/I/1947, J.C. Pallister *col.*, $1\stackrel{\bigcirc}{=}$ (AMNH).



Figs. 223–226. *Sicarius* sp. 8 (Peru) de Acomayo, Huánuco, Peru (macho, AMNH) e Ambo, Huánuco, Peru (fêmea, AMNH). 223. Macho, carapaça, dorsal. 224. Macho, fêmures, dorsal. 225. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 226. Fêmea, espermatecas, ventral.

Sicarius utriformis (Butler, 1877)

Figs. 227-230, 236B

Thomisoides utriformis Butler, 1877: 77, prancha 13, fig. 4. Holótipo juvenil de Charles Island (=Floreana ou Santa María), Galápagos, Equador, depositado no NHM, examinado.

Sicarius utriformis Simon, 1893: 270.

Sicaroides ultriformis Banks, 1902: 55 (grafia errônea).

Notas. Butler (1877) descreveu essa espécie a partir de um indivíduo juvenil coletado



Figs. 227–230. *Sicarius utriformis* (Butler, 1877) de Española, Galápagos, Equador (ERBINS). 227. Fêmea, carapaça, dorsal. 228. Macho, fêmures, dorsal. 229. Macho, palpo esquerdo, prolateral. 230. Fêmea, espermatecas, ventral. Detalhe mostra as microprojeções translúcidas da espermateca.

na ilha de Floreana (=Santa María). Os indivíduos que pude examinar vieram das ilhas de Española (um macho, uma fêmea e alguns juvenis) e Fernandina (uma fêmea subadulta). Portanto, até que seja determinado se a mesma espécie ocorre em todas as ilhas, a minha identificação deve ser tomada com cautela. Os registros de distribuição reportados por Butler (1877) e Banks (1902), e um registro de *Sicarius* coletado na ilha de Santa Cruz e depositado no MCZ, porém destruído antes que eu pudesse examiná-lo, foram incluídos no mapa (Fig. 236).

Diagnose. Machos são similares aos de *S. terrosus* por possuírem um bulbo curvo, com êmbolo longo, mas diferem pela transição mais suave entre a base e o corpo do bulbo (Fig. 229) e por possuírem cerdas negras nos fêmures (Fig. 228). Fêmeas são similares às de *S. gracilis*, com as quais compartilham espermatecas com um par de ramos ventrais longos e retorcidos, mas diferem por possuir várias microprojeções translúcidas nos ramos das espermatecas (Fig. 230).



Figs. 231–234. *Sicarius rugosus* (O.P.-Cambridge, 1899) de Santa Ana, Sonsonate, El Salvador (AMNH). 231. Fêmea, carapaça, dorsal. 232. Fêmea, fêmures, dorsal. 233. Macho, palpo direito, prolateral, espelhado. 234. Fêmea, espermatecas, ventral.

Distribuição. Arquipélago de Galápagos, Equador.

Material examinado. Equador. Galapagos: Isla de Española, Punto Cevallos [1°24'S 89°37'W], L. Baert *col.*, 1 juvenil (RBINS), 1991, L. Baert *col.*, 1 ♂ (RBINS 27720), 16/IV/1991, L. Baert et al. *col.*, 1♀ (RBINS); Isla de Fernandina, Tagus Cove [0°15'S 91°22'W], 1929, Arcturus *col.*, 1♀ subadulta (AMNH), 1 juvenil (AMNH).

Sicarius rugosus (O.P.-Cambridge, 1899)

Figs. 231-234, 236B

Sicarioides rugosus F. O. P.-Cambridge, 1899b: 49, prancha 3, fig. 12. Holótipo juvenil de Bebedero, Guanacaste, Costa Rica depositado no NHM, examinado.

Sicarius rugosus Simon, 1903: 982.

Sicarius rugosus Kraus, 1955: 11, fig. 16.

Sicarioides rugosus Lehtinen, 1986: 156, fig. 7.



Fig. 235. Distribuição de espécies de *Sicarius* neotropicais. A. *S. rupestris* (Holmberg) (quadrados) e *S. terrosus* (Nicolet) (círculos). B. *S. yurensis* Strand novo status (triângulos), *Sicarius* sp.2 (Chile) (círculos), *Sicarius* sp. 5 (Chile) (estrelas), *Sicarius* sp. 6 (Argentina) (quadrados). C. *S. patagonicus* (Simon *in* Mello-Leitão) (círculos), *Sicarius* sp. 1 (Chile) (estrelas), *Sicarius* sp. 3 (Chile) (quadrado), *Sicarius* sp.4 (Chile) (triângulo). Áreas cinza-claro representam florestas secas e áreas cinza-escuro representam desertos e estepes.

Nota. Os registros dessa espécie publicados por O.P.-Cambridge (1899b), Kraus (1955) e Binford *et al.* (2008) foram incluídos no mapa de distribuição da espécie (Fig. 236).



Fig. 236. Distribuição de espécies de *Sicarius* neotropicais. A. *S. gracilis* (Keyserling) (quadrados), *Sicarius* sp. 7 (Bolívia e Peru) (triângulos), *Sicarius* sp. 8 (Peru) (círculos). B. *S. rugosus* (O.P.-Cambridge) (quadrados), *S. utriformis* (Butler) (triângulos), *S. peruensis* (Keyserling) (círculos). Áreas cinza-claro representam florestas secas e áreas cinza-escuro representam desertos e estepes.

Diagnose. Machos podem ser distinguidos de todas as espécies neotropicais de *Sicarius* pelo palpo com um corpo do bulbo curto e um êmbolo longo e fortemente dobrado no ápice (Fig. 233). Fêmeas podem ser distinguidas pelas espermatecas com cerca de três pares de ramos curtos e robustos (Fig. 234).

Distribuição. Florestas secas de El Salvador e da região de Guanacaste, Costa Rica (Fig. 236).

Material examinado. Costa Rica. Guanacaste. Liberia, 19km N Filadelfia [10°36'N 85°32'W], 14/VII/1962, F.S. Truxal *col.*, 1 \bigcirc subadulta (AMNH). El Salvador. Sonsonate: Santa Ana, Laguna de Coatepeque [13°50'N 89°32'W, 730m], 20/IX/1957, Zilck *col.*, 1 \bigcirc 1 \bigcirc (AMNH).

Considerações finais

No total, examinei 610 fêmeas e 507 machos adultos de *Sicarius*, provenientes de cerca de 340 localidades distintas em nove países, que foram distribuídos em vinte morfótipos. Destes, 612 (294 machos e 318 fêmeas) estavam depositadas nas coleções científicas citadas (checadas até meados de 2012) e 505 (213 machos e 292 fêmeas) foram coletadas por mim e colaboradores.

Anteriormente a este estudo, quinze espécies e uma subespécie de *Sicarius* eram reconhecidas para a América do Sul. Após revisar a taxonomia do gênero no Novo Mundo, registro mais três novas espécies para o Brasil, uma para o Peru, uma para a Argentina e uma para a Bolívia, e elevo a única subespécie reconhecida anteriormente ao *status* de espécie. O Chile continua sendo um país problemático, uma vez que é o mais rico em espécies, porém com descrições confusas e tipos juvenis. Não obstante, ao menos três das espécies descritas para esse país parecem ser sinônimos de espécies mais antigas. Dessa forma, após o meu estudo o Novo Mundo passa a contar com vinte espécies/morfótipos de *Sicarius*.

Algumas das espécies de *Sicarius* estão entre as aranhas mais abundantes nas áreas em que ocorrem. Apesar disso, algumas espécies são localmente raras e têm distribuições restritas, como *Sicarius* sp. 8, *S. rugosus* e as chilenas do grupo *S. crustosus*. Isso sugere que mais espécies como essas possam ser descobertas quando novas localidades forem amostradas, além de chamar a atenção para a conservação desses organismos. É um fato bem conhecido que florestas tropicais secas estão sob ameaça de diferentes tipos de pressão (Miles *et al.* 2006). Como estão fortemente associados a esse tipo de bioma, a preservação das florestas secas e desertos é essencial para a conservação dos *Sicarius* neotropicais.

Referências bibliográficas

- Aguilar PG & Méndez MA. 1971. La "araña chata del nido de arena", Sicarius peruensis (Keyserling, 1880). I. Características morfológicas y ecológicas. Revista Peruana de Entomología 14, 143–156.
- Álvarez-Padilla F & Hormiga G. 2008. A protocol for digesting internal soft tissues and mounting spiders for scanning electron microscopy. *Journal of Arachnology* 35, 538–542.
- Banks N. 1902. Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition; 1898-1899. VII.
 Entomological Results (6). Arachnida. With field notes by Robert E.
 Snodgrass. Proceedings of the Washington Academy of Sciences 4, 49–86.

- Bell JR, Bohan DA, Shaw EM & Weyman GS. 2005. Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research* 95, 69–114.
- Binford GJ, Callahan MS, Bodner MR, Rynerson MR, Núñez PB, Ellison CE & Duncan RP. 2008. Phylogenetic relationships of *Loxosceles* and *Sicarius* spiders are consistent with Western Gondwanan vicariance. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 538–53.
- Binford GJ, Bodner MR & Cordes-Matthew HJ. 2009. Molecular evolution, functional variation, and proposed nomenclature of the gene family that includes sphingomyelinase D in sicariid spider venoms. *Molecular Biology and Evolution* 26, 547–566.
- Bonnet P. 1959. Bibliographia araneorum, vol. 2. Douladore, Toulouse, 4231-5058.
- Buckup EH. 1980. Variação interpopulacional dos receptáculos seminais em aranhas do grupo spadicea do gênero Loxosceles Heinecken & Lowe, 1832 (Araneae: Scytodidae). Iheringia, Série Zoologia 55, 137–147.
- Butler AG. 1877. Myriapoda and Arachnida. In Günther A (ed.), Account of the zoological collection made during the visit of H. M. S. "Peterel" to the Galapagos Islands. Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London. Messrs. Longmans, Green, Reader and Dyer, Londres, 75–77.
- Cambridge FOP. 1899a. On some spiders from Chili and Peru collected by Dr. Plate of Berlin. *Journal of the Linnean Society of London* 27, 15–22.
- Cambridge FOP. 1899b. Arachnida Araneida and Opiliones. *In* Godman FDC & Salvin O (eds.), *Biologia Centrali-Americana, Zoology*. R.H. Porter, London, 41–88.
- Coulson SJ, Hodkinson ID, Webb NR & Harrison JA. 2002. Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. *Functional Ecology* 16, 353–356.
- Cowie RH & Holland BS. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography* 33, 193–198.
- Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36, 49–84.
- de Queiroz A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 68–73.
- Duncan RP, Autumn K & Binford GJ. 2007. Convergent setal morphology in sand-covering spiders suggests a design principle for particle capture. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 274, 3049–3057.
- Gerschman de Pikelin BS & Schiapelli RD. 1979. Caracteres morfológicos válidos en la sistemática del género *Sicarius* (Walckenaer, 1847) (Araneae: Sicariidae). *Acta Zoologica Lilloana* 35, 87–96.
- Grehan J. 2001. Biogeography and evolution of the Galapagos: integration of the biological and geological evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 74, 267–287.
- Holmberg EL. 1881. Arácnidos. In Informe oficial de la Comisión científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Rio Negro (Patagonia), bajo los órdenes del General D. Julio A. Roca. Entrega I. Buenos Aires, Zoología, 117–168.

- Huber BA. 1995. Copulatory mechanism in *Holocnemus pluchei* and *Pholcus opilionoides*, with notes on male cheliceral apophyses and stridulatory organs in Pholcidae. *Acta Zoologica* (*Stockholm*) 76, 291–300.
- International Commision on Zoological Nomenclature. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres, xxix+306p.
- Karsch F. 1878. Exotisch-araneologisches. Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, 51, 332–333, 771–826.
- Karsch F. 1879. Sieben neue Spinnen von Sta Martha. Stettiner Entomologische Zeitung 40, 106–109.
- Keyserling E. 1880 Die Spinnen Amerikas, I. Laterigradae. Bauer & Raspe, Nürnberg: 1–283.
- Kraus O. 1955. Spinnen aus El Salvador (Arachnoidea, Araneae). Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 493: 1–112.
- Labarque FM & Ramírez MJ. 2012. The placement of the spider genus *Periegops* and the phylogeny of Scytodoidea (Araneae: Araneomorphae). *Zootaxa* 3312, 1–44.
- Lehtinen PT. 1986. Evolution of the Scytodoidea. *In* Eberhard WG, Lubin YD & Robinson B (eds.), *Proceedings of the Ninth International Congress of Arachnology, Panama 1983*. Smithsonian Tropical Research Institute, Ballboa, 149–157.
- Levi HW. 1967. Predatory and sexual behavior of the spider *Sicarius* (Araneae: Sicariidae). *Psyche* 74, 320–330.
- Levi HW & Levi LR. 1969. Eggcase construction and further observations on the sexual behavior of the spider *Sicarius* (Araneae: Sicariidae). *Psyche* 76, 29–40.
- Lins-Duarte PF. 1973. Descrição do alótipo macho de *Sicarius tropicus* (Mello-Leitão, 1936) (Araneae, Sicariidae). *Revista Brasileira de Biologia* 33, 309–314.
- Lotz LN. 2012. Present status of Sicariidae (Arachnida: Araneae) in the Afrotropical region. Zootaxa 3522, 1–41.
- Lucas S, Cirelli A, Knysak I & Zveibil L. 1979. Aracnídeos coletados no Piauí durante a realização do Projeto Rondon XXII. *Memórias do Instituto Butantan* 43, 127–138.
- Magalhães ILF, Brescovit AD & Santos AJ. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa* 3599, 101–135.
- Marin J, González B, Poulin E, Casey C & Johnson W. 2013. The influence of the arid Andean high plateau on the phylogeography and population genetics of guanaco (*Lama guanicoe*) in South America. *Molecular Ecology* 22, 463–482.
- McLoughlin S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. Australian Journal of Botany 49, 271–300.
- Mello-Leitão CF. 1919. Ligeiras notas sobre una pequena colleccao de araneidos do Museu Paulista determinados por E. Simon. *Revista do Museu Paulista* 11, 463–479.
- Mello-Leitão CF. 1936. Duas novas aranhas do Nordeste. *Annaes da Academia Brasileira de Sciencias* 8, 133–136.

- Mello-Leitão CF. 1940. Arañas de la provincia de Buenos Aires y de las gobernaciones de La Pampa, Neuquén, Río Negro y Chubut. *Revista del Museo de La Plata, Sección Zoología* 2, 3–62.
- Mello-Leitão CF. 1941. Las arañas de Córdoba, La Rioja, Catamarca, Tucumán, Salta y Jujuy colectadas por los Profesores Birabén. *Revista del Museo de La Plata, Sección Zoología* 2, 99–198.
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V & Gordon JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33, 491–505.
- Nicolet AC. 1849. Arácnidos. *In:* Gay C (ed.), *Historia física y política de Chile*. Thunot y Cía, Paris, 319–543.
- Ojeda A, Novillo A, Ojeda R & Roig-Juñent S. No prelo. Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology*.
- Pennington RT, Daza A, Reynel C & Lavin M. 2011. Poissonia eriantha (Leguminosae) from Cuzco, Peru: an overlooked species underscores a pattern of narrow endemism common to seasonally dry Neotropical vegetation. Systematic Botany 36, 59–68.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK & Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359, 515–537.
- Prado DE & Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 902–927.
- Pinto-da-Rocha R. 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1944). Papéis Avulsos de Zoologia 39, 61–173.
- Platnick NI. 2013. The World Spider Catalog, version 13.5. The American Museum of Natural History, Nova Iorque. Disponível em: http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog /INTRO1.html. DOI: 10.5531/db.iz.0001. Último acesso em 04 de fevereiro de 2013.
- Reiskind J. 1966. Stereotyped burying behavior in Sicarius. American Zoologist 9, 195-200.
- Särkinen T, Iganci JRV, Linares-Palomino R, Simon MF & Prado DE. 2011. Forgotten forests– issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11, 1–15.
- Särkinen T, Pennington RT, Lavin M, Simon MF & Hughes CE. 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39, 884–900.
- Schneider J, Roos J, Lubin Y & Henschel J. 2001. Dispersal of *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae): they do balloon after all! *Journal of Arachnology* 29, 114–116.
- Simkin T. 1984. Geology of Galapagos. Biological Journal of the Linnean Society 21, 61–75.
- Simon E. 1893. *Histoire naturelle des araignées*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 1: 257–488.
- Simon E. 1903. *Histoire naturelle des araignées*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 2: 669–1080.

- Strand E. 1908. Exotisch araneologisches.-I. Amerikanische hauptsächlich in Peru, Bolivien und Josemitetal in Californien gesammelte Spinnen. -II. Spinnen aus Kamerun. -III. Übersicht der bekanten Hysterocrates-Arten. -IV. Zur Kenntnis der Araneae rufipalpis (Luc). Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde 61, 223–295.
- Suter, R. 1999. An aerial lottery: the physics of ballooning in a chaotic atmosphere. *Journal of Arachnology* 27, 281–293.
- Teixeira Jr. M, Amaro R, Recoder R, Sena MA & Rodrigues MT. 2012. A relict new species of Oreobates (Anura, Strabomantidae) from the Seasonally Dry Tropical Forests of Minas Gerais, Brazil, and its implication to the biogeography of the genus and that of South American Dry Forests. Zootaxa 3158, 37–52.
- Thorell T. 1876. Descrizione di alcune specie di Opilioni dell' Arcipelago machose appartenenti al Museo Civico di Genova. Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova, Serie 19, 111–138.
- Tullgren A. 1901. Contribution to the knowledge of the spider fauna of the Magellan Territories. *Svenska Expeditionen till Magellansländerna* 2, 181–263.
- Walckenaer CA. 1847. Dernier Supplément. In Walckenaer CA & P Gervais (eds.), Histoire Naturelle des Insectes: Aptères. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 365–564.
- Werneck FP. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30, 1630–1648.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE & Sites JW. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20, 272–288.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT, & Sites Jr. JW. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution* 66, 3014–3034.
- Zobel-Thropp PA, Bodner MR & Binford GJ. 2010. Comparative analyses of venoms from American and African *Sicarius* spiders that differ in sphingomyelinase D activity. *Toxicon* 55, 1274–1282.

Apêndice 1: Manuscrito publicado referente à primeira parte deste capítulo

Zootaxa 3599 (2): 101–135 www.mapress.com/zootaxa/

Copyright © 2013 Magnolia Press

Article



http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:9412439A-C8E1-4FA6-B51A-D9169A50970C

The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga

IVAN L. F. MAGALHÃES^{1,2}, ANTONIO D. BRESCOVIT³ & ADALBERTO J. SANTOS¹

¹Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais. Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. CEP 31270-901

² Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais. Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. CEP 31270-901

³ Laboratório Especial de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan. Av. Vital Brazil, 1500, São Paulo, SP, Brazil. CEP 05503-900 E-mail: ivanlfmagalhaes@yahoo.com.br

Abstract

In this paper we revise the species of *Sicarius* (Araneae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga, the largest tropical dry forest nucleus in the world. We redescribe, designate a neotype and provide new records for *Sicarius tropicus* (Mello-Leitão, 1936), the only species previously known from the region, and describe three new species: *S. cariri* **n. sp.**, *S. diadorim* **n. sp.** and *S. ornatus* **n. sp.** We report high intraspecific variation in the genitalic morphology of these species, especially in females. We also provide anecdotal observations on natural history and behavior of these species, including diet, mating behavior and clutch size. We include an identification key for Brazilian Caatinga species of *Sicarius*.

Key words: Araneomorphae, endemism, Neotropics, new species, seasonally dry tropical forests, semi-arid, Sicarius tropicus, xeric environments

Introduction

The spider family Sicariidae is relatively small, containing 124 species distributed in two genera, *Loxosceles* Heineken & Lowe, 1832 and *Sicarius* Walckenaer, 1847 (Platnick 2012). Most species of the family were described in *Loxosceles*, which is relatively well known due to its medical importance. This genus currently includes 103 described species, and is mainly distributed in the Americas, Africa and the Mediterranean region. Its sister genus, *Sicarius*, is much less diverse, presenting 21 species and one subspecies in South America and Africa. Although the monophyly of the family is well established on morphological grounds (Platnick *et al.* 1991; Ramírez 2000; Labarque & Ramírez 2012), recent molecular analyses failed to recover *Loxosceles* and *Sicarius* as sister groups, although both seem to be monophyletic (Binford *et al.* 2008). The two genera also share sphingomyelinase D in their venom, a protein not yet detected in other haplogyne spiders (Binford & Wells 2003).

The geographic distribution of *Sicarius* is particularly interesting. The genus is only known from xeric environments in southern Africa and South and Central America, mostly in deserts and seasonally dry tropical forests (Binford *et al.* 2008). This results in a highly disjunct distribution of the genus in the New World, with different species scattered throughout the different dry forest nuclei of tropical America (see Werneck 2011) and in deserts of Argentina, Chile and Peru (Fig. 1).

There is a recent phylogenetic hypothesis for *Sicarius* (Binford *et al.* 2008), and these spiders have great potential as models for historical biogeography and biotechnology (Duncan *et al.* 2007; Binford *et al.* 2008; Binford *et al.* 2009; Zobel-Thropp *et al.* 2010). Despite that, the taxonomy of the genus remains poorly resolved. Most, if not all, described species are unrecognizable due to incomplete or inadequate original descriptions and/or loss of type material. A revision of the African species was recently published (Lotz 2012), and the revision of the New World species is currently on course by the authors of this paper. A small revision of three Argentinian species was made by Gerschman de Pikelin & Schiapelli (1979), but they did not illustrate males, making identification difficult.

Accepted by W. Fannes: 13 Nov. 2012; published: 4 Jan. 2013

Capítulo 2

Filogenia dos *Sicarius* do Novo Mundo (Araneae: Sicariidae): escala temporal e influência do clima na diversificação de um grupo associado a ambientes xéricos neotropicais



Resumo

O gênero de aranhas Sicarius está restrito a ambientes xéricos do sul da África e das Américas do Sul e Central, especialmente desertos e florestas tropicais secas. Nesse capítulo, infiro a filogenia dos Sicarius neotropicais com base em três marcadores moleculares para testar hipóteses sobre a biogeografia desses biomas. Os Sicarius neotropicais formam um grupo monofilético de diversificação antiga. Muitos eventos de especiação do gênero datam do Mioceno e Plioceno, e pouco suporte é dado a hipóteses de diversificação das florestas tropicais secas baseadas em eventos climáticos do Pleistoceno. Os Sicarius podem ser divididos em dois grupos associados a ambientes com características climáticas distintas e que correspondem a desertos e florestas secas. Esses grupos ecológicos não são reciprocamente monofiléticos, e há evidência de múltiplas invasões das florestas secas a partir de ancestrais que ocorriam em desertos. Não há evidências de conservação filogenética de nicho climático nos Sicarius neotropicais. Porém, variáveis relacionadas à temperatura mínima apresentam sinal filogenético significativo e sua evolução é melhor explicada por seleção estabilizadora e deriva do que por deriva somente. Os Sicarius não parecem ser limitados por fatores climáticos somente, e sua ausência de habitats mais úmidos pode se dever a outros fatores, bióticos e abióticos.

Palavras-chave: Arco Pleistocênico, conservação filogenética de nicho, desertos, florestas tropicais estacionais secas, métodos filogenéticos comparativos.

Abstract

The spider genus *Sicarius* is restricted to xeric environments in Southern Africa and South and Central Americas, particularly in deserts and dry tropical forests. In this chapter, I infer the phylogeny of Neotropical Sicarius based on three molecular markers to test hypotheses about the biogeography of these biomes. Neotropical Sicarius are a monophyletic group with a deep diversification. Many speciation events within the genus date to the Miocene and Pliocene, and low support is given to hypothesis of diversification of dry forests based on Pleistocene glacial cycles. Sicarius can be sorted into two groups associated with habitats with distinct climatic characteristics, which correspond to deserts and dry forests. These ecological groups are not reciprocally monophyletic, and there is evidence of multiple invasions of dry forests from desert ancestors. There is no evidence of phylogenetic conservatism of climatic niche in Neotropical Sicarius. However, variables related to minimal temperature show significant phylogenetic signal and their evolution is better explained by stabilizing selection and drift rather than by drift alone. Sicarius species do not seem to be limited by climatic factors alone, and its absence from more humid *habitats* may be explained by others factors, biotic and abiotic.

Keywords: Deserts, phylogenetic comparative methods, phylogenetic niche conservatism, Pleistocenic Arc, seasonally dry tropical forests.

Introdução

A região Neotropical abriga parte considerável da biodiversidade do planeta (Myers *et al.* 2000), e é a região com maior riqueza em espécies para diversos grupos taxonômicos superiores. Os processos históricos que levaram à alta diversificação de sua biota são assunto de intenso debate (*e.g.* Rull 2011). Em particular, existem diversas hipóteses que associam eventos geológicos e climáticos específicos a taxas especialmente altas de especiação (*e.g.* a hipótese dos refúgios amazônicos; Haffer & Prance 2001) ou trocas bióticas entre regiões isoladas (*e.g.* a hipótese do Arco Pleistocênico; Prado & Gibbs 1993). No entanto, estudos comparativos muitas vezes indicam que biomas da região Neotropical têm histórias que não podem ser ligados a um processo único (Pennington *et al.* 2004; Rull 2011).

As florestas tropicais estacionais secas (FTES) são um bioma com uma história evolutiva e biogeográfica potencialmente complexa. Esse tipo de formação vegetal ocorre em áreas com precipitação até 1600 mm anuais, 6–9 meses de estação seca e solos ricos em nutrientes (Pennington *et al.* 2000). A distribuição das FTES na região Neotropical é disjunta: elas ocorrem no nordeste do Brasil, na Bolívia, norte da Argentina, em vales interandinos da Bolívia, Peru e Colômbia, na costa do Equador, na costa caribenha da Colômbia e Venezuela, e em pequenas áreas da América Central e Caribe (Pennington *et al.* 2000). Esses diferentes núcleos são considerados uma unidade fitogeográfica única devido a compartilhamento de espécies e gêneros de plantas que são pouco comuns em outros biomas (Pennington *et al.* 2000; Prado 2000).

A disjunção atual das FTES é uma questão particularmente interessante. Alguns autores sugeriram que os núcleos atuais estiveram conectados uns aos outros durante os períodos mais frios e secos do Pleistoceno, seja através da 'diagonal de formações secas' da América do Sul (a hipótese do "Arco Pleistocênico" de Prado & Gibbs 1993) ou via áreas da Amazônia que não poderiam suportar florestas úmidas durante o Pleistoceno (Pennington *et al.* 2000). No entanto, a biota da região apresenta tempos de diversificação que vão desde o Pleistoceno até o Mioceno (Pennington *et al.* 2004; Collevatti *et al.* 2012; Werneck *et al.* 2012). Isso indica que há outros processos relevantes que influenciaram na formação da diversidade desse bioma.

Há gêneros e clados mais inclusivos de plantas que são abundantes nas FTES, mas raros em outros biomas. Essa estruturação filogenética do bioma pode ser consequência de conservação filogenética de nicho (Donoghue 2008). A conservação filogenética de nicho é a tendência dos organismos de reter suas características ecológicas ancestrais (Wiens & Graham 2005), embora a definição exata seja tema de controvérsias (veja Losos 2008; Warren *et al.* 2008). Caso um grupo de organismos esteja adaptado a um determinado conjunto de características ambientais, a invasão de biomas adjacentes com condições ecológicas diferentes pode ser difícil (Wiens & Graham 2005). Muitas vezes, é mais simples para os organismos cruzar barreiras geográficas inóspitas para chegar a locais habitáveis do que evoluir adaptações para sobreviver em locais inadequados—ou, nas palavras de Donoghue (2008), "é mais fácil se mover do que evoluir (a não ser que não seja)". Assim, a conservação filogenética de nicho poderia levar a um padrão de distribuição como o das FTES.

O uso de filogenias moleculares permite fazer várias inferências sobre a história biogeográfica de um bioma (Pennington et al. 2006). Estimativas de tempos de divergência são úteis para testar hipóteses referentes a eventos geológicos específicos (e.g. Pennington et al. 2004; Rull 2011). As árvores podem ser usadas como um arcabouço filogenético para estudar a evolução dos organismos, e são essenciais para identificar padrões como a conservação filogenética de nicho (Warren et al. 2008; Cooper et al. 2010). Por fim, filogenias de diferentes organismos podem ser combinadas para testar hipóteses sobre relações entre diferentes áreas de endemismo (e.g. Pennington et al. 2004; Roig-Juñent et al. 2006). As aranhas do gênero Sicarius Walckenaer são um modelo promissor para estudar a história biogeográfica das FTES. Esse gênero está restrito a ambientes xéricos do sul da África (Lotz 2012) e das Américas do Sul e Central (Magalhães et al. 2013), o que sugere que ele pode estar evoluindo sob conservação filogenética de nicho. Ao mesmo tempo, o fato de que essas aranhas ocorrem em dois tipos de biomas, desertos e FTES, indica que uma transição entre esses habitats ocorreu ao menos uma vez na história evolutiva do gênero. Uma filogenia datada dos Sicarius neotropicais poderia contribuir para o teste de hipóteses da diversificação da biota das FTES, como as propostas por Prado & Gibbs (1993) e Pennington et al. (2000). Embora algumas espécies de Sicarius tenham sido incluídas em uma filogenia da família (Binford et al. 2008), a amostragem taxonômica esparsa desse estudo não permite testes de hipóteses sobre a biogeografia dos ambientes xéricos sul-americanos.

Nesse capítulo, eu infiro a filogenia da maior parte das espécies de *Sicarius* neotropicais com base em três marcadores moleculares. Eu estimo os tempos de divergência entre os principais clados de *Sicarius* e comparo essas estimativas com a de outros grupos típicos de FTES. O nicho climático do gênero é caracterizado, com ênfase nas principais diferenças entre espécies de desertos e de FTES. Por fim, a filogenia é então usada como arcabouço filogenético para testar as hipóteses de que o gênero evolui sob conservação de nicho climático, e de que a evolução do nicho climático ocorre sob seleção estabilizadora.

Material e Métodos

Obtenção e alinhamento das sequências e seleção dos modelos de evolução. Incluí catorze das vinte espécies/morfótipos de Sicarius neotropicais nas análises (ver Capítulo 1; Apêndice 1). Baixei sequências no GenBank de S. rugosus (O.P.-Cambridge), S. rupestris (Holmberg), S. patagonicus (Mello-Leitão) e Sicarius sp. 6 e dos grupos externos (Sicarius africanos, Loxosceles Heinecken & Lowe, Drymusa Simon, Scytodes Latreille, Usofila Keyserling, Plectreurys Simon, Kibramoa Chamberlin, Diguetia Simon, Dysdera Latreille), todas referentes ao estudo de Binford et al. (2008). As sequências restantes foram obtidas a partir de espécimes coletados em álcool 96° e estocados a -20°C ou espécimes recentemente coletados (<6 anos) e preservados em álcool 70° em coleções científicas. Primeiramente, limpei os indivíduos em uma lavadora ultrassônica para remoção do sedimento aderido à cutícula, que poderia interferir nos processos de extração e amplificação do DNA. Extraí o DNA genômico do tecido muscular de 1-4 pernas por indivíduo usando um kit de extração de DNA Wizard® seguindo instruções do fabricante. Utilizei três marcadores para inferir a filogenia dos Sicarius neotropicais: um fragmento do gene mitocondrial da citocromo C-oxidase, subunidade I (COI), um fragmento mitocondrial correspondente à porção final do rRNA 16S, ao tRNA da leucina e à porção inicial da NAD-desidrogenase-II (16S) e a um fragmento do gene do rRNA nuclear 28S (28S). Os marcadores foram amplificados usando iniciadores e condições de PCR usuais para aranhas (Tab. 1). O fragmento 16S de algumas espécies foi amplificado usando iniciadores específicos para Sicarius desenvolvidos por Greta Binford (comunicação pessoal), N1J736 (5'-AAG AGT TTG ATT GCR TCS T-3') e LRN1634-SIC (5'-YGT GST AAG GTA GCA TAA T-3').

Tabela 1. Condições de amplificação dos marcadores moleculares utilizados nesse estudo. Tamp= tampão com MgCl 5x (Phoneutria, Brasil). Taq= unidades de *Taq* DNA polimerase (Phoneutria, Brasil). dNTP= mistura dos quatros dinucleotídeos (Promega). DMSO= dimetilsulfóxido. Temp.= temperatura de anelamento. Vol.= volume final. Reações de amplificação de 35 ciclos.

Marc.	Iniciadores	DNA	Tamp.	Inic.	dNTP	Taq	DMSO	Vol.	Temp.
COI	C1N2568 ¹	1µL	5µL	2,5µL	2,5µL	1,25	0	25µL	52
	C1J1751 'SPID' ¹	1µL	5µL	2,5µL	2,5µL	1,25	0	25µL	52
16S	N1J12261 ²	1µL	5µL	2,5µL	2,5µL	1,25	0	25µL	43
	LRN13398 ²	1µL	5µL	2,5µL	2,5µL	1,25	0	25µL	43
	N1J736 ³	2μL	4,25µL	2,5µL	2,5µL	3	0	25µL	$48 - 50^{6}$
	LRN1634 SIC ³	2μL	4,25µL	2,5µL	2,5µL	3	0	25µL	$48 - 50^{6}$
28S	$ZX1^4$	1,25µL	4,25µL	2,5µL	2,5µL	1,25	1,25	25µL	62
	A580P1 ⁴	1,25µL	4,25µL	2,5µL	2,5µL	1,25	1,25	25µL	62
	A53 ⁴ *	4µL	-	1µL	-	-	-	10µL	50
	A56 ⁴ *	4µL	-	1µL	-	-	-	10µL	50
	ZR3 ⁴ *	4µL	-	1µL	-	-	-	10µL	50
	$ZR1^{4}*$	4µL	-	1µL	-	-	-	10µL	50
	A50 ⁵ *	4µL	-	1µL	-	-	-	10µL	50

¹Hedin (1997), ²Simon *et al.* (1994), ³Greta Binford (não publicado), ⁴Hedin & Maddison (2001), ⁵Binford *et al.* (2008), ⁶5 ciclos na temperatura menor e 30 ciclos na temperatura maior. *Apenas para reações de sequenciamento.

Chequei o sucesso da PCR correndo 2μ L de produto corado com GelRedTM em gel de agarose a 1%. Purifiquei o produto das PCR com polietilenoglicol 8000, fiz a reação de sequenciamento utilizando o BigDye® Terminator Cycle Sequencing Kit, purifiquei as amostras utilizando acetato de amônio e sequenciei os fragmentos nos dois sentidos em um sequenciador automático ABI 3130x Genetic Analyser (Applied Biosystems). Como o fragmento de 28S é relativamente grande, fiz o sequenciamento utilizando iniciadores internos (Tab. 1). Chequei erros nas sequências obtidas contra os cromatogramas originais no SeqScaper 2.6.0 (Applied Biosystems). Alinhei as sequências usando o alinhamento progressivo Muscle (Edgar 2004) implementado no MEGA5 (Tamura *et al.* 2011), levando em conta a fase de leitura das porções codificantes quando fosse o caso. As sequências de COI apresentaram evidências de saturação segundo o método de Xia *et al.* (2003) implementado no DAMBE (Xia & Xie 2001). Assim, para as análises filogenéticas, excluí a terceira posição do códon desse marcador. Inferi o modelo de evolução mais adequado para cada marcador usando o ModelTest 3.7 (Posada & Crandall 1998), baseando-me no critério de informação de Akaike (AIC).

Inferência Bayesiana da filogenia. Concatenei as sequências dos três marcadores para a inferência Bayesiana de filogenia no MrBayes 3.2.1 (Ronquist *et al.*

2012). O modelo de evolução inferido para os três marcadores foi $GTR + \Gamma + I$, e cada um deles foi analisado em uma partição independente. Fiz duas corridas independentes com quatro cadeias cada (uma fria e três aquecidas), rodadas por $3x10^7$ gerações e com amostragem dos parâmetros a cada 3000 gerações. Descartei os 25% iniciais da amostra como *burn-in*. Chequei a estacionariedade das cadeias, a convergência das duas corridas e o tamanho efetivo das amostras dos parâmetros no Tracer 1.5 (parte do pacote Beast; Drummond *et al.* 2012). Obtive a probabilidade posterior dos clados pelo consenso de maioria das árvores amostradas na fase estacionária das cadeias, excluído o *burn-in*. Fiz essa análise remotamente usando a plataforma CIPRES (Miller *et al.* 2010).

Estimativas dos tempos de divergência. Nenhum dos três marcadores evolui como um relógio molecular estrito (ML Clock Test, MEGA5; p<0,001 para todos os marcadores). Assim, estimei os tempos de divergência dos clados simultaneamente à árvore de espécies usando um relógio molecular lognormal relaxado e nãocorrelacionado no módulo *Beast do pacote Beast 1.7.4 (Drummond et al. 2012). Para essa análise, não utilizei o marcador 16S por não estar disponível para gêneros que não Sicarius e Loxosceles, e excluí alguns grupos externos por terem sido sequenciados apenas para 28S ou COI (Apêndice 1). Utilizei dois pontos de calibração baseados em fósseis para estimar os tempos de divergência. O fóssil de Eoplectreurys gertschi Selden & Huang (Plectreuridae, 165 milhões de anos, Selden & Huang 2010) foi usado para calibrar a divergência entre Plectreuridae e as outras famílias haplóginas. Fósseis em âmbar dominicano de Loxosceles (Dunlop et al. 2009; ~20 milhões de anos) foram usados para calibrar a divergência entre as Loxosceles do grupo laeta e as espécies caribenhas e norte-americanas do gênero (veja Binford et al. 2008). Configurei o prior da idade desses grupos com uma distribuição log-normal de média igual à idade dos fósseis, com desvio-padrão de 0,1 (Plectreutidae) e 0,4 (Loxosceles caribenhas) e limite máximo de idade de 550 milhões de anos. Além da calibração fóssil, também ajustei o prior do relógio molecular relaxado do 28S (ucld.mean) para 0,0011 com desvio-padrão (ucld.stdev) de 1,2490, baseando-me em estimativas da taxa de divergência desse marcador obtidas por Bidegaray-Batista & Arnedo (2011) para aranhas do gênero Parachtes Alicata (Dysderidae). Fiz duas corridas independentes com quatro cadeias cada uma, com 5×10^8 gerações, amostrando parâmetros a cada 25000 gerações. Chequei a estacionariedade das cadeias, a convergência das corridas e o tamanho efetivo de amostra dos parâmetros no Tracer 1.5. Combinei as árvores das duas corridas com o

LogCombiner 1.7.4 e o TreeAnnotator 1.7.4 (Drummond *et al.* 2012), desprezando os 20% iniciais da amostra como *burn-in*. Fiz essa análise remotamente usando a plataforma CIPRES (Miller *et al.* 2010).

Caracterização do nicho climático de Sicarius. Todos os pontos registrados de Sicarius neotropicais adultos foram compilados e mapeados (ver Capítulo 1), exceto registros duvidosos ou claramente aberrantes (e.g. S. terrosus em Buenos Aires). Obtive as coordenadas referentes às espécies africanas sobrepondo os mapas de distribuição de Lotz (2012) a mapas georreferenciados da África no programa ArcMap 10 (ESRI). Os valores de altitude, de aridez anual (Zomer et al. 2006; http://csi.cgiar.org/aridity/) e das dezenove variáveis climáticas da base de dados do WorldClim (Hijmans et al. 2005; http:// http://www.worldclim.org/) foram extraídas para cada um desses pontos. É um fato bem conhecido que algumas dessas variáveis são altamente correlacionadas. Para identificá-las, fiz uma matriz de correlação entre as mesmas. Em seguida, fiz uma análise de componentes principais (PCA) no PaSt 1.93 (Hammer et al. 2001) para 1) identificar quais variáveis se agrupam em fatores climáticos, e quais desses fatores explicam a maior parte da variação na distribuição dos Sicarius e 2) verificar se os registros se dividem em grupos no espaço multidimensional das variáveis climáticas. Dois grupos, separados no eixo de maior variação (ver abaixo), foram identificados. Identifiquei e selecionei as variáveis com maiores cargas nos eixos de maior variação (e menos correlacionadas umas com as outras). Em seguida, fiz uma análise discriminante (AD) no PaSt 1.93 para verificar se as diferenças nas variáveis climáticas entre esses grupos são significativas. Os valores Z de cada registro de Sicarius foram distribuídos em um mapa para verificar sua distribuição espacial. O valor Z médio de cada espécie foi otimizado no cladograma obtido pela análise no MrBayes, e seus estados ancestrais foram reconstruídos sob parcimônia de mínimos-quadrados no módulo Trace Character History do Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison 2011).

Estimativa do sinal filogenético e ajuste a modelos de evolução de variáveis climáticas. Para essas análises, utilizei a média das variáveis climáticas de todos os registros de cada espécie como valor para os táxons terminais. No caso dos *Sicarius* africanos, utilizados apenas como grupo externo, utilizei apenas um terminal, cujo valor foi uma média da variável entre todos os registros do continente, uma vez que as espécies inclusas na filogenia de Binford *et al.* (2008) não estão devidamente



Figura 1. Filogenia das aranhas do gênero *Sicarius* obtida por inferência Bayesiana a partir de três marcadores moleculares (COI, 16S-ND1 e 28S). Probabilidades posteriores indicadas próximo aos nós. Clados marcados com estrelas têm probabilidade posterior >0.95.

identificadas. Testei o sinal filogenético das mesmas variáveis utilizadas na AD calculando o valor da estatística K (Blomberg et al. 2003) correspondente a cada uma delas. O índice K assume um valor de 1 quando a característica se comporta na filogenia exatamente como o esperado por evolução browniana (i.e., deriva), e de 0 quando não há nenhum sinal filogenético na mesma. Valores de K acima de 1 indicam que a característica evolui mais lentamente do que seria esperado por evolução browniana (Cooper et al. 2010), indicando conservação filogenética (ou retenção) daquela característica (sensu Losos 2008). A significância do valor de K é checada permutando os valores da variável entre os táxons terminais aleatoriamente e, assim, gerando uma distribuição nula esperada para o sinal filogenético (Blomberg et al. 2003). Calculei o valor de K para cada variável, usando a filogenia obtida na análise com o MrBayes, no pacote para R picante (Kembel et al. 2010). Apenas duas variáveis apresentaram sinal filogenético significativo (veja abaixo). Para essas duas variáveis, chequei se sua evolução é mais adequadamente descrita por um processo browniano (i.e., deriva) ou de Ornstein-Uhlenbeck (OU) (i.e., deriva e seleção estabilizadora). Os valores ancestrais dessas variáveis foram reconstruídos no Mesquite 2.75 como descrito acima. O modelo de OU prevê um ótimo adaptativo para a característica, e espécies sob diferentes regimes podem possuir diferentes ótimos (Butler & King 2004). Assim, testei o ajuste da característica em três diferentes regimes adaptativos (ver abaixo). Cada modelo teve sua verossimilhança e valor do critério de informação de Akaike (AIC) calculados no pacote para R OUCH (King & Butler 2012). O modelo que melhor se ajusta à evolução das variáveis foi selecionado por meio de testes de razão de verossimilhança (LRT) e pelo critério de informação de Akaike ajustado para tamanho de amostra reduzido (AICc). Além do ajuste do modelo, o pacote OUCH também fornece estimativas dos parâmetros σ (forca da deriva) e α (forca da seleção) (Butler & King 2004), indicando qual das duas forças evolutivas é mais importante na evolução da variável.

Resultados

Inferência Bayesiana da filogenia. Os fragmentos amplificados apresentaram tamanhos variáveis, em parte devido a dificuldades no sequenciamento e em parte devido a diferenças nos comprimentos dos marcadores ribossomais (COI: 519–736pb; 16S: 594–899pb; 28S: 1509–1885pb). A análise incluiu 96 terminais e um alinhamento
com 3639 pb, porém com substancial quantidade de dados faltantes (~46%, incluindo lacunas; ver Apêndice 1). Os *Sicarius* neotropicais e Afrotropicais são reciprocamente monofiléticos e recuperados como grupos-irmãos com alto suporte (Fig. 1). *Sicarius* é recuperado como grupo-irmão de um clado contendo *Loxosceles, Drymusa, Scytodes* e *Usofila* (Fig. 1). As *Loxosceles* não foram recuperadas como monofiléticas, já que as espécies do grupo *spinulosa* aparecem mais próximas a *Scytodes* e *Drymusa* (Fig. 1). Dentro do clado dos *Sicarius* neotropicais, duas espécies argentinas (*S. patagonicus* e *S. rupestris*) são consistentemente recuperadas como o grupo-irmão das restantes (Fig. 2), que se dividem em dois clados. No primeiro, as espécies da Caatinga formam um grupo monofilético bem suportado próximo a uma espécie argentina (*Sicarius* sp. 6). O segundo grupo inclui espécies da Bolívia, Costa Rica e costa desértica do Peru e do Chile. De uma forma geral, a filogenia apresenta-se bem resolvida, e as maiores



Figura 2. Filogenia dos *Sicarius* neotropicais obtida por inferência Bayesiana a partir de três marcadores moleculares (COI, 16S-ND1 e 28S). Probabilidades posteriores indicadas próximo aos nós. Clados marcados com estrelas têm probabilidade posterior >0.95.

ambiguidades se encontram entre divergências mais recentes, especialmente entre as espécies da Caatinga.

Estimativas dos tempos de divergência. Um resumo das estimativas dos tempos de divergência nas duas árvores gênicas e na árvore de espécies se encontra na Tabela 2. As estimativas de divergência dos clados de *Sicarius* são relativamente antigas, porém prejudicadas pelo fato de que a árvore de espécies recuperada pelo Beast apresenta baixo suporte para a maior parte dos grupos (Fig. 3). Por exemplo, *Sicarius* só é recuperado como monofilético na árvore gênica do 28S (Tab. 2). Nesse cenário, a divergência entre os *Sicarius* neotropicais e Afrotropicais ocorreu entre 70 e 143 milhões de anos (mediana= 105), condizente com o período da separação dos dois continentes por deriva continental. A divergência entre as espécies argentinas e o restante dos *Sicarius* foi estimada entre 23 e 63 milhões de anos (mediana= 40), sugerindo que a diversificação do gênero no continente se iniciou no começo do Terciário. Os clados restantes têm estimativas mais recentes, principalmente na maior parte do Mioceno, e apenas os pares de espécies mais recentes têm estimativas que vão desde o final do Mioceno até o Quaternário.



Figura 3. Estimativas de tempos de divergência entre os clados de Sicariidae. Probabilidades posteriores indicadas próximo aos nós. Estrelas indicam clados com probabilidade posterior >0.95. Barras cinzentas indicam o intervalo de 95% de maior densidade posterior. Círculos indicam pontos de calibração usando fósseis.

Árvore	Divergência	Idade	Intervalo 95%	PP
Espécies				
	Plectreuridae–Outras Haplogynae	145,43	119,64–174,48	1
	"Loxosceles"-Sicarius neotropicais	69,84	-	0,33
	"Loxosceles" (vonwredei-restantes)	62,62	-	0,44
	Patagônia–N América Sul	40,87	23,60-63,98	0,94
	yurensis-Sicarius restantes	24,32	14,15–37,22	0,99
	Sicarius sp6–Caatinga	17,71	-	0,27
	Caatinga	8,89	4,06-15,20	0,98
	Costa Peru–(Sicarius sp7–rugosus)	13,47	-	0,26
	Sicarius sp7–rugosus	8,72	-	0,2
28 S				
	"Loxosceles"–Sicarius	131,85	92,56-173,96	0,98
	"Loxosceles" (vonwredei–restantes)	76,76	50,57-108,96	0,98
	"Loxosceles" (laeta–América C e N)	45,28	28,65-66,05	1
	Sicarius Afrotropicais-neotropicais	105,1	70,93–143,98	0,9
	Sicarius (Patagônia-N América Sul)	50,91	28,99–78,60	1
	Sicarius sp6-Sicarius restantes	36,44	21,20-56,00	0,99
	yurensis–Caatinga	25,37	14,66–39,11	0,66
	Caatinga (diadorim-restantes)	17,26	8,94–28,27	0,99
	Sicarius sp7–rugosus	16,8	6,36–29,22	0,57
	Sicarius sp7 Cusco–Santa Cruz	6,37	0,218–18,51	0,84
COI				
	Plectreuridae–Outras Haplogynae	149,99	122,96–181,52	0,76
	"Loxosceles"-Sicarius neotropicais	78,35	52,53-108,15	0,56

Tabela 2. Estimativas dos tempos de divergência e probabilidades posteriores dos clados encontradas inferindo a filogenia de Sicarius, pressupondo um relógio molecular relaxado não-

Caracterização do nicho climático de Sicarius. A PCA identificou dois grupos de registros que se separam pelo eixo de maior variação (45,93%; Fig. 4). Esse eixo possui cargas altas na maioria das variáveis (Tab. 3), e pode ser interpretado como um decrescente de temperatura e precipitação e crescente de estacionalidade na precipitação e na temperatura. Através da correlação entre as variáveis e da identificação dos fatores

67,81

46,25

15,24

21,2

14,57

7,74

"Loxosceles" (vonwredei–restantes)

Patagônia-N América Sul

rugosus-Costa Peru

Sicarius sp7-Caatinga

Caatinga

Sicarius sp7 Cusco-Santa Cruz

0,42

0,96

0,89

0,24

0,99

0,99

31,00-69,22

27,43-70,44

7,13-26,43

_

8,32-22,40

2,14-15,74

de maior variação (Fig. 4), as seguintes variáveis foram retidas para a AD e para estimativa do sinal filogenético: BIO2 (variação diária de temperatura), BIO3 (isotermalidade), BIO5 (temperatura máxima do mês mais quente), BIO6 (temperatura mínima do mês mais frio), BIO12 (precipitação anual), BIO15 (estacionalidade da precipitação), BIO17 (precipitação do trimestre mais seco), BIO18 (precipitação do trimestre mais quente) e BIO19 (precipitação do trimestre mais frio). A AD distingue claramente entre os dois grupos encontrados no primeiro eixo da PCA, sem nenhuma classificação ambígua de casos ($F_{9,350}$ =260,64; p<0,001; Fig. 5). Quando distribuídos em um mapa, percebe-se que um desses grupos corresponde a desertos e outro a FTES (Fig. 5). A maior parte das espécies está alocada exclusivamente em um dos grupos, mas algumas apresentam indivíduos tanto em áreas de desertos quanto em áreas de FTES. A distribuição filogenética desses dois grupos ambientais indica que o *habitat* ancestral de *Sicarius* provavelmente era desértico, e as FTES foram invadidas pelo menos quatro vezes, algumas das quais por espécies que ainda hoje ocorrem em desertos (Fig. 6).

Estimativa do sinal filogenético e ajuste a modelos de evolução de variáveis climáticas. A maior parte das variáveis climáticas testadas não apresenta sinal filogenético significativo em Sicarius, com exceção de BIO3 e BIO6 (Fig. 7; Tab. 4). No entanto, ambas apresentam valores de K menores que 1, indicando que não há conservação filogenética de nicho (sensu Losos 2008). Os regimes de seleção testados foram os seguintes: um ótimo seletivo para todos os Sicarius (Fig. 8, OU1); um ótimo seletivo para espécies predominantemente de deserto e outro para espécies predominantemente de FTES (Fig. 8, OU2); e um ótimo seletivo para cada um desses grupos e outro para as espécies ancestrais, para levar em conta que o habitat ancestral de alguns nós da filogenia possui reconstrução ambígua (Fig. 8, OU3). Em ambas as variáveis, o modelo browniano (MB) diferiu pouco do modelo OU1, porém ambos têm verossimilhança menor, e ajuste pior segundo o AICc, do que os modelos OU2 e OU3 (Tab. 5). Estes dois últimos não diferem significativamente entre si (Tabs. 5, 6). O LRT e o AICc indicam que as diferenças entre OU2/OU3 e OU1/MB são significativas (Tab. 6). Embora o modelo OU3 tenha um ajuste tão bom quanto OU2, ele também calcula mais parâmetros livres. Assim, o modelo de melhor ajuste é o OU2, que leva em conta o



Figura 4. A) Distribuição dos registros conhecidos de *Sicarius* nos dois primeiros eixos de uma análise de componentes principais de 20 variáveis climáticas e altitude. Quadrados vazios e círculos cheios representam os grupos utilizados como variável dependente na análise discriminante. B) Círculo de correlações das variáveis nos dois primeiros eixos da análise de componentes principais.



Figura 5. Distribuição espacial dos grupos de registros de distribuição de *Sicarius*, separados no primeiro eixo da análise de componentes principais. Quadrados e círculos correspondem aos dois grupos da Figura 4 e são coloridos pelo seu valor Z encontrado na análise discriminante (branco para valores maiores, negro para valores menores). O gráfico é um histograma da frequência dos valores Z entre os dois grupos. Detalhe mostra o sul do continente africano. A linha sobre os mapas representa o Trópico de Capricórnio.

Tabela 3. Porcentagem da variação explicada e cargas das variáveis topográficas e climáticas nos seis primeiros eixos da análise de componentes principais. Variáveis com cargas mais altas em cada eixo destacadas. BIO1= temperatura média anual; BIO2= variação diária de temperatura; BIO3= isotermalidade; BIO4= estacionalidade da temperatura; BIO5= temperatura máxima do mês mais quente; BIO6 = temperatura mínima do mês mais frio; BIO7= variação anual de temperatura; BIO8= temperatura média do trimestre mais chuvoso; BIO9= temperatura média do trimestre mais seco; BIO10= temperatura média do trimestre mais seco; BIO11= temperatura média do trimestre mais seco; BIO12= precipitação anual; BIO13= precipitação do mês mais chuvoso; BIO14= precipitação do mês mais seco; BIO15= estacionalidade da precipitação; BIO16= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO17= precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais quente; BIO19 = precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO16= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO18= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO19= precipitação do trimestre mais chuvoso; BIO19= precipitação do trimestre mais seco; BIO18= precipitação do trimestre mais quente; BIO19= precipitação do trimestre mais frio.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	Eixo 6
Variação	45,93	17,28	12,60	9,74	5,84	2,98
Altitude	0,1421	-0,2073	0,1669	-0,412	0,254	-0,1627
Aridez	-0,2388	-0,302	-0,08675	-0,1414	-0,1166	0,1718
BIO1	-0,299	0,09362	0,1056	0,1634	0,1019	-0,05918
BIO2	0,1005	-0,309	0,4007	0,03098	0,005045	-0,3601
BIO3	-0,2293	0,06357	0,1383	-0,3235	0,1787	-0,4103
BIO4	0,2309	-0,2334	0,05995	0,3171	-0,1947	0,06517
BIO5	-0,2122	-0,1052	0,272	0,3788	-0,06926	-0,1615
BIO6	-0,2889	0,2161	-0,06943	0,02642	0,06659	-0,01195
BIO7	0,1863	-0,3146	0,2592	0,2216	-0,1214	-0,09369
BIO8	-0,2417	-0,01758	0,1969	0,2071	0,3351	-0,03151
BIO9	-0,2505	0,2426	-0,07525	0,0485	-0,1844	-0,07914
BIO10	-0,2612	0,01864	0,1487	0,3626	0,0006269	-0,04331
BIO11	-0,302	0,1521	0,05705	0,03068	0,1225	-0,06635
BIO12	-0,2624	-0,2646	-0,006122	-0,1237	-0,1173	0,1708
BIO13	-0,2659	-0,2059	0,09346	-0,1631	-0,1922	0,2009
BIO14	-0,07174	-0,2913	-0,4336	0,0659	0,1615	-0,3315
BIO15	-0,01056	0,09729	0,3967	-0,3366	-0,01111	-0,07202
BIO16	-0,2645	-0,218	0,08583	-0,1595	-0,1841	0,2103
BIO17	-0,08882	-0,2949	-0,4235	0,05741	0,1708	-0,3239
BIO18	-0,1333	-0,3355	0,006087	0,001855	0,4317	0,421
BIO19	-0,1821	-0,09964	-0,1163	-0,135	-0,5745	-0,2807

efeito de deriva e seleção estabilizadora na evolução do nicho climático e prevê dois ótimos seletivos, um para espécies de deserto e outro para espécies de FTES. Para as duas variáveis, as estimativas do parâmetro σ (força da deriva) superaram as de α (força da seleção) (Tab.5). Isso indica que, embora a evolução das variáveis seja restringida por dois ótimos adaptativos, a deriva possui um papel mais importante na mesma.

Discussão

Neste estudo, apresento uma filogenia dos *Sicarius* neotropicais bem resolvida e com amostragem inclusiva, ajudando a clarificar as relações entre as espécies do gênero. Os tempos de divergência dos clados indicam que os *Sicarius* possuem uma diversificação muito antiga na América, o que já era esperado dado que o gênero provavelmente já existia antes da separação desse continente da África. Não existem evidências fortes de conservação filogenética de nicho climático nas espécies neotropicais. Porém, todos os registros do gênero podem ser agrupados em dois grupos com características climáticas diferentes, correspondendo a desertos e florestas secas. A filogenia sugere repetidas invasões de florestas secas a partir de ancestrais distribuídos em desertos.

Sicarius sempre foi alocado em sua própria família desde o trabalho clássico de Simon (1893). *Loxosceles*, as aranhas-marrons, foram reconhecidas como um grupo relacionado e transferidas para Sicariidae mais recentemente (Platnick *et al.* 1991). Embora estudos morfológicos apontem para o monofiletismo da família (Ramírez 2000; Labarque & Ramírez 2012), as filogenias recuperadas com dados moleculares no presente estudo e por Binford *et al.* (2008) apresentam pouco suporte para Sicariidae. Não obstante, os *Sicarius* neotropicais e Afrotropicais parecem formar um grupo monofilético suportado principalmente por marcadores de evolução lenta, como o rRNA 28S. Cada um desses subgrupos, por sua vez, é bem suportado por diferentes marcadores e insensível à amostragem de táxons (veja Binford *et al.* 2008).

A estrutura biogeográfica das diferentes áreas xéricas da América do Sul ainda é mal compreendida. As relações entre áreas encontradas através de métodos de biogeografia cladística variam muito com os grupos taxonômicos e áreas de endemismo incluídos na análise, e muitas vezes são fracamente suportadas. Por exemplo, alguns trabalhos que tiveram como foco a América do Sul indicam que a Caatinga é a primeira área a divergir das demais (Roig-Juñent *et al.* 2006; Sigrist & Carvalho 2009), enquanto outros apontam que áreas da América Central ocupam essa posição (Porzecanski & Cracraft 2005), enquanto outros ainda são inconclusivos (Pennington *et al.* 2004). É evidente que diferentes grupos de organismos possuem histórias individuais únicas, e se torna difícil discutir relações entre áreas de endemismo considerando apenas a filogenia de um gênero. No entanto, a filogenia dos *Sicarius* sugere que o centro de dispersão do gênero nas Américas é o sudeste do continente, já que os clados mais derivados ocorrem



Figura 6. Distribuição filogenética dos valores Z encontrados na análise discriminante para características climáticas de pontos de distribuição de *Sicarius*. Setas indicam espécies e linhagens que apresentam pelo menos um registro em áreas de florestas tropicais estacionais secas. Estados ancestrais foram reconstruídos através de parcimônia de mínimos-quadrados.

ao norte e a oeste dos Andes. A filogenia do gênero é altamente estruturada geograficamente, uma vez que espécies com distribuições próximas são aparentadas um padrão bastante comum para espécies de FTES (Lavin *et al.* 2004; Särkinen *et al.* 2011). O fato das espécies da Caatinga formarem um grupo monofilético indica que esse núcleo de FTES foi colonizado apenas uma vez por *Sicarius* (ou, se colonizado mais de uma vez, que extinções locais ocorreram). Como essas aranhas colonizaram áreas xéricas isoladas ainda não é claro. Lavin *et al.* (2004) e Mayle (2006) sugerem que dispersão a longas distâncias teve um papel importante na biogeografia de plantas associadas a FTES. No caso dos *Sicarius*, ao menos um evento de dispersão de longa distância parece ter ocorrido durante a colonização das ilhas Galápagos por *S. utriformis* (Butler), já que esse arquipélago tem origem vulcânica e nunca esteve conectado às Américas (Simkin 1984; mas veja Grehan 2001). Infelizmente, não há muitas informações sobre a biologia dos *Sicarius*, especialmente no tocante às suas formas de dispersão. Isso dificulta a elaboração de hipóteses sobre a colonização de áreas disjuntas por esse gênero. Os *Sicarius* possuem uma história antiga nas Américas. Binford *et al.* (2008) já sugeriram que o gênero já estava presente antes da separação entre África e América do Sul, que ocorreu entre 100 e 70 milhões de anos (McLoughlin 2001). Essa hipótese foi corroborada pelas estimativas de tempo de divergência obtidas neste estudo. A antiguidade do gênero implica que eventos mais recentes, como as glaciações do Pleistoceno, provavelmente tiveram pouca influência em sua diversificação. Por exemplo, as estimativas de divergência entre as espécies da Caatinga e sua espécie-irmã, *Sicarius* sp6 (que ocorre no noroeste da Argentina), data em torno de 17 milhões de anos. Já a divergência mais antiga entre as espécies da Caatinga data entre 4 e 15 milhões de anos. Há baixo compartilhamento de espécies entre os diferentes núcleos de FTES e, mesmo entre populações da mesma espécie localizadas em diferentes núcleos, as divergências são muito antigas (em média 6,5 milhões de anos; *Sicarius* sp7 de Cusco, Peru e Santa Cruz, Bolívia). Esses dados oferecem pouco suporte para as



Figura 7. Reconstrução dos estados ancestrais de duas variáveis climáticas que apresentaram sinal filogenético significativo para espécies de *Sicarius*, através de parcimônia de mínimosquadrados.

5		•			
Variável	K	Contraste (obs.)	Contraste (aleat.)	P (uma cauda)	Z
BIO2	0,659	4030,520	6686,246	0,045	-1,581
BIO3	0,707	812,415	1630,809	0,015	-2,096
BIO5	0,415	8947,810	13543,362	0,080	-1,393
BIO6	0,922	31659,241	74744,019	0,005	-2,303
BIO12	0,415	3024476,647	4328915,669	0,121	-1,078
BIO15	0,550	5010,014	8426,949	0,060	-1,469
BIO17	0,417	6156,044	9367,080	0,113	-1,098
BIO18	0,439	141440,035	223713,945	0,056	-1,520
BIO19	0,337	189234,678	216577,707	0,376	-0,393

Tabela 4. Sinal filogenético (K) de diferentes variáveis climáticas na filogenia dos *Sicarius* neotropicais. Contraste (obs.) se refere à diferença observada entre o valor das variáveis entre grupos irmãos. Contraste (aleat.) se refere à média da mesma diferença em diversas aleatorizações usadas para construir um modelo nulo.

hipóteses de conexão entre os diferentes núcleos de FTES durante o Pleistoceno propostas por Prado & Gibbs (1993) e Pennington et al. (2000). No entanto, as estimativas de tempo de divergência indicam que essas áreas poderiam estar conectadas durante eventos mais antigos, como os ciclos glaciais do Mioceno (e.g. Holbourn et al. 2005), o que também é sugerido pela diversificação profunda de outros grupos taxonômicos associados a FTES (Pennington et al. 2004; Särkinen et al. 2011; Werneck et al. 2012). Além de mudanças climáticas, outros eventos geológicos podem ter tido influência sobre a diversificação dos Sicarius. Nesse estudo, apresento evidências de que há um clado de espécies que ocorrem a oeste dos Andes que divergiu das espécies a leste dos Andes a cerca de 20 milhões de anos (O Andes, Fig. 2). Há controvérsias quanto ao período exato de soerguimento dos Andes até altitudes atuais, já que alguns estudos apontam para um soerguimento lento e contínuo desde 40 milhões de anos (e.g. Arriagada et al. 2008), enquanto outros sugerem que a cadeia só atingiu altitudes próximas às atuais a partir de 10 milhões de anos (e.g. Garzione et al. 2006). Seja qual for o caso, atualmente a cadeia de montanhas parece atuar como uma barreira de contato secundário entre as espécies a leste e oeste da mesma (ver Capítulo 1). Por fim, outro evento geológico potencialmente importante na história dos Sicarius foi o fechamento do istmo do Panamá, há cerca de 3,5 milhões de anos (Coates et al. 1992). Ao menos uma espécie do gênero, S. rugosus, invadiu a América Central a partir da América do Sul. Entretanto, as estimativas mínimas de divergência entre essa espécie e seu grupoirmão variam entre 6 e 8 milhões de anos. Isso indica que 1) S. rugosus pertence a uma



Figura 8. Três hipóteses de regimes de seleção estabilizadora que operaram na história evolutiva dos *Sicarius* sul-americanos. OU1: apenas um ótimo adaptativo para todas as espécies sul-americanas. OU2: dois ótimos adaptativos, um correspondendo a espécies predominantemente de desertos e outro correspondendo a espécies predominantemente de florestas tropicais secas. OU3: três ótimos adaptativos, um para cada um dos biomas citados em OU2 e outro para as espécies ancestrais, de *habitat* ambíguo.

linhagem que já havia divergido das espécies do Peru nesse período, e que posteriormente invadiu a América Central quando o istmo se fechou, ou 2) que a invasão da América Central pela linhagem de *S. rugosus* precedeu a formação da ponte terrestre e se deu por dispersão transoceânica. Embora dispersão transoceânica provavelmente tenha ocorrido ao menos uma vez na história do gênero, em *S. utriformis* (veja acima), a primeira hipótese parece mais plausível. O norte da América do Sul, especialmente a costa caribenha da Colômbia e Venezuela, possui grandes núcleos de FTES (Pennington *et al.* 2000), para os quais *Sicarius* ainda não foram registrados. É possível que, uma vez amostradas, essas áreas revelem novas espécies de *Sicarius* da linhagem de *S. rugosus*, ou mesmo novas populações dessa espécie que ainda não foram detectadas.

Losos (2008) argumenta que um grupo apresenta evidências de conservação filogenética de nicho quando uma determinada característica evolui mais lentamente do que seria esperado por evolução browniana. Nesse sentido, os *Sicarius* neotropicais não possuem retenção de nicho climático. As duas variáveis climáticas com maior sinal filogenético, isotermalidade e temperatura mínima anual, se aproximam do que seria esperado por deriva. Essas mesmas variáveis apresentam ótimos adaptativos diferentes, um para espécies predominantemente de floresta seca e outro para espécies

predominantemente de desertos. Em Sicarius, esses dois grupos são bem diferenciados climaticamente: registros em desertos estão sujeitos a temperaturas e precipitação menores em média, e mais variáveis ao longo do ano. No entanto, algumas espécies de Sicarius ocorrem nos dois tipos de *habitat* onde esses biomas entram em contato, como no norte do Peru ou norte da Argentina. Isso indica que pelo menos alguns Sicarius são ecologicamente flexíveis quanto ao clima. Além disso, é comum que espécies que compartilham nichos ambientais semelhantes, ou mesmo ótimos adaptativos semelhantes, sejam aparentadas (e.g. Heibl & Renner 2012; Schnitzler et al. 2012). Em Sicarius, os dois grupos climáticos não encontram correspondentes na filogenia. O padrão filogenético encontrado sugere a repetida invasão das florestas secas a partir de desertos. Assim, embora os Sicarius estejam restritos a ambientes xéricos, a transição entre diferentes tipos de habitats secos não parece ser restringida por fatores climáticos. Não está claro se esses mesmos fatores climáticos são um impedimento para a ocupação de outros biomas, como savanas e florestas úmidas. As distribuições dos organismos são limitadas tanto por fatores abióticos ("nicho grinnelliano") quanto por fatores bióticos ("nicho eltoniano"), como predação e competição (Soberón 2007). É possível que esses fatores bióticos, que não foram incluídos nas análises, sejam a causa da ausência de Sicarius dessas regiões mais úmidas.

Tabela 5. Ajuste de diferentes modelos de evolução de duas variáveis climáticas na filogenia dos *Sicarius* neotropicais. Log-L= logaritmo da verossimilhança do modelo; AICc= critério de informação de Akaike corrigido para tamanho amostral pequeno; MB= modelo browniano (deriva). OU= Ornstein-Uhlenbeck (deriva e seleção estabilizadora); OU1= OU com apenas um ótimo adaptativo para todas as espécies; OU2= OU com dois ótimos adaptativos, um para espécies de floresta tropical seca e um para espécies de deserto; OU3= OU com três ótimos adaptativos, um para cada bioma e um para espécies ancestrais de *habitat* ambíguo; σ = força da deriva na evolução do caráter; α = força da seleção na evolução do caráter; θ = valor da variável nos ótimos adaptativos (1, desertos; 2, matas secas; 3, ancestrais).

Variável	Modelo	log-L	Desvio	AICc	σ	α	θ1	θ2	θ3
BIO3	MB	-53,28	106,57	111,57	16,41	-	-	-	-
	OU1	-52,35	104,69	112,82	23,45	3,65	61,71	-	-
	OU2	-47,87	95,73	107,73	25,85	9,47	57,42	72,94	-
	OU3	-47,57	95,14	111,81	21,35	6,49	60,03	76,05	54,26
BIO6	MB	-80,76	161,51	166,51	102,41	-	-	-	-
	OU1	-80,31	160,61	168,74	134,84	2,53	80,44	-	-
	OU2	-75,06	150,13	162,13	120,73	5,08	55,80	197,18	-
	OU3	-74,92	149,83	166,50	126,33	5,85	44,58	183,65	69,83

Tabela 6. Comparação do ajuste de diferentes modelos evolutivos de variáveis climáticas à filogenia dos *Sicarius* neotropicais. À esquerda, valores do teste de razão de verossimilhança (triângulo inferior) e graus de liberdade associados (triângulo superior) entre os diferentes modelos concorrentes. Valores significativos (p<0,01) destacados em negrito. À direita, razão entre os valores de AICc do modelo OU2 (menor valor de AICc) e modelos concorrentes. AICc= critério de informação de Akaike corrigido para tamanho amostral pequeno; LRT= teste de razão de verossimilhança.

	LRT								
BIO3	MB	OU1	OU2	OU3	OU-2				
MB	-	1	2	3	0,147				
OU1	1,88	-	1	2	0,079				
OU2	10,84	8,96	-	1	-				
OU3	11,43	9,55	0,59	-	0,130				
BIO6									
MB	-	1	2	3	0,112				
OU1	0,90	-	1	2	0,037				
OU2	11,38	10,49	-	1	-				
OU3	11,68	10,78	0,29	-	0,112				

Os *Sicarius* representam uma linhagem de aranhas neotropicais bastante antiga e biogeograficamente interessante. Os tempos de divergência entre os clados mais recentes se situam entre o Mioceno e o Plioceno. Eventos vicariantes nas florestas secas tropicais causados por flutuações climáticas do Pleistoceno, caso tenham ocorrido, tiveram pouca influência na diversificação interespecífica do grupo—mas o seu efeito sobre a diversificação no nível populacional será explorado em maiores detalhes no próximo capítulo. Eventos geológicos mais antigos, como o soerguimento dos Andes e fechamento do istmo do Panamá, podem ter sido mais importantes na história do gênero. Embora os *Sicarius* neotropicais ocupem apenas desertos e florestas secas, não há evidência de conservação filogenética de nicho climático entre essas formações vegetais. Em particular, a transição de desertos a florestas secas parece ter acontecido mais de uma vez na história evolutiva dessas aranhas. Assim, o gênero parece um bom modelo para estudar como fatores bióticos e abióticos podem levar a um padrão de distribuição restrito a ambientes xéricos, e como os organismos podem passar a ocupar ambientes com características ecológicas distintas em sua história evolutiva.

Referências bibliográficas

- Arriagada C, Roperch P, Mpodozis C & Cobbold PR. 2008. Paleogene building of the Bolivian Orocline: tectonic restoration of the central Andes in 2-D map view. *Tectonics* 27, 1–14.
- Binford GJ, Callahan MS, Bodner MR, Rynerson MR, Núñez PB, Ellison CE & Duncan RP. 2008. Phylogenetic relationships of *Loxosceles* and *Sicarius* spiders are consistent with Western Gondwanan vicariance. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 538–553.
- Bidegaray-Batista L & Arnedo M. 2011. Gone with the plate: the opening of the Western Mediterranean basin drove the diversification of ground-dweller spiders. *BMC Evolutionary Biology* 11, 1–15.
- Blomberg SP, Garland T & Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717–745.
- Butler MA & King AA. 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *The American Naturalist* 164, 683–695.
- Coates AG, Jackson JBC, Collins LS, Cronin TM, Dowsett J, Bybell LM, Jung P & Obando JA. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin* 104, 814–828.
- Collevatti RG, Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, de Oliveira G, Rangel TF, Rabelo SG & Diniz-Filho JA. 2012. A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology* 21, 5845–5863.
- Cooper N, Jetz W & Freckleton RP. 2010. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 2529–2539.
- Donoghue M. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11549–11555.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D & Rambaut A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1969–1973.
- Dunlop JA, Penney D & Jekel D. 2009. A summary list of fossil spiders. *In* NI Platnick (ed.), *The World Spider Catalog, version 10.0.* American Museum of Natural History, Nova Iorque. Disponível em http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html Último acesso em 13 de janeiro de 2013.
- Edgar RC. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32, 1792–1797.
- Garzione CN, Molnar P, Libarkin JC & MacFadden BJ. 2006. Rapid late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: evidence for removal of mantle lithosphere. *Earth and Planetary Science Letters* 241, 543–556.
- Grehan J. 2001. Biogeography and evolution of the Galapagos: integration of the biological and geological evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 74, 267–287.
- Haffer J & Prance G. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana*, 1–33.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 1–9.

- Hedin MC. 1997. Molecular phylogenetics at the population/species interface in cave spiders of the southern Appalachians (Araneae: Nesticidae: *Nesticus*). *Molecular Biology and Evolution* 14, 309–324.
- Hedin MC & Maddison WP. 2001. A combined molecular approach to phylogeny of the jumping spider subfamily Dendryphantinae (Araneae: Salticidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18, 386–403.
- Heibl C & Renner S. 2012. Distribution models and a dated phylogeny for Chilean *Oxalis* species reveal occupation of new habitats by different lineages, not rapid adaptive radiation. *Systematic Biology* 61, 823–834.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Holbourn A, Kuhnt W, Schulz M & Erlenkeuser H. 2005. Impacts of orbital forcing and atmospheric carbon dioxide on Miocene ice-sheet expansion. *Nature* 438, 483–487.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP & Webb CO. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463–1464.
- King AA & Butler MA. 2012. OUCH Package. Disponível em: http://cran.rproject.org/web/packages/ouch/index.html. Último acesso em 13 de janeiro de 2013.
- Labarque FM & Ramírez MJ. 2012. The placement of the spider genus *Periegops* and the phylogeny of Scytodoidea (Araneae: Araneomorphae). *Zootaxa* 3312, 1–44.
- Lavin M, Schrire BP, Lewis G, Pennington RT, Delgado-Salinas A, Thulin M, Hughes CE, Matos AB & Wojciechowski MF. 2004. Metacommunity process rather than continental tectonic history better explains geographically structured phylogenies in legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359, 1509–1522.
- Losos J. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11, 995–1007.
- Lotz LN. 2012. Present status of Sicariidae (Arachnida: Araneae) in the Afrotropical region. *Zootaxa* 3522, 1–41.
- Maddison WP & DR Maddison. 2011. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Versão 2.75. Disponível em: http://mesquiteproject.org. Último acesso em 13 de janeiro de 2013.
- Magalhães ILF, Brescovit AD & Santos AJ. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa* 3599, 101–135.
- Mayle FE. 2006. The Late Quaternary biogeographical history of South American seasonally dry tropical forests: insights from palaeo-ecological data. *In* Pennington RT & Ratter JA (eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, 395–416.

- McLoughlin S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49, 271–300.
- Miller MA, Pfeiffer W & Schwartz T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *In Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. New Orleans, 1–8.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261–273.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK & Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359, 515–537.
- Pennington RT, Richardson J E & Lavin M. 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist* 172, 605–616.
- Platnick NI, Coddington JA, Forster RR & Griswold CE. 1991. Spinneret morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *American Museum Novitates* 3016, 1–73.
- Posada D & Crandall KA. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817–818.
- Porzecanski AL & Cracraft J. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32, 261–275.
- Prado DE. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57, 437–461.
- Prado DE & Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 902–927.
- Ramírez MG. 2000. Respiratory system morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *Journal of Arachnology* 28, 149–157.
- Roig-Juñent S, Domínguez M, Flores G & Mattoni C. 2006. Biogeographic history of South American arid lands: a view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments* 66, 404–420.
- Ronquist F, Teslenko M, Van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA & Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61, 539–542.
- Rull V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 508–513.
- Särkinen T, Pennington RT, Lavin M, Simon MF & Hughes CE. 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39, 884–900.

- Schnitzler J, Graham CH, Dormann CF, Schiffers K & Peter-Linder H. 2012. Climatic niche evolution and species diversification in the Cape flora, South Africa. *Journal of Biogeography* 39, 2201–2211.
- Selden PA & Huang D. 2010. The oldest haplogyne spider (Araneae: Plectreuridae), from the Middle Jurassic of China. *Naturwissenschaften* 97, 449–459.
- Sigrist MS & Carvalho CJB. 2009. Historical relationships among areas of endemism in the tropical South America using Brooks Parsimony Analysis (BPA). *Biota Neotropica* 9, 79– 90.
- Simkin T. 1984. Geology of Galapagos. Biological Journal of the Linnean Society 21, 61–75.
- Simon E. 1893. Histoire Naturelle das Araignées. Librarie Encyclopédie Roret, Paris, 257-488.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu H & Flook P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87, 651–701.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10, 1115–1123.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M & Kumar S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28, 2731–2739.
- Warren D, Glor R & Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62, 2868–2883.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT, & Sites Jr. JW. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution* 66, 3014–3034.
- Wiens J & Graham C. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 519–539.
- Xia X & Xie Z. 2001. DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *Journal of Heredity* 92, 371–373.
- Xia X, Xie Z, Salemi M, Chen L & Wang Y. 2003. An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 1–7.
- Zomer RJ, Trabucco A, Straatenand O & Bossio DA. 2006. Scientific Report 101: Carbon, Land and Water: A Global Analysis of the Hydrologic Dimensions of Climate Change Mitigation through Afforestation/Reforestation. International Water Management Institute, Colombo, Sri Lanka, 48p.

Terminal	COI	16S	28S	Testemunho	Procedência*
Grupos externos					
Diguetia canites	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817715, EU817717
Drymusa capensis	Х			Binford et al. 2008	EU817711
Drymusa dinora	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817714
Drymusa serrana	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817712, EU817729
Dysdera crocata			Х	Binford et al. 2008	EU817789
Plectreurys sp	х		Х	Binford et al. 2008	EU817716, EU817790
Scytodes sp1			Х	Binford et al. 2008	EU817720
Scytodes sp2	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817710, EU817725
Scytodes sp3			Х	Binford et al. 2008	EU817722
Scytodes sp4			Х	Binford et al. 2008	EU817724
Scytodes sp5			Х	Binford et al. 2008	EU817723
Usofila pacifica			Х	Binford et al. 2008	EU817721
Loxosceles					
L. amazonica	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817674, EU817813, EU817779
L. apachea	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817665, EU817793, EU817768
L. arizonica	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817663, EU817798, EU817769
L. baja	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817661, EU817792, EU817775
L. blanda	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817662, EU817818, EU817770
L. boneti		Х	Х	Binford et al. 2008	EU817807, EU817772
L. caribbaea	х	Х		Binford et al. 2008	EU817659, EU817819
L. chinateca	х	Х		Binford et al. 2008	EU817670, EU817802
L. colima	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817668, EU817800, EU817777
L. deserta	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817667, EU817796, EU817778
L. hirsuta	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817678, EU817805, EU817788
L. intermedia	х		Х	Binford et al. 2008	EU817676, EU817786
L. kaiba	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817662, EU817808, EU817774
L. lacta	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817672, EU817781
L. laeta	Х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817680, EU817812, EU817783
L. reclusa	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817669, EU817801, EU817776
L. rufescens	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817673, EU817803, EU817780
L. sabina	х		Х	Binford et al. 2008	EU817666, EU817771
L. spadicea	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817677, EU817804, EU817787
L. speluncarum	Х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817692, EU817816, EU817751
L. spinulosa	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817690, EU817795, EU817758
L. variegata	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817675, EU817797, EU817785
L. vonwredei	х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817681, EU817816, EU817767
Sicarius Afrotropicais					
S. aff damarensis Munster	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817699, EU817746
S. albospinosus			Х	Binford et al. 2008	EU817750
S. cf hahni	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817696, EU817742
S. cf damarensis Oorloog	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817697, EU817744
S. cf damarensis Uisib	х		Х	Binford et al. 2008	EU817700, EU817745

Apêndice 1: Terminais utilizados para inferir a filogenia dos Sicarius neotropicais

Terminal	COI	16S	28S	Testemunho	Procedência*	
S. damarensis Daanviljoen	Х		х	Binford et al. 2008	EU817702, EU817749	
S. damarensis Waterburgf1	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817701, EU817747	
S. damarensis Waterburgp1			Х	Binford et al. 2008	EU817748	
S. dolichocephalus	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817698, EU817741	
Sicarius sp África	Х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817703, EU817824, EU817743	
Sicarius neotropicais						
S. aff patagonicus	Х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817709, EU817817, EU817735	
S. cariri 022	Х		Х	IBSP 162262	Brasil, Bahia, Morro do Chapéu	
S. cariri 034	Х	Х		IBSP 162285	Brasil, Bahia, Xique-Xique	
S. cariri 190	Х	Х		IBSP 162338	Brasil, Piauí, São Raimundo Nonato	
S. cariri 383	Х			UFMG 11731	Brasil, Bahia, Paripiranga	
S. cariri 410	Х	Х		UFMG 11690	Brasil, Ceará, Crato	
S. cariri 529	Х			DZUB 6230	Brasil, Bahia, Jaborandi	
S. diadorim 010	Х	Х		IBSP 162291	Brasil, Minas Gerais, Espinosa	
S. diadorim 092	Х			DZUB 5000	Brasil, Bahia, Cocos	
S. diadorim 404	Х	Х	Х	UFMG 11602	Brasil, Minas Gerais, Itacarambi	
S. diadorim 528	Х			DZUB 6229	Brasil, Bahia, São Félix do Coribe	
S. gracilis 506	Х	Х	Х	IBSP 162929	Peru, Lima, Huarochiri	
S. gracilis 519	Х	Х		IBSP 162915	Peru, Ica, Pisco, Humay	
S. gracilis 520	Х			IBSP 162923	Peru, Lima, Huaral	
S. gracilis 521	Х			IBSP 162924	Peru, Lima, Canta, Canta	
S. gracilis 522	Х	Х		IBSP 162919	Peru, Lima, Huarochiri, Chilca	
S. ornatus 041	Х	Х	Х	UFMG 11018	Brasil, Bahia, Ituaçu	
S. ornatus 526	Х	Х		MNRJ 6355	Brasil, Bahia, Andaraí, Igatu	
S. ornatus 527	Х	Х		CHNUFPI 251	Brasil, Bahia, Maracás	
S. patagonicus Arroyito	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817708, EU817732	
S. patagonicus Picun	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817707, EU817734	
S. peruensis 513	Х		Х	IBSP 162921	Peru, Ica, Chincha, Laran	
S. peruensis 523	Х			IBSP 162920	Peru, Lima, Cañete, Lunahuana	
Sicarius sp. Peru1			Х	Binford et al. 2008	EU817731	
Sicarius sp. Peru2			Х	Binford et al. 2008	EU817730	
S. rugosus	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817706, EU817736	
S. rupestris	Х		Х	Binford et al. 2008	EU817695, EU817733	
Sicarius sp1 515 Atacama	Х	Х	Х	IBSP 162886	Chile, Antofagasta, Atacama	
Sicarius sp6 PC1			Х	Binford et al. 2008	EU817738	
Sicarius sp6 PC2			Х	Binford et al. 2008	EU817739	
Sicarius sp6 Quijades	Х	Х	Х	Binford et al. 2008	EU817704, EU817810, EU817740	
Sicarius sp6 Salta	Х		х	Binford et al. 2008	EU817705, EU817737	
Sicarius sp7 081 SantaCruz	Х	Х		MZSP 48990	Bolívia, Santa Cruz, Lagunillas	
Sicarius sp7 082 SantaCruz	Х	Х	х	MZSP 48991	Bolívia, Santa Cruz, Lagunillas	
Sicarius sp7 491 Cusco	Х			UNSAAC	Peru, Cusco, Quispicanchi	
Sicarius sp7 492 Cusco	Х		х	UNSAAC	Peru, Cusco, Quispicanchi,	
S. terrosus 156	Х	Х		IBSP 161103	Chile, Santiago, Queb. de la Plata	
S. terrosus 508	Х	Х	х	IBSP 162897	Chile, Antofagasta, Atacama	
S. terrosus 510	х	х	х	IBSP 162893	Chile, Tarapacá, Iquique, Iquique	

Terminal	COI	16S	28S	Testemunho	Procedência*
S. terrosus 516	Х	Х		IBSP 162881	Chile, Tarapacá, Tamarugal
S. terrosus 517	х			IBSP 162909	Chile, Antofagasta, Antofagasta
S. terrosus 518	х			IBSP 162896	Chile, Arica y Parinacota, Arica
S. tropicus 244	х	Х		IBSP 162400	Brasil, Piauí, Castelo do Piauí
S. tropicus 325	х	Х	Х	IBSP 162763	Brasil, Paraíba, Campina Grande
S. tropicus 342	х			IBSP 162796	Brasil, Pernambuco, São Caetano
S. tropicus 377	х	Х		UFMG 11718	Brasil, Paraíba, São José dos Cordeiros
S. tropicus 389		Х		UFMG 11724	Brasil, Rio Grande do Norte, Lajes
S. yurensis 512	х	Х	Х	IBSP 162912	Peru, Ica, Chincha, Grocio Prado

* Códigos indicam números de acesso do GenBank.

Capítulo 3

Filogeografia de *Sicarius cariri* (Araneae: Sicariidae), uma aranha endêmica da Caatinga

Resumo

A Caatinga é parte das florestas tropicais estacionais secas, uma formação vegetal com distribuição disjunta nas Américas. Fatores como mudanças climáticas do Pleistoceno e a formação do rio São Francisco podem ter atuado na diversificação da biota da Caatinga. Nesse capítulo, eu estudo o padrão filogeográfico de um marcador mitocondrial de Sicarius cariri, uma aranha endêmica desse bioma, para descobrir a influência desses eventos na estrutura genética dessa espécie. As populações de S. cariri são altamente estruturadas, com baixo compartilhamento de haplótipos entre diferentes locais, alto índice de fixação e isolamento-por-distância. Uma modelagem de paleodistribuição falhou em prever áreas de maior diversidade genética, e a maior parte da diversificação da espécie ocorreu no Plioceno, indicando pouca importância das flutuações climáticas do Pleistoceno para a demografia dessa espécie. As duas margens do rio apresentam haplogrupos distintos e as estimativas de taxas de migração entre as mesmas são baixas. Dois haplogrupos muito divergentes foram encontrados e as implicações taxonômicas dessa observação são discutidas. As unidades de conservação implantadas atualmente cobrem a maior parte da diversidade genética observada de S. cariri, mas ações são sugeridas para a região das dunas fósseis do Médio São Francisco e para os enclaves de floresta seca no nordeste de Goiás.

Palavras-chave: Arco Pleistocênico, florestas tropicais estacionais secas, modelagem de paleodistribuição, Pleistoceno, rio São Francisco, semi-árido.

Abstract

The Brazilian Caatinga is part of the seasonally dry tropical forests, a vegetation type which has a disjunct distribution in the Americas. Factors such as pleistocenic climatic oscillations and the formation of the São Francisco River may have acted as important driving forces of the Caatinga biota diversification. In this chapter, I explore the phylogeographic pattern of a mitochondrial marker of Sicarius cariri, a spider endemic to this region, to address the influence of these events on the genetic structure of this species. Sicarius cariri populations are highly structured, with low haplotype sharing among localities, high fixation index and isolation-by-distance. A paleodistribution modeling failed to predict the areas of high genetic diversity, and most of the species' diversification took place in the Pliocene, suggesting little influence of Pleistocene climatic changes to the demography of the species. Both margins of the São Francisco River present unique haplogroups and estimatives of migration rates between them are low. Two deeply divergent haplogroups were found and the taxonomic implications of such observation are discussed. Current conservation units cover most of the genetic diversity observed for S. cariri, but actions are suggested for the region of the fossil dunes of the middle São Francisco river and for dry forest enclaves in northeastern Goiás.

Keywords: Paleodistribution modeling, Pleistocene, São Francisco river, seasonally dry tropical forests, semi-arid.

Introdução

A região Neotropical possui uma grande diversidade biológica e uma variedade de formações vegetais que inclui florestas úmidas tropicais e temperadas, savanas, desertos, campos de altitude, manguezais e florestas tropicais secas. As florestas tropicais estacionais secas (FTES), em particular, vêm atraindo considerável atenção científica nos últimos anos. Esse tipo de formação vegetal é distribuído de forma disjunta nas Américas (Pennington *et al.* 2000; Werneck 2011), e seus diferentes núcleos são reconhecidos como uma unidade fitogeográfica única devido ao compartilhamento de táxons no nível de gênero e espécie, principalmente plantas (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000; Prado 2000).

A Caatinga, situada no nordeste brasileiro, é o maior dos núcleos de FTES das Américas (Prado 2000; Werneck 2011) e também o que apresenta a maior riqueza e endemismo de espécies de plantas, especialmente leguminosas (Cardoso & Queiroz 2011). Apesar disso, ela é considerada insuficientemente conhecida para a maior parte dos grupos biológicos, especialmente invertebrados (Silva *et al.* 2004) e apenas cerca de 1% de sua área encontra-se sob proteção integral (Werneck 2011). Apesar de estar distribuída em uma área contínua, a Caatinga não é homogênea. Há basicamente dois tipos de solo no bioma, os de embasamentos cristalinos e os arenosos, que são importantes fatores determinantes da distribuição de leguminosas e outras plantas (Queiroz 2006; Santos *et al.* 2012). Além disso, algumas regiões são ricas em espécies endêmicas, como as dunas fósseis do médio rio São Francisco (Rodrigues 1996; Rocha *et al.* 2004).

Além da heterogeneidade espacial, a Caatinga também experimentou mudanças em sua distribuição ao longo do tempo. Prado & Gibbs (1993) postularam que a atual distribuição disjunta das FTES é um padrão remanescente de uma distribuição ampla e contínua ocorrida durante os períodos glaciais do Pleistoceno—a hipótese do Arco Pleistocênico. Entretanto, as evidências empíricas para essa hipótese são contraditórias (revisado em Werneck 2011). Werneck *et al.* (2011) utilizaram uma abordagem de modelagem de paleodistribuição, validada por dados paleopalinológicos, e não encontraram evidências de uma expansão da Caatinga durante o último máximo glacial (UMG). Além disso, estudos de filogenia e filogeografia de táxons associados a FTES sugerem diversificações muito anteriores ao Pleistoceno (Werneck *et al.* 2012; Pennington *et al.* 2004), enquanto outras revelam padrões esperados pela hipótese (Pennington *et al.* 2004; Collevatti *et al.* 2012a). Além das glaciações, a Caatinga também foi afetada por outros tipos de mudanças climáticas durante o Pleistoceno. Em particular, o bioma já passou por fases mais úmidas que a atual durante anomalias climáticas globais (Auler *et al.* 2004; Wang *et al.* 2004). A ocorrência desses períodos climáticos mais úmidos é suportada por múltiplas evidências, incluindo paleopalinologia (de Oliveira *et al.* 1999; Behling *et al.* 2000), presença de fósseis de animais restritos a florestas úmidas em regiões onde hoje se encontra Caatinga (Cartelle & Hartwig 1996; Hartwig & Cartelle 1996; Czaplewski & Cartelle 1998), e assinaturas filogeográficas deixadas por esses eventos em anuros de florestas úmidas (Carnaval & Bates 2007). Isso indica que as alterações climáticas do Pleistoceno tiveram um importante papel na formação da biota da Caatinga.

Outro fator potencialmente influente na biogeografia da Caatinga é o rio São Francisco. Esse é o maior curso d'água do nordeste brasileiro e divide o bioma ao meio no sentido norte-sul. Na sua porção final, o rio corta uma porção da floresta Atlântica. Essa região corresponde a uma quebra filogeográfica bem documentada em organismos de floresta úmida (e.g. Cabanne et al. 2008; Carnaval et al. 2009) e também é o limite entre os centros de endemismo de Pernambuco e do centro da Bahia (DaSilva & Pintoda-Rocha 2011; Silva et al. 2012). Embora esse padrão esteja bem documentado para diversos táxons na floresta Atlântica, a maior parte do rio situa-se na Caatinga, e até o momento há poucas evidências de que ele atue como uma barreira biogeográfica nesse bioma. Alguns pares de espécies proximamente relacionadas de répteis ocorrem na região das dunas fósseis do médio São Francisco e se encontram separados pelo rio (Rodrigues 1996; Passoni et al. 2008). Werneck et al. (2012) mencionam que duas populações da lagartixa Phyllopezus pollicaris (Phyllodactylidae) que ocorrem a apenas 15 km, mas separadas pelo rio, são muito divergentes geneticamente. Testar se o rio atua como barreira geográfica para mais organismos seria interessante para verificar seu papel na diversificação da biota da Caatinga.

Além da Caatinga, há outros fragmentos de FTES no Brasil, geralmente pequenos enclaves no domínio do Cerrado, em áreas de solo calcário (Pennington *et al.* 2000). O mais importante desses enclaves se situa no vale do rio Paranã, no nordeste de Goiás. Essa região apresenta várias espécies endêmicas, algumas das quais proximamente relacionadas a espécies da Caatinga (Werneck & Colli 2006; Vivallo & Melo 2009; Bezerra *et al.* 2010; Guadanucci 2011; Vaz-Silva *et al.* 2012). Além disso,

estudos filogeográficos de organismos amplamente distribuídos indicam que as populações desses enclaves são geneticamente distintas dos outros núcleos de FTES (Caetano *et al.* 2008; Werneck *et al.* 2012; Collevatti *et al.* 2012a). A hipótese do Arco Pleistocênico prevê que esses enclaves sejam remanescentes da distribuição contínua das FTES no passado. Entretanto, ainda se sabe pouco sobre a diversificação da biota desses enclaves, em particular se a colonização da região coincide ou não com o Pleistoceno.

A filogeografia é o estudo da variação genética de marcadores moleculares em um contexto geográfico em um nível intraespecífico (Avise et al. 1987). Essa é uma ferramenta muito útil no estudo da história demográfica recente dos organismos, uma vez que ela possibilita o descobrimento de quebras filogeográficas e de eventos populacionais recentes, como gargalos ou expansões populacionais. Quando aplicada a espécies restritas a um determinado bioma, a filogeografia nos permite fazer inferências a respeito da história recente da própria formação vegetal (e.g. Byrne et al. 2008; Carnaval et al. 2009; Collevatti et al. 2012a; Werneck et al. 2012). Mais recentemente, tem-se aplicado o uso de modelagem de paleodistribuição em conjunto com análises filogeográficas, principalmente com o intuito de se formular hipóteses a priori que possam ser testadas com dados genéticos (e.g. Carsterns & Richards 2007; Carnaval et al. 2009; Collevatti et al. 2012a; Werneck et al. 2012). Essa abordagem é particularmente útil no estudo de eventos populacionais que ocorreram no Pleistoceno, uma vez que 1) existem diversos modelos de paleoclimas disponíveis para esse período e 2) por se tratar de um período relativamente recente, a maior parte das assinaturas genéticas desse período ainda não foram apagadas pelo tempo.

A Caatinga é um dos biomas sul-americanos para os quais menos organismos tiveram seu padrão filogeográfico estudado (Turchetto-Zolet *et al.* 2013). Nesse capítulo, estudei o padrão filogeográfico de um marcador mitocondrial de *Sicarius cariri* Magalhães, Brescovit & Santos, 2013 como modelo para inferência da história biogeográfica recente da Caatinga. Essa espécie de aranha é um modelo adequado por dois motivos principais. Em primeiro lugar, ela é a espécie de *Sicarius* de distribuição mais ampla no bioma, ocorrendo desde o norte do Piauí até a região central da Bahia e o leste de Pernambuco e apresentando populações em ambas as margens do São Francisco. Em segundo, existem alguns registros dessa espécie para os enclaves de FTES do Cerrado (Magalhães *et al.* 2013; ver Capítulo 1). Utilizando filogeografia

integrada com modelagem de paleodistribuição, investiguei as seguintes questões: 1) o tempo de diversificação das principais linhagens mitocondriais de *S. cariri*, com ênfase na influência das flutuações climáticas do Pleistoceno na diversidade genética da espécie e no tempo de colonização dos enclaves de FTES no Cerrado; 2) a influência do rio São Francisco como uma barreira para o fluxo gênico dessa espécie.

Material e Métodos

Modelagem das áreas estáveis de ocorrência de Sicarius cariri. Para estimar as áreas da Caatinga onde populações de S. cariri poderiam potencialmente se manter ao longo das glaciações do Pleistoceno, adotei uma abordagem utilizando modelagem de distribuição de espécies (MDE). Obtive as variáveis climáticas para construir os modelos de distribuição a partir das bases de dados do WorldClim (dados de clima atual e dois modelos para o último máximo glacial (UMG), 21 mil anos atrás: CCSM e MIROC) (Hijmans et al. 2005) e do PMIP-II (modelo para o Holoceno médio, 6 mil anos atrás: ECHAM3). As dezenove variáveis climáticas do WorldClim são correlacionadas entre si em diferentes graus, e essa multicolinearidade pode levar a modelos estatísticos espúrios (Graham 2003). Isso também pode afetar negativamente os modelos gerados por algoritmos de MDE, que não consideram esse efeito. Assim, utilizei o programa ENMTools 1.3 (Warren et al. 2010) para encontrar variáveis altamente correlacionadas (>0,7). Dentre cada grupo de variáveis correlacionadas, as variáveis escolhidas para gerar os modelos foram as que representam extremos de temperatura e precipitação, uma vez que os organismos são geralmente mais limitados por condições extremas do que por condições médias. Por fim, as variáveis que utilizei para construir os modelos foram variação diária de temperatura (BIO2), temperatura máxima do mês mais quente (BIO5), temperatura mínima do mês mais frio (BIO6), temperatura média do trimestre mais chuvoso (BIO8), precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO16) e precipitação do trimestre mais seco (BIO17).

Utilizei essas variáveis juntamente com todos os registros de ocorrência conhecidos de *S. cariri* (Fig. 1; ver Capítulo 1). Construí os modelos para o clima atual usando dois algoritmos: BioClim, implementado no pacote DisMo para R (Hijmans *et al.* 2011), e MaxEnt 3.3.1 (Phillips *et al.* 2006). Esses dois modelos foram então projetados para os três cenários de clima do passado (Holoceno médio, UMG-CCSM e

UMG-MIROC). Escalonei as adequabilidades de todos os modelos para valores entre 0 e 1 e as cortei pelo mínimo valor de adequabilidade que continha uma presença no modelo para o clima atual. Para cada período climático (atual, Holoceno médio e UMG), produzi mapas de consenso entre os modelos gerados pelos dois algoritmos (e pelos dois cenários climáticos, no caso do UMG) através da média aritmética das adequabilidades. Por fim, gerei um mapa de estabilidade ambiental para *S. cariri* multiplicando as adequabilidades dos três mapas de consenso.

Obtenção das sequências. Coletei espécimes para extração de DNA em campo, mantendo-os em etanol a 96% a -20°C. Adicionalmente, fiz tentativas de extração e amplificação de indivíduos de coleções científicas com menos de 6 anos de coleta. Os espécimes foram previamente limpos em uma lavadora ultrassônica para remoção do sedimento aderido à cutícula, que poderia interferir nos processos de extração e amplificação do DNA. Extraí o DNA do tecido muscular de uma a quatro pernas por indivíduo utilizando um kit para extração de DNA genômico da Wizard® (Promega) e seguindo instruções do fabricante. Um fragmento do gene mitocondrial da citocromo-C oxidase, subunidade 1 (COI) foi amplificado utilizando os iniciadores C1-N-2568 (5'-GCT ACA ACA TAA TAA GTA TCA TG-3') e C1-J-1751 'SPID' (5'-GAG CTC CTG ATA TAG CTT TTC C-3') (Hedin 1997). As condições de PCR são as seguintes: 11,25 µL de água, 5µL de tampão contendo MgCl (Phoneutria, Brasil), 2,5µL de cada iniciador a 5µM, 2,5µL de uma mistura de nucleotídeos a 2µM (Promega), 1,25 unidades de Taq polimerase (Phoneutria, Brasil) e 1 µL de DNA genômico, para um volume final de reação de 25µL, submetido ao seguinte ciclo: um período inicial de 10' a 95°C, 35 ciclos da sequência 30" a 95°, 45" a 52°C e 45" a 72°C e uma extensão final de 7 a 72°C. Algumas amostras de coleções científicas ou de populações do norte do Piauí foram amplificadas com o mesmo protocolo acima, porém com cinco ciclos a 46°C no início da reação, e/ou 1µL a mais de DNA genômico. Verifiquei o sucesso da PCR através de eletroforese em gel de agarose a 1% de 2µL do produto da reação corados com GelRedTM. Purifiquei as amostras com polietilenoglicol 8000 a 20%, fiz a reação de sequenciamento utilizando BigDye® Terminator Cycle Sequencing Kit (Invitrogen) ou DYEnamic ET Terminator Cycle Sequencing Kit® (GE Healthcare) seguindo instruções dos fabricantes e sequenciei as duas fitas em um sequenciador automático ABI 3130x Genetic Analyser (Applied Biosystems) ou MegaBace 1000 DNA Sequencing System (GE Healthcare). Chequei os cromatogramas nos programas

SeqScaper 2.6.0 (Applied Biosystems; ABI) ou Consed (MegaBace) para detectar erros no sequenciamento. Alinhei as sequências através do algoritmo Muscle (Edgar 2004) implementado no programa MEGA5 (Tamura *et al.* 2011). O alinhamento foi trivial porque as sequências têm comprimento invariante devido à sua natureza codificante. As sequências foram traduzidas no programa MEGA5 para verificar a inexistência de códons de parada.

Caracterização inicial das populações. A diversidade de nucleotídeos, número de sítios polimórficos e as estatísticas D de Tajima (1989) e D* e F* de Fu e Li (1993) foram calculadas para todo o conjunto de sequências no programa DNAsp5 (Librado & Rozas 2009). Calculei o número de haplótipos, diversidade haplotípica, número de sítios polimórficos e diversidade genética (baseada em média das diferenças par-a-par) para cada ponto de coleta separadamente no programa DNAsp5. Fiz uma análise molecular de variância (AMOVA; Excoffier *et al.* 1992) no programa Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier *et al.* 2005) para estimar o índice de fixação (F_{ST}) entre os pontos de coleta e para testar se a maior parte da variação genética se encontra dentro ou entre as populações, separadas por ponto de coleta e agrupadas em cada um dos dois clados principais da rede de haplótipos (ver Resultados; Tab. 1). A significância do F_{ST} foi testada através de 10000 permutações. Como a diversificação dos principais haplogrupos ocorreu no Plioceno (ver Resultados), uma nova AMOVA foi feita separando os indivíduos por haplogrupos para verificar a quantidade de variação genética entre e dentro dos mesmos.

Construção da rede de haplótipos e identificação dos haplogrupos. Construí uma rede de haplótipos de junção-mediana (Bandelt *et al.* 1999) baseada em parcimônia usando o programa Network 4.6 (http://www.fluxus-engineering.com) para identificação dos principais haplogrupos. Utilizei o programa Barrier 2.2 (Manni *et al.* 2004) para detectar locais onde as diferenças par-a-par entre sequências são maiores do que as esperadas pela distância geográfica entre as populações. Defini os haplogrupos tanto com base na rede de haplótipos quanto nas relações genealógicas entre as sequências (ver Resultados). Por fim, gerei um mapa com a distribuição espacial dos principais haplogrupos.

Inferência Bayesiana e estimativa dos tempos de divergência. Para determinar o tempo de diversificação das linhagens mitocondriais de *S. cariri*, adotei uma abordagem usando inferência Bayesiana. A genealogia dos haplótipos de *S. cariri* e

seus tempos de divergência foram estimados simultaneamente no pacote Beast 1.7.4 (Drummond et al. 2012), usando sequências de S. diadorim, S. ornatus, S. tropicus e Sicarius sp6 como grupos externos (ver Capítulo 2). Primeiramente, descartei a existência de saturação nas substituições no marcador (Iss<Iss.c, p<0,001) usando o teste de Xia et al. (2003) implementado no programa DAMBE 5.3.16 (Xia & Xie 2001). A hipótese de que a evolução das sequências pode ser adequadamente descrita como um relógio molecular estrito foi testada no programa MEGA5 e rejeitada (p<0,001) com base em uma árvore baseada em máxima verossimilhança (inferida no mesmo programa utilizando o modelo GTR + Γ + I). Assim, para a estimativa dos tempos de divergência entre os clados, utilizei uma abordagem com um relógio log-normal relaxado nãocorrelacionado, implementado no Beast. Calibrei a taxa de mutação ajustando os parâmetros ucld.mean para 0,0199 e ucld.stdev para 0,6668, baseado em uma estimativa da taxa de mutação da COI obtida por Bidegaray-Batista & Arnedo (2011) para o gênero de aranhas haplóginas Parachtes (Dysderidae). As árvores foram estimadas sob um *prior* coalescente de população constante. Utilizei o modelo de evolução $GTR + \Gamma +$ I com quatro categorias gamma, como determinado pelo programa MrModelTest 2.3 (Nylander 2004). Corri duas cadeias independentes de Markov Monte Carlo por 25 milhões de gerações cada, amostrando os parâmetros de interesse a cada 2500 gerações. Chequei a convergência e estacionariedade das cadeias e o tamanho efetivo das amostras dos parâmetros de interesse no programa Tracer 1.5. Combinei as árvores das duas corridas, desprezando os 20% iniciais das amostras como burn-in, com os programas LogCombiner 1.7.4 e TreeAnnotator 1.7.4, e visualizei as árvores no programa FigTree 1.4 (programas do pacote Beast).

Isolamento-por-distância. Para testar se há isolamento-por-distância em *S*. *cariri*, testei a correlação entre distâncias genéticas e geográficas das populações. Estimei a média das diferenças genéticas par-a-par não corrigidas entre as populações no programa MEGA5. Testei a correlação entre essa matriz e a matriz de distância geográfica através de um teste de Mantel no programa ZT. A rede de haplótipos e a inferência Bayesiana indicaram que há dois clados muito divergentes em *S. cariri* (ver abaixo). Assim, decidi fazer o teste para cada um deles separadamente. Porém, apenas o maior deles (clado 2; Figs. 2–3) conteve um número razoável de populações para viabilizar a análise.

Relação entre estabilidade ambiental e diversidade genética. Espera-se que populações que sofreram expansão recente e/ou gargalos populacionais apresentem menor diversidade genética (Excoffier *et al.* 2009). Assim, testei a correlação entre a estabilidade climática predita pela MDE e a diversidade genética observada das populações, considerando apenas os pontos de coleta com quatro ou mais indivíduos amostrados. Para cada uma das populações 1) extraí os valores de adequabilidade obtidos pelos modelos e 2) calculei a média das distâncias par-a-par não corrigidas entre os indivíduos daquela população no programa MEGA5. Os resíduos das distâncias par-a-par não possuem uma distribuição normal, e, portanto, transformei os dados através da raiz quadrada dessa medida. Como o algoritmo utilizado tem influência sobre o modelo final (Collevatti *et al.* 2012b), fiz três análises, considerando as adequabilidades obtidas do mapa consenso, pelo MaxEnt e pelo BioClim. A correlação entre diversidade genética e estabilidade ambiental foi testada através de uma regressão linear simples no programa Statistica 8.0 (StatSoft).



Figura 1. Modelagem da distribuição de *Sicarius cariri* em quatro diferentes cenários climáticos e seu mapa consenso, representando as áreas de distribuição da espécie que se mantiveram estáveis ao longo do tempo. Os pontos representam as ocorrências de *S. cariri* utilizadas para gerar os modelos e a linha cinza representa os limites atuais da Caatinga e dos enclaves de floresta seca no nordeste de Goiás.

Estimativa das taxas de migração entre as margens do São Francisco. Estimei as taxas de migração entre diferentes áreas da distribuição de S. cariri através de uma abordagem Bayesiana baseada em coalescência. Agrupei os indivíduos de cada ponto de coleta em cinco populações (ver abaixo). Usei o programa Migrate-n 3.3.1 (Beerli & Felsenstein 2001) para estimar simultaneamente a genealogia dos haplótipos, os tamanhos populacionais efetivos escalonados pela taxa de mutação (θ) e as taxas de migração entre as populações. A matriz de migração utilizada considerou apenas eventos de migração dentro de cada um dos clados principais. Fiz seis corridas independentes, cada uma com quatro cadeias de Markov Monte Carlo (uma fria e três progressivamente mais aquecidas) rodadas por 25 milhões de gerações, amostrando parâmetros a cada 5000 gerações. Três corridas usaram o algoritmo de Metropolis-Hastings para propor novos estados para os parâmetros, e as outras três usaram o algoritmo *slice-sampling*, em que a distribuição posterior dos parâmetros é usada para propor um novo estado. Chequei as corridas no Tracer 1.5. Uma das corridas com o algoritmo de Metropolis-Hastings falhou em atingir a estacionariedade e convergência dos parâmetros, e por isso foi desconsiderada dos resultados. Para obter as estimativas finais dos parâmetros populacionais, combinei as cinco corridas restantes, desprezando os 40% iniciais como burn-in, no Tracer 1.5.

Resultados

Modelagem das áreas estáveis de ocorrência de Sicarius cariri. Os modelos de distribuição gerados para o clima atual e para o Holoceno médio (6000 anos atrás) são semelhantes, indicando áreas de maior adequabilidade no entorno da Chapada do Araripe (sul do Ceará) e de média adequabilidade na porção leste da distribuição de *S. cariri* (Fig. 1). Os dois modelos para o UMG também indicam uma maior adequabilidade na porção centro-norte da distribuição atual da espécie, próximo à Chapada do Araripe, enquanto a porção sudoeste da atual distribuição da espécie apresentou áreas de menor adequabilidade. No entanto, as áreas correspondentes aos enclaves de floresta seca no nordeste de Goiás aparentemente se mantiveram adequadas durante as glaciações do Pleistoceno (Fig. 1). O mapa consenso representando a estabilidade climática ao longo do Pleistoceno indica que as áreas mais estáveis ao longo do tempo se encontram no entorno da Chapada do Araripe, enquanto as porções mais ao sul e ao norte da distribuição apresentam menor estabilidade (Fig. 1).

Tabela 1. Estatísticas de diversidade genética de um fragmento de 693 pares de base da citocromo-oxidase-I das populações amostradas de *Sicarius cariri*. N= indivíduos sequenciados; S= sítios segregantes; h= haplótipos; Hd= diversidade de haplótipos; d= média das distâncias par-a-par entre indivíduos da população.

População	Haplogrupo	Ν	S	h	Hd	d
Todas		171	210	102	0,9910	0,0890
Clado 1		32	98	24	0,9780	0,0490
Barra	А	5	9	4	0,9000	0,0071
MChapeu1	С	3	5	3	1,0000	0,0050
MChapeu2	С	7	11	7	1,0000	0,0051
MChapeu3	С	9	11	7	0,9167	0,0047
XiqueXique1	В	8	9	4	0,7857	0,0042
Clado 2		139	186	78	0,9870	0,0710
Aiuaba	0	5	0	1	0,0000	0,0000
AlvGurgueia	Κ	15	35	9	0,9048	0,0188
Araripe	0	1	-	1	-	-
BomJesus	Κ	1	-	1	-	-
Caruaru	Е	3	0	1	0,0000	0,0000
Castelo	Ι	11	3	4	0,7333	0,0015
Catarina	Ν	9	2	3	0,5556	0,0009
Catimbau	Е, Р	3	0	1	0,0000	0,0000
Crato	0	3	0	1	0,0000	0,0000
Floriano	Р	3	1	2	0,6667	0,0010
IlhaGrande	J	11	7	5	0,7091	0,0036
Jaborandi	G	1	-	1	-	-
Jalapao	F, P	4	69	4	1,0000	0,0545
LuisCorrea	J	3	1	2	0,6667	0,0010
MigCalmon	М	2	0	1	0,0000	0,0000
CampoFormoso	D	1	-	1	-	-
Paripiranga	Е	1	-	1	-	-
Parnaiba	J	2	3	2	1,0000	0,0045
Picos1	0	7	26	7	1,0000	0,0116
Picos2	0	3	2	2	0,6667	0,0020
Posse	G	4	9	4	1,0000	0,0069
RiachoSeco	М	9	4	5	0,8056	0,0017
SaoDomingos	G	2	2	2	1,0000	0,0030
SenhBonfim	N, O	7	37	3	0,5238	0,0160
SerCapivara1	0	4	15	4	1,0000	0,0114
SerCapivara2	Ο	12	7	8	0,9394	0,0032
SerCapivara3	0	7	14	4	0,8095	0,0068
SerCapivara4	Κ	1	-	1	-	-
SerTalhada	Р	2	2	2	1,0000	0,0030
SeteCidades	Н	1	-	1	-	-
XiqueXique2	L	1	-	1	-	-
Média		4,750	10,143	3,056	0,6994	0,0063
Desvio-padrão		3,729	15,192	2,280	0.3617	0,0106

Caracterização inicial das populações. No total, sequenciei 171 indivíduos de 36 diferentes pontos de coleta para um fragmento de 693 pares de bases da COI. Para as análises de inferência Bayesiana e construção da rede de haplótipos, considerei mais sete indivíduos para os quais o fragmento completo não pôde ser obtido. As estatísticas D de Tajima (D=0,5112; p=0,76), F* de Fu e Li (F*=1,1140; p=0,89) e D* de Fu e Li (D*=1,3220; p=0,953) indicam que a hipótese nula de que as sequências evoluem de forma neutra não pôde ser rejeitada. A maior parte das localidades amostradas possui uma diversidade haplotípica alta (>0,70), enquanto apenas cinco das 36 apresentam todos os indivíduos com o mesmo haplótipo (Tab. 1). Apesar disso, em geral todos os haplótipos de cada população são proximamente relacionados (Fig. 2), levando a uma baixa diversidade nucleotídica (Tab. 1). Identifiquei 102 haplótipos distintos, a maior parte deles rara (71,5% com uma cópia; 8,8% com duas), de modo que apenas cinco haplótipos são encontrados em mais de uma população. Os resultados da AMOVA com indivíduos separados por ponto de coleta indicam que há uma grande estruturação genética em S. cariri (F_{ST}=0,94853; p=0,00), sendo que 5,15% da variação genética se encontram em cada ponto de coleta, 47,63% se encontram entre os pontos de coleta de cada um dos dois clados principais e 47,22% se encontram entre os dois clados principais. A AMOVA com indivíduos separados por haplogrupos apresentou resultados similares: 38% da variação genética se encontra entre os clados principais, 47% entre os haplogrupos e apenas 15% dentro dos haplogrupos (F_{ST} =0,8489; p=0,00).

Construção da rede de haplótipos e identificação dos haplogrupos. Na rede de haplótipos é possível constatar a existência de dois haplogrupos principais, ambos com grande estruturação geográfica (Fig. 2; Tab. 1). A distância genética par-a-par média entre os indivíduos desses dois haplogrupos é de 13%, enquanto as distâncias dentro dos dois grupos são de 7 e 5%, em média. O primeiro é formado pelas populações de Morro do Chapéu, Barra e Xique-Xique, todas na região central da Bahia (haplogrupos A, B e C; Fig. 2). O segundo haplogrupo principal é formado por todas as populações do Brasil Central, dos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí, e pelas populações do Nordeste da Bahia (haplogrupos D–Q; Fig. 2). As barreiras genéticas identificadas pelo programa Barrier representam os principais locais de quebra filogeográfica nas populações de *S. cariri*, e coincidem amplamente com os principais haplogrupos encontrados na rede de haplótipos e na inferência Bayesiana (Fig. 3). A



Figura 2. Rede de haplótipos do gene mitocondrial da citocromo-oxidase-I de Sicarius cariri (esquerda) e distribuição espacial dos mesmos (direita). Os comprimentos de ramos na rede de haplótipos não são proporcionais ao número de mutações, mas foram escolhidos para praticidade de visualização. O tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos amostrados por haplótipo/população. No mapa à direita, o fundo verde representa os limites das florestas secas, a área vermelha representa as áreas de maior estabilidade climática, a linha azul representa o rio São Francisco, e as linhas pretas representam as barreiras genéticas encontradas pelo programa Barrier. Linhas pontilhadas e cores dos haplótipos indicam grupos monofiléticos na genealogia dos haplótipos. Populações: 1- Aiuaba, CE; 2- Alvorada do Gurguéia, PI; 3-Floresta Nacional do Araripe, Crato, CE; 4- Bom Jesus, PI; 5- Caruaru, PE; 6- Castelo do Piauí, PI; 7- Raso da Catarina, BA; 8- Vale do Catimbau, PE; 9- Sítio Fundão, Crato, CE; 10-Floriano, PI; 11- Ilha Grande do Piauí, PI; 12- Jaborandi, BA; 13- Jalapão, TO; 14- Luís Corrêa, Piauí; 15- Miguel Calmon, BA; 16- Campo Formoso, BA; 17- Paripiranga, BA; 18- Parnaíba, PI; 19- Picos, PI; 20- Posse, GO; 21- Riacho Seco, BA; 22- São Domingos, GO; 23- Senhor do Bonfim, BA; 24- Serra da Capivara, PI; 25- Serra Talhada, PE; 26- Sete Cidades, PI; 27-Vacaria, Xique-Xique, BA; 28- Barra, BA; 29- Morro do Chapéu, BA; 30- Xique-Xique, BA.

região de maior estabilidade ambiental apresenta predominância de populações pertencentes a um haplogrupo principal (haplogrupos P, O e Q; Fig. 2). Em geral, as duas margens do rio São Francisco apresentam haplogrupos distintos. No entanto, dois indivíduos amostrados na margem sul/leste pertencem a haplogrupos mais comuns na margem norte/oeste (localidades 17 e 23, Fig. 2).

Inferência Bayesiana e estimativa dos tempos de divergência. A inferência Bayesiana identificou, com alto suporte, os dois principais haplogrupos e vários dos haplogrupos secundários também encontrados na rede de haplótipos (Fig. 3). No entanto, as relações entre os diferentes haplogrupos são, em geral, mal suportadas. É possível ver que alguns dos haplogrupos exclusivos da margem sul/leste do rio São Francisco formam clados com haplogrupos exclusivos da margem norte/oeste. A divergência entre os dois clados principais de *S. cariri* é muito antiga, estimada em cerca de 12 milhões de anos (Fig. 3; Tab. 2). Dentro de cada um dos clados principais, as divergências entre os principais haplogrupos (circulados com a linha pontilhada na Figura 2) foram estimadas para o período Plioceno ($\bar{x}=3,82\pm0,87$ milhões de anos; Fig. 3; Tab. 2). Já as estimativas de divergências dentro de cada um desses haplogrupos são mais recentes ($\bar{x}=0,78\pm0,56$ milhões de anos), caindo dentro do Pleistoceno (Fig. 3; Tab. 2).

Isolamento-por-distância. Encontrei uma correlação significativa entre distância geográfica e distância genética para as populações amostradas de *S. cariri* do clado 2 (teste de Mantel, 10000 permutações, r=0.926, p=0; Fig. 4). No entanto, a relação entre essas medidas não é linear. Há um efeito mais forte da distância geográfica na distância genética para populações distantes até 600 km. A partir dessa distância, as populações possuem divergências genéticas mais ou menos constantes, entre 6% e 12% (Fig. 4).

Relação entre estabilidade ambiental e diversidade genética. Encontrei uma correlação significativa entre a estabilidade ambiental estimada pela modelagem de distribuição e a diversidade genética observada para as adequabilidades obtidas do mapa consenso e do algoritmo MaxEnt. Entretanto, em ambas a correlação é negativa (quando minha hipótese inicial previa que a correlação fosse positiva) e possui baixo ajuste (mapa consenso: $F_{1,20}=4,497$, p=0,046, R²=0,1835, Fig. 5; MaxEnt: $F_{1,20}=8,454$, p=0,008, R²=0,2971). A regressão baseada nas adequabilidades obtidas pelo BioClim não foi significativa ($F_{1,20}=0.002$, p=0,959, R²=0,0001).

Estimativa das taxas de migração entre as margens do São Francisco. Os indivíduos amostrados de *S. cariri* foram agrupados em cinco populações (Fig. 6), representando os clados 1 e 2 nas duas margens do rio São Francisco e as populações do Brasil central. As estimativas de tamanho populacional efetivo indicam que as populações do clado 2 são maiores que as do clado 1, enquanto as populações do Brasil central são as maiores (Tab. 3). Todas as taxas de migração têm intervalos de 95% de maior densidade posterior que incluem ou se aproximam de zero. As taxas de migração são maiores entre populações do clado 1, porém com um erro muito maior associado.

Considerando uma taxa de mutação de 1,25% (Bidegaray-Batista & Arnedo 2011) e um tempo de geração de um ano, as taxas de migração entre as populações estão entre 6 e 303 migrantes por 10^5 anos (Tab. 1).



Figura 3. Genealogia dos haplótipos de citocromo-oxidase-I de *Sicarius cariri*. Clados com probabilidade posterior maior que 0,99 estão marcados com um asterisco. As barras azuis nos nós indicam o intervalo de 95% de maior densidade posterior da idade do nó. As cores dos haplogrupos são correspondentes às da Figura 2.
Tabela 2. Estimativas em milhões de anos dos tempos de divergência dos principais clados da genealogia da citocromo-oxidase-I de *Sicarius cariri*. Divergências sem estimativa de erro se referem a clados com baixo suporte. Divergências entre os principais haplogrupos (circulados pela linha pontilhada na Figura 2) são destacadas em negrito. Clados nomeados como na Figura 3.

Divergência	Estimativa	Intervalo 95%	Período
Clado 1-Clado 2	12,4566	-	Mioceno
Clado A-Clado3	4,9003	3,1115-6,9806	Plioceno
Clado A	0,459	0,2497-0,7472	Pleistoceno
Clado B–Clado C	3,3918	2,0064-4,9773	Plioceno
Clado B	0,3404	0,1482-0,5889	Pleistoceno
Clado C	0,3395	0,1881-0,5403	Pleistoceno
Clado E–Clado 4	4,1382	-	Plioceno
Clado E	0,8195	0,3886-1,3577	Pleistoceno
Clado 5-Clado 6	3,8823	-	Plioceno
Clado F-Clado G	3,0734	2,0127-4,3114	Plioceno
Clado F	0,8195	0,4325-1,3216	Pleistoceno
Clado G	1,1296	0,6954-1,7315	Pleistoceno
Clado H–Clado 7	0,6003	0,3623-0,9194	Pleistoceno
Clado H	0,1374	0,0249-0.3108	Pleistoceno
Clado I	0,1374	0,0527-0,2533	Pleistoceno
Clado J	0,2528	0,1341-0,3978	Pleistoceno
Clado K-Clado 8	3,3552	2,4555–4,3235	Plioceno
Clado K	1,372	0,8784-1,9627	Pleistoceno
Clado 9–Clado 10	2,6902	2,007–3,511	Plioceno
Clado L-Clado 11	1,5897	1,0152-2,2484	Pleistoceno
Clado M-Clado N	0,9285	0,5279–1,3644	Pleistoceno
Clado M	0,1597	0,0629-0,2919	Pleistoceno
Clado N	0,214	0,0968-0,3765	Pleistoceno
Clado O-Clado 12	2,04	1,481-2,6402	Pleistoceno
Clado O	1,2107	0,7524-1,7351	Pleistoceno
Clado P–Clado Q	1,7119	1,2162-2,3096	Pleistoceno
Clado P	0,8678	0,507-1,315	Pleistoceno
Clado Q	0,6315	0,3874–0,9389	Pleistoceno

Discussão

Demonstro aqui que *Sicarius cariri* é uma espécie com significativa estrutura genética em um marcador mitocondrial, com evidências de isolamento por distância e possível diversidade críptica. As áreas indicadas como estáveis pela modelagem de paleodistribuição não abrigam maior diversidade genética e a divergência dos haplogrupos principais é anterior ao Pleistoceno, o que indica que as glaciações desse período tiveram pouca influência na diversidade mitocondrial da espécie. A diversidade

genética de *S. cariri* se distribui de forma heterogênea pela Caatinga. Há haplogrupos exclusivos nas duas margens do rio São Francisco e nos enclaves de floresta seca no Cerrado, e baixas taxas de migração entre essas regiões.

As populações estudadas de *Sicarius cariri* apresentam uma estrutura genética que não está distribuída aleatoriamente no espaço. A grande proporção de haplótipos raros implica em baixo compartilhamento dos mesmos entre as populações. Esses alelos raros frequentemente têm as cópias genealogicamente mais próximas na mesma população. Mesmo entre os haplótipos mais comuns, geralmente as cópias são encontradas em indivíduos do mesmo ponto de coleta (Fig. 2). Em conjunto com o alto índice de fixação, esses resultados indicam que as populações de *S. cariri* são altamente estruturadas geograficamente. De fato, praticamente todos os pontos de coleta amostrados apresentam alelos únicos e proximamente relacionados entre si. A correlação significativa entre distâncias geográficas e genéticas também sugere uma estruturação geográfica em uma escala maior. Esse padrão de excesso de alelos raros, alta estruturação populacional (índices $F_{ST} > 0.8$) e alta divergência genética entre os haplótipos (10-17%) é comumente observado em marcadores mitocondriais de aranhas



Figura 4. Correlação entre distância geográfica e distância genética entre populações de *Sicarius cariri*. A correlação é significativa (teste de Mantel, 10000 permutações, r=0.926, p=0).



Figura 5. Relação entre estabilidade ambiental (como estimada pelo consenso das adequabilidades modeladas em quatro cenários climáticos e por dois algoritmos diferentes) e raiz quadrada da diversidade genética (estimada como a média das diferenças par-a-par não corrigidas entre os indivíduos da população). A correlação é negativa e significativa, porém com baixo ajuste ($F_{1,20}$ =4,497, p=0,046, R²=0,1835).

de diversas famílias (*e.g.* Bond *et al.* 2001; Crews & Hedin 2006; Agnarsson *et al.* 2010; Duncan *et al.* 2010; Cooper *et al.* 2011; Kuntner & Agnarsson 2011). Isso indica que 1) esses marcadores possuem evolução rápida e/ou 2) fêmeas de aranhas têm tendência à filopatria e/ou pouca capacidade dispersiva. É importante ressaltar que esses resultados dizem respeito a apenas um gene mitocondrial, cuja herança é exclusivamente materna em aranhas, e, portanto, ignoram a contribuição de machos de *S. cariri* para a estruturação genética da espécie. Machos de aranhas de hábitos sedentários são mais ativos e caminham mais (*e.g.* Schmitt *et al.* 1990; Bond *et al.* 2001; mas veja Lubin *et al.* 2009), embora muitas vezes a dispersão seja feita por juvenis de ambos os sexos (Foelix 2011) e não existam informações sobre o mecanismo de dispersão para a maioria dos grupos de aranhas. A inclusão de marcadores nucleares de herança biparental poderia contar histórias genealógicas diferentes para *S. cariri* (veja Edwards & Bensch 2009; Toews & Brelsford 2012). No entanto, existem poucos



Figura 6. Agrupamento dos pontos de coleta de *Sicarius cariri* para estimativas de tamanho populacional e taxas de migração. Populações 1 e 2 correspondem ao clado 1, populações 3–5 correspondem ao clado 2. Caatinga destacada em cinza, e rio São Francisco representado pela linha negra.

iniciadores desenvolvidos para marcadores nucleares de aranhas que resolvam relações intraespecíficas (*e.g.* ITS2, Kuntner & Agnarsson 2011; H3, Huber *et al.* no prelo). Além disso, apesar de enviesado, o uso apenas de um marcador mitocondrial não invalida os resultados aqui encontrados, uma vez que eles representam parte da história genealógica da espécie (no caso, da herança mitocondrial). Mesmo assim, planejo esforços futuros para obter sequências nucleares de *S. cariri* e complementar os resultados apresentados aqui.

Os haplogrupos de *S. cariri* apresentam certa concordância geográfica para as ecorregiões propostas para a Caatinga (Fig. 2; veja Velloso *et al.* 2002; Queiroz 2006). As ecorregiões da Serra do Ibiapaba, do Campo Maior e das Dunas do São Francisco parecem ter haplogrupos próprios. Já a comparação com outros organismos para identificação de padrões filogeográficos comuns é menos informativa, uma vez que os agrupamentos genéticos desses organismos frequentemente coincidem com a distribuição de outras espécies de *Sicarius* que não *S. cariri*. Por exemplo, a anacardiácea *Astronium urundeuva* apresenta a maior parte de sua diversidade genética nas FTES da Bolívia, Paraguai e Argentina (Caetano *et al.* 2008). Agrupamentos genéticos baseados em microssatélites indicam que as populações desses países, dos enclaves de FTES no Cerrado, da porção norte e da porção Sul da Caatinga são geneticamente distintas. Da mesma forma, os principais agrupamentos genéticos de *Phyllopezus pollicaris* encontrados por Werneck *et al.* (2012) se encontram na Bolívia, no Brasil Central, na porção sul da Caatinga e na porção norte da Caatinga. A Bolívia e

Tabela 3. Estimativas de tamanho populacional e de taxas de migração entre populações de *Sicarius cariri*. Números das populações correspondem aos da Figura 6. N= número de indivíduos incluídos na análise. θ = tamanho populacional escalonado pela taxa de mutação (Nµ). MPD= máxima densidade posterior. m= taxa de migração em indivíduos/geração. µ= taxa de mutação por sítio por geração. m (est.)= número de migrantes a cada 100000 gerações estimados com base em uma taxa de mutação de 1,25% e um tempo de geração de um ano.

Pop.	Ν	θ	95% MDP	Μ (m/μ)	95% MDP	m (est.)
1	5	0,0026	0,0002–0,0073	-	-	-
2	27	0,0029	0,0018-0,0054	-	-	-
3	98	0,0900	0,0656-0,1161	-	-	-
4	30	0,0141	0,0035-0,0265	-	-	-
5	11	0,1764	0,1053-0,2497	-	-	-
$1 \rightarrow 2$	-	-	-	208,8	0,004–622	175,6
$2 \rightarrow 1$	-	-	-	360,2	0,053-887	303
$3 \rightarrow 4$	-	-	-	88,47	0,084–224	74,4
$3 \rightarrow 5$	-	-	-	21,24	0-50,91	17,8
$4 \rightarrow 3$	-	-	-	6,59	0–19,25	5,5
$4 \rightarrow 5$	-	-	-	51,7	3,98–109,2	43,4
$5 \rightarrow 3$	-	-	-	7,94	0-25,52	6,6
$5 \rightarrow 4$	-	-	-	245,2	29,14–558,6	206,2

a porção sul da Caatinga são áreas de distribuição de, respectivamente, *Sicarius* sp. 7 e *S. diadorim* (ver Capítulo 1). Assim, o único padrão comum entre *S. cariri* e as espécies acima é a diferenciação marcada entre as populações do núcleo da Caatinga e as dos enclaves de FTES no Cerrado. Isso reforça a importância biológica desses pequenos núcleos de FTES, que já contém diversas espécies endêmicas descritas.

A modelagem de distribuição apresentou resultados de certa forma inesperados. O modelo gerado por Werneck *et al.* (2011) indica uma grande estabilidade ambiental na Caatinga como um todo, com poucas áreas periféricas sendo estimadas como ausentes durante o UMG. Da mesma forma, modelos de paleodistribuição do lagarto *P. pollicaris* (Werneck *et al.* 2012) indicam que a distribuição dessa espécie se alterou pouco durante as flutuações climáticas do Pleistoceno—o que foi corroborado por evidências genéticas. A modelagem de paleodistribuição de *S. cariri* indica que poucas áreas se mantiveram estáveis para essa espécie ao longo do Quaternário (Fig. 1). No entanto, esse resultado não foi corroborado pelas evidências moleculares. Uma das assinaturas filogeográficas esperadas pela redução populacional seguida de recolonização é a redução da diversidade genética (Hewitt 2004; Excoffier *et al.* 2009), o que não foi observado em populações de *S. cariri* localizadas em áreas de baixa estabilidade climática (Fig. 5). Além disso, espera-se que regiões de instabilidade climática possuam haplótipos que sejam um subconjunto dos haplótipos encontrados em regiões estáveis (Excoffier *et al.* 2009). Uma mera inspeção da distribuição geográfica dos haplótipos de *S. cariri* mostra que há haplogrupos diferentes encontrados tanto em regiões estáveis como instáveis (Fig. 2). Isso indica que as glaciações do Pleistoceno não tiveram uma influência significativa sobre a estrutura filogeográfica de *S. cariri*. Essa explicação é suportada em parte pelo fato de que os eventos de diversificação que deram origem aos principais haplogrupos se deram no Plioceno. No entanto, fatores climáticos parecem ser importantes limitantes da história evolutiva dos *Sicarius* como um todo (ver Capítulo 2). Caso as áreas modeladas como instáveis realmente tenham sido inóspitas para *S. cariri* durante as glaciações, é possível que pequenas populações da espécie tenham persistido localmente utilizando micro-*habitats* favoráveis.

Por outro lado, a falta de correlação entre o modelo gerado e os dados genéticos pode ser uma falha do método aplicado em identificar as áreas de estabilidade ambiental. Modelos de distribuição são sensíveis a diversos fatores, como escolha do algoritmo (Elith & Graham 2009; Collevatti et al. 2012b), escolha das variáveis ambientais e tamanho da amostra de pontos de presença (Wisz et al. 2008). No caso de modelagens de paleodistribuição, outro fator importante é o modelo de circulação atmosférica utilizado para obter as variáveis climáticas em climas passados (Collevatti et al. 2012b). Collevatti et al. (2012a) resolveram esse impasse usando diversos algoritmos e diferentes projeções de paleoclimas obtendo, assim, diferentes modelos de paleodistribuição para Tabebuia impetiginosa (Bignoniaceae). Esses foram usados para gerar hipóteses da história demográfica dessa árvore, que foram então testados com dados genéticos. No presente estudo, considerei apenas a incerteza inerente ao algoritmo de modelagem ao incluir dois algoritmos que trabalham com lógicas diferentes: enquanto BioClim é um envelope climático extremamente simples, MaxEnt é um algoritmo que obtém valores de adequabilidade através de vários ajustes matemáticos, com consideração de pseudoausências. Não obstante, em nenhum dos cenários que testei houve uma correlação positiva entre estabilidade ambiental e diversidade genética. Isso indica que populações de S. cariri realmente não parecem ter sido afetadas por glaciações do Pleistoceno de forma a deixar assinaturas genéticas.

As estimativas do tempo de diversificação indicam que os principais haplogrupos já haviam se diversificado no Plioceno, enquanto a diversificação dentro de

cada haplogrupo ocorreu principalmente no Pleistoceno. Como a maior parte da variação genética de S. cariri se encontra entre os principais haplogrupos, e não dentro deles, pode-se dizer que a maior parte da diversificação dessa espécie ocorreu antes do Pleistoceno. Além disso, os eventos de divergência entre populações dos enclaves de FTES no Cerrado e as populações da Caatinga ocorreram no final do Plioceno-e, portanto, antes do período das glaciações. A existência de outros táxons associados a FTES com diversificação profunda tem sido documentada por diferentes autores (Pennington et al. 2004; Werneck et al. 2012). Esses padrões indicam que a hipótese do Arco Pleistôcenico não é suficiente para explicar a diversidade dos organismos associados a FTES. No entanto, membros da família Sicariidae são considerados maus dispersores de longa distância (Binford 2011), embora na verdade se saiba muito pouco sobre como essas aranhas se dispersam. Assim, o estabelecimento de populações de S. cariri nesses enclaves de FTES sugere que essas áreas estiveram conectadas à Caatinga em algum momento de sua história, mesmo que não os períodos mais secos e frios do Pleistoceno. Uma alternativa seriam os períodos glaciais que ocorreram durante o final do Mioceno e todo o Plioceno (Holbourn et al. 2005). Isso é suportado pelos padrões filogeográficos de algumas espécies de FTES (Caetano et al. 2008; Werneck et al. 2012; Collevatti et al. 2012a), melhor explicados por eventos vicariantes em uma população ancestral mais amplamente distribuída—embora, no caso de T. impetiginosa, essa diversificação seja mais recente, no período pleistocênico (Collevatti et al. 2012a). Além das glaciações, outro evento climático pleistocênico na Caatinga foram os períodos anomalamente chuvosos na região (Auler et al. 2004; Wang et al. 2004). Esses eventos aparentemente foram importantes na formação da estrutura genética de algumas espécies associadas a enclaves de florestas úmidas da Caatinga (Carnaval & Bates 2007). No caso de S. cariri, isso parece pouco provável, uma vez que a maior parte da diversificação genética antecedeu o Pleistoceno.

Os haplogrupos não estão distribuídos de forma homogênea em relação às duas margens do rio São Francisco, uma vez que todos os haplogrupos principais são exclusivos de uma ou outra margem do rio, com exceção de dois. Desses, um apresenta apenas um indivíduo (dentre 24) na margem sul/leste do rio (Fig. 2, haplogrupo O). O outro apresenta dois haplótipos, um em cada margem do rio, que divergiram há 0,38–1,35 milhões de anos (haplogrupo E, Figs. 2, 3; Tab. 2). Apesar disso, alguns dos haplogrupos exclusivos de uma margem do rio são mais proximamente relacionados a

haplogrupos da outra margem, como os grupos Clado 9–Clado 10 ou Clado A–Clado 3 (Fig. 3). Embora exista evidência de que o rio São Francisco tenha mudado de curso ao longo de sua evolução geológica (King 1956), esse evento provavelmente ocorreu no Mioceno e, portanto, muito antes da idade estimada dos eventos de divergência desses clados. Assim, é mais provável que em algum momento da história de *S. cariri* alguns indivíduos tenham conseguido se dispersar sobre o rio. As estimativas das taxas de migração entre populações separadas pelo rio são baixas (entre 0,1 e 3 migrantes a cada 1000 gerações), indicando que tais eventos teriam sido raros. Ainda há poucos registros de grupos que apresentam espécies/populações separadas pelo rio na porção da Caatinga (Rodrigues 1996; Silva & Straube 1996; Passoni *et al.* 2008; Werneck *et al.* 2012). Mesmo assim, ele parece constituir uma barreira biogeográfica importante para a biota da região, a exemplo do que é observado para espécies da floresta Atlântica.

A existência de dois clados de divergência profunda (média de 13% de distância genética par-a-par; estimativa de tempo de divergência em 12 milhões de anos) sugere que Sicarius cariri pode constituir duas linhagens evolutivas independentes-o que, por sua vez, pode implicar em reconhecê-las como duas espécies distintas. De fato, essas duas linhagens sequer são recuperadas como grupos-irmãos em uma análise filogenética do gênero (ver Capítulo 2, fig. 2). A princípio, isso poderia ser explicado por polimorfismo ancestral, já que monofiletismo para um gene específico não é uma condição necessária para espécies monofiléticas (Knowles & Carstens 2007; Edwards 2009). No entanto, Sicarius cariri, como todos os Sicarius brasileiros, apresenta uma variação considerável na morfologia da genitália (Magalhães et al. 2013). Alguns machos de Xique-Xique possuem bulbos copulatórios levemente divergentes de outras populações de S. cariri (ver Capítulo 1, fig. 71), enquanto as fêmeas, a princípio, se encontram dentro da variação observada da espécie. Knowles & Carstens (2007) argumentam que confiar em apenas um marcador para fazer inferências a respeito de delimitação de espécies pode ser muito arriscado. Assim, para tomar uma decisão taxonômica adequada, seria necessário incluir marcadores nucleares na análise e verificar detalhadamente a morfologia dos espécimes da região.

Por fim, o *status* de conservação de *S. cariri* parece pouco preocupante. Todos os principais haplogrupos identificados, exceto os clados D e E, estão representados em unidades de conservação (UCs) de algum nível. Dessas, apenas as populações de Barra e Xique-Xique se encontram em unidades de conservação que não sejam de proteção

integral (Área de Proteção Ambiental Dunas e Veredas do Baixo e Médio São-Francisco e Área de Proteção Ambiental Lagoa Itaparica). Isso garante não apenas que a espécie como um todo seja preservada, mas também que sua diversidade genética (avaliada através de um marcador mitocondrial) seja mantida. Não obstante, aponto as seguintes ações como sugestões para gestores de biodiversidade. A região das dunas fósseis do São Francisco atualmente é protegida apenas por UCs de uso sustentável. Dada a importância biológica da região, com considerável número de animais (Rodrigues 1996) e plantas (Rocha et al. 2004) endêmicos, e os haplogrupos exclusivos de S. cariri ali encontrados (haplogrupos G e F, Fig. 2), seria aconselhável a implantação de uma unidade de conservação de proteção integral na região (ou mudança de categoria das já existentes). Da mesma forma, os enclaves de FTES no nordeste de Goiás e sudeste do Tocantins atualmente estão protegidos apenas pelo Parque Estadual Terra Ronca. Essa região abriga vários organismos endêmicos (Werneck & Colli 2006; Vivallo & Melo 2009; Bezerra et al. 2010; Guadanucci 2011; Vaz-Silva et al. 2012) e haplogrupos exclusivos de espécies com ampla distribuição (Caetano et al. 2008; Collevatti et al. 2012a; Werneck et al. 2012; este estudo). Dois fatores tornam esses fragmentos intrinsecamente vulneráveis à degradação: 1) estes enclaves têm área bastante reduzida e 2) os solos das FTES são mais férteis que os das áreas de cerrado circundantes (Pennington et al. 2000), sendo portanto, mais propensos à conversão para agricultura. A região já se encontra intensamente ocupada e a vegetação original, fragmentada (Werneck 2011). Assim, sugiro a criação de mais unidades de conservação na região de forma a proteger mais adequadamente sua biota única.

A Caatinga ainda é uma região cuja biota é pouco estudada, tanto do ponto de vista taxonômico (Silva *et al.* 2004) quanto filogeográfico (Turchetto-Zolet *et al.* 2013 Os poucos estudos publicados até hoje foram muito úteis no teste de hipóteses como a do Arco Pleistocênico (Caetano *et al.* 2008; Collevatti *et al.* 2012; Werneck *et al.* 2012). Da mesma forma, a filogeografia de *S. cariri* permitiu fazer inferências sobre a história biogeográfica não somente dessa espécie, como também da Caatinga. O gênero *Sicarius* contém várias espécies endêmicas de diferentes núcleos de florestas tropicais secas, e parece bastante promissor no estudo dessa formação vegetal e de sua história evolutiva.

Referências bibliográficas

- Agnarsson I, Maddison WP & Avilés L. 2010. Complete separation along matrilines in a social spider metapopulation inferred from hypervariable mitochondrial DNA region. *Molecular Ecology* 19, 3052–3063.
- Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL & Richards DA. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19, 693–701.
- Avise J, Arnold J, Ball R, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA & Saunders NC. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489–522.
- Bandelt HJ, Forster P & Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16, 37–48.
- Beerli P & Felsenstein J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 4563–2568.
- Behling H, Arz HW, Pätzold J & Wefer G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews* 19, 981–994.
- Bezerra A, Bonvicino CR, Menezes AAN & Marinho-Filho J. 2010. Endemic climbing cavy *Kerodon acrobata* (Rodentia: Caviidae: Hydrochoerinae) from dry forest patches in the Cerrado domain: new data on distribution, natural history, and morphology. *Zootaxa* 36, 29–36.
- Bidegaray-Batista L & Arnedo M. 2011. Gone with the plate: the opening of the Western Mediterranean basin drove the diversification of ground-dweller spiders. BMC Evolutionary Biology 11, 1–15.
- Binford GJ. 2011. *Sicariidae: Loxosceles*. Disponível em: http://www.islandbiogeography .org/resources.html. Último acesso em 29 de janeiro de 2013.
- Bond JE, Hedin MC, Ramírez M, & Opell BD. 2001. Deep molecular divergence in the absence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trapdoor spider *Aptostichus simus*. *Molecular Ecology* 10, 899–910.
- Byrne M, Yeates D, Joseph L, Kearney M, Bowler J, Williams MAJ, Cooper S, Donnellan C, Keogh S, Leys R, Melville J, Murphy J, Porch N & Wyrwoll KH. 2008. Birth of a biome: insights into the assembly and maintenance of the Australian arid zone biota. *Molecular Ecology* 17, 4398–4417.
- Cabanne GS, D'Horta FM, Sari EHR, Santos FR & Miyaki CY. 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 760–773.
- Caetano S, Prado DE, Pennington RT, Beck S, Oliveira-Filho A, Spichiger R & Naciri Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17, 3147–3159.

- Cardoso DBOS & Queiroz LP. 2011. Caatinga no contexto de uma metacomunidade: evidências de biogeografia, padrões filogenéticos e abundância de espécies em leguminosas. In CJB Carvalho & EAB Almeida (eds.), Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. Roca, São Paulo, 243–260.
- Carnaval AC & Bates JM. 2007. Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in Northeastern Brazil. *Evolution* 61, 2942–2957.
- Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT & Moritz C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science* 323, 785–789.
- Carstens B & Richards C. 2007. Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. *Evolution* 61, 1439–1454.
- Cartelle C & Hartwig WC. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93, 6405–6409.
- Collevatti RG, Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, de Oliveira G, Rangel TF, Rabelo SG & Diniz-Filho, JA. 2012a. A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology* 21, 5845–5863.
- Collevatti RG, Terribile LC, de Oliveira G, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, Rangel TF & Diniz-Filho JA. 2012b. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography* 40, 345–358.
- Cooper S, Harvey M, Saint K & Main BY. 2011. Phylogeographic structuring of populations of the trapdoor spider *Moggridgea tingle* (Migidae) from south-western Australia: evidence for long-term refugia within refugia. *Molecular Ecology* 20, 3219–3236.
- Crews SC & Hedin M. 2006. Studies of morphological and molecular phylogenetic divergence in spiders (Araneae: *Homalonychus*) from the American southwest, including divergence along the Baja California Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38, 470–487.
- Czaplewski NJ & Cartelle C. 1998. Bats from cave deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy* 79, 784–803.
- DaSilva MB & Pinto-da-Rocha R. 2011. História biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. *In* CJB Carvalho & EAB Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. Roca, São Paulo, 221–238.
- de Oliveira, PE, Barreto AMF & Suguio K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152, 319–337.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D & Rambaut A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1969–1973.
- Duncan RP, Rynerson MR, Ribera C & Binford GJ. 2010. Diversity of *Loxosceles* spiders in Northwestern Africa and molecular support for cryptic species in the *Loxosceles rufescens* lineage. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 234–248.
- Edgar RC. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32, 1792–1797.

- Edwards S. 2009. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution* 63, 1-19.
- Edwards S & Bensch S. 2009. Looking forwards or looking backwards in avian phylogeography? A comment on Zink and Barrowclough 2008. *Molecular Ecology* 18, 2930–2933.
- Elith J & Graham CH. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32, 66–77.
- Excoffier L, Smouse P & Quattro J. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131, 479–491.
- Excoffier L, Laval G & Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1, 47–50.
- Excoffier L, Foll M & Petit RJ. 2009. Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 481–501.
- Foelix RF. 2011. The Biology of Spiders. Oxford University Press, Nova Iorque, 419p.
- Fu YX & Li WH. 1993. Statistical tests of neutrality of mutations. Genetics 133, 693-709.
- Graham MH. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84, 2809–2815.
- Guadanucci JPL. 2011. Cladistic analysis and biogeography of the genus *Oligoxystre* Vellard 1924 (Araneae: Mygalomorphae: Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 39, 320–326.
- Hartwig W & Cartelle C. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus. Nature* 381, 307–311.
- Hedin MC. 1997. Molecular phylogenetics at the population/species interface in cave spiders of the southern Appalachians (Araneae: Nesticidae: *Nesticus*). *Molecular Biology and Evolution* 14, 309–324.
- Hewitt GM. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359, 183–195.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hijmans R, Phillips S, Leathwick J & Elith J. 2011. *Dismo Package*. Disponível em: http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/index.html. Último acesso em 7 de janeiro de 2013.
- Holbourn A, Kuhnt W, Schulz M & Erlenkeuser H. 2005. Impacts of orbital forcing and atmospheric carbon dioxide on Miocene ice-sheet expansion. *Nature* 438, 483–487.
- Huber BA, Pérez-González A, Astrin JJ, Blume C & Baptista R. No prelo. *Litoporus iguassuensis* (Araneae, Pholcidae): camouflaged retreat, sexual dimorphism, female color polymorphism, intra-specific genital variation, and description of the male. *Zoologischer Anzeiger*.

- King LC. 1956. A geomorfologia do Brasil oriental. *Revista Brasileira de Geografia* 18, 147–265.
- Knowles LL & Carstens BC. 2007. Delimiting species without monophyletic gene trees. Systematic Biology 56, 887–895.
- Kuntner M & Agnarsson I. 2011. Phylogeography of a successful aerial disperser: the golden orb spider *Nephila* on Indian Ocean islands. *BMC Evolutionary Biology* 11, 1–9.
- Librado P & Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25, 1451–1452.
- Lubin Y, Birkhofer K, Berger-Tal R & Bilde T. 2009. Limited male dispersal in a social spider with extreme inbreeding. *Biological Journal of the Linnean Society* 97, 227–234.
- Magalhães ILF, Brescovit AD & Santos AJ. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa* 3599, 101–135.
- Manni F, Guerard E & Heyer E. 2004. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology* 76, 173–190.
- Nylander JAA. 2004. *MrModeltest v2*. Disponível em: http://www.abc.se/ ~nylander/mrmodeltest2/mrmodeltest2.html. Último acesso em 7 de janeiro de 2013.
- Passoni JC, Benozzati ML & Rodrigues MT. 2008. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus* (Squamata: Tropiduridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46, 403–14.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261–273.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK & Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359, 515–537.
- Phillips SJ, Anderson RP & Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231–259.
- Prado DE. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57, 437–461.
- Prado DE & Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 902–927.
- Queiroz LP. 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of Leguminosae. In Pennington RT, Lewis GP & Ratter J (eds.), Neotropical Savannas and Seasonally Dry forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation. CRC Press, 121–158.
- Rocha PLB, Queiroz LP & Pirani JR. 2004. Plant species and habitat structure in a sand dune field in the Brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring an endemic biota. *Revista Brasileira de Botânica* 27, 739–755.

- Rodrigues MT. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* 30, 513–523.
- Santos RM, Oliveira-Filho AT, Eisenlohr PV, Queiroz LP, Cardoso DBOS & Rodal MJN. 2012. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution* 2, 409–28.
- Schmitt A, Schuster M & Barth F. 1990. Daily locomotor activity patterns in three species of *Cupiennius* (Araneae, Ctenidae): the males are the wandering spiders. *Journal of Arachnology* 18, 249–255.
- Silva JMC & Straube F. 1996. Systematics and biogeography of scaled woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31, 3–10.
- Silva JMC, Tabarelli M, Fonseca MT & Lins LV. 2004. *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 382p.
- Silva SM, Moraes-Barros N, Ribas CC, Ferrand N & Morgante, JS. 2012. Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 107, 39–55.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M & Kumar S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28, 2731–2739.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123, 585–595.
- Toews DPL & Brelsford A. 2012. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Molecular Ecology* 21, 3907–3930.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F & Palma-Silva, C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology* 22, 1193–1213.
- Vaz-Silva W, Valdujo PH & Pombal Jr. JP. 2012. New species of the *Rhinella crucifer* group (Anura, Bufonidae) from the Brazilian Cerrado. *Zootaxa* 3265, 57–65.
- Velloso AL, Sampaio EVDSB & Pareyn FGC (eds.). 2002. Ecorregiões Propostas para o Bioma Caatinga. Flamar Gráfica e Editora, Olinda, 76p.
- Vivallo F & Melo GAR. 2009. Taxonomy and geographic distribution of the species of *Centris* of the *hyptidis* group (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with description of a new species from central Brazil. *Zootaxa* 2075, 33–44.
- Wang X, Auler AS, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA & Shen CC. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* 432, 740–743.
- Warren DL, Glor RE & Turelli M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33, 607–611.
- Werneck FP. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30, 1630–1648.

- Werneck FP & Colli GR. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* 33, 1983–1992.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE & Sites JW. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20, 272–288.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT, & Sites Jr. JW. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution* 66, 3014–3034.
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH & Guisan A. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14, 763–773.
- Xia X & Xie Z. 2001. DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *Journal of Heredity* 92, 371–373.
- Xia X, Xie Z, Salemi M, Chen L & Wang Y. 2003. An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 1–7.

Testemunho	UF	Município	Localidade	Latitude	Longitude
IBSP 162247	BA	Barra	Brejo Olhos D'Água	-10.807	-43.353
IBSP 162691	BA	Barra	Brejo Olhos D'Água	-10.807	-43.353
IBSP 162690	BA	Barra	Brejo Olhos D'Água	-10.807	-43.353
IBSP 162688	BA	Barra	Brejo Olhos D'Água	-10.807	-43.353
UFMG 11684	BA	Barra	Brejo Olhos D'Água	-10.807	-43.353
ISLA 2200	BA	Campo Formoso	Gruta Morrinho	-10.209	-40.918
DZUB 5019	BA	Jaborandi	Divisa com Posse/GO	-13.932	-46.003
IBSP 162256	BA	Miguel Calmon	Distrito de Bagres	-11.326	-40.595
IBSP 162257	BA	Miguel Calmon	Distrito de Bagres	-11.326	-40.595
IBSP 162258	BA	Morro do Chapéu		-11.478	-41.369
IBSP 162260	BA	Morro do Chapéu		-11.478	-41.369
UFMG 11685	BA	Morro do Chapéu		-11.478	-41.369
IBSP 162262	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
UFMG 11021	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
IBSP 162265	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
IBSP 162267	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
IBSP 162269	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
UFMG 11023	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
-	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.498	-41.330
IBSP 162272	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
IBSP 162273	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
IBSP 162274	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
UFMG 11024	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
IBSP 162276	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
IBSP 162279	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
IBSP 162281	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
IBSP 162282	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
UFMG 11026	BA	Morro do Chapéu	ParEs Morro do Chapéu	-11.499	-41.251
UFMG 11731	BA	Paripiranga		-10.622	-37.917
IBSP 162694	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
IBSP 162686	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471
-	BA	Paulo Afonso	EsEc Raso da Catarina	-9.666	-38.471

Apêndice 1: Lista dos indivíduos de *Sicarius cariri* sequenciados para um fragmento da citocromo-oxidase-I e incluídos nas análises de filogeografia

Testemunho	UF	Município	Localidade	Latitude	Longitude
IBSP 161057	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161058	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161059	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161062	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161068	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161069	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161071	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161072	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 161074	BA	Riacho Seco		-8.800	-39.667
IBSP 133732	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 133734	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 133735	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 133736	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 133738	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 133739	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 133741	BA	Senhor do Bonfim	Campus VII da UNEB	-10.433	-40.167
IBSP 162285	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
IBSP 162286	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
IBSP 162287	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
IBSP 162288	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
UFMG 11027	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
IBSP 160958	BA	Xique-Xique	Vacaria	-10.650	-42.617
-	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
-	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
UFMG 11687	BA	Xique-Xique		-11.080	-42.730
IBSP 162697	CE	Aiuaba	EsEc de Aiuaba	-6.669	-40.180
UFMG 11688	CE	Aiuaba	EsEc de Aiuaba	-6.669	-40.180
IBSP 162699	CE	Aiuaba	EsEc de Aiuaba	-6.669	-40.180
UFMG 11689	CE	Aiuaba	EsEc de Aiuaba	-6.669	-40.180
-	CE	Aiuaba	EsEc de Aiuaba	-6.669	-40.180
CHNUFPI 71	CE	Crato	FloNa do Araripe	-7.345	-39.418
IBSP 162701	CE	Crato	ParEs Sítio Fundão	-7.232	-39.438
UFMG 11690	CE	Crato	ParEs Sítio Fundão	-7.232	-39.438
IBSP 162703	CE	Crato	ParEs Sítio Fundão	-7.232	-39.438
UFMG 11691	CE	Crato	ParEs Sítio Fundão	-7.232	-39.438
DZUB 5583	GO	Posse	Fazenda Veredas	-14.067	-46.367
DZUB 5583	GO	Posse	Fazenda Veredas	-14.067	-46.367
DZUB 5583	GO	Posse	Fazenda Veredas	-14.067	-46.367
DZUB 5583	GO	Posse	Fazenda Veredas	-14.067	-46.367
DZUB 5957	GO	São Domingos	ParEs Terra Ronca	-13.625	-46.325
DZUB 5957	GO	São Domingos	ParEs Terra Ronca	-13.625	-46.325
UFMG 11733	PE	Buíque	ParNa do Catimbau	-8.446	-37.340
UFMG 11115	PE	Buíque	ParNa do Catimbau	-8.446	-37.340

Testemunho	UF	Município	Localidade	Latitude	Longitude
UFMG 11117	PE	Buíque	ParNa do Catimbau	-8.504	-37.351
UFMG 11732	PE	Buíque	ParNa do Catimbau	-8.493	-37.252
IBSP 161051	PE	Caruaru		-8.267	-35.967
IBSP 161052	PE	Caruaru		-8.267	-35.967
IBSP 161053	PE	Caruaru		-8.267	-35.967
IBSP 161055	PE	Serra Talhada		-7.983	-38.283
IBSP 161056	PE	Serra Talhada		-7.983	-38.283
IBSP 162324	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
UFMG 11035	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162326	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162327	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162328	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
UFMG 11036	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162332	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162333	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162334	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
-	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
-	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
-	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162705	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
-	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
IBSP 162706	PI	Alvorada do Gurguéia	Fazenda Escola da UFPI	-8.375	-43.859
DZUB 5828	PI	Bom Jesus		-9.067	-44.333
IBSP 162386	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162387	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162388	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
UFMG 11051	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
UFMG 11052	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162392	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162393	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162394	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162395	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162397	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
UFMG 11053	PI	Castelo do Piauí	ParMu Pedra do Castelo	-5.202	-41.687
IBSP 162318	PI	Floriano		-6.762	-43.055
IBSP 162319	PI	Floriano		-6.762	-43.055
IBSP 162322	PI	Floriano		-6.762	-43.055
IBSP 162707	PI	Floriano		-6.762	-43.055
IBSP 162421	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
IBSP 162422	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
IBSP 162423	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
IBSP 162424	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
UFMG 11061	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808

Testemunho	UF	Município	Localidade	Latitude	Longitude
IBSP 162431	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
IBSP 162432	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
IBSP 162433	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
IBSP 162434	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
UFMG 11065	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
UFMG 11067	PI	Ilha Grande do Piauí	Vilarejo Saquinho	-2.767	-41.808
UFMG 11048	PI	Luís Corrêa	Margens da BR-343	-2.898	-41.678
UFMG 11049	PI	Luís Corrêa	Margens da BR-343	-2.898	-41.678
IBSP 162385	PI	Luís Corrêa	Margens da BR-343	-2.898	-41.678
IBSP 162375	PI	Parnaíba		-3.037	-41.779
IBSP 162376	PI	Parnaíba		-3.037	-41.779
IBSP 162366	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
IBSP 162367	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
UFMG 11046	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
IBSP 162370	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
IBSP 162710	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
UFMG 11693	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
UFMG 11694	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
-	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
-	PI	Picos	Baixio	-7.163	-41.331
IBSP 162371	PI	Picos	Valparaíso	-7.067	-41.339
IBSP 162372	PI	Picos	Valparaíso	-7.067	-41.339
UFMG 11047	PI	Picos	Valparaíso	-7.067	-41.339
IBSP 161293	PI	Piracuruca	ParNa das Sete Cidades	-4.099	-41.720
IBSP 161295	PI	Piracuruca	ParNa das Sete Cidades	-4.099	-41.720
IBSP 162338	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
IBSP 162339	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
UFMG 11038	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
MPEG 19206	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
IBSP 162342	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
IBSP 162343	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
MNRJ 6523	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.850	-42.565
IBSP 161294	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.867	-42.667
IBSP 162335	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.886	-42.555
UFMG 11037	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.886	-42.555
IBSP 162337	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.886	-42.555
IBSP 162714	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.880	-42.721
CNHUFPI 259	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
IBSP 162347	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
MNRJ 6522	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
IBSP 162351	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
UFMG 11040	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
UFMG 11041	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478

Testemunho	UF	Município	Localidade	Latitude	Longitude
MZSP 48987	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
IBSP 162357	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
MZSP 48988	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
IBSP 162361	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
IBSP 162362	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
UFMG 11044	PI	São Raimundo Nonato	ParNa da Serra da Capivara	-8.767	-42.478
MNRJ 1474	ТО	Mateiros	ParEs do Jalapão	-10.367	-46.683
MNRJ 1475	ТО	Mateiros	ParEs do Jalapão	-10.367	-46.683
MNRJ 1477	ТО	Mateiros	ParEs do Jalapão	-10.367	-46.683
MNRJ 6262	ТО	Mateiros	ParEs do Jalapão	-10.367	-46.683

Conclusão Geral

Apesar de representar a maior parte da biodiversidade do planeta, os invertebrados são muito menos estudados que vertebrados (Gaston & May 1992; Marques & Lamas 2006). Isso é refletido, por exemplo, no fato de que os "pontos quentes" para conservação não levam em conta a diversidade de invertebrados (Myers *et al.* 2000). Da mesma forma, as florestas tropicais estacionais secas são um "ecossistema esquecido", de reconhecimento apenas recente (Prado 2000) e de mapeamento difícil por sua natureza disjunta (Särkinen *et al.* 2011). A Caatinga brasileira, uma das florestas tropicais secas da América do Sul, ainda é considerada insuficientemente conhecida para a maior parte dos grupos taxonômicos e apresenta apenas cerca de 1% da sua área em unidades de conservação de proteção integral (Silva *et al.* 2004).

Nessa dissertação, tentei mitigar esses problemas parcialmente ao estudar a diversidade do gênero Sicarius, um grupo de aranhas associado a ambientes xéricos das Américas e da África. O gênero é relativamente diverso, com espécies endêmicas de núcleos de floresta seca da Bolívia, vales interandinos do Peru, nas ilhas Galápagos e na Costa Rica, além de uma rica fauna associada a desertos. Em especial, a Caatinga possui quatro espécies endêmicas que formam um grupo monofilético de radiação relativamente antiga (entre 10 e 7 milhões de anos). Mesmo a filogeografia de uma única espécie endêmica da Caatinga revela diversificação profunda e alta estrutura geográfica. Tomados juntos, esses resultados indicam que os Sicarius estão presentes no continente americano pelo menos desde a separação da Gondwana, e que ambientes xéricos como as florestas tropicais secas possuem uma história evolutiva muito antiga. A baixa mobilidade desses organismos, sugerida pela alta estruturação geográfica de sua diversidade, indica que eles são excelentes modelos para estudos biogeográficos. Por fim, os Sicarius se dividem em dois grupos com características climáticas diferentes, um associado a desertos e outro associado a florestas tropicais secas. Isso cria oportunidades para o estudo da evolução de nicho climático, e de como fatores climáticos podem influenciar na diversificação dos organismos. Espero que os resultados dessa dissertação possam contribuir não apenas para um melhor conhecimento da biota da Caatinga e outros ambientes xéricos da América do Sul, como também para o entendimento de padrões biogeográficos e evolutivos da fauna da região.

Referências bibliográficas

Gaston KJ & May RM. 1992. Taxonomy of taxonomists. Nature 356, 281-282.

- Marques AC & Lamas CJE. 2006. Taxonomia zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 46, 139–174.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Prado DE. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57, 437–461.
- Särkinen T, Iganci JRV, Linares-Palomino R, Simon MF & Prado DE. 2011. Forgotten forests issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11, 1–15.
- Silva JMC, Tabarelli M, Fonseca MT & Lins LV. 2004. *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 382p.