Universidade Federal de Uberlândia

Instituto de Biologia

Programa de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

HISTÓRIA NATURAL E COMPORTAMENTO NO PSEUDOESCORPIÃO SOCIAL *PARATEMNOIDES NIDIFICATOR* (BALZAN, 1888) (ARACHNIDA): CUIDADO PARENTAL, COOPERAÇÃO E DIVISÃO DE TRABALHO

Everton Tizo Pedroso

Fevereiro de 2007

Everton Tizo Pedroso

HISTÓRIA NATURAL E COMPORTAMENTO NO PSEUDOESCORPIÃO SOCIAL *PARATEMNOIDES NIDIFICATOR* (BALZAN, 1888) (ARACHNIDA): CUIDADO PARENTAL, COOPERAÇÃO E DIVISÃO DE TRABALHO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Orientador
Prof. Dr. Kleber Del Claro

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2007

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

P372h Pedroso, Everton Tizo, 1980-
História natural e comportamento no pseudoescorpião social *Paratenoides nidificator* (Balzan, 1888) (Arachnida) : cuidado parental, cooperação e divisão de trabalho / Everton Tizo Pedroso. - 2007.
87 f. : il.

Orientador: Kleber Del Claro.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Aracnídeo - Comportamento - Teses. 2..Aracnídeo - Ecologia - Teses. I. Del-Claro, Kleber. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 595.4-15

Elaborado pelo Sistema de Bibliotecas da UFU / Setor de Catalogação e Classificação

Everton Tizo Pedroso

HISTÓRIA NATURAL E COMPORTAMENTO NO PSEUDOESCORPIÃO SOCIAL *PARATEMNOIDES NIDIFICATOR* (BALZAN, 1888) (ARACHNIDA): CUIDADO PARENTAL, COOPERAÇÃO E DIVISÃO DE TRABALHO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

APROVADA em 15 de Fevereiro de 2007

_____

Prof. PhD. Paulo Sérgio Oliveira UNICAMP

_____

Prof. Dr. Scott Powell UNIVERSITY OF BRISTOL

_____

Prof. Dr. Kleber Del Claro
UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2007

Dedicado a minha esposa, minha família e amigos.

Agradecimentos

Agradeço sinceramente a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para este estudo e que também acreditaram neste sonho. Aos amigos Marcela Yamamoto e Jonas Byk pela valorosa ajuda com as coletas e manutenção dos animais e trabalho em laboratório, e é claro, pela grandiosa amizade e companheirismo. Aos amigos "Lecianos" e "Ex-Lecianos" pela cooperação em laboratório. Agradeço também aos meus amigos do Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais - UFU.

Não poderia deixar também de agradecer à amiga Profa. Dra. Solange Cristina Augusto pelo apoio, incentivo e todas as sugestões para este trabalho. Agradeço ao meu amigo Prof. Dr. Glauco Machado pela ajuda com diversos artigos cedidos gentilmente, e por todo apoio, discussões e sugestões. Agradeço também aos professores PhD Paulo S. Oliveira e Dr. Scott Powell (membros da comissão avaliadora) pelos valorosos comentários e excelentes sugestões que contribuíram para refinar este estudo e para a elaboração de projetos futuros. Agradecimentos ao Prof. Dr. Volker Mahnert (Museu de História Natural de Genebra) pela identificação do pseudoescorpião. Agradecimentos sinceros aos professores e Colaborados da PPG-ECO-UFU por todo apoio e incentivo durante muita graduação e mestrado.

Como poderia me esquecer de agradecer a toda minha família que sempre acreditou e lutou por este propósito. Sempre estiveram presentes em todos os momentos em que precisei. Obrigado Pai, Mãe e Jaq. Vocês foram o meu alicerce durante estes 26 anos, com muito amor, carinho e dedicação! Muito obrigado, minha amada Alinne. O que me faz feliz é saber que desde o princípio de nossa história, você não olhou para minhas imperfeições, mas viu em mim o desejo de lutar e superar as dificuldades. e a alegria de observar a importâncias das pequenas coisas. Você acreditou desde o princípio. Serei eternamente grato ao seu amor e companheirismo. Agradeço também a José do Carmo, Elizabete e Tatiane, por terem me recebido em sua família com muito amor, como uma família recebe um filho.

Obrigado Kleber e Maura! Agradeço por terem acreditado neste desafio! Sou muito grato por terem me recebido como um filho, um jovem aprendiz que necessita de preparação e ensinamentos para iniciar sua caminhada por esta vida.

Ao meu Pai Celeste, Senhor da minha vida, que renova minhas forças e alegria a cada amanhecer!

Agradeço também ao CNPq e PPG-ECO-UFU pelo suporte financeiro para a realização do curso de mestrado em ecologia.

ÍNDICE

RESUMO GERAL viii

GENERAL ABSTRACT ix

INTRODUÇÃO GERAL 1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 5

CAPÍTULO 1 8
RESUMO 9
ABSTRACT 10
INTRODUÇÃO 12
MATERIAL E MÉTODOS 14
RESULTADOS 15
DISCUSSÃO 19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 21

CAPÍTULO 2 25
RESUMO 26
ABSTRACT 27
INTRODUÇÃO 29
MATERIAL E MÉTODOS 31
RESULTADOS 33
DISCUSSÃO 44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 47

CAPÍTULO 3 52
RESUMO 53
ABSTRACT 54
INTRODUÇÃO 55
MATERIAL E MÉTODOS 57
RESULTADOS 60
DISCUSSÃO 77
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 84

CONCLUSÕES 87

RESUMO GERAL

Pedroso, Everton Tizo. 2007. História natural e comportamento do pseudoescorpião social *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Arachnida): cuidado parental, cooperação e divisão de trabalho. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 95p.

O comportamento social é raro entre os aracnídeos. As formas mais complexas são encontradas nas aranhas cooperativas, existindo sobreposição de gerações, ninhos comunais, partilha de alimento e cuidado parental cooperativo. As duas únicas espécies sociais de pseudoescorpiões são encontradas na América do Sul. Estas espécies apresentam a mesma estrutura social observada nas aranhas cooperativas, denominada "socialidade permanente não-territorial". O presente estudo investigou a história natural e o comportamento social de *Paratemnoides nidificator*, um atemnídeo social muito comum no Cerrado brasileiro, em campo e laboratório ao longo de quatro anos. Este pseudoescorpião constitui grandes agradados familiares, caracterizado por cuidado parental cooperativo estendido até que os filhotes atinjam a fase adulta, que pode culminar em matrifagia. *P. nidificator* é um predador de espreita generalista, capaz de atacar e abater cooperativamente presas sessenta vezes mais pesadas que um único indivíduo. A dispersão nesta espécie ocorre de duas formas: por forésia e fissão da colônia. Os agregados são caracterizados por divisão etária e sexual de trabalho, na qual indivíduos de sexo ou estádio diferentes se especializam em tarefas específicas de manutenção da colônia. Este é o primeiro estudo tão abrangente sobre a história natural e comportamento de um pseudoescorpião social. Estas informações, em conjunto, permitem uma ampla comparação da organização social de pseudoescorpiões e aranhas cooperativas.

Palavras-Chave: Arachnida, Pseudoscorpiones, Comportamento Social, Cooperação, Dispersão

GENERAL ABSTRACT

Pedroso, Everton Tizo. 2007. Natural history and behavior of the social pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Arachnida): parental care, cooperation and division of labor. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 95p.

The social behavior is rare among the arachnids. The most complex forms are found in the cooperative spiders, characterized by generation overlap, communal nests, food sharing and cooperative parental care. The two unique social pseudoscorpion species are found in South America. These species present a very similar social structure observed in the cooperative spiders, denominated "non-territorial permanent sociality". The present study investigated the natural history and the social behavior of *Paratemnoides nidificator*, a very common social Atemnidae in the Brazilian Savannah (Cerrado), at field and laboratory, over four years. This pseudoescorpião constitutes large family colonies, characterized by cooperative parental care extended until that the nymphs reach the adult phase, which can culminate in matriphagy. *P. nidificator* is a sit-and-wait generalist predator, capable to attack and subdue cooperatively preys sixty times heavier than a single individual. The dispersion in this species occurs by two ways: phoresy and colony fission. The *Paratemnoides* colonies present etarian and sexual division of work, in which individuals of different sex or stage can specialize in specific tasks colony maintenance. This is the first wide study about the natural history and behavior of a social pseudoscorpion. All these information, together, allow a wide comparison of the pseudoscorpions and spiders social organization.

Keywords: Arachnida, Pseudoscorpiones, Social Behavior, Cooperation, Dispersion

INTRODUÇÃO GERAL

O QUE NÓS SABEMOS SOBRE A ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DOS PSEUDOESCORPIÕES?

Os pseudoescorpiões são pequenos aracnídeos facilmente encontrados sob serapilheira, pedras, galhos em decomposição, sob cascas de árvores, em cavernas, assim como em uma grande variedade de outros microambientes (Harvey 1992, Weygoldt 1969). Embora não sejam raros na natureza, seu tamanho diminuto e hábitos furtivos os tornam difíceis de serem observados (Levi 1948, Weygoldt 1969). Os pseudoescorpiões representam um grupo "meso-diversificado" entre os aracnídeos, sendo encontrados em quase todas as regiões da Terra, atualmente com mais de 3200 espécies descritas (Harvey 2002), das quais somente na Amazônia Central encontram-se mais de 60 espécies, pertencentes a 25 gêneros e 10 famílias (Adis & Mahnert 1985). O primeiro registro fóssil dos pseudoescorpiões data do período Médio Devoniano (Shear et al. 1989). Embora seja um grupo antigo, os pseudoescorpiões mantiveram-se morfologicamente muito semelhantes às espécies atuais.

Os pseudoescorpiões são predadores de pequenos artrópodes, tais como colêmbolos, traças-de-livros, besouros, drosófilas, pequenas formigas, trips, cupins, carrapatos e ácaros (Harvey 1986, Levi 1953, Weygoldt 1969). Os pedipalpos são importantes armas na captura da presa (Weygoldt 1969, Schlegel & Bauer 1994, Gilbert 1951). Uma glândula de peçonha pode estar associada a um ou ambos os dedos da quéla dos pedipalpos ou mesmo estar ausente (Weygoldt 1969, Harvey 1986). A toxina é inoculada através de um dente mais desenvolvido localizado no dedo móvel ou fixo, ou em ambos os dedos da quéla do pedipalpo ao agarrar a presa (Weygoldt 1969, Schlegel & Bauer1994, Gilbert 1951). Em geral, os pseudoescorpiões que não possuem glândulas de peçonha apresentam quelíceras bem desenvolvidas com as quais capturam e maceram as presas, às vezes sem o auxílio dos pedipalpos (Gilbert 1951). Os adultos e as ninfas do pseudoescorpião social *Paratemnoides elongatus* (Banks 1895), encontrado sob cascas de árvores, capturam cooperativamente suas as presas, subjugando deste modo, grandes insetos (Brach 1978, Zeh & Zeh 1990).

Estes aracnídeos são predominantemente solitários e intraespecificamente hostis. Os casos de agressões e lutas por alimento e disputas pelas fêmeas são comuns e podem culminar em canibalismo (Weygoldt 1969, Zeh 1987). Zeh e Zeh (1990) relataram ter observado interações intraespecíficas agressivas em várias espécies das famílias Chernetidae e Cheliferidae, resultando morte dos indivíduos menores. Contudo, algumas espécies são mais

tolerantes aos seus semelhantes, tais como *Lamprochernes minor* Hoff, 1949, que constitui pequenos agregados para descanso. *Paratemnoides elongatus* apresenta um elevado grau de socialidade entre os indivíduos, sendo encontrado na natureza em colônias com mais de 50 indivíduos (Brach 1978, Zeh & Zeh 1990). As interações entre pseudoescorpiões são mediadas por sinalizações emitidas com vibrações dos pedipalpos (Weygoldt 1969).

A reprodução dos pseudoescorpiões ocorre de forma indireta, com a produção de um espermatóforo pelo macho. A transmissão do espermatóforo para a fêmea pode ocorrer de duas maneiras: nas famílias Cheiridiidae, Chthoniidae, Garypidae, Neobisiidae, Pseudogarypidae, Tridenchthoniidae e algumas espécies de Olpiidae, o macho deposita o espermatóforo no solo sem encontrar uma fêmea previamente (Sem-pareamento). A fêmea encontra a massa de espermatozóides quimiotaticamente (Zeh & Zeh 1996, Weygoldt 1969). Na superfamília Cheliferoidea a produção do espermatóforo ocorre após o encontro do macho com a fêmea (Pareamento) (Zeh & Zeh 1996, Weygoldt 1969), sendo este caráter um estado derivado do comportamento de transmissão de espermatóforo sem-pareamento (Harvey 1992). Nas famílias Atemnidae, Chernetidae e Withiidae, o macho necessita segurar as quélas dos pedipalpos de outro co-específico para identificar o sexo. Na presença de uma fêmea receptiva, o macho inicia a corte e após depositar o espermatóforo no substrato, direciona a fêmea com os pedipalpos ao local para ajudá-la a encontrar a massa de espermatozóides (Zeh & Zeh, 1996, Harvey 1986, Weygoldt 1969). O comportamento mais elaborado ocorre em Cheliferidae.

Pseudoescorpiões são vivíparos. As fêmeas apresentam variados graus de cuidado à prole, como depositar os embriões em uma bolsa membranosa que permanece presa à abertura genital e produzir um fluido nutritivo composto por fosfolipídios, proteínas e polissacarídeos para alimentá-los (Weygoldt 1969). As fêmeas podem transportar os embriões sob o ventre durante todo seu desenvolvimento enquanto se movimentam pelo ambiente a procura de alimento, ou como na maioria das espécies, a fêmea pode construir uma câmara de seda onde se abrigam junto dos embriões até a eclosão da protoninfas (Weygoldt 1969). As protoninfas de *Pselaphochernes scorpioides* (Hermann 1804) permanecem dois ou três dias no ninho junto da mãe após a eclosão. A fêmea de *Atemnus politus* (Simon 1878) (Atemnidae) permanece no ninho até que as protoninfas estejam prontas para se dispersarem. (Weygoldt 1969).

Quase todas as informações mencionadas até agora foram geradas em estudos com espécies solitárias. No presente momento são conhecidas apenas duas espécies sociais dentre as 3200 descritas. A história natural, ecologia e comportamento destes raros pseudoescorpiões

sociais permanecem completamente desconhecidos. Menos ainda se conhece sobre como o comportamento social evoluiu neste grupo. A espécie selecionada para este estudo é *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888), um pseudoescorpião encontrado no Uruguai, Argentina e Brasil. As colônias deste pseudoescorpião são comumente encontradas sob cascas da árvore sibipiruna (*Caesalpinia pelthophoroides* Benth.) na região urbana de Uberlândia, MG. Após a descrição taxonômica, nenhum estudo foi conduzido com a espécie.

Neste estudo serão apresentados três outros capítulos que, em conjunto descrevem aspectos diversificados do comportamento social de *P. nidificator*. O primeiro capítulo apresentará informações inéditas sobre o cuidado parental cooperativo e o primeiro relato do comportamento de matrifagia em pseudoescorpiões. O segundo capítulo aborda aspectos da historia natural, comportamento alimentar e de dispersão deste aracnídeo. A terceira parte do estudo descreve o repertorio comportamental e divisão de trabalho nas colônias de *P. nidificator*. Todas essas informações, em conjunto nos ajudarão a compreender melhor não apenas a historia de vida, a ecologia e a organização social deste pseudoescorpião, mas também funcionarão como embasamento teórico que sustentará estudos futuros sobre a evolução da socialidade em pseudoescorpiões e em outros aracnídeos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adis, J. & V. Mahnert. 1985 . On the natural history and ecology of Pseudoscorpiones (Arachnida) from an Amazonian blackwater inundation forest. Amazoniana 9(3):297-314.

Brach, V. 1978. Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Banks) (Pseudoscorpionida, Atemnidae). Insectes Sociaux, 25 (1):3-11.

Gilbert, O. 1951. Observations on the feeding of some British false scorpions. Proceedings of the Zoological Society of London, 121(3): 547-555.

Harvey, M.S. 1986. The systematics and biology of pseudoscorpions. Pp. 75-85. In Australian Arachnology. (AUSTIN, A.D. & N.W. HEATHER). Australian Entomological Society, Brisbane.

Harvey, M.S. 1992. Catalogue of the Pseudoscorpionida. Manchester University Press, Manchester.

Harvey, M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? Journal of Arachnology 30: 357-372.

Levi, H.W. 1948. Notes on the life history of the pseudoscorpion *Chelifer cancroides* (Linn.) (Chelonethida). Transactions of the American Microscopical Society 67:290-290.

Levi, H.W. 1953. Observations on two species of pseudoscorpions. Canadian Entomologist 85:55-62.

Shear, W.A; W. Schawaller, W. & P.M. Bonamo. 1989. Record of palaeozoic pseudoscorpion. Nature, 341: 527-529.

Schlegel, D & Th. Bauser. 1994. Capture of prey by two pseudoscorpion species. Pedobiologia, 38: 361-373.

Weygoldt, P. 1969. The biology of pseudoscorpions. Cambridge Mass. Harvard Univ. Press., 145pp.

Zeh, D.W. 1987. Aggression, density and sexual dimorphism in chernetid pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpionida), Evolution, 41 (5): 1072-1087.

Zeh. J.A. & D.W. Zeh. 1990. Cooperative foraging for large prey by *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida, Atemnidae). J. Arachnmol., 18:307-311.

Zeh. J.A. & D.W. Zeh. 1996. Sex via the substrate: mating system and sexual selection in pseudoscorpions. In: Choe J. Crespi BJ (eds) Social competition and cooperation in insects and arachnids, vol 1. Evolution of mating system. Cambridge University Press.

* Referências bibliográficas formatadas segundo as normas da revista The Journal of Arachnology.

CAPÍTULO 1

MATRIFAGIA NO PSEUDOESCORPIÃO NEOTROPICAL *Paratemnoides nidificator* (BALZAN 1888) (ATEMNIDAE)

RESUMO

Matrifagia no pseudoescorpião neotropical *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) (Atemnidae)

Nós estudamos aspectos da história natural e comportamento social de *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) em campo e cativeiro. No laboratório, as fêmeas foram responsáveis por todo o cuidado das ninfas. Nós observamos, durante privação de alimento, a ocorrência do comportamento de matrifagia. A fêmea saiu do ninho e passivamente esperou as protoninfas atacarem-na, sem apresentar nenhuma reação defensiva à captura e consumo de seu corpo. O comportamento de matrifagia pode reduzir o canibalismo entre protoninfas e facilitar a evolução de comportamento social em pseudoescorpiões.

ABSTRACT

Matriphagy in the neotropical pseudoscorpions *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) (Atemnidae)

We studied the natural history and social behavior of *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) in a tropical savanna system. Females were responsible for all nymphal care. We observed, for the first time in pseudoscorpions, the occurrence of matriphagy behavior by the offspring. During conditions of food deprivation, the mother went out of the nest and passively awaited the protonymphs' attack, not reacting to the capture nor to the nymphs feeding on her body. We suggest that this extreme form of parental care, matriphagy, can reduce cannibalism among protonymphs and facilitate the evolution of social behavior in pseudoscorpions.

Trabalho publicado na revista *Journal of Arachnology*
v.33, n.3: 873-877. 2005
Capítulo formatado segundo as normas da mesma revista.

INTRODUÇÃO

A ordem Pseudoscorpiones é amplamente diversificada, possuindo atualmente mais de 3239 espécies descritas em 425 gêneros e 24 famílias, representando 3,3% de todos os aracnídeos conhecidos (Harvey 1991, 2002). Em geral, os pseudoescorpiões são pequenos animais solitários (2-8 mm) que se comportam agressivamente em contatos intra-específicos (Weygoldt 1969, Zeh 1987). Zeh (1987) relatou disputas entre machos de diversas espécies da família Chernetidae durante competições por alimento ou fêmeas, resultando em canibalismo. Porém, algumas espécies da família Atemnidae apresentam um elevado grau de socialidade, vivendo em grandes grupos, caçando cooperativamente e compartilhando presas (Brach 1978, Zeh & Zeh 1990).

Todas as espécies de pseudoescorpiões apresentam algum grau de cuidado parental. Na verdade, fêmeas de todas as espécies cuidam de alguma forma dos embriões que são mantidos dentro da bolsa incubadora aderida à sua abertura genital (Levi 1953, Gabutt 1970b, Weygoldt 1969). As fêmeas também podem construir estruturas conhecidas como câmaras de seda, nas quais descansam com a bolsa incubadora até a eclosão das protoninfas (Brach 1978, Gabbutt 1962, 1966, 1970a, Levi 1948, 1953, Harvey 1986, Zeh & Zeh 2001). Em *Neobisium maritimum* (Leach 1812) a câmara de seda é construída e ocupada por apenas um indivíduo e várias câmaras podem ocorrer na mesma fissura em rochas (Gabbutt 1962, 1966). Fêmeas de *Neobisium muscorum* (Leach 1817) constroem suas câmaras lado a lado (Weygoldt 1969). Em *Paratemnoides elongatus* (Banks 1895) e *P. minor* (Balzan 1892) (recentemente sinonimizada com *P. nidificator* (Klausen 2005)), ambas as espécies que ocorrem embaixo de cascas de árvore, as ninfas podem construir suas câmaras de muda cooperativamente e as fêmeas adultas com a bolsa incubadora podem usar câmaras de muda para reprodução (Brach 1978, Hahn & Matthiesen 1993b). A construção cooperativa dos ninhos provavelmente reduz o gasto energético, mantém umidade apropriada e protege a ninhada contra predadores (Brach 1978). Em ambas as espécies de *Paratemnoides*, as fêmeas no ninho, removem a bolsa incubadora da abertura genital depois de secretar o fluido nutritivo aos embriões (Brach 1978, Hahn & Matthiesen 1993a). As fêmeas de *Pselaphochernes scorpioides* (Herman 1804)

permanecem 2-3 dias dentro do ninho cuidando dos juvenis até estes dispesarem (Weygoldt 1969).

Pseudoescorpiões são encontrados em todo o mundo. Por exemplo, na Amazônia Central, Adis & Mahnert (1985) registraram 60 espécies que pertencentes a 25 gêneros e 10 famílias. O Cerrado brasileiro originalmente cobre aproximadamente 25% do país e é atualmente um dos ecossistemas tropicais mais ameaçados (Oliveira & Marquis 2002). Para nosso conhecimento não há nenhum estudo sobre pseudoescorpiões no cerrado. Este estudo descreve aspectos da biologia e história natural de *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888), uma espécie da família Atemnidae que é encontrada debaixo das cascas de árvores vivas de *Caesalpinia pelthophoroides* (Caesalpiniaceae), uma árvore encontrada ao longo do domínio do Cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

Animais mantidos em laboratório foram observados no período de outubro de 2001 a dezembro de 2003 em Uberlândia, MG (18^0 53'S, 48^0 15'W, 863 m ele). Sete colônias do pseudoescorpião foram coletadas em campo e mantidas em cativeiro durante todo o estudo (Tabela 1). Cada colônia foi mantida em uma placa de Petri (12 cm de diâmetro) contendo o pedaço original de casca de árvore, e foi alimentada duas vezes por semana com cupins vivos (*Armithermes* sp.) e besouros (*Acanthocelides obtectus*, Bruchidae). Umidade foi provida com um pequeno pedaço de algodão encharcado de água. Foram feitas observações de comportamento usando método de "amostragem de todas as ocorrências" (Altmann 1974). Usando este método, tudo que um grupo ou o indivíduo faz durante uma sessão de observação é registrado *ad libitum*. Este método é particularmente útil para começar um estudo ou observar comportamentos raros ou fortuitos (veja também Martin & Bateson 1993, Del-Claro 2004). Sessões de observação individuais duraram 30 a 40 minutos e foram conduzidas durante o dia (principalmente entre 09:00h e 15:00h) usando luz natural. Como as colônias são construídas embaixo da casca de árvores, durante as sessões de observação a placa de Petri com a colônia foi colocada sobre um suporte de arame com um espelho embaixo capacitando-nos a observar sem perturbar os animais. No presente estudo, nós descrevemos o comportamento social e reprodutivo de *P. nidificator* baseado em 50 sessões de observação (um total de 34 horas observações). Os espécimes testemunhos foram depositados no Museu de Zoologia de São Paulo (MZUSP).

RESULTADOS

As fêmeas teceram seus ninhos reprodutivos solitariamente. Dentro das câmaras, a fêmea proveu cuidado parental continuamente aos embriões e ninfas alimentando e limpando-os. Isto durou até que as ninfas atingissem a fase adulta ou até que serem forçadas para fora do ninho pela fêmea. A fêmea também defendeu a entrada de ninho contra inimigos naturais. Em alguns casos, a fêmea produziu uma ninhada adicional e as ninfas da primeira ninhada foram forçadas para fora da câmara. Depois de expulsar a ninhada original, a fêmea selou a saída da câmara com nova camada de seda e produziu uma nova bolsa incubadora. As ninfas "abandonadas" construíram cooperativamente outra câmara onde realizaram a ecdise. As câmaras reprodutivas e de ecdise foram construídas lado-a-lado, compartilhando as paredes verticais. Este comportamento também foi observado em *P. elongatus* (Banks 1895) e *P. minor* (Balzan 1892) (Brach 1978, Hahn & Matthiesen 1993a). No campo, as colônias de *P. nidificator* foram compostas de 3-20 câmaras de seda.

P. nidificator apresentou 95 atos comportamentais distintos, dos quais 16 foram relacionados ao comportamento reprodutivo, categoria denominada aqui cuidado parental (Tabela 2). O cuidado parental representou 10,13% dos comportamentos observados na espécie. Contudo, os atos comportamentais nesta categoria são executados somente por fêmeas adultas. Assim, 75% dos comportamentos das fêmeas adultas são relacionados ao cuidado dos embriões e dos juvenis. Outros atos comportamentais importantes das fêmeas foram a auto-limpeza e alimentação. Machos cooperaram diretamente ao cuidado à prole capturando e oferecendo presas a todos os membros da colônia (94 registros durante 50 sessões de observação). Porém, as ninfas foram alimentadas geralmente pela mãe. As fêmeas deixam o ninho para caçar prioritariamente para alimentar a ninhada (56%, ou em 42 em 75 vezes que as fêmeas deixaram o ninho durante as observações). A mãe se alimentou dos restos da carcaça abandonada pelas ninfas. As tritoninfas caçaram cooperativamente com a mãe (3 em 42 observações da mãe caçando) ou sem a mãe (n = 14 registros durante 50 sessões).

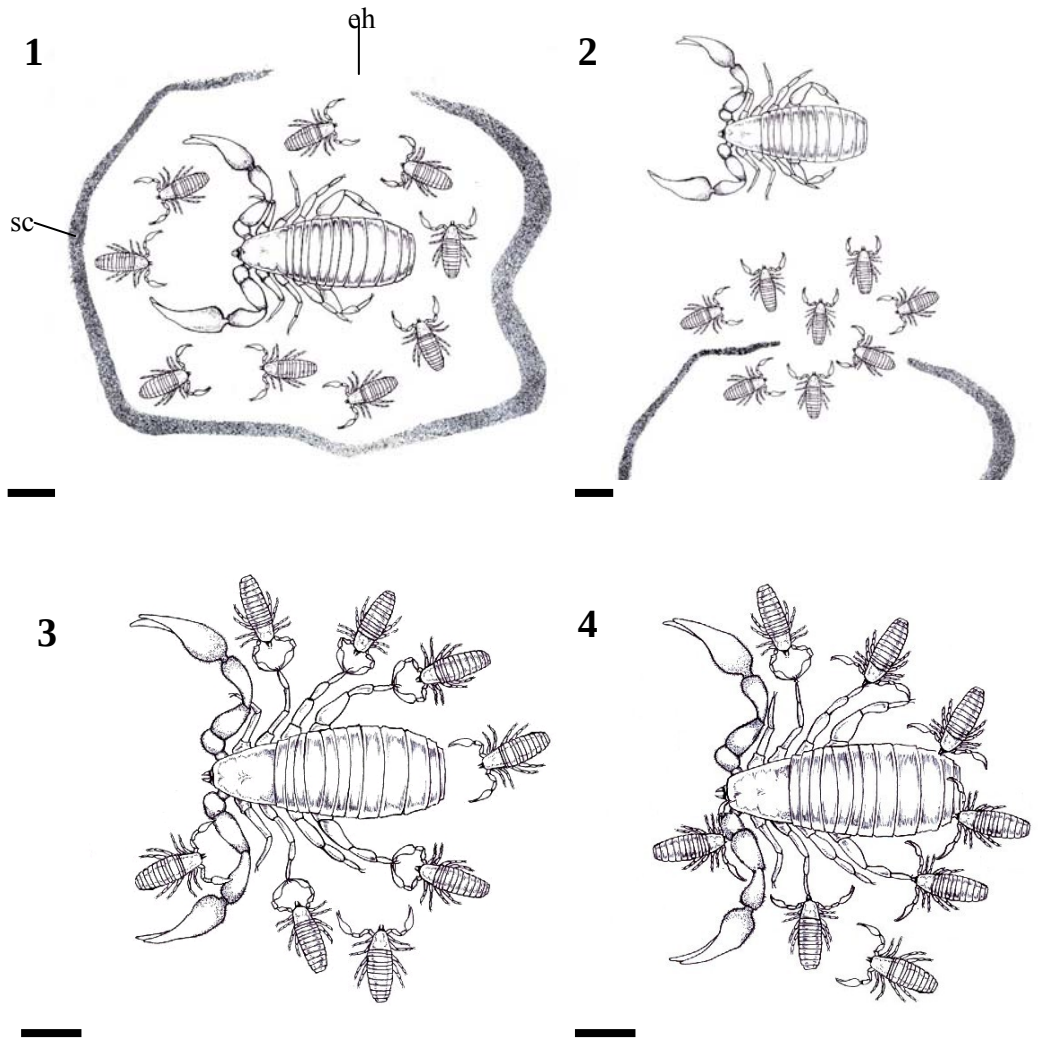
Ao término das observações, o comportamento da colônia foi estudado sob condições de privação de alimento durante uma semana. No sétimo dia, o comportamento de matrifagia foi observado em três das sete colônias. A mãe abandonou o ninho, elevou os seus pedipalpos e passivamente esperou pelo ataque de suas ninfas. Os filhotes (9 ± 3 protoninfas, X ± SD, n = 3) deixaram o ninho e se agruparam ao redor da mãe e atacaram agarrando as pernas da mãe e os seus pedipalpos (3 ± 1 min, X ± SD, n = 3, duração do ataque). Os jovens se alimentaram através das articulações das pernas da mãe. A mãe permaneceu imóvel enquanto foi consumida (40 ± 5 min, X ± SD, n = 3, tempo gasto pelas ninfas para se alimentar do corpo de mãe, Figuras 1-4). N etapa seguinte, o exoesqueleto da mãe foi lançado fora do pedaço de casca pelas ninfas. Sem a mãe, ninfas começaram a caçar cooperativamente e abater suas próprias presas.

Tabela 1. Composição de todas as colônias estudadas (por sexo e classe de idade) de *Paratemnoides nidificator* (Atemnidae).

Colônia	Machos	Fêmeas	Tritoninfas	Deutoninfas	Protoninfas	Total
1	3	4	8	-	-	15
2	4	5	16	14	3	42
3	8	12	15	5	-	40
4	7	5	4	12	21	49
5	9	10	4	-	-	23
6	4	7	1	28	30	70
7	12	11	7	3	-	33
X±SD	6.71±3.25	7.71±3.25	7.85±5.7	8.86±10.08	7.71±12.47	38.86±17.98

Tabela 2. Atos comportamentais de *Paratemnoides nidificator* (Atemnidae) associados com "Cuidado Parental". Dados registrados de uma colônia constituída por 90 indivíduos (33 adultos e 57 ninfas) mantidos em cativeiro (*n* = 34 horas de observações).

Atos comportamentais	Número de observações	Freqüência percentual dos atos comportamentais (total de 453 atos)
1-Fêmea tecendo câmara.	179	30.4
2-Fêmea ocupando uma câmara tecida previamente por outro indivíduo.	5	0.85
3-Fêmea excluindo coespecífico de sua câmara.	4	0.68
4-Fêmea descansando no ninho.	76	12.9
5-Fêmea se movimentando no ninho.	19	3.23
6-Fêmea tocando as paredes do ninho com os pedipalpos.	10	1.7
7-Fêmea tocando os embriões com os pedipalpos.	84	14.3
8-Fêmea tocando as protoninfas com os pedipalpos.	29	4.92
9- Fêmeas transportando fragmentos de madeira para o ninho.	4	0.68
10-Fêmeas inserindo fragmentos de madeira nas paredes da câmara.	4	0.68
11-Fêmea parada no ninho sobre os embriões de segundo instar.	4	0.68
12-Fêmea parada no ninho junto de suas protoninfas.	29	4.92
13-Fêmea excluindo coespecífico de uma câmara construída previamente.	3	0.51
14-Matrifagia	3	0.51
15-Fêmea oferecendo alimento às ninfas.	42	7.13
16-Machos oferecendo presas capturadas.	94	16
Total	589	100



Figuras 1-4. Ilustração esquemática da matrifagia no pseudoescorpião *Paratemnoides nidificator*. 1, Fêmea e protoninfas descansando no interior da câmara de seda (sc), próximo do orifício de entrada (eh), 2, A mãe abandona o ninho e levanta seus pedipalpos. Os filhotes começam a abandonar a câmara, 3, As ninfas se agrupam ao redor da mãe e atacam agarram suas pernas (seta) e pedipalpos, 4, Os juvenis se alimentam através das articulações dos pedipalpos, pernas e abdome da fêmea. Escala = 1.0 mm.

DISCUSSÃO

Na definição clássica dos estágios do comportamento social de Wilson (1971), as espécies eussociais são caracterizadas como tendo membros da mesma geração utilizando um ninho comunal, cooperação no cuidado da ninhada, sobreposição de gerações com descendência auxiliando os pais e divisão reprodutiva do trabalho. Em *P. nidificator*, nós não identificamos uma casta de operários. Contudo, nós consideramos este pseudoescorpião como uma espécie social permanente. Em aracnídeos, Plateaux-Quénu *et al*. (1997) definiram como espécies sociais permanentes, "um grupo de indivíduos de ambos os sexos geralmente com sobreposição de gerações, que cooperam na construção de um ninho comum, captura de presa e cuidado dos jovens". Estes autores consideram espécies sociais permanentes como sinônimo de cooperativa e espécies permanentemente sociais não-territoriais (Plateaux-Quénu et al. 1997).

O resultado entre sacrifício individual e bem-estar da colônia é bem evidente no caso de defesa, e às vezes este comportamento altruístico é acompanhado de especialização anatômica (Hölldobler & Wilson 1990). A presença de um ferrão, usado para defender a colônia contra vertebrados em abelhas melíferas, alguns gêneros de formigas, social polistine e vespas polybiine, constitui um exemplo notável de convergência em comportamento social (Hermann & Blum 1981). Não há nenhuma especialização anatômica em *P. nidificator* ou outros aracnídeos facilitar a matrifagia. Porém, a simples ocorrência de matrifagia em pseudoescorpiões e outros invertebrados (e.g. Evans et al. 1995, Kim al de et. 2000), também pode ser mostrado como exemplo de convergência em comportamento social.

De acordo com Evans et al. (1995), formas extremas de cuidado parental, como matrifagia, podem ser freqüentes entre aranhas que tipicamente produzem uma única ninhada. Nós fizemos observações de laboratório adicionais em 38 colônias de *P. nidificator*. durante a estação reprodutiva de 2003. Destas 38 colônias, em 7 as fêmeas foram mantidas isoladas e somente produziram uma ninhada. Nas outras 31 colônias, as fêmeas foram mantidas agregadas produziram dois ou mais ninhadas adicionais, em geral três (n = 26). A observação de que fêmeas solitárias não produzem ninhadas adicionais sugere que fêmeas solitárias

podem ter uma produção reprodutiva menor do que fêmeas que vivem em grupos, devido empregar mais energia no cuidado dos filhotes, ao invés de reduzir os custos compartilhado com os outros adultos da colônia. Nós sugerimos que a vida social em *P. nidificator*, com adultos que caçam cooperativamente, possa reduzir as chances de canibalismo e, consequentemente, pode melhorar condições reprodutivas para muitos indivíduos. Em Araneae, Elgar & Crespi (1992) sugeriram que através da redução do canibalismo entre grupos de irmãos, a matrifagia pode facilitar a evolução do comportamento social (Crespi 1992). Em pseudoescorpiões, matrifagia representa uma parte importante da evolução da socialidade.

Ao nosso conhecimento este é o primeiro registro de matrifagia em pseudoescorpiões e *P. nidificator* serve como um bom modelo para a avaliação dos custos e benefícios do comportamento altruístico (Krebs & Davies 1993). Estudos adicionais poderiam ajudar compreender as causas aproximadas e evolutivas da matrifagia em pseudoescorpiões. Muitas perguntas merecem pesquisa adicional. Por exemplo, ninfas sobrevivem melhor como conseqüência de matrifagia? Matrifagia acontecem em colônias famintas da mesma maneira como acontece com fêmeas isoladas? Pode fêmea de *P. nidificator* maximizar o último número de sua descendência por esta forma extrema de altruísmo, algo semelhante a isto foi observado em aranhas (a Kim et al. 2000)? Estas e outras perguntas confirmam que ainda há muito para ser aprendido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adis, J. & V. Mahnert. 1985. On the natural history and ecology of pseudoscorpioes (Arachnida) from an Amazônian blackwater inundation forest. Amazoniana 9(3):297-314.

Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour 49:227-265.

Brach, V. 1978. Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Banks) (Pseudoscorpionida: Atemnidae). Insectes Sociaux 25(1):3-11.

Crespi, B.J. 1992. Cannibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects. Pp 176-213. *In* Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa. (Elgar, M.A. & B.J. Crespi, eds.). Oxford University Press.

Del-Claro, K. 2004. Comportamento Animal: Uma Introdução à Ecologia Comportamental. Editora e Livraria Conceito, Jundiaí. 132pp.

Elgar, M.A. & B.J. Crespi. 1992. Ecology and evolution of cannibalism. Pp 1-12. *In* Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa. (Elgar, M.A. & B.J. Crespi, eds.). Oxford University Press.

Evans, T.A., E.J. Wallis & M.A. Elgar. 1995. Making a meal of mother. Nature 376:299.

Gabbutt, P.D. 1962. 'Nests' of the marine false-scorpion. Nature 196:87-89.

Gabbutt, P.D. 1966. An investigation of the silken chambers of the marine pseudoscorpion *Neobisium maritimum*. Journal of Zoology 149:337-343.

Gabbutt, P.D. 1970a. Sampling problems and the validity of life history analyses of pseudoscorpions. Journal of Natural History 4:1-15

Gabbutt, P.D. 1970b. The external morphology of the pseudoscorpion *Dactylochelifer latreillei*. Journal of Zoology 160:313-335.

Hahn, N.S. & F.A. Matthiesen. 1993a. Desenvolvimento pós-embrionário de *Paratemnus minor* (Pseudoscorpiones, Atemnidae). Revista Brasileira de Biologia 53(3):345-353.

Hahn, N.S. & F.A. Matthiesen. 1993b. Notas biológicas sobre *Paratemnus minor* (Pseudoscorpiones, Atemnidae). Revista Brasileira de Biologia 53(4):571-574.

Harvey, M.S. 1986. The systematics and biology of pseudoscorpions. Pp. 75-85. *In* Australian Arachnology. (Austin, A.D. & N.W. Heather). Australian Entomological Society, Brisbane.

Harvey, M.S. 1991. Catalogue of the Pseudoscorpionida. Manchester University Press, Manchester.

Harvey, M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? Journal of Arachnology 30: 357-372.

Hermann, H.R. & M.S. Blum. 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. Pp 77-197. *In* Social Insects. Vol. 2. (Hermann H.R., ed.). Academic Press, New York.

Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambrigde. 732pp.

Kim, K.W., C. Roland & A. Horel. 2000. Functional value of matriphagy in the spider *Amaurobius ferox*. Ethology 106: 729-742.

Klausen, F. E. 2005. The male genitalia of the family Atemnidae (Pseudoscorpiones). Journal of Arachnology 33: 641–662.

Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1993. An Introduction to Behavioral Ecology. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 482pp.

Levi, H.W. 1948. Notes on the life history of the pseudoscorpion *Chelifer cancroides* (Linn.) (Chelonethida). Transactions of the American Microscopical Society 67:290-290.

Levi, H.W. 1953. Observations on two species of pseudoscorpions. Canadian Entomologist 85:55-62.

Oliveira, P.S & R.J. Marquis. 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York. 398pp.

Martin, P. & P. Bateson. 1993. Measuring Behaviour: An Introductory Guide. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 222pp.

Plateaux-Quénu, A., A. Horel & C. Roland. 1997. A reflection on social evolution in two different groups of arthropods: halictines bees (Hymenoptera) and spiders (Arachnida). Ethology Ecology & Evolution: 9:183-196.

Weygoldt, P. 1969. The Biology of Pseudoscorpions. Harvard University Press, Cambridge. 145pp.

Wilson, E.O. 1971. The Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge. 548pp.

Zeh, D.W. 1987. Aggression, density and sexual dimorphism in chernetid pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpionida). Evolution 41(5):1072-1087.

Zeh. J.A. & D.W. Zeh. 1990. Cooperative foraging for large prey by *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida, Atemnidae). Journal of Arachnmology 18:307-311.

Zeh. J.A. & D.W. Zeh. 2001. Spontaneous abortion depresses female sexual receptivity in a viviparous arthropod. Animal Behaviour 62:427-433.

* Referências bibliográficas formatadas segundo as normas da revista The Journal of Arachnology.

CAPÍTULO 2

COOPERAÇÃO NO PSEUDOESCORPIÃO NEOTROPICAL *Paratemnoides nidificator* (BALZAN, 1888): COMPORTAMENTO DE ALIMENTAÇÃO E DISPERSÃO

RESUMO

Cooperação no pseudoescorpião neotropical *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): comportamento de alimentação e dispersão

O comportamento social é raro entre os aracnídeos e a "Socialidade-permanete" foi documentada apenas em de aranhas. Neste estudo, nós descrevemos o comportamento alimentar e de dispersão em *Paratemnoides nidificator*, um pseudoescorpião Neotropical que apresenta "socialidade permanente não-territorial". Observações em campo e laboratório (100 horas e 200 sessões ao longo de quatro anos) e manipulação experimental revelaram que *P. nidificator* é um predador generalista encontrado em árvores com casca esfoliante, em grupo de 2-175 indivíduos (42,62±28,27; N=35 colônia), incluindo adultos reprodutivos e ninfas. Indivíduos em grupos capturam cooperativamente presas quatro vezes maiores do que um único indivíduo. Os caçadores adultos dividem o alimento com seus irmãos e filhotes. A reprudução em condições naturais ocorre durante a estação chuvosa (quente/úmida), quando a disponibilidade de alimento é alta. A diversidade e abundância de presas provavelmente é o principal fator que limita a reprodução nesta espécie. A forésia (comportamento de prender-se ao corpo de um animal transportador) é o modo mais comum de dispersão em *P. nidificator*. Indivíduos em grupos usam grandes artrópodos como vetores para a dispersão e uma vez estabilizados, os pseudoescorpiões utilizam o vetor como a primeira presa da nova colônia. Contudo, estes pseudoescorpiões também podem se dispersar por fissão da colônia, pela primeira vez documentada neste taxon. O elaborado comportamento de cooperação em *P. nidificator* é único entre os pseudoescorpiões e representa um excelente modelo para estudos da evolução da socialidade em invertebrados.

ABSTRACT

Cooperation in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding behavior and dispersion

Social behavior is rare among arachnids, and "permanent-sociality" is a strategy documented only in a few spider species. Here we describe the feeding and dispersal behavior of *Paratemnoides nidificator*, a Neotropical pseudoscorpion presenting "non-territorial permanent-sociality". Field and laboratory observations (100 hours and 200 sessions; over four years) and manipulative experiments revealed that *P. nidificator* is a generalist predator that lives in rough bark of trees, in groups of 2 to 175 individuals (42.62±28.27; N=35 colonies; solitary individuals were never found), including reproductive adults, and nymphs. Individuals in groups cooperatively capture prey four times larger than solitary individuals. Adult hunters share food with siblings. Reproduction in natural conditions occurs during the hot/wet season, when food availability is high. Prey diversity and abundance seem to be the main factor limiting reproduction in this species. Phoresy (attachment to a transporter animal) is the basic mode of dispersion in *P. nidificator*. Grouped individuals use large animals as vectors for dispersal, and once established they use the vector as the first food item of the new colony. However, they can also disperse by colony fission, here newly documented for this taxon. The elaborate, cooperative behavior in *P. nidificator* is unique among pseudoscorpions and represents an excellent model for studies on the evolution of sociality in invertebrates.

Trabalho aceito para publicação na revista *Insectes Sociaux*. 2007

Capítulo formatado segundo as normas da mesma revista.

INTRODUÇÃO

Os pseudoescorpiões são pequenos aracnídeos encontrados na serapilheira que cobre o solo das florestas, sob rochas, cascas de árvores, em troncos mortos, cavernas e outros ambientes similares (Weygoldt, 1969; Harvey, 1986). A maioria dos estudos publicados com este grupo enfoca a taxonomia e sua distribuição, havendo atualmente 3.240 espécies descritas, 425 gêneros e 24 famílias (Harvey, 2002). Apesar de sua abundância na natureza, existem poucos estudos sobre sua biologia, ecologia e história natural, provavelmente devido ao seu pequeno tamanho e hábitos furtivos (e.g. Levi, 1948; Harvey, 1986; Muchmore, 1990). Os pseudoescorpiões alimentam-se de pequenos animais e comportamento de caça e alimentação varia em função da forma das quelíceras e presença de glândulas de peçonha (e.g. Feio, 1945; Gilbert, 1951; Weygoldt, 1969; Andrade and Gnaspini, 2002).

A dispersão e a colonização de novos ambientes é muito limitada, provavelmente por causa do pequeno tamanho destes aracnídeos (2-8mm). Entretanto, várias espécies apresentam forésia, um comportamento de dispersão em que o forético (animal que está se dispersando) se prende ao corpo do vetor (animal transportador). Este comportamento foi observado em 10 famílias de pseudoescorpiões em todo o mundo (Weygoldt, 1969; Piomar et al., 1998). O estudo mais recente revisando forésia em pseudoescorpiões sugere vantagens e desvantagens deste comportamento, apontando os diptero, lepipópteros e coleópteros como os principais vetores de dispersão (Piomar et al., 1998). Informações sobre a especificidade da relação forético-vetor e os benefícios para o transportador são raras. Zeh e Zeh (1997) descreveram uma complexa interação entre o pseudoescorpião *Cordylochernes scorpioides* e seu vetor, o besouro *Acrocinus longimanus*, relatando interferência da forésia nos mecanismos de seleção sexual, reprodução e ecologia do aracnídeo. Referindo-se ainda a esta mesma espécie, Santos et al. (2005) sugeriram que este pseudoescorpião possa proporcionar benefícios para o vetor ao remover os ácaros parasitas.

Os pseudoescorpiões da região Neotropical, especialmente as espécies do Brasil, são praticamente desconhecidas em termos da biologia, ecologia, comportamento e história natural. Os estudos no Brasil, conduzidos principalmente na Amazônia, em sua grande

maioria enfocam a taxonomia do grupo e comportamento de forésia (e.g. Adis and Mahnert, 1985; Aguiar and Bührnheim, 1998). De modo geral, os pseudoescorpiões são animais solitários e intra-especificamente hostis, porém existem raras espécies sociais distribuídas nas Américas (Weygoldt, 1969). Recentemente, Tizo-Pedroso e Del-Claro (2005) descreveram aspectos do comportamento social de *Paratemnoides nidificator* (Atemnidae), uma espécie comumente encontrada na savanna tropical brasileira (Cerrado), a qual apresenta caça cooperativa e elaborado cuidado parental que pode resultar em matrifagia. Devido sua abundância no Cerrado, fácil manutenção e reprodução em condições de laboratório, *P. nidificator* torna-se um ótimo modelo para se investigar o comportamento social nos pseudoescorpiões. O principal objetivo deste estudo foi explorar a história natural deste Atemnidae diretamente na natureza e em laboratório, seu comportamento alimentar e a ocorrência de forésia.

MATERIAL E MÉTODOS

Estudos em campo foram conduzidos entre outubro de 2001 a novembro de 2005. As áreas de campo incluíram o jardim experimental do campus Umuarama, da Universidade Federal de Uberlândia, (UFU), Uberlândia, Minas Gerais (48º17' W; 18º58' S), bem como a vegetação natural das proximidades (Cerrado *senso strictu*). O clima na região apresenta uma estação seca (Junho a Setembro) e uma estação chuvosa (Outubro a Maio) (Reu and Del-Claro, 2005). A manutenção dos pseudoescorpiões em laboratório, observações e experimentos foram realizados no Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI), Instituto de Biologia, UFU.

Observações da história natural do pseudoescorpião

Colônias de *P. nidificator* foram coletadas em cascas em cascas de árvores nas áreas de estudo e os seguintes dados foram registramos: a) espécie e características da planta hospedeira: (altura, diâmetro do tronco e tipo de casca); b) tamanho e composição das colônias (número e estágio dos indivíduos); c) estágio de desenvolvimento da colônia (apresentando ou não câmaras de ecdise, indivíduos reprodutivos, jovens e fêmeas com bolsa incubadora). As presas capturadas e consumidas em campo por *P. nidificator* foram mensuradas e identificadas. A estação reprodutiva foi registrada diretamente no campo durante os quatro anos de estudo. Adicionalmente, foram coletadas e acondicionadas em laboratório 25 colônias por quatro anos, oferecendo presas e diferentes espécies e tamanho encontradas nas cascas de árvores durante as visitas ao campo. O método de criação e manutenção seguiram a metodologia descrita por Tizo-Pedroso and Del-Claro (2005). O alimento foi oferecido duas vezes por semana durante 2002 e 2003 e uma vez por semana durante 2004 e 2005. O estágio de desenvolvimento dos agregados, atividades reprodutivas (número de bolsas incubadoras) e o comportamento alimentar foram verificados semanalmente. Para evitar que as colônias em laboratório se alimentassem da presa

introduzida devido falta de opção ou inanição, também inseriu-se simultaneamente uma presa comum (ninfas de cupim ou larvas de tenebrionídeo).

Experimentos e observações de forésia

Em laboratório foram realizados dois experimentos. No primeiro, testou-se a escolha dos artrópodos coletados em campo como vetores, oferecendo grupos distintos (insetos, aracnídeos, isópodos e miriápodos) para as colônias. Foram realizados 30 minutos de observação (seguindo-se a metodologia de amostragem de todas as ocorrências, *sensu* Altmann, 1974) para verificar as reações dos pseudoescorpiões perante cada presa inserida. Três tipos de reações foram esperadas: a) recusa; b) ataque e comsumo; e c) uso como vetor forético. Este teste também proporcionou dados sobre os potenciais itens alimentares.

Em condições naturais foram realizadas 100 horas de observações (amostragem de todas as ocorrências, *sensu* Altmann, 1974) divididas em 200 sessões de 30 minutos cada, igualmente distribuídas ao longo das estações dos quatro anos de estudo, envolvendo aproximadamente 50 colônias por anos. Estas observações rederam informações sobre os predadores naturais e forésia.

O segundo experimento testou se *P. nidificator* pode se dispersar por fissão da colônia como uma alternativa para a forésia (*sensu* Avilés, 1997, 2000). Para isto, três colônias foram coletadas em campo (contendo 78, 93 e 104 indivíduos) e transportadas para o laboratório. Cada um destes agregados foi acondicionado no centro de uma caixa de plástico (60 X 50 X 5 cm) contendo um pedaços de casca de árvore de 40 cm^2, além de outros quatro pedaços de casca com tamanhos similares posicionados nas periferias da caixa. As colônias foram alimentadas e observadas semanalmente durante dois anos (2002-2004).

RESULTADOS

Cinco espécies diferentes de plantas nas famílias Caesalpiniaceae (*Copaifera langsdorffii,* and *Caesalpinia pelthophoroides*), Fabaceae (*Vatairea macrocarpa* and *Pterodon pubenscens*), and Vochysiaceae (*Vochysia tucanorum*) hospedaram colônias de *P. nidificator*. Apenas uma destas espécies, *C. pelthophoroides*, foi encontrada no campus. As plantas hospedeiras apresentaram aspectos gerais semelhantes, sendo árvores altas (5-10m) com tronco espesso (15-25 cm de raio na base) e casca rugosa. Os espaços existentes entre a casca e o tronco eram usados pelas colônias. Os agrupamentos geralmente, compostos por ninfas e adultos, ocorreram no campo ao longo de todo o ano. Entretanto, as colônias apresentaram desenvolvimento assincrônico ao longo dos quatro anos de estudo, revelando proporções heterogêneas dos estágios de desenvolvimento (Fig. 1). O número de machos e fêmeas de cada colônia foi comparado entre si usando um teste *t* pareado. O resultado do teste indicou que as colônias de *P. nidificator* apresentam razão sexual tendendo para maior número de fêmeas (t=3,09; df=34; p<0,004; N = 35 colônias), uma proporção de 2:3 (machos:fêmeas).

Paratemnoides nidificator utiliza uma grande variedade de itens alimentares, principalmente insetos, outros aracnídeos, isópodos e miriápodos (Fig. 2, Apêndice 1). O tamanho das presas também variou muito, incluindo desde pequenos insetos (1-2mm) a besouros Scarabaeidae, maiores do que 13mm. Dependendo do tamanho e agilidade das presas, os pseudoescorpiões apresentaram caça solitária ou ataque cooperativo. As presas pequenas (de tamanho igual ou menor que um pseudoescorpião isolado) geralmente foram atacadas por um único pseudoescorpião (X=1,46±0,72 indivíduos; N=24; Fig. 3A) e consumida isoladamente. Mas grande presas foram capturadas e consumidas coletivamente (X=2,50±0,78 indivíduos; N=24; Fig. 3B), estes resultados foram estatisticamente diferentes (U=478; N=48; p<0,001). Os indivíduos responsáveis pela caça na colônia foram os adultos e as fêmeas, e após o abate da presa, as ninfas se aproximaram para se alimentar. Os pseudoescorpiões se alimentaram através das articulações dos apêndices das presas,

principalmente das pernas e antenas. A Figura 4 apresenta uma seqüência de ilustrações de *P. nidificator*.

O período reprodutivo de *P. nidificator* no Cerrado se concentrou na estação chuvosa, entre os meses de outubro e abril, com pico de produção de bolsas incubadoras em dezembro. Os resultados sugerem que a reprodução não é ajustada somente pela umidade elevadas e calor desta estação, mas também é fortemente influenciada pela diversidade e disponibilidade de presas (Fig. 5). Em condições de laboratório, sem restrição alimentar (presas oferecidas duas vezes por semana), os pseudoescorpiões apresentaram atividades reprodutivas (evidenciada pela presença de novas bolsas incubadoras) em todo o ano, mas também com um pico no período chuvoso (Fig. 5A). Quando o alimento foi restringido, presas oferecidas uma vez por semana, o resultado foi muito similar ao observado em campo, com reprodução restrita na estação chuvosa (Figs. 5A e B; efeito de interação entre nível de alimento e os meses do ano, F=10,30; df=11; $p<0,001$).

Foram observadas 12 espécies diferentes de insetos e uma espécie de opilião atuando como vetores foréticos de *P. nidificator* (Tabela 1). Indivíduos solitários ou agrupados podem apresentar forésia e este processo envolveu apenas adultos. Na forésia múltipla, grupos com mais de sete indivíduos, fêmeas e machos, podem se prender ao corpo do vetor. As principais estruturas de fixação foram as pernas e antenas dos vetores.

O tamanho da colônia e a intensidade de eventos foréticos foi positivamente correlacionado (Fig. 3C), mas não entre o número de pseudoescorpiões em dispersão e o tamanho do vetor (Fig. 3D). Em algumas circunstâncias foi possível observar a mesma espécie de invertebrado atuando como item alimentar e também como vetor forético. No campo, oito espécies de insetos (Hemípteros: seis Pentatomidae e dois Reduviidae) foram coletados transportando *P. nidificator* (apenas indivíduos adultos: machos e fêmeas) presos aos seus corpos. Estes vetores foram transportados ao laboratório e acondicionados em placas de Petri com um pedaço de casca de árvore. Após a morte, os vetores foram consumidos pelos pseudoescorpiões foréticos que, posteriormente, fundaram uma nova colônia na placa da Petri.

As três colônias mantidas em laboratório cresceram sucessivamente com a constante oferta de alimento. Ao final do primeiro ano de observação, a colônia com 93 indivíduos havia produzido uma nova e pequena colônia em um dos pedaços de casca de árvore disponíveis. Esta nova colônia era composta exclusivamente por adultos, sendo quatro fêmeas e dois machos. A colônia com 104 indivíduos deu origem a dois novos agregados, sendo o

primeiro constituído por seis fêmeas e quatro machos, e o segundo, cinco fêmeas e quatro machos. A terceira colônia, composta por 78 indivíduos, não apresentou divisão.

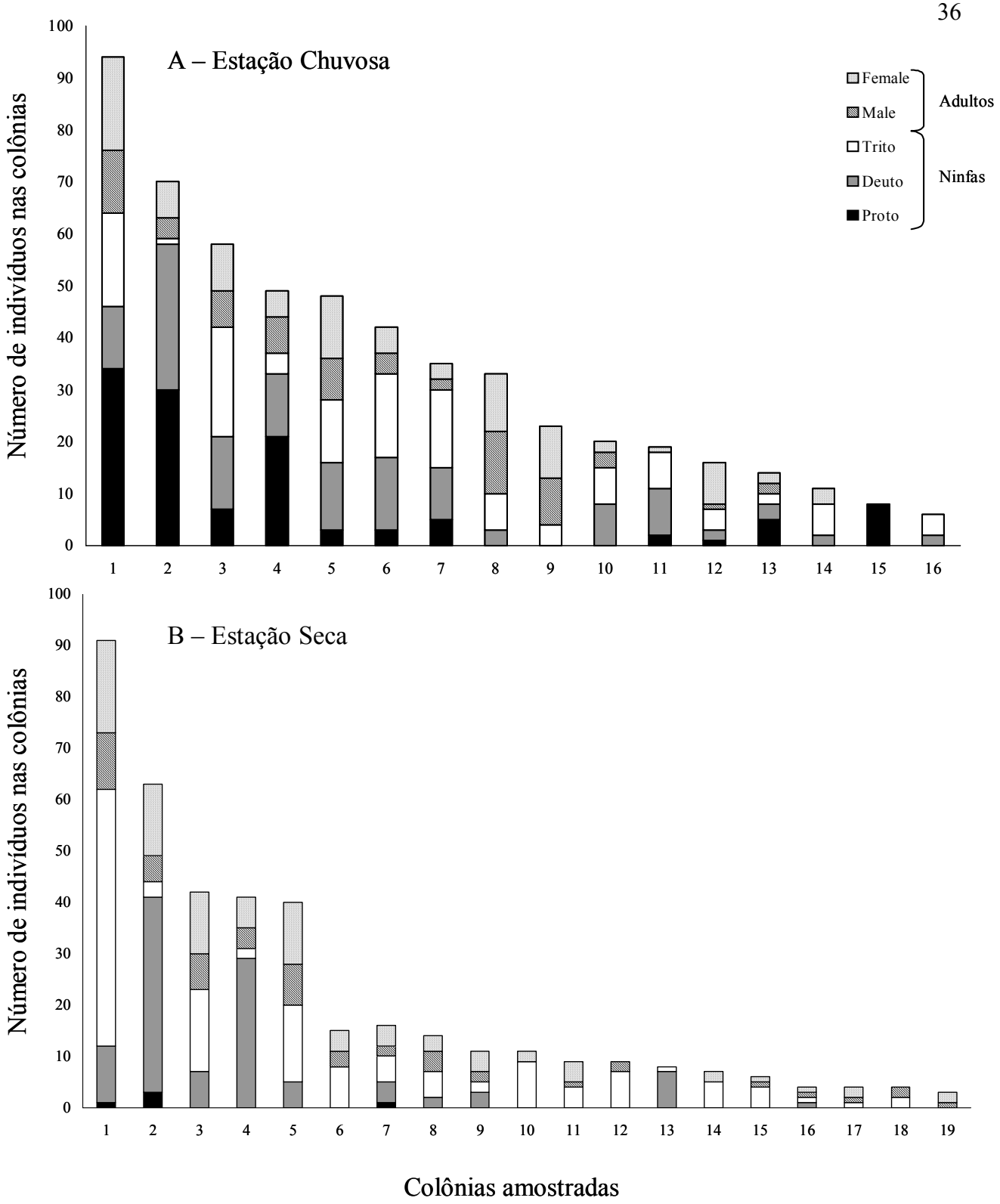
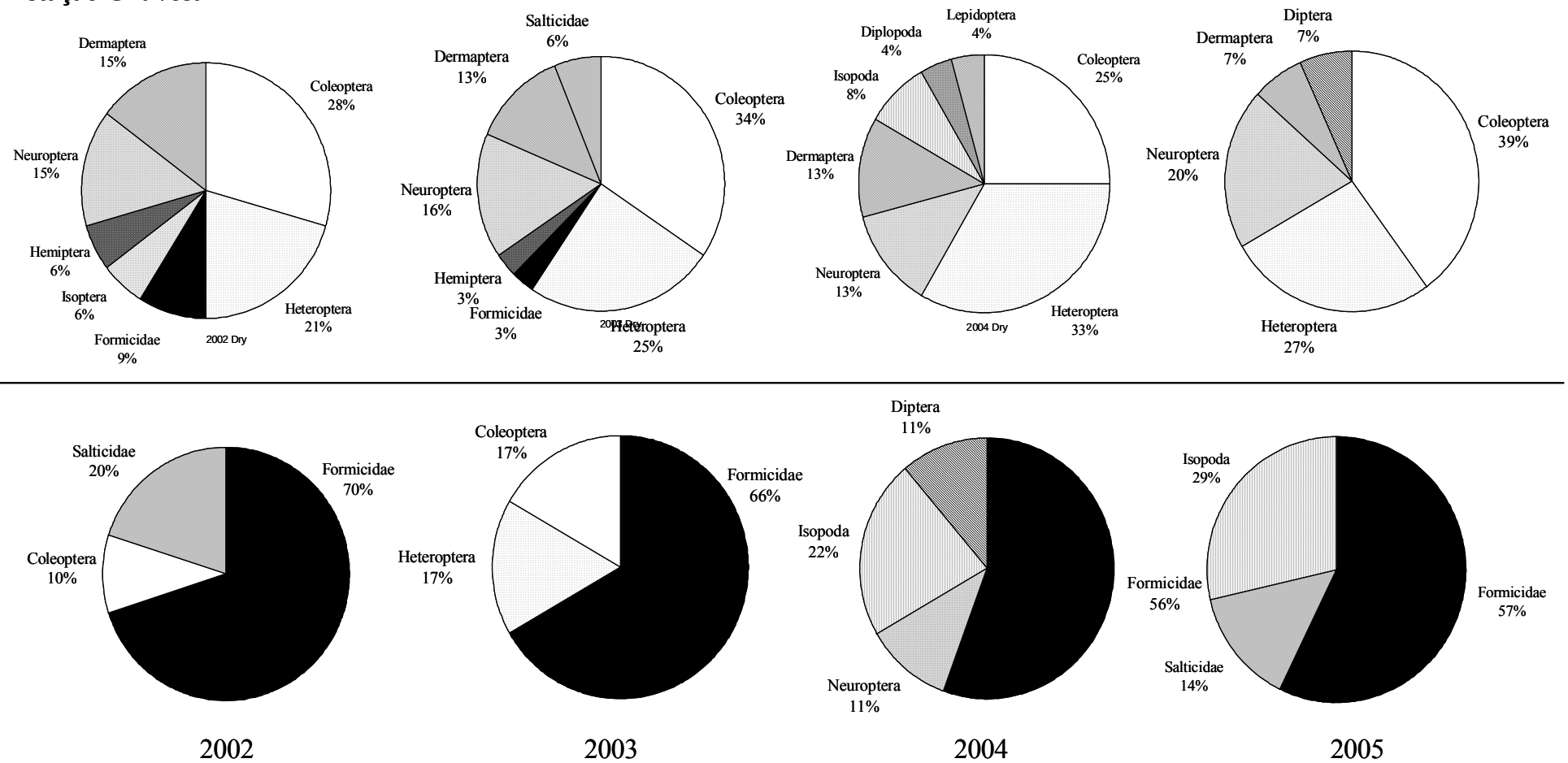


Figura 1. Caracterização das colônias de *Paratemnoides nidificator* investigadas em areas naturais de Cerrado vegetation entre 2001 a 2005, destacando a composição individual nas estações seca e chuvosa. Proto = protoninfas; Deuto = deutoninfas; Trito = tritoninfas.

Estação Chuvosa



Estação Seca

Figura 2. Efeito da sazonalidade nos itens alimentares (presas) consumidas por *Paratemnoides nidificator* no bioma Cerrado no Brasil Central durante quarto anos de observação.

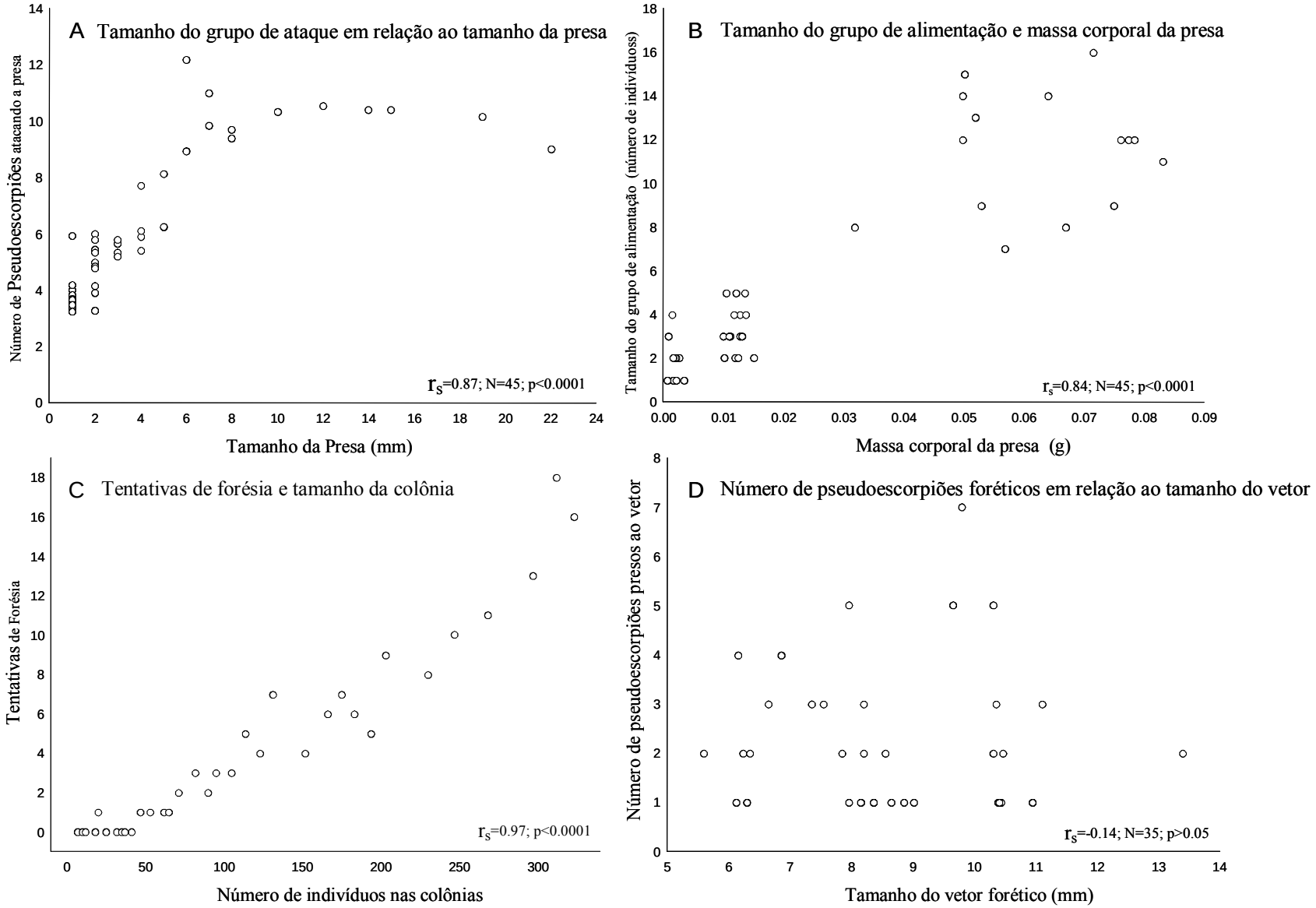


Figura 3. Análises de correlação dependente do tamanho das colônias. (A) O tamanho dos grupos de pseudoescorpiões envolvidos no ataque aumentou em função do tamanho da presa; (B) O número de pseudoescorpiões compondo o grupo de alimentação foi relacionado ao tamanho da presas; (C) Relação entre o número de indivíduos nas colônias de *Paratemnoides nidificator* mantidas em laboratório e o número de tentativas de forésia; (D) Relação entre o tamanho do vetor forético e o tamanho dos grupos de pseudoescorpiões em forésia múltipla.

Figura 4. (A) Árvore hospedeira de colônias de *P. nidificator*; (B) indivíduo adulto de *P. nidificator*; (C) fêmea em sua câmara de seda cuidando dos embriões de primeiro instar; (D) reentrâncias da casca da árvore proporcionando o microhabitat para a construção das colônias do pseudoescorpião; (E) colônia de *P. nidificator*; (F) indivíduos jovens e adultos agregados; (G) fêmea protegendo protoninfas no ninho; (I) predação cooperativa de larva de tenebrionídeo; (H) parede lateral da câmara de seda mostrando os fragmentos de madeira anexados.

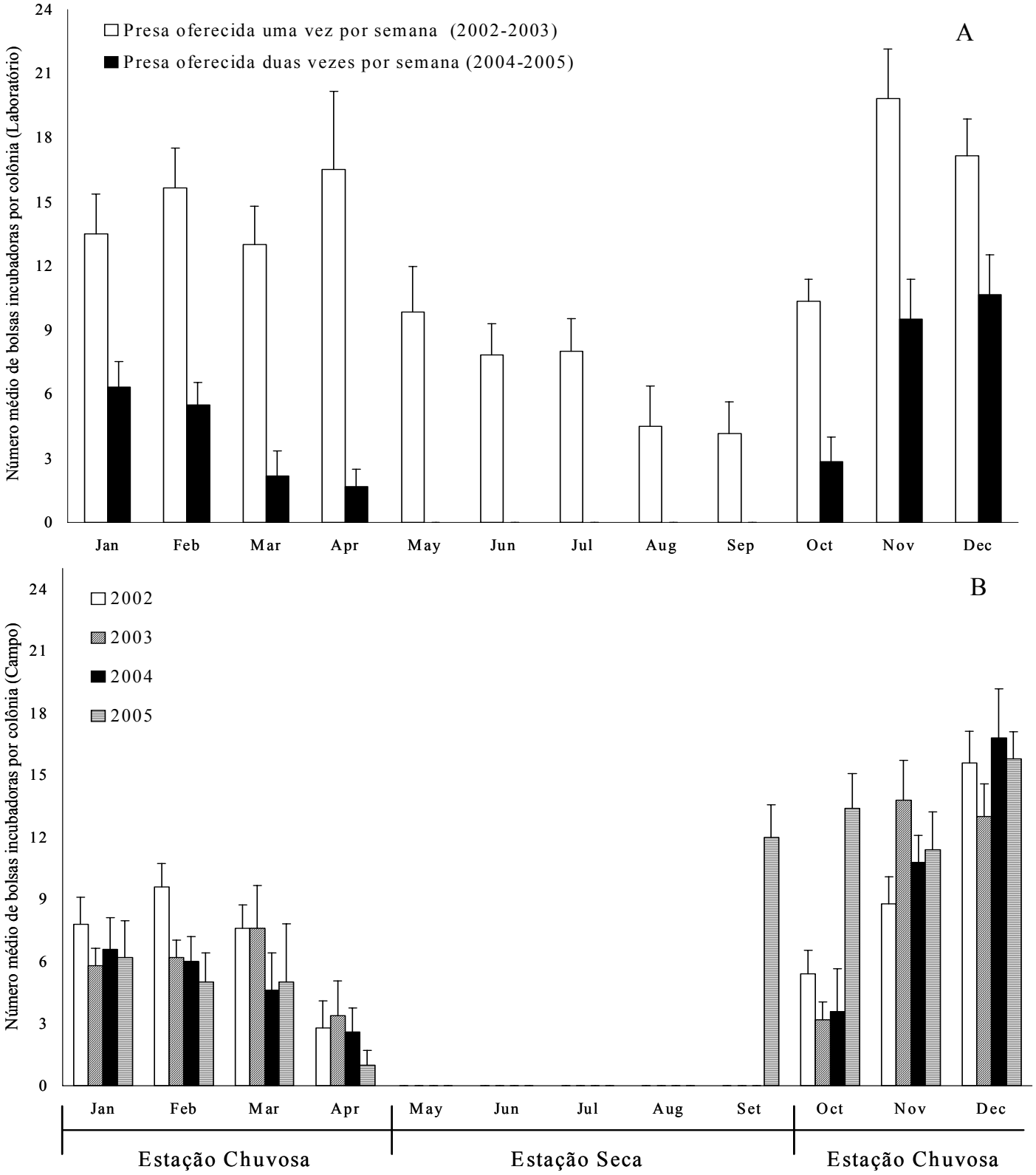


Figure 5. Efeito da frequência de alimentação no número médio de bolsas incubadoras produzidas pelas colônias de *Paratemnoides nidificator* para: (A) Reprodução das colônias mantidas em laboratório. As barras vazias indicam o número médio de bolsas incubadoras produzidas por colônias quando o alimento foi oferecido duas vezes por semana (2002 e 2003) e as barras preenchidas, colônias que receberam alimento uma vez por semana (2004 e 2005). (B) Número médio (X±1 SD) de bolsas incubadoras produzidas por colônia em campo (2002-2005).

Tabela 1. Forésia, vetores e composição dos grupos de forésia múltipla de *Paratemnoides nidificator* nos estudos conduzidos em campo e laboratório. Observações entre parênteses indicam forésia múltipla, e sem parênteses, forésia individual. O símbolo " * " indica grande número de composições diferentes.

Grupo Taxonômico	Número de ocorrências	Eventos de forésia individual	Composição dos grupos de forésia múltipla	Tamanho médio (mm)
Heteroptera				
Coreidae sp.1	2	1♀, 1♂	-	8.90
Coriscidae sp.1	2	-	(3♂), (1♀)	11.05
Pentatomidae sp.1	1	-	(2♀, 3♂)	10.30
Pentatomidae sp.3	2	-	(2♀, 1♂), (3♂)	11.25
Pentatomidae sp.5	2	-	(3♀, 2♂), (4♀, 3♂)	9.75
Reduviidae sp.1	2	1♀, 1♀	-	10.30
Coleoptera				
Coccinelidae sp.1	3	1♂, 1♂	(1♀, 1♂)	6.20
Crysomelidae sp.1	2	-	(2♀, 1♂), (3♀1, ♂)	6.75
Crysomelidae sp.3	2	-	(1♀, 3♂), (1♀, 1♂)	6.25
Crysomelidae sp.5	1	-	(2♀)	5.60
Family 2	2	1♀, 1♀	-	13.40
Neuroptera				
Crysopidae sp.1	18	*	*	8.30
Dermaptera				
Family 1	6	1♀, 1♀, 1♂, 1♂	(1♀, 2♂), (2♂)	10.45
Opiliones			-	
Discocyrtus oliveroi	2	-	(1♀, 2♂), (3♂)	7.45

Apêndice 1. Registro de presas capturadas e consumidas em campo e laboratório por colônias de *Paratemnoides nidificator*. (†=família não-identificada; [a]=tamanho médio calculado nos casos de três ou mais espécimes capturados).

Grupo taxonômico das presas	Número de observações em laboratório	Número de observações em campo	Tamanho médio (mm)±SD[a]
Heteroptera			
Coreidae 3 spp.	5	8	9.03±2.36
Corimelaenidae sp.1	3	1	8.05±1.23
Coriscidae sp.1	2		11.45
Enicocephalidae sp.1	1	1	9.55
Pentatomidae 5 spp.	12	6	10.84±3.38
Pyrrhocoridae sp.1	2	1	5.00±0.76
Reduviidae 2 spp.	3	1	10.5±1.27
Family 1	1		4.00
Coleóptera			
Anobiidae sp.1	10		2.10±0.52
Bruchidae			
Acanthodcelides obtectus	10		3.10±1.12
Zabrotes subfaciatus	10		2.35±1.03
Coccinelidae sp.1 adult	2	14	4.85±1.78
Coccinelidae sp.1 larvae	1	10	6.35±1.58
Cucujidae sp.1	2		3.75
Crysomelidae 5 spp.	8	6	6.69±1.18
Meloidae 2 spp.	2	3	10.95±1.94
Mycetophagidae sp.1	1	2	4.60±2.03
Scarabeidae 3 spp.	11		13.55±1,35
Tenebrionidae 2 spp. adult	22		6.10±0.95
Tenebrionidae 2 spp. larvae	21		9.50±1.03
Family 1	1		11.53
Family 2	2		13.40
Family 3	2		6.35
Hymenoptera			
Formicidae			
Acromyrmex sp.1	15	12	8.35±1.34
Camponotus 3 spp.	15	13	4.92±1.98
Chephalotes sp.1	10	6	3.60±0.63
Pseudomyrmex sp.1	3	2	5.60±0.96
Pachycondyla sp1	1	3	13.65±1.16
Evaniidae sp.1	1		7.10
Family 1	1		11.90
Isoptera			
Armithermes 2 spp.	42		3.75±1.91
Díptera			
Muscidae sp.1	1	4	11.35±1.76
Musca domestica	2		5.25
Neuroptera			
Crysopidae sp.1	15		8.55±1.31
Hemíptera			
Membracidae sp.1	2	6	1.00±0.98
Cicadelidae	1	7	8.70±1.06
Dermaptera			

	10	6	10.60±1.67
Family 1			
Lepdoptera			
	1	2	3.75±0.89
Family 1			
Opiliones			
	3		7.65±2.39
Discocyrtus oliveroi			
Araneae			
	2	4	5.85±1.54
Salticidae sp.1			
Diplopoda			
Family 1	1	5	17.65±1.26
Crustácea			
Isopoda			
Family 1	3	8	6.40±0.46

DISCUSSÃO

Os pseudoescorpiões são predadores generalistas, limitados pelo seu pequeno tamanho e habilidade, a caçar e se alimentar de animais de mesmo tamanho ou menores do que si mesmos (Gilbert, 1951; Weygoldt, 1969; Andrade and Gnaspini, 2002). *Paratemnoides nidificator* é um predador generalista de estratégia senta-e-espera que se alimenta de uma ampla variedade de itens alimentares. Ao contrário da maioria dos pseudoescorpiões, esta espécie inclui em sua dieta animais muito maiores do que seu próprio tamanho. A caça cooperativa de grandes presas também foi relatada em outros *Paratemnoides* sociais (Brach, 1978; Zeh and Zeh, 1990; Hahn and Matthiesen, 1993). A plasticidade alimentar de *P. nidificator* está relacionada à sua capacidade de capturar grandes presas cooperativamente. Os resultados deste estudo indicam que *P. nidificator* em grupo é capaz de subjugar presas aproximadamente quarto vezes maiores e 60 vezes mais pesadas do que um pseudoescorpião. Padrões similares de caça cooperativa, incluindo divisão de alimento, têm sido registrados em aranhas sociais (reviewed in D'Andrea, 1987; Avilés, 1997; Kim et al., 2005ab), e as desvantagens deste tipo de comportamento são amplamente discutidas para os vertebrados sociais (e.g. Giraldeau and Caraco, 2000). Em um grupo, a quantidade de alimento ingerida por indivíduo é menor do que o consumido por um predador solitário, contudo, a caça cooperativa pode aumentar não apenas a chance do grupo obter alimento, mas ampliar a freqüência de alimentação de todos os membros (Schneider, 1996; Ulbrich and Henschel, 1999; Kim, 2000; Amir et al., 2000, Kim et al., 2005). Nas aranhas sub-sociais, a caça cooperative não apenas capacita os membros do grupo a capturarem grandes presas, mas eles fazem isto mais frequentemente, reduzindo as chances de ocorrer canibalismo entre as indivíduos do mesmo grupo (Kim et al., 2005a; Whitehouse and Lubin, 2005). Em *P. nidificator* a predação cooperativa favorece a tolerância mutua, a coesão entre o grupo, cuidado parental.

A razão sexual tendendo para um maior número de fêmeas foi similar ao observado para outro *Paratemnoides* social (Zeh and Zeh, 1990) e também para as aranhas sociais (Avilés, 1997; Avilés et al., 2000). Entretanto, não foi possível determinar se a razão sexual dos adultos foi ou não um reflexo da maior tendência de fêmeas entre as ninfas, devido a

identificação do sexo neste grupo apenas poder ser feita na fase adulta. Os resultados não demonstram a existência de um padrão demográfico entre as colônias de *P. nidificator*, em outras palavras, existiu grande variação no número de indivíduos por instar em cada colônia amostrada. Este fato sugere que as colônias se reproduzam e cresçam assincronicamente, provavelmente porque o número de juvenis que uma colônia possa produzir é dependente do número de fêmeas maduras presentes. Entretanto, condições climáticas podem influenciar as decisões das fêmeas, isto porque, durante a estação seca foi evidenciada uma grande redução do número de protoninfas. Os organismos vivos são capazes de ajustar seus comportamentos para maximizar o sucesso reprodutivo através da relação custo-benefício que diretamente depende das características físicas e biológicas do ambiente. Os insetos e outros artrópodos nos trópicos tendem a se reproduzir e crescer em número geralmente quando o alimento e as condições climáticas não são fatores limitantes (e.g. Marquis and Braker, 1994; Gullan and Cranston, 2005). Os resultados deste estudo demonstram que a produção de bolsas incubadoras ao longo do tempo em *P. nidificator* sugere que a alimentação, ou a disponibilidade de presas, é um forte fator limitante na reprodução destes animais. Durante os quatro anos de observações conduzidas em condições naturais no Cerrado, a reprodução não ocorreu na estação seca, um período em que os principais itens alimentares são escassos e representados em sua maior parte por presas relativamente agressivas como formigas e aranhas (Fig. 2) (confira Del-Claro and Oliveira, 2000; Oliveira and Marquis, 2002). Para muitos predadores, a alocação de energia para reprodução é diretamente dependente da disponibilidade de presas (Krebs and Davies, 1993; Barbosa and Castellanos, 2005; Wise, 2006). Baixas temperaturas e principalmente o estresse hídrico durante a estação seca no Cerrado podem também representar um papel importante nas estratégias reprodutivas de *P. nidifictor*. Entretanto, as cascas de árvores podem oferecer proteção contra fatores climáticos desfavoráveis e a água pode ser obtida diretamente do corpo das presas capturadas e consumidas.

A forésia é a única forma de dispersão descrita para os pseudoescorpiões (e.g Weygoldt, 1969; Piomar et al., 1998), e várias espécies de invertebrados e alguns vertebrados foram indicadas como vetores foréticos dos pseudoescorpiões (Piomar et al., 1998; Zeh and Zeh, 1992). Assim, não é surpreendente o grande número de diferentes espécies de artrópodos atuando como vetores foréticos de *P. nidificator*, tanto em campo quanto em laboratório. A associação específica ou casuística entre os pseudoescorpiões foréticos e os vetores não está claramente definida devido a falta de informações, o que dificulta conclusões finais. A associação casual em *P. nidificator* também não permite confirmar ou rejeitar as hipóteses de

relações específicas. Conclusivamente, é possível que o número de indivíduos na colônia estimule o aumento das tentativas de forésia, independentemente do tamanho do vetor ou do número de pseudoescorpiões que bem sucedidamente se prendem ao vetor.

As colônias de *P. nidificator* apresentaram um novo modo de dispersão além da forésia, a fissão da colônia, relatada em algumas aranhas sociais (Lubin and Robinson, 1982; Rayor and Uetz, 1990; Avilés, 1997). A forésia e a fissão da colônia são soluções para o mesmo problema, entretanto, podem apresentar resultados diferentes. A fissão provavelmente represente o modo mais seguro para colonizar nossos troncos a curtas distâncias. Estas opção é mais segura porque os indivíduos que dispersam em grupos, furtivamente através das frestas das cascas da árvore, possibilitando migrar para outra árvore através dos galhos, evitando assim o solo. Entretanto, este comportamento limita a distância da dispersão, que pode ser várias centenas de metros utilizando um vetor forético. Um problema adicional é que a fissão aumenta as chances de ocorrer endogamia em cruzamentos de indivíduos aparentados de colônias próximas (veja Avilés, 1997; Keller and Waller, 2002; Bilde et al., 2005). Em contra ponto, o maior problema da forésia é que o pseudoescorpião pode ter pouco tempo para se prender firmemente aos apêndices do vetor e também perder o poder de decidir o destino da migração. Além disso a forésia também pode dispersar indivíduos do mesmo sexo, reduzindo as chances do sucesso na fundação de uma nova colônia, especialmente se apenas machos ou fêmeas virgens se dispersarem. Uma vantagem da forésia, em adição a dispersão de longa distância, é que o vetor representa uma fonte alimentar adicional que pode contribuir para o sucesso da fundação da nova colônia. Entretanto, Zeh e Zeh, (1992) demonstraram não existir evidências de que o comportamento de forésia tenha evoluído de uma falha da predação. Na literatura, os vetores em geral são grandes artrópodos que dificilmente podem ser atacados e subjugados por poucos ou apenas um pseudoescorpião (Piomar et al., 1998).

Este estudo é a primeira investigação de longo prazo da história natural de um pseudo social, abrangendo vários anos de observação envolvendo aspectos distintos e gerais da biologia e do comportamento deste animal Nós acreditamos que estas informações básicas, utilizando dados de campo e laboratório permitirão elaborar hipóteses mais precisas sobre a evolução da socialidade permanente nos aracnídeos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adis J. and Mahnert V. 1985. On the natural history and ecology of pseudoscorpioes (Arachnida) from an Amazônian blackwater inundation forest. Amazoniana 9: 297-314

Aguiar N.O. and Bührnheim P.F. 1998. Phoretic pseudoscorpions associated with flying insects in brazilian Amazônia. J. Arachnol. 26: 452-459

Amir N., Whitehouse M.E.A. and Lubin Y. 2000. Food consumption rates and competition in a communally feeding social spider, Stegodyphus dumicola (Eresidae). J. Arachnol. 28: 195-200

Altmann J. 1974 Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour 49: 227-265

Andrade R. and Gnaspini P. 2002. Feeding in *Maxchernes iporangea* (Pseudoscorpiones, Chernetidae) in captivity. J. Arachnol. 30: 613-617

Avilés L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. In: The evolution of social behavior in insects and arachnids (Choe JC, Crespi BJ Eds). Cambridge University Press, pp 476-498

Avilés L. 2000. Nomadic behaviour and colony fission in a cooperative spider: life history evolution at the level of the colony? Biol. J. Linn. Soc. 70: 325-339

Avilés L., McCormack J., Cutter A. and Bukowski T. 2000. Precise, highly female-biased sex ratios in a social spider. Proc. R. Soc. Lond. 267: 1445-1449

Barbosa P. and Castellanos I. 2005. Ecology of Predator-Prey Interactions. Oxford University Press. 394pp.

Bilde T., Lubin Y., Smith D., Schneider J.M. and Maklakov A.A. 2005. The transition to social inbred mating systems in spiders: role of inbreeding tolerance in a subsocial predecessor. Evolution 59: 160-174

Brach V. 1978. Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Banks) (Pseudoscorpionida, Atemnidae). Insect. Soc. 25: 3-11

D'Andrea M. 1987 Social Behaviour in spiders (Arachnida: Araneae). Ital. J. Zool. (Monitore zoologico italiano) NS Monogr., pp 1-156

Del-Claro K. and Oliveira P.S. 2000 Conditional outcomes in a neotropical ant-homoptera mutualistic association. Oecologia 124: 156-165

Feio J.L.A. 1945. Novos pseudoescorpiões da região neotropical. Bol. Mus. Nac. 44: 1-47

Gilbert O. 1951. Observations on the feeding of some British false scorpions. Proc. Zool. Soc. Lon., 121: 547-555

Giraldeau L. and Caraco T. 2000. Social Foraging Theory. Monographs in Behavior & Ecology, Princeton University Press. 376pp

Gullan P.J. and Cranston P.S. 2005 The insects: an outline of entomology. Blackwell Publishing, Oxford. 624pp

Hahn N.S. and Mattiesen F.A. 1993 Notas biológicas sobre *Paratemnus minor* (Pseudoscorpiones, Atemnidae). Rev. Bras. Biol. 53: 571-574

Harvey M.S. 1986. The systematics and biology of pseudoscorpions. In: Australian Arachnology (Austin A.D. and Heather N.W., Eds). Aust. Entomol. Soc., Brisbane. pp 75-85

Harvey M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? J. Arachnol. 30: 357-372

Keller F.L. and Waller D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. Trends Ecol. Evol. 17: 230-241

Kim K.W. 2000. Dispersal behaviour in a subsocial spider: group conflict and the effect of food availability. Behav. Ecol. Sociobiol. 48: 182-187

Kim K.W., Krafft B. and Choe J.C. 2005a. Cooperative prey capture by young subsocial spiders: I. Functional value. Behav. Ecol. Sociobiol. 59: 92-100

Kim K.W., Krafft B. and Choe J.C. 2005b Cooperative prey capture by young subsocial spiders: II. Behavioral mechanism. Behav. Ecol. Sociobiol. 59: 101-107

Kim K.W., Roland C. and Horel A. 2000. Functional value of matriphagy in the spider *Amaurobius ferox*. Ethology 106: 729-742

Krebs J.R. and Davies N.B. 1993 An introduction to behavioral ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 420pp

Levi H.W. 1948. Notes on the life history of the pseudoscorpion *Chelifer cancroides* (Linn.) (Chelonethida). T. Am. Micros. Soc. 67: 290-290

Marquis R.J. and Braker H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and Impact In: La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest (McDade L.A., Bawa K.S., Hespenheide H.A. and Hartshorn G.S., Eds.), Chicago Press, Chicago. pp 261-281

Muchmore, W.B. 1990. Pseudoscorpionida. In: Soil Biology Guide (Dindal D.L. Ed.), John Wiley & Sons Inc. pp 503-527

Oliveira P.S. and Marquis R.J. 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York 424pp

Piomar G.O. Jr, Curcic B.P.M. and Cokendolpher J.C. 1998. Arthropod phoresy involving pseudoscorpions in the past and present. Acta Arachnol. 47: 79-96

Santos J.C., Tizo-Pedroso E. and Fernandes G.W. 2005. A case of phoresy of *Semeiochernes armiger* Balzan, 1892 (Pseudoscorpiones: Chernetidae) on the giant tropical fly *Pantophthalmus tabaninus* Thunberg, 1819 (Diptera: Pantophthalmidae) in an Amazonian rain forest, Pará. Lundiana 6: 11-12.

Schneider J.M. 1996. Food intake, growth and relatdness in the subsocial spider, Stegodyphus lineatus (Eresidae). Ethology. 112: 386-396

Rayor L.S. and Uetz G.W. 1990. Trade-offs in foraging success and predation risk with spatial position in colonial spiders. Behav. Ecol. Sociobiol. 27: 77-85

Tizo-Pedroso E. and Del-Claro K. 2005. Matriphagy in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (BALZAN, 1888) (Atemnidae). J. Arachnol. 33: 873-877

Reu W.F. and Del-Claro K. 2005. Natural history and Biology of *Chlamisus minax*, Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae) N. Entomol. 34: 357-362

Weygoldt P. 1969. The biology of pseudoscorpions. Harvard University Press, Cambridge. 145 pp

Ulbrich K. and Henschel J.R. 1999. Intraspecific competition in a social spider. Ecol. Model. 115: 243-251

Whitehouse M.E.A. and Lubin Y. 2005. The functions of societies and the evolution of group living: spider societies as a test case. Biol. Rev. 80: 1-15

Wise D.H. 2006. Cannibalism, food limitarion, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. Annu. Rev. Entomol. 51: 441-465

Lubin Y. and Robinson M.H. 1982. Dispersal by Swarming in a Social Spider. Science. 216: 319-321

Zeh D.W. and Zeh J.A. 1992. Failed predation or transportation? Causes and consequences of phoretic behavior in the pseudoscorpion *Dinocheirus arizonensis* (Pseudoscorpionida: Chernetidae). J. Arachnol. 5: 37-49

Zeh. J.A. and Zeh D.W. 1990. Cooperative foraging for large prey by *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida, Atemnidae). J. Arachnol., 18: 307-311

Zeh J.A. and Zeh D.W. 1997. Sex via the substrate: mating system and sexual selection in pseudoscorpions. In: Social competition and cooperation in insects and arachnids, vol 1. Evolution of mating system (Choe J. and Crespi B.J., Eds), Princeton University Press. Pp 329-339

* Referências formadatas conforme a revista Insectes Sociaux

CAPÍTULO 3

REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL E DIVISÃO DE TRABALHO NO PSEUDOESCORPIÃO COOPERATIVO *Paratemnoides nidificator* (BALZAN, 1888) (ATEMNIDAE)

RESUMO

Repertório comportamental e divisão de trabalho no pseudoescorpião cooperativo *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Atemnidae)

A divisão de tarefas é uma estratégia de cooperação que maximiza o sucesso do forrageamento em himenópteros sociais. Embora muitas aranhas apresentem estrutura e organização social semelhante aos himenópteros, apenas polietismo temporal foi demonstrado em poucas espécies. O pseudoescorpião cooperativo *P. nidificator* apresenta características muito similares às aranhas sociais. O presente estudo investigou em laboratório o repertorio comportamental e divisão de trabalho em uma colônia reprodutiva de *P. nidificator* com 94 indivíduos. Estudou-se a alocação de trabalho em colônias manipuladas experimentalmente em laboratório, compostas apenas por um estádio de desenvolvimento (jovens ou adultos) ou por um sexo. Foram realizadas 44 horas de observação e quantificados mais de 14000 atos comportamentais, distribuídos em 95 tipos distintos de atos comportamentais, agrupados em 10 categorias comportamentais. Os resultados mostram que uma colônia reprodutiva de *P. nidificator* é organizada com polietismo temporal e sexual. Machos e fêmeas imaturas realizam a limpeza externa da colônia e a captura das presas. As fêmeas maduras cuidam dos filhotes e constroem câmaras reprodutivas. Os filhotes constroem a maior proporção das câmaras da colônia e fazem a limpeza interna. Colônias formadas apenas por machos sobrevivem poucos meses (1-2). Colônias formadas por fêmeas tendem a se extinguir caso as ninfas não se desenvolvam. Em colônias de ninfas, o trabalho é reajustado para que todas as tarefas de manutenção sejam executadas. Este é o primeiro estudo a demonstrar claramente divisão de trabalho em aracnídeos. Este fato sugere que a especialização seja um caráter adaptativo e evolutivamente antigo na espécie. Ao contrario das aranhas cooperativas, os pseudoescorpiões apresentam fatores fisiológicos (e.g. reprodução, ecdise, expectativa de vida) e comportamentais (e.g. sincronia comportamental ou auto-organização) que podem viabilizar a especialização em tarefas.

ABSTRACT

Behavioral repertoire and division of labor in the cooperative pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Atemnidae)

The division of tasks is a cooperation strategy that maximizes the forage success in social hymenopterans. Although many spider species present colony structure and social organization similar to the hymenopterans, only temporal polyethism was demonstrated in few species. The cooperative pseudoscorpion *P. nidificator* presents very similar characteristics to the social spiders. The present study investigated at laboratory the behavioral repertoire and division of labor in a reproductive colony of *P. nidificator* with 94 individuals. The work allocation was investigated in experimentally manipulated colonies at laboratory, composed only by one development stage (young or adults) or by a sex. They were accomplished 44 hours of observation and quantified more than 14000 behavioral repetitions, distributed in 95 different types of behavioral acts, grouped in 10 behavioral categories. The results show that a reproductive colony of *P. nidificator* is organized with sexual and temporal polyethism and sexual work. Males and immature females performed the external cleaning of the colony and prey capture. The reproductive females take care of the juveniles and build reproductive silk chambers. The nymphs build the major proportion of the colony chambers and they make the internal cleaning. Colonies formed only by males survive few months (1-2). Colonies formed by females tend extinguishing case the nymphs don't emerge. In nymphs colonies, the work is readjusted so that all maintenance tasks are executed. This is the first study to demonstrate clearly division of tasks in arachnids. This fact suggests that the specialization is an adaptative and evolutivally old character in the species. Opposing to the the cooperative spiders, this pseudoscorpion presents physiologic factors (e.g. reproduction, ecdise, life time) and behavioral (e.g. behavioral synchrony or self-organization) that can make possible the specialization in tasks.

INTRODUÇÃO

A divisão de trabalho pode ser definida como um padrão estável na variação das atividades entre os operários de uma colônia (Beshers & Fewell 2001). A divisão de tarefas baseada em diferentes castas morfológicas, na idade ou/e sexo é bem conhecida entre os insetos. Algumas das vantagens apontadas para a divisão de trabalho indicam forrageio e exploração de recursos mais eficientes (Wilson 1971, Beshers & Fewell 2001). A ecologia, organização e evolução da divisão de trabalho nos Hymenoptera é bem conhecida e discutida (Gordon 1996, (Traniello & Rosengaus 1997, Franks et al. 1997, Robson & Beshers 1997), porém existem poucas evidencias de sua existência entre os aracnídeos.

As formas mais complexas de socialidade em aranhas são observadas nas espécies sociais permanentes não-territoriais, existindo captura cooperativa de presas e divisão de alimento, construção cooperativa do ninho e/ou teia de captura, sobreposição de gerações e cuidado parental cooperativo (D'Andrea 1987, Avilés 1997, Uetz, & Hebier 1997). Esta elaborada organização social nos faz questionar se é possível existir divisão de trabalho nos aracnídeos. Contudo, até o presente momento, nenhum estudo obteve sucesso em demonstrar a existência de castas morfologicamente distintas e divisão reprodutiva de trabalho em aracnídeos (Lubin & Robinson 1982, Avilés 1993). Os estudos realizados até o momento não sustentam a existência de castas comportamentais (indivíduos morfologicamente semelhantes, mas com comportamentos hierarquicamente diferentes) (Lubin 1995, Ainsworth et al. 2002, Avilés 1997), apesar das aranhas sociais apresentarem algumas das características comportamentais e ecológicas semelhantes aos insetos (Buskirk 1981, D'Andrea 1987, Avilés 1997).

Apesar da falta de evidências concretas sobre a existência de castas morfológicas em aranhas sociais, em algumas espécies observam-se diferenças comportamentais na alocação de trabalho baseadas no sexo e idade dos indivíduos. Nestes exemplos, os jovens ou as fêmeas podem atuar com maior ou menor intensidade em algumas atividades da colônia, como captura de presas, construção e manutenção do ninho e teia de captura (característica comportamental definida como "especialização de trabalho") (Avilés 1993, 1997, Lubin

1995, Evans 2000). Lubin (1995) investigou a especialização de trabalho em *Achaearanea wau*, mas não obteve sucesso em demonstrar o surgimento de divisão de trabalho (polietismo). Segundo Lubin (1995), vários fatores podem interferir na seleção da divisão de tarefas, como a endogamia, reduzindo a freqüência de alelos raros que determinam o altruísmo reprodutivo extremo.

Uma organização social semelhante a das aranhas "sociais permanentes não-territoriais" é observada em alguns pseudoescorpiões do gênero *Paratemnoides*. Esta forma de socialidade envolve captura cooperativa de presas e divisão de alimento, construção de ninhos comunitários, cuidado parental cooperativo e matrifagia (c.f. Brach, 1978, Zeh & Zeh, 1990). As semelhanças entre o comportamento social destes dois grupos nos fazem questionar se poderia existir divisão de trabalho em pseudoescorpiões sociais? Os objetivos desse estudo foram descrever o repertorio comportamental da espécie e investigar a existência de divisão de trabalho. Este estudo avaliou a hipótese de existência de especialização de tarefas no pseudoescorpião cooperativo *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Pseudoscorpiones, Atemnidae).

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie de estudo, coleta e manutenção

O pseudoescorpião *Paratemnoides nidificator* é encontrado sob cascas de árvores tropicais vivas, mais comumente nas da espécie *Caesalpinia pelthophoroides* (Caesalpinaceae), conhecidas popularmente como sibipiruna, uma planta muito comum na região de Uberlândia-MG. No período de outubro de 2001 a outubro de 2003 foram coletadas 25 colônias em sibipirunas no Campus Umuarama da Universidade Federal de Uberlândia. As colônias variaram de cinco a 70 indivíduos, totalizando 310 pseudoescorpiões, entre machos, fêmeas e jovens. As colônias foram transportadas para o Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI) e acondicionadas separadamente em placas de Petri ou em potes plásticos de 1L. Os recipientes foram cobertos com papel celofane vermelho para reduzir o estresse causado pela luz. No interior de cada pote foi colocado o fragmento de casca da árvore onde os animais foram encontrados. Os pseudoescorpiões foram alimentados em cativeiro a cada três dias, com operários de cupins (*Armithermes* sp.) e larvas do besouro *Palembus dermestoides* (Tenebrionidae).

Repertório comportamental e ritmo de atividade

Um repertório comportamental é uma descrição detalhada de todas as características comportamentais de uma espécie (Lehner 1996). Para a descrição do repertório, uma colônia com de 94 indivíduos (30 adultos, 18 tritoninfas, 12 deutoninfas e 34 protoninfas) foi coletada em campo e acondicionada em uma placa de Petri com 25 centímetros de diâmetro por três centímetros de altura, juntamente com um pedaço de casca de árvore. As observações dos comportamentos foram realizadas com auxílio de um microscópio estereoscópico, seguindo-se a metodologia de "amostragem de todas as ocorrências", *ad*

libitum (*sensu* Altmann 1974), em sessões de 40 minutos, com o intervalo de 15 minutos entre duas sessões. Inicialmente foram realizadas 10 horas de observações qualitativas para elaborar uma listagem dos atos e categorias comportamentais de *P. nidificator*. Posteriormente, foram concluídas 30 sessões quantitativas de observação, totalizando 34 horas de estudo do repertório. Ao final deste período, as câmaras de seda, totalmente construídas, dificultaram a observação, interferindo na quantificação dos comportamentos. As observações foram encerradas neste momento porque não era possível observar os comportamentos dos animais dentro das placas de Petri. Os Machos e fêmeas imaturas da colônia foram marcados com tinta atóxica de aeromodelismo para observações de comportamento reprodutivo e trabalho na colônia.

Não existem muitos métodos para verificar se um repertório comportamental feito em laboratório expressa os comportamentos que deveriam ser observados em natureza. Uma das técnicas empregada é a análise de "cobertura da amostra". Este método verifica a probabilidade de que o próximo ato registrado em um catálogo ou repertório comportamental seja um comportamento ainda não quantificado (Fagen & Goldman 1977, Lehner 1996). É calculado através da expressão:

$$\Theta = 1 - \left(N_1 \div i\right)$$

sendo N_1 o número de comportamentos observados apenas uma vez e i é o número total de atos comportamentais. Quando Θ se aproxima de 1, considera-se que a amostra registra quase todos os atos comportamentais da espécie estudada, ou seja, a probabilidade de que o próximo ato comportamental amostrado seja um novo comportamento é relativamente baixa. O estudo é considerado completo quando Θ varia entre 0,90 e 0,99.

O ritmo de atividade da espécie (preferência por forragear em um período específico do dia) foi determinado com a contagem dos animais em movimento (realizando qualquer tipo de movimento com duração mínima de dois minutos) e em descanso em dez minutos a cada duas horas durante 48 horas nas estações seca e chuvosa.

Colônias experimentais e fluxograma de atividades

Para testar a distribuição e ajuste das tarefas em colônias com diferentes composições de indivíduos, foram determinados grupos experimentais. Cinco colônias foram coletas e preparadas para cada tratamento, sendo: o tratamento I formado apenas por machos (CM –

Colônias de Machos), tratamento II formado apenas por ninfas (CN – Colônias de Ninfas) e o tratamento III constituído apenas por fêmeas (CF – Colônias de Fêmeas). Cada grupo foi preparado em uma placa de Petri de 10cm de diâmetro contendo um fragmento de casca de árvore e 7-10 indivíduos. Cada colônia foi observada por cinco horas, divididas em 10 sessões de 30 minutos, seguindo-se a amostragem de todas as ocorrências, em um período máximo de três meses, totalizando 75 horas para todos os tratamentos. Ao final, foi elaborado um fluxograma com os valores médios das tarefas (seqüências comportamentais) para cada tratamento. Os fluxogramas experimentais foram comparados com o diagrama de trabalho da colônia reprodutiva (controle) utilizada para a descrição do repertório comportamental com teste G.

RESULTADOS

Ritmo de atividades e repertório comportamental

Ao final das 44 horas de observação de uma colônia reprodutiva de *P. nidificator* com 94 indivíduos, quantificou-se 95 atos comportamentais distintos, agrupados em 10 categorias comportamentais, somando-se 14.431 repetições dos atos comportamentais para os quatro estágios de desenvolvimento (protoninfas, deutoninfas, tritoninfas e adultos). O repertório comportamental da espécie está detalhado na Tabela 1. A descrição detalhada dos atos comportamentais está listada no Anexo 1. Os animais apresentaram ritmo de atividade semelhante ao longo de 24 horas, havendo um pequeno pico entre 21:00 às 03:00h para as estações seca e chuvosa (Figura 1). O número de atos comportamentais exibidos por cada estágio de desenvolvimento de *P. nidificator* e os respectivos valores da cobertura da amostra estão na Tabela 2. As freqüências de cada categoria comportamental para os estágios juvenis e adulto estão organizadas na Figura 2. A Figura 3 apresenta a progressão da quantificação de novos atos comportamentais ao longo do período de estudo da colônia reprodutiva de *P. nidificator*.

Tabela 1. Repertório comportamental de *Paratemnoides nidificator* (Pseudoscorpiones, Atemnidae), descrito a partir de uma colônia com 94 indivíduos (30 adultos, 18 tritoninfas, 12 deutoninfas e 34 protoninfas) mantidos em cativeiro (34hs de observação, 30 sessões de 40min).

Categoria Comportamental	Adulto		Tritoninfas		Deutoninfas		Protoninfas	
	Ocorrência (n)	Freqüência (%)	Ocorrência (n)	Freqüência (%)	Ocorrência (n)	Freqüência (%)	Ocorrência (n)	Freqüência (%)
1-Limpeza								
1.1 Limpar pedipalpos com as quelíceras	238	4,09	83	2,4	20	1,35	19	0,52
1.2 Remover restos de alimento da colônia	5	0,09	2	0,06	0	0	0	0
1.3 Remover exoesqueletos velhos da colônia	3	0,05	3	0,09	2	0,15	6	0,17
1.4 Remover presas mortas da colônia	2	0,03	0	0	0	0	0	0
Total	**248**	**4,27**	**88**	**2,54**	**22**	**1,5**	**25**	**0,69**
2 - Comunicação e Interação social								
2.1.1.1 Protoninfa tocando (--) no abdome	2	0,03	4	0,12	2	0,15	5	0,15
2.1.1.2 Protoninfa tocando (--) nos pedipalpos	8	0,14	6	0,17	5	0,34	13	0,35
2.1.2.1 Deutoninfa tocando (--) no abdome	1	0,02	1	0,03	2	0,15	2	0,06
2.1.2.2 Deutoninfa tocando (--) nos pedipalpos	2	0,03	2	0,06	4	0,28	3	0,09
2.1.3.1 Tritoninfa tocando (--) no abdome	4	0,07	2	0,06	1	0,08	2	0,06
2.1.3.2 Tritoninfa tocando (--) nos pedipalpos	12	0,21	13	0,38	2	0,15	7	0,2
2.1.4.1 Adulto tocando (--) no abdome	27	0,46	5	0,14	1	0,08	0	0
2.1.4.2 Adulto tocando (--) nos pedipalpos	68	1,17	13	0,38	1	0,08	9	0,25
2.2.1 Protoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com Pedipalpo Direito para...	1	0,02	2	0,06	2	0,15	7	0,2
2.2.2 Protoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com Pedipalpo Esquerdo para...	1	0,02	5	0,14	3	0,21	7	0,2
2.2.3 Protoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos opostos para...	0	0	1	0,03	0	0	8	0,23
2.2.4 Protoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos	2	0,03	6	0,17	5	0,35	57	1,55

simultâneos para...								
2.3.1 Deutoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com Pedipalpo Direito para...	0	0	1	0,03	0	0	0	0
2.3.2 Deutoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com Pedipalpo Esquerdo para...	0	0	1	0,03	0	0	0	0
2.3.3 Deutoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos opostos para...	0	0	1	0,03	0	0	0	0
2.4.1 Tritoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos opostos para...	0	0	3	0,09	0	0	0	0
2.4.2 Tritoninfa emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos simultâneos para...	0	0	5	0,14	0	0	2	0,06
2.5.1 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Vertical com o Pedipalpo Direito para...	3	0,05	0	0	0	0	0	0
2.5.2 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Vertical com o Pedipalpo Esquerdo para...	4	0,07	0	0	0	0	1	0,04
2.5.3 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Vertical com os dois Pedipalpos opostos para...	2	0,03	0	0	0	0	0	0
2.5.4 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Vertical com os dois Pedipalpos Simultâneos para...	1	0,02	0	0	0	0	0	0
2.5.5 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com Pedipalpo Direito para...	116	2	0	0	0	0	0	0
2.5.6 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com Pedipalpo Esquerdo para...	121	2,08	0	0	0	0	0	0
2.5.7 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos opostos para...	49	0,84	0	0	0	0	0	0

2.5.8 Adulto emitindo Sinalização Lateralizada Horizontal com os dois Pedipalpos simultâneos para...	19	0,33	0	0	0	0	0	0
2.5.9 Adulto Sinal de agrupamento	4	0,07	0	0	0	0	0	0
2.6 Empurrar e abrir caminho	17	0,29	3	0,09	1	0,08	2	0,06
2.7 Recuar quando tocado	11	0,19	4	0,12	3	0,21	9	0,25
2.8 Usar 1 pedipalpo para segurar 1 pedipalpo de outro indivíduo	1	0,02	3	0,09	0	0	0	0
2.9 Usar 1 pedipalpo para segurar 1 pedipalpo de outro indivíduo e arrastá-lo	2	0,03	0	0	0	0	0	0
2.10 Usar 2 pedipalpos para segurar 1 pedipalpo de outro indivíduo	13	0,22	1	0,03	0	0	0	0
2.11 Usar 2 pedipalpos para segurar 1 pedipalpo de outro indivíduo e arrastá-lo	44	0,76	4	0,12	0	0	0	0
2.12 Usar 2 pedipalpos para segurar os 2 pedipalpos de outro indivíduo	1	0,02	5	0,14	0	0	0	0
2.13 Usar 2 pedipalpo para segurar os 2 pedipalpos de outro indivíduo e arrastá-lo	2	0	5	0,14	2	0,15	0	0
2.14 Indivíduos atraídos ao local da sinalização	9	0,15	1	0,03	0	0	0	0
2.15 Sinalizando com os 2 pedipalpos enquanto se alimenta	3	0,05	14	0,4	6	0,42	13	0,35
Total	**550**	**9,43**	**111**	**3,21**	**40**	**2,88**	**147**	4,1
3 – Forrageamento								
3.1 – Ataque								
3.1.1 Indivíduo atacando a presa sozinho	21	0,36	1	0,03	0	0	0	0
3.1.2 Indivíduos atacando a presa em grupo	77	1,32	12	0,35	5	0,35	3	0,09
3.1.3 Indivíduos investindo rapidamente contra a presa	27	0,46	1	0,03	0	0	0	0
3.1.4 Indivíduos investindo pausadamente contra a presa	10	0,17	0	0	0	0	0	0
3.1.5 recebendo ajuda para transportar a presa	78	1,34	25	0,72	4	0,28	5	0,15
3.1.6 Indivíduo investindo contra uma presa já	1	0,02	0	0	0	0	0	0

capturada								
3.1.7 Abandonando a presa capturada para atacar outras presas em movimento	2	0,03	1	0,03	1	0,08	0	0
3.1.8 Investidas malsucedidas contra a presa	7	0,12	1	0,03	0	0	0	0
3.1.9 Abandonar a presa em tanatose	5	0,09	0	0	0	0	0	0
3.2-Alimentação								
3.2.1 Sugar presas vivas	28	0,48	16	0,46	9	0,62	17	0,46
3.2.2 Indivíduos sugando as presas isolados do restante	5	0,09	9	0,26	0	0	3	0,09
3.2.3 Somente adultos sugando juntos a presa	40	0,69	0	0	0	0	0	0
3.2.4 Adultos e ninfas sugando juntos a presa	72	1,24	59	1,7	30	2,03	49	1,33
3.2.5 Somente ninfas sugando juntas a presa	0	0	53	1,53	14	0,95	27	0,73
3.2.6 Empurrando os recém-chegados	5	0,09	2	0,06	0	0	2	0,06
3.2.7 Lutando pela presa	1	0,02	1	0,03	0	0	4	0,12
3.2.8 Indivíduos se movimentando ao redor da presa	70	1,2	91	2,63	34	2,3	76	2,06
3.2.9 Abandonar a presa capturada	2	0,03	0	0	0	0	0	0
Total	**451**	**7,76**	**272**	**7,86**	**97**	**6,61**	**186**	**5,1**
4 – Cuidado Parental								
4.1 Fêmea tecendo ninho	179	3,08	0	0	0	0	0	0
4.2 Fêmea ocupando uma câmara pronta	5	0,09	0	0	0	0	0	0
4.3 Fêmea excluindo coespecífico de seu ninho em construção	4	0,07	0	0	0	0	0	0
4.4 Fêmea descansando no interior do ninho	76	1,31	0	0	0	0	0	0
4.5 Fêmea se movimentando no interior do ninho	19	0,33	0	0	0	0	0	0
4.6 Fêmea tocando as paredes do ninho com os pedipalpos	10	0,17	0	0	0	0	0	0
4.7 Fêmea tocando os embriões com os pedipalpos	84	1,45	0	0	0	0	0	0
4.8 Fêmea tocando as protoninfas com os pedipalpos	29	0,5	0	0	0	0	0	0

4.9 Fêmea transportando fragmentos de madeira para o interior do ninho	4	0,07	0	0	0	0	0	0
4.10 Fêmea colocando fragmentos de madeira nas paredes do ninho	4	0,07	0	0	0	0	0	0
4.11 Fêmea parada sobre os embriões de segundo estágio	4	0,07	0	0	0	0	0	0
4.12 Fêmea parada no ninho junto de suas protoninfas	29	0,5	0	0	0	0	0	0
4.13 Fêmea excluindo coespecífico de um ninho que já estava construído	3	0,05	0	0	0	0	0	0
Total	**450**	**7,74**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
5 - Exploratório								
5.1 Caminhar fora dos ninhos	466	8,02	178	5,14	153	10,4	256	6,95
5.2 Caminhar dentro dos ninhos	25	0,43	21	0,61	19	1,29	88	2,39
5.3 Caminhar fora do fragmento de madeira	83	1,43	4	0,12	0	0	0	0
5.4 Movimentando-se 180 graus	27	0,46	19	0,55	2	0,15	4	0,12
5.5 Caminhando para trás	24	0,41	6	0,17	0	0	0	0
5.6 Investigando a presa	10	0,17	5	0,14	3	0,21	4	0,12
5.7 Entrando no ninho	18	0,31	7	0,2	2	0,15	2	0,06
5.8 Saindo do ninho	11	0,19	3	0,09	2	0,15	2	0,06
Total	**664**	**11,4**	**243**	**7,02**	**181**	**12,3**	**356**	**9,71**
6 - Imobilidade								
6.1 Descansando sozinho	18	0,31	0	0	0	0	0	0
6.2 Parado sobre o algodão	186	3,2	3	0,09	10	0,68	5	0,15
6.3 Descansando dentro do ninho	468	8,05	680	19,6	287	19,4	1094	29,7
6.4 Descansando fora do ninho	2707	46,6	1755	50,7	491	33,2	1273	34,6
6.5 Permanecer no estado de torpor que precede a ecdise	0	0	46	1,33	42	2,84	33	0,9
Total	**0**	**0**	**46**	**1,33**	**42**	**2,84**	**33**	0,9
7 - Tecendo câmaras de ecdise								
7.1 Ninfas tecendo sozinhas	0	0	225	6,5	244	16,5	360	9,78
7.2 N1 tecendo com	0	0	0	0	0	0	63	1,71

7.3 N2 tecendo com	0	0	9	0,26	41	2,78	41	1,11
7.4 N3 tecendo com	0	0	14	0,4	9	0,62	40	1,09
Total	**0**	**0**	**248**	**7,17**	**294**	**19,9**	**504**	**13,7**
8 - Defesa								
8.1 Recuo rápido devido agressão da presa	14	0,24	3	0,09	2	0,15	0	0
Total	**14**	**0,24**	**3**	**0,09**	**2**	**0,15**	**0**	**0**
9 - Matrifagia								
9.1 Ninfas se alimentando da mãe	3*	0	0	0	4	0,27	25	1,09
Total	**3**	**0**	**0**	**0**	**4**	**0,27**	**25**	**1,09**
10 - Outros								
10.1 Ecdise	0	0	8	0,23	1	0,07	4	0,12
10.2 Esfregar o abdome no fragmento de madeira	34	0,58	0	0	0	0	0	0
10.3 Tentativas de forésia	16	0,28	0	0	0	0	0	0
10.4 Tocando o ventre do abdome com um pedipalpo	4	0,07	0	0	0	0	0	0
10.5 Indivíduos praticando canibalismo	2	0,03	4	0,12	2	0,14	4	0,12
Total	**56**	**0,96**	**12**	**0,35**	**3**	**0,2**	**8**	**0,24**
Somatório dos atos	**5812**	**100**	**3461**	**100**	**1477**	**100**	**3681**	**100**

Legenda. *=fêmeas oferecendo-se como presas aos filhotes.

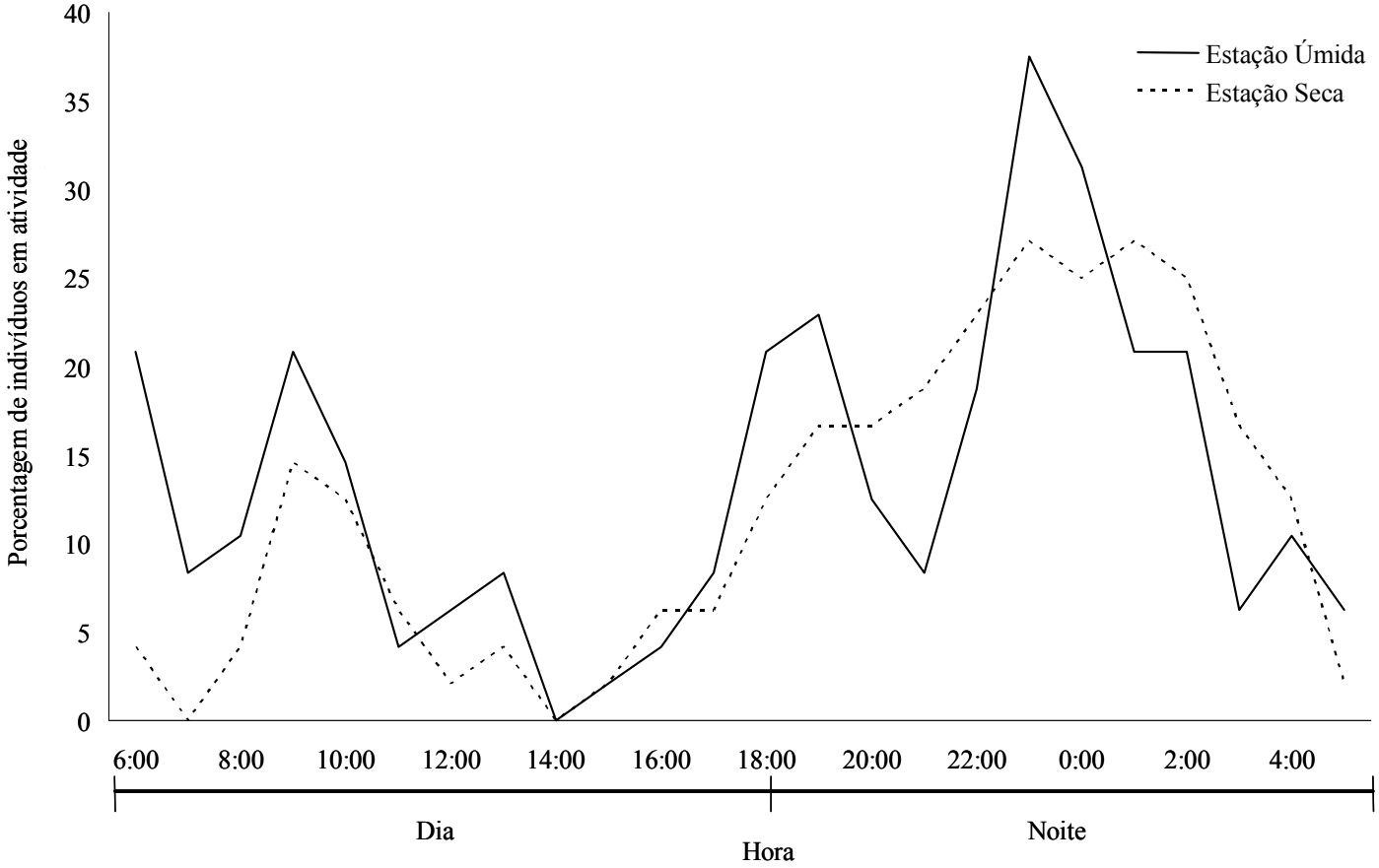


Figura 1. Ritmo de atividade de *Paratemnoides nidificator* em 24 horas de observação em uma colônia em laboratório nas estações seca e chuvosa.

Tabela 2. Número de atos comportamentais exibidos e valores de cobertura da amostra (θ) para cada estágio de desenvolvimento de *Paratemnoides nidificator*.

	Adultos	Tritoninfas	Deutoninfas	Protoninfas
Número de atos comportamentais	81	60	42	44
θ	0,9986	0,9977	0,9946	0,9992

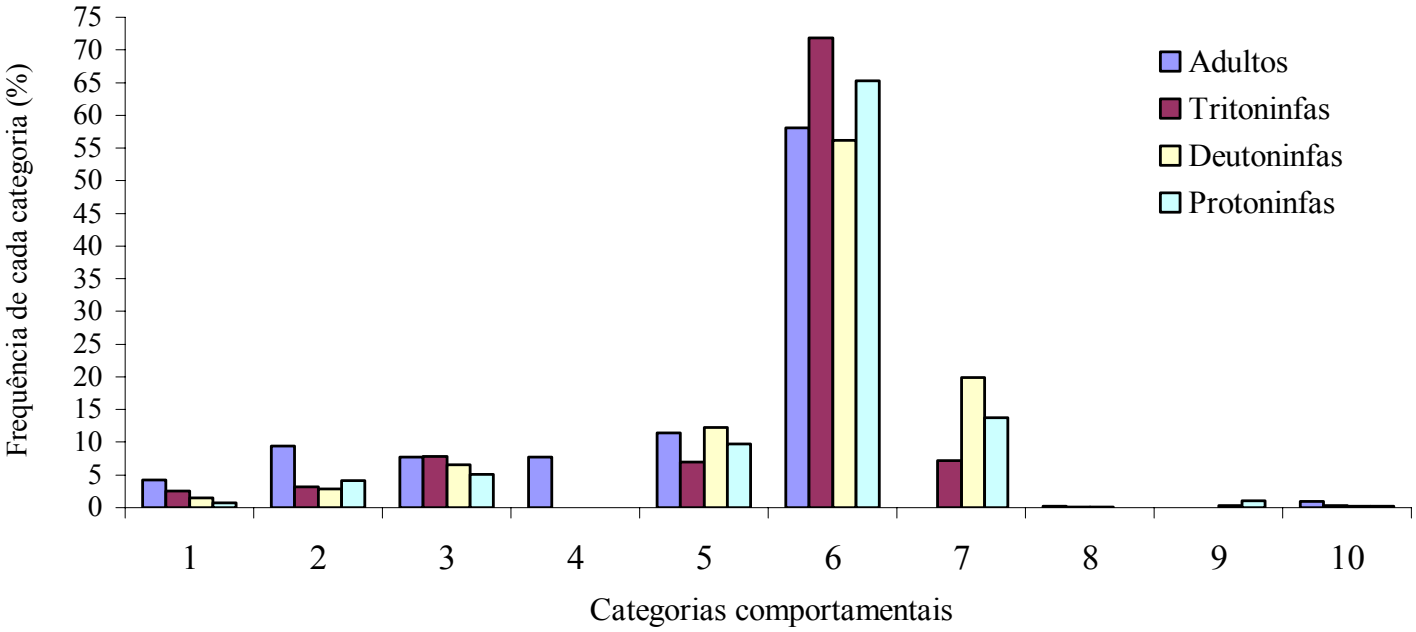


Figura 2. Freqüência das categorias comportamentais amostradas em 34 horas de observações em uma colônia reprodutiva de *P. nidificator*. A referência do número das categorias encontra-se na Tabela 1. [Estágios juvenis: Protoninfas (1º instar), Deutoninfas (2º instar), Tritoninfas (3º ninfas)].

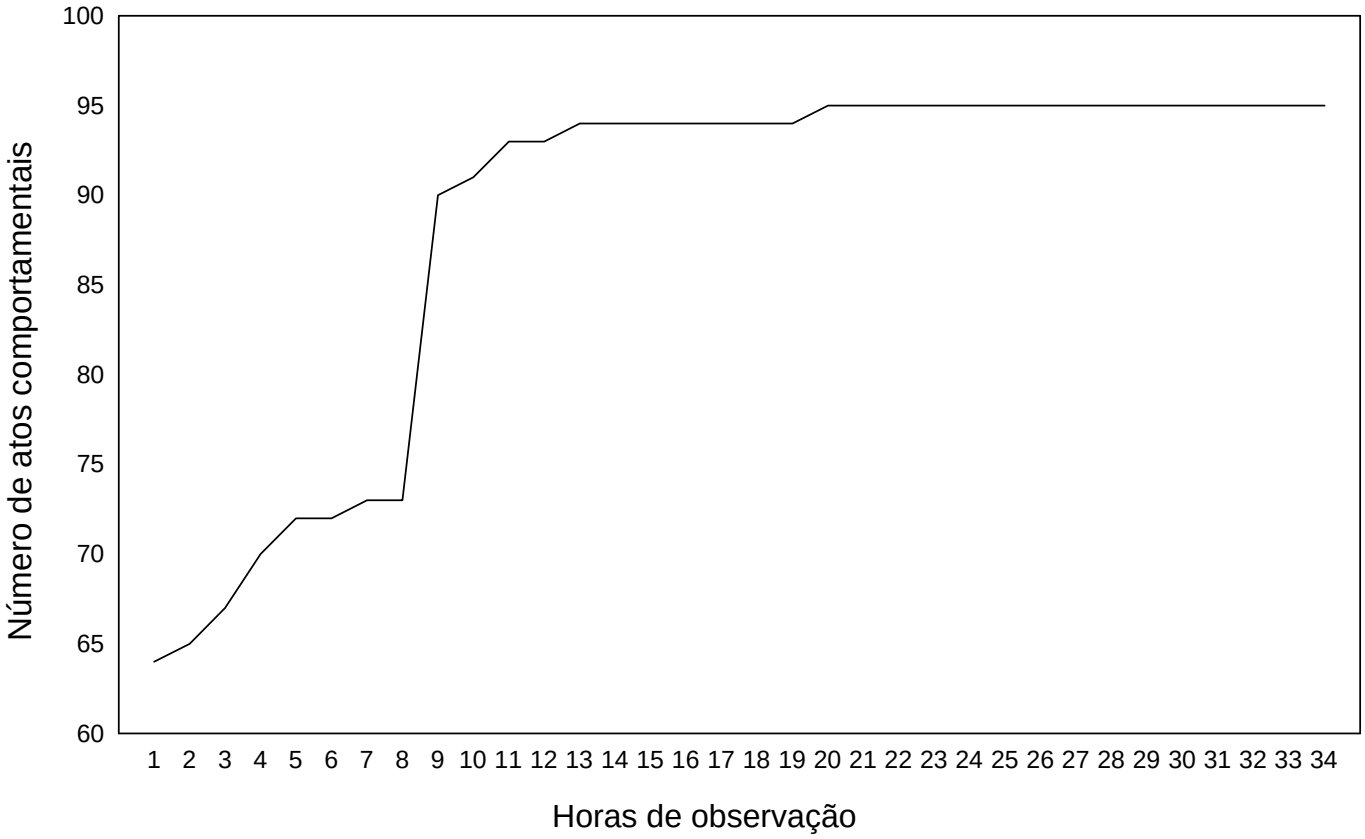


Figura 3. Progressão dos registros de novos atos comportamentais exibidos por *Paratemnoides nidificator* em condições de cativeiro durante 34 horas de observações quantitativas.

Divisão de trabalho em colônias reprodutivas

As colônias de *P. nidificator* são organizadas com divisão de trabalho sexual, reprodutivo e etário. Machos e fêmeas imaturas realizaram tarefas similares, atuando principalmente na captura das presas e limpeza externa dos ninhos (remoção de restos de exoesqueletos de presas e exúvia) (Figura 4) Estes indivíduos também participaram direta e indiretamente no cuidado parental permitindo que os filhotes se alimentem de suas presas ou ofertando alimento diretamente às ninfas. O cuidado parental efetivo foi provido pelas fêmeas reprodutivas, envolvendo proteção dos jovens e oferta de presas e/ou coleta de presas abatidas no exterior na colônia. As fêmeas reprodutivas também atuaram no crescimento físico da colônia por intermédio da construção de novas câmaras reprodutivas, porém em menor proporção (cerca de 35% das câmaras da colônia). Os jovens foram os responsáveis pela construção da maior proporção de câmaras da colônia, ou seja, os principais responsáveis pelo crescimento físico da colônia. Os juvenis também executaram a limpeza interna das câmaras ao remover exúvia e restos de presas do interior dos ninhos (Figura 4). As tritoninfas eventualmente contribuíram na captura das presas.

Colônias experimentais e divisão de trabalho

As colônias experimentais, desprovidas de alguns estágios de desenvolvimento, se comportaram diferentemente da colônia madura utilizada para a descrição do repertório comportamental. Agrupamentos formados apenas por machos não apresentaram câmaras de seda. Os machos apresentam glândulas de seda reduzidas e assim não trabalham nas construções. Em casos de placas de Petri com câmaras construídas previamente, não verificou-se atividades de limpeza interna, acumulando-se fezes e restos de presas, facilitando a proliferação de fungos (Figura 5).

Colônias constituídas apenas por fêmeas apresentaram poucas câmaras de seda (2±1, n=5). Estas câmaras foram construídas somente por fêmeas inseminadas antes da realocação para o experimento, servindo apenas de abrigo para estas e seus embriões. A limpeza interna das câmaras também não foi observada. As colônias de fêmeas sobreviveram em média três meses (±1 mês, n=5). A estabilidade e crescimento da colônia apenas foram alcançados após a eclosão das protoninfas (Figura 6).

As colônias formadas por ninfas apresentaram todas as características de manutenção observadas nas colônias maduras. Diferentemente dos indivíduos mantidos na colônia adulta, as ninfas exibiram ajuste de atividades. Estas foram capazes de capturar suas presas cooperativamente, construir suas câmaras de seda e realizar ambas as formas de limpeza da colônia, interna e externa. As atividades de manutenção das colônias foram diferentes entre os três grupos experimentais (CM, CN, CF) e controle (colônia madura) (G=201,57, DF=12, p<0.0001) (Figura 7).

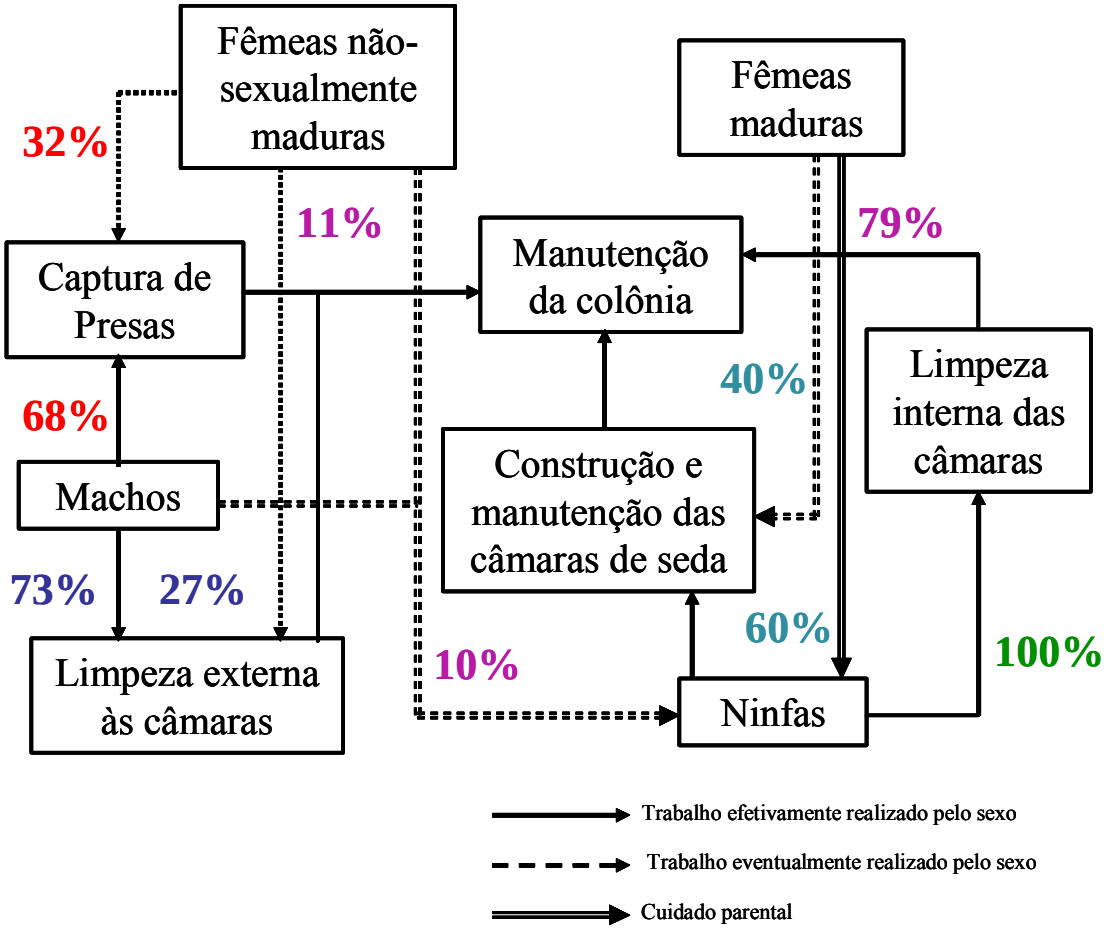


Figura 4. Diagrama da organização da divisão de trabalho em colônias reprodutiva de *P. nidificator*. O fluxo das setas considera o ponto inicial como sendo uma colônia fundada por machos e fêmeas (reprodutivas ou não). As linhas preenchidas representam ação realizada efetivamente pelo estágio de desenvolvimento em questão. As linhas pontilhadas significam eventual contribuição da classe na tarefa. Linhas duplas significam atuação no cuidado parental. Valores de porcentagem indicam quanto cada estádio contribuiu para uma tarefa específica. Cores semelhantes indicam mesma tarefa.

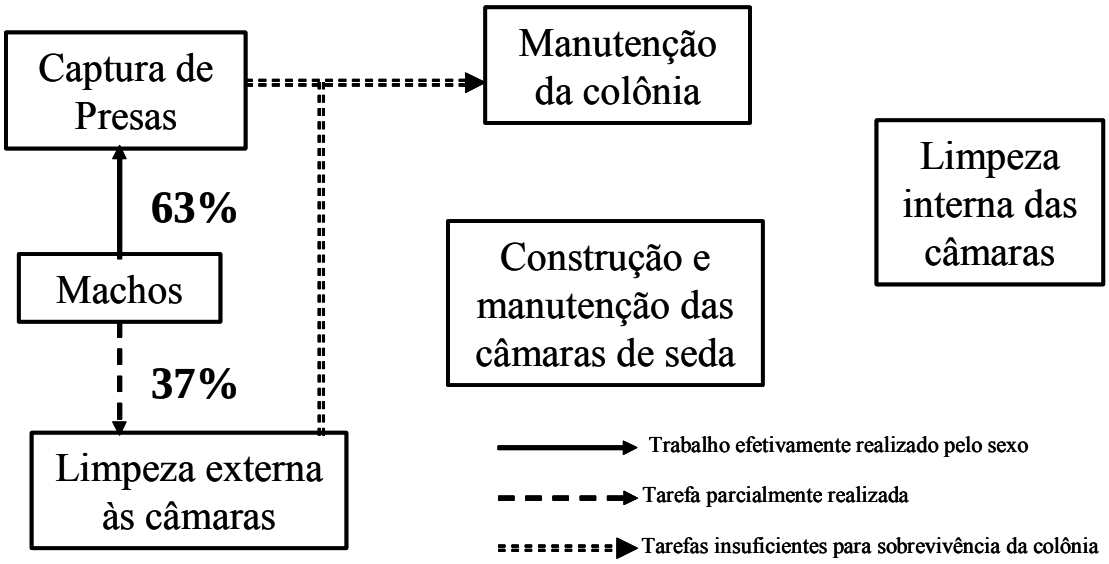


Figura 5. Diagrama da organização da divisão de trabalho em colônias constituídas apenas por machos do pseudoescorpião *P. nidificator*.

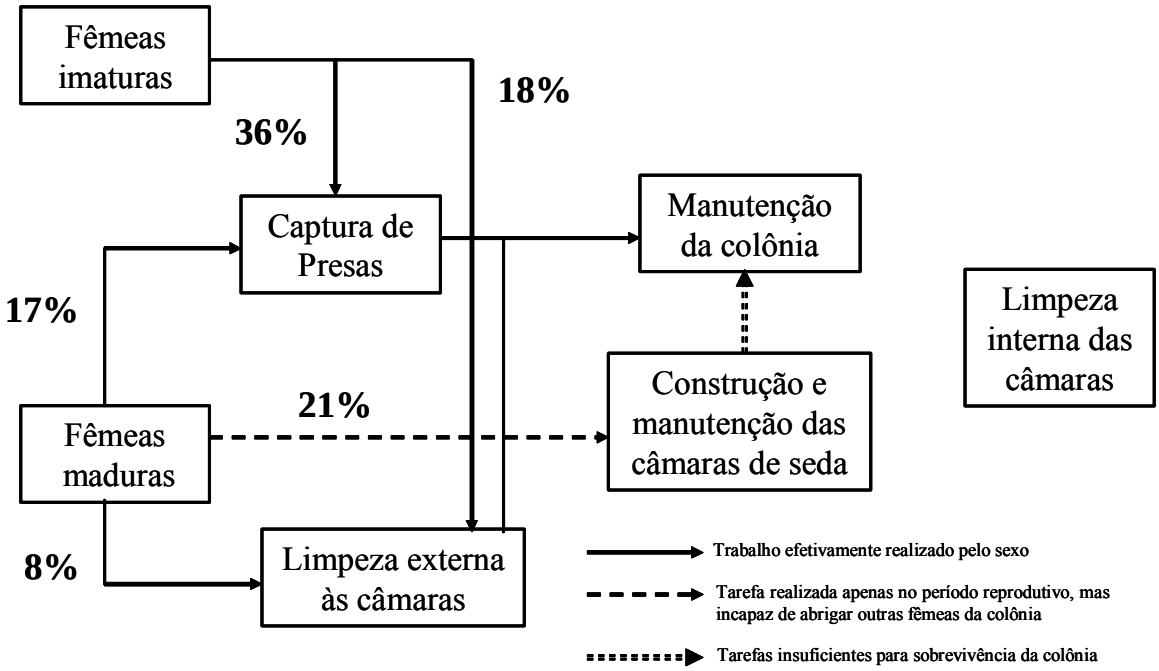


Figura 6. Diagrama da organização da divisão de trabalho em colônias constituídas apenas por fêmeas do pseudoescorpião *P. nidificator*.

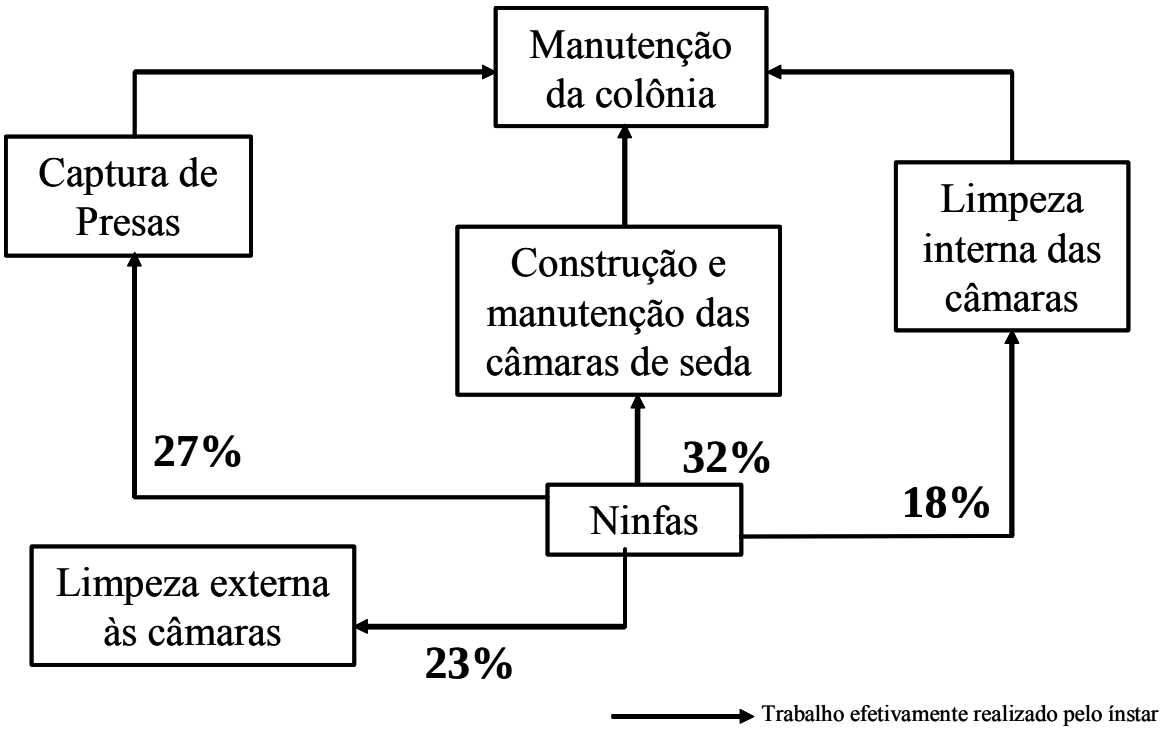


Figura 7. Diagrama da organização da divisão de trabalho em colônias constituídas apenas por ninfas do pseudoescorpião *P. nidificator*.

Apêndice 1. Descrição dos atos comportamentais exibidos por *Paratemnoides nidificator* em condições de cativeiro em 34 horas de observações quantitativas.

1.1 Ato de direcionar os pedipalpos, um após o outro, limpar os dedos e o bulbo com as quelíceras. Animais em movimento limparam mais seus pedipalpos.

1.2 Transporte da carcaça da presa para fora do fragmento de madeira.

1.3 Transporte de exúvia para fora do fragmento de madeira.

1.4 Transporte de presas que foram mortas, mas não sugadas para fora do fragmento de madeira.

2.1.1.1 Protoninfa tocando com os pedipalpos o abdome do indivíduo "X".

2.1.1.2 Protoninfa usando os pedipalpos para tocar os pedipalpos do indivíduo "X".

2.1.2.1. Deutoninfa tocando com os pedipalpos o abdome do indivíduo "X".

2.1.2.2. Deutoninfa usando os pedipalpos para tocar os pedipalpos do indivíduo "X".

2.1.3.1. Tritoninfa tocando com os pedipalpos o abdome do indivíduo "X".

2.1.3.2. Tritoninfa usando os pedipalpos para tocar os pedipalpos do indivíduo "X".

2.1.4.1 Adulto tocando com os pedipalpos o abdome do indivíduo "X".

2.1.4.2 Adulto usando os pedipalpos para tocar os pedipalpos do indivíduo "X".

2.2.1 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com o pedipalpo direito para o indivíduo "X".

2.2.2 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com o pedipalpo esquerdo para o indivíduo "X".

2.2.3 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos opostamente para o indivíduo "X".

2.2.4 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos simultaneamente para o indivíduo "X".

2.3.1 Deutoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com o pedipalpo direito para o indivíduo "X".

2.3.2 Deutoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com o pedipalpo esquerdo para o indivíduo "X".

2.3.3 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos opostamente para o indivíduo "X".

2.4.1 Tritoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos opostamente para o indivíduo "X".

2.4.2 Tritoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos simultaneamente para o indivíduo "X".

2.5.1 Adulto emitindo sinalização lateralizada verticalmente com o pedipalpo direito para o indivíduo "X".

2.5.2 Adulto emitindo sinalização lateralizada verticalmente com o pedipalpo esquerdo para o indivíduo "X".

2.5.3 Adulto emitindo sinalização lateralizada verticalmente com ambos os pedipalpos opostamente para o indivíduo "X"

2.5.4 Adulto emitindo sinalização lateralizada verticalmente com ambos os pedipalpos simultaneamente para o indivíduo “X”.

2.5.5 Adulto emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com o pedipalpo esquerdo para o indivíduo “X”.

2.5.6 Adulto emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com o pedipalpo esquerdo para o indivíduo “X”.

2.5.7 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos opostamente para o indivíduo “X”.

2.5.8 Protoninfa emitindo sinalização lateralizada horizontalmente com ambos os pedipalpos simultaneamente para o indivíduo “X”.

2.5.9 Adulto emitindo pequena e rápida vibração de pedipalpos na presença de grandes presas para recrutar outros pseudoescorpiões.

2.6 Empurrando outro indivíduo com os pedipalpos.

2.7 Recuando ou fugindo para trás quando tocado por outro indivíduo.

2.8 Pseudoescorpião usando um pedipalpo para segurar um pedipalpo de outro indivíduo.

2.9 Pseudoescorpião usando um pedipalpo para segurar um pedipalpo de outro indivíduo e puxá-lo em sua direção.

2.10 Pseudoescorpião usando ambos os pedipalpos para segurar um pedipalpo de outro indivíduo.

2.11 Pseudoescorpião usando ambos os pedipalpos para segurar um pedipalpo de outro indivíduo e puxá-lo em sua direção.

2.12 Pseudoescorpião usando ambos os pedipalpos para segurar os dois pedipalpos de outro indivíduo.

2.13 Pseudoescorpião usando ambos os pedipalpos para segurar os dois pedipalpos de outro indivíduo e puxá-lo em sua direção.

2.14 Indivíduos se direcionando para o local onde o sinal de agrupamento foi emitido.

2.15 Comunicação por sinalização entre indivíduos sugando a presa.

3.1.1 Pseudoescorpião atacando sozinho contra a presa.

3.1.2 Pseudoescorpiões acatando a presa em grupo.

3.1.3 Indivíduo investindo rápida e continuamente contra a presa.

3.1.4 Indivíduo investindo contra a presa com curtas pausas consecutivas.

3.1.5 Indivíduo investigando um grupo de pseudoescorpiões transportando uma presa.

3.1.6 Pseudoescorpião investindo e atacando uma presa que estava sendo transportada por outro indivíduo.

3.1.7 Pseudoescorpião abandonando a presa abatida para investir contra outras presas em movimento.

3.1.8 Investida contra a presa, seguida de falha na captura.

3.1.9 Indivíduos abandonando a presa por esta realizar comportamento de tanatose.

3.2.1 Alimentar de presa abatida no instante. Diferente de se alimentar de presas abatidas em outros períodos.

3.2.2 Indivíduo sugando sozinho a presa.

3.2.3 Somente adultos compartilhando a presa

3.2.4 Adultos e ninfas compartilhando a presa.

3.2.5 Somente ninfas compartilhando a presa.

3.2.6 Pseudoescorpiões empurrando indivíduos recém-chegados ao grupo de alimentação.

3.2.7 Indivíduos lutando pela posse da presa abatida.

3.2.8 Indivíduos se movimentando ao redor da presa, procurando por espaço para se alimentar.

3.2.9 Indivíduos que abateram uma presa, mas a abandonaram depois de ser morta, sem se alimentar.

4.1 Fêmea construindo a câmara com seda produzida e incorporada com as quelíceras.

4.2 Fêmea optando por ocupar uma câmara vazia construída anteriormente por outro indivíduo.

4.3 Fêmea empurrando com os pedipalpos outros indivíduos para fora de sua câmara em construção.

4.4 Fêmea repousando no interior da câmara.

4.5 Fêmea se movimentando dentro do ninho.

4.6 Fêmea realizando manutenção e limpeza das paredes internas da câmara.

4.7 Fêmea manipulando e limpando a bolsa incubadora.

4.8 Fêmea tocando e verificando seus filhotes.

4.9 Fêmea transportando fragmentos de madeira nas quelíceras para o ninho.

4.10 Fêmea inserindo fragmentos de madeira nas paredes da câmara, e depositando fios de seda sobre estes.

4.11 Fêmea imóvel repousando sobre os embriões de segundo instar.

4.12 Fêmea imóvel no interior da câmara, repousando junto as protoninfas.

4.13 Fêmea escolhendo uma câmara de descanso para se reproduzir, e empurrando todos os outros indivíduos para fora.

5.1 Pseudoescorpião se movimentando do lado externo dos ninhos comunitários.

5.2 Indivíduos se movimentando no interior dos ninhos comunitários. Deslocamentos dentro de um mesmo ninho, como também de um ninho para outro.

5.3 Pseudoescorpião se movimentando fora do fragmento de madeira, com resistência do animal a retornar ao mesmo.

5.4 Indivíduos realizando movimento de cento e oitenta graus, giro de corpo parcial.

5.5 Indivíduos andando para trás e orientando seus pedipalpos bem a frente das quelíceras.

5.6 Pseudoescorpião perseguindo uma presa, mas evitando tocá-la com os pedipalpos. Indivíduos exibindo este comportamento poderiam estar analisando a presa como um possível vetor forético.

5.7 Entrando no ninho comunitário.

5.8 Abandonando o ninho comunitário.

6.1 Indivíduo repousando afastado dos demais. O pseudoescorpião se afasta dos ninhos comunitários, cerca de três centímetros, e permanece imóvel por um período. As aproximações de outros indivíduos não foram bem aceitas, e em todas as ocasiões, o indivíduo perturbado procurou por outros locais. Como somente adultos exibiram este comportamento, acreditamos que possa significar estes indivíduos estavam forrageando, esperando pela aproximação de uma presa.

6.2 Indivíduos repousando sobre a bola de algodão fora do fragmento de madeira. Talvez os pseudoescorpiões procuravam por umidade.

6.3 Pseudoescorpiões repousando dentro de um ninho.

6.4 Indivíduos repousando ao lado externo das câmaras comunitárias, mas junto de outros indivíduos.

6.5 Indivíduos no estado de torpor que precede a ecdise.

7.1 Juvenis tecendo sozinhos uma câmara de seda, enquanto outros filhotes repousaram no interior da construção.

7.2 Protoninfa tecendo cooperativamente com indivíduo "X".

7.3 Deutoninfa tecendo cooperativamente com indivíduo "X".

7.4 Tritoninfa tecendo cooperativamente com indivíduo "X".

8.1 Comportamento defensivo de fuga para trás quando atacado pelo presa ou predador.

9.1 Ninfas se alimentando da mãe durante comportamento de matrifagia

10.1 Realizando troca de exoesqueleto

10.2 Ato de esfregar a extremidade final do abdome em pequenos fragmentos de madeira. Este comportamento pode estar relacionado com limpeza do abdome.

10.3 Tentativas de realizar forésia com a presa. Os pseudoescorpiões se agarravam a presa e permaneciam imóveis até o abate desta por outros indivíduos da colônia

10.4 Ato de tocar a parte ventral do abdome com um dos pedipalpos por um período aproximado de dois minutos. Este comportamento pode estar relacionado com remoção do espermatóforo que acidentalmente se aderiu à abertura genital da fêmea.

10.5 Comportamento de canibalismo. Este comportamento somente foi observado em condições de restrição alimentar. Alguns filhotes foram predados durante o período de fragilidade após a ecdise. Após a muda, foi capturado cooperativamente pelos outros irmãos. O canibalismo ocorreu quando um adulto foi ferido pela presa. Após a captura da presa, o pseudoescorpião ferido foi atacado cooperativamente pelos outros adultos. Em condições de oferta de uma pequena presa (2mm) para cada 10 indivíduos, depois estes terem abatido as presas, atacaram e mataram outros indivíduos saudáveis. Cerca de cinco adultos abatidos e sugados coletivamente em cada oferta.

DISCUSSÃO

A divisão de trabalho é um atributo fundamental para se entender a complexidade da organização social e sua evolução nos animais vertebrados e invertebrados (Gordon 1996, Beshers & Fewell 2001). Neste contexto, o repertório comportamental representa uma importante ferramenta que, além de auxiliar em uma ampla gama de estudos comportamentais, possibilita entender a divisão de tarefas (Lehner 1995). Assim, o repertório comportamental de *P. nidificator* nos permite entender a divisão de trabalho na espécie e contribui para a compreensão de comportamentos exibidos pelo grupo e por outros artrópodos sociais. A primeira etapa do estudo revelou que o ritmo de atividades de *P. nidificator* mantém-se quase constante ao longo do dia. Esta observação apenas sugere que estes animais tenham maior sincronia de atividade no período noturno e não uma preferência por este período. A atividade noturna é uma característica plesiomórfica nos aracnídeos, assim, o forrageio noturno em *P. nidificator* pode não representar uma característica adaptativa. A ausência de um período específico de atividades pode significar a existência de alternância de atividade na colônia. Ou seja, enquanto alguns indivíduos forrageiam ou realizam atividades de manutenção da colônia, outros podem repousar, conferindo redução de gastos energéticos na colônia.

O repertório comportamental de *P. nidificator* mostrou-se amplamente diversificado, superando o número de atos comportamentais descritos para outros aracnídeos sul-americanos. Comparando-se os resultados com as informações publicadas sobre outros aracnídeos, observa-se que os pseudoescorpiões investem mais tempo em repouso do que os opiliões *Discocyrtus oliverioi* Soares, 1945 (Gonyleptidae) (Elpino-Campos et al. 2001) e *Ilhaia cuspidata* Roewer, 1913 (Gonyleptidae) (Pereira et al. 2004). As categorias de repouso e exploração também foram mais freqüentes do que o observado no escorpião amarelo *Tityus serrulatus* Lutz & Mello, 1922 (Buthidae) (Mineo et al. 2003). Este fato apóia a hipótese de alternância de atividade entre os indivíduos da colônia. A maior complexidade do repertório comportamental de *P. nidificator* em relação a estes outros aracnídeos provavelmente deve-

se à complexidade da organização social. De fato, quanto mais complexa é a organização social, maior será o repertório da espécie (Lehner 1996, Alcock 1993).

A categoria "comunicação" foi a mais diversificada e muito freqüente no repertório comportamental de *P. nidificator*. Os atos comportamentais relacionado à comunicação foram mais freqüentes no repertório dos adultos e protoninfas e menos representativos em deutoninfas e tritoninfas. Os comportamentos de sinalização, mais comuns nos adultos, podem ser explicados pelos eventos reprodutivos. A corte dos pseudoescorpiões é precedida pelo reconhecimento do sexo e da receptividade, mediada por diferentes seqüências de vibrações de pedipalpos (Zeh & Zeh 1996). Além disso, os processos de recrutamento e comunicação durante o ataque às presas e alimentação também contribuíram para elevar o registro das sinalizações. A intensa comunicação entre as protoninfas pode estar relacionada ao reconhecimento entre os indivíduos de mesma ninhada. Os relatos disponíveis na literatura demonstram que a comunicação em Pseudoscorpiones, mediada por vibrações de pedipalpo, relacionam-se ao comportamento reprodutivo (veja Weygoldt 1969, Zeh & Zeh 1996).

O repertório comportamental de *P. nidificator* forneceu importantes dados sobre comunicação na colônia. As vibrações de pedipalpo apresentam outras funções além da reprodução. É possível que este mecanismo de comunicação, comum nos Cheliferoidea, tenha evoluído para outras funções sociais, como recrutamento para ataque, disputas não agressivas pelo alimento e reconhecimento dos filhotes. Talvez o indício mais forte da evolução desta forma de comunicação seja a troca de vibrações entre as ninfas (principalmente entre protoninfas), que até o momento não foi registrada em outra espécie. Este é o primeiro repertório comportamental descrito para a ordem Pseudoscorpiones. A análise de cobertura da amostra confirma que o repertório comportamental de *P. nidificator*, para todos os estágios de desenvolvimento, é relativamente completo, sendo muito pequena a probabilidade de se observar um novo ato comportamental.

Organização social e divisão de trabalho em *Paratemnoides nidificator*

A divisão de trabalho pode ser definida como um padrão estável de variação no trabalho realizado pelos operários de uma colônia (Wilson 1971, Beshers & Fewell 2001). A divisão de tarefas é bem clara em alguns himenópteros e nos isópteros (Wilson 1971), porém entre os aracnídeos, ainda permanece controversa (D'Andrea 1987, Avilés 1997, Lubin

1995). Embora muitos pesquisadores acreditem que a divisão de tarefas ocorra entre as aranhas sociais na natureza, a maioria dos estudos não pôde comprovar sua existência. Este é o primeiro estudo a mostrar claramente a existência de divisão de trabalho com polietismo temporal e sexual em um aracnídeo. A colônia estável (compostas por machos, fêmeas e filhotes) utilizada neste estudo exibiu nítida organização de tarefas em relação à idade e ao sexo dos indivíduos. Em colônias privadas de um dos estágios de desenvolvimento, o ajustamento de outros indivíduos na tarefa manteve a estabilidade e a sobrevivência da colônia. O ajustamento reflete a complexidade social da espécie. A divisão de trabalho certamente contribui para um melhor desenvolvimento da colônia e sobrevivência dos indivíduos, maximizando o sucesso reprodutivo de cada membro do agregado (e.g Cap1 e 2) (Wilson 1971, Beshers & Fewell 2001).

As condições favoráveis para especialização em tarefas em aranhas sociais ainda provoca opiniões controversas entre os pesquisadores. D'Andrea (1986) apresentou um vasto estudo descritivo sobre comportamento e socialidade em várias espécies de aranhas. Este autor enfatizou a complexidade social deste grupo, provavelmente oferecendo condições para o trabalho especializado em algumas espécies. Porém, a carência de dados empíricos não apoiou sua hipótese e não convenceu outros pesquisadores (e.g. Plateaux-Quènu et al. 1997). Contudo, estudos experimentais também não obtiveram sucesso em demonstrar divisão de trabalho em aranhas coloniais Theridiidae (Lubin 1995). Posteriormente, Ainsworth et al. (2002) também não encontraram especialização em forrageamento em uma Eresidae social. Evans (2000) registrou alguns dos poucos resultados empíricos disponíveis na literatura e favoráveis à divisão de trabalho, ao observar que os machos sub-adultos de duas espécies de *Diaea* (Eresidae) contribuem para a construção da teia de captura de presas.

As aranhas sociais apresentam características comportamentais similares aos himenópteros sociais, compondo o cenário adequado para a evolução da divisão de trabalho (Lubin 1995). Dentre estas características, podemos destacar o forrageio cooperativo (ataque cooperativo e divisão das presas abatidas), construção cooperativa do ninho e indivíduos morfológica e fisiologicamente aptos a desempenhar uma ampla gama de tarefas diferentes (D'Andrea 1986, Avilés 1997). Mas se as aranhas apresentam as condições necessárias para a evolução da divisão de trabalho, por que ela não existe? Lubin (1995) ressaltou que a endogamia pode ser um fator restritivo para a evolução da divisão de trabalho. A reprodução endogâmica (comum nas aranhas sociais) favorece baixa variação genética, restringe a segregação dos raros alelos que determinam o altruísmo (esperado para a divisão de trabalho). A endogamia contribui para a homozigose, limitando a expressão dos genes de

altruísmo extremo que apenas ocorrem na heretozigose (para mais detalhes confira Lubin 1995, Michod 1980, 1993).

Além das restrições reprodutivas e genéticas, a especialização em tarefas pode não incrementar o sucesso reprodutivo individual. Nas colônias, todas as fêmeas são capazes de se reproduzir. Mesmo que a assimetria reprodutiva (Rysptra 1993, Gonzaga & Vascocellos-Neto 2002) provoque grande variação no número de filhotes produzidos pelas fêmeas, abdicar da reprodução e especializar-se em uma tarefa específica de manutenção da colônia, provocaria uma drástica redução do sucesso reprodutivo individual. Deste modo, a ausência de divisão de trabalho pode ser o resultado da escolha (seleção) da "estratégia de crescimento da colônia" e não da especialização em trabalho. Em uma colônia, o sucesso reprodutivo de cada fêmea não é representado simplesmente pelo número de filhotes que elas produzem, mas sim pelo número de descentes com obtém sucesso em se dispersar e fundar uma nova colônia (Lubin 1995, Whitehouse & Lubin 2005). Deste modo, a escolha pela divisão de trabalho reduziria o número de fêmeas reprodutivas e, conseqüentemente, tornaria o crescimento da colônia mais lento. Se a colônia cresce lentamente, a produção de indivíduos para dispersão e fundação de novas colônias também será mais lento (confira Lubin 1995, Avilés 1993).

Com base em todas estas informações, se a divisão de trabalho não representa uma "Estratégia Evolutivamente Estável", seria possível existir em outros aracnídeos? Um exemplo favorável é encontrado no estudo de Shivashankar (1994), sobre comportamento sub-social no escorpião *Heterornetrus fulvipes* Brunner na Índia. O autor sugeriu existir divisão de trabalho nesta espécie estando essa divisão relacionada a expansão do ninho subterrâneo (escavação de novas saída pelas ninfas). Além disso, existe cuidado parental estendido e cooperativo, com oferta de alimento aos filhotes menores (Shivashankar 1994). Apesar deste estudo fornecer informações inéditas sobre o comportamento social em escorpiões, elas são descritivas e não demonstram a importância do trabalho para a manutenção da colônia.

Outra qustão interessante é por quê *P. nidificator* apresenta divisão de trabalho e as aranhas sociais não? Talvez a resposta para esta pergunta não esteja apenas no comportamento, mas sim na ontogenia, fisiologia e na biologia do pseudoescorpião social. A primeira explicação plausível baseia-se nas necessidades fisiológicas diferentes de jovens e adultos, e entre os sexos. Embora as fêmeas invistam energia em procura de alimento e tarefas de manutenção da colônia (construção de câmaras e limpeza), a maior atuação das é na reprodução e cuidado dos filhotes. Os machos, por sua vez, não colaboram na construção

das câmaras de seda, devido às suas glândulas de seda reduzidas. Participam apenas da limpeza externa dos ninhos, uma vez que permanecem a maior parte do tempo nos lados externos das mesmas. Por esta mesma razão, os machos são os primeiros a localizar as presas e também estão mais próximos para atacar. Na presença dos adultos, as ninfas não precisam se afastar do interior seguro da colônia, sendo sua principal necessidade a construção de câmaras e a garantir de espaço para repousar durante o torpor que precede a ecdise (mais informações em Weygoldt 1969, Harvey 1986).

P. nidificator, assim como nas aranhas sociais permanentes, se reproduz principalmente por endogamia, provavelmente devido às conseqüências da dispersão reduzida, discutidas no capítulo anterior. Entretanto, diferentemente de suas primas distantes, a divisão de trabalho nessa espécie pode sim representar uma importante estratégia para incrementar o sucesso reprodutivo individual. Ao contrário das aranhas sociais, os pseudoescorpiões não desempenham todas as tarefas da colônia da mesma forma. Esta característica ficou evidente nas colônias experimentais. Com exceção das ninfas, as colônias constituídas apenas por um sexo ou apenas por adultos não foram capazes de ajustar o trabalho para a manutenção das tarefas necessárias, provocando mortalidade. Esta incapacidade de responder a ausência de um estágio de desenvolvimento e de reajustar o trabalho pode indicar um caráter adaptativo da divisão de trabalho, ou pode sugerir que a divisão de tarefas seja um processo evolutivamente antigo em *P. nidificator*.

Aparentemente, a divisão de tarefas em *P. nidificator* não é regulada por recrutamento ou mediada por alguma forma de comunicação, com exceção dos comportamentos de ataque e abate de grandes presas. A comunicação e o recrutamento de indivíduos são elementos de grande importância na divisão de trabalhos nos himenópteros sociais (Wilson 1971, Beshers & Fewell 2001). A divisão de tarefas, comprovadamente proporciona maior eficiência no forrageamento, manutenção do ninho e cuidado parental (Beshers & Fewell 2001). A ausência de comunicação direta em *P. nidificator* sugere que a organização do trabalho provavelmente seja regulada por auto-organização. Ou seja, estímulos semelhantes, somados às características fisiológicas e comportamentais do estádio ou sexo, deflagram repostas comportamentais semelhantes (Hemelrijk 2002). Esta hipótese pode ser exemplificada com as características já descritas acima. A aproximação de uma presa estimula o ataque dos machos nas periferias da colônia. Na estação reprodutiva, as fêmeas se agrupam no interior da colônia e cuidam dos seus filhotes simultaneamente. Mudanças fisiológicas, principalmente hormonais, estimulam as ninfas a construírem as câmaras de ecdise.

Por que os machos de *P. nidificator* trabalham?

Um consenso entre os biólogos é que, em raríssimas exceções, os machos de invertebrados sociais atuam nas tarefas de manutenção da colônia (Wilson 1971, Beshers & Fewell 2001). Apenas recentemente, estudos têm demonstrado casos de trabalho de machos em himenópteros (Thorne 1997; Sen & Gadagkar 2006). Mas o que estaria limitando a atuação dos machos no trabalho da colônia? De modo geral, os machos de artrópodos sociais possuem expectativa de vida muito menor do que as fêmeas. Além disso, os machos adultos não permanecem na colônia por muito tempo. A dispersão, mecanismo importante para evitar a endogamia, atua como um fator limitante do trabalho masculino. Na maioria dos himenópteros sociais, os machos se dispersam logo após atingir a fase adulta, copulam e morrem em seguida. A única contribuição dos machos para a colônia é a transmissão dos genes. (Beshers & Fewell 2001). Além disso, a razão sexual tendendo para um número muito maior de fêmea, pode proporcionar a produção necessário de trabalhadores para a colônia. Deste modo, o número de machos de uma colônia pode ser rapidamente superado por indivíduos femininos capazes de desempenhas as tarefas com maior eficiência.

Entre os poucos exemplos de trabalhos desempenhados por machos encontram-se os isópteros. Nas espécies sociais deste grupo, ambos os sexos engajam-se em tarefas semelhantes na colônia e, ao contrário dos himenópteros, a razão sexual dos isópteros é mais próxima de um. Além disso, a longevidade de machos e fêmeas também é semelhante, assim como a morfologia externas, as necessidades fisiológicas e comportamentais (Thorne 1997). Machos da vespa *Ropalidia marginata* podem contribuir na alimentação dos filhotes no período de crescimento da colônia antes da dispersão, porém com menor eficiência que as fêmeas (Sen & Gadagkar 2006). Jovens machos da aranha *Diaea* SP podem contribuir para a construção da teia de abrigo da colônia (Evans 2000).

Em *P. nidificator* nós observamos um cenário muito semelhante ao que ocorre com os isópteros. A razão sexual das colônias também é mais próxima de um. Além disso, a expectativa de vida dos machos é tão longa quanto das fêmeas (≈3 anos na fase adulta, dados não publicados). Entretanto, a dispersão de ambos os sexos é bastante restrita e os machos podem permanecer um longo tempo (ou a vida toda na colônia original), uma vez que a dispersão não é estimulada prioritariamente pela reprodução e sim por restrições de espaço físico da colônia, densidade populacional e disponibilidade de alimento (discutido no capítulo 2). Com reprodução principalmente endogâmica e capacidade reprodutiva bem

desenvolvida em todas as fêmeas da colônia, a colônia cresce mais rapidamente se o maior número possível de fêmeas se reproduzir. Caso as fêmeas se dediquem à reprodução e cuidado à prole, considerando-se que estas cuidam de seus filhotes até a fase adulta, as tarefas de limpeza da colônia, forrageio e defesa contra predadores não serão eficientemente executadas. Neste cenário, a presença dos machos, morfológica e comportamentalmente capazes de desempenhar estas tarefas, pode ser fundamental para que a colônia cresça mais rapidamente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ainsworth C., Slotow, R., Crouch, T. & Y. Lubin. 2002. Lack of task differentiation during prey capture in the group living spider *Stegodyphus mimosarum* (Araneae, Eresidae). J. Arachnol., 30: 39-46.

Alcock, J. 1993 Animal behavior: an evolutionary approach. Sinauer Associates, Inc. 5th ed, 625pp.

Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour, 49:227-265.

Avilés, L. 1993. Interdemic selection and the sex ratio: a social spider perspective. Am. Nat., 142: 320-345.

Avilés, L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. Pp 476-498. *In* The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. (CHOE, J.C. & B.J. CRESPI, Eds.). Cambridge University Press.

Beshers, S.N. & J.H. Fewell 2001. Models of division of labor in social insects. Ann Rev Entomo, 46: 413-440.

Brach, V. 1978. Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Banks) (Pseudoscorpionida, Atemnidae). Insectes Sociaux, 25 (1):3-11.

Buskirk, R.E. 1981 Sociality in the Arachnida. Pp 282-367. *In* Social Insects. (Hermann, H.R., Ed.). Vol II. New York Acad. Press.

D'Andrea, M. 1987. Social behaviour in spiders (Arachnida: Araneae). Monitore Zoologico Italiano. Italizan Journal of Zoology. N. S. Monografia 3. 156pp.

Elpino-Campos, A., Pereira, W., Del-Claro K. & G. Machado. 2001. Behavioral repertory and notes on natural history of the Neotropical harvestman *Discocyrtus oliverioi* (Opiliones: Gonyleptidae). Bulletin of British Arachnological Society 12(3):144-150.

Evans, T. A. 2000. Male work and sex ratio in social crab spiders. Insectes Sociaux 47:285-588.

Fagen, R.M. & Goldman, R.N. 1977. Behavioral catalogue analysis methods. Animal Behavior, 25(2): 261-274.

Franks, N.R.; Tofts, C. & A.B. Sendova-Franks. 1997. Studies of the division of labour: neither physics nor stamp collecting. Animal Behaviour, 53:219–224.

Gonzaga, M.O. & J. Vasconcellos-Neto. 2002. Influence of collective feeding on weight gain and size variability of *Anelosimus jabaquara* Levi 1956 (Araneae: Theridiidae). Behaviour: 139: 1431-1442.

Gordon, D.M. 1996. The organization of work in social insect colonies. Nature, 380, 121-124.

Harvey, M.S. 1986. The systematics and biology of pseudoscorpions. Pp. 75-85. In Australian Arachnology. (AUSTIN, A.D. & N.W. HEATHER). Australian Entomological Society, Brisbane.

Hemelrijk, C.K. 2002. Self-Organization and Natural Selection in the Evolution of Complex Despotic Societies. Biol. Bull., 202: 283-288.

Lehner, P.N. 1996. Handbook of ethological methods. Cambridge University Press. 2 Ed., 672 pp.

Lubin, Y. 1995. Is there division of labour in the social spider *Achaearanea wau* (Theridiidae)? Animal Behaviour 49:1315-1323.

Lubin, Y.D. & M.H. Robinson. 1982. Dispersal by Swarming in a Social Spider. Science, 216: 319-321.

Michod, R.E. 1980. Evolution of interactions in family structured populations: mixed mating models. Genetics, 96: 275–296.

Michod, R.E. 1993. Inbreeding and the evolution of social behavior. In: The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and Empirical Perspectives (Ed. by N. W. Thornhill), pp. 74–96. Chicago:University of Chicago Press.

Mineo, M.F., Franco.-Assis., G.A. & K. Del-Claro. 2003. Repertório comportamental do escorpião amarelo *Tityus serrulatus* Lutz & Mello 1922 (Scorpiones, Buthidae) em cativeiro. Revista Brasileira de Zoociências 5(1):23-31.

Pereira, W., Elpino.-Campos, A. & K. Del-Claro. 2004. Behavioral repertory of the neotropical harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae). Journal of Arachnology 32:22-30.

Plateaux-Quénu, A., Horel, A. & C. Roland. 1997. A refletion on social in two different groups of arthropos: halictines bees (Hymenoptera) and spiders (Arachnida). Ethology Ecology & Evolution, 9:183-196.

Robson, S.K. & S.N. Beshers. 1997. Division of labour and 'foraging for work': simulating reality versus the reality of simulations. Animal Behaviour, 53:214-218.

Rypstra, A.L. 1993. Prey size, social competition, and the development of reproductive divsion of labor in social spider groups. Am. Nat., 142: 868–880.

Sen, R & R. Gadagkar. 2006. Males of the social wasp *Ropalidia marginata* can feed larvae, given an opportunity. An. Behav, 71: 345-350.

Shivashankar, T. 1994. Advanced sub social behaviour in the scorpion Heterornetrus fulvipes Brunner (Arachnida). J. Biosci., 19: 81-90.

Thorne, B.L. 1997. Evolution of eusociality in termites. Ann. Rev. Ecol. Syst., 28: 27-54.

Traniello, J.F.A & R.B. Rosengaus. 1997. Ecology, evolution and division of labour in social insects. Animal Behaviour, 53:209-213.

Uetz, G.W. & Hieber, C.S. 1997. Colonial web-building spiders: balancing the costs and benefits of group-living. In *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (eds B.J. Crespi & J.C. Choe), pp.458-475. Cambridge University Press.

Weygoldt, P. 1969. The biology of pseudoscorpions. Cambridge Mass. Harvard Univ. Press., 145pp.

Whitehouse, M.E.A. & Y. Lubin. 2005. The functions of societies and the evolution of group living: spider societies as a test case. Biol. Rev., 80: 1-15.

Wilson, E.O. 1971. The Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge. 548pp.

Zeh, D.W. 1987. Aggression, density and sexual dimorphism in chernetid pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpionida), Evolution, 41 (5): 1072-1087.

Zeh, J.A. & D.W. Zeh. 1990. Cooperative foraging for large prey by *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida, Atemnidae). J. Arachnmol., 18:307-311.

Zeh, J.A. & D.W. Zeh. 1996. Sex via the substrate: mating system and sexual selection in pseudoscorpions. In: Choe J. Crespi BJ (eds) Social competition and cooperation in insects and arachnids, vol 1. Evolution of mating system. Cambridge University Press.

* Referências Bibliográficas segundo as normas da revista norte americana The Journal of Arachnology

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos neste estudo forneceram informações inéditas não apenas para a espécie *Paratemnoides nidificator*, mas também para a ordem Pseudoscorpiones. Estas informações, mesmo que ainda sejam muito descritivas, em conjunto, nos ajudarão a entender melhor a história de vida, a ecologia e comportamento deste grupo tão diversificado, porém muito pouco estudado. Além disso, *P. nidificator* é a primeira espécie além das aranhas cooperativas a apresentar uma forma tão complexa de organização social. As informações providas pelo presente estudo, possibilitam não apenas uma comparação entre a estrutura social e comportamental destes dois grupos, mas também nos ajudarão compreender como a "socialidade permanente não-territorial" evoluiu nos aracnídeos.