

Ent. Germ.	3 (1/2):051-068	Stuttgart: 1976-10	ISSN: 0340-2266
------------	-----------------	--------------------	-----------------

Morfologia Genital, Sistemática e Filogenia dos Opiliões (Arachnida: Opiliones)

JOCHEN MARTENS*

Recebido: 1976-02-04/1976-04-21

Aceito: 1976-05-13

MARTENS, J. [Inst. Zool., Univ., D-6500 Mainz a. Rh.]: **Genital Morphology, System, and Phylogeny of Harvestmen (Arachnida: Opiliones)**. - Ent. Germ. 3 (r/z): 051-068; Stuttgart 1976.

The ectodermal part of genitalia in Opiliones consists of the penis, respectively the ovipositor with receptacula seminis. Construction and function of the penes are determined by their equipment with muscles. Fundamentally four types of penes can be distinguished: penes with 3 muscles (Cyphophthalmi), 2 muscles (Troguloidea), 1 muscle (Palpatores with the exception of Troguloidea, Laniatores with the exception of Travunioidea and penes without muscles (Laniatores, except for Travunioidea). In members of the first three groups, the distal section of the penis (glans) is moved by muscles (muscle-tension-principle), in species from the last group, by haemolymph pressure (haemolymph-pressure-principle). Special cases within the groups are discussed: stabilizing extremely thin penes by alternating muscular tension (Nemastomatidae), bending the entire penis stalk (*Ischyropsalis* C. L. KOCH 1839, *Trogulus* LATREILLE 1891), stretching of glans (Phalangiinae) and bending of glans by muscular tension (*Ischyropsalis*, Erebomastriidae). It is assumed that the penis type without muscle has developed from one with muscle, and that penes with submerged sclerites and membranes of glans, expanded by haemolymph pressure, represent the highest evolutionary level. This is in accordance with the principle of economisation of function and enhanced efficiency. The different construction types of penes are important phylogenetic characteristics and substantiate the major subdivisions of Opiliones. Only a few changes are necessary: The "tribus" Eupnoi and Dyspnoi of Palpatores are replaced by four superfamilies and the monotypic family Nipponopsalididae is removed from Ischyropsalididae.

1. Introdução

Dentre os Arachnida, excetuando-se alguns carrapatos, (Acarina: Acarididae), somente os Opiliones dispõem de aparato genital para transferência direta de esperma, os quais – não afetados por influência direta de pressões seletivas – se escondem sob a superfície do corpo: pênis nos machos e ovipositor nas fêmeas (incluindo receptáculo seminal). As características morfológicas da genitália masculina são indispensáveis para a determinação específica dentro dos opiliões. Mesmo assim não existe até hoje nenhum estudo que examine os princípios morfológicos essenciais de todos os grupos importantes de opiliões, que tenha feito seu exame comparativo, ou que tenha procurado critérios de agrupamento sistemático amplo e relações filogenéticas. Para resolver essas questões parece imprescindível utilizar-se de pesquisas comparadas. Além disso, como comprova a experiência "O aparelho genital nos oferece sem dúvida, dentre todos os sistemas do organismo o caráter diagnóstico mais acurado" (Loman 1903). O estudo que se segue representa tentativas preliminares nesse sentido. Ele se baseia somente no estudo dos machos.

As idéias aqui expostas foram desenvolvidas durante numerosas discussões por carta com o Dr. Jürgen GRUBER do Museu de História Natural de Viena.

2. Plano básico do Aparelho Genital Masculino

O aparelho genital (Fig. 1) divide-se nas porções mesodérmica (sobretudo gônadas, canais deferentes, vesícula seminal, órgão propulsor) e ectodérmica. Os cifoformos não possuem vesícula seminal nem órgão propulsor, mas como complemento apresentam duas glândulas suplementares na porção distal do uterus internus (JUBERTHIE 1964: 45) – evidência de um modo de transferência de sêmen que possivelmente difere de todos os outros opiliões. A porção ectodérmica envolve o uterus externus, cuja porção distal é diferenciada como pênis – um tubo quitinoso em geral longo e estreito, que se divide em um tronco (truncus) mais longo e a glândula (glans) distal, em geral destacada. O tronco é liso, sem ornamentações, mas pode apresentar apófises latero-distais. A glândula aparece muitas vezes dividida em membranas e escleritos; quase sempre possui cerdas sensoriais. O canal seminal se estende através do tronco e glândula, se abrindo em um estilo (stylus). Este se liga à glândula distalmente, ou é posto a descoberto somente no momento da cópula por meio da expansão da estrutura complexa da glândula.

O termo "glândula" não é de fácil definição. A distinção é bem clara quando tronco e glândula se articulam por uma peça móvel (p. ex. Figs. 9-15). Mais difíceis são os casos em que escleritos e membranas estão aderidas ao tronco e falta uma zona articular entre este e a glândula

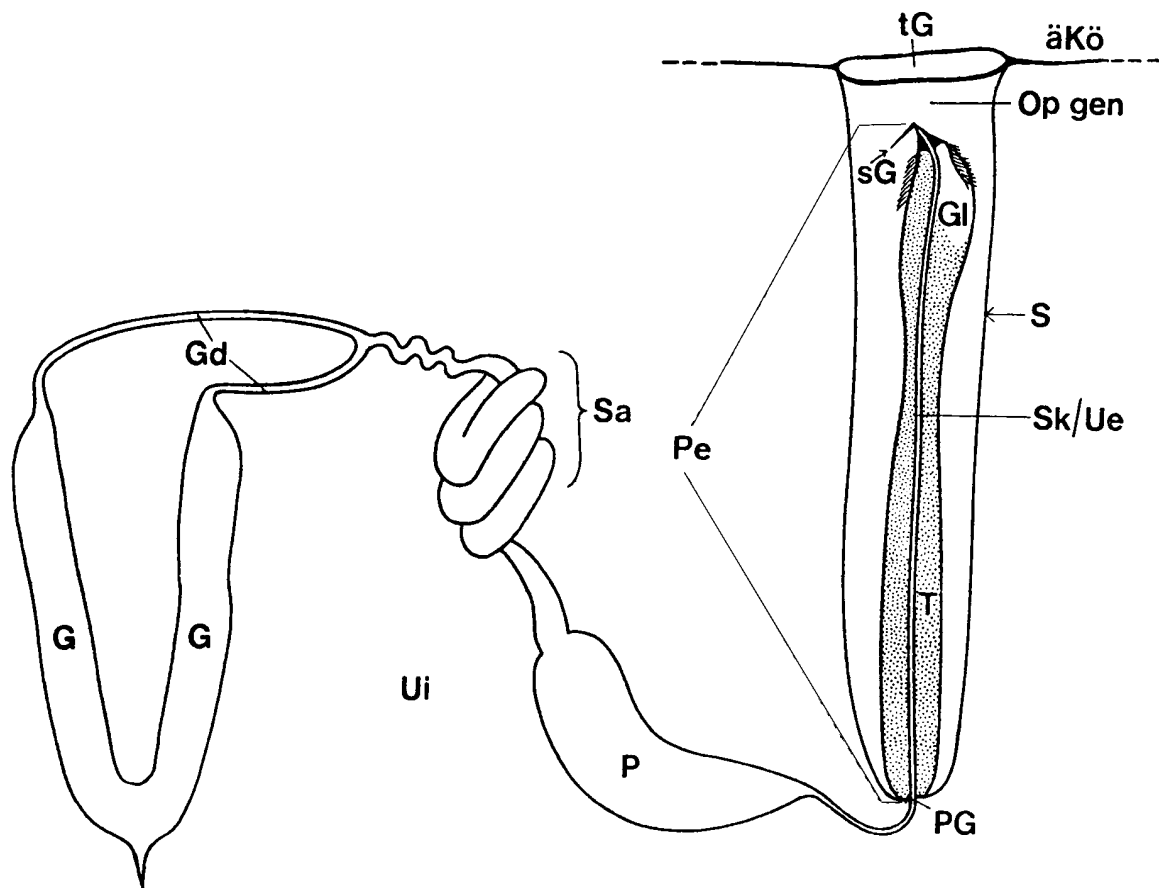


Fig 1: Aparato genital de um opilião, exemplo uma espécie do gênero *Ischyropsalis* C.L. Koch 1839 (modificado de Juberthie 1964). – **G** Gônada, **Gd** Gonoduto, **Gl** glândula, **Op gen** parte distal do opérculo genital, **P** órgão propulsor, **Pe** pênis, **pG** abertura genital primária, **S** bainha, **Sa** reservatório seminal, **sG** abertura genital secundária, **Sk/Ue** canal seminal/uterus externus, **T** truncus, **tG** abertura genital terciária, **Ui** uterus externus.

distal (Figs 21-32). As relações são ainda mais difíceis de compreender conceitualmente nos casos em que falta uma zona articular a escleritos expansíveis, p. ex. em *Ptychosoma* SOERENSEN 1873. A dicotomia tronco/glande parece ser inaplicável nos Sironidae, que apresentam pênis curto e achatado dorso-ventralmente. Pode-se definir como glande a região que possui garras ventrais de fixação, que certamente podem mover-se por meio de músculos (Fig. 2). Mais uma questão se apresenta: como denominar os pênis que se dividem em tronco e glande, quando estes não possuem uma glande típica definida por articulação? Propõe-se essa terminologia porque a parte distal do pênis na grande maioria dos casos se diferencia do tronco uniforme e é armada com cerdas sensoriais.

Os pênis de espécies que pertencem a diferentes grandes grupos são estruturados de maneira incrivelmente diferente, principalmente dentro da categoria de família. Essas diferenças serão inicialmente estudadas sob critérios comparativos de estrutura e função.

Largamente inseridos nos músculos do tubo do tronco, este e a glande se colocam em relação funcional um com o outro pelo princípio da tensão tendão-músculo. Isso já era conhecido por DE GRAAF (1882), POCOCK (1902), LOMAN (1903) E HANSEN & SOERENSEN (1904), mas desde então só foi utilizado ocasionalmente para tirar dúvidas nas identificações de espécies. Reconhecemos alguns tipos de muscularização:

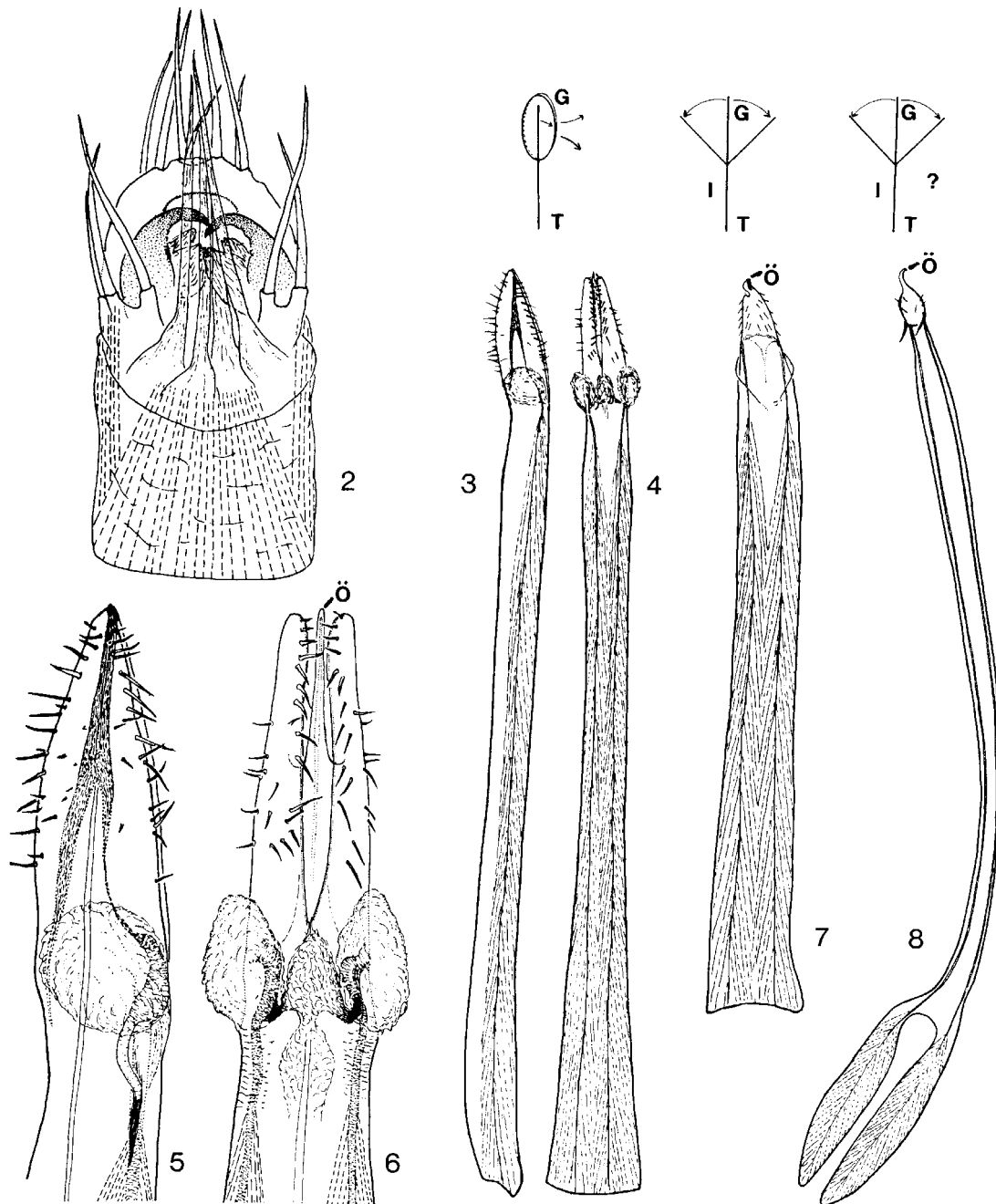
2.1. Três feixes musculares: Dois para-medianos, que se dirigem para os lobos laterais, e um (ou vários) medianos, que levam aos ganchos médio-ventrais² que servem como aparato de fixação. Esse tipo comparativamente complexo é exclusivo dos Sironidae. Em todas as espécies até hoje examinadas o órgão é curto, comprimido dorso-ventralmente e provido de complexa armadura quelada ventralmente (Fig. 2; HANSEN & SOERENSEN 1904, RAFALSKI 1958; mais abaixo na Tab. 1).

2.2. Dois feixes musculares: Sempre dispostos lateralmente na porção basal do tronco; seus tendões se estendem até o lado latero-ventral da glande. Os dois corpos musculares ou se espalham pela maior parte do tronco e os tendões são curtos, (tipo não-especializado, Fig. 3-7), ou concentram-se em uma dilatação basal do tronco e os tendões são longos (tipo especializado, Fig. 8). Este tipo de pênis é restrito às famílias Nemastomatidae, Trogulidae, Dicranolasmatidae, e Nipponopsalididae da subordem Palpatores (Tab. 1). Presumem-se duas possíveis funções:

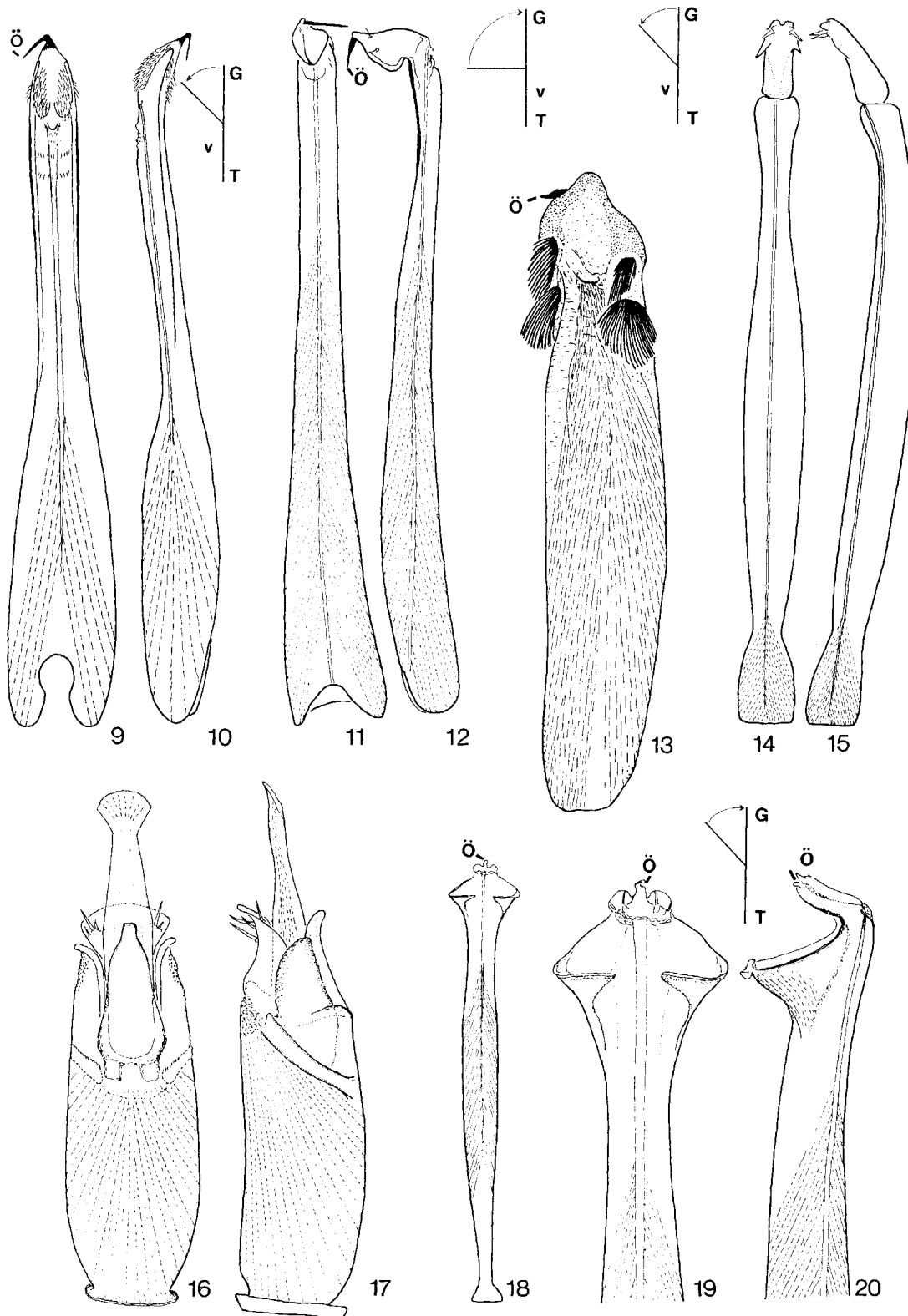
2.2.1. A glande pode se mover lateralmente por meio de tensão muscular alternada. Essa possibilidade é indicada por zonas membranosas na área de transição tronco-glande em espécies dos gêneros *Mitostoma* ROEWER 1951, *Trogulus* LATREILLE 1892 e *Anelasmoecephalus* SIMON 1879.

2.2.2. O tronco – exageradamente longo e fino (Fig. 8) pode se estabilizar ou dobrar-se ventralmente por meio de tensão muscular alternada e/ou coordenada. A glande nestes casos é rigidamente ligada ao tronco e não pode mover-se independentemente dele. Encontramos estes caracteres em espécies de muitos gêneros de Nemastomatidae, p. ex. *Paranemastoma* REDIKORZEW 1936, *Histicostoma* KRATOCHVIL 1958 e *Nemastoma* C.L.KOCH 1836.

2.3 .Um feixe muscular: Ele perpassa o tubo do tronco medianamente e forma ventralmente a base da glande. Na posição de repouso da glande podem-se distinguir duas funções:



Figs 2-8: Pênis com 3 e 2 feixes musculares de várias espécies de Opiliones. – 2 *Siro* sp. [Sironidae], (Grécia, Ilha Lackas). – 3-6 *Nipponopsalis abei* (Sato & Suzuki 1939) [Nipponopsalididae], (Japão); 3-4 pênis vista lateral e dorsal, 5-6 glânde vista lateral e dorsal. – 7 *Trogulus nepaeiformis* (Scopoli 1763) [Trogulidae], (Alemanha) pênis vista ventral. – 8 *Nemastoma lugubre* (Müller 1776) [Nemastomaridae], (Alemanha), pênis vista ventral. Os desenhos esquemáticos mostram os movimentos dos elementos da glânde. – G, glânde, I lateral, Ö abertura do canal seminal, T truncus. – (Tab. 1).



Figs 9-20: Pênis com um feixe muscular de representantes da subordem Palpatores (9-13) e Laniatores (14-20). **9-10** *Iscyropsalis kollari* Koch 1839 [Ischyropsalididae], (Áustria); pênis vista ventral e lateral. – **11-12** *Lacinius horridus* (Panzer 1794) [Phalangiidae], (Alemanha); pênis vista dorsal e lateral. – **13** *Spinicrus nigricans* Hickman 1957 [Megalopsalididae], (Austrália); pênis ventral. – **14-15** *Holoscotolemon unicolor* Roewer 1915 [Erebomastriidae], (Áustria); pênis ventral e lateral. – **16-17** *Triaenonychidae* gen. sp.; (Austrália, Brisbane); pênis, dorsal e lateral. – **18-20** *Dinaria vjetrenicae* (Hadzi 1933) [Travuniidae], (Iugoslávia). **18** pênis ventral, **19-20** glânde ventral e lateral.

2.3.1. Os tendões do músculo se colocam ventro-basalmente na base da glânde; esta se acha em repouso pela elasticidade do artículo em ângulo obtuso (menos freqüente) ou em ângulo reto em relação ao tronco. Contraído este, a glânde se estende na direção do eixo longitudinal do tronco (Fig. 11-12). A este grupo pertencem os Phalangiidae; glânde em ângulo reto com o tronco: Phalangiinae; glânde em ângulo obtuso com o tronco: Leiobuninae, Gagrellinae, Sclerosomatinae, (em parte) Gyantinae.

2.3.2. Os tendões dispõem-se também ventro-basalmente na própria glânde e/ou diretamente abaixo. na área de uma zona articular membranosa. A tensão muscular dobra a glânde ventralmente. Pela elasticidade às vezes fracamente desenvolvida da articulação tronco-glânde, esta volta à mesma direção do tronco. A este grupo pertencem as espécies dos Ischyropsalididae (Fig. 9-10), Erebomastriidae (Fig. 14-15), Travuniidae (Fig. 18-20) e a princípio, possivelmente também as dos Triaenonychidae (Fig. 16-17), cuja estrutura da glânde, relativamente complexa, até hoje não foi estudada em detalhe (cf. também o gênero de Phalangiidae do Novo Mundo *Metopilio* ROEWER 1911 (GRUBER 1969)).

O filme E 2128 (Martens 1975) mostra *Ischyropsalis bellwigi* (Panzer) 1794, que pode dobrar todo o tubo do pênis por ação muscular. Isso certamente ocorre com espécies de outras famílias.

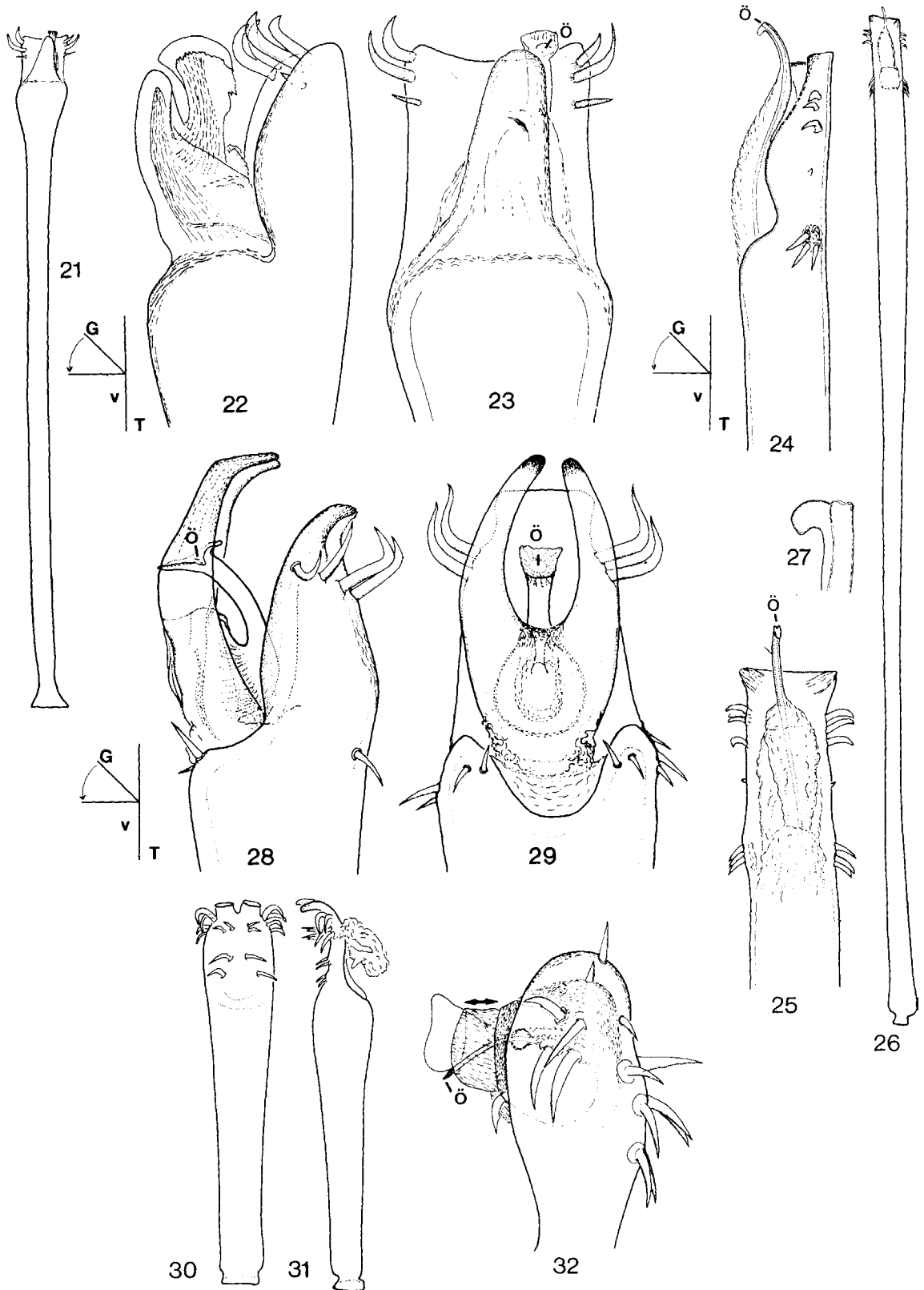
2.4. Sem Músculos: Porção distal do tronco ou diferenciada em uma glânde geralmente sub-apical, movível pela pressão da hemolinfa ou expansível. Diferenciam-se os seguintes tipos:

2.4.1. Porção distal do tronco membranosa, inflada ou esticada pela pressão da hemolinfa; sem glânde stricto sensu. Aqui se classificam as espécies do gênero *Scotolemon* LUCAS 1860 (Phalangodidae, Fig. 30- 1).

2.4.2. Porção distal do tronco definida como glânde pelo artículo e movível por pressão de hemolinfa, em geral erétil, sobretudo no eixo longitudinal do tronco (fig 21-32) – Em muitos Phalangodidae p.ex. *Haasus* ROEWER 1942 (Fig. 28-29) e *Ausobskya* MARTENS 1972, em Gonyleptidae (Fig. 24-27), Cosmetidae (Fig. 21-23).

2.4.3. Há uma glânde complexa na porção subapical do tronco guarnecida de escleritos e membranas; ela é evertida pela pressão da hemolinfa e daí orientada em direção diferente do eixo do tronco. O canal seminal é liberado principalmente por essa expansão. A este grupo pertencem a maioria das famílias dos Laniatores: Assamiidae (Fig. 37-40; esquema de funcionamento do pênis por MARTENS 1976), Biantidae (Fig. 41-46), Oncopodidae (Fig. 31-36), muitos grupos de Phalangodidae.

2.5. Os dois sistemas de funcionamento totalmente diferentes, tensão muscular e pressão da hemolinfa, podem em casos excepcionais aparecer combinados entre si. Nas espécies do gênero de Phalangiidae *Mitopus* Thorell 1876, a glânde – como é normal nesse grupo – é estendida por meio de tensão muscular. Primeiro a glânde mostra uma janela membranosa do lado "de baixo" (dorsal) e pode expandi-la para fora por meio de tensão muscular, e (possivelmente) pode ser expandida como *retinaculum*.



Figs 21-32: pênis sem musculatura de representantes da subordem Laniatores: os elementos da glânde são movidos por pressão de hemolinfa. **21-23** Cosmetidae Gen. sp.; (USA, Arkansas); **21** pênis ventral, **22-23** glânde lateral e dorsal. – **24-27** Gonyleptidae Gen. sp.; (Brasil, Espírito Santo); **24-25** glânde lateral e dorsal, **26** pênis dorsal, **27** estilo lateral. – **28-29** *Haasus judaeus* Roewer 1942 [Phalangodidae], (Israel); glânde lateral e ventral. – **30-31** *Scotolemon doriae* Pavesi 1878 [Phalangodidae], (Itália); pênis ventral e lateral. – **32** *Dhaulagirus altitudinalis* Martens 1976 [Phalangodidae]; (Nepal); glânde lateral.

2.6. Todas as modalidades de "glande" – sob o que foram aqui agrupadas estruturas muito heterogêneas – aumentam basicamente o movimento da porção distal do pênis. Elas servem evidentemente para introduzir a abertura do duto ejaculatório o mais exatamente possível no ovipositor e/ou nos receptáculos seminais, onde o esperma é depositado. Apenas os *Cyphophthalmi* parecem se afastar desse modelo por seu pênis encurtado e com garras de fixação. Juberthie (1964) sugere nesse grupo a possibilidade de transferência de esperma por meio de espermatóforo.

A musculatura do tubo do tronco não tem relação com a expulsão de esperma. Esta é efetuada por um órgão propulsor no *uterus internus* (*Cyphophthalmi*, cf. Cap. 2), que trabalha completamente independente da musculatura do pênis.

Sem levar em conta algumas especializações, o desenvolvimento muscular pode ser dividido nos quatro seguintes tipos de estrutura, que funcionam de maneira bem diferente:

- pênis com 3 músculos e garras de fixação – exclusivos dos *Cyphophthalmi* - *Sironidae*.
- Semelhantes, com dois músculos.
- Semelhantes, com 1 músculo.
- Pênis totalmente sem musculatura.

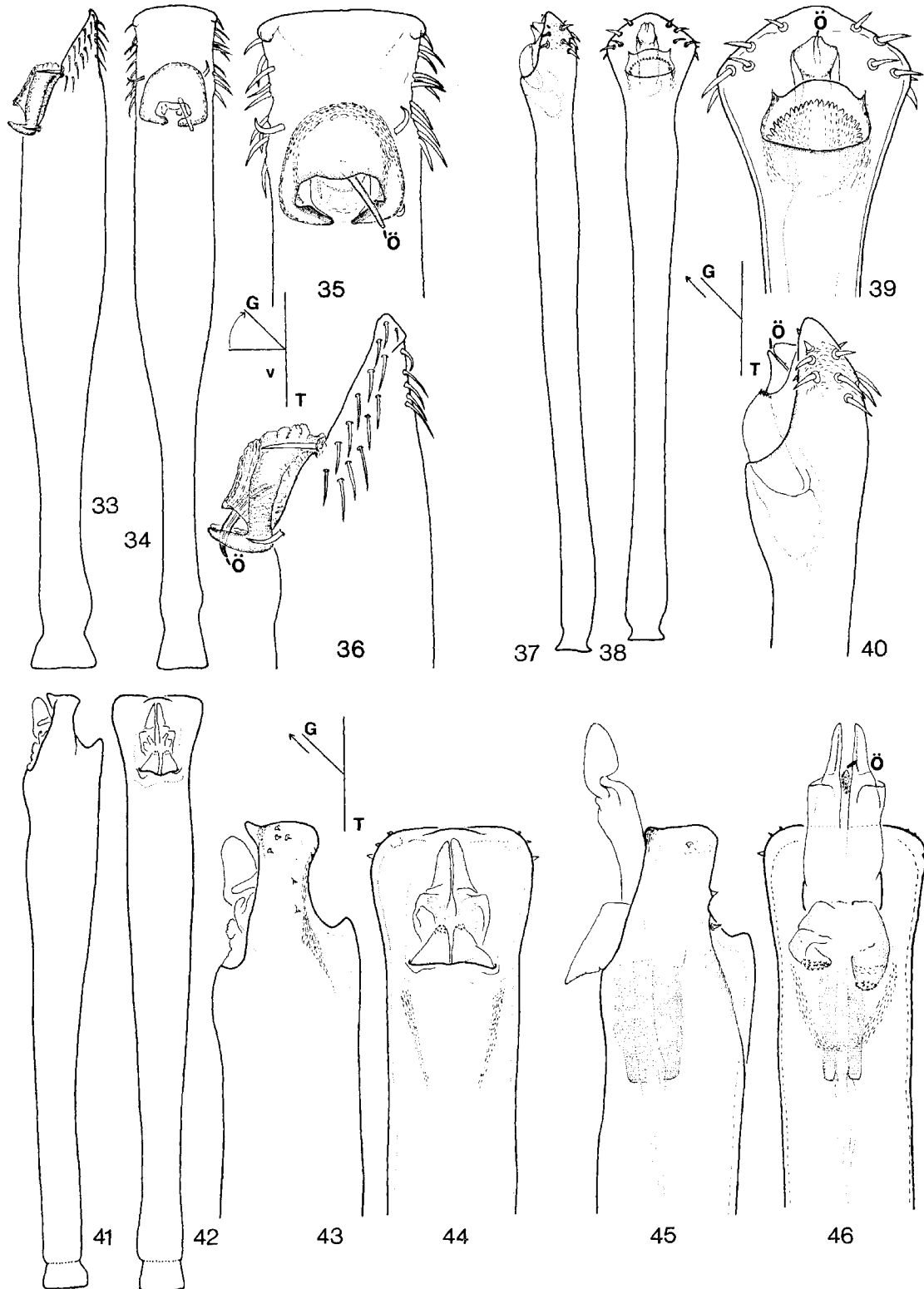
Esta divisão, ainda grosseira, não deve obscurecer a visão de que relações funcionais muito diferentes entre tronco e glande estão arroladas em poucas categorias. Elas serão primeiro objeto de pesquisas detalhadas para aprimorar seu conhecimento.

3. Tipos de Construção e Sistemática

Antes que tentemos dar uma opinião sobre as relações de parentesco baseada nas evidências das características dadas, passamos em revista a divisão taxonômica dos sistemas correntes em *Opiliones*. Começamos com a divisão clássica, conveniente, dos *Opiliones* por THORELL (1876) e SIMON (1879) em três subordens, *Cyphophthalmi*, *Laniatores* e *Palpatores*, que dentro do conhecimento atual parecem três grupos claramente delimitados. Mais recentemente tentou-se desdobrar subgrupos e redefinir escalões taxonômicos (p. ex. SILHAVÝ 1961). Só que não foi demonstrado monofiletismo nem para as 3 subordens clássicas, nem para as novas. Na tabela 1 relacionamos os 4 tipos fundamentais de pênis em unidades sistemáticas maiores características, até famílias.

3.1. Os pênis de musculatura complexa, com órgãos de fixação, são limitados aos *Cyphophthalmi*. Esta subordem serve como grupo mais primitivo de comparação (ovipositor segmentado, sistema genital masculino, cf. Cap. 2), embora não possamos desprezar alguns caracteres derivados (p. ex. o escudo dorsal inteiriço em todas as espécies, ausência de olhos da maioria das espécies, as glândulas tarsais dos machos como caráter sexual secundário) – Tab. 1.

Os pênis com 2 músculos ocorrem somente dentro da subordem *Palpatores*, e significativamente, correspondem apenas parcialmente à sua categoria imediatamente inferior, a "tribo" *Dyspnoi*, que inclui até o momento *Trogulidae*, *Nemastomatidae*, *Dicranolasmatidae*, *Ischyropsalididae* e *Sabaconidae*. As duas últimas famílias citadas, com apenas um músculo, caem fora desse grupo (Tab. 1 e 2).



Figs 33-46: pênis sem musculatura de representantes da subordem Laniatores: os elementos da glande são movidos por pressão de hemolinfa. – 33-36 *Pelitmus hyatii* Martens 1976 [Oncopodidae], (Nepal); 33-34 pênis lateral e dorsal, 35-36 pênis dorsal e lateral. – 37-40 *Nepalsioides thodunga* Martens 1976 [Assamiidae], (Nepal); 37-38 pênis lateral e ventral, 39-40 glande dorsal e lateral. – 41-46 *Biantidae* gen. sp.. (Nepal); 41-42 pênis lateral e dorsal, 43-44 glande lateral e ventral, 45-46 glande lateral e dorsal (elementos expandidos).

Tabela 1. Distribuição dos caracteres estruturais penianos dentro das subordens e famílias de Opiliones (Arachnida).

Tipo muscular	Subordem	Famílias
3 músculos (ou mais)	Cyphophthalmi	família única Sironidae.
2 músculos	Palpatores	Trogulidae, Dicranolasmatidae, Nemastomatidae (= Dyspnoi em parte).
1 músculo	Palpatores	Phalangiidae, Magalopsalididae, Neopilionidae, Caddidae, Ischyropsalididae, Sabaconidae (= Eupnoi em parte).
1 músculo	Laniatores	Travuniidae, Erebomastriidae, Triaenonychidae, Synthetonychidae, Pentanychidae.
sem músculo	Laniatores	Gonyleptidae, Phalangodidae, Assamiidae, Biantidae, Podoctidae, Stygnidae, Cosmetidae, Agoristenidae, Oncopodidae.

Tabela 2. Distribuição da musculatura peniana dentro das famílias dos Palpatores ex-Dyspnoi.

Dyspnoi	1 músculo	2 músculos
Ischyropsalididae	a maioria dos gêneros	<i>Nipponopsalis</i>
Sabaconidae	+	-
Trogulidae	-	+
Nemastomatidae	-	+
Dicranolasmatidae	-	+

3.2. O tipo com um músculo é largamente espalhado; divide-se em famílias de duas subordens. Inicialmente, ele caracteriza dentro dos Palpatores, a antiga "tribo" Eupnoi e as duas famílias "aberrantes" dos Dyspnoi, Ischyropsalididae e Sabaconidae. Além desses, esse tipo caracteriza um outro grupo na subordem Laniatores; 4 famílias pequenas com poucas espécies e distribuição bastante esparsa (tabela 1).

3.3. Os pênis sem musculatura ocorrem na maioria das famílias de Laniatores, e quase todas se distinguem por larga distribuição e grande número de espécies. Alguns grupos se encontram em fase de especiação intensa, p. ex. Phalangodidae, Assamiidae, Gonyleptidae e Biantidae.

3.4. Podemos considerar então, que, de maneira geral, os caracteres de musculatura de Opiliones coincidem com suas divisões principais. Deve causar estranheza o fato de que o princípio de construção "pênis com um músculo" englobe famílias de duas subordens, e que além disso essas duas subordens incluam famílias com outros princípios de construção (cf. Tab 1).

Não é de maneira alguma justificável que famílias com o caráter "pênis com um músculo" sejam consideradas especialmente próximas entre si, já que muitas sinapomorfias as relacionam com as famílias de sua subordem, e só se distinguem pelo tipo de pênis (Tab. 1: 2 músculos e sem músculo).

Dessas características podemos citar: diferenças principais entre Palpatores e Laniatores na estrutura do exoesqueleto ventral:

Redução do esterno e fusão com as coxas das patas nos Laniatores *versus* esterno claramente evidenciado e quase nunca fundido com as coxas nos Palpatores.

Construção e conseqüente função diferenciada dos pedipalpos: raptorial nos Laniatores *versus* órgão sensorial e acessório à locomoção nos Palpatores.

Estrutura do ovipositor: segmentado ou com segmentação reduzida, mas reconhecível pelas fileiras de cerdas, 2 receptáculos seminais nos Palpatores *versus* indiviso, com 4 (ou múltiplo) receptáculos seminais nos Laniatores.

Unhas das patas III e IV: unirrâmea-lisa nos Palpatores *versus* trirrâmea, com ramificações laterais menores ou birrâmea nos Laniatores.

As numerosas sinapomorfias que definem tanto os Laniatores como os Palpatores indicam claramente que as famílias com um músculo das duas subordens não formam grupo aparentado de taxa. Ao contrário, deve-se assumir que essa característica não surgiu em grupos próximos. Isso é comprovado também por muitas sutilezas morfológicas da glande.

Até agora só se conhece um caso em que esse caráter tivesse dividido como bom diagnóstico de famílias. Aqui outros caracteres confirmam o grupamento. (cf. Cap. 6, Tab. 2).

4. Tipos de Construção e Filogenia

Ainda está por ser discutido até que ponto os caracteres de morfologia do pênis podem ser usados como chave para a filogenia dos opilões. Tal consideração desemboca em duas perguntas; a saber: a) Se é possível polarizar claramente por ontogenia. b) Se os caracteres daí advindos vão permitir traçar grupos monofiléticos.

Para tentar responder a essas duas questões tem-se procurado definir o peso que deve ser atribuído a esse complexo de caracteres em relação aos caracteres empregados até hoje na macrossistemática dos Opiliones.

4.1. Polarização dos Caracteres Morfológicos

A princípio deve-se assumir que a evolução dos tipos de pênis ocorreu no sentido dos de equipamento muscular mais rico para os de menos, ou inteiramente reduzido.

4.1.1. Formalmente todos os tipos de pênis dos opilões recentes são derivados dos tipos mais muscularizados, e também dos Sironidae (Fig. 2): o tipo com 2 músculos laterais (2M) resulta da redução do feixe muscular mediano e pela sua regressão o tipo com um feixe mediano. Se essa dedução formal em princípio corresponde à realidade, os tipos com 1, 2 ou nenhum músculo poderiam figurar em divisões totalmente diversas na filogenia.

4.1.2. Não há no momento evidência alguma para a evolução inversa, de pênis sem músculo para muscularizado. Não há na região do Uterus internus nem do Uterus externus nenhuma musculatura que pareça capaz de migrar para o tronco e estabelecer relação funcional com a glande.

4.1.3. Menos radicalmente descartável é a hipótese de que um só músculo duplicasse seu feixe e dessa maneira levasse ao tipo de 2 músculos dos Troguloidea (cf. tab 1). Assume-se esta possibilidades, que só encontra um caso comprobatório, quando as famílias envolvidas são consideradas mais próximas por outros critérios.(cf. Cap 4.2.1)

De acordo com as proposições formais explanadas, daqui por diante vamos assumir que o tipo 2M se derivou de algo semelhante aos Sironidae.

4.1.4. Mais uma indicação da certeza da polaridade suposta para a série de estrutura peniana vem do princípio de economia, formulado por PETERS & GUTMANN (1971). De acordo com ele, são reconstruídos processos de adaptação que se perderam durante a filogenia, para aumento de eficiência ou melhoramento, e que otimizam um determinado sistema.

Deixando-se fora de consideração o tipo dos Sironidae, não parece facilmente visível a maior economia ou maior eficiência do pênis sem músculo sobre os muscularizados. Antes de tudo, os tipos com músculo poderiam trabalhar com maior "precisão ao alvo", porque a glândula ou todo o conjunto seriam móveis. O nível de aumento de eficiência desloca-se entretanto em favor dos sem músculo, pelos tipos que utilizam a pressão da hemolinfa, quando se considera que essas formas chegaram ao mais alto grau de especialização: neles a glândula possui um complexo sistema de escleritos e membranas que se evertem por pressão da hemolinfa. Isso acarreta um contato estreito e o mais engatado possível do pênis com o ovipositor (cf. p.ex. Figs. 28-29 e 41-46) – e isso com economia de peças, ou seja, os músculos.

A otimização do sistema e a única polarização possível tornam-se com isso claras. Sob este aspecto parece compreensível que a maioria das espécies atuais de opiliões pertençam ao tipo sem músculo (tab. 1), que é representado pelos Laniatores. Os grupos com pênis muscularizado são também ricos em espécies – representados principalmente pelos Palpatores – embora alguns desses grupos pareçam dever essa prosperidade à invasão de novas zonas adaptativas por uma especialização morfológica ausente nos Laniatores: é a pata "em laço", que pode se enrolar em uma parte do substrato – folhas ou ramos – capacitando-os a movimentos rápidos de mudança para estratos mais altos. Com isso é compensada a concorrência com os Laniatores – quase exclusivamente terrícolas.

Em concordância com isso temos também o fato de que as famílias de Laniatores cujas espécies possuem pênis muscularizados, hoje em dia representam grupos pequenos e decadentes – em geral com poucas espécies e distribuição geográfica descontínua.

Até o momento não se sabe bem até que ponto o pênis e o ovipositor cooperam na cópula, representam um sistema coadaptativo, que evoluiu um modo de transferência de esperma por aperfeiçoamento de ambos os parceiros. GRASSHOFF (1973, 1974, 1975) demonstrou essa evolução dos órgãos copulatórios para as aranhas-cruzeiras. A estrutura detalhada dos ovipositores dos grupos de opiliões é ainda muito pouco conhecida para poder-se dar aqui uma resposta conclusiva.

4.2. Monofiletismo dos Subgrupos:

A tabela 1 mostra que a maioria das subordens se caracteriza por um, no máximo dois tipos definidos de estrutura peniana. Assim, esse complexo de caracteres endossa em muitos casos grupos já claramente caracterizados por outros critérios (cf. Cap. 3.4 para os Laniatores, Palpatores, Cyphophthalmi: exoesqueleto ventral, glândulas tarsais nos machos, patas IV). A interseção entre Laniatores e Palpatores e a heterogeneidade dos Palpatores sugerem perguntas, a que só se pode responder parcialmente no momento:

4.2.1. As relações das tribos de Palpatores "Dyspnoi" e "Eupnoi" devem ser revistas (Tab 1). Resulta logo do caráter muscularização, que algumas das famílias estão colocadas erradamente e a divisão das tribos não pode ser mantida (cf. Cap. 5.1), assim, as principais diferenças no equipamento muscular (um ou dois músculos) e conseqüentes modos de funcionamento da glândula deixam advir dúvidas se os Palpatores no sentido tradicional podem constituir uma unidade monofilética. O caráter derivado "perna em laço" (cf. Cap 4.1.4) não pode ser tomado como indicação do monofiletismo dos Palpatores, porque não aparece em todas as famílias,

apenas nos Phalangiidae com suas numerosas subfamílias e nos Megalopsalididae, e também nas espécies de gêneros do hemisfério Sul, cuja alocação em família ainda está obscura. Além dos caracteres musculares existem outras diferenças agravantes entre os Eupnoi e os Dyspnoi. Como mais importante temos a estrutura do exoesqueleto ventral: em todas as espécies das famílias com dois músculos o esterno é soldado as bases das três primeiras ou de todas as ancas das patas e estendido entre elas como ponte firme. Nas espécies com um músculo, o esterno é envolvido em membranas e imerso entre as ancas.

Portanto, no momento, antes de resolverem as diferenças morfológicas de maneira segura, não se pode resolver se estes grupos de Palpatores podem ser tomados como grupos-irmãos, e não se deve fixar seu escalão. Sua colocação como superfamílias (cf. Cap. 5.1) parece mais adequada no estado atual do conhecimento.

4.2.2. Um critério importante para a gradação das numerosas e em parte heterogêneas famílias de Laniatores é ver em que relação de tempo os músculos de cada grupo foram reduzidos. O conhecimento atual permite as seguintes considerações:

4.2.2.1. Os Laniatores, que, com base em numerosos caracteres derivados podem ser considerados grupo monofilético (p. ex. estrutura e função dos pedipalpos, caracteres na estrutura do exoesqueleto ventral: lobos das ancas, sua ordenação, redução do esterno, posição do opérculo genital, cf. Cap 3.4), se dividem de início em dois grupos. O derivado perdeu a musculatura peniana. É um grupo hoje próspero, com numerosas espécies e famílias, preponderantemente tropicais e cosmopolitas. Na sua base temos os pouco numerosos Oncopodidae. O outro grupo, com pênis de um músculo, é representado na fauna atual por apenas quatro famílias, das quais somente os Triaenonychidae tem variedade digna de menção e conservam ampla área de ocorrência. Distribuem-se principalmente fora dos trópicos.

4.2.2.2. Existe por outro lado a possibilidade de que os Laniatores só tenham perdido a musculatura do pênis relativamente tarde. A pequena família Erebomastridae (com um músculo, Fig 14-15) parece indicar isso, porque tem a forma das unhas III e IV muito semelhante às de outras famílias sem músculo. Se esse caráter fosse tomado como muito forte, os Laniatores com pênis funcionando com pressão de hemolinfa (sem músculo, exceto os Oncopodidae) poderiam ser considerados grupo-irmão dos Erebomastridae – Em ambos os casos (4.2.2.1-.2.) os escalões dos grupos teriam de ser modificados.

4.2.3. Estrutura peniana semelhante em grupos certamente sem nenhum parentesco estreito (Laniatores e Palpatores com um músculo), mostram insistentemente que a semelhança desse caráter não deve indicar de maneira alguma parentesco ou monofilatismo (cf. Cap. 33). É provável um desenvolvimento paralelo – condicionado por "Pressão Seletiva Técnica" (GRASSHOFF, 1975).

5. Conseqüências para a sistemática

5.1. Subordem Palpatores

HANSEN & SOERENSEN (1904) dividiram a subordem Palpatores nas "tribos" Eupnoi e Dyspnoi segundo caracteres da morfologia dos estigmas traqueais, da posse de estigmas nas tíbias das patas, pela estrutura do ovipositor, do opérculo genital, etc. Pelos caracteres de musculatura entretanto os Dyspnoi devem ser polifiléticos, porque englobam famílias cujas espécies – na totalidade de cada uma – são dotadas de pênis com um ou dois músculos. Isso vale também para os gêneros da família Ischyropsalididae, da qual deve ser retirado o gênero *Nipponopsalis* MARTENS & SUZUKI 1966, com dois músculos (tab. 2). A separação é confirmada por outros caracteres – p. ex. morfologia do exoesqueleto ventral (cf. Cap. 4.2.1) Essas diferenças dentro dos Dyspnoi e até dentro de uma de suas famílias já são conhecidas há algum tempo (cf. SHEAR 1975), só que até hoje não tinham condição de serem interpretadas. Como conseqüência necessária os taxa Dyspnoi e Eupnoi devem desaparecer; em seu lugar entra a divisão dos Palpatores em superfamílias, para permitir o agrupamento mais preciso e panorama mais claro das relações de parentesco (cf. SHEAR 1975). Assim considero certa em princípio a divisão dos Palpatores nas superfamílias Caddoidea, Phalangoidea e Troguloidea, feita por SHEAR, e a aceito. Os Troguloidea são no entanto possivelmente polifiléticos, porque englobam famílias que diferem não só na estrutura peniana (Trogulidae, Nemastomatidae, Dicranolasmatidae, Nipponopsalididae *versus* Ischyropsalididae e Sabaconidae; cf. Tab. 1) mas também – coerentemente com esse agrupamento – na morfologia da região do esterno. Os Ischyropsalididae e Sabaconidae devem ser separados dos Troguloidea, e assinalados a uma superfamília própria, Ischyropsalidoidea. As espécies do gênero *Nipponopsalis* não concordam com os outros gêneros de Ischyropsalididae nem na estrutura do músculo nem no esqueleto esternal (Tab 2), e sim com os Troguloidea. Devem portanto ser incluídos nesta superfamília. O gênero não encaixa entretanto em nenhuma de suas famílias, portanto proponho uma família própria para ele, Nipponopsalididae n. fam. (Cap. 6).

Fica assim então a divisão dos Palpatores:

- a) Superfamília Troguloidea com as famílias Trogulidae, Nemastomatidae, Dicranolasmatidae e Nipponopsalididae.
- b) Superfamília Ischyropsalidoidea com as famílias Ischyropsalididae e Sabaconidae.
- c) Superfamília Phalangoidea com as famílias Phalangiidae (s.l.) e Megalopsalididae.
- d) Superfamília Caddoidea com a família Caddidae (s.l.)

As três últimas superfamílias deixam-se agrupar estreitamente. Semelhantes na estrutura do exoesqueleto (sinapomorfias?) e no pênis de um músculo indicam sua proximidade. Os Caddoidea constituem possivelmente o grupo basal comum para as outras duas.

Dentro dos Troguloidea reconhecem-se 2 famílias como grupos-irmãos: os Nemastomatidae e Dicranolasmatidae, que possuem como caracteres sinapomórficos cerdas esféricas nos pedipalpos (apenas nas formas jovens nesta última). A esse complexo de famílias pertencem também os gêneros japoneses e norte americanos *Dendrolasma* BANKS 1894 e *Ortholasma* BANKS 1894, que foram incluídos erradamente nos Troguloidea devido a sua aparência externa. Eles devem ser considerados na verdade com representantes do extremo oriente/Novo Mundo dos Nemastomatidae (Ortholasmatinae) (GRUBER in litt.) – sobre a colocação de Nipponopsalididae em Troguloidea veja o Cap. 7.

5.3. Subordem Laniatores

LOMAN (1900, 1903) dividiu esse táxon especialmente rico em formas em duas subordens, elevando os Triaenonychidae á subordem Insidiatores. ROEWER (p. ex. 1923) não seguiu suas argumentações.

KRATOCHVIL (1958), também sem tomar conhecimento da dicotomia de LOMAN, agrupou a imensidão de formas dos Laniatores, com razão em duas superfamílias: Oncopodoidea e Travunioidea, para o que serviu-se basicamente do caráter da forma da unha das patas III e IV: Oncopodoidea – 2 unhas na mesma base; Travunioidea – cada unha diferenciada, em geral em forma de escudo achatado dorso-ventralmente (exceção Erebomastriidae). Esse agrupamento corresponde agora totalmente àquele que agrupa as famílias pela musculatura do pênis. KRATOCHVIL não empregou esse caráter como critério e na verdade nem o conhecia: Oncopodoidea sem músculo e Travunioidea com um músculo. (MARTENS, 1972)

Totalmente independente das características de musculatura, ganhou atenção a pequena família que deu nome à superfamília, os Oncopodidae. Suas espécies se destacam por caracteres primitivos e armação peniana complexa (aparato de fixação?). São marcadamente diferentes das outras famílias de Oncopodoidea. Esse grupo merece uma superfamília especial dentro dos Laniatores e deve ser retirado dos Oncopodoidea (sensu KRATOCHVIL!). Com isso acentua-se adequadamente a posição isolada dessa família, o que frisa também ŠILHAVÝ (1961). O grupo "restante", imensamente maior dos Oncopodoidea (sensu KRATOCHVIL) deve ser agrupado em uma superfamília própria, Gonyleptoidea, que se baseia na subordem Gonyleptomorphi de ŠILHAVÝ (1961).

Fica assim portanto a divisão (provisória) dos Laniatores:

a) Superfamília Travunioidea (pênis muscularizado). b) Superfamília Oncopodoidea (nov. comb.: somente a família Oncopodidae; não Oncopodoidea KRATOCHVIL, esta inclui os Gonyleptoidea e Oncopodoidea como entendidos aqui; pênis sem musculatura). c) Superfamília Gonyleptoidea (nov. comb. correspondente à subordem Gonyleptomorphi ŠILHAVÝ 1961; Pênis sem musculatura.)

6. Discussão

Como ponto de partida do estudo temos a seguinte pergunta: se a porção ectodermal do aparato genital masculino, o pênis, permite considerações sobre a macrossistemática dos opiliões e as relações filogenéticas de seus subgrupos. Com base nos critérios desenvolvidos deve ser comprovado o monofiletismo dos opiliões até hoje tradicionalmente aceito, pelo princípio dos meios de correção mútua que corrige os caracteres e dá os primeiros passos para um sistema baseado em relações filogenéticas de grupos-irmãos. As expectativas do estudo foram satisfeitas no sentido que as categorias existentes do sistema já estão claramente delineadas ao nível de subordem pelas características penianas, principalmente quanto à muscularização. Isso comprova a princípio o alto valor desse complexo de caracteres para conclusões filogenéticas.

O valor conclusivo é diminuído porque se conhecem dentro dos Laniatores e Palpatores grupos que possuem os mesmos tipos de pênis, mas que por outros caracteres derivados de maneira nenhuma devem ser considerados intimamente aparentados, Além disso unidades da estrutura depõem contra tal suposição. Conclui-se daí que a formação de quatro tipos principais de estrutura peniana (cf. Cap. 26) por enquanto não deve ser incluída na ramificação basal da filogenia dos grupos de opiliões – isso por outro lado significa que tipos estruturais semelhantes

– se também diferem em ultra-estrutura – se colocam em ramificações basais completamente diferentes.

Também se deve levar em consideração que os grupos atuais sem músculo podem ter parentes próximos no sentido de grupo-irmão, que "ainda" não deram o passo evolutivo da perda de muscularização. Provavelmente os Laniatores caem em tal caso: pelo caráter de garras das patas os Erebomastriidae (um músculo) não pertenceriam aos Travunioidea, mas aos Gonyleptoidea (sem músculo). Apesar do inegável valor que os caracteres de morfologia genital oferecem junto à delimitação em nível de espécie, e também em nível de categoria de família, é necessário para o estabelecimento de um sistema filogenético o conhecimento exato de muitos outros complexos de caracteres, dos quais no momento dispomos ainda apenas de tentativas iniciais.

7. Apêndice: Os novos táxons

Ischyropsalidoidea

1879 Ischyropsalidae SIMON, Arachn. de France, 7: 265 (partim).

a – Morfologia genital: Pênis com um músculo, tendão no lado ventral da glândula, esta dobrável ventralmente por tensão muscular. Ovipositor ou curto (pouco mais longo que largo), não-segmentado e esparsamente setoso, projetado em ângulos rombos: Ischyropsalidae; com dois lobos redondos: Sabaconidae, ou ovipositor longo, densamente coberto com filas transversais de cerdas: Sabaconidae da Ásia oriental.

Esterno livre, não fundido com as coxas nas margens. Estigmas traqueais barrados. Tíbias das pernas I-IV sem estigmas acessórios.

Pedipalpos grandes, semelhantes às pernas ou inflados em forma de garrafa; garra tarsal reduzida ou ausente (*Crosbycus* ROEWER 1914). Cerdas especializadas nos pedipalpos – em geral presentes – como cerdas plumosas. Dentes queliceriais ou maciços ou moles-hialinos.

Escudo dorsal em geral manifestado como **scutum magnum**, às vezes com maior divisão em **scutum laminatum** e **scutum dissectum** (definições em MARTENS 1969), excepcionalmente como **scutum magnum** (*Hesperonemastoma* GRUBER 1970). [está assim no original, acho que é um erro].

Type-Genus: *Ischyropsalis* C. L. KOCH 1839.

Organização interna e parentescos: Os Ischyropsalidae e os Sabaconidae são definidos com segurança (ambos de distribuição holártica disjunta) Também a essa superfamília pertence o gênero *Crosbycus* ROEWER 1914 (do NE América do Norte e Japão), que possivelmente representa uma família monotípica (macho desconhecido).

Nipponopsalididae n. fam.

1950 Ischyropsalidae - ROEWER, Senckenbergiana 31 (1/2): 11 (partim: *Ischyropsalis abei* SATO & SUZUKI 1939).

1966 Ischyropsalidae - MARTENS & SUZUKI, Annot. Zool. Japon. 39 (4): 215 [partim: *Nipponopsalis abei* (SATO & SUZUKI 1939)], *N. yezoensis* (SUZUKI 1958), *N. coreana* SUZUKI 1966).

Família da superfamília Troguloidea, distinguível por:

a – Morfologia genital: ambos os feixes musculares ocupam quase todo o tronco. Tendões curtos. Região da glândula claramente com 3 pontas: uma mediana com a abertura do canal seminal e duas hastes laterais que envolvem (quase) completamente a primeira. Na área de transição tronco-glândula em um espécie corpos infláveis laterais (Figs 3-6), Ovipositor não-segmentado, pouco mais longo que largo, com filas transversais irregulares de pequenas verrugas e cerdas curtas; as duas hastes distais bissegmentadas da furca arredondadas com longas cerdas. Em geral semelhante ao ovipositor de Nemastomatidae (furca) e Trogulidae (glândulas, verrugas).

Escudo dorsal como scutum parvum na fêmea ocasionalmente reduzido. Quelícera mais longa que o corpo, armada com poderosos ganchos e espinhos. Pedipalpo delgado, filiforme ou semelhante à perna. Quelícera e pedipalpo sem órgão glandular.

Gênero-tipo: *Nipponopsalis* MARTENS & SUZUKI 1966.

A família é monotípica, o único gênero inclui 3 espécies no Japão e Coréia.

Parentesco: O gênero e a família estão completamente isolados dentro de Troguloidea (cf. MARTENS & SUZUKI 1966: 218), ainda mais porque as semelhanças externas com os Ischyropsalidoidea (Ischyropsalididae: *Ischyropsalis* C. L. KOCH 1839 e *Taracus* SIMON 1879) devem ser vistas meramente como convergências. Aproximá-la de alguma das famílias conhecidas de Troguloidea, por exemplo, com base na morfologia genital, não é possível.

8. Agradecimentos

Por troca de informações voluntária e fértil, concedo meus agradecimentos especiais ao Sr. Dr. Jürgen Gruber de Viena.

9. Literatura

- GRAAF, H. W. de (1882): Sur la construction des organes génitaux des Phalangiens. - Leiden.
- GRASSHOFF, M. (1973): Konstruktions- und Funktionsanalyse an Kopulationsorganen einiger Radnetzspinnen. - Aufsätze, Reden, senckenb. naturf. Ges. 24: 129-151; Frankfurt am Main.
- GRASSHOFF, M. (1974): Transformierungsreihen in der Stammesgeschichte - mechanischer Wandel an Kopulationsorganen von Radnetzspinnen. - Natur Museum 104 (11): 321-330; Frankfurt am Main.
- GRASSHOFF, M. (1975): Die Evolution komplizierter Kopulationsorgane - ein separater Adaptationsverlauf. - Aufsätze, Reden senckenb. naturf. Ges. 27: 61-68; Frankfurt am Main.
- GRUBER, J. (1969): Bemerkungen zur Genitalmorphologie und systematischen Stellung von *Metopilio australis* (Banks) (Phalangiidae: Opiliones, Arachnida). - Ann. Naturhist. Mus. Wien 73: 271-274; Wien.
- HANSEN, H. J., & SOERENSEN, W. (1904): On two orders of Arachnida, XI. (173 p.) - Cambridge.
- JUBERTHIE, Ch. (1964): Recherches sur la biologie des Opilions. (238 p.). - Paris.
- KRATOCHVIL, J. (1958): Die Höhlenweberknechte Bulgariens (Cyphophthalmi und Laniatores). Praha zäkladny Ceskosl. akad. ved. 30 (9): 372-396; Brno/Brünn.

- LOMAN, J. C. C. (1900). Ober die geographische Verbreitung der Opilioniden. - Zool. Jb. (Syst.) 13: 71-104; Jena.
- LOMAN, J. C. C. (1903): Vergleichend anatomische Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden. - Zool. Jb., Suppl. 6, 3 (1): 117-Zoo; Jena.
- MARTENS, J. (1969): Die Abgrenzung von Biospezies auf biologisch-ethologischer und morphologischer Grundlage am Beispiel der Gattung *Ischyropsalis* C. L. Koch 1839 (Opiliones, Ischyropsalididae). Zool. Jb. (Syst.) 96: 133-164; Jena.
- MARTENS, J. (1972): *Ausobskya athos*, der erste Krallenweberknecht aus Griechenland (Opiliones, Phalangodidae). Mit Bemerkungen zur Familien-Gliederung der europäischen Laniatores. Senckenbergiana biol. 53 (5/6) : 431-440; Frankfurt am Main.
- MARTENS, J. (1975): *Ischyropsalis hellwigi* (Opiliones). Paarungsverhalten. - Encyclopaedia Cinematographica Film E 1128, Beiheft (11 p.); Göttingen.
- MARTENS, J. (1976): Opiliones aus dem Nepal-Himalaya. III. Oncopodidae, Phalangodidae, Assamiidae. Senckenbergiana biol. 57 (4/6): [no prelo]; Frankfurt am Main.
- MARTENS, J., & SUZUKI, S. (1966): Zur systematischen Stellung ostasiatischer Ischyropsalididen-Arten (Arachnoidea, Opiliones, Ischyropsalididae). - Annot. Zool. Japon. 39 (4): z15-zzi, Tokyo.
- PETERS, D. St., & GUTMANN, W. F. (197-1): Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktionsreihen. - Z. zool. Syst. Evolutionsforschung 9 (4): 237-163; Hamburg.
- POCOCK, R. I. (1902): Some points in the morphology and classification of the Opiliones. - Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 10: 504-516; London.
- RAFALSKI, J. (1958): A discription of *Siro carpaticus* sp. n. with remarks an the morphology and systematics of the Cyphophthalmi (Opiliones). - Acta Zool. Cracov. 2 (23): 521-556; Kraków/Krakau.
- ROEWER, C.-F. (1923): Die Weberknechte der Erde. - Jena.
- SHEAR, W. A. (1975): The Opilionid family Caddidae in North America, with notes an species from other regions (Opiliones, Palpatores, Caddoidea). - J. Arachnol. 2: 65-88; Lubbock/Tex., USA.
- ŠILHAVÝ, V. (1961): Die Grundsätze der modernen Weberknechttaxonomie und Revision des bisherigen Systems der Opilioniden. - XI. Intern. Kongr. Entolnol. 1: 262-267; Wien 1960.
- SIMON, Eu. (1879): Les Arachnides de France, 7: 116-332; Paris.
- THORELL, T. (1876): Sopra alcuni Opilioni (Phalangidea) d'Europa e dell'Asia occidentale, con un quadro dei generi Europei di quest'ordine. - Ann. Mus. civ. Stor. natur., 8: 452-508; Genova/Genua.

Endereço do autor: Assistenz-Professor Dr. Jochen Martens, Zoologisches Institut der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz, Saarstraße 21, D-6500 Mainz am Rhein; Bundesrepublik Deutschland - F. R. Germany.