

Andréa Lúcia Teixeira de Souza

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Andréa Lúcia Teixeira de Souza
e aprovada pela Comissão Julgadora.

João Vasconcellos Neto 07/2/95

Estratégias de captura de presas e análise da estrutura social de
colônias de *Anelosimus eximius* (Theridiidae).

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como
requisito parcial para obtenção do grau de Mestre
em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos-Neto

Campinas

1995

So89e

25670/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

UNIDADE 73C
 N.º CHAMADA:
T/UNICAMP
So89e
 E.
8/25670
 PROC. 433/95
 C D
 PREÇO R\$ 11,00
 DATA 28/09/95
 N.º CPD

CM-00077038-6

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA
 BIBLIOTECA CENTRAL - UNICAMP

Souza, Andrea Lucia Teixeira de
 So89e Estratégias de captura de presas e análise da estrutura social
 de colônias de *Anelosimus eximius* (Theridiidae) Andrea Lucia
 Teixeira de Souza. - - Campinas, SP : Is.n.1, 1995.

Orientador : Joao Vasconcellos-Neto.
 Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas,
 Instituto de Biologia.

1. Aranha. 2. Sociabilidade. 3. Interação predador-presa.
 I. Vasconcellos-Neto, Joao. II. Universidade Estadual de
 Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Dedicada aos meus pais, Elza e Dubinha que tanto
se esforçaram para que eu pudesse estudar...

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador João Vasconcellos-Neto pela amizade e dedicação durante todo o meu curso de mestrado. Pela grande ajuda no campo e excelente orientação em todas as fases deste trabalho.

Ao meu companheiro Marcel Okamoto Tanaka pela ajuda insubstituível na fase de análise e redação da tese. Por todas as discussões, trocas de idéias e principalmente, pela paciência e consolo nas horas difíceis.

Ao amigo Fernando Fortunato (Fêfo) pela ajuda no campo e laboratório, pelas inúmeras sugestões que enriqueceram este trabalho e especialmente, pela grande amizade que tornou este mestrado ainda mais divertido.

Aos meus amigos Cláudia, Raoni, Uira e D. Nancy por tornar a minha vinda para Campinas possível e tão agradável quando me receberam em casa como se fossem a minha família.

Aos meus amigos, que também viveram comigo, Tereza Sposito, Fernanda Klein e Samuel (Samuca) pela companhia, amizade e ajuda durante a execução da tese.

Aos meus pais Dubinha e Elza e aos meus irmãos An² e Trebé que tanto me apoiaram, cada um à sua maneira, a estudar biologia.

Aos amigos de BH: Bel, Toninho, Elizete, Giovanna, Zé Antônio, Lívia, Ivana, San, Mônica, Eduardo e Lúcio, que ficaram torcendo por mim à distância.

Ao Prof. e amigo José Eugênio pelo incentivo a prestar o mestrado na UNICAMP, e por toda a ajuda e troca de idéias no início do curso.

A todos os amigos e colegas da UNICAMP que contribuíram para o meu bem estar em Campinas.

Ao Prof. Ademir Petenate pela orientação nas análises estatísticas e aos monitores André e Carla pelas discussões. Ao Prof. Antônio Gilli e ao João Paulo pelo desenvolvimento da fórmula da área do elipsóide.

Ao Prof. W. Benson pela ajuda no desenho do projeto da tese.

Aos Profs. Rogério Parentoni Martins, Thomas Lewinsohn e Eleonore Setz pelas correções e sugestões na análise prévia que ajudaram a enriquecer este trabalho.

À Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce pela permissão das coletas de campo e estadia na Reserva, em especial às moças da cozinha e ao Messias, que me ajudou a encontrar muitas de minhas teias.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa - CNPq pela bolsa concedida durante o curso de Mestrado.

À Fundação M.B. pela bolsa concedida nos últimos seis meses da execução deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	iii
INTRODUÇÃO	1
BIOLOGIA DE <i>ANELOSIMUS EXIMIUS</i>	4
ÁREA DE ESTUDO	8
Capítulo 1 - Interações comportamentais predador-presa em <i>Anelosimus eximius</i> (Theridiidae).	10
INTRODUÇÃO.....	11
Objetivos específicos	14
MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
Análises dos resultados	17
RESULTADOS	21
Comportamento das presas na teia.....	21
Comportamento de predação	23
Tempo de imobilização e primeira picada	27
Frequência de picadas	30
Local de picada	32
DISCUSSÃO.....	36
Recrutamento de indivíduos	36
Comportamento de ataque.....	37
Capítulo 2 - Estrutura social e divisão de trabalho de <i>Anelosimus eximius</i> (Theridiidae).	41
INTRODUÇÃO.....	42
Objetivos específicos	44
MATERIAIS E MÉTODOS.....	45
Estimativas dos estádios dos indivíduos	45
Reparo das teias	46
Tamanho das fêmeas adultas e o número de indivíduos por ovissaco	46
Análises dos dados.....	47
RESULTADOS.....	48
DISCUSSÃO.....	57
CONSIDERAÇÕES FINAIS	59
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61
APÊNDICE 1	66

LISTA DAS FIGURAS E TABELAS

Figura 1 - Visão geral de uma colônia de <i>A. eximius</i>	5
Figura 2 - Fotografia de uma parte da teia de <i>A. aximius</i> mostrando um abrigo situado sob folhas da vegetação englobada pela teia	5
Figura 3 - Visão de um abrigo situado sob uma folha mostrando indivíduos adultos, subadultos, jovens e ovissacos.....	7
Figura 4 - Um grupo de indivíduos (<i>A. eximius</i>) subjugando uma mariposa no interior do arcabouço central da teia.....	7
Figura 5 - Localização da área de estudo	8
Figura 6 - Aproximações às elipses e ao tronco de cone para as estimativas de área superficial e volume corporal das presas utilizadas nos experimentos.	20
Figura 7 - Relações entre o número de aranhas recrutadas e o comprimento corporal do inseto.....	23
Figura 8 - Proporção média de aranhas vigilantes com relação ao número total de aranhas recrutadas para diferentes tipos de presas.....	26
Figura 9 - Relação entre o tempo de imobilização por unidade de volume e o número de aranhas recrutadas.....	28
Figura 10 - Tempo anterior à primeira picada para os diferentes tipos de presas.	29
Figura 11 - Número de picadas por segundo de manipulação para os diferentes tipos de presas	31
Figura 12 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e restante do número de picadas em moscas por <i>A. eximius</i>	32
Figura 13 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e restante do número de picadas em mariposas por <i>A. eximius</i>	33
Figura 14 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e restante do número de picadas em vespas por <i>A. eximius</i>	34
Figura 15 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e restante do número de picadas em gafanhotos por <i>A. eximius</i>	35
Figura 16 - Comprimento versus largura do cefalotórax de aranhas em diferentes estádios	48
Figura 17 - Estrutura etária das cinco colônias estudadas de <i>Anelosimus eximius</i> . (SbA 1 e 2) Subadultos do tipo 1 e 2.	50
Figura 18 - Relação entre a densidade de indivíduos na teia e a proporção de aranhas ativas com relação ao número total de indivíduos.	52

Figura 19 - Distribuição de frequências em classes de área do cefalotórax de fêmeas adultas nas colônias estudadas	54
Figura 20 - Comprimento e largura do cefalotórax de fêmeas adultas	55
Figura 21 - Relação entre o número de indivíduos por ovissacos e o número de aranhas ativas por fêmea adulta	56
Tabela 1 - Modelos de regressão ajustados entre o volume corporal e o comprimento total dos quatro tipos de presas separados na subamostra.	18
Tabela 2 - Modelos de regressão ajustados entre o número de aranhas recrutadas e o comprimento corporal dos quatro tipos de presas usados nos experimentos	24
Tabela 3 - Análise de variância de dois fatores do número de aranhas na captura de diferentes tipos de presas quanto ao tamanho e taxon	25
Tabela 4 - Matriz das diferenças das médias absolutas das proporções das aranhas vigilantes conforme o teste de TUKEY e as probabilidades associadas.	27
Tabela 5 - Matriz das diferenças das médias absolutas do tempo antes da primeira picada conforme o teste de TUKEY e as probabilidades associadas ..	30
Tabela 6 - Matriz das diferenças das médias absolutas do tempo antes do número de picadas conforme o teste de TUKEY e as probabilidades associadas.	31
Tabela 7 - Medidas de área do cefalotorax de aranhas em diferentes estádios fora dos ovissacos	49
Tabela 8 - Comparações entre a distribuição da estrutura etária das colônias através de Qui-quadrado.....	51
Tabela 9 - Matriz das diferenças absolutas da área do cefalotórax de fêmeas adultas.....	53

RESUMO

As aranhas sociais são caracterizadas pela cooperação entre os indivíduos na captura de presas, na manutenção da teia comunal e no cuidado parental. O forrageamento em grupo pode aumentar a disponibilidade de recurso alimentar, por permitir a captura de presas que são inacessíveis para aranhas solitárias.

A aranha social *Anelosimus eximius* (Theridiidae) habita orlas e clareiras de florestas em regiões tropicais da América do Sul. As colônias variam de 1000 a 10000 indivíduos em uma única teia em forma de cesto. As aranhas dessas colônias conseguem capturar presas até 30 vezes maiores que o tamanho corporal de um indivíduo da colônia.

Este estudo foi dividido em duas partes: a primeira descreve o comportamento de predação de *A. eximius*. Para isso, foram realizados experimentos de lançamento nas teias de dípteros, lepidópteros, himenópteros e ortópteros com diferentes tamanhos corporais. Em cada experimento foram registrados: o número de aranhas recrutadas para a manipulação, o número de aranhas participando ativamente da manipulação enredando e picando as presas, o tempo total para a imobilização da presa, o tempo antes da primeira picada, o número total de picadas e a parte do corpo da presa que as recebeu. Na segunda parte verificou-se a existência da divisão de trabalho no processo de captura de presas e sua influência no sucesso reprodutivo das colônias. Para isso, presas foram lançadas em teias e filmados os processos de subjugação para verificar os estádios participavam do processo de captura de presas. Posteriormente as colônias foram coletadas, sendo contados o número de indivíduos de cada estádio e o número de indivíduos por ovissaco. Foram também medidos e comparados o tamanho do cefalotórax de fêmeas fecundadas entre não-fecundadas.

Os resultados mostraram que *Anelosimus eximius* discrimina presas de diferentes tamanhos e categorias taxonômicas. A probabilidade de fuga da teia e o risco de danos às aranhas durante o processo de captura de presas, são os principais fatores que diferencia o comportamento de subjugação entre os diferentes tipos de presas.

A estrutura etária das colônias de *A. eximius* compõem-se de sete estádios e apenas os indivíduos subadultos e fêmeas adultas participam da subjugação de presas e reparo das colônias.

A proporção desses indivíduos nas colônias correlacionou negativamente com a densidade de indivíduos nas teias, com o tamanho médio de fêmeas adultas e com o número de indivíduos por ovissaco.

A. eximius provavelmente apresenta hierarquia de dominância e divisão de trabalho. Uma distribuição bimodal na estrutura etária de colônias grandes mostrou que alguns indivíduos podem completar a última muda mais cedo. Além disto, como as fêmeas fecundadas possuem maiores dimensões de cefalotórax em relação às não fecundadas é possível que fêmeas maiores tenham uma maior probabilidade de se reproduzirem.

ABSTRACT

Social spiders are characterized by cooperation among individuals on prey capture, communal web maintenance and parental care. Group foraging may lead to a greater availability of food resources, allowing capture of prey unaccessible for solitary spiders.

The social spider *Aneloximus eximius* (Theridiidae) inhabits tropical areas in South America, in forest borders and gaps. There may be groups consisting of 1.000 up to 10.000 individuals inhabiting a unique web, that has a sheet shape. These spiders can capture prey 30 times larger than their own size, within a very diversified diet.

This study was divided in two distinct parts. In the first part, predation behaviour of these spiders was described. Several experiments were made, where different types of prey belonging to 4 orders were thrown in the webs: Diptera (flies), Lepidoptera (moths), Hymenoptera (wasps) and Ortoptera (grasshoppers). For each kind of prey a gradient of body sizes was used. In each experiment the following responses were recorded: number of spiders recruited to prey manipulation, number of spiders taking part actively in manipulation processes (wrapping and biting the prey), time before the first bite, prey immobilisation total time, total number of bites and part of prey body that was bitten. The purpose of the second part was to verify the existence of labor division in prey capture processes and its influence in reproductive success of this species' colonies. To study this issue, several prey items were thrown in different sized webs, while the subjugation processes were filmed. Thus it was possible to detect which instars took part in prey capture activities. The colonies were collected, so that the number of individuals in each instar and the number of individuals produced per ovisac could be determined. Cephalothorax of fecundated and non-fecundated females were measured and compared.

This study showed that *Aneloximus eximius* discriminates different kinds of prey in relation to taxon and body size. The probability that the prey escapes from the web and the risk of injury for the spiders during prey capture processes constitute the main factors that shape subjugation behaviour of these spiders for distinct types of prey.

The age structure of this species' colonies is distributed along seven instars. The range of ages that take part in predation processes and web repair was restricted between the fifth and seventh instars, beyond adult females.

These individuals' proportions was negatively correlated with the density in the webs, the mean size of adult females the number of individuals per ovissac.

A. eximius probably present a dominance hierarchy and division of labor. A bimodal distribution of the large colonies' age structure showed that some individuals may get to adult stage earlier. Moreover, as fecundated females have larger cephalotorax in relation to non-fecundated, larger females may have a larger chance to reproduce.

INTRODUÇÃO

As respostas comportamentais do forrageamento animal têm sido frequentemente exploradas sob o princípio de otimização ou maximização do ganho energético ou reprodutivo. Os modelos pressupõem que qualquer processo de decisão resultando na obtenção de maiores quantidades enérgicas também maximiza a aptidão darwiniana (Krebs 1978, Maynard Smith 1978, Pyke 1984).

As respostas específicas de um predador são determinadas através da interação entre sua morfologia aliada a uma variedade de fatores complexos, tais como o tipo de presa, a estrutura do habitat, a presença de competidores, as condições físicas e as interações entre eles (Endler 1991). Consequentemente, variações no comportamento de predação devem ser esperadas entre espécies de diferentes tamanhos corporais, estratégias reprodutivas, padrões de desenvolvimento e organização social (Bekoff 1983).

O forrageamento em grupo pode aumentar a eficiência de captura de presas, reduzir a probabilidade de fuga e os riscos de danos ao predador e facilitar o aprendizado de captura de presas (Clark & Mangel 1984).

A maioria das espécies de aranhas são solitárias, entretanto, algumas espécies podem viver em grupos temporários ou permanentes (Buskirk 1981). Em grupos permanentes, os indivíduos cooperam na construção e manutenção de uma teia comunal, na captura de presas e no cuidado à prole. Wilson (1975) qualificou essas espécies como sociais.

O comportamento cooperativo de aranhas sociais evoluiu independentemente em pelo menos seis famílias: Theridiidae, Agelenidae, Eresidae, Amaurobiidae, Dictinidae e Uloboridae (Buskirk 1981). As vantagens da cooperação entre indivíduos de espécies sociais são basicamente: proteção contra predadores e parasitas, exploração de locais e capturas de presas inacessíveis para espécies solitárias (Buskirk

1981, Christenson 1984, Nentwig 1985, Breitwisch 1989, Rypstra 1990). Além disso, a captura cooperativa reduz a variância na obtenção do suprimento alimentar por indivíduo, pois as presas capturadas são divididas entre os integrantes da colônia (Uetz 1988, Rypstra 1990). Estes casos têm sido objeto de estudos intensivos, contribuindo para um maior entendimento sobre a evolução do comportamento social.

A formação de grupos em aranhas se restringe quase totalmente a regiões tropicais, em locais com alta disponibilidade de presas (Buskirk 1981, Riechert & Luczak 1982, Uetz 1992). A distribuição de recursos, no tempo e no espaço, é um fator limitante à formação de grupos cooperativos, já que a disponibilidade de alimento por indivíduo deve decrescer com o aumento do tamanho do grupo exceto onde os recursos forem superabundantes (Packer and Ruttan 1988, Uetz 1992).

Os grupos variam grandemente em tamanho e complexidade (Caraco & Pulliam 1984), resultando em diferentes relações de custos e benefícios para cada indivíduo (Slobochikoff 1984). Os benefícios individuais do comportamento cooperativo variam entre as espécies de aranhas e podem resultar de um balanço entre a eficiência de captura e a divisão de recursos (Breitwisch 1989).

A divisão de presas é assimétrica entre os indivíduos da colônia (Vollrath & Rohde-Arndt 1983, Ward & Enders 1985), isto é, fêmeas de maior porte normalmente têm acesso a maiores quantidades de alimento; e apenas estes indivíduos conseguem acumular energia suficiente para a reprodução, o que pode ser geneticamente determinado (West-Eberhard 1979, Slobochikoff 1984). Rypstra (1993) sugere que esta assimetria é um importante passo para a evolução da divisão de trabalho, que caracteriza os organismos eussociais.

Numerosos estudos sobre os hábitos alimentares de aranhas mostram que a eficiência na subjugação de presas é proporcional ao aumento do número de integrantes do grupo que participam da captura (Jackson 1977, Vollrath & Arndt 1983, Nentwig 1985, Breitwisch 1989, Rypstra 1990). Mas pouco se conhece sobre as

variações no comportamento cooperativo destes animais em resposta à presas de diferentes tipos, assim como sua influência na eficiência de predação e no sucesso reprodutivo das colônias.

O objetivo deste estudo foi verificar quais são os efeitos da cooperação entre os integrantes das teias de uma espécie social *Anelosimus eximius* (Theridiidae) na eficiência de obtenção dos recursos alimentares, através da determinação das táticas de captura utilizadas frente a presas de diferentes tamanhos e categorias taxonômicas. As relações desta cooperação no sucesso reprodutivo de colônias desta espécie também são examinados.

Biologia de *Anelosimus eximius*

O gênero *Anelosimus* possui 25 espécies conhecidas, sendo 14 espécies endêmicas do Chile. Várias espécies constroem teias comunais, mas apenas *Anelosimus eximius* foi classificada como eussocial (Vollrath 1986).

A aranha *Anelosimus eximius* (Theridiidae) habita as regiões tropicais da América do Sul e forrageia cooperativamente em colônias de 1000 a 10000 indivíduos (Buskirk 1981). As colônias distribuem-se geralmente em orlas e clareiras de florestas sobre a copa de arbustos e árvores, sendo comuns também em beiras de lagos e riachos (Vollrath & Rohde-Armdt 1983; Christenson 1984, Nentwig 1985).

Essas colônias se iniciam com a construção de pequenos cestos a partir da dispersão de algumas fêmeas e machos adultos de colônias maiores. Esses cestos se expandem até a sua divisão em colônias menores. Durante a expansão pode ou não haver a dispersão de alguns adultos. Nessa espécie, ainda não foi registrado a dispersão de jovens por balonismo (Christenson 1984, Vollrath 1986, Vasconcellos-Neto com. pess.)

Os integrantes da colônia constroem juntos uma grande teia em forma de cesto. A parte superior da teia é composta de fios de interceptação que podem alcançar até 2.5 de altura, fixando-se em ramos mais altos da vegetação (Fig. 1). O fundo da teia é composto de uma malha fina de seda (Fig. 2), e o interior consiste de um arcabouço de fios emaranhados e entre-cortados por galerias, com diâmetros de aproximadamente 2cm, podendo englobar vários metros cúbicos de vegetação (Brach 1975, Christenson 1984, Vasconcellos-Neto com. pess.). Os locais de reprodução e abrigo são espaços abertos situados debaixo das folhas da vegetação, no interior deste arcabouço central (Fig. 3).



Figura 1 - Visão geral de uma colônia de *A. eximius*



Figura 2 - Fotografia de uma parte da teia de *A. eximius* mostrando um abrigo situado sob folhas da vegetação englobada pela teia.

Nos períodos de atividade, os indivíduos se movimentam nas diversas galerias espalhadas no interior do arcabouço central e apenas os indivíduos jovens se mantêm nos locais de abrigo. Nos períodos fora do horário de pico, todos os indivíduos ficam inertes nos abrigos embaixo das folhas (Fig. 2). (Christenson 1984). As atividades de manutenção e reparo da teia ocorrem ao entardecer, frequentemente após chuvas e ventos fortes (Brach 1975).

Os cestos podem estar conectados entre si com fios de seda na porção superior da estrutura da teia. Nesta situação, as colônias são denominadas de colônias complexas e seus integrantes podem deslocar-se facilmente entre os cestos através dos fios superiores que são interligados. As teias sem qualquer conexão com outras são denominadas de colônias simples (Vollrath & Rohde-Arndt 1983).

Quando um inseto cai na teia, vários indivíduos do grupo movem em sua direção manipulando juntos, através de deposição de fios e picadas até a subjugação (Fig. 4). Findo este processo, as aranhas extraem juntas o alimento (Vollrath & Rohde-Arndt 1983, Christenson 1984, Nentwig 1985, Rypstra & Tirey 1991). O ataque em conjunto, garante a estas aranhas relativamente pequenas (fêmeas adultas com 5.1 mm de comprimento e 1.1 mg de peso "in vivo") a captura de insetos de até 30 vezes o seu tamanho corporal (Nentwig 1985; Rypstra & Tirey 1991).

Os ovissacos são esféricos e construídos por fêmeas individuais. Em colônias de laboratório foi registrado a eclosão de 21 a 24 jovens por ovissaco depois de 20 a 25 dias de sua construção (Brach 1975).



Figura 3 - Visão de um abrigo situado sob uma folha mostrando indivíduos adultos, subadultos, jovens e ovissacos.

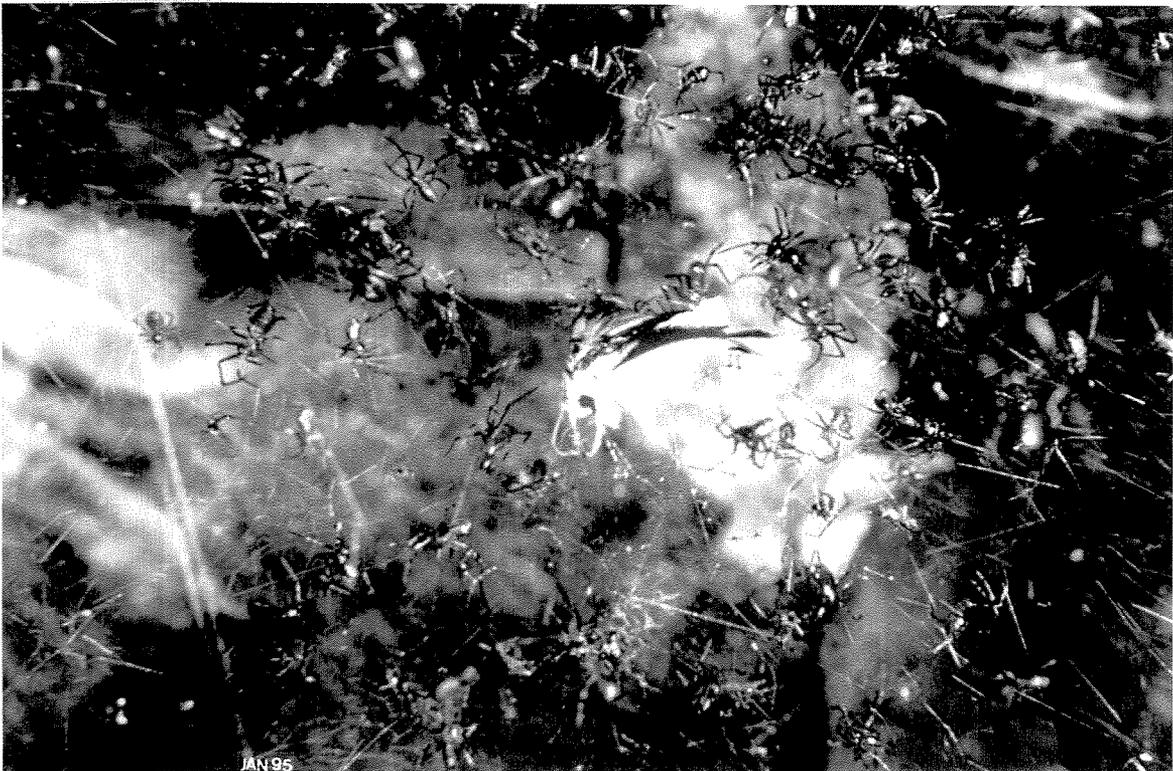


Figura 4 - Um grupo de indivíduos (*A. eximius*) subjugando uma mariposa no interior do arcabouço central da teia.

Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Reserva Florestal de Linhares pertencente à Companhia Vale do Rio Doce (RFCVRD). A Reserva se encontra nos municípios de Linhares e São Mateus, ao norte do Estado do Espírito Santo (entre $19^{\circ}06'$ e $19^{\circ}18'$ S e entre $36^{\circ}45'$ e $40^{\circ}19'$ W) (Fig. 5).

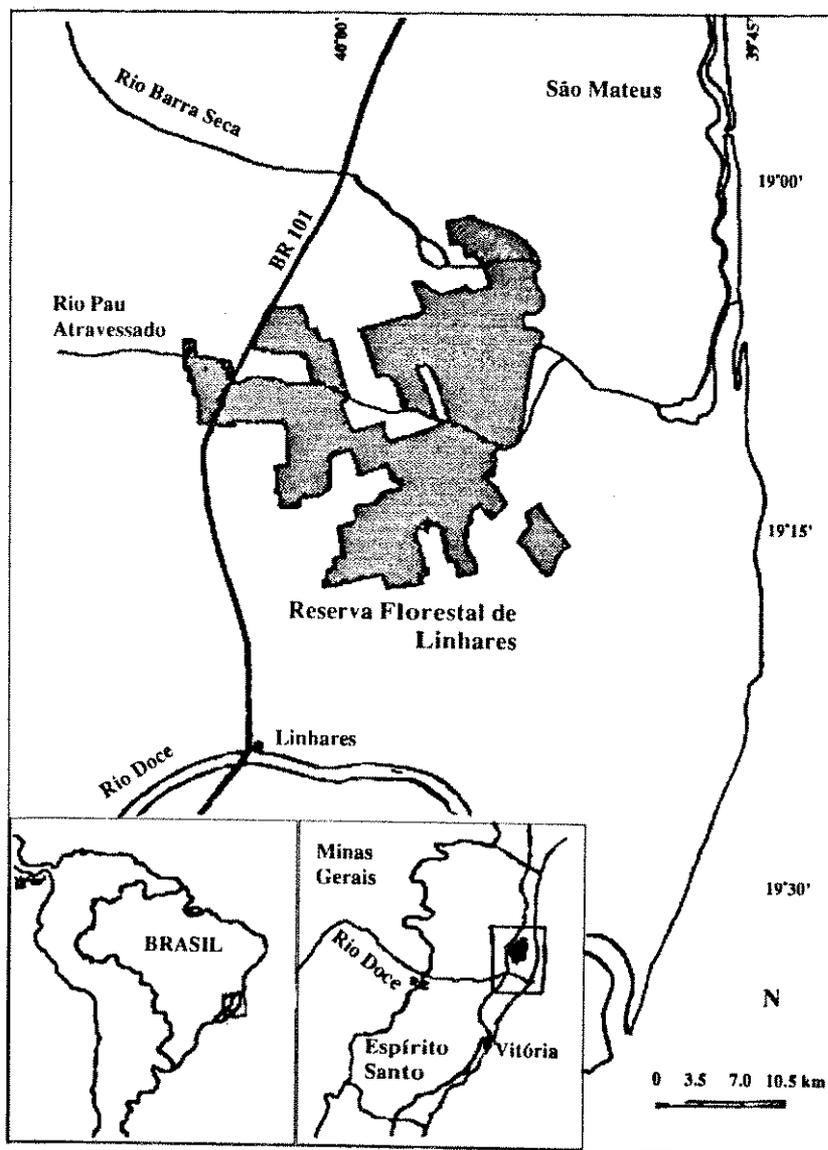


Figura 5 - Localização da área de estudo

O relevo é caracterizado por uma sequência de colinas tabulares entrecortado por vales amplos e rasos com altitudes que variam de 28 a 65 metros. O clima da região é quente úmido, com a estação chuvosa no verão entre os meses de outubro a março e uma seca no inverno. Na classificação de Koppen, o clima da área pertence ao grupo "Aw" (Jesus 1988).

A área possui 21787 hectares de cobertura vegetal formada por floresta Sub-tropical úmida Holdridge (1967). A vegetação foi denominada de hiléia bahiana (Lima 1966) e compreende uma tipologia particular de mata atlântica por suas características fisionômicas e florísticas (Peixoto & Gentry 1990).

Capítulo 1 - Interações comportamentais predador-presa em
Anelosimus eximius (Theridiidae).

INTRODUÇÃO

Em aranhas, a dieta ótima de presas é bastante diversificada em relação às que são exibidas por muitos grupos de animais. Com exceção de poucas espécies que se especializam em algumas presas que são abundantes no habitat em que vivem, a maioria das famílias são predadores generalistas (Edwards *et al.* 1974, Holldobler 1979, Mackay 1982, Uetz 1992).

Alguns tipos de presas são inviáveis para aranhas. Estes incluem animais de tamanho inapropriado para as dimensões do aparelho bucal como, por exemplo, coleópteros de grande massa corporal e élitros espessos; animais impalatáveis tais como besouros das famílias Chrysomelidae e Coccinellidae, percevejos, larvas e adultos de alguns lepidópteros e algumas vespas e formigas predadoras que possam causar danos às aranhas durante o processo de captura e manipulação (Riechert & Luczak 1982, Riechert & Harp 1987). No entanto, estes predadores são capazes de capturar a maioria das presas, particularmente quando é baixa a abundância de presas (Riechert 1991). Isto reflete basicamente uma adaptação a suprimentos alimentares heterogêneos ao longo do tempo e a adoção da estratégia de caça do tipo "senta-e-espera", que normalmente proporciona uma menor quantidade de presas do que a obtida por predadores móveis (Turnbull 1973, Greenstone 1979, Riechert e Luczak 1982, Riechert & Harp 1987).

A alta eficiência de captura de presas destes animais está estreitamente relacionado a dois fatores: rejeição de presas de difícil manipulação e o desenvolvimento de métodos de ataque específicos à presas particulares (Turnbull 1973, Olive 1980, Riechert & Luczark 1982, Riechert 1991).

A maioria das espécies de aranhas respondem às suas presas em uma sequência de unidades comportamentais: localização, ataque e imobilização, remoção do local de captura e transporte para o sítio de alimentação (Robinson 1975). Indivíduos de uma mesma espécie podem discriminar tipos distintos de presas e usar diferentes

repertórios comportamentais no processo de predação quanto ao número, natureza e ordem destas sequências, seguindo os pressupostos da teoria do forrageamento ótimo (Riechert & Luczak 1982, Riechert 1991).

O forrageamento em grupo pode influenciar na utilização do recurso alimentar e aumentar a eficiência de captura de presas. No entanto, a quantidade de energia adquirida por indivíduo decresce com o tamanho do grupo (Pulliam & Caraco 1984, Ranta *et al.* 1993). A partilha de alimentos pode ser desvantajosa especialmente em aranhas de teia, que utilizam armadilhas estáticas e são incapazes de controlar os tipos de presa que caem em suas teias. Apesar disso, aranhas sociais, como *Anelosimus eximius*, podem viver em grupos de até milhares indivíduos numa única colônia (Christenson 1984, Nentwig 1985). Vários estudos demonstraram que essas aranhas desenvolveram algumas táticas para aumentar sua taxa de sucesso de captura por indivíduo e capturam presas que são inacessíveis para aranhas solitárias (Nentwig 1985, Rypstra 1990, Rypstra & Tirey 1991). Em ambos os casos, o comportamento social deve beneficia-las em termos de energia ou tempo ganho.

Alguns estudos mostram que a capacidade de discriminação de presas em diferentes espécies de aranhas é um contínuo. De um lado estão os especialistas, dictinídeos que se alimentam basicamente de dípteros e respondem a uma faixa estreita de frequências de vibrações correspondentes aos batimentos das asas das presas. No outro extremo, há algumas espécies que discriminam apenas as presas potenciais quanto ao tamanho, com base em informações de seu peso transmitidas através da teia (Valerio 1974, LeSar & Unzicker 1978, Riechert & Luczak 1982, Uetz 1992). Em aranhas sociais, o recrutamento de indivíduos pode diferir com relação ao tamanho e ao tipo de presa que são, na maioria, coleópteros, himenópteros, ortópteros, dípteros e lepidópteros (Nentwig 1985, Marques 1991, Rypstra & Tirey 1991, Pasquet & Krafft 1992). No entanto, existem ainda poucas informações acerca da discriminação de presas de aranhas sociais.

O objetivo deste estudo foi verificar se *A. eximius* apresenta diferentes respostas comportamentais frente a diferentes tipos de presas quanto ao tamanho e ao taxon.

Objetivos específicos

Este trabalho verifica se:

1. Há alterações no recrutamento de aranhas na captura de presas de diferentes tamanhos.
2. O recrutamento de indivíduos responde aos padrões de comportamento de presas de diferentes tipos.
3. O número de aranhas recrutadas excede o número de aranhas que participam ativamente da manipulação.
4. O tempo de manipulação diminui com o aumento do número de aranhas atraídas pelas presas.
5. Há alguma relação entre presas de diferentes potenciais de injúria às aranhas e o intervalo de tempo entre a queda da presa e a primeira picada.
6. Há diferenças na subjugação de diferentes presas quanto ao ataque direto através de picadas e a deposição de fios de seda.
7. As aranhas escolhem o local do corpo da presa para picar e se essa preferência difere entre os tipos de presas.
8. O local das picadas difere entre o início e o fim do processo de subjugação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Este estudo foi desenvolvido durante os meses de julho de 1992 e 1993. As colônias de *Anelosimus eximius* situavam-se nas margens das estradas ou em clareiras dentro da mata, podendo ocorrer isoladamente ou de forma agregada, em distâncias variando de meio a cinco metros da teia mais próxima. Nestas agregações, registrou-se a ocorrência de uma a treze colônias num mesmo local, algumas delas interligadas por fios de seda.

Um censo preliminar das colônias presentes na área de estudo mostrou que o volume dessas colônias variava entre 6.6 a 1048.2 dm³ ($X = 360.5 \pm 332.0$ dm³, n = 28) e se distribuíam nas margens de estradas e interior de clareiras. As colônias selecionadas e marcadas para os experimentos se distribuíam à beira das estradas em diferentes pontos da área de estudo. Estas colônias possuíam tamanhos médios aproximados entre si ($X = 345.3 \pm 177.2$ dm³, n=15), para evitar o efeito do tamanho do ninho no padrão de captura das aranhas.

Antes da definição dos tipos de presas a serem usados nos testes de predação, foi necessário o conhecimento do tamanho e taxon das presas que caíam de forma natural. Para isso, observações das atividades foram realizadas em diferentes horas do dia para selecionar as horas de pico para a realização dos experimentos, bem como um levantamento das presas capturadas. Estes dados foram obtidos através do exame do tamanho e do taxon (ordem) dos restos de presas coletados nas teias (exoesqueleto) e de presas capturadas durante as observações.

A maioria dos insetos capturados nestas colônias variava entre 0.5 a 5cm de comprimento e pertencia às ordens: Coleoptera, Odonata, Hymenoptera, Homoptera, Diptera, Lepidoptera e Orthoptera. Dentre as presas mais comuns, quatro ordens foram

escolhidas com base nas diferenças das vibrações emitidas dentro da teia e nos riscos de causar injúrias às aranhas: moscas, mariposas, vespas e gafanhotos.

Os experimentos consistiram de lançamentos de presas das quatro ordens descritas acima, uma cada vez, em diferentes pontos das teias, de 9 às 12 e entre 15 e 17 horas, períodos que coincidiram com os picos de atividade desta espécie na área estudada. O local de lançamento de cada presa dentro da teia foi escolhido com a observação prévia de que não haviam outras presas sendo subjugadas ou ingeridas num raio de pelo menos 20cm dentro da teia. Além disto, num mesmo dia não eram lançadas mais de quatro insetos numa mesma teia para evitar a saturação de presas em cada colônia. Em média, eram lançadas de três a cinco presas respeitando o tamanho de cada colônia. A partir de dados da literatura sobre o comportamento de predação de aranhas sociais, pressupos-se que variáveis como o tamanho do ninho, saturação de presas na teia e diferentes períodos num mesmo dia podem influenciar na eficiência de captura e nas características da cooperação.

Para efetuar os experimentos, as presas foram capturadas no campo através de armadilhas e puçás e armazenadas em gaiolas, o que permitiu a aleatorização da sequência do tipo e do tamanho da presa (comprimento total) em cada experimento. Cada inseto era retirado das gaiolas e lançado nas teias utilizando-se potes de plástico para evitar o manuseio direto das presas. No total foram lançadas 37 moscas, 43 mariposas, 18 vespas e 28 gafanhotos.

Após cada lançamento de presa, as seguintes variáveis foram medidas: 1. o número de aranhas que eram recrutadas para o local pela presa; 2. o número de aranhas que participavam ativamente da manipulação através da colocação de fios e picadas; 3. o tempo total de imobilização da presa (intervalo compreendido entre o primeiro movimento da presa dentro da teia até o cessar de todos os seus movimentos); 4. o tempo antes da primeira picada (tempo gasto entre o primeiro movimento do inseto na teia e o primeiro contato direto entre uma das aranhas da colônia e a presa);

5. o número total de picadas (número de picadas que a presa recebe no intervalo do ensaio) e, 6. a parte do corpo da presa em que recebeu as picadas. As partes do corpo foram categorizadas em: cabeça, torax, abdômem, antenas, pernas e asas. As presas que conseguiam escapar das teias após terem sido lançadas, eram também registradas para comparações da capacidade de fuga das teias. Os experimentos em que houve fuga da presa não foram considerados nas análises.

Durante o processo de subjugação de presas, um mesmo indivíduo pica ou deposita fios. A frequência de picadas foi usada para medir as respostas comportamentais quanto à deposição de fios ou ataque direto através de picadas, uma vez que a baixa frequência de picadas significa que é gasto mais tempo na deposição de fios do que em picadas.

Para verificar se o local das picadas difere entre o início e o fim do processo de subjugação de presas, a sequência das picadas, em cada inseto, foi registrada. Como a maioria das presas se mantinham muito ativas durante as três primeiras picadas, essas foram consideradas como iniciais e sua distribuição de frequências nas diferentes partes do corpo comparadas à distribuição das frequências das picadas restantes.

Análises dos dados

Para as alterações no recrutamento de presas quanto ao tamanho e taxon, foi usada uma análise de variância de dois fatores conforme Box *et al.* (1978).

Teoricamente, seria esperado que as partes do corpo da presa que recebem um maior número de picadas fossem diretamente proporcionais às áreas superficiais expostas. Para se verificar esta hipótese, foram calculadas as proporções das áreas superficiais expostas de cada parte do inseto dos diferentes grupos experimentais. A partir disto, foi calculado a proporção da área de cada parte, com relação à área total para cada tipo de presa. Esta proporção foi comparada com a proporção do número de

picadas em cada parte do corpo da presa. Para isto, uma amostra aleatória dentro do grupo de presas (10 indivíduos de cada tipo), que eram utilizadas nos experimentos, foi separada para as medidas de área e volume de cada parte do corpo do inseto (Fig. 6). Os cálculos de área superficial e volume da cabeça, torax, abdomen, antenas e pernas foram estimados a partir de aproximações feitas a figuras geométricas conhecidas: elipsóide e tronco de cilindro com base elíptica, e as áreas, calculadas através de métodos numéricos (Apêndice 1). As áreas de asa foram calculadas a partir do transporte de imagens para computadores através de "scanner". As distribuições foram comparadas com o teste de Qui-quadrado.

Para relacionar o tempo de imobilização e o número de aranhas recrutadas, o primeiro foi dividido pelo volume corporal para cada inseto para evitar o efeito desta variável nas análises.

O volume de cada presa utilizada nos experimentos foi estimado a partir de um modelo de regressão feito entre o volume e o comprimento total desta sub-amostra (Tab. 1).

Tabela 1 - Modelos de regressão ajustados entre o volume corporal (Y) e o comprimento total (X) dos quatro tipos de presas separados na subamostra (N = 10).

Tipo de presa	Equação da reta	r ²	p
Moscas	$Y = -1467.32 + 204.34X$	0.82	< 0.001
Mariposas	$Y = -1769.02 + 171.05X$	0.81	< 0.001
Vespas	$Y = -799.60 + 90.29X$	0.98	< 0.001
Gafanhotos	$Y = -843.68 + 78.38X$	0.90	< 0.001

Para verificar as relações entre os intervalos entre a queda da presa e a primeira picada, bem como as diferenças na subjugação foram usadas análises de variância e o teste HSD de Tukey a posteriori.

Os dados foram transformados quando necessários para a homogeneização das variâncias conforme Box *et al.* (1978)

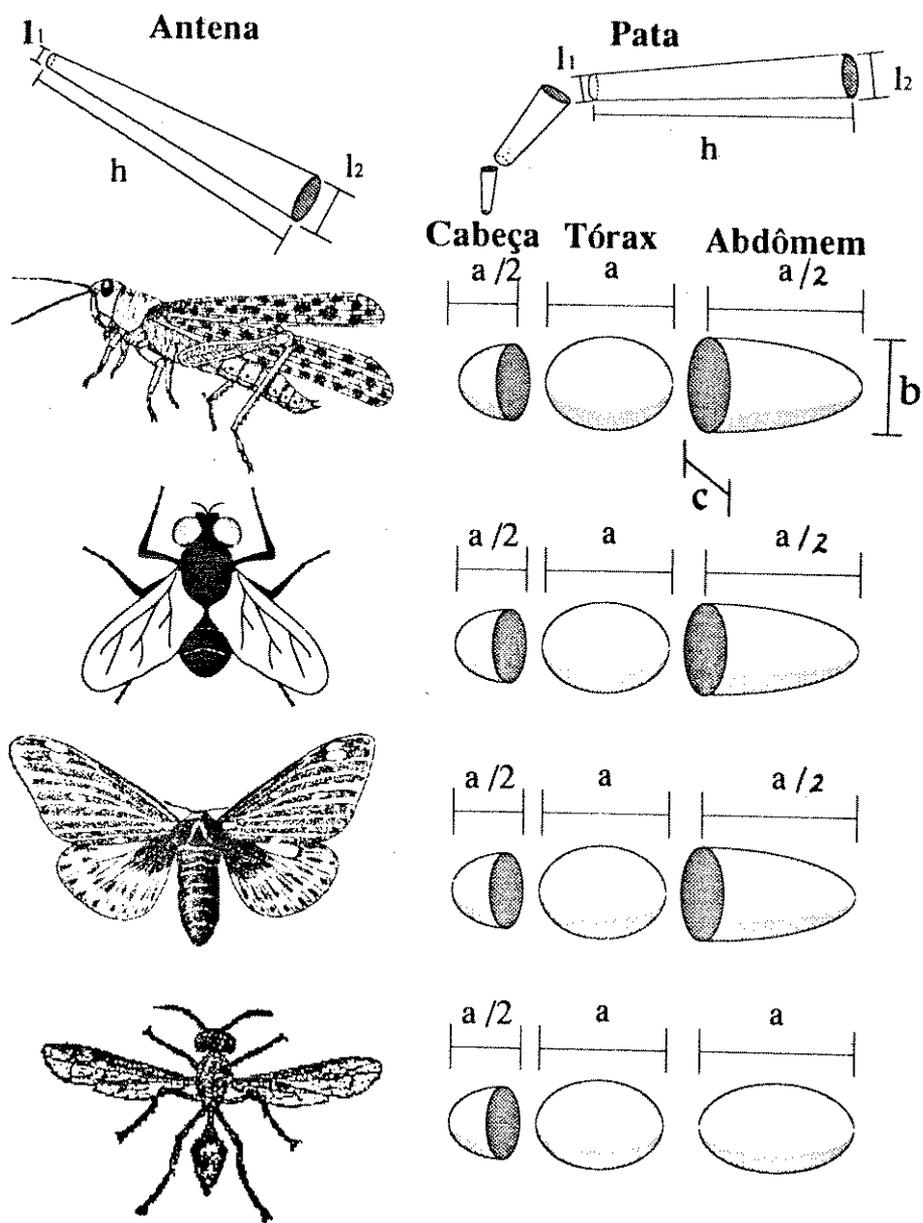


Figura 6 - Aproximações às elipses e ao tronco de cone para as estimativas de área superficial e volume corporal das presas utilizadas nos experimentos. As medidas citadas no apêndice 1 são indicadas.

RESULTADOS

Comportamento das presas na teia

As moscas, quando lançadas, mantinham movimentos constantes de batimento de asas com pequenos intervalos de repouso apenas na fase final do processo de manipulação, e não possuíam movimentos visíveis de patas, cabeça ou abdômen. Entre os quatro tipos de presas usadas nos experimentos, as moscas alcançaram o maior índice de escape da teia atingindo 30% das moscas utilizadas nos experimentos.

O comportamento das mariposas na teia se caracterizava por vibrações provocadas pelos batimentos de asas, intercalados por períodos de repouso durante todo o processo de manipulação. O movimento das asas provocava vibrações mais intensas comparadas a outros tipos de presas. Os movimentos das patas eram leves e inconstantes e era frequente o deslocamento das mariposas por vários centímetros dentro da teia até a retenção pelos fios de seda. O índice de escape da teia foi de 23% das mariposas lançadas, sendo este índice registrado, na sua maioria, em mariposas com o comprimento corporal inferior a 15 mm.

As vespas apresentavam um comportamento similar ao das moscas no início do processo de imobilização. Porém, o movimento das asas cessava poucos segundos, e a partir disso, iniciava-se um movimento de abdômen e cabeça, com tentativas de ataques aleatórios (ferroadas e/ou mordidas), possuindo, na maior parte do tempo de imobilização, movimentos intensos de corpo e pernas, que diminuíam de maneira gradativa durante o processo de subjugação. Apesar disso, não houve nenhum registro de morte ou injúria de aranhas durante os processos de imobilização destes insetos. O índice de escape foi de 17% das vespas usadas nos experimentos.

Os gafanhotos, após o impacto, se mantinham parados na teia por períodos longos e variáveis. Em seguida, os movimentos se iniciavam lentos na tentativa de

escape da teia. Não se observou, em nenhum dos ensaios, movimento de asa, abdômen ou cabeça; apenas os movimentos de pernas eram bruscos e erráticos. Estes insetos não diminuam os movimentos de maneira gradativa, como era observado em vespas, sendo imprevisível o momento dos movimentos das pernas traseiras. Em intervalos de repouso destes animais, as aranhas se aproximavam do inseto e eram geralmente atacadas pelos gafanhotos através do movimento brusco das pernas traseiras. Estas flexões eram, na maioria das vezes, direcionados para trás e foram observados, em várias ocasiões, a morte de alguns indivíduos em consequência disto. Em apenas dois casos os gafanhotos conseguiram escapar das teias, o que correspondeu a 7% dos ensaios em que foram utilizados.

Comportamento de predação

O número de aranhas recrutadas na captura de todos os tipos de presas aumentou com o tamanho corporal da presa (Fig. 7, Tab. 2).

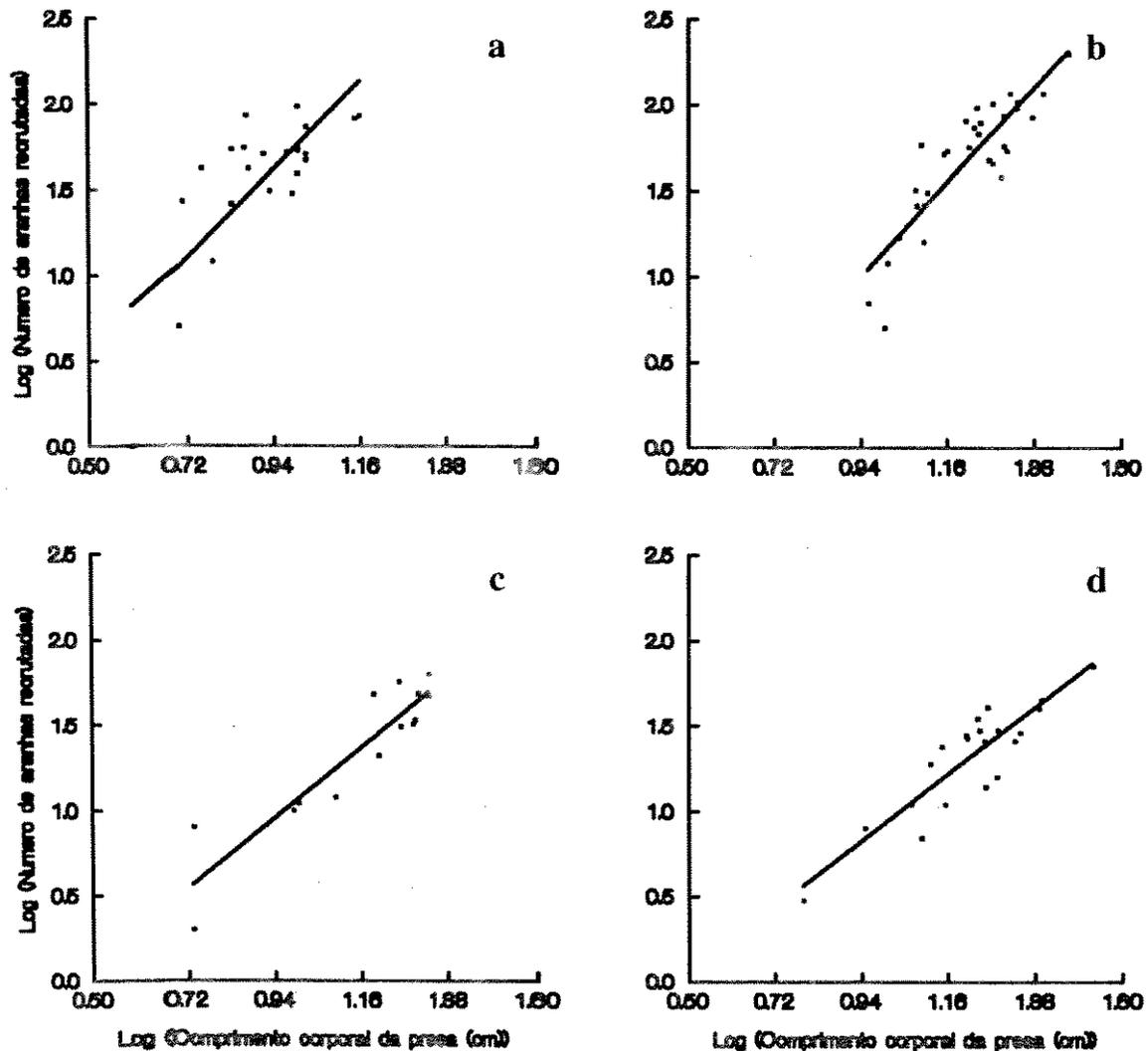


Figura 7 - Relações entre o número de aranhas recrutadas e o comprimento corporal do inseto: (a) moscas; (b) mariposas; (c) vespas e (d) gafanhotos. Os dados foram transformados em \log_{10}

Tabela 2 - Modelos de regressão ajustados entre o número de aranhas recrutadas e o comprimento corporal dos quatro tipos de presas usados nos experimentos. Os dados foram transformados em \log_{10}

Tipo de presa	N	Equação da reta	r^2	p
Moscas	23	$Y = -0.597 + 2.359X$	0.56	< 0.001
Mariposas	31	$Y = -1.359 + 2.510X$	0.76	< 0.001
Vespas	14	$Y = -0.811 + 1.881X$	0.84	< 0.001
Gafanhotos	22	$Y = -0.844 + 1.778X$	0.79	< 0.001

O principal efeito responsável pela variação no número de aranhas recrutadas foi o tamanho da presa, e a interação entre o efeito do tamanho e tipo (taxon) da presa não foi significativa (Tab. 3). Estes dois efeitos eram portanto independentes, podendo ser analisados separadamente. Os quatro tipos de presas utilizados nos experimentos foram divididos em dois grupos com base no comportamento de batimento de asas nas teias: moscas e mariposas formando o primeiro grupo e vespas e gafanhotos o segundo grupo. As retas diferiram entre os grupos e dentro do primeiro grupo mas, não diferiu significativamente dentro do segundo grupo.

Tabela 3 - Análise de variância de dois fatores (tamanho e taxon da presa) do número de aranhas recrutadas no processo de captura. Os dados foram transformados em \log_{10} .

Fonte	GL	Somatório dos quadrados	F	p
Tamanho	1	8.912	197.02	0.0001
Tipo de presa				
entre grupos	1	1.911	42.24	0.0001
grupo I	1	2.029	44.86	0.0001
grupo II	1	0.075	1.66	0.2019
Interação (Tamanho x Tipo)	3	0.191	1.41	0.2465
Resíduo	82	3.709		
Total	89			

As moscas e mariposas que mantiveram o batimento de asas por todo o tempo de imobilização recrutaram um maior número de aranhas comparado a vespas e gafanhotos. Os contrastes dentro de cada grupo mostraram também diferenças no número de aranhas recrutadas na captura de moscas e mariposas, mas não entre vespas e gafanhotos.

Do grupo de aranhas que eram atraídas pelas presas, apenas os indivíduos mais próximos à presa se mantinham ativos durante todo o processo de manipulação, depositando de fios de seda ou atacando diretamente com picadas. Os outros indivíduos se mantinham parados em posições periféricas e com o cessar dos movimentos da presa abandonavam progressivamente o local. Estas aranhas que se posicionavam às margens do centro de captura foram denominadas então de aranhas vigilantes. Em várias ocasiões, quando algumas presas conseguiam se deslocar dentro da teia, foi observado que as aranhas vigilantes alcançavam a presa em menor tempo e se colocavam na "posição" de ativas, depositando fios de seda ou picando recomeçando o processo de imobilização. Os deslocamentos dentro da teia de moscas

e mariposas era mais frequente do que de vespas e gafanhotos. Em várias ocasiões em que isso ocorreu, este comportamento evitou o escape dessas presas.

A proporção de aranhas vigilantes no processo de subjugação diferiu entre os tipos de presas usados nos experimentos (ANOVA, $F = 11.125$, $P < 0.001$) (Fig. 8.)

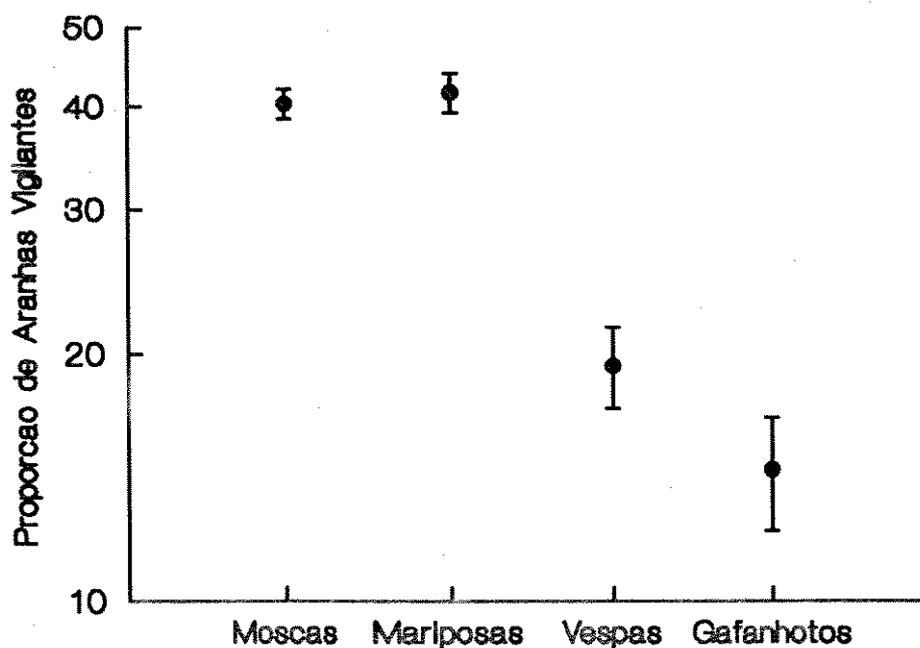


Figura 8 - Proporção média de aranhas vigilantes com relação ao número total de aranhas recrutadas para diferentes tipos de presas. O desvio padrão de cada média é indicado.

Esta proporção não diferiu entre moscas e mariposas, bem como entre vespas e gafanhotos (Tab. 4), formando dois grupos distintos. O primeiro manteve um número superior de aranhas vigilantes em relação ao último durante o processo de imobilização.

Tabela 4 - Matriz das diferenças das médias absolutas das proporções das aranhas vigilantes conforme o teste de TUKEY e as probabilidades associadas.

	Moscas	Mariposas	Vespas	
Mariposas	0.013 p = 0.999			
Vespas	0.320 p = 0.032	0.333 p = 0.016		
Gafanhotos	0.447 p < 0.001	0.460 p < 0.001	0.127 p = 0.690	
	Moscas	Mariposas	Vespas	Gafanhotos
	[—————]		[—————]	

Os tipos de presas ligados por linha não mostram diferenças significativas na proporção de aranhas vigilantes.

Tempo de imobilização e primeira picada

O tempo de imobilização por unidade de volume corporal decresceu com o aumento do número de aranhas recrutadas (Fig. 9).

O processo de manipulação se inicia com as aranhas próximas tecendo fios envolvendo as partes do corpo da vítima com intensidade maior de movimento. Em moscas e mariposas, a deposição de fios era direcionada para as asas, em vespas para as pernas, cabeça e abdômen e para os gafanhotos principalmente nas pernas.

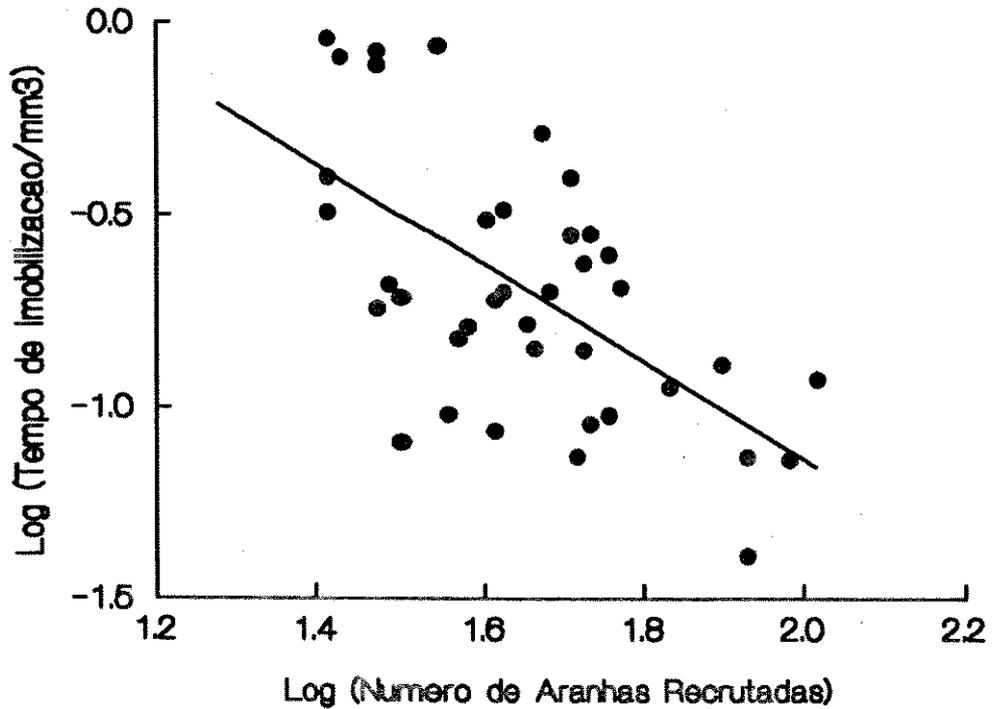


Figura 9 - Relação entre o tempo de imobilização por unidade de volume corporal e o número de aranhas recrutadas ($Y = 1.419 - 1.277X$, $r^2 = 0.37$, $p < 0.001$). Os dados foram transformados em \log_{10} .

O tempo antes da primeira picada diferiu entre os tipos de presas (Anova, $F = 7.882$, $p < 0.001$) e o teste de Tukey mostrou que este tempo é maior para gafanhotos do que para moscas, mariposas e vespas (Fig. 10, Tab. 5).

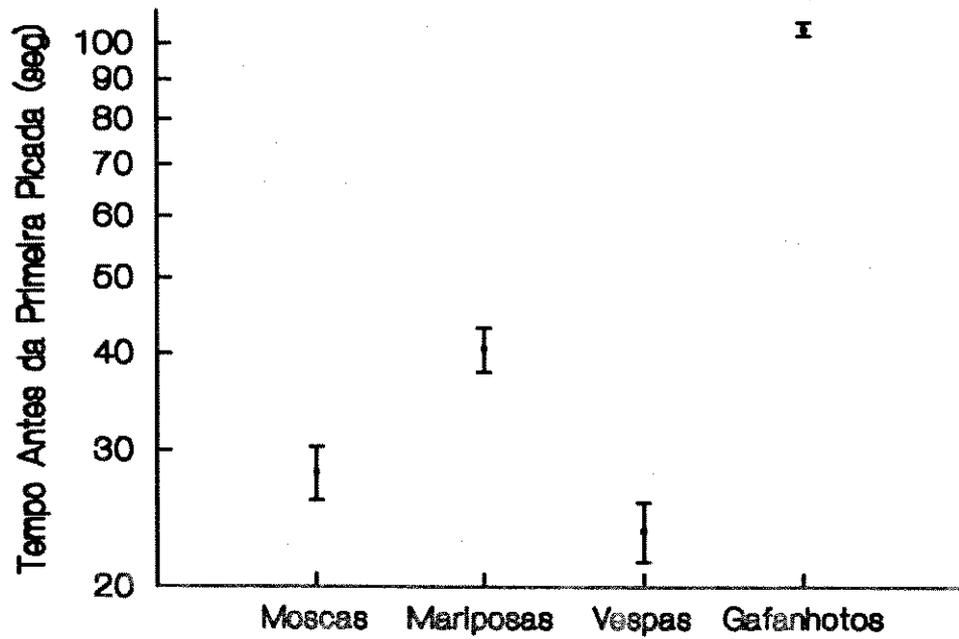


Figura 10 - Tempo anterior à primeira picada para os diferentes tipos de presas: moscas (n = 12); mariposas (n = 17); vespas (n = 14) e gafanhotos (n = 14).

Este tipo de presa provocava perturbações tão intensas na teia através de movimentos bruscos das pernas traseiras, que, frequentemente, dispersavam as aranhas dificultando as reaproximações.

Tabela 5 - Matriz das diferenças das médias absolutas do tempo antes da primeira picada conforme o teste de TUKEY e as probabilidades associadas.

	Moscas	Mariposas	Vespas
Mariposas	0.166 p = 0.659		
Vespas	0.068 p = 0.969	0.234 p = 0.289	
Gafanhotos	0.580 p = 0.003	0.414 p = 0.020	0.648 p < 0.001

Moscas	Mariposas	Vespas	Gafanhotos
[—————]			[———]

Os tipos de presas ligados por linha não mostram diferenças significativas no tempo antes da primeira picada.

Frequência de picadas

O número de picadas por segundo, no processo de imobilização, diferiu entre os tipos de presas (Anova, $F = 19.245$, $p < 0.001$), e o teste de Tukey mostrou que a frequência de picadas foi mais baixa para gafanhotos em relação a outros tipos de presas (Fig. 11, Tab 6). No entanto, foi observado durante a manipulação de vespas que o número de picadas era muito escasso no início da manipulação, predominando a deposição de fios. Apenas quando os movimentos das vespas começavam a diminuir, aumentava a frequência de picadas.

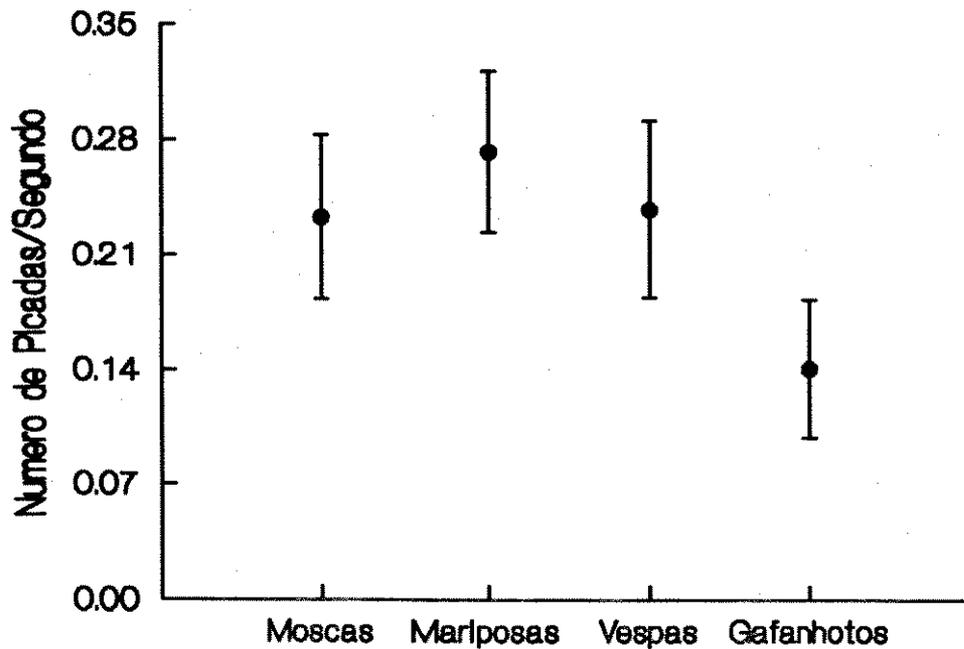


Figura 11 - Número de picadas por segundo de manipulação para os diferentes tipos de presas: moscas (n = 12); mariposas (n = 17); vespas (n = 14) e gafanhotos (n = 14). Transformações de arco-seno da raiz quadrada foram utilizadas.

Tabela 6 - Matriz das diferenças das médias absolutas do número de picadas por segundo conforme o teste de Tukey e as probabilidades associadas. Transformações de arco-seno da raiz quadrada foram utilizadas.

	Moscas	Mariposas	Vespas
Mariposas	0.039 p = 0.162		
Vespas	0.005 p = 0.995	0.035 p = 0.258	
Gafanhotos	0.092 p < 0.001	0.132 p < 0.001	0.097 p < 0.001

Moscas Mariposas Vespas Gafanhotos
 [—————] [—————]

Os tipos de presas ligados por linha não mostram diferenças significativas no número de picadas por segundo.

Local de picada

A distribuição das proporções de picadas entre as partes do corpo das presas manteve-se constante entre as primeiras três picadas e a número restante de picadas em todos os tipos de presas (moscas, $\chi^2 = 0.88$, g.l. = 4, $p = 0.927$; mariposas, $\chi^2 = 2.3$, g.l. = 5, $p = 0.796$; vespas, $\chi^2 = 9.6$, g.l. = 5, $p = 0.087$; gafanhotos, $\chi^2 = 4.16$, g.l. = 5, $p = 0.527$) (Fig. 12).

Em moscas, as porcentagens do número de picadas total diferiu do esperado ($\chi^2 = 52.43$, g.l. = 4, $p < 0.001$). O comportamento de ataque a este tipo de presa era através de picadas diretas, com pouca deposição de fios comparado com mariposas, vespas e gafanhotos. Os maiores índices de picadas, em moscas, foram na cabeça correspondendo a 44.1% das picadas totais. Houve também uma grande incidência de picadas no tórax, quando comparados aos outros tipos de presas analisados, atingindo 61.2% de todas as vezes em que essas aranhas picavam no tórax de suas vítimas.

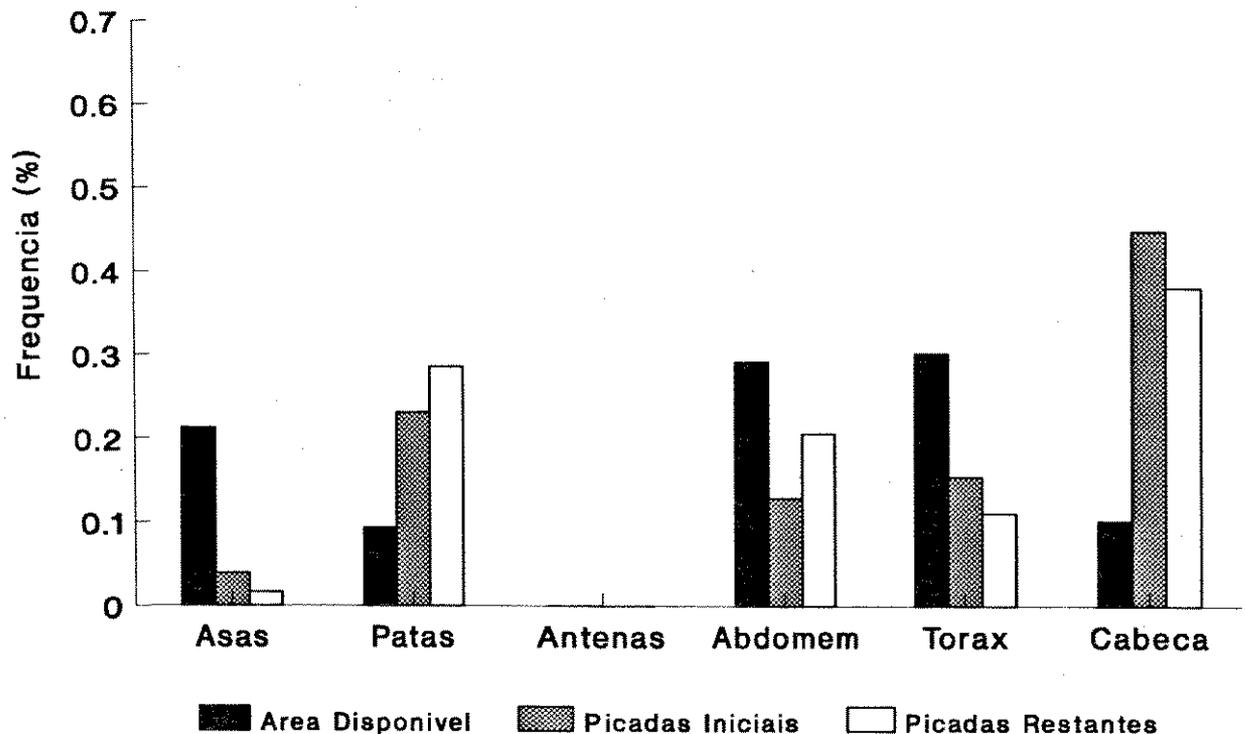


Figura 12 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e restante do número de picadas em moscas por *A. eximius*.

Em mariposas, a porcentagem do número de picadas na cabeça, antenas e pernas diferiu do esperado ($\chi^2 = 36.64$, g.l. = 4, $p < 0.001$) (Fig. 13). Este padrão foi diferente do apresentado para moscas quanto à frequência de picadas em asas. O comportamento de ataque a este tipo de presa era também composto de picadas e deposição de fios. Esta deposição de fios se concentrava perto das asas, coincidindo com os focos de vibração mais intensos.

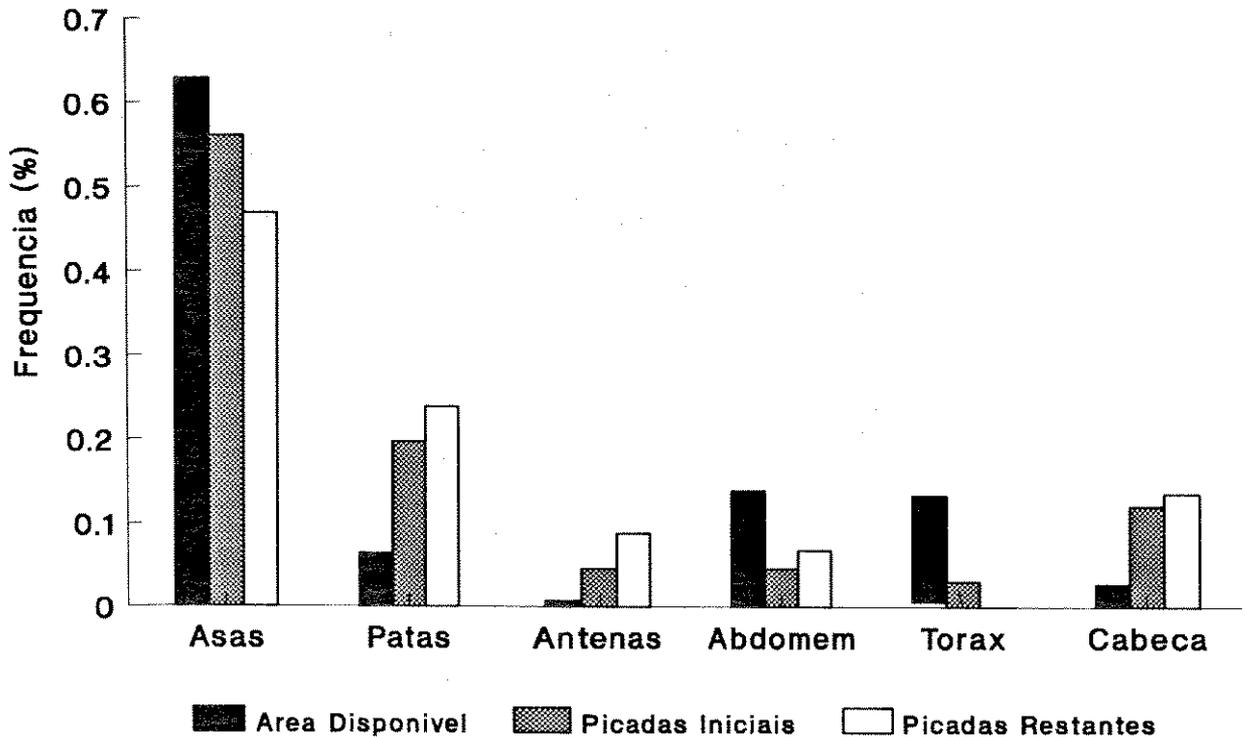


Figura 13 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e o restante do número de picadas em mariposas por *A. eximius*.

Em vespas, a porcentagem de picadas decresceu das partes mais periféricas para as partes mais centrais. A ocorrência de picadas nas asas, pernas e antenas diferiu do esperado ($\chi^2 = 52.78$, g.l. = 4, $p < 0.001$) e o comportamento de deposição de fios era mais intenso com picadas mais escassas, quando comparados com moscas e mariposas

(Fig. 14). Além disto, dentre as três picadas iniciais, não foi observado nenhuma picada na cabeça ou no tórax.

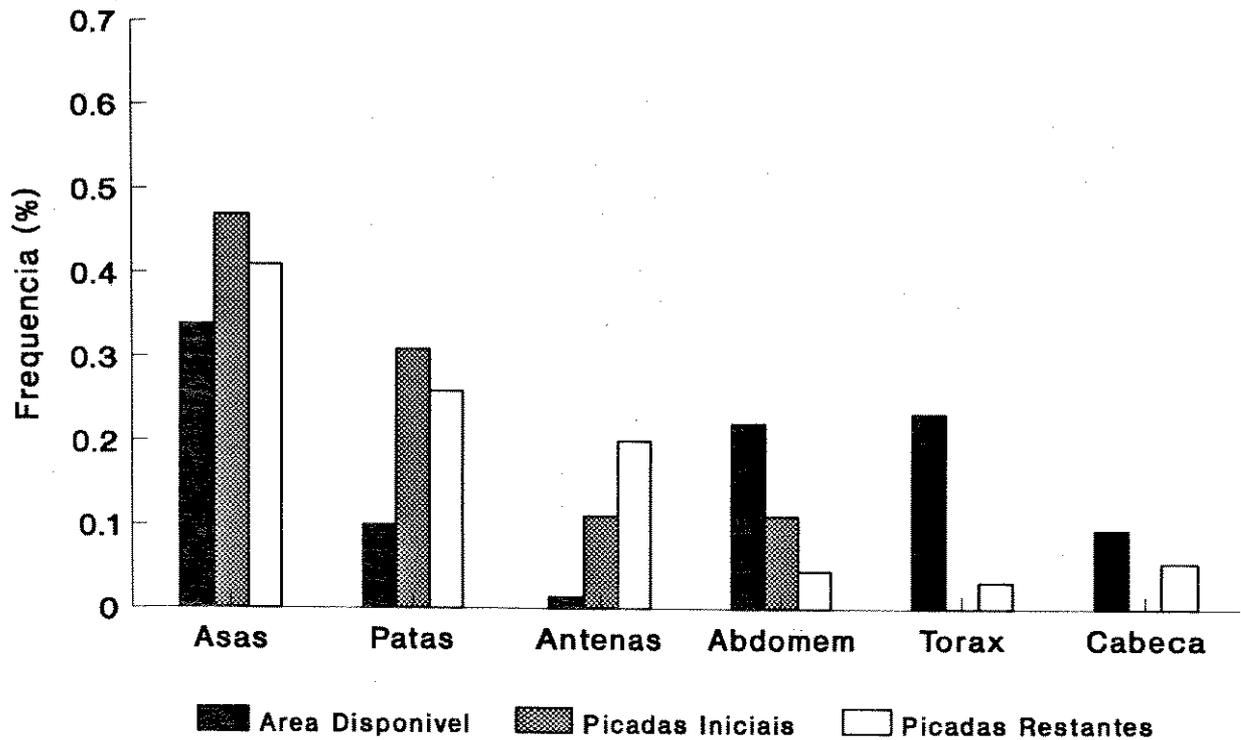


Figura 14 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e o restante do número de picadas em vespas por *A. eximius*.

Os gafanhotos receberam o maior número de picadas nas pernas (Fig. 15). Foi observado que essas picadas incidiam, no início da manipulação, apenas no primeiro e segundo par de pernas e apenas no final desse processo as aranhas picavam o terceiro par.

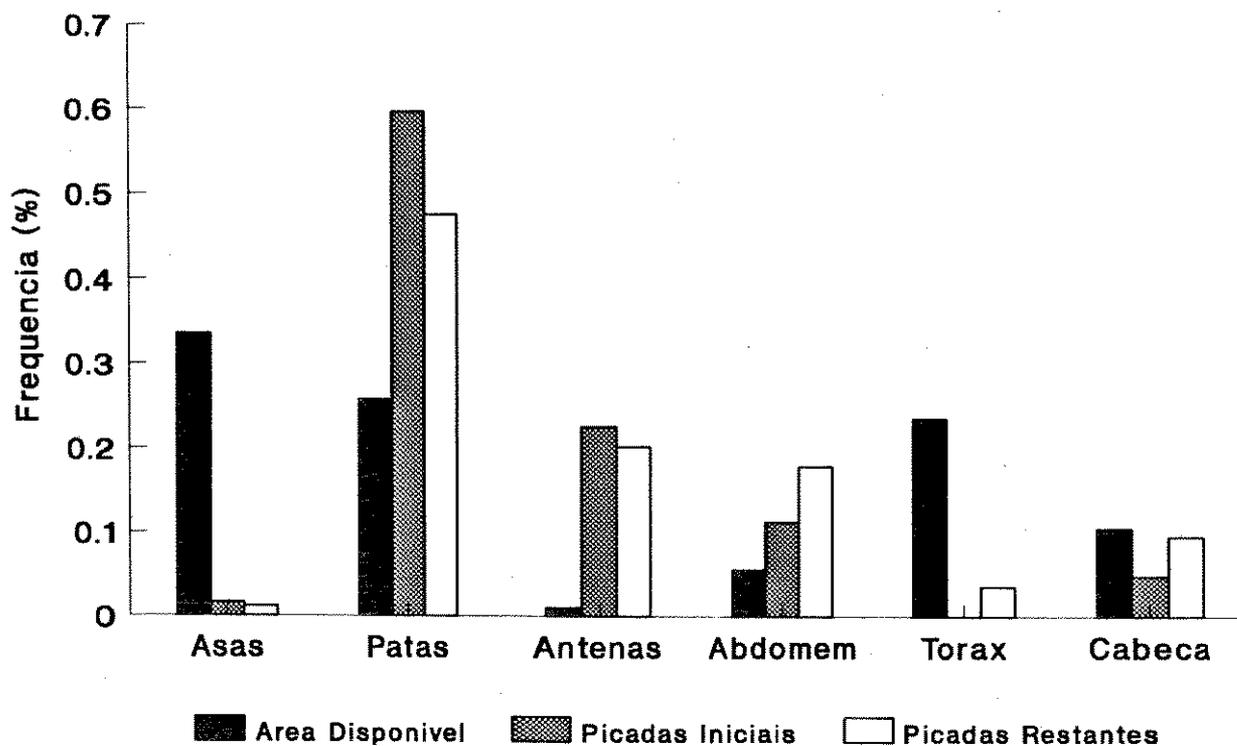


Figura 15 - Porcentagem da frequência esperada, das três primeiras picadas, e o restante do número de picadas em gafanhotos por *A. eximius*.

A distribuição de frequências de picadas diferiu da esperada ($\chi^2 = 81.46$, g.l. = 4, $p < 0.001$), com um alto índice também de picadas nas antenas e no abdômen.

De todos os registros de picadas nas pernas 37.7 % ocorriam na articulação dessas pernas e todos os registros de picadas no abdômen ocorreram em sua extremidade distal. A deposição de fios era intensa e se concentrava nas pernas em direção aos movimentos mais frequentes destas presas.

DISCUSSÃO

Recrutamento de indivíduos

Este estudo mostrou que características morfológicas e comportamentais, de diferentes tipos de presas, podem gerar padrões distintos de comportamento no decorrer da sequência de predação por *Anelosimus eximius*.

O aumento do número de aranhas recrutadas com o comprimento corporal do inseto em cada taxon em particular deve estar relacionado diretamente com respostas a estímulos provocados pelo aumento da vibração do inseto, causada pela tentativa de fuga. Insetos de maior porte produzem vibrações mais intensas que se propagam até pontos mais distantes na teia, atraindo um maior número de aranhas provindas de posições mais periféricas (Fig. 7, Tab.2).

O tipo de sinal emitido pelas presas através da teia parece ser um fator preponderante na atração destas aranhas. Moscas e mariposas, que apresentavam um ritmo batimento das asas constante, recrutaram um maior número de indivíduos, quando comparados a vespas e gafanhotos que movimentam apenas o corpo e as patas. Além disso, a frequência de batimento das asas altera o padrão de recrutamento de indivíduos, visto que as moscas atraíram um maior número de aranhas para o local de captura quando comparadas a mariposas. Este padrão não variou entre vespas e gafanhotos que possuíam apenas movimentos erráticos e irregulares (Tab. 3).

As aranhas construtoras de teia discriminam diferentes tipos de presa através da frequência e amplitude das vibrações produzidas em suas teias (Parry 1965, Walcott 1965). O reconhecimento da natureza da presa antes de manipulá-la pode evitar gastos energéticos com presas inadequadas, fornecer informações sobre a sequência de captura apropriada (Robinson & Olazarri 1971) ou diminuir a probabilidade de injúria durante o processo de predação (Riechert & Luczak 1982).

Como o recrutamento era mais intenso quando se utilizava moscas e mariposas, o número de aranhas vigilantes era superior para estes dois tipos de presas, comparado a vespas e gafanhotos (Fig. 8, Tab.4). Este comportamento é presumivelmente vantajoso por diminuir a probabilidade de escape, já que estas presas alcançaram os maiores índices de escape da teia durante os experimentos.

Além de diminuir a probabilidade de fuga das presas, o aumento de aranhas recrutadas diminuiu o tempo de manipulação por unidade de volume de presa (Fig. 9). A baixa variação explicada pelo modelo proposto neste estudo está relacionada a fatores complexos inerentes a cada tipo de presa e às variações comportamentais das aranhas tais como: a estrutura etária do grupo que está subjuguando as presas, variações na sequência de ataque durante o processo de predação (Olive 1980, Riechert & Luczak 1982) e o estado de privação alimentar em que se encontrava os membros da colônia no momento de cada experimento (Provencher & Riechert 1991).

Comportamento de ataque.

Os padrões de ataque de *A. eximius* foram diferentes para os tipos de presas usadas nos experimentos, com relação ao tempo antes da primeira picada, a frequência de picadas e à parte do corpo do inseto que recebeu as picadas.

Todos os araneídeos picam suas presas durante a sequência de predação. As picadas resultam na injeção de toxinas e podem ocorrer em qualquer fase no processo de predação. A duração e o tipo de picada podem diferir durante o processo de acordo com o estágio em que ocorrem (Robinson 1975). Durante a subjugação, as aranhas picam ou empacotam suas presas. No comportamento de enrolar, as aranhas usam fios múltiplos para empacotar a presa. Os fios de seda são depositados na vítima através de movimentos dos quatro pares de patas. O número de aranhas que depositam os fios e o

tempo gasto nesta atividade variou entre os quatro tipos de presas usadas nos experimentos.

A manipulação através de deposição de fios permite as aranhas subjugar presas maiores e/ou potencialmente perigosas diminuindo o risco do contato direto ocasionado através das picadas, (Robinson 1975, Riechert & Luczak 1982).

No início do processo de manipulação, moscas, mariposas e vespas movimentavam as asas, e o tempo antes da primeira picada foi relativamente curto quando comparados a gafanhotos (Fig. 10, Tab. 5). É possível que o comportamento de movimentação das asas da presa estimule uma picada inicial mais rápida para diminuir a probabilidade de fuga. O escape de presas que movimentam apenas o corpo e as pernas é mais improvável comparado aos insetos que movimentam as asas. Robinson & Olazzari (1971) mostraram relações entre comportamento da presa e a sequência de predação em *Argiope argentata* (Araneidae). No início da interação, pouco ou nenhum movimento da presa promoveram sequências diferentes de predação com relação à picadas e a deposição de fios.

O número de picadas está presumivelmente relacionado à quantidade de toxinas injetada, e conseqüentemente a um menor tempo de manipulação. Moscas e mariposas podem ser atacadas diretamente enquanto que gafanhotos e vespas exigem mais cautela. Em vespas, a frequência de picadas foi relativamente alta (Fig. 11), no entanto, no período entre a primeira picada e a diminuição dos movimentos das vespas, predominava o comportamento de deposição de fios. E só após a diminuição dos movimentos de corpo e das pernas, as aranhas recomeçavam os ataques através das picadas. Em gafanhotos, a imprevisibilidade dos movimentos das pernas traseiras dificultava esses ataques diretos, resultando em frequências de picadas mais baixa comparadas aos outros tipos de presas. Além disso, a picada inicial em gafanhotos ocasiona riscos de danos por causa do movimento das patas, como foi observado em

várias ocasiões, a morte de alguns indivíduos que se aproximaram no início da manipulação dessas presas.

Alguns estudos mostraram que aranhas de teias orbiculares têm comportamentos de ataque específicos de acordo com as diferentes velocidades de escape da teia e habilidades de causar injúria (Robinson & Olazarri 1971, Riechert & Luczak 1982). Os padrões comportamentais exibidos por *A. eximius* com relação ao local de picadas para os quatro tipos de presas, também sugerem que um balanço entre a diminuição da probabilidade de escape e os riscos de injúria é plausível na escolha da parte do corpo do inseto para a injeção de veneno.

Em moscas, a alta frequência do batimento das asas dificulta a aproximação das aranhas nas asas, o que não acontece com relação à cabeça, tórax e pernas. Além disso, a injeção de toxinas na cabeça e torax dos insetos, reduz o tempo de manipulação, por ser presumivelmente os locais em que a ação de toxinas é mais rápida (Riechert & Luczak 1982, Ward & Enders 1985). Em mariposas, as partes do corpo que são picadas com mais frequência são cabeça e pernas, com uma alta incidência também nas asas. Além de ser intercalo com períodos de repouso, a frequência de batimentos de asas destes animais é mais baixa quando comparada a moscas (McMahon & Bonner 1986), permitindo a aproximação das aranhas das asas. A injeção de toxina e a deposição de fios nesse local deve ser vantajosa por diminuir a probabilidade de escape destas presas.

Vespas e gafanhotos são atacados preferencialmente nas partes periféricas. A aproximação direta no corpo destas presas aumentou a possibilidade de um contra-ataque e, conseqüentemente, o risco de injúria ou morte do predador.

Witt *et al.* (1978) mostraram que em espécies de *Mallos* (Dictinidae) cujas teias são eficientes na retenção de suas presas, picam preferencialmente as pernas e antenas, onde existe um risco mínimo de injúrias. Riechert & Luczak (1982) também mostraram sequências diferenciais de predação de *Agelenopsis aperta* (Agelenidae) em

respostas a diferentes tipos de presas. Os métodos de captura utilizado na subjugação de dípteros e mariposas, por esta espécie difere dos métodos utilizados na captura de coleópteros e himenópteros com relação à deposição de fios, frequência e duração de picadas.

Capítulo 2 - Estrutura social e divisão de trabalho de
Anelosimus eximius (Theridiidae).

INTRODUÇÃO

A eussocialidade é caracterizada pela sobreposição de gerações, cooperação entre os indivíduos no cuidado à prole e presença de indivíduos mais ou menos estéreis responsáveis pela manutenção da colônia de imaturos (Wilson 1975).

Em muitas espécies de insetos sociais, o tamanho e a fecundidade dos adultos são fortemente afetados pela quantidade de alimento que o indivíduo é capaz de armazenar antes da metamorfose (Anderson 1984, Brockmann 1984, Slobodchikoff 1984).

Em aranhas, vários estudos têm mostrado que a taxa de aquisição de alimento influencia o crescimento a cada muda, além da maturidade sexual. Isto é fundamental para as fêmeas, pois o seu tamanho corporal afeta diretamente o potencial reprodutivo. Indivíduos maiores produzem mais ovos e se reproduzem mais cedo (Wise 1979, Rubenstein 1987, Morse 1988, Figueira & Vasconcellos-Neto 1992). Assim, as relações entre forrageamento, taxa de crescimento e aptidão são proporcionais nesses animais (Uetz 1992).

A formação de grupos possibilita às aranhas sociais capturarem presas grandes, o que é viável apenas através da cooperação entre os indivíduos (Nentwig 1985, Ward & Enders 1985, Rypstra 1990, Rypstra & Tirey 1991). Em *Anelosimus eximius* a captura de presas grandes influencia as taxas relativas de crescimento e a capacidade reprodutiva de fêmeas adultas (Rypstra 1993).

No forrageamento em grupo, onde apenas os indivíduos dominantes conseguem acumular energia suficiente para a reprodução, a divisão de recursos entre os integrantes pode ser assimétrica. Esta hierarquia de dominância no acesso aos recursos, no entanto, só pode ser estável se todos os membros da colônia tiverem a chance, mesmo que pequena, de se reproduzirem (Brockmann 1984).

Neste estudo, analisou-se a divisão de trabalho entre os indivíduos de diferentes estádios de *A. eximius*. Além disso, o tamanho de fêmeas fecundadas e não-fecundadas e a influência da distribuição de idades no sucesso reprodutivo das colônias são também analisados e discutidos.

Objetivos específicos

Neste estudo verificou - se:

1. O tamanho dos indivíduos pertencentes a diferentes estadios.
2. A distribuição de idades de indivíduos em colônias de diferentes tamanhos.
3. Quais são os estadios que participam das atividades de captura de presas e reparo das teias.
4. Qual a influência da distribuição de idades dos indivíduos no volume de teia construído.
5. Se há diferenças no tamanho das fêmeas adultas em colônias com diferentes proporções desses estadios.
6. Se há diferenças no tamanho de fêmeas fecundadas com relação as não-fecundadas.
7. Qual a influência da distribuição de idades dos indivíduos no número de indivíduos produzidos por ovissaco nas colônias.

MATERIAIS E MÉTODOS

Este estudo foi realizado durante o mês de julho de 1994. Um censo das colônias de *Anelosimus eximius* presentes na área de estudo foi feito para a seleção das teias conforme um gradiente de tamanho expresso através do volume da teia.

O volume destas colônias foi estimado a partir da aproximação da estrutura da teia (Fig. 1) a um elipsóide de três variáveis: comprimento total, largura e altura do cesto. Cinco colônias foram então selecionadas para os experimentos: teia A (volume = 7,14 dm³), teia B (volume = 16,56 dm³), teia C (volume = 503,89 dm³), teia E (volume = 606,48 dm³ e teia H (volume = 1183,89 dm³).

Presas foram capturadas e lançadas às teias durante o pico de atividade das aranhas (período entre as 9 e 12 horas da manhã). Cada experimento foi filmado com câmara de vídeo e analisado posteriormente em laboratório.

Estimativa dos estádios dos indivíduos

Após os experimentos, as colônias foram coletadas, e os indivíduos contados, fixados em álcool 10% e conservados em álcool 70%. Os estádios das aranhas foram determinados pelas diferenças da área do cefalotórax, a partir de uma sub-amostra aleatória de todos os indivíduos coletados. Essa área foi estimada através do cálculo da área da elipse, utilizando-se as medidas do comprimento e largura dos cefalotórax. Após a determinação dos estádios, as filmagens possibilitaram a averiguação dos estádios que participavam das capturas de presas. Os indivíduos pertencentes do primeiro ao quarto estádio foram agrupados e considerados como jovens, pela dificuldade da separação destes estádios sem o auxílio de lupa.

Reparo das teias

Um experimento de destruição parcial das teias foi feito para a verificação da faixa etária responsável pelo reparo das colônias. Quatro teias foram danificadas parcialmente e o estadio de cada indivíduo participante na reconstrução foi registrado.

A densidade de indivíduos numa teia foi expresso pela razão entre o número de indivíduos total e o volume global da teia. A proporção de aranhas ativas foi expressa pelo somatório dos indivíduos pertencentes aos estadios: subadultos 1 e 2 e as fêmeas adultas em relação ao número total de indivíduos.

Tamanho das fêmeas adultas e o número de indivíduos por ovissaco.

Uma sub-amostra de fêmeas foi retirada de cada colônia e foram medidos o comprimento e a largura do cefalotórax. As fêmeas grávidas foram determinadas através da constatação da presença de ovos no abdômen.

Cada ovissaco presente, em todas as colônias, foi dissecado e o número de indivíduos em seu interior foi registrado.

Análises dos dados

As comparações das distribuições de idades entre as diferentes colônias foram feitas através do teste de Qui-quadrado.

A relação entre a densidade de indivíduos na teia e a proporção de aranhas ativas, bem como as comparações entre o tamanho de fêmeas adultas fecundadas e não fecundadas foram verificadas através de análise de variância.

O tamanho das fêmeas adultas de cada colônia foi comparado através de análise de variância e teste HSD de Tukey.

Os dados foram transformados quando necessários para a homogeneização das variâncias conforme Box *et al.* (1978).

RESULTADOS

O tamanho das aranhas estimado a partir de medidas de cefalotórax, se distribuiu em unidades discretas e definiu os estádios encontrados fora dos ovissacos, nas cinco colônias estudadas (Fig. 16, Tab. 7). A estrutura etária foi então classificada em: quatro fases juvenis, duas fases de fêmeas subadultas, fêmeas e machos adultos.

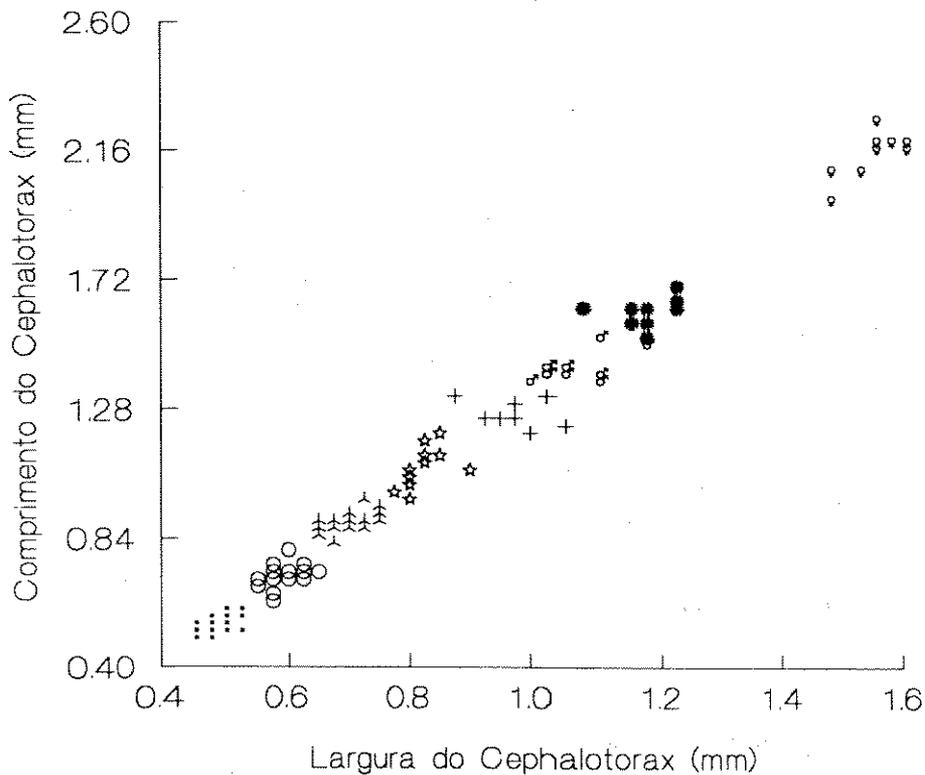


Figura 16 - Comprimento versus largura do cefalotórax de aranhas em diferentes estádios fora dos ovissacos: (■) Jovem 1; (○) Jovem 2; (△) Jovem 3; (★) Jovem 4; (+) sub-adulto 1; (●) sub-adulto 2; (♂) machos adultos e (♀) fêmeas adultas

Tabela 7 - Medidas de área do cefalotórax de aranhas em diferentes estádios fora dos ovissacos: (N) Número de aranhas medidas; (Faixa) área máxima e mínima; (D.P.) desvio padrão e (C.V.) coeficiente de variação.

Estádio	N	Faixa (mm)	Média (mm)	D.P.	C.V.(%)
Jovens					
1	32	0.707 - 0.990	0.817	0.063	6.3
2	27	1.129 - 1.508	1.308	0.105	8.0
3	35	1.736 - 2.238	1.973	0.129	6.5
4	14	2.435 - 3.204	2.768	0.272	9.8
Subadultos					
1	10	3.632 - 4.267	3.835	0.207	5.4
2	10	5.488 - 6.542	5.989	0.348	5.8
Adultos					
Fêmeas	10	9.268 - 11.078	10.491	0.610	5.8
Machos	10	4.320 - 5.537	4.783	0.362	7.6

A estrutura etária não se manteve constante entre as colônias estudadas (Fig. 17). A proporção de subadultos e adultos com relação à de jovens variou entre as teias. Estas diferenças foram mais acentuadas em colônias menores (Teia A e B) do que entre as colônias de maior porte (Teia E, C e H). As colônias com volumes superiores a 500 dm³ mantiveram uma proporção semelhante de adultos e subadultos em relação ao número total de indivíduos (Tab. 8).

A estrutura etária dessas colônias apresentou uma distribuição bimodal com picos nos indivíduos jovens e nos sub-adultos 2 (Fig. 17).

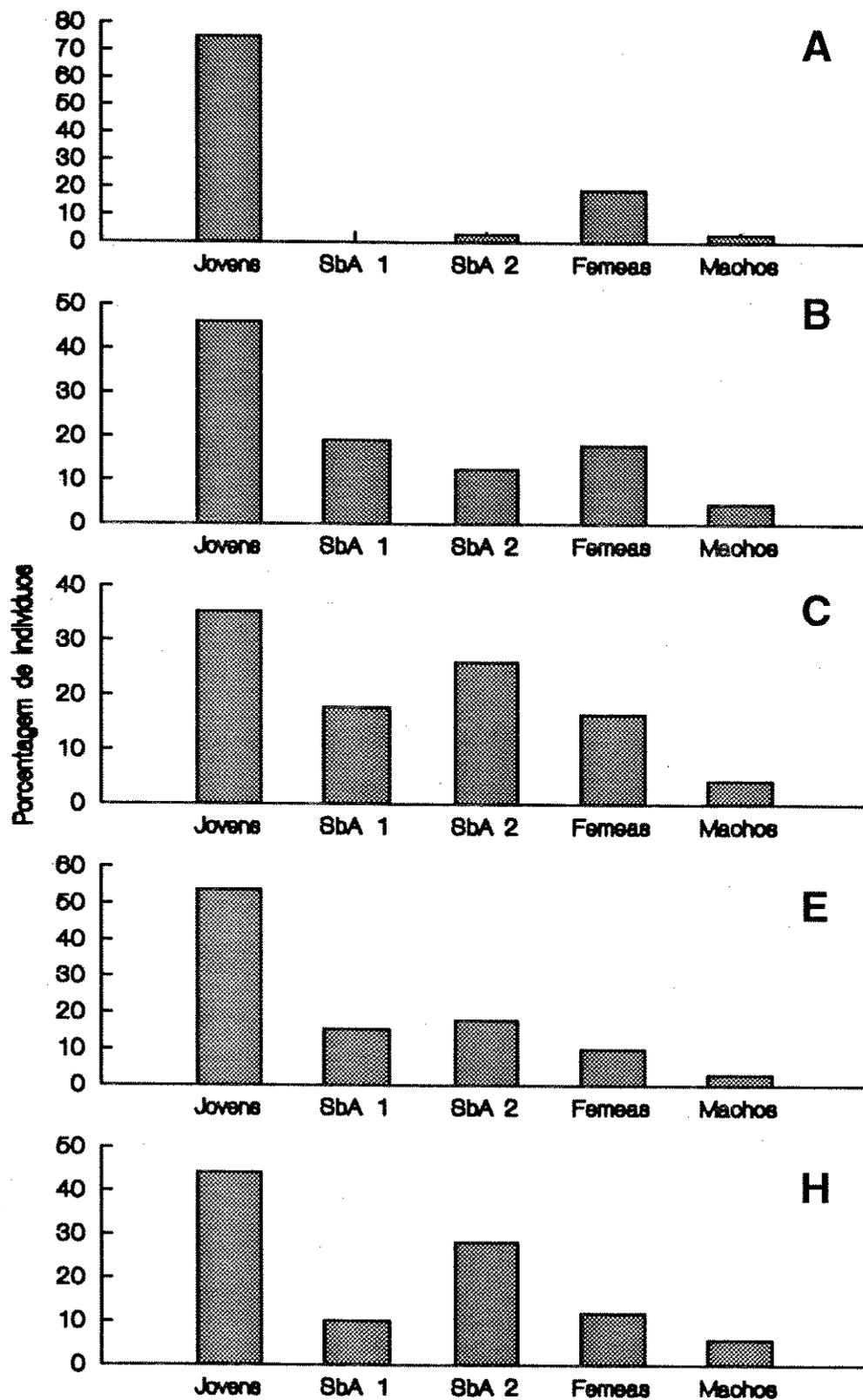


Figura 17 - Estrutura etária das cinco colônias estudadas de *Anelosimus eximius*. (SbA 1 e 2) Subadultos do tipo 1 e 2.

Tabela 8 - Comparações entre a distribuição da estrutura etária das colônias através de Qui-quadrado. Os valores absolutos e as probabilidades associadas são indicadas.

Colônias	A	B	E	C
B	33.87 $p < 0.001$			
E	53.04 $p < 0.001$	6.79 $p = 0.147$		
C	34.18 $p < 0.001$	4.94 $p = 0.294$	8.297 $p = 0.294$	
H	44.03 $p < 0.001$	10.634 $p = 0.031$	3.951 $p = 0.413$	5.99 $p = 0.413$

	A	B	C	E	H
	[-]	[—————]			
			[—————]		

As colônias ligadas por linha não apresentam diferenças significativas nas distribuições das faixas etárias.

A captura de presas foi feita basicamente por fêmeas adultas, subadultos do tipo 1 e subadultos do tipo 2. Em raras ocasiões, foi observada a presença de jovens do quarto estadio no local de captura.

No experimento de destruição parcial da colônia, os participantes do reparo da teia era, em sua maioria, indivíduos sub-adultos e fêmeas adultas coincidindo portanto, com a faixa etária que realizava o processo de captura de presas. Esta faixa etária, composta de indivíduos nas fases de sub-adultos 1 e 2 e as fêmeas adultas foi denominada neste estudo de aranhas ativas.

A densidade de indivíduos por unidade de volume de teia decresceu com o aumento da proporção de aranhas ativas ($Y = -20.73X + 13.723$, $r^2 = 0.83$, $p = 0.033$) (Fig. 18).

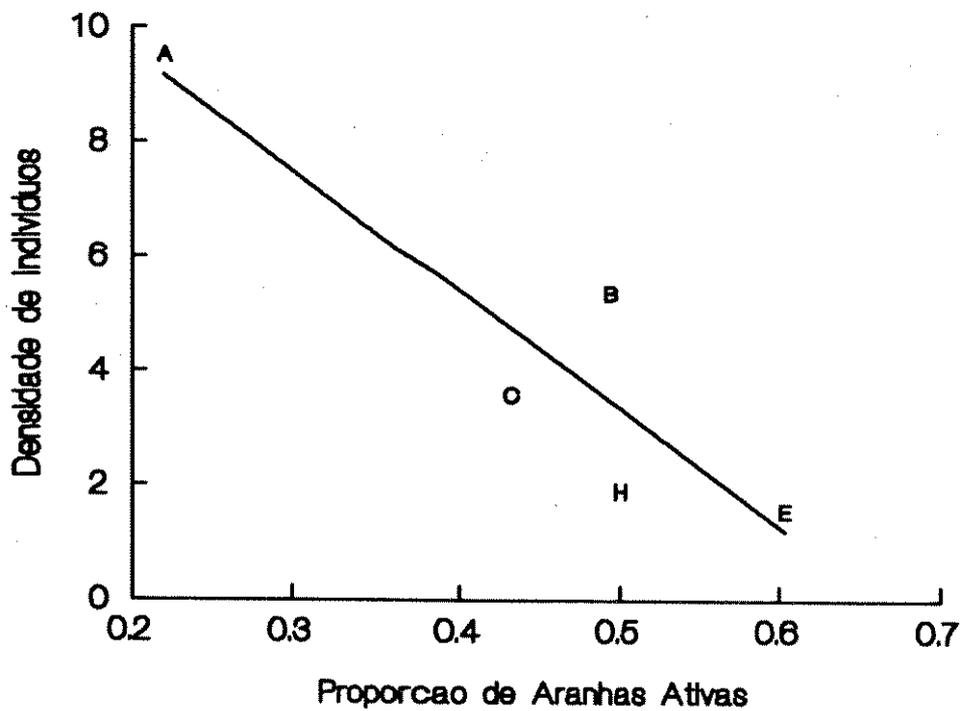


Figura 18 - Relação entre a densidade de indivíduos na teia e a proporção de aranhas ativas com relação ao número total de indivíduos.

O tamanho do cefalotórax de fêmeas adultas variou entre as colônias estudadas (ANOVA, $F = 10.226$, $p < 0.001$) (Fig. 19) e o teste de Tukey separou o conjunto em dois subgrupos: teias B e E, e teias C e H, (Tab. 9). Como não foram encontrados ovissacos na teia A, as medidas das fêmeas adultas pertencentes a esta teia não foram computadas nestas análises.

Tabela 9 - Matriz das diferenças das médias absolutas da área do cefalotorax de fêmeas adultas conforme o teste de TUKEY e as probabilidades associadas.

Colônias	B	E	C
E	0.110 $p = 0.094$		
C	0.635 $p = 0.004$	0.526 $p < 0.001$	
H	0.662 $p = 0.002$	0.553 $p < 0.001$	0.028 $p = 0.996$

	B	E	C	H
	[—————]		[—————]	

As colônias ligadas por linha não apresentam diferenças significativas na área do cefalotórax de fêmeas adultas.

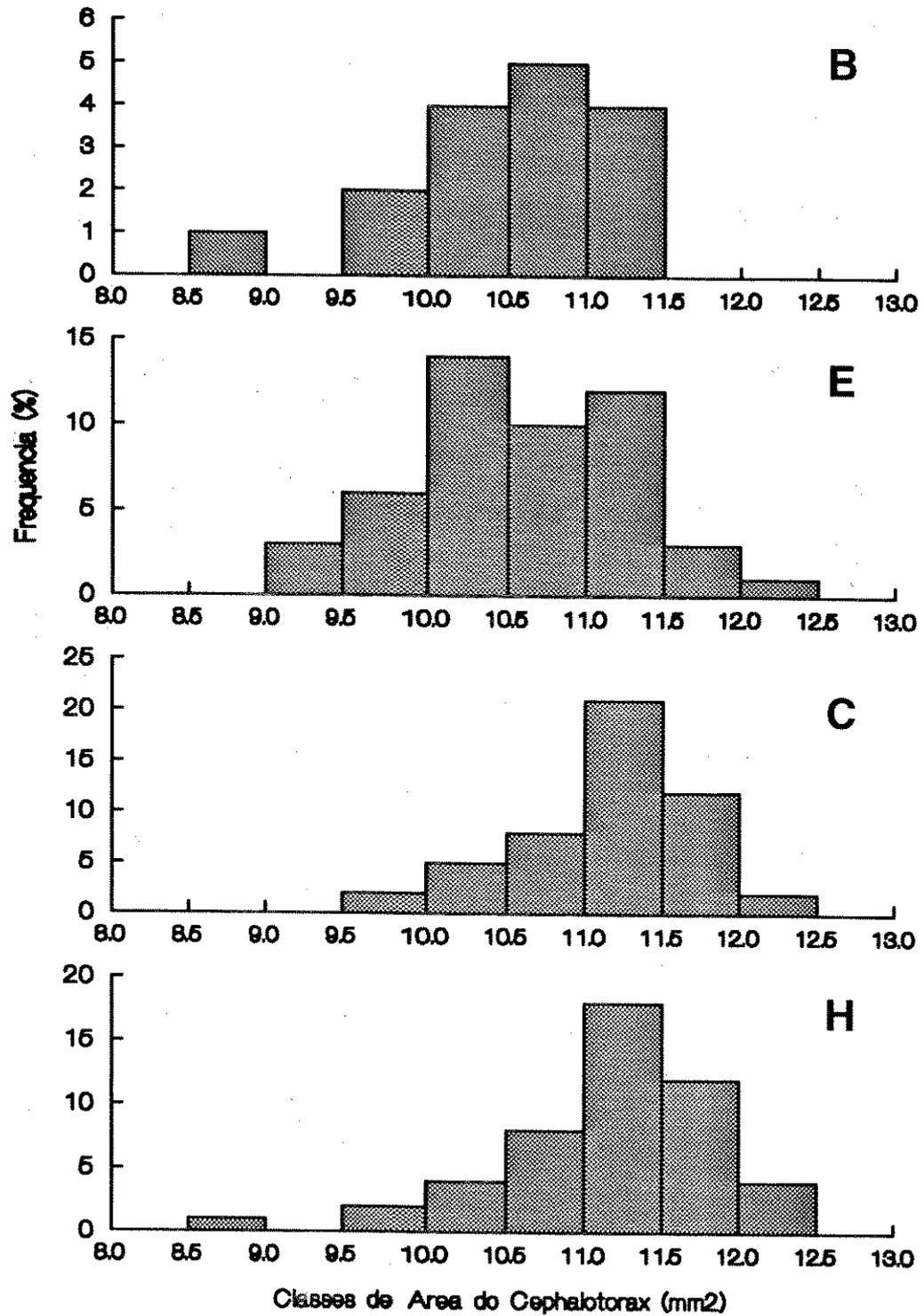


Figura 19 - Distribuição de frequências em classes de área do cefalotórax de fêmeas adultas nas colônias estudadas

O tamanho, expresso em área do cefalotórax, das fêmeas grávidas foi superior às não-grávidas (t de Student, $t = -9.45$, $p < 0.001$) (Fig. 20).

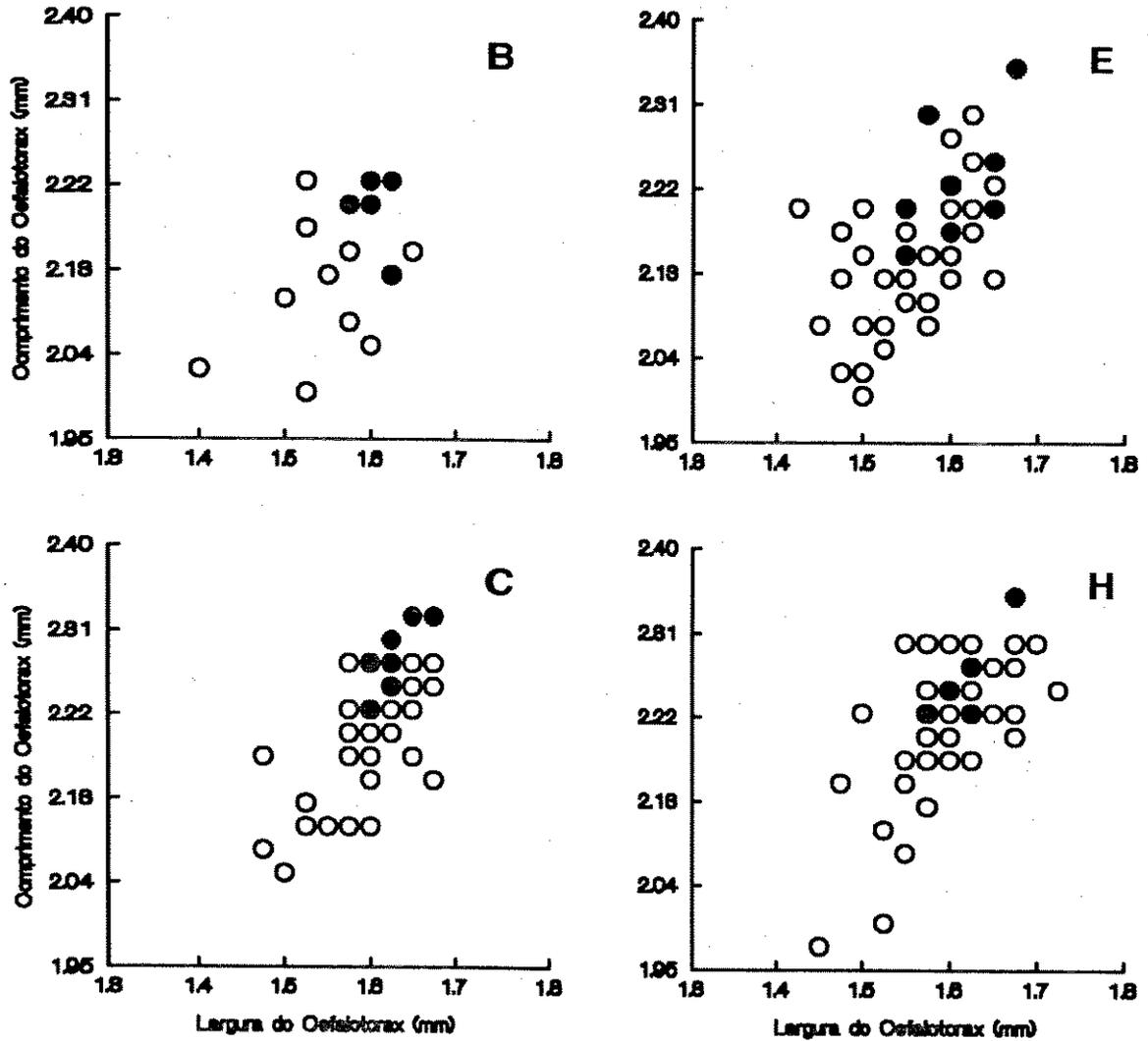


Figura 20 - Comprimento e largura do cefalotórax de fêmeas adultas: (a) teia B; (b) teia E; (c) teia C e (d) teia H. Os círculos cheios representam as fêmeas fecundadas.

O número de indivíduos por ovissaco aumentou com a proporção de aranhas ativas por fêmea adulta nas colônias estudadas ($Y = -4.406 + 10.448X$, $r = 0.50$, $p < 0.001$) (Fig. 21).

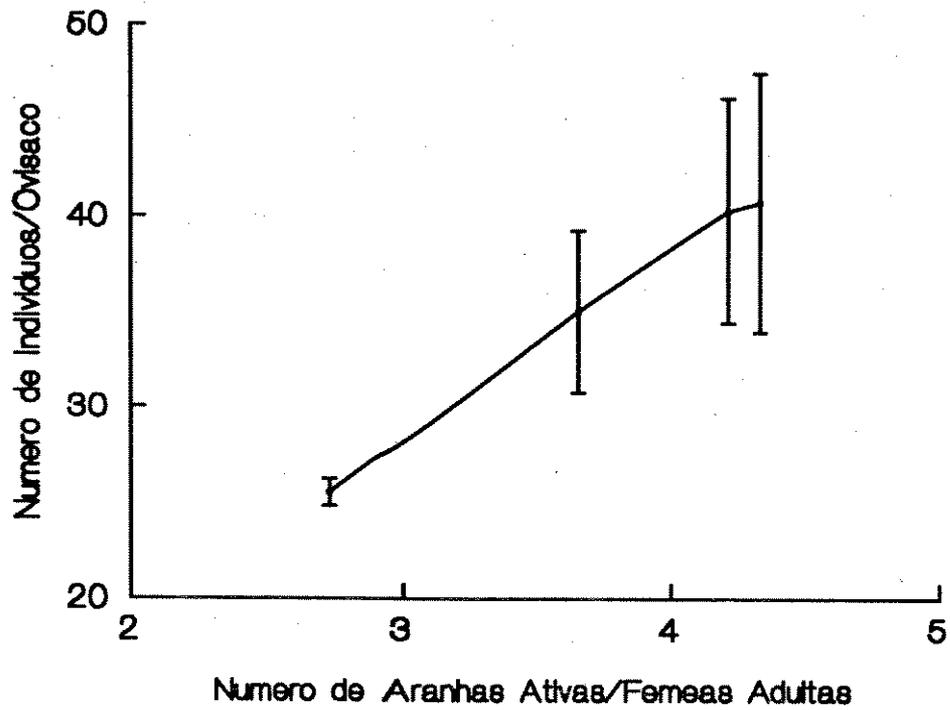


Figura 21 - Relação entre o número de indivíduos por ovissacos e o número de aranhas ativas por fêmea adulta.

DISCUSSÃO

A idade das colônias parece constituir um dos principais fatores que influencia as diferenças de estrutura etária. O padrão geral da estrutura etária parece ser estável apenas em colônias com um volume superior a 500 dm^3 (Fig. 17, Tab. 8).

Avilés (1986) mostrou que em uma colônia situada na Província de Napo no Equador, a ocorrência de mudas nos estágios juvenis leva em média 13 a 14 dias, podendo alcançar o estágio de sub-adulto 1 em, no máximo, 54 dias e que as fêmeas adultas sobrevivem em média 76 dias, podendo alcançar 103 dias. Rypstra (1993) mostrou que em colônias de laboratório, o período de intermuda do último estadió para as fêmeas adultas é de aproximadamente 28 dias.

Como os estadios juvenis são de curta duração comparados aos estadios sub-adultos e várias gerações podem permanecer numa mesma teia (Christenson 1984), ocorre a sobreposição de gerações (Avilés 1986). Assim, as colônias mais antigas podem manter uma distribuição de idades mais estável, e uma maior proporção de sub-adultos e adultos, quando comparadas às colônias recém-formadas.

A distribuição bimodal na estrutura etária de colônias maiores mostra uma concentração de sub-adultos "2". Segundo Rypstra (1993), os indivíduos dominantes conseguem monopolizar os recursos e assegurar a reprodução. Os indivíduos menores devem permanecer por períodos mais longos como sub-adultos do que indivíduos maiores, nas situações em que ocorre a competição por presas, aumentando assim a proporção de aranhas ativas dentro das colônias. Assim, a eficiência na captura de presas deve constituir um fator fundamental para a manutenção de grandes colônias, sendo uma importante característica do sistema social dessa espécie (Vollrath 1986, Rypstra 1993).

Os estadios mais avançados e portanto os indivíduos de maior porte, controlam a entrada de recurso alimentar nas colônias, pois esta faixa etária além de participar

das atividades de captura de presas, é responsável pela construção e manutenção da teia. A ampliação da teia também incrementa a disponibilidade de recurso alimentar por aumentar a área de captura de presas.

As fêmeas pertencentes as colônias B e E são menores com relação às das colônias C e H (Fig. 19, Tab. 9). Além disto, o número de indivíduos produzidos por ovissaco aumentou com a proporção de aranhas ativas entre as colônias estudadas. Assim, este estudo sugere que as diferenças na estrutura etária possa alterar o tamanho das fêmeas adultas e o sucesso reprodutivo destas colônias.

As diferenças no tamanho das fêmeas fecundadas e não fecundadas (Fig. 20) mostram que algumas fêmeas devem ter uma probabilidade menor de se reproduzir. A evolução de espécies sociais aparentemente tem sido derivada de condições que dificultam adultos jovens a obter o "status" reprodutivo (Anderson 1984). Segundo Brockmann (1984), as oportunidades reprodutivas de fêmeas menores podem ser muito diferentes das disponíveis para as maiores. Apesar disto, os indivíduos menores podem ser mais aptos permanecendo em ninhos maternos do que se tentassem construir seus próprios ninhos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A aranha *Anelosimus eximius* discrimina entre os tipos de presas quanto ao tamanho e o taxon. Este estudo mostrou que a intensidade e o tipo de sinal emitido pela presa, na tentativa de escape da teia, influenciam no recrutamento de indivíduos que participam da predação.

O número de aranhas que são atraídas para o local de subjugação da presa excede o número de aranhas que participam ativamente do processo através de deposição de fios e de picadas. O comportamento de permanência de aranhas no local de captura, aqui denominadas de vigilantes, é vantajoso por diminuir a probabilidade de escape das presas da teia.

As decisões entre a deposição de fios e a frequência de picadas e, a escolha entre as diferentes partes do corpo do inseto que irá receber as picadas sugerem que a probabilidade de escape da presa e o risco de injúria para estes predadores constituem fatores importantes que influenciam o uso de táticas específicas a presas particulares.

A discriminação de presas e a cooperação entre os indivíduos da colônia, no processo de predação, possibilita o aumento da quantidade de recurso alimentar para essas aranhas por tornar viável a captura de presas que seriam inacessíveis para aranhas solitárias, além de diminuir o tempo de imobilização.

Em *A. eximius*, diferentes respostas comportamentais de predação estão relacionadas às características das presas. Uma sucessão de estímulos provocados pela presa pode determinar padrões alternativos de comportamento.

Apenas os indivíduos maiores e portanto em estádios mais avançados participam ativamente das atividades de captura e manutenção da teia. Uma grande proporção de indivíduos pertencentes a esta faixa etária pode permitir um aumento na disponibilidade de recurso alimentar para essas colônias.

Alguns indivíduos podem permanecer por mais tempo na fase de subadultos ou ter uma menor chance de se reproduzirem. Este atraso na muda para o estádio

reprodutivo e a permanência de indivíduos adultos que não estão se reproduzindo podem ser vantajosa para as fêmeas que são dominantes por aumentar a taxa de aquisição de alimento e como consequência, produzir um maior número de indivíduos por ovissaco. Embora o número de colônias estudadas seja reduzido, este estudo sugere que a divisão de trabalho entre os estádios possa ser uma importante característica do sistema social desta espécie.

No entanto, uma grande disponibilidade de presas pode diminuir a competição entre os membros do grupo e permitir que um maior número de fêmeas alcancem o estágio reprodutivo (Rysptrá 1993). Assim, variações no habitat com relação a abundância e o tamanho médio das presas, que caem de forma natural nas teias, pode influenciar a estrutura etária dessas colônias e a separação dicotômica de indivíduos em dominantes e subordinados.

Um acompanhamento demográfico com marcações individuais em colônias sujeitas a diferentes disponibilidades quanto a abundância e tamanho de presas, pode esclarecer alguns mecanismos que determinam a evolução do comportamento social, mostrando os principais fatores que levam a divisão de trabalho e reprodutiva nas colônias dessa espécie. Além disto, pode prover subsídios acerca dos limites máximos do tamanho destes grupos e as principais causas para a sua partição em colônias menores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcock J. 1993. **Animal Behavior: an evolutionary approach**. Sinauer Associates, Inc. 5th ed. 625pp.
- Anderson M. 1984. The evolution of eusociality. **Annual Review of Ecology and Systematics** 15:165-189.
- Avilés L. 1986. Sex-ratio and possible group selection in the social spider *Aneloximus eximius*. **American Naturalist** 128:1-12.
- Bekoff M. 1983. Predatory strategies and behavioral diversity. **The American Biology Teacher** 45:334-342.
- Box, G.E.P., HUNTER W.G. & HUNTER J.S. 1978. **Statistics for experimenters: an introduction to design, data analysis and model building**. John Wiley & Sons, New York.
- Brach V. 1975. The biology of the social spider *Aneloximus eximius* (Araneae:Theridiidae). **Bulletin of the Southern California Academy of Sciences** 74:37-41.
- Breitwisch R. 1989. Prey capture by a west African social spider (Uloboridae: *Philoponella* sp.). **Biotropica** 21: 359-363.
- Brockmann H.J. 1984. The evolution of social behaviour in insects. In: Krebs J.R. & Davies N.B. **Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach**. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland. pp. 340-361. 2^a ed.
- Buskirk R.E. 1981. Sociality in the Aracnida. In: Hermann H.R. (ed). **Social Insects**. Academic Press, New York.
- Caraco T & Pulliam H.R. 1984. Sociality and survivorship in animals exposed to predation. In: Price, P.W., Slobodkin C.N. & Gaud W.S. (eds). **A new Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems**. pp 279-309.
- Christenson T.E. 1984. Behaviour of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. **Animal Behaviour**. 32:725-734.
- Clark CW & Mangel M 1984. The evolutionary advantages of group foraging. **Theoretical Population Ecology** 30:45-75.
- Edwards G.B., Carroll J.F. & Whitcomb W.H. 1974. *Stoidis aurata* (Araneae: Salticidae) a spider predator of ants. **Flor. Entomol.** 57:337-345.
- Endler J.A. 1991. Interactions between predators and prey. In: Krebs J.R. & Davies N.B. **Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 482 pp. 3^a ed.
- Figueira J.E.C. & Vasconcellos-Neto J. 1992. Reproductive success of *Latrodectus geometricus* (Theridiidae) on *Paepalanthus bromelioides* (Eriocaulaceae): rosette size, microclimate, and prey capture. **Ecotropicos** 5(2):37-45.

- Gillespie R.G. 1987. The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb weaving spider *Tetragnatha elongata*. **Animal Behaviour** 35:675-681.
- Greenstone M.H. 1979. Spider feeding behaviour optimizes dietary essential aminoacid composition. **Nature** 282:501-503.
- Higgins, L.E. & Buskirk R.E. 1992. A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behaviour. **Animal Behavior**. 44:485-499.
- Higgins, L.E. 1987. Time budget and prey of *Nephila clavipes* (Linnaeus) (Araneae:Araneidae) in southern Texas. **Journal of Arachnology** 15:401-417.
- Holdridge, L.R. 1967. Life Zone Ecology, In: Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- Holldobler B. 1979. *Steatoda fulva* (Theridiidae). A spider that feed on harvester ants. **Psyche** 77:202-208.
- Jackson R.R. 1978. Comparative studies of *Dictynia* and *Mallos* (Aranea, Dytinidae): III. Prey and predatory behavior. **Psyche** pp.267-279.
- Jackson R.R. 1979. Predatory behavior of the social spider *Mallos gregalis*: is it cooperative? **Insect Sociaux** 24:300-312.
- Jesus. R. M. 1988. A Reserva Florestal da CVRD. **Anais do 6º Congresso Florestal Estadual**. 1:60-112.
- Krebs J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). **Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 23-63.
- LeSar C.D. & Unzicker J.D. 1978. Life story, habits and prey preferences of *Tetragnatha laboriosa* (Araneae: Tetragnathidae). **Environmental Entomology** 7:879-884.
- Levi H. 1963. The American spiders of the genus *Anelosimus* (Araneae: Theridiidae). **Transactions of the American Microscopical Society**. 82:30-48.
- Lima D.A. 1966. Vegetação. In: **Atlas do Brasil II. 11**. (Conselho Nacional de Geografia, IBGE, ed.).
- Mackay W.P. 1982. The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvest ants (Hymenoptera: Formicidae). **Oecologia** 53:406-411.
- Marques E.S.A. 1991. **História natural e comportamento social de *Anelosimus jabaquara* e *Anelosimus dubiosus* (Araneae: Theridiidae)**. Dissertação de mestrado da Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- Maynard Smith, J 1978. Optimization theory in evolution. **Annual Review of Ecology and Systematics** 9:31-56.
- McMahon T.A. & Bonner J.T. 1986. **Tamanho e vida**. Editorial Labor, Barcelona.
- Morse D.H. 1988. Relationship between crab spider *Misumena vatia* nesting success and earlier patch-choice decisions. **Ecology** 69:1970-1973.

- Nentwig W. 1985. Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius*. **Behavioural Ecology and Sociobiology**. 17:79-85.
- Olive C.W. 1980. Foraging specializations in orb-weaving spiders. **Ecology** 61:1133-1144.
- Packer C. & Ruttan L. 1988. The evolution of cooperative hunting. **American Naturalist** 132: 159-198.
- Parry D.A. 1965. The signal generated by insect in a spider's web. **Journal of Experimental Biology** 43:185-192.
- Pasquet A & Krafft B. 1992. Cooperation and prey capture in a social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). **Ethology** 90:121-133.
- Peixoto A. & Gentry A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro da Reserva Florestal de Linhares (espírito Santo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica** 13:19-25.
- Provencher L. & Riechert S. 1991. Short-term effects of hunger conditioning on spider behaviour, predation and gain of weight. **Oikos** 62:160-166.
- Pulliam H.R. & Caraco T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? *In: In: Krebs J.R. & Davies N.B. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach.* Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland. pp. 122-147.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:31-56.
- Ranta E., Rita H. & Lindström K. 1993. Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. **American Naturalist** 142:42-58.
- Riechert S.E. 1991. Prey abundance vs diet breadth in a spider test system. **Evolutionary Ecology**. 5:327-338.
- Riechert S.E. & Harp J.M. 1987. Nutritional Ecology of spiders. *In: Slansky Jr.F. & Rodriguez J.G. (eds). Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and related invertebrates.* A Wiley Interscience publication. New York.
- Riechert S.E. & Luczark J. 1982. Spider foraging behavioral responses to prey. *In: Witt P.N. & Rovner J.S. (eds). Spider Communication: Mechanisms and ecological significance.* Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Robinson M.H. 1975. The evolution of predatory behaviour in araneid spiders. *In Baerends, G., Beer, C. & Manning, A. Function and evolution in behaviour.* Clarendon Press, Oxford, pp. 291-312.
- Robinson, M.H. & Olazarri J. 1971. Units of behaviour and complex sequences in the predatory behaviour of *Argiope argentata* Fabricius. *Smithsonian Contribution Zoological*. 65:1-36.
- Rubenstein D. 1987. Alternative reproductive tactics in the spider *Meta segmentata*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 20:229-237.

- Rypstra A.L. 1990. Prey capture and feeding efficiency of social and solitary spiders: a comparison. **Acta Zoologica Fennica**. 190:339-343.
- Rypstra A.L. 1993. Prey size, social competition and the development of reproductive division of labor in social spider groups. **American Naturalist** 142:868-880.
- Rypstra A.L. & Tirey R.S. 1991. Prey size, prey perishability and group foraging in a social spider. **Oecologia**. 86:25-30.
- Shettleworth S.J. 1984. Learning and behavioural Ecology. In: In: Krebs J.R. & Davies N.B. **Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach**. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland. pp.170-194.
- Slobochikoff C.N. 1984. Resources and the evolution of social behavior. In: Price, P.W., Slobodchikoff C.N. & Gaud W.S. (eds). **A new Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems**. pp 227-251.
- Turnbull, A.L. 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). **Annual Review of Entomology**, 18:305-348.
- Uetz G.W. 1988. Group foraging in the colonial spiders: evidence for risk sensitivity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 22:265-270.
- Uetz G.W. 1992. Foraging strategies of spiders. **Trends Ecology and Evolution**. 7(5):155-159.
- Valerio C.E. 1974. Prey capture by *Drymuza dinora* (Araneae, Scytodidae). **Psyche** 81:284-287.
- Vollrath F. & Rohde-Arndt D. 1983. Prey capture and feeding in the social spider *Anelosimus eximius*. **Zeitschrift für Tierpsychologie**. 61:334-340.
- Vollrath F. 1986. Eusociality and extraordinary sex ratios in the spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 18:283-287.
- Walcott C. 1963. The effect of the web on vibration sensitivity in the spider, *Achaeearanea tepeidiorun* (Koch). **Journal of Experimental Biology** 40:595-611.
- Ward P.I. & Enders, M.M. 1985. Conflict and cooperation in the group feeding of the social spider *Stegodyphus mimosarum*. **Behaviour** 94:167-182.
- West-Eberhard M.J. 1979. Sexual selection, social competition and evolution. **Proceedings of the American Philosophical Society** 1,2,3:222-234.
- Wilson E.O. 1975. **Sociobiology**. Belknap Univ. Press, Cambridge.
- Wise D.H. 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae: Araneidae). **Oecologia** 41:289-300.
- Witt P.N. 1975. The web as a means of communication. **Bioscience Communication** 1:7-23.

Witt P.N., Scarboro M.B. & Peakall D.B. 1978. comparative feeding data in three spider species of different sociality: *Araneus diadematus* CL., *Mallos trivittatus* (Banks) and *Mallos gregarius* (Simon). **Symposium Zoological Society London**, 42:89-97.

Zar, J.H. 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, New Jersey. 2^a ed.

APÊNDICE 1

Equação geral do elipsóide:

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} + \frac{z^2}{c^2} = 1, \text{ onde}$$

$$z = c\sqrt{1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}}$$

$$\text{ÁREA DO ELIPSÓIDE} = 2 \iint ds = \iint \sqrt{1 + z_x^2 + z_y^2} dx dy$$

$$0 \leq \frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} \leq 1$$

$$z_x = -\frac{cx}{a^2\sqrt{1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}}}, \quad z_y = -\frac{cy}{b^2\sqrt{1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}}}$$

$$\begin{aligned} 1 + z_x^2 + z_y^2 &= 1 + \frac{c^2 x^2}{a^4 \left(1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}\right)} + \frac{c^2 y^2}{b^4 \left(1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}\right)} = \frac{a^4 b^4 \left(1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}\right) + c^2 x^2 b^4 + c^2 y^2 a^4}{a^4 b^4 \left(1 - \frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2}\right)} = \\ &= \frac{a^4 b^4 - a^2 b^4 \frac{x^2}{a^2} - a^4 b^2 \frac{y^2}{b^2} + c^2 x^2 b^4 + c^2 y^2 a^4}{a^4 b^4 - a^2 b^4 \frac{x^2}{a^2} - a^4 b^2 \frac{y^2}{b^2}} = \frac{a^4 b^4 + (c^2 b^4 - a^2 b^4) \frac{x^2}{a^2} + (c^2 a^4 - a^4 b^2) \frac{y^2}{b^2}}{a^4 b^4 - a^2 b^4 \frac{x^2}{a^2} - a^4 b^2 \frac{y^2}{b^2}} \end{aligned}$$

$$x = a\rho \cos \theta$$

$$y = b\rho \sin \theta$$

$$\text{ÁREA} = \int_0^1 \int_0^{2\pi} \sqrt{\frac{a^4 b^4 + (c^2 b^4 - a^2 b^4) a^2 \rho^2 \cos^2 \theta + (c^2 a^4 - a^4 b^2) b^2 \rho^2 \sin^2 \theta}{a^4 b^4 - a^2 b^4 a^2 \rho^2 \cos^2 \theta - a^4 b^2 b^2 \rho^2 \sin^2 \theta}} \rho ab d\theta d\rho$$

rearranjando,

$$\text{ÁREA} = \int_0^1 \int_0^{2\pi} \sqrt{\frac{a^2 b^2 (1 - \rho^2) + a^2 c^2 (b^2 \cos^2 \theta + a^2 \sin^2 \theta)}{1 - \rho^2}} \rho ab d\theta d\rho$$

$$\text{fazendo } \sin^2 \theta = 1 - \cos^2 \theta,$$

$$\text{ÁREA} = 2 \int_0^1 \int_0^{2\pi} \sqrt{\frac{a^2 b^2 + c^2 (c^2 a^2 - b^2 a^2 + c^2 (b^2 - a^2) \cos^2 \theta)}{1 - \rho^2}} \rho ab d\theta d\rho$$

Volume do elipsóide:

$$\text{VOLUME} = \frac{4}{3} \pi abc$$

Sendo a , b e c especificados na figura 4.

Área superficial lateral do tronco do cone:

$$\text{ÁREA} = \pi (l_1 + l_2) \sqrt{h^2 + (l_2 - l_1)^2}$$

Sendo l_1 , l_2 e h especificados na figura 4.