

**FORRAGEAMENTO DE ARANHAS DE TEIA ORBICULAR:  
INFLUÊNCIA DO TAMANHO DA PRESA E LOCAL DE  
CONTATO NA TEIA**

**EDUARDO NOVAES RAMIRES**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Estadual de Campinas como parte dos  
requisitos para a obtenção do título de Mestre em  
Ciências Biológicas - Ecologia

Orientador: Prof. Dr. JOÃO VASCONCELLOS NETO

R145f

20723/BC

1993

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo (a) candidato (a)  
*Eduardo Novaes Ramires*  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

*Prof. Joao Vasconcellos Neto*  
*25/11/93*

A Paula, por existir e tudo mais...

A Maria da Glória (*in memoriam*), por sua vida.

Aos meus pais, pelo amor, apoio e exemplo.

"...the complexity of the selective pressures acting on an orb weaver becomes nearly overwhelming."

W. G. Eberhard, 1980

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, João Vasconcellos Neto, pelo apoio pessoal e profissional, sugestões e exemplo de extraordinária capacidade de observação naturalística.

Ao meus amigos, da UNICAMP ou não, que me ajudaram em questões biológicas, estatísticas, amorosas, financeiras, metafísicas, espirituais, entre outras tantas, banais e de importância. Espero que entendam um agradecimento geral e sem nomes, por medo de alguma omissão imperdoável e para evitar mais algumas páginas de agradecimentos.

Aos profs. Bill Magnusson e Paulo S. Oliveira pelas sugestões nas diversas fases desse trabalho. Aos profs. Paulo Guimarães e Miguel Petrere, pelo auxílio na análise estatística dos dados. Aos profs. Arício Xavier Linhares, César Ades e Rogério Parentoni Martins, pelos valiosos comentários à versão preliminar da tese.

A CAPES, pela bolsa de mestrado. Ao Prof. Woodruff W. Benson, por permitir minha presença em Linhares em 1992.

A CVRD, pela hospedagem durante o período de estudo de Leucauge sp..

As Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis, que tiveram que correr muito sem capturar nenhuma presa, nadar em álcool 70% e serem cobertas de maisena, tudo pelo bem da ciência e satisfação de um mestrando.

**ÍNDICE**

<b>RESUMO</b> .....	<b>v</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>vi</b>
<b>ÍNDICE DAS FIGURAS E TABELAS</b> .....	<b>vii</b>
<b>I - INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
<b>II - MATERIAL E MÉTODOS</b>	
<b>II.1 - TAXONOMIA E HISTÓRIA NATURAL</b> .....	<b>18</b>
<b>II.2 - ÁREAS DE ESTUDO</b> .....	<b>20</b>
<b>II.3 - METODOLOGIA</b> .....	<b>23</b>
<b>III - RESULTADOS</b>	
<b>III.1 - MEDIDAS DAS TEIAS</b> .....	<b>31</b>
<b>III.2 - EXPERIMENTOS COM DIAPASÃO E MOSCAS</b>	
<b>III.2.1 - TEMPOS DE LATÊNCIA</b> .....	<b>35</b>
<b>III.2.2 - TEMPOS DE DESLOCAMENTO</b> .....	<b>37</b>
<b>III.2.3 - TEMPOS TOTAIS</b> .....	<b>38</b>
<b>III.2.4 - ANÁLISE DE RESPOSTAS</b> .....	<b>52</b>
<b>III.3 - OBSERVAÇÕES</b> .....	<b>58</b>
<b>IV - DISCUSSÃO</b> .....	<b>60</b>
<b>V - CONCLUSÕES</b> .....	<b>77</b>
<b>VI - LITERATURA CITADA</b> .....	<b>78</b>
<b>APÊNDICE</b> .....	<b>89</b>

## RESUMO

Realizou-se um estudo comparativo do forrageamento das aranhas de teia orbicular Micrathena nigrichelis (Araneidae), com teia vertical e Leucauge severa (Tetragnathidae), com teia de cerca de 45° de inclinação. Estimulações por diapasão foram realizadas, para se verificar se a assimetria entre as partes superior e inferior das teias admite a explicação funcional, baseada em parâmetros temporais da resposta das aranhas. O diapasão (para as duas espécies) e moscas (só para M. nigrichelis) contactaram a teia a diferentes distâncias do centro.

A assimetria das teias estudadas não admite a explicação funcional. Nas estimulações por diapasão, o tempo para iniciar ataque foi maior para pontos da teia mais distantes da aranha. O tempo para iniciar ataque de M. nigrichelis depende do tamanho da presa que atinge a teia. Presas maiores (Ceratitis capitata) dispararam o ataque em tempos semelhantes, independentemente do local da teia atingido. Presas menores (Drosophila melanogaster) dispararam respostas mais demoradas, quanto maior a distância ao centro da teia.

Aranhas de teia orbicular com ataque muito rápido (Leucauge sp.) aparentemente avaliam os estímulos gerados pela presa somente enquanto no centro da teia; seu deslocamento até a presa não apresenta pausas. Aranhas de ataque mais lento (M. nigrichelis) podem monitorar os estímulos no centro e durante seu deslocamento até a presa, podendo este apresentar pausas.

Os comportamentos acima foram discutidos baseados na teoria de forrageamento ótimo.

## ABSTRACT

The foraging behavior of the orb-weaving spiders Micrathena nigrichelis (Araneidae), with a vertical orb and Leucauge sp. (Tetragnathidae), with an inclined web (45°) was studied. Stimulations with a tuning fork were done, to test the hypothesis that the asymmetry of the webs can be explained by temporal parameters of the predatory response of spiders (functional explanation). The tuning fork (for both species) and flies (only for M. nigrichelis) touched the webs at different distances from the orb refuge.

The asymmetry of the webs studied doesn't admitted the functional explanation. On the stimulations with tuning fork, the attack latency increased with the distance from the refuge. The attack latency of M. nigrichelis depends on the size of the prey that hits the web. Bigger prey (Ceratitis capitata) elicit attack in comparable times, independent of the place of the web hitted; smaller prey (Drosophila melanogaster) elicit delayed responses, wich increased with the distance from the orb web refuge.

Very fast orb web spiders (Leucauge sp.) estimate the prey quality only at the web refuge; they don't pause when running to the prey. Slower spiders (M. nigrichelis) can evaluate the stimulus generated by the prey at the web refuge and when running to the prey, too; they can pause in their way to the prey.

## ÍNDICE DAS FIGURAS E TABELAS

- Fig.1 - Tipos de movimento de ondas em fios de teia.....17
- Fig.2 - Representação esquemática de uma teia orbicular...29
- Fig.3 - Teias de Micrathena nigrichelis e Leucauge sp.....30
- Fig.4 - Médias de medidas de teias de Leucauge sp.....33
- Fig.5 - Médias de medidas de teias de Micrathena nigrichelis.....33
- Fig.6 - Utilização de habitat de Micrathena nigrichelis na Serra do Japi-SP e Leucauge sp. em Linhares-ES.....34
- Fig.7 - Medianas dos tempos de latência de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão.....44
- Fig.8 - Medianas dos tempos de latência de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão e moscas.....45
- Fig.9 - Medianas dos tempos de deslocamento de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão.....46

Fig.10 - Medianas dos tempos de deslocamento de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão e moscas.....47

Fig.11 - Medianas dos tempos totais de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão.....48

Fig.12 - Medianas dos tempos de latência, deslocamento e total de Leucauge sp. em resposta ao diapasão.....49

Fig.13 - Medianas dos tempos de latência, deslocamento e total de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão...50

Fig.14 - Medianas dos tempos de latência, deslocamento e total de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão e moscas.....51

Tab.1 -Estatística descritiva dos experimentos com diapasão com Leucauge sp.....41

Tab.2 -Estatística descritiva dos experimentos com diapasão com M. nigrichelis.....42

Tab.3 - Estatística descritiva dos experimentos com moscas com Micrathena nigrichelis.....43

Tab.4 - Respostas de Leucauge sp. ao diapasão.....54

Tab.5 - Respostas de <u>Micrathena nigrichelis</u> ao diapásio.....	55
Tab.6 - Respostas de <u>Micrathena nigrichelis</u> a diapásio e moscas.....	57
Tab.7 - Respostas de <u>Leucauge</u> sp. a presas.....	59

## I - INTRODUÇÃO

As aranhas (Arachnida: Araneae) constituem a sétima maior ordem de animais em diversidade, após as cinco maiores ordens de insetos e dos ácaros. Dentre estes táxons, aranhas se distinguem pela sua completa dependência da predação como estratégia trófica (Coddington e Levi 1991).

São os insetívoros dominantes em muitas comunidades terrestres, sendo depois dos parasitóides os insetívoros com a maior probabilidade de encontrar um espécime de inseto (Enders 1975).

As aranhas da Subordem Labdognatha (aranhas verdadeiras) são subdivididas tradicionalmente em duas grandes guildas (Root 1967) com base no uso ou não de armadilhas para captura de presas (Enders 1976, Foelix 1982): aranhas caçadoras e aranhas de teia.

Existe grande variedade de tipos de teia para captura de presas. A maioria atua mais como uma extensão das capacidades perceptivas da aranha, possuindo pouca ou nenhuma capacidade de reter presas (Riechert 1982).

Teias orbiculares (fig. 2) são construídas por aranhas da superfamília Araneoidea, composta por 11 famílias, algumas das quais não constroem teias orbiculares, e da família Uloboridae (Coddington e Levi 1991). Os membros de Araneoidea (araneóideos) constroem teias com fios viscosos na espiral de captura. A família Uloboridae é a única

dentro da ordem Araneae que não possui glândulas de veneno, e a espiral de captura é constituída de espiras com vários fios extremamente finos entrelaçados, com grande poder de retenção. Há um conjunto maior de trabalhos publicados sobre aranhas de teia orbicular (orbitelas) do que sobre aranhas com outros tipos de teia, apesar de a razão de espécies de aranhas de teia não orbicular para orbicular ser em torno de 2:1 (Eberhard 1991). Nesta introdução não vou considerar as teias orbitelares produzidas por Uloboridae.

A teia orbicular de araneóideos geralmente não é reparada pela aranha após danos causados por impactos de presas ou por vento ou detritos (Eberhard 1991). As gotas adesivas das espiras de captura começam a perder sua capacidade de adesão algumas horas após a construção da teia (Chacón e Eberhard 1980). A maioria das espécies reingere e reconstrói suas teias quase que diariamente.

Aproximadamente 95% das proteínas de seda reingeridas são utilizadas para a construção da nova teia (Peakall 1971).

Principalmente nas décadas de 60 e 70 vários trabalhos abordaram aspectos estruturais da teia, como propriedades físicas de seus componentes, técnicas de construção, etc (Walcott 1963, Eisner 1964, Langer 1969, Eberhard 1970, Denny 1976). Teias orbitelares foram consideradas estruturas que conseguem o máximo de resistência e funcionalidade com o mínimo gasto de material (Langer 1969, Denny 1976). Alguns estudos foram financiados pela NASA (Langer 1969) e exército dos Estados Unidos (Walcott 1963),

para possível utilização em engenharia aeroespacial. Muito se especulou na literatura sobre as diferentes funções de aspectos estruturais da teia orbicular, como: distância entre espiras, número de raios e de espiras, inclinação, etc. No entanto, só recentemente algumas destas idéias, muitas delas relativamente sofisticadas, foram testadas. A maioria destes trabalhos considerava apenas aspectos de mecânica da teia, sem considerar o comportamento da construtora.

A noção de que a teia orbicular seria apenas um "filtro" para o plâncton aéreo e que menor espaçamento entre espiras adesivas evoluiu para captura de presas menores (Buskirk 1975, Uetz et al. 1978) foi substituída pelo conceito de que esta deve realizar pelo menos três funções: interposição na trajetória da presa, absorção de seu impacto sem se romper e retenção da presa até que a aranha possa alcançá-la (Chacón e Eberhard 1980, Nentwig 1983, Eberhard 1991). Estas diferentes funções são interdependentes e podem ditar o tipo de presa de fato disponível para a aranha no ambiente (Eberhard 1991).

Teias orbiculares verticais apresentam muitas vezes assimetria, com o centro deslocado para a parte superior; algumas espécies são exceções à esta regra, construindo teias simétricas (Masters e Moffat 1983, Eberhard 1991). Teias horizontais tendem a ser simétricas (Bristowe 1958). Poucas espécies constroem o centro no extremo superior ou inferior de suas teias, mas nestes casos a localização do

centro é ditada por especialização para captura de um tipo particular de presa (Stowe 1978), ou deslocado na direção de um refúgio por motivos defensivos. Na maioria dos casos, entretanto, o centro da teia não é tão deslocado. Fatores mecânicos podem estar envolvidos (Langer 1969), mas a posição do centro da teia parece ser pouco afetada por problemas de carga, como evidenciado pela falta de correlação entre o peso de uma aranha e a geometria de sua teia (Witt e Reed 1965). Admite-se uma explicação funcional, baseada no fato de que a aranha gasta mais tempo para atingir pontos acima do centro. Pressupõe-se também que a probabilidade de presas atingirem a teia é igual em toda a sua superfície e esta deve ser construída de modo a minimizar o tempo gasto pela aranha para chegar até presas capturadas na teia (Masters e Moffat 1983, Nentwig 1985).

Aranhas normalmente ficam no centro da teia orbicular, com a parte anterior do corpo voltada para a parte inferior da teia e com as pernas colocadas sobre raios. Algumas aranhas ficam num refúgio fora da teia. Neste caso o tarso de uma pata anterior é colocado sobre um fio que transmite as vibrações do centro da teia (Barth 1982).

Em araneóideos a captura de presas consiste de uma série de passos: localização e identificação (ainda que grosseira) da presa, ataque da mesma, imobilização e eventualmente transporte do local de captura para o local de alimentação (Robinson e Olazarri 1971, Barth 1982, Riechert 1982).

Os sinais vibratórios possuem função essencial nos primeiros passos deste comportamento. A teia possui grande heterogeneidade mecânica. Os raios são as melhores fontes de informação sobre a direção e tamanho da presa (Liesenfeld 1956, Denny 1976, Markl e Moffat 1981, Frohlich e Buskirk 1982, Masters et al. 1986). Vibrações que geram respostas de captura quando aplicadas nos raios muitas vezes não as geram quando aplicadas em espiras adesivas à mesma distância da aranha (Liesenfeld 1956), sendo necessário aumentar a amplitude do estímulo. Os raios apresentam maior tensão de ruptura e menor alongação até ruptura, quando comparados a espiras adesivas; são os maiores responsáveis por absorver o impacto das presas (Lucas 1964, Denny 1976, Eberhard 1991).

A sensibilidade às vibrações da teia é dada principalmente por órgãos detectores de movimento, análogos aos encontrados em insetos e crustáceos, conhecidos como "slit sensilla", que se apresentam como fendas no exoesqueleto (Barth 1982, Foelix 1982, Speck e Barth 1982). O arranjo paralelo em série dessas fendas recebe o nome de órgão liriforme. O órgão liriforme metatarsal é o principal detector de vibrações da teia e de vibrações do substrato para aranhas caçadoras (Barth 1982, Klärner e Barth 1982). Estes órgãos são bastante sensíveis, podendo detectar pesos de até 0,05 mg colocados na teia (Klärner e Barth 1982). Parece não haver distinção precisa de frequência pelos órgãos liriformes (Walcott e van der Kloot 1959, Liesenfeld 1956, Barth 1982, Barth e Geethabali 1982, Klärner e Barth

1982, Speck e Barth 1982). Os valores mínimos de amplitude para resposta de ataque de orbitelas são entre  $10^{-3}$  e  $10^{-4}$  cm (Liesenfeld 1956). Os valores absolutos dos limiares de sensibilidade dos receptores são cerca de 40 a 60 dB menores do que os limiares para disparar resposta de ataque, que corresponde à aranha deixar o centro e se deslocar até a fonte de vibrações (Klärner e Barth 1982). Ocorre uma diminuição do limiar de amplitude para resposta com o aumento da frequência do estímulo (Klärner e Barth 1982, Speck e Barth 1982). A sensibilidade deste órgão a sons é assunto controverso (Barth 1982).

Aranhas possuem também tricobótrias, pêlos articulados e inervados, relativamente longos e finos, localizados principalmente nos tarsos e metatarsos das pernas e palpos (Bücherl 1972). Estes pêlos, sensíveis à vibrações do ar, são de maior importância para aranhas caçadoras (Barth 1982; Foelix 1982). Os tricobótrias não são condição necessária nem suficiente para disparar o comportamento predatório de orbitelas. Talvez sejam usados nestas para disparar comportamento defensivo contra insetos voadores ou parasitas, e até mesmo contra aves (Klärner e Barth 1982).

Um fio de teia pode transmitir ondas elásticas ou vibrações de três modos diferentes (Frohlich e Buskirk 1982) (Fig. 1). Ondas transversais e longitudinais propagam-se respectivamente em planos perpendiculares e paralelos ao eixo longo da fibra. Ondas torsionais causam movimentos de rotação nas partículas da fibra. Masters e Markl (1981) e

Masters et al. (1986) consideraram ondas transversais e laterais como diferentes tipos de ondas, mas na verdade são o mesmo tipo de onda do tipo transversal propagando-se em planos perpendiculares ou paralelos ao plano da teia (Tipler 1984). Para aranhas no centro da teia, ondas longitudinais causam movimentos dorsoventrais da articulação metatarso-tarso das pernas (AMT). Ondas transversais causam movimentos dorsoventrais da AMT quando se propagando em planos perpendiculares à teia e movimentos laterais quando se deslocando em planos paralelos à mesma. Aranhas aparentemente possuem sensibilidades semelhantes a movimentos dorsoventrais e laterais da AMT (Barth 1982, Barth e Geethabali 1982).

As propriedades condutoras da teia dependem do tipo de sinal transmitido. Ondas transversais sofrem considerável atenuação e dependem bastante da tensão do fio (a transmissividade aumenta com a tensão); sua transmissividade diminui com o aumento da frequência. Ondas longitudinais sofrem pouca atenuação e dependem da densidade e do módulo de Young (uma medida de quanta força é necessária para comprimir ou expandir uma fibra ao longo de seu eixo maior) do fio, sendo independentes da tensão à qual o material está submetido (Frohlich e Buskirk 1982). Não se sabe a importância de ondas torsionais para disparar comportamento de captura, nem existem técnicas adequadas para sua medição. Mesmo assim, na literatura não são consideradas de importância para disparar comportamento de captura (Masters

e Markl 1981, Frohlich e Buskirk 1982, Masters et al. 1986). Liesenfeld (1956) sugeriu que Zygiella reage mais prontamente a vibrações longitudinais. Masters e Markl (1981), Hergenroder e Barth (1983) e Masters et al. (1986) sugeriram que ondas longitudinais são mais importantes para disparar comportamento de captura, fornecendo melhores informações quanto à direção do estímulo e menos atenuação, comparadas a ondas transversais. Frohlich e Buskirk (1982), num trabalho teórico, consideram que as vibrações transversais são as mais importantes. Klärner e Barth (1982) verificaram que ondas longitudinais disparam comportamento de ataque muito mais frequentemente que ondas transversais de mesma amplitude e frequência. Outros estudos de respostas de aranhas à vibrações não distinguiram ou consideraram separadamente os diversos tipos de vibrações produzidos na teia.

Um problema técnico em estudos que mediram vibrações acoplando pesos à teia é que principalmente para ondas transversais em frequências acima de 100 Hz, a sua transmissividade é afetada por cargas, mesmo de 0,3 mg (Masters et al. 1986). Somente Barrows (1915), através de análise fotográfica, Masters e Markl (1981) e Masters et al. (1986), com vibrômetros ópticos, realizaram estudos sem contato mecânico dos aparelhos com a teia. Masters et al. (1986) sugeriram que vibrações longitudinais de alta frequência (acima de 1 KHz) geradas por presas, antes não detectadas por problemas de sensibilidade das técnicas

usadas, são importantes para disparar o comportamento de ataque. A amplitude destas vibrações está próximo do limite de sensibilidade dos órgãos liriformes, que é cerca de 1 nm (Liesenfeld 1956).

Não ocorre ressonância em teias orbiculares nas frequências entre 50-1000 Hz, a não ser possivelmente para teias muito grandes. A maioria dos insetos, com a exceção de alguns himenópteros, bate as asas e produz vibrações na teia dentro deste intervalo de frequência, ou pelo menos com a maior parte de energia nesta faixa. A teia não pode assim funcionar como um filtro, amplificando seletivamente os sinais de certa frequência (Masters e Markl 1981, Frohlich e Buskirk 1982, Masters et al. 1986). Este fenômeno parece ser de maior importância em teias do tipo "lençol" (Burgess 1975). Nephila clavipes apresenta um limiar de resposta mais baixo para frequências entre 280 e 420 Hz (Klärner e Barth 1982). Não se sabe se esta sensibilidade diferencial reflete uma propriedade dos receptores, ressonância na teia ou uma resposta diferencial a nível de sistema nervoso central.

Um comportamento encontrado em muitos araneídeos é o uso ativo de vibrações para localizar e possivelmente identificar presas e outros objetos na teia (Liesenfeld 1956, Robinson e Mirick 1971, Buskirk 1975, Klärner e Barth 1982). A aranha tensiona os raios e os solta abruptamente, colocando a teia em vibração. A partícula não é identificada pela diferença de tensão, mas sim pelas

diferenças de "eco vibratório", em relação a raios sem carga (Klärner e Barth 1982). Cargas de até 0,05 mg podem ser detectadas. Klärner e Barth (1982) observaram que este comportamento ocorre mesmo sem qualquer estímulo vibratório. Ades (1991) sugeriu que este comportamento pode possuir uma frequência endógena de ocorrência, independente da presença de presas ou outras partículas na teia.

Alguns autores consideram que a evolução da teia pode ter sido influenciada por limitações de informação sensorial à aranha (Suter 1978, Masters et al. 1986). Os sinais vibratórios oriundos da teia são essenciais não somente para a captura de presas, mas também para outros tipos de comportamento, como cômte, escape à predação e, no caso de aranhas sociais, comunicação intraespecíficas (Burgess 1979, Vollrath 1979, Krafft 1982). A atenuação dos sinais e a sensibilidade dos receptores determinam a distância até a qual a aranha pode detectar um estímulo. Poucos estudos mediram e/ou consideraram a transmissividade da teia e a atenuação da amplitude das vibrações com a distância; os resultados sugerem que a teia não é um transmissor de sinais muito sensível, particularmente para ondas transversais (Markl e Moffat 1981, Frohlich e Buskirk 1982, Masters et al. 1986).

Há muito se sabe que aranhas exibem comportamento predatório à um diapasão ou outra fonte de vibrações posto a vibrar em sua teia. Boys, em 1880 (apud Masters et al. 1986) usou um diapasão para estimular a teia. Szlep (1964)

verificou que ocorre habituação e retenção de memória de estímulos a longo prazo. Bays (1962) treinou aranhas a distinguirem duas frequências de diapasão, associadas respectivamente a estímulos positivos e negativos, também verificando a possibilidade de aprendizagem de discriminação. Robinson (1969) e Robinson e Olazarri (1971) sugeriram que diferenças em vibrações produzidas por presas podem modificar o comportamento predatório de aranhas. Suter (1978) mediu as vibrações produzidas na teia por diferentes tipos de presas e verificou uma correlação entre as propriedades das vibrações produzidas na teia pelas presas e o comportamento predatório de Cyclosa turbinata. Ades (1991) verificou diferenças no comportamento pré e pós-ingestivo de Argiope argentata frente a moscas de tamanhos diferentes e formigas. Em todos estes estudos, a resposta das aranhas aos estímulos apresentados foi muito variável. Poucos estudos mencionaram a localização do ponto da teia estimulado em relação à aranha.

Aranhas provavelmente evoluíram sob considerável limitação de alimento (Miyashita 1968, Anderson 1974). Exibem táticas de forrageamento que se aproximam da tática "sit and wait", no "continuum" de táticas de forrageamento (Schoener 1971). Mesmo as espécies que usam ativamente a visão na captura de presas tendem a ficar certo tempo em um local antes de mover-se para outro, exibindo o padrão de procura saltatória ("saltatory search"), descrito para peixes e outros predadores (Uetz 1992). Aranhas de teia são

consideradas procuradoras ("searchers"), pois devotam grande parte de sua energia à construção da teia, que constitui a fase de procura na sua sequência de forrageamento (Rypstra 1982). Craig (1988) considerou apenas as maiores orbitelas como procuradoras, sendo as pequenas perseguidoras ("pursuers"). Atualmente admite-se que a seleção por habitat deva ser a regra, mas há também especializações para tamanho de presa (Uetz 1992).

O uso da teia, além de estender as capacidades perceptivas da aranha, possibilita a captura de presas maiores relativamente ao tamanho corporal da aranha (Enders 1975).

Aranhas de teia são excelentes animais para estudos de forrageamento, pois além da vantagem óbvia de facilidade de observação, a quantidade de alimento ingerida por fêmeas adultas apresenta estreita correlação positiva com o número de ovos produzido pelas mesmas (Eberhard 1979).

A teia orbicular é considerada a mais eficiente na captura de presas. No entanto, ao contrário de muitos outros tipos de teia, precisa ser constantemente renovada. A capacidade de uma teia reter presas depende de sua arquitetura, das propriedades do material utilizado e da interação entre os dois fatores. Craig (1987, 1992) afirmou que a variabilidade nas propriedades mecânicas das teias reflete variação em processos metabólicos das aranhas e, obviamente, variabilidade na arquitetura das teias reflete alterações no comportamento de sua construção. Desta forma

a seleção natural pode agir através de duas vias, afetando os tipos de insetos que atingem a teia ou a ecologia de forrageamento de espécies coexistentes. No seu trabalho, aranhas com diferenças de tamanho de até uma ordem de magnitude apresentaram diferenças de capacidade de absorção de impacto de presas de até quatro ordens de magnitude.

Teias com uma maior razão de número de raios/número de espiras mostram maior capacidade de absorção de impacto de presas, pois os raios apresentam tensão de ruptura muito maior que as espiras (Denny 1976, Craig 1987, Eberhard 1991). Não há uma só característica da teia que possa ser usada para prever a capacidade de absorção de energia da teia, mas sim um conjunto destas (Craig 1987, Eberhard 1991), além disso, o comportamento predatório da aranha pode variar bastante, tornando mais complexa a análise.

A teoria de forrageamento ótimo (Schoener 1971) pressupõe em muitos de seus modelos que o forrageador deve ter informações quase perfeitas sobre seu ambiente, ou seja, deve conhecer sem erros a densidade e distribuição espacial de seus tipos de alimento, o conteúdo energético e o tempo de manuseio de vários itens alimentares. Modelos mais recentes incorporaram explicitamente o fato de que o forrageador vive num ambiente sobre o qual ele possui informações incompletas (Stephens e Krebs 1986). Essencialmente, existem dois modos de incorporar explicitamente a informação incompleta em modelos de forrageamento ótimo. Uma delas é questionando como o

forrageador ganha informações sobre a qualidade do ambiente onde se encontra (ex: número de itens alimentares) (McNamara e Houston 1984, Kacelnik e Krebs 1985). O outro nível é questionando-se como as regras de forrageamento ótimo são modificadas quando o forrageador tem que estimar as características dos itens alimentares (Getty 1985, Getty e Krebs 1985).

Yoccoz et al. (1993) procuraram incorporar à modelos de forrageamento ótimo a estocasticidade ambiental e informações incompletas nos parâmetros "conteúdo energético" e "tempo de manipulação" de presas. Aranhas de teia podem ser bons organismos para testes de hipótese sobre a falta de acurácia na estimativa destes parâmetros, pois a informação que podem obter das presa é de natureza vibracional. Este tipo de informação pode sofrer grandes alterações dependendo da distância da presa à aranha e fatores tais como tensão dos fios (Langer 1969, Barth 1982) e interferência devido a oscilações da teia causadas por vento, por exemplo. A teoria de "risk-sensitive foraging" ressalta a estocasticidade ambiental e a importância de decisões de mover-se ou não entre diferentes "manchas" no ambiente. Vários estudos aplicaram esta teoria ao estudo de aranhas (revisão em Real e Caraco 1986). No entanto, Ellner e Real (1989) demonstraram que os modelos atualmente utilizados são casos especiais de um tipo de modelo mais geral de aptidão esperada ("expected-fitness").

No presente trabalho foram escolhidas duas espécies de aranhas para testar a validade de diversas questões de forrageamento de aranhas de teia orbicular. Apesar de ambas utilizarem o mesmo tipo de armadilha, capturam presas bastante diferentes e exibem táticas diversas frente às mesmas.

Leucauge severa (Araneae: Tetragnathidae) constrói uma teia orbicular assimétrica com aproximadamente 45° de inclinação em relação ao solo. Exibe grande rapidez nas suas respostas predatórias. Micrathena nigrichelis (Araneae: Araneidae) constrói uma teia aproximadamente vertical e apresenta uma resposta bem mais lenta a presas. As duas espécies possuem dimensões corporais e de teia de captura próximas (Fig.3). Micrathena nigrichelis possui uma maior razão número de raios/número de espiras adesivas. Uetz (1978) verificou que Micrathena gracilis captura presas maiores que Leucauge venusta, sendo que as duas espécies são sintópicas e possuem tamanhos semelhantes.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

O objetivo do presente trabalho foi responder as seguintes questões:

- a) a assimetria das teias de Leucauge sp. e Micrathena nigricheilis admite uma explicação funcional?
- b) o tempo gasto para atingir diferentes pontos da teia estimulados por diapasão ou presas é função linear somente do tempo gasto no percurso até o ponto da mesma atingido (Masters e Moffat 1983) ou o tempo para iniciar ataque pode variar de acordo com o ponto da teia estimulado?
- c) no caso de existir, a diferença de tempos para iniciar ataque a diferentes distâncias nos experimentos com diapasão também é válido para presas atingindo a teia?
- d) a diferença de tempos para iniciar ataques a diferentes distâncias é influenciada pelo tamanho da presa?

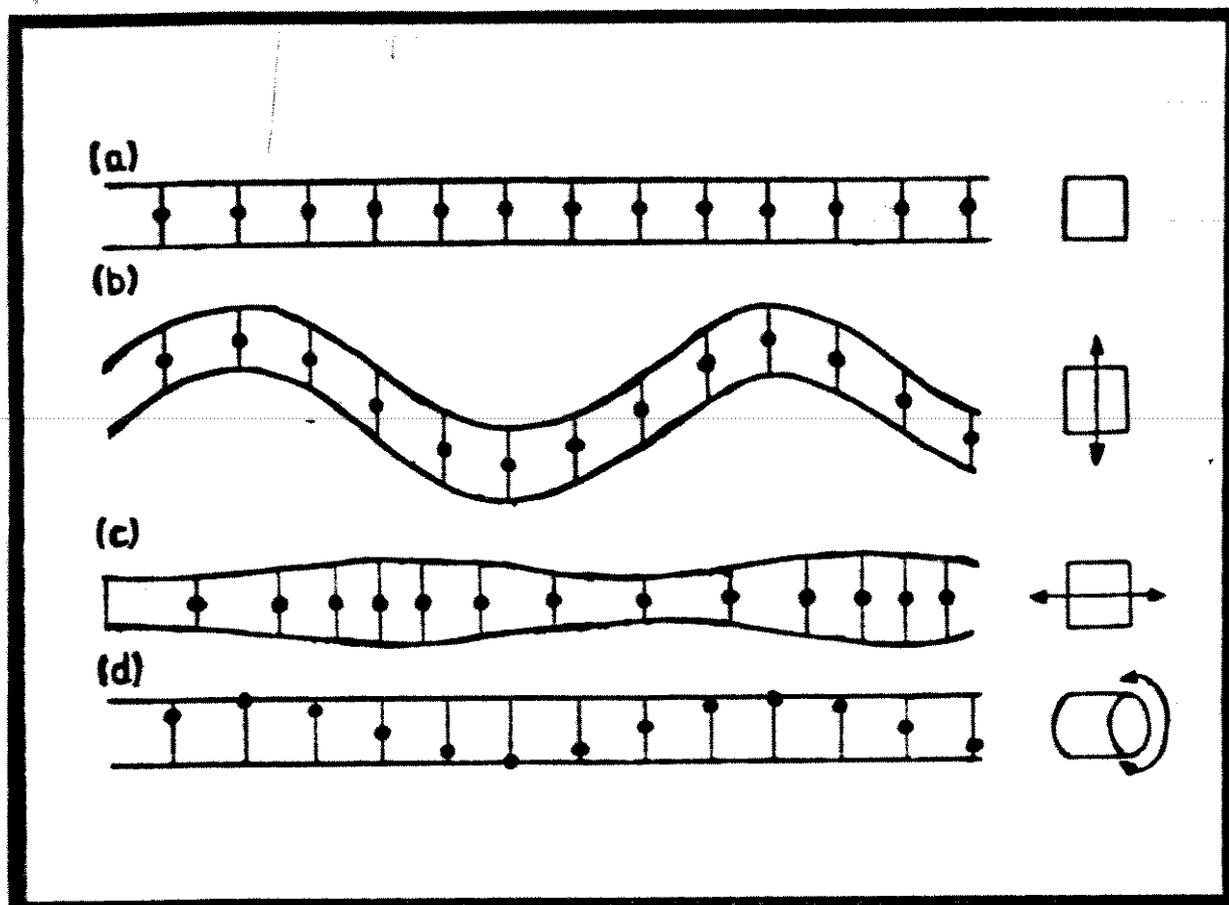


Fig. 1 - Tipos de movimentos de ondas em fios de teia (a: fibra em repouso; b: onda transversal; c: onda longitudinal; d: onda torsional). Cortes longitudinais e transversais, com partículas representadas por pequenos círculos (baseado em Frohlich e Buskirk 1982).

## II - MATERIAL E MÉTODOS

### II.1 - Taxonomia e história natural

#### II.1.1 - Leucauge sp. (Tetragnathidae)

As espécies de Leucauge são principalmente tropicais, em todo o mundo. É um gênero próximo à Nephila e Nephilengys, dois dos maiores gêneros de aranhas orbiculares (Levi 1980). Todas as espécies possuem abdome alongado com uma característica coloração prateada, algumas vezes com outras cores, quebrada em várias linhas longitudinais. O macho é ligeiramente menor do que a fêmea. Ao contrário das espécies de Micrathena, com formas bastante diferentes, suas espécies diferem levemente em coloração, proporção do epígino e alguns outros caracteres. Seus hábitos são diurnos. Algumas espécies tendem a formar agregações de adultos, com teias dividindo os fios de suporte (D'Andrea 1987). Suas teias são horizontais, com centro aberto (Fig.3). Poucos dados sobre a biologia deste gênero são encontrados na literatura.

## II.1.2 - Micrathena nigrichelis (Araneidae)

O gênero neotropical Micrathena contém muitas espécies tropicais de hábito diurno e coloração conspícua. A maioria das espécies é de difícil reconhecimento; nomes e descrições remontam a Linnaeus (Levi 1985). Todas as espécies são florestais, com teias verticais. A teia possui poucos fios de moldura e centro aberto (Fig.3). Podem possuir um pequeno estabilimento vertical nas teias. Micrathena fica no centro da teia numa postura não usual; com o cefalotórax para baixo, como quase todos os araneídeos, mas o abdômen se mantém na horizontal, paralelo ao chão. Esta posição é possível graças aos fêmures bastante longos do quarto par de pernas. A coloração geralmente conspícua do abdômen está virada em direção ao chão, dificultando provavelmente sua detecção quando vista do dossel da mata (Levi 1985).

A função dos espinhos abdominais bastante conspícuos permanece obscura. Podem representar proteção contra pássaros, vespas ou lagartos predadores (Levi 1985).

Algumas espécies de Micrathena possuem fileiras estridulantes na cobertura de seus pulmões, que ao serem friccionados pelas pernas produzem um som audível de baixa frequência (Hinton e Wilson, 1970). O som é provavelmente uma defesa, pois as aranhas somente o produzem fora da teia. Não foi observado tal comportamento em M. nigrichelis.

Micrathena não possui capacidade de ataque do tipo "attack-wrap", ou seja, ela pica sua presa antes e depois a

enrola em seda, sendo incapaz de imobilizar a presa em sêda, antes de picá-la. Este caráter é considerado primitivo entre os Araneoidea (Levi 1985).

Uetz e Biere (1980) sugerem que a teia de *M. gracilis* é seletiva para tamanho de presas; presas maiores (4-8 mm) são capturadas em maior frequência que em teias artificiais.

## II.2 - Áreas de estudo

Os estudos com Leucauge sp. foram realizados na Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce (RFCVRD), localizada nos municípios de Linhares e São Mateus, norte do Espírito Santo (entre 19°06' e 19°18'S e entre 39°45' e 40°19'W). A reserva possui 21.787 ha florestados, localizados na planície costeira, cuja altitude está entre 28 e 65 m. Faz parte da hiléia bahiana (floresta da zona tabular costeira ou floresta de tabuleiros), formação que no Espírito Santo ocorre de norte a leste, onde se estendem vastas planícies sedimentares e tabuleiros terciários da série Barreiros, pontilhados de lagoas e brejos com altitude em torno de 30 m (Peixoto e Gentry 1990). A cobertura primitiva encontrada é tipicamente florestal, formada por floresta umbrófila semidecídua. Na área da reserva são encontradas quatro formações distintas: floresta alta de terra firme (ou floresta densa), cujas árvores de dossel atingem 40 m de altura (cerca de 68% da área total da reserva); floresta de

mussununga, com árvores mais esparsas e de menor porte, que acompanha cordões de solos arenosos (cerca de 8% da área); floresta de várzea, associada à vegetação de áreas alagáveis, constituída por árvores esparsas e palmeiras, e solo coberto por vegetação graminóide (cerca de 4% da área) e os campos nativos, que aparecem como enclaves na floresta e estão representados por campos abertos com vegetação graminóide ou vegetação arbustivo-arbórea em moitas características (cerca de 6% de área) (Peixoto e Gentry 1990).

O clima na região é quente e úmido e a média anual de precipitação é de 1403 mm, com uma estação seca, embora distinta, bastante suave, de maio a setembro. A média anual de temperatura é de 23,6°C, com temperaturas extremas em julho (15,6°C) e fevereiro (27,6°C) (Peixoto e Gentry 1990). A cobertura vegetal da reserva é considerada como "Floresta Tropical Úmida" na classificação de Holdridge (1967).

As observações foram feitas ao longo de um trecho de 1600m da estrada da Gávea, a partir de seu cruzamento com a estrada Aderne (sentido Rio Barra Seca), e 100 m de um lado e outro desta última a partir do cruzamento. Na área ocorre uma floresta alta de terra firme.

Os estudos com M. nigrichelis foram realizados na Serra do Japi, um maciço de formação quartzítica que se estende de sudoeste para noroeste, entre o Porto Japi, no Rio Tietê, município de Cabreúva e a Fazenda do Japi, situada a 6 Km da

cidade de Jundiaí, Estado de São Paulo (23°11'S e 46°52'W - altitudes entre 700 e 1291 m). Ocupa uma área de 10.000 ha (Rodriguez e Shepherd 1992). Está situada em uma região de interface entre duas fisionomias de vegetação distintas, de ampla distribuição no Brasil - A Mata Atlântica e as florestas mesófilas semidecíduas do Planalto (que ocupam a maior parte da área florestal da Serra) (Leitão-Filho 1992). Ocorrem dois tipos principais de vegetação, ao longo de um gradiente altitudinal. Na partes baixas, em altitude de 750 a 800 m, a fisionomia é típica de mata de planalto, com árvores espaçadas, de diâmetro elevado, não formando um dossel contínuo (floresta mesófila semidecídua). As partes altas são caracterizadas por uma mata cujas árvores estão adensadas, de diâmetro e porte nitidamente menores que o observado nas partes baixas e de dossel contínuo (floresta semidecídua de altitude) (Leitão-Filho 1992). As temperaturas médias anuais são 15,2°C e 19,2°C, respectivamente, nas partes mais altas e mais baixas. O mês mais frio é o de julho, com temperaturas médias entre 11,8°C e 15,3°C e o mês mais quente é janeiro, quando as temperaturas médias variam entre 18,4°C e 22,2°C em função da altitude. A pluviosidade média é de 1365 mm anuais na área de Jundiaí. As chuvas ocorrem principalmente nos meses de dezembro e janeiro, e nos meses de abril-setembro ocorre uma estiagem bem marcada (Pinto 1992).

As observações foram realizadas nas teias localizadas ao longo de um trecho de 600 m da trilha Paraíso III (cerca de 1100 m de altitude).

## II.3 - Metodologia

### II.3.1 - Procedimento geral

O trabalho experimental com Leucauge sp. foi realizado em julho de 1992. Observações preliminares foram realizadas em agosto de 1991, durante o Curso Ecologia de Campo I, da UNICAMP. Os experimentos com M. nigrichelis foram realizados em março e abril de 1993.

Para medidas das teias e experimentos com diapasão e moscas foram utilizados os raios da teia mais próximo da horizontal à direita da teia (a), à esquerda (c), e o mais próximo da vertical acima do centro (d) e abaixo (b) (ver apêndice 1). Esquerda e direita da teia foram definidas estando o observador de frente para a mesma, olhando para a face ventral do corpo da aranha. Somente teias de fêmeas adultas com mais de 90% da espiral adesiva intacta e com a aranha no centro foram testadas. Aranhas ingerindo presas no centro não foram usadas. A temperatura era medida a cada 15 min aproximadamente, com um termômetro que era suspenso no ar por dois minutos, antes de sua leitura. Os tempos

foram tomados em centésimos de segundo com cronômetro digital e aproximados para décimos de segundo pela técnica de Sokal e Rohlf (1981). Assumiu-se que as medidas com cronômetro perdem mais em acurácia do que em precisão.

Os experimentos eram realizados entre 10:00h e 15:00 h, sendo suspensos temporariamente quando havia perturbação por vento. A temperatura mínima para os experimentos foi de 18°C. Nenhuma teia foi testada com diapasão ou moscas mais de três vezes num mesmo dia, e o intervalo mínimo entre um e outro contato do diapasão na mesma teia foi de 20min.

Na análise dos experimentos, para verificar se haviam diferenças estatísticas entre mais de dois grupos foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, devido à distribuição fortemente assimétrica à direita e heteroscedasticidade entre os grupos. Comparações múltiplas a posteriori foram realizadas segundo Campos (1983). No caso de observações pareadas, como número de espiras adesivas, foi utilizado o teste de Wilcoxon ("Wilcoxon Signed-ranks test"). O teste de Mann-Whitney foi utilizado nas comparações entre tempos de latência, deslocamento e total. O teste F foi utilizado para comparações entre variâncias de duas amostras. Para comparação de frequências utilizei o tabelas 2x2. Para as medidas de teias foi possível utilizar a análise de variância. Todos os testes segundo Sokal e Rohlf (1981), a não ser quando indicados.

### II.3.2 - experimentos com diapasão

Foi utilizado um diapasão de 440 Hz de frequência (nota musical "Lá"). Em todos os experimentos, com exceção dos tempos de deslocamento de Leucauge sp., o diapasão foi posto a vibrar na teia a 4 cm e a 9 cm do centro do cefalotórax da aranha em b e d. As teias encontradas ao longo das trilhas eram estimuladas na seguinte sequência de combinações distância/raio estimulado: 9d; 4d; 9b; 4b. Cada combinação era aplicada a uma teia diferente. Para medir tempos de deslocamento e total de Leucauge sp. o diapasão foi posto a vibrar na teia a 9 cm do centro do cefalotórax da aranha em b e d, alternadamente, em teias diferentes, encontradas ao caminhar ao longo da trilha.

Considerou-se "tempo de latência" o intervalo de tempo decorrido entre o contato do diapasão ou moscas na teia e o momento em que o centro do cefalotórax da aranha cruzava a borda do miolo da teia, em direção à fonte de estímulos. "Tempo de deslocamento" foi considerado o intervalo de tempo decorrido entre o momento que o centro do cefalotórax da aranha cruzava a borda do miolo da teia até o contato das pernas da aranha com o diapasão ou moscas. O "tempo total" foi considerado como o intervalo de tempo decorrido entre o contato do diapasão ou moscas na teia e o contato das pernas da aranha com os mesmos. Como os movimentos de Leucauge sp. são muito rápidos, os tempos de latência para iniciar ataque, deslocamento e total tiveram de ser medidos em

experimentos realizados separadamente, e os tempos de deslocamento e total só foram medidos à distância de 9 cm do cefalotórax da aranha. Para M. nigrichelis os tempos de latência e deslocamento puderam ser tomados no mesmo experimento.

Os trajetos entre os pontos estimulados a 4 cm e a 9 cm da aranha no centro foram divididos respectivamente em dois e três segmentos imaginários iguais (a partir do centro: respectivamente 1 e 2 para 4 cm e 1, 2, e 3 para 9 cm). Uma parada de mais de um segundo da aranha num mesmo ponto, quando se deslocando até o ponto estimulado foi considerada "pausa", e o local onde esta ocorria era registrado baseado na divisão imaginária do trajeto acima estabelecida. A resposta à estimulação era considerada negativa se a aranha não deixava o centro da teia 20 s após o contato do diapasão na teia, sendo registrada como "sem deslocamento". Para M. nigrichelis, esta resposta foi subdividida em "sacudir" (Aranha tensionava e/ou sacudia várias vezes os raios da teia, sem sair do centro) e "imóvel" (nenhuma reação perceptível à vibração). Caso a aranha demonstrasse uma reação defensiva à estimulação (deslocar-se para fora da teia ou jogar-se ao chão presa pelo fio-guia), era registrado "fuga".

### II.3.3 - Presas colocadas na teia.

Estes experimentos foram realizados somente com M. nigricheilis.

Utilizou-se como presas Ceratitis capitata e Drosophila melanogaster, obtidas de criações em laboratório.

As moscas eram seguradas com uma pinça pelas suas asas e colocadas cuidadosamente na parte inferior das teias. Os indivíduos das duas espécies eram colocados alternadamente em teias diferentes a 4 cm e 9 cm do centro do cefalotórax da aranha, até atingir o número de 30 moscas de cada espécie oferecidas nas duas distâncias. Os registros feitos foram os mesmos dos experimentos com diapasão.

### II.3.4 - Observação de presas

Observou-se todas as presas que contactavam as teias de Leucauge sp. durante os experimentos com diapasão, medidas de teias e observações preliminares. Para cada presa, procurou-se anotar:

- a) classe de tamanho (intervalos de 2 mm);
- b) tempo de retenção na teia - dividido entre menos de 2 s, mais de 2 s e retenção total (presa não atacada e que não conseguiu escapar da teia);
- c) distância do ponto de impacto à aranha;
- d) face da teia em que ocorria o contato da presa;

e) ordem taxonômica da presa.

Para a aranha:

- a) saída ou não do centro após contato da presa na teia;
- b) ataques com sucesso ou não (contato ou não com a presa);
- c) tipo de manipulação de presa: só picada ou picada e enrolamento.

### II.3.5 - Medidas das teias

As aranhas eram retiradas da teia para as mensurações.

Mediu-se 32 teias de Leucauge sp. e 34 teias de M. nigrichelis. As medidas foram as seguintes: distância entre a borda do miolo e a espira adesiva mais periférica e entre a primeira e última espiras adesivas (comprimento da espiral adesiva) em a, b, c e d; comprimento e largura do miolo (fig. 2); inclinação da teia (medida através de um transferidor com peso atado a um fio); distância do centro do miolo ao solo; comprimento do fio suporte superior. . Algumas teias tiveram também o número de espiras adesivas ao longo de b e d e número total de raios contados.

As teias foram fotografadas após polvilhamento com amido de milho ("maisena"), segundo técnica de Eberhard (1976).

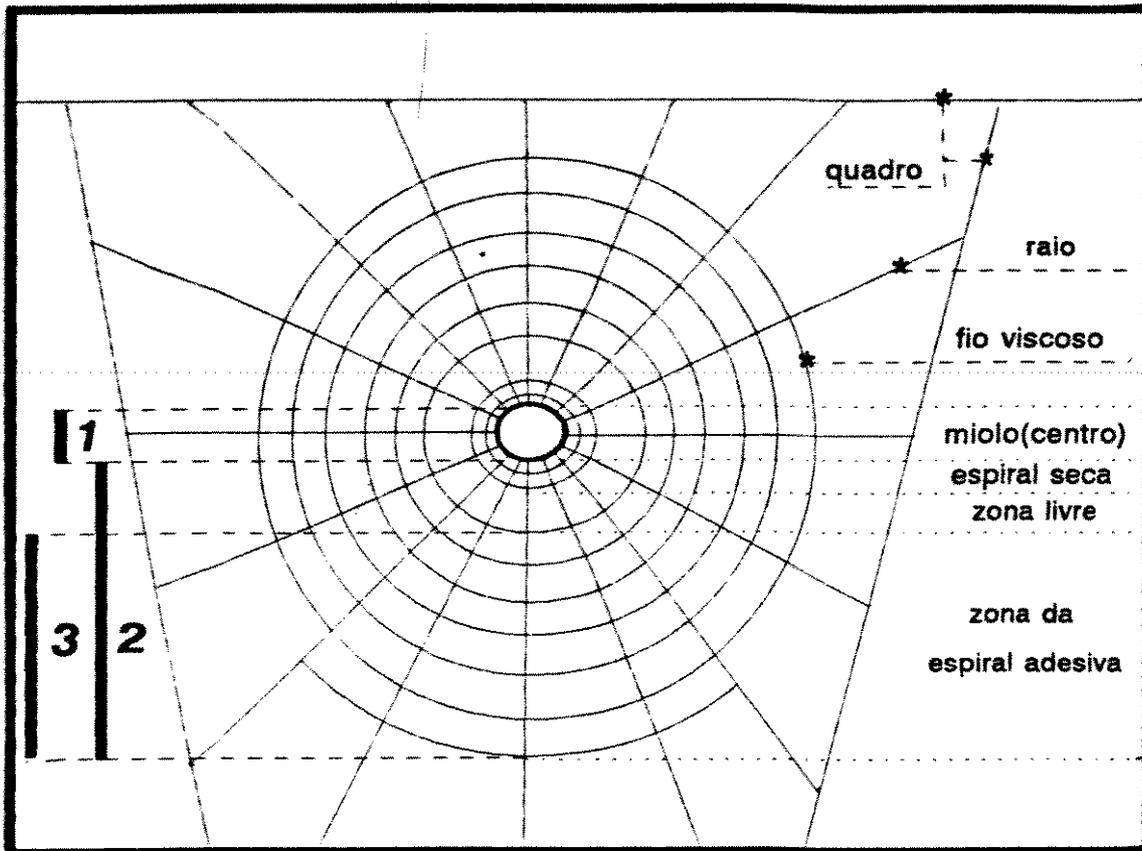


Fig. 2 - Representação esquemática de uma teia orbicular (medidas: 1 - comprimento do miolo; 2 - borda do miolo-espira mais periférica; 3 - comprimento da espiral adesiva).

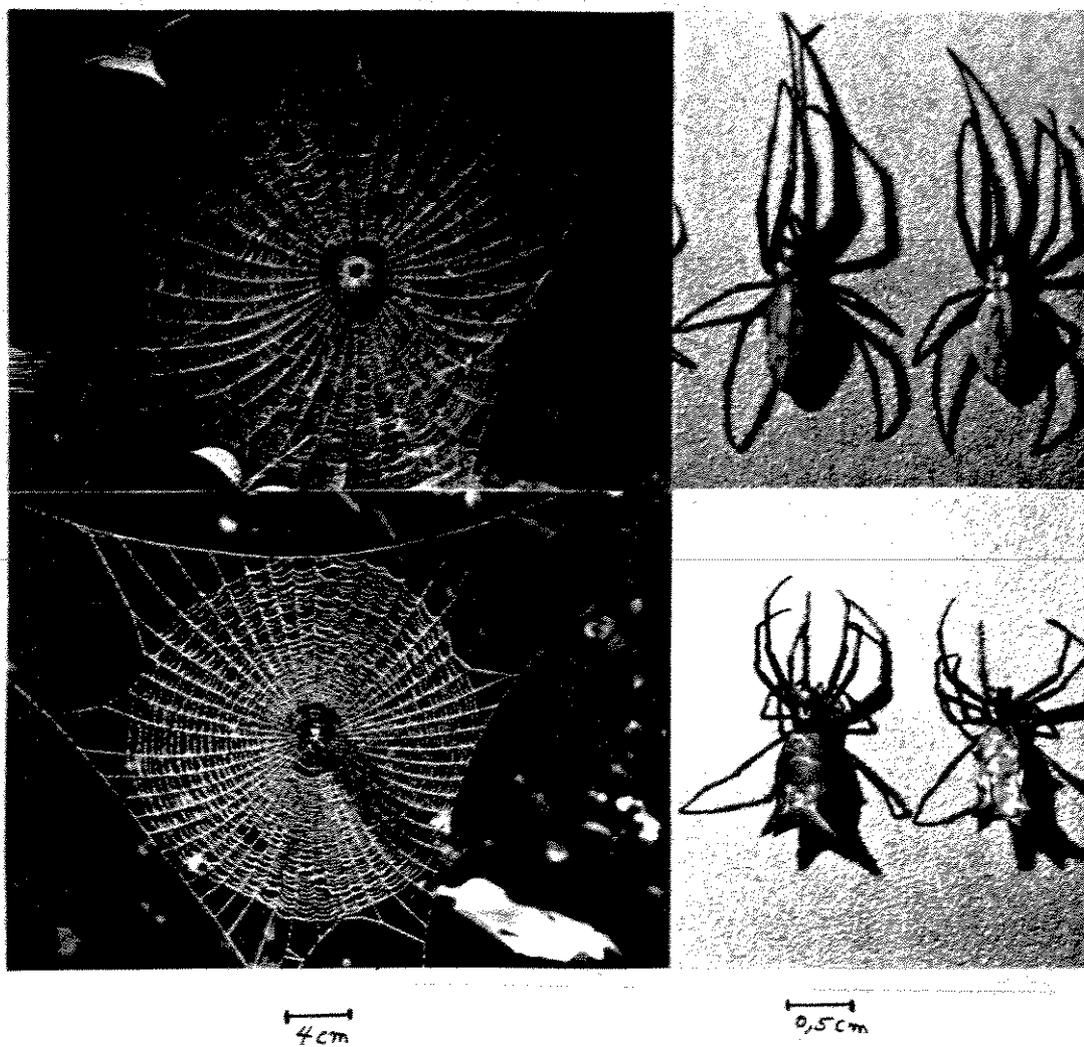


Fig. 3 - Teias de Micrathena nigrichelis e Leucauge sp..

### III - RESULTADOS

#### III.1 - Medidas das Teias

As teias de Leucauge sp. são assimétricas (Figs. 3 e 4, Apêndice 1), com a parte da teia localizada abaixo do centro significativamente maior que as demais na distância borda do centro-espira adesiva mais periférica (ANOVA,  $F=7,69$ , G.L.=3,  $p<0,001$ ) e comprimento da espiral adesiva (ANOVA,  $F=4,23$ , G.L.=3,  $p<0,01$ ). A razão entre as médias das medidas nas partes inferior/superior das teias ("índice de excentricidade") foi de 1,17 para a distância borda do centro-final da espiral adesiva e 1,15 para o comprimento da espiral adesiva. A razão do número de raios/número de espiras adesivas ( $n=7$ ) foi de 0,8 aproximadamente.

Na parte inferior da teia não há um maior número de espiras adesivas na zona de captura (Wilcoxon,  $n=7$ , aproximação normal= $t=1,09$ ,  $p>0,1$ ). Portanto, deve haver um maior espaçamento entre as espiras adesivas na parte inferior da teia.

A inclinação média das teias foi  $41,38 \pm 10,43^\circ$  (média  $\pm$  um desvio padrão). O comprimento médio do fio suporte superior da teia foi de  $74,13 \pm 22,24$  cm. A altura média das teias em relação ao solo foi  $58,41 \pm 14,50$  cm.

As teias de M. nigrichelis são também assimétricas na distância borda do centro-final da espiral adesiva (ANOVA,

$F=5,33$ , G.L.=3,  $p<0,01$ ) e comprimento da espiral adesiva (ANOVA,  $F=3,07$ , G.L.=3,  $p<0,05$ ) (Figs. 3 e 5, Apêndice 1).

O índice de excentricidade foi de 1,10 para a distância borda do centro-final da espiral adesiva e 1,07 para o comprimento da espiral adesiva.

Há um número significativamente maior de espiras adesivas na zona de captura (Wilcoxon,  $n=14$ ,  $t=2,86$ ,  $p<0,05$ ). A razão do número de raios/número de espiras adesivas ( $n=14$ ) foi de aproximadamente 1,1.

A inclinação média das teias foi de  $18,59 \pm 9,47^\circ$ . O comprimento do fio suporte superior da teia foi  $70,88 \pm 28,02$  cm. A altura média das teias em relação ao solo foi  $90,00 \pm 25,78$  cm.

As teias de M. nigrichelis parecem ocorrer em locais mais abertos (inferido a partir do comprimento do fio suporte superior) e mais altos do que os ocupados por Leucauge sp., que raramente constrói teias acima de um metro de altura (Fig. 6).

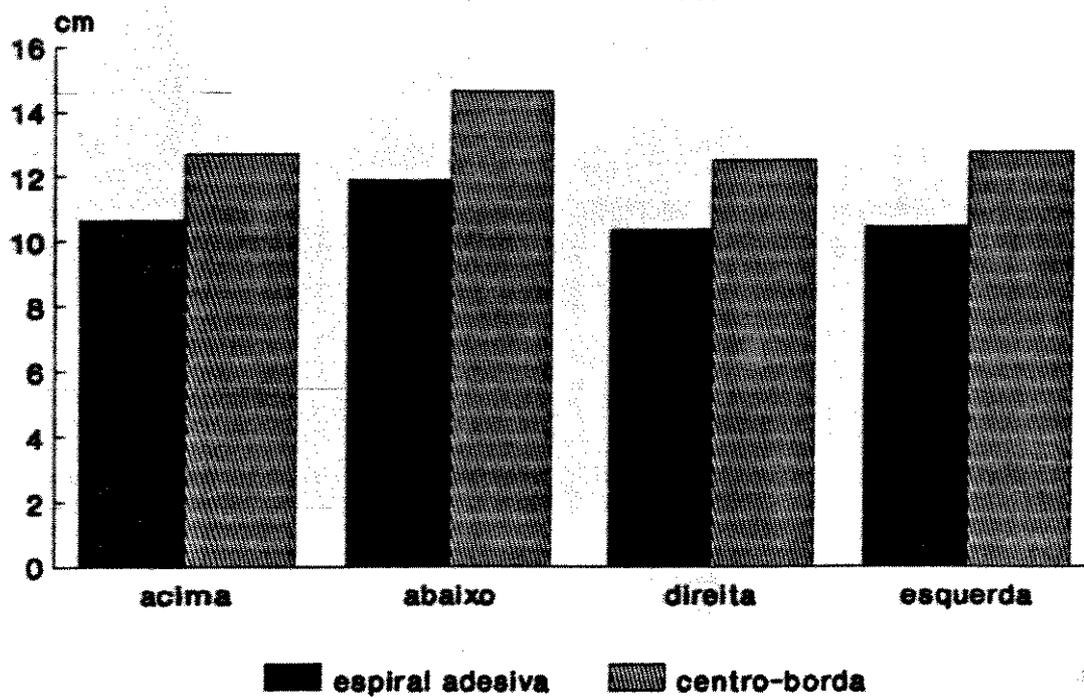


Figura 4 - Médias das medidas de teias de *Leucauge* sp..

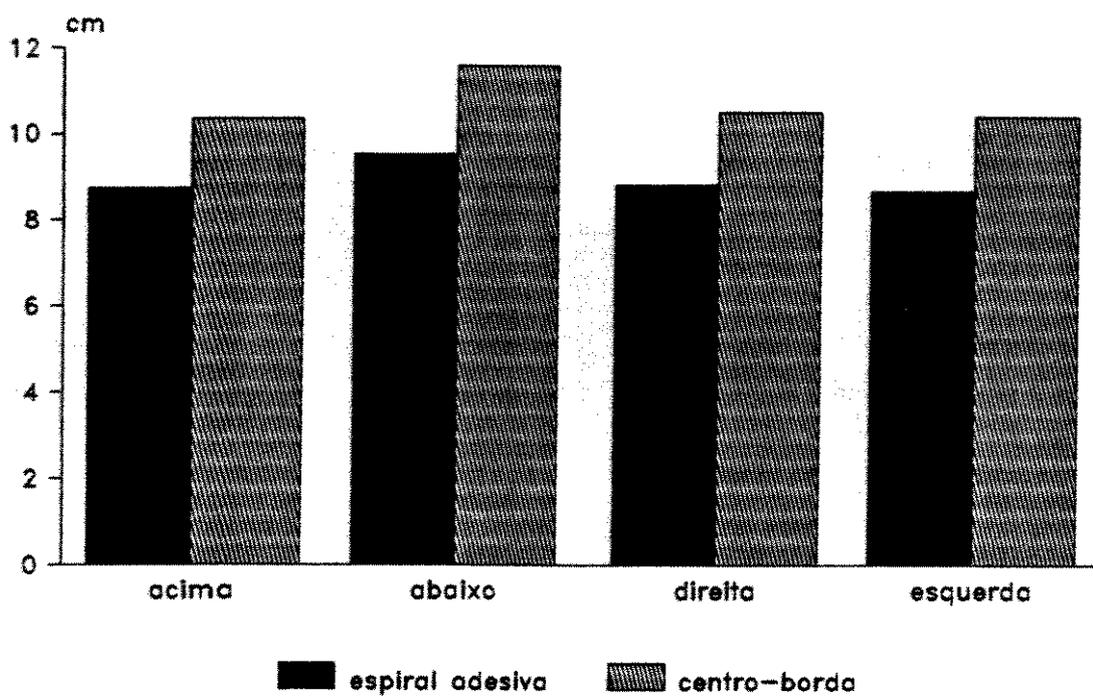


Figura 5 - Médias de medidas de teias de *Micrathena nigrichelis*.

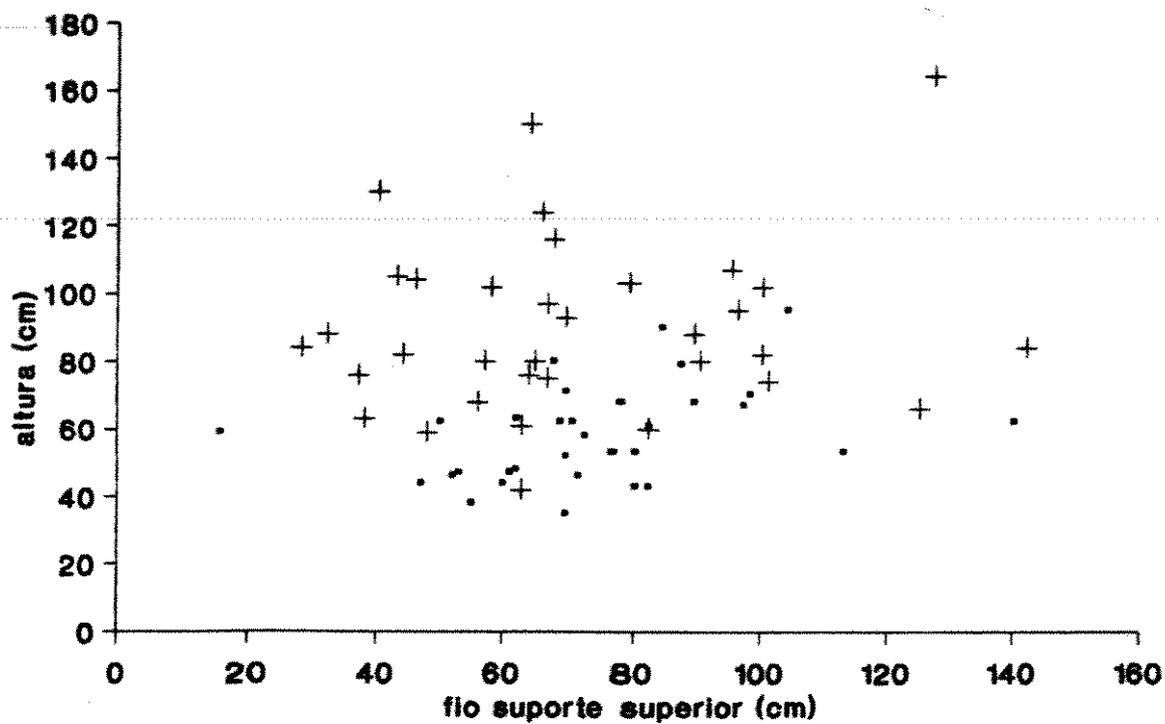


Figura 6 - Utilização de habitat de Micrathena nigrichelis (+) na Serra do Japi-SP e Leucauge sp. (·) em Linhares-ES.

### III.2 - Experimentos com diapasão e moscas

#### III.2.1 - Tempos de latência

##### III.2.1.1 - Diapasão

Os tempos de latência de pontos à 4 cm e 9 cm de Leucauge sp. estimulados por diapasão diferem significativamente entre si (Kruskal-Wallis,  $X^2=83,59$ , G.L=3,  $p<0.001$ ) (Fig. 7). O teste de comparações múltiplas mostrou que não houve diferença significativa entre os grupos para pontos estimulados à mesma distância. Os tempos de latência foram maiores para pontos localizados a 9 cm. Os resultados foram semelhantes para para M. nigrichelis (Kruskal-Wallis,  $X^2=15,75$ , G.L=3,  $P<0,01$ ). Os tempos de latência de M. nigrichelis foram maiores que os exibidos por Leucauge sp..

Para Leucauge sp., os coeficientes de variação (CVs) à distância de 4 cm são bem menores do que à 9 cm (Tab. 1). Isto indica uma resposta mais variável da aranha às vibrações do diapasão, tanto acima como abaixo do centro, para pontos à maiores distâncias desta. As variâncias não diferem significativamente entre si para pontos à mesma distância ( $F_4 \text{ cm}=1,04$ ,  $F_9 \text{ cm}=1,75$ ,  $p>0,05$ ).

Para M. nigrichelis o maior CV foi o das estimulações na parte superior da teia, à 9 cm (Tab. 2). O CV na parte inferior a 9 cm é próximo aos nas partes superior e inferior

a 4 cm. As variâncias são diferentes entre si para pontos acima e abaixo do centro a mesma distância ( $F_{4 \text{ cm}} = 2,33$ ,  $F_{9 \text{ cm}} = 7,86$ ,  $p < 0,05$ ). A variância na parte superior é maior à 9 cm, mas a 4 cm esta é maior na parte inferior.

A temperatura média durante os experimentos com Leucauge sp. foi de  $20,79 \pm 0,90^\circ\text{C}$ , e com M. nigrichelis  $21,11 \pm 0,64^\circ\text{C}$ .

### III.2.1.2 - Comparativo: moscas e diapasão

Os tempos de latência de pontos a 4 cm e 9 cm da aranha estimulados por diapasão e moscas na parte inferior das teias de M. nigrichelis diferiram significativamente entre si (Kruskal-Wallis,  $X^2 = 57,56$ , G.L.=5,  $p < 0,001$ ). Os únicos grupos que não diferiram significativamente entre si, na comparação a posteriori, foram os de latência para C. capitata, a diferentes distâncias (Fig. 8).

Os CVs de C. Capitata são bem menores dos que os apresentados por D. melanogaster tanto a 9 cm como a 4 cm (Tab.3), se aproximando mais dos exibidos para o diapasão (Tab.2).

## III.2.2 - Tempos de deslocamento

Os tempos de deslocamento de Leucauge sp. não diferiram significativamente entre si para pontos vibrados a 9 cm, acima e abaixo do centro (Mann-Whitney, aproximação normal= $t_u=0,684$ ,  $p>0,4$ ) (Fig. 9). No entanto, a variância foi maior para pontos vibrados na parte superior da teia ( $F=4,17$ ,  $p<0,05$ ) (Tab. 1).

Os tempos de deslocamento de M. nigrichelis foram maiores para pontos vibrados acima do centro, a 9 cm e 4 cm da aranha (Mann-Whitney,  $t_{u4\text{ cm}}=2,10$ ,  $t_{u9\text{ cm}}=2,550$ ,  $p<0,05$ ).

As variâncias de M. nigrichelis foram diferentes a 4cm de distância ( $F=2,76$ ,  $p<0,05$ ), sendo que a maior foi para pontos abaixo do centro, e iguais a 9 cm ( $F=1,49$ ,  $p>0,1$ ). Os CVs a 4 cm são muito maiores do que a 9 cm (Tab. 2). Quando se comparam os tempos de deslocamento desconsiderando-se aqueles nos quais ocorreram pausas, o valor das variâncias diminui, mas as diferenças acima se mantêm ( $F_{4\text{ cm}}=2,77$ ,  $p<0,05$ ;  $F_{9\text{ cm}}=1,34$   $p>0,1$ ). O maior efeito é na distância de 4 cm (Tab.2).

A temperatura média durante os experimentos com Leucauge sp. foi de  $18,49 \pm 0,57^\circ\text{C}$  e com M. nigrichelis,  $21,13^\circ\text{C} \pm 0,64^\circ\text{C}$ .

## III.2.2.2 - Comparativo: moscas

## e diapasão

Os tempos de deslocamento de M. nigrichelis para pontos estimulados por moscas e diapasão na parte inferior da teia a 4 cm da aranha não diferiram significativamente entre si (Kruskal-Wallis,  $X^2=2,77$ , G.L.=2,  $p>0,2$ ). Os tempos para a distância de 9 cm assumiram um valor próximo do nível de significância (Kruskal-Wallis,  $X^2=5,44$ , G.L.=2,  $p=0,06$ ) (Fig. 10). Quando as análises são feitas descartando-se deslocamentos com pausas, os valores se afastam bastante do nível de significância (Kruskal-Wallis,  $X^2_{4\text{ cm}}=0,73$ ,  $p=0,70$ ;  $X^2_{9\text{ cm}}=1,22$ , G.L.=2,  $p=0,54$ ).

Nos deslocamentos com pausas, o CV foi maior para a distância de 4 cm para moscas e diapasão (resposta mais variável). Quando se retiram os deslocamentos com pausas, os CVs diminuem mas a diferença se mantém (Tab. 3).

## III.2.3 - Tempos totais

## III.2.3.1 - diapasão

Os tempos totais a 9 cm não diferiram significativamente entre si para pontos acima e abaixo do centro para Leucauge sp. (Mann-Whitney,  $t_u=1,49$ ,  $p>0,05$ ) (fig. 11). As variâncias não são significativamente

diferentes entre si para pontos a esta distância ( $F=1,86$ ,  $p>0,05$ ) (Tab. 1). A maior parte do tempo gasto para atingir a presa é o dos tempos de latência (fig. 12), e seus CVs são maiores que os dos tempos de deslocamento, para os mesmos locais estimulados (Tab. 1). Pressupondo-se que a velocidade durante o percurso é constante, pode-se calcular o tempo de deslocamento a distâncias de 4 cm da aranha. Baseado nesta estimativa, para pontos a 4 cm de distância da aranha a maior parte do tempo gasto para atingir a presa é o do tempo de latência, também (Fig.12).

Para M. nigrichelis os tempos totais de deslocamento acima e abaixo da teia não diferiram entre si à distância de 4cm da aranha (Mann-Whitney,  $t_u=1,89$ ,  $p>0,05$ ), mas diferiram à distância de 9cm (Mann-Whitney,  $t_u=2,54$ ,  $p<0,05$ ) (Fig. 13). As variâncias são diferentes a 4cm de distância ( $F=2,84$ ,  $p<0,05$ ), com uma maior variância para a parte inferior. A 9 cm as variâncias não são significativamente diferentes ( $F=1,809$ ,  $p>0,05$ ) (Tab. 3).

A maior parte do tempo gasto para atingir a presa foi a dos tempos de deslocamento, a não ser nos pontos abaixo do centro a 4 cm (Fig.13). Os CVs dos tempos de deslocamento a distância de 4 cm da aranha são bem maiores do que os CVs dos tempos de latência na mesma distância (Tab. 3).

A média de temperatura durante os experimentos foi de  $19,69 \pm 0,41^\circ\text{C}$  para Leucauge sp. e  $21,09 \pm 0,63^\circ\text{C}$  para M. nigrichelis.

## III.2.3.2 - Comparativo: moscas

## e diapasão

Em M. nigrichelis, os tempos totais para moscas e diapasão à distância de 4 cm na parte inferior da teia diferem significativamente entre si (Kruskal-Wallis,  $X^2=13,70$ , G.L=2,  $p<0,01$ ). Nas comparações múltiplas todos os pares diferiram significativamente. Os tempos totais também diferiram a 9 cm (Kruskal-Wallis,  $X^2=10,15$ , G.L.=2,  $p<0,01$ ). Nas comparações múltiplas os tempos totais do diapasão e de C. Capitata não diferiram significativamente entre si (Fig.14, Tabs. 2 e 3).

A 4 cm de distância, a maior parte do tempo gasto para atingir os pontos estimulados foi a do tempo de deslocamento. Os Maiores tempos totais são os exibidos para D. melanogaster (Fig. 14)

Tabela 1 -Estatística descritiva dos experimentos com diapasão com Leucauge sp. (tempos em décimos de segundo).

	n	$\bar{x}$	s	CV	md.	min.	max.
<u>LAT</u>							
4 cm							
acima	34	23,24	6,84	29,44	20	20	50
abaixo	35	22,57	7,00	31,04	20	20	50
9 cm							
acima	31	74,19	66,72	89,93	50	30	340
abaixo	28	68,93	50,36	73,06	60	20	260
<u>DESL</u>							
9 cm							
acima	34	30,00	15,95	53,18	20	20	80
abaixo	35	25,14	7,81	31,07	20	20	50
<u>TOT</u>							
9 cm							
acima	31	89,63	42,48	49,32	70	40	190
abaixo	34	74,71	57,90	81,99	50	30	250

lat=tempo de latência

desl=tempo de deslocamento

tot=tempo total).

Tabela 2 - Estatística descritiva dos experimentos com diapasão com Micrathena nigrichelis (tempos em décimos de segundo).

	n	$\bar{x}$	s	CV	md.	min.	max.
<u>LAT</u>							
4 cm							
acima	37	63,51	29,18	45,94	60	40	200
abaixo	37	71,08	44,40	62,46	60	40	290
9 cm							
acima	36	104,31	98,50	94,49	80	40	550
abaixo	31	82,90	35,14	42,38	70	50	210
<u>DESL</u>							
4 cm							
acima	35	144,90	219,45	151,44	80	30	1270
abaixo	36	123,34	364,42	295,47	50	10	2240
9 cm							
acima	29	447,22	205,03	45,83	450	130	890
abaixo	28	336,81	168,22	49,93	305	120	830
<u>DESL (sem pausas)</u>							
4 cm							
acima	29	83,45	50,16	60,11	70	30	240
abaixo	34	60,00	30,15	50,25	50	10	120
9 cm							
acima	14	292,92	111,02	37,92	265	130	500
abaixo	17	242,43	95,95	39,59	210	120	420
<u>TOT</u>							
4 cm							
acima	35	208,63	226,54	108,59	140	80	1370
abaixo	36	195,82	382,00	195,04	110	50	2400
9 cm							
acima	29	556,23	226,32	40,68	530	180	990
abaixo	28	416,34	168,26	40,41	385	180	900

lat=tempo de latência

desl=tempo de deslocamento

tot=tempo total).

Tabela 3 - Estatística descritiva dos experimentos com moscas para Micrathena nigrichelis (tempos em décimos de segundo).

	n	$\bar{x}$	s	CV	md.	min.	max.
<u>LAT</u>							
<u>Ceratitis</u>							
4 cm	28	118,23	66,67	56,40	90	40	330
9 cm	32	117,84	54,82	46,53	110	40	280
<u>Drosophila</u>							
4 cm	33	200,37	385,01	192,91	80	40	1930
9 cm	31	348,42	441,93	126,84	180	60	1870
<u>DESL</u>							
<u>Ceratitis</u>							
4 cm	28	151,92	188,33	123,94	80	20	780
9 cm	32	253,16	127,72	50,44	195	130	620
4 cm s/p	24	93,08	78,57	84,40	80	20	300
9 cm s/p	28	217,52	77,78	35,76	180	130	440
<u>Drosophila</u>							
4 cm	33	136,42	209,24	153,42	70	20	1060
9 cm	30	443,71	358,35	80,76	290	80	1340
4 cm s/p	29	71,03	39,85	56,10	70	20	170
9 cm s/p	19	243,76	147,48	60,50	210	80	120
<u>TOT</u>							
<u>Ceratitis</u>							
4 cm	28	270,78	208,34	76,95	195	70	960
9 cm	32	372,22	158,05	42,44	325	180	850
<u>Drosophila</u>							
4 cm	33	337,03	552,31	163,90	140	70	2390
9 cm	30	793,04	630,66	79,52	565	160	2220

lat=tempo de latência

desl=tempo de deslocamento

tot=tempo total).

s/p=sem pausa

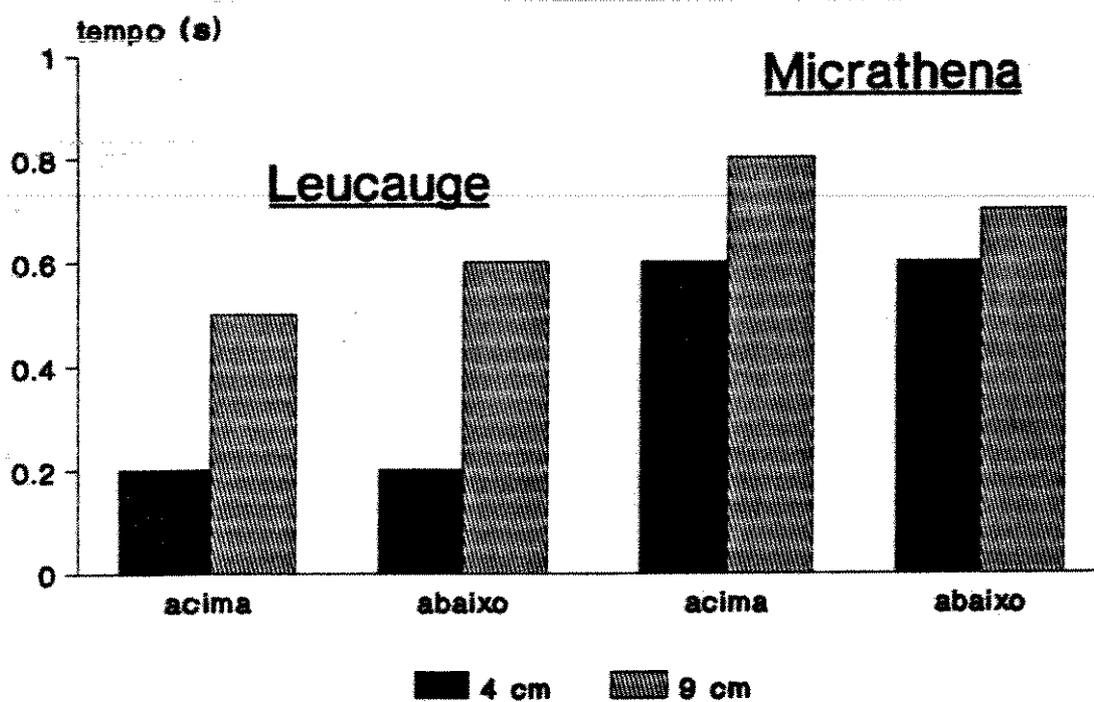


Figura 7 - Medianas dos tempos de latência de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão.

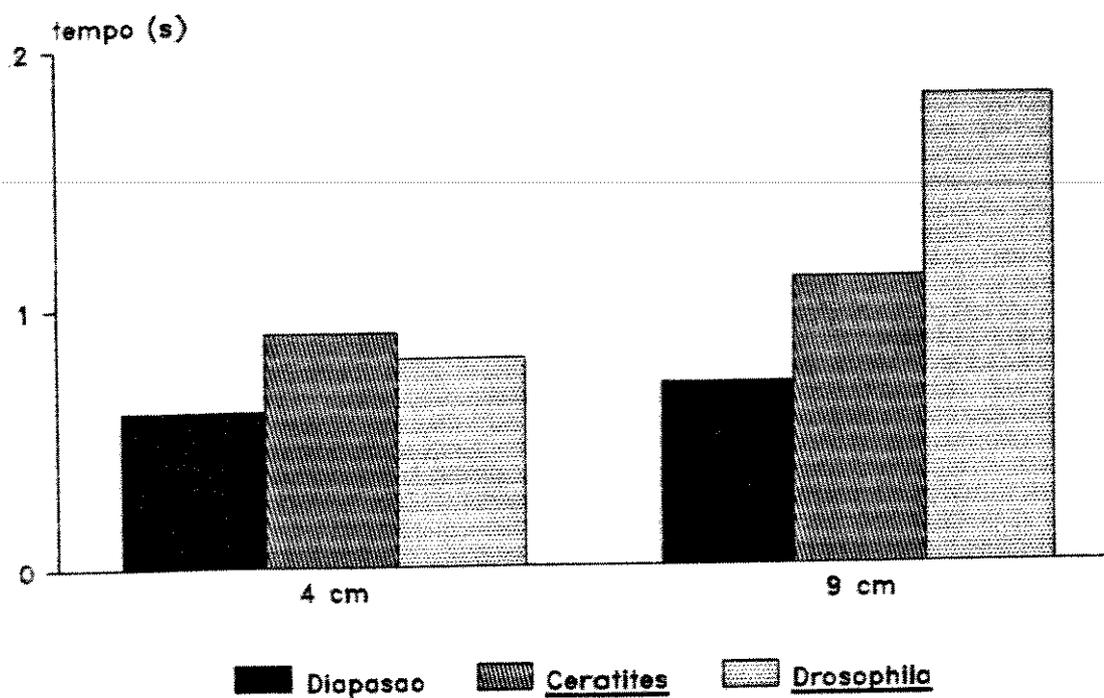


Figura 8 - Medianas dos tempos de latência de Micrathena nigrichelís em resposta ao diapasão e moscas.

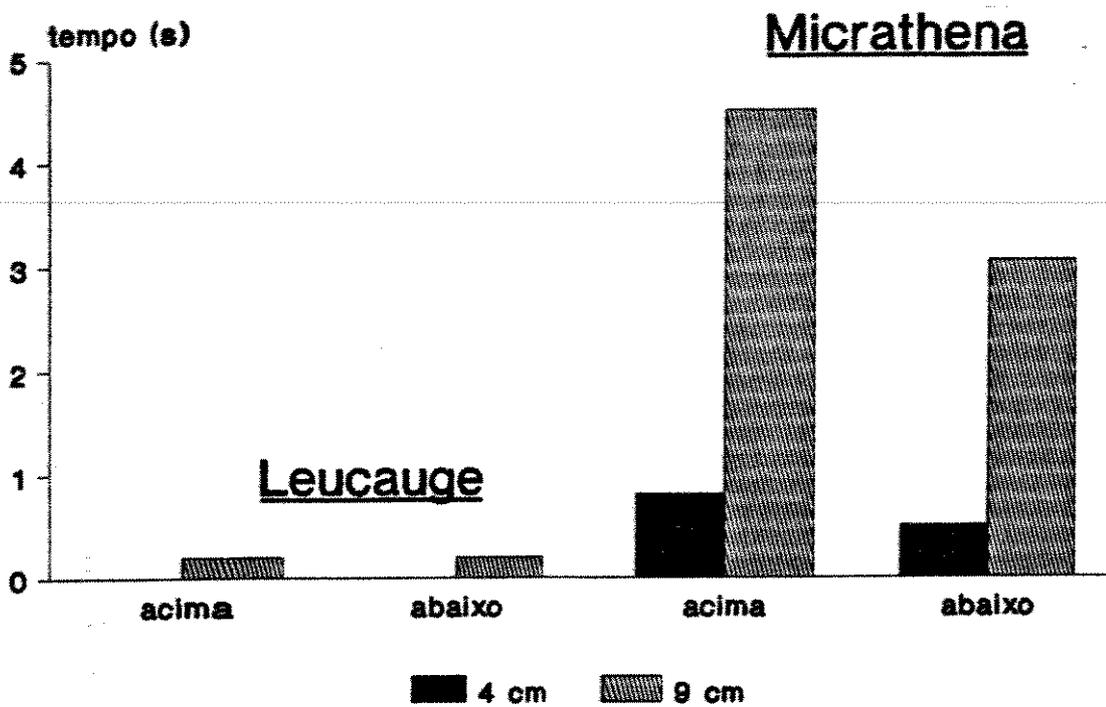


Figura 9 – Medianas dos tempos de deslocamento de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis em resposta ao diapásio.

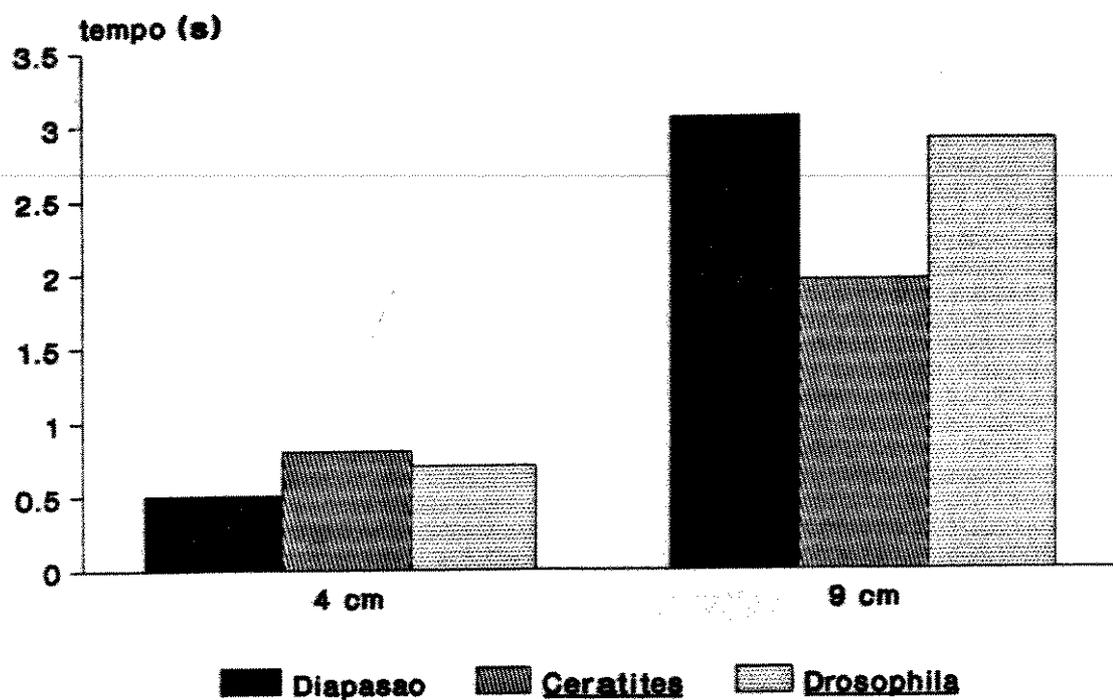


Figura 10 - Medianas dos tempos de deslocamento de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão e moscas (pausas incluídas).

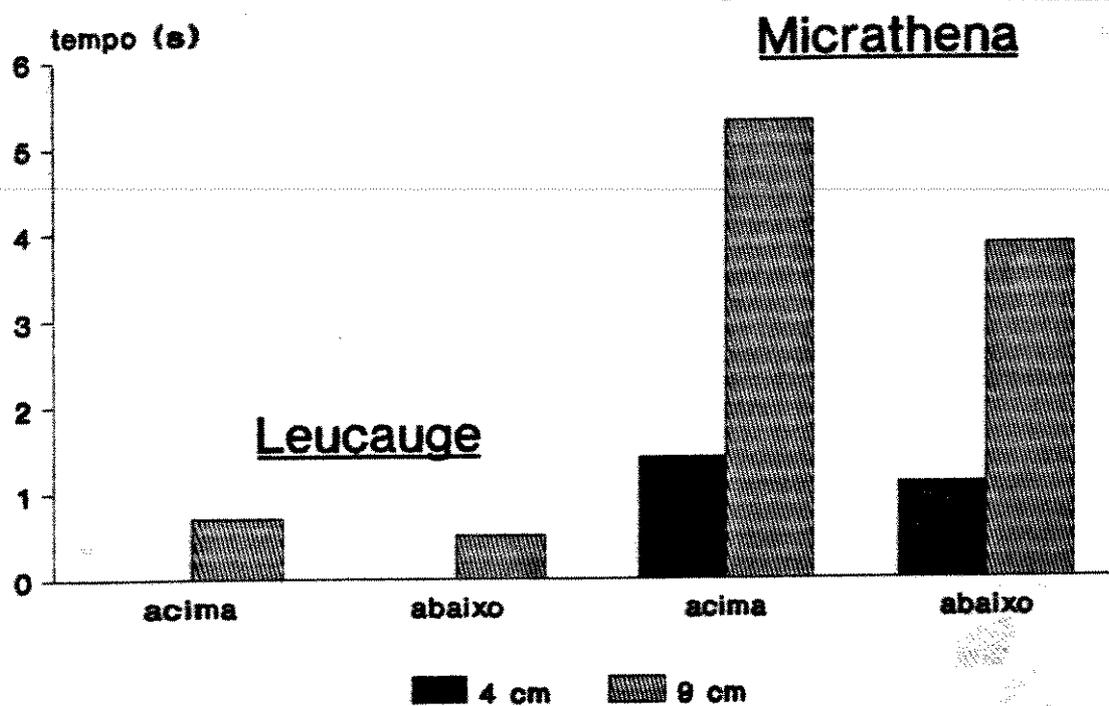


Figura 11 - Medianas dos tempos totais de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão.

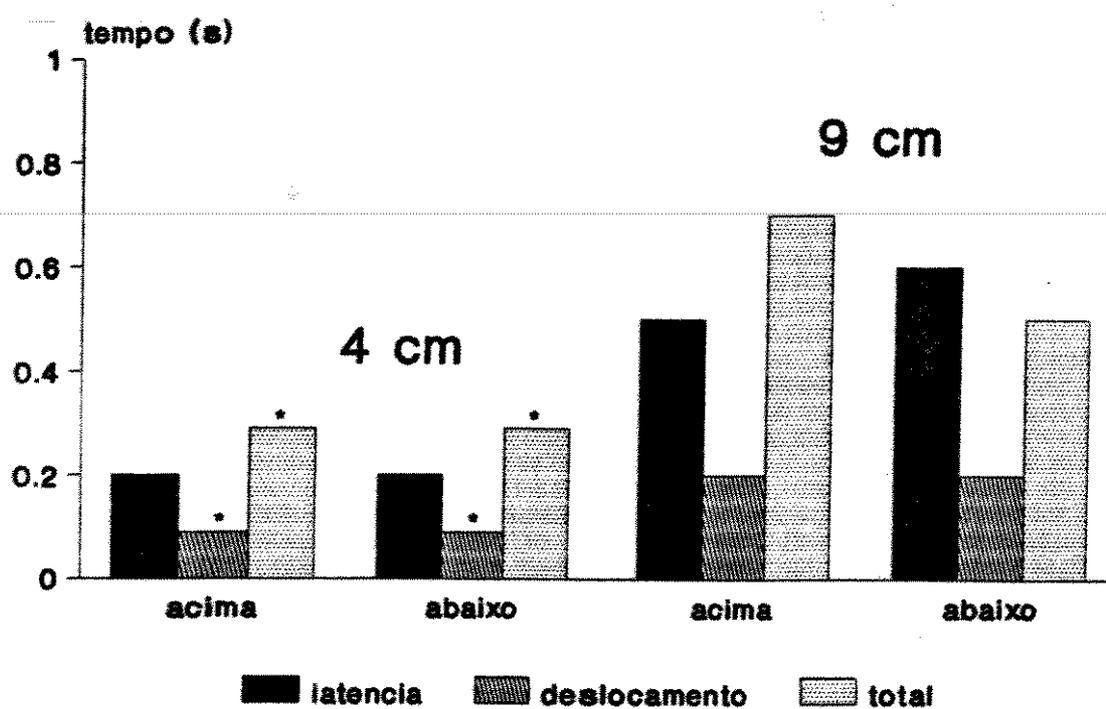


Figura 12 - Medianas dos tempos de latência, deslocamento e total de *Leucauge* sp. em resposta ao diapasão (\*: valores estimados).

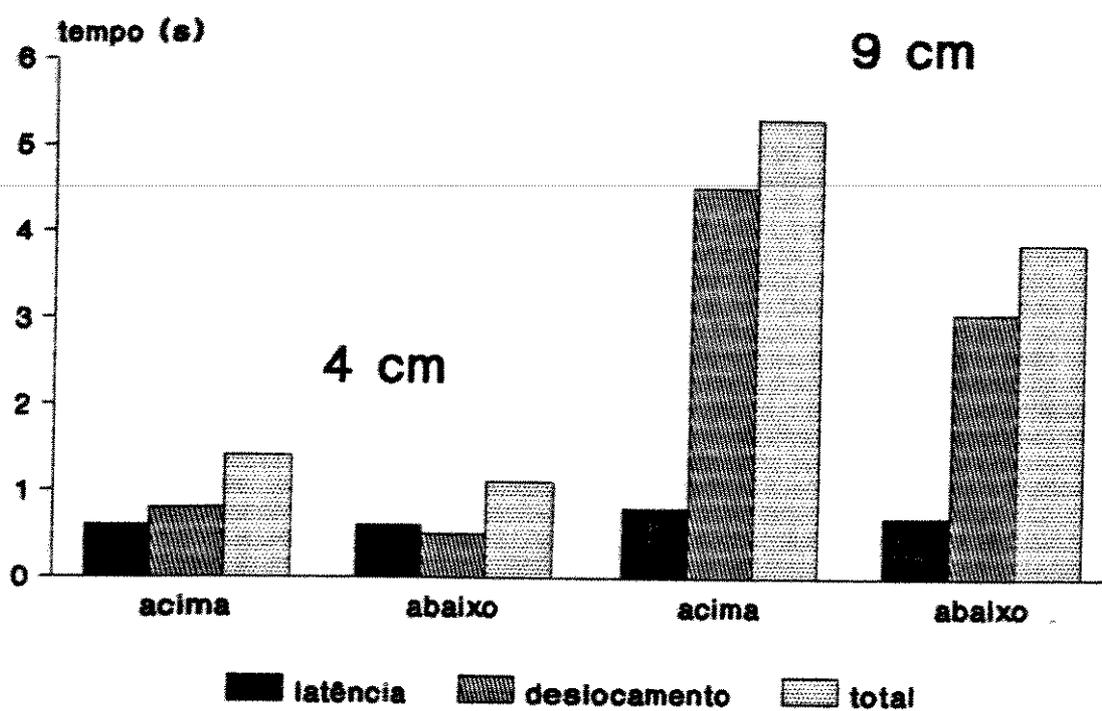


Figura 13 - Medianas dos tempos de latência, deslocamento e total de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão.

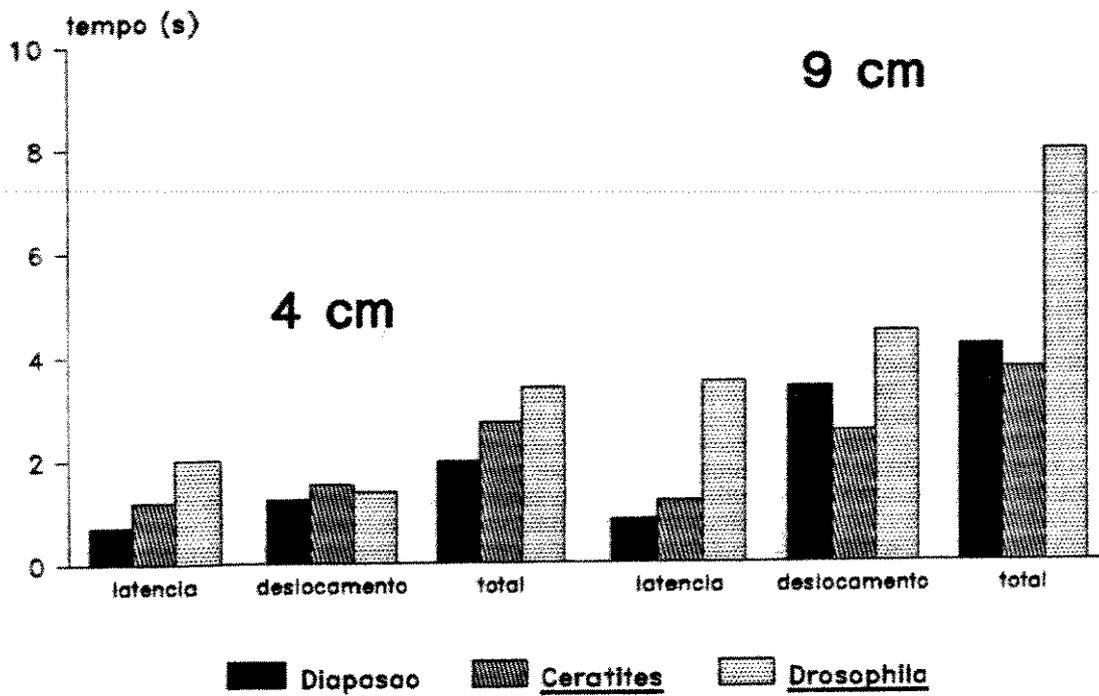


Figura 14 - Medianas dos tempos de latência, deslocamento e total de Micrathena nigrichelis em resposta ao diapasão e moscas.

### III.2.4 - Análise de respostas

#### III.2.4.1 - Diapásão

Para Leucauge sp. a proporção de respostas negativas a 9 cm do centro é significativamente maior que a 4 cm, de acordo com dados de experimentos de tempos de latência ( $X^2=11,36$ , G.L.=1,  $p<0,001$ ). As proporções de respostas positivas\negativas a 9 cm durante todos os experimentos não diferem significativamente entre pontos acima e abaixo da aranha ( $X^2_4$  cm=1,01,  $X^2_9$  cm=1,79, G.L.=1,  $p>0.05$ ) (Tab. 4).

O comportamento de "sacudir" ocorreu muitas vezes, mas não foi quantificado. Leucauge sp. não apresentou pausas no deslocamento até o diapásão.

Em M. nigrichelis ocorreram pausas no deslocamento. A proporção de pausas não diferiu significativamente para pontos acima e abaixo do centro à mesma distância ( $X^2_4$  cm=1,18,  $X^2_9$  cm=0,14, G.L.=1,  $p>0,1$ ) (Tab. 5). Ocorreram mais pausas a 9 cm de distância da aranha ( $X^2=5,5$ , G.L.=1,  $p<0,05$ ). Somente ocorreram deslocamentos com duas pausas para pontos a 9 cm acima do centro. Quase todas as pausas foram em 1 (1º terço do trajeto).

A maior parte das respostas negativas foram do tipo sacudir. Só ocorreram respostas negativas do tipo imóvel nos pontos a 9 cm acima. Não ocorreram respostas de fuga ao diapásão.

A proporção de respostas sem deslocamento não diferiu entre as duas espécies nas distâncias de 4 cm e 9 cm ( $\chi^2_4$  cm=0,59,  $\chi^2_9$  cm=0,01, G.L.=1,  $p>0,3$ ).

Tabela 4 - Respostas de Leucauge sp. ao diapasão.

	4 cm				9 cm			
	acima		abaixo		acima		abaixo	
	+	-	+	-	+	-	+	-
experimentos								
lat	34	1	35	0	31	2	28	7
desl					34	5	35	6
tot					31	13	34	10
total	34	1	35	0	96	20	97	23
soma por dist.(+:-)		69:1				193:43		

+=saiu do centro

lat=latência

--sem deslocamento

desl= deslocamento

tot=total).

Tabela 5 - Respostas de Micrathena nigrichelis ao diapasão.

	<u>4 cm</u>		<u>9 cm</u>	
	acima (n=37)	abaixo (n=37)	acima (n=38)	abaixo (n=31)
pausas(total)	5	2	16	11
pausas em <u>1</u>	5	2	11	9
pausas em <u>2</u>	-	-	1	2
			1	-
duas pausas	-	-	3	-
			1	-
sem desl	2	1	9	3
sacudir	2	1	7	3
imóvel	-	-	2	-
fuga	-	-	-	-

desl=deslocamento

### III.2.4.2 - Comparativo: moscas e diapasão.

A proporção de pausas a 4 cm é significativamente menor do que a 9 cm somente para pontos estimulados por diapasão ( $X^2 = 5,19$ , G.L.=1,  $p < 0,05$ ). O resultado é bem mais próximo do nível de significância para D. melanogaster ( $X^2 = 1,82$ ,  $p = 0,12$  do que para C. Capitata (proporções iguais nas duas distâncias) (Tab. 6). Só ocorreram deslocamentos com duas pausas para pontos estimulados por moscas. Ocorreu uma maior proporção de pausas em 1.

C. Capitata gerou os únicos estímulos a disparar respostas de fuga, tanto a 4 cm como a 9 cm; também foi o único que não apresentou respostas do tipo "sem deslocamento" a 9 cm.

Tabela 6 - Respostas de Micrathena nigrichelis ao diapasão e moscas. Estímulos na parte inferior da teia

	<u>4 cm</u>			<u>9 cm</u>		
	<u>Diap.</u> (n=37)	<u>Cerat.</u> (n=33)	<u>Dros.</u> (n=33)	<u>Diap.</u> (n=31)	<u>Cerat.</u> (n=33)	<u>Dros.</u> (n=33)
pausas(total)	2	4	4	11	4	11
pausas em <u>1</u>	5	3	4	9	3	8
pausas em <u>2</u>	-	1	-	2	-	1
			pausas em <u>3</u>	-	-	-
duas pausas	-	-	-	-	1	2
sem desl	1	-	-	3	-	3
sacudir	1	-	-	3	-	1
imóvel	-	-	-	-	-	2
fuga	-	5	-	-	1	-

Diap.=diapasão

Cerat.= Ceratites capitata

desl=deslocamento

Dros.= Drosophila melanogaster

### III.3 - Observações

O número de presas registrado para Leucauge sp. foi pequeno (n=28). Apenas seis foram capturadas entre 3 e 6 cm da aranha (Tab. 8). Dentre as a mais de 6 cm de distância, a maior classe foi de 2-4 mm. Esta classe não representa provavelmente a proporção de presas que a teia normalmente captura, pois a maioria foi constituída por culicídeos que voavam à minha volta, caindo na teia quando me aproximava desta ou, na maioria das vezes, quando em vôo ascendente da vegetação, causado provavelmente pela aproximação do observador no local das teias. Somente uma presa contactou a face superior da teia.

Tabela 7 - Respostas de Leucauge sp. a presas.

tamanho	3-6 cm						
	presa				aranha		
	D	BS	BR	R	0	A	B
0-2 mm	-	1	-	-	1	-	-
2-4 mm	-	-	2	-	-	-	2
4-6 mm	-	1	1	-	-	-	2
6-8 mm	-	-	-	-	-	-	-
8-10 mm	-	1	-	-	-	1	-
>10 mm	-	-	-	-	-	-	-

tamanho	6cm-borda						
	presa				aranha		
	D	BS	BR	R	0	A	B
0-2 mm	-	-	2	4	4	-	2
2-4 mm	-	1	9	-	1	1	7
4-6 mm	-	-	1	-	-	1	-
6-8 mm	-	-	-	-	-	-	-
8-10 mm	-	1	-	-	-	1	-
>10 mm	2	1	1	-	2	2	-

presas: D=atravessou a teia; BS=retenção<2s;  
 BR=retenção>2s; R=retenção sem escape.  
 aranha: 0=não saiu do centro; A=ataque sem sucesso  
 ;B=ataque com sucesso)

## IV - DISCUSSÃO

A assimetria encontrada nas teias estudadas é bem menor do que a reportada por Masters e Moffat (1983) para Nuctenea (Araneus) scopletaria (razão parte inferior/superior 1,60 contra 1,17 para Leucauge sp. e 1,10 para M. nigrichelis). Apesar de pequena, em ambos os casos a assimetria é estatisticamente significativa. Baseando-se na explicação funcional, esperar-se-ia a priori uma menor assimetria em teias mais próximas da horizontal, mas nas espécies estudadas ocorreu o contrário. A assimetria das teias de Leucauge sp. não admite uma explicação funcional, baseada na diferença de tempo gasto para atingir pontos acima e abaixo do centro. Por outro lado, apesar da assimetria nas teias de M. nigrichelis admitir esta explicação, a razão entre os comprimentos das partes inferior e superior é próxima de 1,0 (Figs 3 e 4). Nentwig (1985) considera as teias de espécies de M. nigrichelis simétricas. A assimetria em teias de Leucauge sp. não é explicada por um número significativamente maior de espiras adesivas abaixo do centro, como para Nuctenea scopletaria (Masters e Moffat 1983). Ocorre uma maior distância entre as espiras na parte inferior da teia, fato comum em araneídeos (Eberhard 1991). M. nigrichelis apresenta um número significativamente maior de espiras adesivas abaixo do centro, mas a sua assimetria é bem menos pronunciada que a de Leucauge sp. Masters e

qualquer ponto da teia (Masters e Moffat 1983, Nentwig 1985). Somente uma das presas observadas contactou as teias de Leucauge sp. na face da teia voltada para cima. Isto sugere que esta espécie captura principalmente insetos em vôo ascendente da vegetação. Nenhuma região das teias estudadas, considerando-se ambas as faces, apresentou um número de contato de presas pronunciadamente maior que as demais. No caso de isto ocorrer deveria existir uma assimetria bem mais pronunciada, como a que existe em teias adaptadas para capturar tipos particulares de presa (Stowe 1978, Eberhard 1991).

c) Considerações de natureza estrutural: Langer (1969), baseado somente em considerações de física estrutural, propôs que o centro de uma teia orbicular deveria estar posicionado acima do centro geométrico da mesma e que deveria haver mais raios na parte superior. Há uma tendência para o centro estar deslocado para cima em teias orbitulares, mas também de os raios e espiras na parte inferior estarem mais próximos entre si (Eberhard 1991).

d) Assimetria ditada pela direção preferencial de deslocamento da aranha (Eberhard 1991): não parece ocorrer nas duas espécies. Nenhuma delas possui sequer um refúgio fora da teia, como Nuctenea scopletaria.

f) Erros de cronometagem: os movimentos de Leucauge sp. são muito rápidos (alguns décimos de segundo); talvez uma filmagem revelasse diferenças significativas entre os deslocamentos acima e abaixo do centro. No entanto, assume-

se que o método utilizado (cronometagem) deve perder mais em acurácia do que em precisão, podendo assim detectar diferenças significativas de tempo, caso estas existam. Deve-se também questionar a validade biológica de se detectar diferenças tão pequenas.

Pressupondo-se que os tempos para iniciar ataque são os mesmos para uma determinada presa atingindo qualquer ponto de uma teia orbicular, o tempo gasto para a aranha alcançá-la após sua retenção na teia é uma função linear da distância entre as duas. Mas se o tempo de latência variar dependendo da distância entre a aranha e a presa, a relação se torna mais complexa. Esta variação nos tempos de latência em função da distância do estímulo foi verificada nas estimulações por diapasão nas duas espécies estudadas. Nos experimentos com moscas, realizados somente com M. nigrichelis, a diferença entre tempos de latência para D. melanogaster atingindo pontos a 4 cm e 9 cm é grande. Já para C. Capitata não ocorreram diferenças significativas, e o tempo gasto para chegar à presa em qualquer ponto da teia se aproxima de uma relação linear.

O tempo de latência pode ser maior para pontos distantes simplesmente pela diferença de amplitude dos movimentos da presa que chegam até a aranha. Sabe-se há muito que a resposta de aranhas é mais vívida para estímulos de maior amplitude (Liesenfeld 1956, Szlep 1964). Os raios apresentam uma grande atenuação de amplitude de vibrações transversais. Para Araneus diadematus, ocorre em raios

isolados uma diminuição de 2,7 vezes da amplitude a cada 4,6 cm (Frohlich e Buskirk 1982). Na teia deve ocorrer uma atenuação ainda maior, devido às espiras adesivas.

Pressupondo-se que as teias de Leucauge sp. e M. nigrichelis apresentam atenuação semelhante de ondas transversais, o mesmo estímulo aplicado a 4 cm e a 9 cm do centro chega a este com respectivamente pouco mais 1/3 e 1/9 de sua amplitude inicial. Além disso, a própria inércia das pernas da aranha pode diminuir ainda mais a amplitude efetiva do deslocamento dos tarsos. Klärner e Barth (1982) verificaram que os estímulos necessários para disparar comportamento predatório são de 40 a 60 dB maiores que o limiar de sensibilidade dos órgãos liriformes. Aranhas podem perceber sinais de poucos  $\mu$ m de amplitude (Liesenfeld 1956, Masters e Markl 1981).

Como vibrações longitudinais são pouco amortecidas ao longo das fibras de teias, não seria esperada uma diferença de tempos de latência de ataque a diferentes distâncias se a aranha se utilizasse somente deste tipo de vibrações para disparar comportamento de ataque. Liesenfeld (1956) e Masters e Markl (1981) afirmaram que aranhas reagem mais vividamente a vibrações longitudinais, comparadas a vibrações transversais de mesma amplitude. Vibrações longitudinais são melhores indicadoras de direção que vibrações transversais, pois o raio estimulado tem amplitude muito maior deste tipo de vibrações (cerca de 15 dB) do que os raios vizinhos (Masters e Markl 1981). Baseando-se nos

resultados dos experimentos e conhecimentos de transmissividade de ondas em teias, as ondas transversais são as que melhor explicam o comportamento observado, devido à sua grande atenuação. Como os órgãos liriformes são sensíveis tanto a movimentos dorsoventrais como laterais da articulação metatarso-tarso (Klärner e Barth 1982), espera-se que vibrações transversais nos planos perpendicular e paralelo à teia possam ser percebidas. Assim, vibrações longitudinais podem ser importantes na localização exata do ângulo da presa em relação à aranha na teia (qual raio mais próximo da direção da presa), mas a avaliação de tamanho da presa deve ser feita principalmente através de vibrações transversais.

Um maior tempo de latência para iniciar ataque a diferentes distâncias implica num acréscimo à chance de escape para insetos que atingem a teia em pontos mais distantes do centro. Essa diferença de tempos de latência parece depender de características da presa, principalmente tamanho. Presas grandes geram vibrações de maior amplitude que, mesmo com a diminuição da amplitude com a distância, chegam aos receptores com uma amplitude acima do limiar mínimo para disparar ataque. Quando próximas, presas menores são atacadas imediatamente, mas quando distantes a amplitude do sinal produzido é muito reduzida, podendo assumir um valor próximo do limiar de ataque. A aranha parece "hesitar" quando as vibrações são de menor amplitude, avaliando melhor o sinal recebido antes de iniciar um

deslocamento até o ponto estimulado. Muitas vezes ela tensiona e/ou sacode os raios. A ocorrência de tempos de latência de 18 s ou mais para D. melanogaster oferecida a 9 cm de M. nigrichelis sugere que mesmo vibrações que chegam à aranha com pouca amplitude podem disparar comportamento de ataque, desde que persistam por um longo período de tempo. Pode ocorrer somação de estímulos a nível de receptores, ou alguma integração a nível neural. As presas normalmente se sacodem de modo intermitente, o que pode gerar um sinal mais forte com um certo atraso. M. nigrichelis várias vezes dedilhava o raio estimulado antes de atacar D. melanogaster, a 9 cm. O dedilhado provavelmente estimula movimentos da presa e coloca-a a vibrar junto com o fio, podendo a aranha avaliar o seu "eco" vibratório (Klärner e Barth 1982). O fato de que vibrações transversais têm a sua transmissividade aumentada com o incremento da tensão pode também contribuir para a melhor recepção de sinais da presa.

Leucauge sp. não apresentou pausas no deslocamento até o ponto estimulado. Já M. nigrichelis apresentou um grande número de pausas nos deslocamentos até os pontos estimulados (12,1% a 4 cm e 34,5% a 9 cm). Uma possivelmente aranhas com ataque muito rápido como Leucauge sp. não podem colher informações acerca da presa durante o deslocamento até esta, pois o tempo decorrido entre a saída do centro e o contato com a presa é de apenas alguns décimos de segundo. Já aranhas como M. nigrichelis, com velocidade de deslocamento cerca de 15 vezes menor que a de Leucauge sp., podem colher

presas que são retidas na teia por maior tempo e/ou que oferecem pouco retorno energético. Muitas das pausas observadas no deslocamento até D. melanogaster coincidiram com a interrupção dos movimentos da mosca, o que não ocorreu para C. Capitata. Para o diapasão em M. nigrichelis, provavelmente o número de pausas próximo aos apresentados por D. melanogaster, apesar do diapasão gerar estímulos mais intensos que a mosca, é devido a maior "cautela" com um estímulo diferente de uma presa normal, pois o diapasão apresenta frequência constante e decaimento constante de amplitude, bem diferente dos rápidos transientes de amplitude e frequência de estímulos naturais. Vários outros estudos relataram respostas vívidas e sem pausas a estímulos de frequência constante. Masters e Moffat (1983) utilizaram uma escova elétrica e Szlep (1964) utilizou um sino elétrico adaptado, ambos de amplitude bem maior que a do diapasão, e portanto gerando estímulos que elicitam respostas mais vívidas que o mesmo.

As frequências dos diferentes estímulos apresentados (moscas e diapasão) estão distantes da faixa de ressonância de teias orbiculares registradas na literatura (Masters e Markl 1981, Frohlich e Buskirk 1982, Masters et al. 1986). Além disso, aranhas não possuem distinção precisa de frequência (Barth 1982). Bays (1962) treinou aranhas a distinguir dois estímulos vibratórios diferentes, mas estes apresentavam frequências bastante distantes entre si (256 e 512 Hz). Supõe-se que diferenças de frequência entre os

informações sobre a presa durante seu trajeto até a mesma, que normalmente dura vários segundos. O comportamento de insetos presos na teia é bastante variável, e caracterizado por rápidas mudanças de amplitude e frequência, particularmente efetivos em disparar comportamento predatório (Suter 1978). As pausas de M. nigrichelis no trajeto até as moscas quase sempre coincidiam com a interrupção do movimento destas. Muitas vezes nestas pausas a aranha tensionava e/ou sacudia o raio, provavelmente obtendo assim maiores informações acerca de parâmetros da presa e/ou colocando-a novamente em movimento. Portanto, esperava-se um maior número de pausas para pontos a 9 cm, comparados com 4 cm.

Para M. nigrichelis, ocorreram mais pausas no deslocamento até o diapasão e D. melanogaster do que até C. Capitata. O número menor de pausas até C. Capitata é provavelmente devido ao sinal vibratório de maior amplitude, que deve indicar uma presa com maior chance de escape e que deve ser atacada imediatamente. Além disso C. Capitata é mais vigorosa, movimentando-se normalmente durante toda a duração do trajeto da aranha até esta. Uma hipótese alternativa é que a mosca pode ser grande e vigorosa o bastante para gerar amplitudes próximas do limiar de decisão entre ataque e fuga, causando assim as pausas. M. nigrichelis exibiu várias respostas de fuga quando C. Capitata foi apresentada a 4 cm. D. melanogaster gera vibrações de pequena amplitude, indicando provavelmente

estímulos gerados por C. Capitata e D. melanogaster não interferem significativamente no comportamento predatório de M. nigrichelis e Leucauge sp.. O diapasão pode interferir, no caso de M. nigrichelis que provavelmente monitora o estímulo durante seu deslocamento, devido à frequência constante e decaimento gradual de amplitude, bem diferente dos rápidos transientes de amplitude e frequência gerados por presas.

Nas distâncias de 4 cm e 9 cm, a contribuição relativa dos tempos de latência e deslocamento no tempo total das duas espécies estudadas difere bastante. Para Leucauge sp., de deslocamento bastante rápido, a maior parcela do tempo gasto para atingir a presa é a do tempo de latência. O fato de seus CVs serem maiores do que os dos tempos de deslocamento, devido a ausência de pausas nestes, indica que a avaliação da presa antes de ser feito contato com esta é provavelmente feito somente - ou principalmente - no centro da teia. Isto é devido provavelmente à fragilidade e pouca capacidade de retenção de presas das teias de Leucauge sp.. A aranha corre inclusive o risco de, devido a distância, errar na avaliação de parâmetros da presa e iniciar uma resposta de ataque a um inseto potencialmente perigoso. Este erro na avaliação só poderia ser percebido no contato com a presa. No entanto, a própria fragilidade da teia pode funcionar evitando que presas potencialmente perigosas, geralmente bastante ativas e grandes, com alta energia cinética, possam ser capturadas na teia. Mariposas,

dípteros e himenópteros maiores que 1 cm tais como atravessavam a teia ou eram retidos por menos de 1 s.

Em M. nigrichelis, com deslocamento muito mais lento que Leucauge sp., e onde ocorrem pausas, a maior parte do tempo gasto para alcançar a presa é a do tempo de deslocamento. Os tempos de deslocamento apresentam CVs em geral maiores que os tempos de latência. Isto indica que a fase de avaliação de parâmetros da presa provavelmente continua durante o deslocamento da aranha até esta. Teias de M. nigrichelis têm maior capacidade de retenção de presas que as de Leucauge sp., e em geral capturam presas com tamanhos maiores do que esta. Uetz (1978) verificou esta relação para aranhas sintópicas Micrathena gracilis e Leucauge venusta. Assim, uma avaliação mais precisa de parâmetros da presa pode ser feita estendendo-se desde o centro até o ponto estimulado, antes do contato com a mesma onde uma avaliação inequívoca, por manipulação, pode ser feita. Isto pode ser importante para evitar tentativas de captura de insetos que possam inverter a relação predador-presa. As teias de M. nigrichelis estão provavelmente sob maior tensão que as de Leucauge sp.. Este fator pode contribuir para aumentar a transmissividade de ondas transversais em teias de M. nigrichelis, comparadas a teias de Leucauge sp.. Segundo Eberhard (1991), a maior tensão dos componentes da teia é importante para evitar danos dessa por vento, o que parece ser válido para as espécies deste estudo.

A teia possui grande heterogeneidade mecânica. Os raios, melhores condutores de informações acerca de presas, tornam-se mais distantes entre si a partir do centro (Figs 2 e 3). Portanto, uma presa tem mais chances de atingir somente fios de espira adesiva, em pontos mais distantes do centro. Nem mesmo vibrações artificiais de grande amplitude disparam comportamento predatório, quando aplicadas em espiras adesivas (Liesenfeld 1956). A distância entre os fios da espiral adesiva tende a aumentar em direção à periferia de teia (Eberhard 1991). O tempo de retenção de presas tende portanto teoricamente a ser menor, em direção à periferia da teia. Presas que ao atingir um raio geram vibrações de amplitude próxima do limiar de sensibilidade da aranha provavelmente não são detectadas ao atingir uma espira adesiva na mesma distância, só sendo ingeridas quando a teia é reingerida.

Em quase todos os estudos de forrageamento de aranhas, relata-se uma grande variabilidade nas suas respostas, mesmo frente a um mesmo tipo de presa. Os dados deste estudo sugerem que pelo menos uma parte desta variabilidade, principalmente antes do contato entre presa e predador, pode ser explicada pelas limitações de transmissão de informações da teia à aranha. Não encontrou-se qualquer estudo que tenha comparado a resposta de aranhas de teia orbicular à mesma presa ou diapásão em pontos da teia a diferentes distâncias da aranha. Os dados sugerem que quando se relatam presas não atacadas ou que causaram respostas de

fuga em aranhas de teia orbicular , seria conveniente sempre especificar o local da teia estimulado. Além da distância linear da presa à aranha, também a distância do ponto de impacto ao(s) raio(s) mais próximo(s) e seu ângulo em relação ao centro, o que não foi feito em nenhum estudo de forrageamento de aranhas consultado. C. Capitata, por exemplo, desencadeou várias respostas (5) de fuga em M. nigrichelis quando a 4 cm da aranha, mas somente uma a 9 cm. Quando os tempos para se chegar à presa são cronometrados, seria conveniente distinguir entre tempos de latência e deslocamento, e compará-los em diferentes pontos da teia, para a mesma presa, ou presas da mesma classe de tamanho. Vários estudos (Suter 1978, Klärner e Barth 1982, Masters e Moffat 1983) distinguiram entre tempos de latência e deslocamento, mas não os compararam a diferentes distâncias.

Muitos autores consideraram a teia como uma extensão das capacidades perceptivas da aranha. No entanto, poucos autores (Suter 1978) consideraram que a evolução da teia orbicular pode ter sido influenciada por limitações de informação transmitida à aranha pela teia. Os dados obtidos no presente estudo reforçam esta hipótese. Esta limitação deve também ser importante para aranhas com outros tipos de teias, e mesmo para aranhas caçadoras, que podem perceber presas através de vibrações do substrato e são limitadas pela propriedades condutoras de vibrações deste (Barth 1982).

O tipo de percepção sensorial da aranha torna-a propícia para estudos de forrageamento ótimo,

particularmente do efeito da falta de acurácia na estimativa de parâmetros da presa. Não se discutirá como aranhas podem avaliar a qualidade de uma "mancha" no ambiente em termos de densidade espacial e distribuição de presas (Uetz 1992), mas sim como a orbitela pode avaliar os parâmetros conteúdo energético e tempo de manuseio de presas que contactam sua teia.

O tamanho e vigor da presa provavelmente indicam a grosso modo para uma aranha no centro da teia seu conteúdo energético e tempo de manuseio. Como os dados acima indicam, estes são percebidos principalmente através da amplitude de ondas transversais produzidas pela presa que chegam até os receptores nas pernas da aranha. Estas ondas podem ser bastante atenuadas no trajeto entre o ponto atingido e os receptores, dependendo o valor desta atenuação principalmente da distância entre estes, da sua proximidade de um raio e, secundariamente, de variações na tensão dos constituintes da teia. A avaliação inequívoca da presa só poderá ser feita no contato da aranha com a mesma; presas impalatáveis ou potencialmente perigosas podem ser descartadas em passos subseqüentes da sequência predatória (Riechert 1982).

A heterogeneidade mecânica da teia, interferências produzidas por oscilações da teia devidos a outros fatores ambientais (vento, detritos, etc.), a temperatura corporal da aranha no momento do impacto da presa (Riechert 1982) e variações endógenas no estado fisiológico da aranha (muda,

por exemplo - Szlep 1964) também influenciam a resposta da aranha a presas. Nos experimentos realizados neste estudo, somente as variações endógenas no estado fisiológico da aranha não puderam ser excluídas.

O forrageamento consiste numa cadeia sequencial de respostas, uma levando à outra até o ato final de consumir o alimento. Um resultado observado neste estudo que segue as previsões da teoria de forrageamento ótimo é que as interrupções ocorrem mais freqüentemente nos passos iniciais desta seqüência. As respostas iniciais ocorrem mais freqüentemente que as subseqüentes e são portanto recompensadas mais raramente. Riechert (1982) obteve resultados semelhantes com Agelenopsis aperta e Morse (1982) com um tomisídeo.

A vibração produzida pela presa chega até a aranha alguns milisegundos após seu contato com a teia (Frohlich e Buskirk 1982); a aranha parece avaliar a presa no centro, antes de sair. O tempo de retenção de presas, mesmo da mesma espécie, é grandemente variável (Eberhard 1989, 1991), e uma demora de alguns décimos de segundo no ataque pode dar à presa tempo para escapar. Os dados deste estudo e outros da literatura (Szlep 1964) indicam que aranhas atacam imediatamente fontes de estímulos mais vigorosos, abaixo de seu limiar de fuga. Estímulos mais débeis são "avaliados" por um tempo maior. A dificuldade é que a teia atenua bastante a amplitude dos sinais transmitidos por presas. Esta atenuação pode causar erros de importância,

principalmente para presas menores, que geram vibrações mais próximas do limiar de sensibilidade dos receptores da aranha. A área da teia aumenta aproximadamente com o quadrado da distância linear a partir do centro. Uma presa apresenta teoricamente a mesma probabilidade de atingir qualquer ponto de uma teia (Masters e Moffat 1983; Nentwig 1985). Portanto, provavelmente mais presas atingem pontos distantes da teia. A atenuação do estímulo vibratório faz com que presas em pontos distantes tendam a ter seus parâmetros sub-avaliados.

Presas maiores têm uma chance de escape proporcional à sua distância do centro, pois o tempo de latência da aranha tende a ser igual para diferentes pontos, e a velocidade de deslocamento é aproximadamente constante. Presas menores, mas que podem fornecer ganho energético líquido à aranha, têm mais chance de escapar em pontos mais distantes, por um maior tempo de latência, ausência de deslocamento até o ponto estimulado ou pausas durante o deslocamento. O monitoramento periódico da teia por tensionar/sacudir, que Klärner e Barth (1982) verificaram ocorrer independente da presença de estímulos externos e Ades (1991) sugeriu possuir uma frequência endógena de ocorrência para Argiope argentata, pode ser importante para recuperar presas atacadas e deixadas na periferia da teia (Ades 1991) e para detectar presas retidas na teia e antes não atacadas. Presas a partir de um certo tamanho e/ou "vigor" possuem

tempos de latência semelhantes, sua chance de escape é menor e o erro de avaliação é de menor importância.

Presas ignoradas - não atacadas - por aranhas sempre foram consideradas de pouca importância biológica (Eberhard 1991). No entanto, aranhas podem ingerir insetos e até mesmo pólen (Smith e Monnsem 1984), ao reingerir a teia. Presas ignoradas, mas retidas permanentemente, que atingiram pontos mais distantes da teia principalmente na espiral adesiva, mais distantes de raios, podem ser ingeridas mais tarde, quando a teia é reingerida. Assim, o não ataque a presas pequenas (geralmente menores que 2 mm) não é de grande importância, pois estas podem ser capturadas mais tarde (geralmente já mortas) e com maior retorno energético, pois a aranha não gastou energia no trajeto de ida e volta à presa. Este ganho energético adicional, provavelmente importante nas fases iniciais do desenvolvimento de aranhas de teia orbicular (Smith e Monnsem 1984), pode ser também importante para aranhas adultas, que são limitadas por alimento (Riechert 1982).

Ocorreram ataques a D. melanogaster mesmo depois de 18 s após a mosca ser oferecida, em teias de M. nigrichelis. Este fato sugere que mesmo estímulos que chegam aos receptores de aranhas com pouca amplitude podem elicitar comportamento predatório. Como presas pequenas são mais frágeis e cessam logo seu movimento quando retidas na teia, este comportamento pode levar a respostas de captura para presas mais vigorosas que tenham atingido pontos mais

distantes da aranha e/ou distantes de raios, compensando a atenuação de seus sinais pela teia orbicular.

## V - CONCLUSÕES

A assimetria das teias de Leucauge sp. e Micrathena nigrichelis não pode ser explicada por diferenças de velocidade de deslocamento até pontos acima e abaixo do centro da teia.

O tempo para iniciar ataque (tempo de latência) em Micrathena nigrichelis depende do tamanho da presa que atinge a teia. Presas maiores disparam o ataque em tempos semelhantes, independentemente do local da teia atingido; presas menores disparam respostas mais demoradas, quanto maior a distância ao centro da teia.

Aranhas de ataque muito rápido como Leucauge sp. provavelmente avaliam a presa somente enquanto no centro; seu deslocamento até a presa não apresenta pausas. Aranhas de ataque mais lento (Micrathena) podem monitorar o estímulo no centro e durante seu deslocamento até a presa, podendo este apresentar interrupções (pausas) ligadas à melhor avaliação dos estímulos.

Dois comportamentos podem compensar a falta de acurácia dos estímulos vibratórios indicadores de parâmetros da presa: dedilhamento e ataque na direção de estímulos que chegam com amplitude reduzida, mas persistentes no tempo. A reingestão da teia pode também fornecer um ganho energético adicional, através da ingestão de pequenas presas retidas na teia.

## VI - LITERATURA CITADA

- Ades, C. 1991. Memória e instinto no comportamento de predação da aranha *Argiope argentata*. Tese de Livre-Docência, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- Anderson, J. F. 1974. Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* (Hentz) and *Filistata hibernalis* (Hentz). *Ecology* 55:576-585.
- Barrows, W. M. 1915. The reactions of an orb-weaving spider, *Epleira scopletaria* Clerck, to rhythmic vibrations of its web. *Biological Bulletin* 29:316-333.
- Barth, F. G. 1982. Spiders and vibratory signals: sensory reception and behavioral significance. In: *Spider Communication - Mechanisms and Significance*. P. N. Witt & J. S. Rovner (eds). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Barth, F. G. & Geethabali. 1982. Spider vibration receptors: threshold curves of individual slits in the metatarsal lyriform organ. *Journal of Comparative Physiology* 148:187-194.
- Bays, S. M. 1962. A study of the training possibilities of *Araneus diadematus* Cl. *Experimentia* 18:423.
- Bristowe, W. S. 1958. *The World of Spiders*. Collins, London, UK.

- Burgess, J. W. 1975. The sheet as a transducer, modifying vibration signals in social spider colonies of Mallos gregalis. Neuroscience Abstracts 557.
- Burgess, J. W. 1979. Web-signal processing for tolerance and group predation in the social spider Mallos gregalis Simon. Animal Behaviour 27:157-164.
- Buskirk, R. E. 1975. Coloniality, activity patterns and feeding in a tropical orb-weaving spider. Ecology 56:1314-1328
- Campos, R. C. 1983. Estatística Experimental. Editora da ESALQ, Piracicaba.
- Carvalho, M. C. Jr. 1992. Ecologia do forrageamento de Micrathena nigrichelis, uma aranha neotropical. Tese de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- Chacón, P. & Eberhard, W. G. 1980. Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey. Bulletin of the British Arachnological society 5:29-38.
- Coddington, J. A. e Levi, H. W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). Annual Review of Ecology and Systematics 22:565-592.
- Craig, C. L. 1987. The ecological and evolutionary interdependence between web architecture and web silk spun by orb web weaving spiders. Biological Journal of the Linnean Society 30:135-162.

- Craig, C. L. 1989. Alternative foraging modes of orb web weaving spiders. *Biotropica* 21:257-264.
- Craig, C. L. 1992. Aerial web-weaving spiders: linking molecular and organismal processes in evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 7:270-273.
- D'Andrea, M. 1987. Social behaviour in spiders (Arachnida Araneae). *Italian Journal of Zoology. N. S. Monogr.* 3:1-156.
- Denny, M. 1976. The physical properties of spider's silk and their role in the design of orb-webs. *Journal of Experimental Biology* 65:483-506.
- Eberhard, W. G. 1969. Computer simulation of orb-web construction. *American Zoologist* 9:229-238.
- Eberhard, W.G. 1976. Photography of orb webs in the field. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 3(7):200-204.
- Eberhard, W. G. 1979. Rates of egg production of tropical spiders in the field. *Biotropica* 11: 292-300.
- Eberhard, W. G. 1989. Effects of orb web orientation and spider size on prey retention. *Bulletin of the British Arachnological Society* 8:45-48.
- Eberhard, W. G. 1991. Function and phylogeny of spider orb webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:341-372.
- Eisner, T.; Alsop, R & Ettershank, G. 1964. Adhesiveness of spider silk. *Science* 146:1058-1061.

- Ellner, S. & Real, L. A. 1989. Optimal foraging models for stochastic environments: are we missing the point? *Comments in Theoretical Biology* 1:129-158.
- Enders, F. 1975. The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae, and Salticidae). *The American Naturalist* 109:737-763.
- Enders, F. 1976. Effects of prey capture, web destruction and habitat physiognomy on web-site tenacity of Argiope spiders (Araneidae). *The Journal of Arachnology* 3:75-82.
- Foelix, R. F. 1982. *Biology of Spiders*. Harvard University Press, Cambridge.
- Frohlich, C. & Buskirk, R. 1982. Transmission and attenuation of vibration in orb spider webs. *Journal of Theoretical Biology* 95:13-36.
- Getty, T. 1985. Discriminability and the sigmoid functional response: how optimal foragers could stabilize model-mimic complexes. *American Naturalist* 125:239-256.
- Getty, T. & Krebs, J. R. 1985. Lagging partial preferences for cryptic prey: a signal detection analysis of great tit foraging. *American Naturalist* 125:35-60.
- Hergenroder, R & Barth, F. G. 1983. Vibratory signals and spider behavior: how the sensory inputs from the eight legs interact in orientation? *Journal of Comparative Physiology* 152:361-371.
- Holdridge, L. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.

- Kacelnik, A. & Krebs, J. R. 1985. Learning to exploit patchily distributed food. In: Behavioral Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour. R. M. Sibly & R. H. Smith (eds). Blackwell Scientific, Oxford.
- Klärner, D. & Barth, F. G. 1982. Vibratory signals and prey capture in orb-weaving spiders (Zygiella x-notata, Nephila clavipes; Araneidae). Journal of Comparative Physiology 148:445-455.
- Krafft, B. 1982. The significance and complexity of communication in spiders. In: Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance. P. N. Witt & J. S. Rovner (eds). Princeton University Press, Princeton.
- Krebs, J. R., Kacelnik, A. & Taylor, P. 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. Nature(London) 275:27-31
- Langer, R. M. 1969. Elementary physics and spider webs. American Zoologist 9:81-89.
- Leitão-Filho, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: História Natural da Serra do Japi. L. P. C. Morellato (ed). Editora da Unicamp/FAPESP, Campinas.
- Levi, H. W. 1980. The orb-weaver genus Mecynogea, the subfamily Metinae and the genera Pachygnatha, glenognatha and Azilia of the subfamily Tetragnathinae north of Mexico (Araneae: Araneidae). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 149:1-75

- Levi, H. W. 1985. The spiny orb-weaver genera, Micrathena and Chaetacis (Araneae: Araneidae). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 150:429-615
- Liesenfeld, F. J. 1956. Untersuchungen am netz und über den erschütterungssinn von Zygiella x-notata (Cl.) (Araneidae). Zeitschrift für vergleichende Physiologie 38:563-593.
- Lima, S. L. 1984. Downy woodpecker foraging behavior: efficient sampling in simple stochastic environments. Ecology 65:166-174.
- Lucas, F. 1964. Spiders and their silks. Discovery 25: 20-26.
- McNamara, J. & Houston, A. I. 1985. A simple model of information use in the exploitation of patchily distributed food. Animal Behaviour 33:353-360.
- Markl, H. & Masters, W. M. 1981. Vibration signal transmission in spider orb webs. Science 213:363-365.
- Masters, W. M., Markl, H. S. & Moffat, A. J. 1986. Transmission of vibration in a spider's web. In: Spiders - Webs, Behavior and Evolution. W. A. Shear(ed). Stanford University Press, Stanford.
- Masters, W. M. & Moffat, A. J. M. 1983. A functional explanation of top-bottom asymmetry in vertical orbwebs. Animal Behaviour 31:1043-1046.

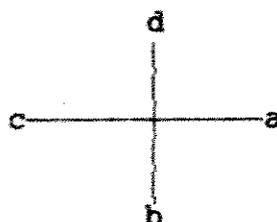
- Miyashita, K. 1968. Changes of the daily food consumption during adult stage of Lycosa pseudoannulata Boes. et Str. (Araneae:Lycosidae). Applied Entomology and Zoology 3: 203-204.
- Morse, D. H. & Fritz, R. S. 1982. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider Misumena vatia. Ecology 63:172-182
- Nentwig, W. 1983. The non-filter function of orb-webs in spiders. Oecologia 58: 418-420.
- Nentwig, W. 1985. Top-bottom asymmetry in vertical orbwebs: a functional explanation and attendant complications. Oecologia 67:111-112.
- Peakall, D. B. 1971. Conservation of web proteins in the spider Araneus diadematus. Journal of Experimental Zoology 76:71.
- Peixoto, A. L. & Gentry, A. 1990. Diversidade e composição florística de mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). Revista Brasileira de Botânica 13:19-25.
- Pinto, H. S. 1992. Clima da Serra do Japi. In: História Natural da Serra do Japi. L. P. C. Morellato (ed). Editora da Unicamp/FAPESP, Campinas.
- Real, L. & Caraco, T. 1986. Risk and foraging in stochastic environments. Annual Review of Ecology and Systematics 17:371-390.

- Riechert, S. E. & Luczack, J. 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. In: Spider communication - mechanisms and significance. P. N. Witt & P. S. Rovner (eds), Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Robinson, M. H. 1969. Predatory behavior of Argiope argentata (Fabricius). *American Zoologist* 9:161-174.
- Robinson, M.H., Mirick, H. 1971. The predatory behavior of the golden-web spider Nephila clavipes (Araneae: Araneidae). *Psyche* 78:123-139.
- Robinson, M.H., Mirick, H. & Turner, O. 1970. The predatory behavior of some araneid spiders and the origin of immobilization wrapping. *Psyche* 77:487-501.
- Robinson, M. H. & Olazarri, O. 1971. Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of Argiope argentata Fabricius. *Smithsonian Contributions to Zoology* 65:1-36.
- Robinson, M. H. & Robinson, B. 1976. Discrimination between prey types: an innate component of the predatory behaviour of araneid spiders. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 41:266-276.
- Rodrigues, R. R. & Shepherd, G. J. 1992. Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na Serra do Japi. In: História Natural da Serra do Japi. L. P. C. Morellato (ed). Editora da Unicamp/FAPESP, Campinas.

- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Smith, R. B. & Monnsen, T. P. 1984. Pollen feeding in an orb-weaving spider. *Science* 226:1330-1332.
- Sokal, R. R. e Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, New York.
- Speck, J. & Barth, F. G. 1982. Vibration sensivity of pretarsal slit sensilla in the spider leg. *Journal of Comparative Physiology* 148:187-194.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory*. Monographs in Behavior an Ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Stowe, M. K. 1978. Observations of two nocturnal orb weavers that build specialized webs: *Scoloderus cordatus* and *Wixia ectypa* (Araneae: Araneidae). *Journal of Arachnology* 6:141-146.
- Suter, R. B. 1978. *Cyclosa turbinata* (Araneae, Araneidae): prey discrimination via web-borne vibrations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:283-296.
- Szlep, R. 1964. Change in response of spiders to repeated web vibrations. *Behaviour* 23:203-239.
- Tipler, P. A. 1984. *Física*. Vol.1. Guanabara Dois, Rio de Janeiro.
- Uetz, G. W. 1992. Foraging strategies of spiders. *Trends in Ecology and Evolution* 7(5): 155-159.

- Uetz, G. W. & Biere, J. M. 1980. Prey of Micrathena gracilis (Walckenaer) (Araneae: Araneidae) in comparison with artificial webs and other trapping devices. Bulletin of the British Arachnological Society 5:101-107.
- Uetz, G. W., Johnson, A. D. & Schemske, D. W. 1978. Web placement, web structure and prey capture in orb-weaving spiders. Bulletin of the British Arachnological Society 4:141-148.
- Vollrath, F. 1979. Vibrations: their signal function for a spider kleptoparasite. Science 205:1149-1151.
- Walcott, C. 1963. The effect of the web on vibration sensitivity in the spider Achaearanea tepidariorum (Koch). Journal of Experimental Biology 40:595-611.
- Walcott, C. & van der Kloot, W. G. 1959. The physiology of the spider vibration receptor. Journal of Experimental Zoology 141:191-244.
- Wise, D. H. 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spiders. Oecologia 41:289-300.
- Witt, P. & Reed, C. 1965. Spider-web building. Science 149:1190-1197.
- Yoccoz, N. G., Engen, S. & Stenseth, N. C. 1993. Optimal foraging: the importance of environmental stochasticity and accuracy in parameter estimation. The American Naturalist 141:139-157.

Apêndice 1 - estatística descritiva das medidas das teias de Leucauge sp. (n=32) e Micrathena nigrichelis (n=34) (tot: distância borda do centro-espira mais periférica; esp: comprimento da espiral adesiva; a, c e d indicam posição na teia) (medidas em cm).



	$\bar{x}$	s	CV	md.	min.	max.
a - tot						
<u>M. nigrichelis</u>	10,49	1,45	13,84	10,40	7,90	13,40
<u>Leucauge</u> sp.	12,47	2,14	17,24	12,85	7,90	16,50
a - esp						
<u>M. nigrichelis</u>	8,81	1,34	15,50	8,55	6,30	11,40
<u>Leucauge</u> sp.	10,33	2,09	20,28	10,30	5,60	14,60
b - tot						
<u>M. nigrichelis</u>	11,57	1,56	13,50	11,25	8,90	14,30
<u>Leucauge</u> sp.	14,62	1,99	13,58	14,75	10,90	18,00
b - esp						
<u>M. nigrichelis</u>	9,52	1,39	14,60	9,40	7,20	12,20
<u>Leucauge</u> sp.	11,89	1,88	15,83	12,15	8,40	15,50
c - tot						

<u>M. nigrichelis</u>	10,39	1,47	14,19	10,70	7,60	12,60
<u>Leucauge sp.</u>	12,72	2,16	16,97	12,70	8,30	17,10
c - esp						
<u>M. nigrichelis</u>	8,66	1,26	14,58	8,95	6,40	10,70
<u>Leucauge sp.</u>	10,43	2,09	20,07	10,30	6,20	15,40
d - tot						
<u>M. nigrichelis</u>	10,34	1,41	13,65	10,40	7,60	13,40
<u>Leucauge sp.</u>	12,67	1,94	15,35	12,45	9,00	18,00
d - esp						
<u>M. nigrichelis</u>	8,73	1,26	14,42	8,75	6,40	11,30
<u>Leucauge sp.</u>	10,65	1,88	17,68	10,30	6,70	16,00
miolo - largura						
<u>M. nigrichelis</u>	1,35	0,15	10,98	1,30	1,10	1,70
<u>Leucauge sp.</u>	0,88	0,16	18,05	0,80	0,60	1,30
miolo - altura						
<u>M. nigrichelis</u>	1,68	0,23	13,53	1,70	1,40	2,40
<u>Leucauge sp.</u>	1,08	0,24	22,79	1,05	0,70	2,00
inclinação da teia em relação ao solo						
<u>M. nigrichelis</u>	18,59	9,47	50,95	15,00	4,00	47,00
<u>Leucauge sp.</u>	41,38	10,43	25,21	41,00	15,00	70,00
comprimento do fio de suporte superior						
<u>M. nigrichelis</u>	70,88	28,02	39,53	65,50	28,00	142,00
<u>Leucauge sp.</u>	74,13	22,24	30,00	71,50	16,00	140,00
Altura do centro do miolo em relação ao solo						
<u>M. nigrichelis</u>	90,00	25,78	28,65	84,00	42,00	164,00
<u>Leucauge sp.</u>	58,41	14,50	24,83	58,50	35,00	95,00