

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Martinho Cardoso de Carvalho Jr
e aprovada pela Comissão Julgadora

Leis feitas nesta data 13/05/92

**ECOLOGIA DO FORRAGEAMENTO DE *Micrathena nigrichelis*,
UMA ARANHA NEOTROPICAL**

MARTINHO CARDOSO DE CARVALHO JR. n.º 253

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: Dr. JOAO VASCONCELLOS NETO

16851/BC

C253e
16851/BC

1992

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

A meus pais, por me apoiarem
na "aventura" dessa profissão.

LABIRINTO

Nunca haverá uma porta. Estás dentro
e o alcáçar abarca o universo
e não há nem anverso nem reverso
nem externo muro nem secreto centro.
Não esperes que o rigor do teu percurso
obstinado que se bifurca em outro
obstinado que se bifurca em outro
terá fim. É de ferro teu curso
como teu juiz. Não aguardes a investida
do touro que é um homem e cuja estranha
pluri-forma horroriza esta maranha
de interminável pedra intertecida.
Não existe. Nada esperes. Nem sequer a
- em negro crepúsculo - fera.

JORGE LUIS BORGES

(tradução de Douglas Diegues)

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dr. João Vasconcellos Neto por todo apoio que me foi dado ao longo do tempo que estive na UNICAMP; por ter me estimulado a trabalhar com aranhas, esse fascinante grupo de organismos; pela sua orientação ao longo deste estudo e sobretudo, pela sua incrível capacidade de observação naturalística, a qual muito admiro.

Aos membros da banca examinadora: Dr. César Ades, Dr. Flávio Antônio Maes dos Santos e o Dr. Harold Fowler, pela participação e entusiasmo em discutir o presente trabalho, a revisão atenciosa do texto e inúmeras sugestões valiosas que melhoraram em muito a versão final.

Aos grandes amigos Jäder Marinho Filho e Alex Von Bamberg Araújo, pelas trocas de idéias, pela ajuda decisiva que possibilitou a minha mudança para Campinas e estímulo a optar pela Unicamp. Nunca vou esquecer essa ajuda; muito obrigado!

Ao grande CRSD Fonseca, por suas inúmeras e valiosas sugestões e por sua aguda capacidade crítica que, não raro, fizeram-me repensar todo o trabalho. Agradeço especialmente ao seu fulminante "Charlie-Brother Effect"!

Ao amigo Márcio Zikan, pela grande força e as infindáveis discussões em todas as etapas deste estudo; pelas incontáveis ajudas no uso de programas. Agradeço também à Rô, por ter usado o seu computador e impressora - muitas vezes me estendendo por várias horas noite adentro.

Ao amigo Xuxu Pinheiro, por sua ajuda inestimável no projeto DIOP e pela *Rhea*.

À Sandra Harris, pela identificação da espécie e ajuda no conhecimento do gênero.

À Ci Guerrazi, Lê M. Cindy, Marici Marino e à querida Dan Purples, obrigado pela companhia afetuosa, a torcida, inúmeras discussões e ajuda em todos as horas. Ao sempre presente Evandro Gama, pela amizade. Às grandes irmãs

Kawasaki- Sú e Fú - aos amigos Tri, Cláudio, Dulce, Marcus Vinicius, Cláudia, Zé, Margarida, Justino, Rosebel, Felipe e à minha querida Bel Pop! Um super abraço e muito obrigado por tudo!

A Alex Ruskzyck com a sua energia inesgotável, obrigado pela força e amizade, "brigas" e as coletas de *Brassolis*.

A Paulo De Marco Jr., por ajuda nos computadores, Estatística, discussões e críticas valorosas, pelos "Caos & Fractais" de uma vidinha "mansa e tranquila?".

À Cris Sandoval, pelas suas sugestões no projeto inicial de tese; aos aracnólogos Simone, Eduardo e Maeve, pelas discussões. Ao pessoal do laboratório, Paulo Inácio, Olívia e Jarbas. Em especial agradeço a Sérgio Seike, Icléia Bonneli e Edson, por toda colaboração prestada.

Aos Profs. Thomas Lewinsohn, Keith Brown, Arício Linhares, Ivan Sazima e a Paulo de Oliveira, pelo incentivo e apoio.

A Ricardo Iglesias, Johan Becker e John Hay: a eles estarei sempre em débito pela ajuda e incentivo marcantes.

A Roger Parentoni, Fernando Frieiro, Evelyn Marques, Kléber e Silvana pelos momentos alegres das idas ao Japi.

À super Clá, por sua hábil e atenta ajuda no trabalho de campo, e o prazer da sua companhia no Japi. A Antônio Cabral, Eduardo Ramires e Gi pela ajuda no campo. A Gordo, Célio e Jáder pela companhia em observações noturnas.

Ao super Bira pela força e o prazer com que fez os desenhos. Ao pessoal do Centro de Comunicação, especialmente ao Miltinho.

Obrigado aos amigos Fernando Fernandez, Paulo Moutinho, Margareth Macedo, Ricardo Monteiro, Van Sluys, Zé Eugênio, Cláudia Magalhães, Pri, Sôzinha, Fabinho, Suzaninha, Rudi, Marquinhos, Mônica, Cris Esposito e Astrid. Agradeço também, aos amigos Raimundo, Ronaldo Barthen, Alpina Begossi e Wilson Moreira pela torcida desde muito tempo. Lucí, valeu a ajuda no "parto" da versão final.

À Fã Callipo, Afonso Celso, Lola, Gera, Dominique, Sávio, Kátia, Luisinha e Cardí pela força e amizade.

Ao Nílson, pela Santa ajuda na luta contra o dragão da especulação imobiliária.

Ao grande Mário, o filho de Apolo, à minha querida Verusha, à super Cláudinha, ao amigo Fábio Guerrazi, ao meu querido Fê, e à inconfundível Angel, muito obrigado! Ao Marcão, pela amizade e sugestões, à sempre amiga Flávia, à Beth, pelo sorriso. Ao Walter Castelli Jr. pela Poesia. À Nana, Zaldo, e Vê; pelas apresentações. À Ciça, por existir!

Ao grande Mário Pereira, pela sintonia permanente.

À carinhosa acolhida dos moradores da Serra: Seu Zelém e D. Laura, pela hospedagem na casa que facilitou enormemente o trabalho, permitindo uma maior permanência no campo; a Seu Antônio, D. Stella e Nenem, pela atenção e pelos convites para o cafézinho.

À Guarda Municipal de Jundiaí, por seu apoio constante, com chuva ou sol.

A Vasco Aciolly, Cris Bach, o pessoal da Alice 190, e o grande Ivo Ito (in memoriam); quanta saudade!

À Ana Luisa pela força, o Clown, a torcida e os toques.

À Cida, pelo amor com que me deu seu apoio, decisivo na fase final desse trabalho.

A Paul e Margarida Haberfeld (in memoriam), pelo carinho e ajuda.

A todo pessoal da biblioteca da Biologia e aos funcionários da Zoologia, muito obrigado pela ajuda.

À CAPES e à UNICAMP, pelas bolsas de estudo que possibilitaram o desenvolvimento deste trabalho.

À UNICAMP, de céu azul e gramados floridos!

RESUMO

A aranha de teia orbicular *Micrathena nigrichelis* foi estudada, entre 1989 e 1990, em borda de mata na Serra do Japi, Jundiaí-SP. O processo de seleção de presas foi investigado em três níveis: o da interceptação pela teia, o de ataque e captura pela aranha. O método foi a observação direta nas teias, incluindo apenas as presas cuja interceptação natural foi observada. O efeito da variação intrapopulacional do peso da aranha no comportamento de construção da teia e suas consequências para a seleção de presas foram examinados. Aranhas mais pesadas constroem teias com a malha maior e com capacidade de interceptar um número mais elevado de presas. A variação intrapopulacional do comportamento de construção da teia observada, não teve efeito no tamanho das presas interceptadas. A variabilidade na abundância de presas dos diferentes tamanhos, foi investigada entre indivíduos. As presas maiores são mais raras e de maior variabilidade interindividual na abundância. O comportamento de manipulação varia de acordo com o tamanho da presa e é mais variável nas presas de tamanho intermediário (> 2-4 mm). A aranha é generalista ao nível de ataque. Contudo, demonstra preferência na captura das presas menores (> 0-2 mm), mais abundantes, de maior constância e comportamento de manipulação mais simples. Foi discutida a possibilidade de testar a teoria de sensibilidade ao risco no processo de seleção de presas.

ABSTRACT

The orb-weaver spider *Micrathena nigrichelis* was studied on forest borders at Serra do Japi, Jundiaí, state of São Paulo, between 1989 and 1990. The prey capture process was examined and selectivity was investigated at three levels: the first one was the interception by the web, whereas the others regarded the spider's behavior of attack and capture. Only natural intercepted prey directly observed on the webs were recorded. It was observed that the spider's weight affects web's characters, but not its function. The spider's responses to intercepted prey were investigated taking into account the abundance of different sized prey and its variability. The spider's handling behavior varies with the prey size and is more variable among the middle sized prey (>2-4 mm). The attacked and captured prey did not differ in relation to the size distribution of the intercepted prey. Despite its generalist behavior on attacking, the spider showed preference for small prey (>0-2 mm) at the capture level. The possibility of testing the risk sensitive theory in the process of prey selection was also discussed.

INDICE

Indice das Figuras e Tabelas.....	ix
Resumo.....	vi
Abstract.....	vii
Introdução.....	1
Materiais e Métodos.....	10
Resultados.....	29
Discussão.....	51
Conclusões.....	66
Literatura Citada.....	67

INDICE DAS FIGURAS E TABELAS

- FIGURA 1. Representação simplificada da teia de *Micrathena nigrichelis* e procedimento para o cálculo da "malha".14
- FIGURA 2. Níveis do processo de predação da aranha, em que a seleção de presas foi investigada.19
- FIGURA 3. Relação entre o peso da aranha (mg) e a malha (cm, distância média inter-espiras) da teia em fêmeas adultas de *Micrathena nigrichelis*.31
- FIGURA 4. Distribuição de freqüências de tamanhos das presas interceptadas pela teia, das atacadas e capturadas por *Micrathena nigrichelis*.39
- FIGURA 5. Distribuição de freqüências absolutas de tamanhos das categorias: "ignora", "rejeita" e "escapa" de *Micrathena nigrichelis*.41
- FIGURA 6. Distribuição das freqüências relativas, acumuladas por classe de tamanho, das presas atacadas, por *Micrathena nigrichelis*.42

- FIGURA 7. Freqüência acumulada (%), por classe de tamanho, dos comportamentos de ataque e manipulação das presas capturadas por *Micrathena nigrichelis*.44
- FIGURA 8. Médias individuais, das taxas de interceptação, ataque e captura das presas de *Micrathena nigrichelis*, de acordo com o tamanho da presa.45
- FIGURA 9. Variabilidade individual da abundância de presas, expressa pelo coeficiente de variação das taxas de interceptação, ataque e captura por classe de tamanho de presa.46
- FIGURA 10. Relação entre as taxas, de interceptação e captura de presas, em *Micrathena nigrichelis* na Serra do Japi, Jundiáí-SP.48
- FIGURA 11. Biomassa estimada versus freqüência de presas, dos diferentes tamanhos, interceptadas e capturadas por *Micrathena nigrichelis*.50

TABELA 1 - Relação entre o peso da aranha e variáveis de componentes estruturais da teia de <i>Micrathena nigrichelis</i> , na Serra do Japi. Resultados analisados por correlação simples.	32
TABELA 2 - Relação entre as características estruturais da teia e a taxa de interceptação de presas de <i>Micrathena nigrichelis</i> , na Serra do Japi. Resultados analisados por correlação simples.	33
TABELA 3 - Resultados do teste de Kolmogorov-Smirnov para as categorias de resposta do conjunto aranha-presa em relação à distribuição de frequências dos tamanhos das presas interceptadas por teias de <i>Micrathena nigrichelis</i> , na Serra do Japi.	40
TABELA 4 - Valores de seletividade de presas pelo índice de Ivlev (E), para os tamanhos das presas atacadas e capturadas por <i>Micrathena nigrichelis</i>	43
TABELA 5 - Comparação dos valores de seletividade de presa pelo índice de Ivlev (E), entre as espécies <i>Micrathena nigrichelis</i> e <i>M. gracilis</i> para os tamanhos e taxa das presas atacadas.	61

INTRODUÇÃO

Ao longo do processo de forrageamento, os animais deparam-se com inúmeras situações de conflito entre as diferentes pressões do ambiente. A seleção natural molda o comportamento de forragear, promovendo a tomada de decisão face à essas demandas. As decisões quanto à escolha de presas resultam em diferenças no sucesso de captura e, em consequência, traduzem-se em crescimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo diferenciais (Caraco et al. 1980). Os diversos tipos de itens alimentares determinam gastos de energia diferentes para sua obtenção, limitando a quantidade de energia líquida entrando no organismo, a ser usada na manutenção das funções vitais e de reprodução (ver revisão em Pyke et al. 1977).

As aranhas de teia orbicular são organismos terrestres equipados para a captura de presas no espaço aéreo. Isso impõe problemas como interpor-se à trajetória da presa, absorver o seu momento linear e segurá-la em oposição à gravidade. Portanto, precedendo a captura, devem ocorrer, em sequência obrigatória, os níveis de interceptação pela teia e de ataque pela aranha. A captura envolve o completo controle da presa, e se esta é aceita para ingestão, a aranha decide ainda quanto ao modo de manipulação a ser empregado.

A interceptação é o nível que determina o conjunto de presas de fato disponível à escolha da aranha. A capacidade

de interceptação depende, primariamente, do padrão estrutural da teia. Esse padrão pode ser considerado como resultante da ação da seleção natural no tempo macroevolutivo, em duas rotas independentes: a comportamental, responsável pela arquitetura da teia e a fisiológica, nas vias metabólicas em que seus materiais formadores são elaborados (Craig 1987b). A interação desses dois fatores determina a capacidade de absorção de energia da teia e portanto os tipos de presa que ela potencialmente intercepta (Craig 1987b). A diversificação de formas encontradas entre as teias, existentes na super-família Araneoidea, atestam as diferentes soluções encontradas na exploração de novos habitats e de diversos tipos de presas, ao longo do tempo evolutivo (Nentwig & Heimer 1983, Craig 1987b). Entre essas, as teias do tipo orbicular apresentam o menor custo em materiais, energia e tempo empregados na construção (Peakal 1971, Nentwig & Heimer 1983). Entretanto, o modo de funcionamento dessas teias ainda não está totalmente esclarecido, sendo objeto de controvérsia (Eberhard 1990).

Eberhard (1988) mostrou a influência da quantidade de seda gasta anteriormente pela aranha, no desenho da teia. Nesse mesmo estudo apontou ainda, o tamanho e peso da aranha e, o sítio de construção, como outros fatores a influenciar as decisões da aranha no comportamento de construção da teia. Há uma notável escassez de estudos que tenham investigado o efeito do sucesso de forrageamento na variação

intrapopulacional do comportamento de construção que produz a malha de captura da teia. Nesse aspecto, algumas questões podem ser formuladas, tais como: o que determina essa variação? Quais são suas conseqüências para a captura de presas? Essas questões podem conduzir ao entendimento da interação entre as características da teia e o comportamento de decisão da aranha, em resposta às mudanças nas pressões ambientais.

O conjunto de presas capturado por araneídeos está longe de ser uma amostragem aleatória do total de presas disponível em potencial no ambiente (Stowe 1986). Estudos recentes mostraram que a seletividade de presas, nesse grupo de organismos, não se limita ao padrão da teia. O comportamento da aranha atua ao longo de um processo de muitas etapas, que compreende desde a escolha do sítio de construção da teia (Riechert & Gillespie 1986), até os níveis de decisão de ataque e de ingestão das presas interceptadas (ver revisões em Riechert & Luczack 1982, Stowe 1986). Os insetos variam na sua capacidade de perceber e evitar as teias e de trespassá-las (e.g. Craig 1986). O período diário de atividade de caça influi na capacidade de um inseto evitar as teias e na composição da entomofauna interceptada (Craig 1986, Sandoval 1987). A qualidade do sítio em que uma teia é construída afeta a taxa de captura de presas. Essa qualidade muda ao longo do tempo e no espaço, pois a distribuição dos organismos na natureza se dá em manchas, que variam muito em tamanho e permanência.

A decisão de escolha do local para a construção da teia e o momento de transferi-lo, é portanto um comportamento crucial para a sobrevivência das aranhas (Riechert & Gillespie 1986, Janetos 1986). O local do ambiente em que a teia é construída é um padrão característico da espécie (Uetz et al 1978) e reflete, em algum grau, a pressão seletiva no sentido de aumentar a probabilidade de interceptar insetos que possam ser capturados de modo efetivo (Olive 1980). Recentemente Craig (1990), demonstrou que o contraste entre a teia e o padrão do fundo do sítio onde ela é construída, afeta a visibilidade desta para os insetos.

O comportamento de um inseto, após a interceptação, tem um grande efeito no tempo em que permanece aderido à teia (Suter 1978, Nentwig 1982) e, dependendo do resultado da interação entre esse comportamento e o da aranha, a presa tem uma determinada chance de escapar da teia (Nentwig 1982). O tipo de superfície do inseto também contribui de forma efetiva no seu potencial de fuga (Eisner et al 1964, Nentwig 1982). Assim, o conjunto de presas capturadas, tanto na quantidade como na composição taxonômica é uma função complexa do comportamento e morfologia destas, em interação com esses mesmos aspectos da biologia da aranha (Stowe 1986).

O modo de forragear de espera pode ser considerado como o mais característico entre as aranhas de teia (Riechert e Luczak 1982). As presas das aranhas de teia são na maioria das situações, encontradas em sequência (Riechert 1991).

Nesse caso, o predador, ao forragear, não "escolhe" entre duas presas disponíveis simultaneamente, e portanto não se pode falar de preferência no sentido estrito do termo (Stephens & Krebs 1986). Em aranhas de teia, pode-se considerar preferência por um tipo de presa, se esta foi escolhida entre as seguintes decisões: "atacar" ou "ignorar e aguardar um próximo item" e, ao atacar uma presa, optar por "ingerir" ou "rejeitar" (Riechert & Luczak 1982, Vasconcellos-Neto & Lewinsohn 1984, Uetz & Hartsock 1987). Como consequência do modo de forragear de espera, as aranhas, em grande parte das vezes, agem de modo oportunista, no sentido de atacarem todas as presas que trazem algum saldo energético, em função dos gastos no ataque e manipulação. O grau no qual a aranha se especializa em certos tipos de presa, deve depender da disponibilidade dessas presas no ambiente e da abundância relativa dos vários tipos de presa (Riechert & Luczak 1982). A literatura de forrageamento vem apresentando um interesse no modo como as variações ao acaso na abundância de presas afetam as decisões de escolha de presas no forrageamento (Caraco et al. 1980, Real e Caraco 1986, Riechert 1991). Esse interesse foi catalisado pela teoria de sensibilidade ao risco desenvolvida por Caraco et al. (1980).

Após a interceptação, as decisões nos níveis de ataque e captura são um processo complexo, realizado em função de vários fatores, tais como o tamanho da presa, sua capacidade

de produzir vibrações, a palatabilidade ou lucratividade da presa, o risco de injúria para a aranha (Riechert & Luczak 1982). O modo de ataque e manipulação de presas a ser empregado pela aranha é outro componente importante desse processo, podendo variar com o potencial de fuga e tamanho da presa (Robinson 1969, Riechert & Luczak 1982, Riechert 1991). Riechert (1991) abordou o processo decisório de seleção de presas por aranhas de teia, levando em conta a lucratividade da presa em função do tempo gasto pela aranha com a sua manipulação.

O comportamento de ataque e manipulação em araneídeos foi estudado em espécies dos gêneros *Nephila*, *Argiope*, *Gasteracantha* (e.g. Robinson & Olazarri 1971, Robinson & Robinson 1973). Robinson (1975), por meio de comparações das características dessas espécies, propõe um esquema da evolução desse comportamento.

Micrathena é um gênero da família Araneidae com 104 espécies descritas e a grande maioria delas pertence à região neotropical. A amplitude de distribuição desse gênero abrange desde os Estados Unidos até o norte da Argentina. Essas aranhas são conhecidas pela presença de espinhos no abdômem, e pela postura críptica de repouso no centro da teia, com a região ventral voltada para cima. Apresentam o quarto fêmur maior que o primeiro, o que permite a sua postura de repouso característica. A teia é do tipo orbicular com o centro oco, que é o refúgio da aranha. *Micrathena nigrichelis* Strand, é uma espécie

abundante em bordas de matas e clareiras. A área de distribuição desta espécie compreende as regiões Sul e Sudeste brasileiras e o estado do Mato Grosso do Sul; ocorre também no Uruguai, norte da Argentina e sul do Paraguai (Levi 1985). Na Serra do Japi (Jundiaí-SP), *Micrathena nigrichelis* é uma espécie anual, cujo ciclo de vida se inicia em fins de outubro ou início de novembro à maio ou início de junho do ano seguinte. Assim sendo, atravessa a época mais fria e seca do ano na forma de ovo. O período de acasalamento concentra-se nos meses de fevereiro e março, após o qual a maioria dos machos desaparece. Desse modo, somente as fêmeas permanecem acumulando reservas energéticas até a oviposição, cerca de dois meses após o acasalamento. Essa espécie é particularmente conspicua nos meses de fevereiro e março em bordas de mata na Serra do Japi, sendo a aranha de teia mais abundante do local nesse período (observação pessoal). Este aspecto despertou o interesse, por parte do autor, em realizar este estudo.

A seletividade de presas por tamanho e grupo taxonômico foi estudada em duas espécies de *Micrathena*: Shelly (1984) com *M. schreibersi*, em floresta tropical, no Panamá e por Uetz & Hartsock (1987), com *M. gracilis*, em floresta temperada decídua, nos EUA. Embora existam informações sobre os comportamentos de ataque e manipulação em espécies de *Micrathena* (Levi 1985, Uetz & Hartsock 1987), nenhum estudo detalhado foi realizado até então.

predação, em relação à seleção de presas em fêmeas adultas de *Micrathena nigrichelis*. Esta investigação inicia-se a partir do conjunto de presas interceptado pelas teias, compreendendo a seleção de presas pela aranha nos níveis de ataque, captura e do seu comportamento de manipulação. Constitui o primeiro estudo de forrageamento realizado com uma espécie sul americana do gênero *Micrathena*.

Objetivos específicos

Tendo em vista o que foi exposto acima, o presente estudo apresenta os seguintes objetivos:

1. Determinar o efeito do tamanho da aranha no comportamento de construção da teia;
2. Investigar o efeito da variação dos componentes estruturais da teia na interceptação de presas;
3. Determinar a seletividade de presas, ao longo dos níveis do processo de predação, em função do tamanho e composição taxonômica das presas;
4. Determinar a variação da abundância de presas entre os vários níveis de predação, dentro das classes de tamanho;
5. Verificar os efeitos da variação na quantidade de presas interceptadas sobre a quantidade e seletividade de presas ingeridas;
6. Verificar o grau de variação do comportamento de ataque e manipulação, em função do tamanho da presa;
7. Estimar a quantidade de biomassa média interceptada e aproveitada, por classe de tamanho de presa.

MATERIAIS E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido na Serra do Japi, município de Jundiaí-SP. A Serra do Japi é uma formação quartizítica localizada à oeste de Jundiaí, cerca de 50 km da cidade de São Paulo (23° 11' S e 46° 52' W). Na Serra, existem dois tipos principais de vegetação, encontrados ao longo de um gradiente altitudinal. A 600 m, na base da Serra, até cerca de 900 m, ocorre uma Floresta Subtropical Úmida de acordo com a classificação de Holdridge (1967), que dá lugar à uma floresta, mais baixa e mais seca, na parte mais alta da Serra a 1264 m. A temperatura média anual é de 19.2 C e a pluviosidade média é de 1365 mm anuais (Morellato-Fonzar 1987). As observações foram realizadas nos anos de 1989 e 1990. As áreas situavam-se na represa do DAE (Ermida) a 840 m de altitude e na Torre da TV Cultura localizada no topo da Serra a 1264 m de altitude. Em ambas as áreas a coleta de dados e todas as observações foram realizadas ao longo de trilhas, em vegetação herbáceo-arbustiva de borda de mata. A espécie estudada, constrói teias nos vários tipos de suportes existentes na vegetação. No DAE, a área de trabalho iniciava-se a 10 m da porteira, e continuava após o riacho por uma trilha à esquerda por mais 270 m, totalizando 570 m. Na Torre de TV, a área era ao longo de 600 m de trilha a partir do topo.

METODOLOGIA

1.0- Amostragem das Aranhas

A amostragem dos indivíduos foi realizada através do seguinte procedimento: ao caminhar pela trilha, considerou-se o primeiro indivíduo encontrado, numa altura do solo de até 2 metros, e a partir dele foram determinados os vizinhos mais próximos no raio de 1 metro. A amostra seguinte foi procurada após uma distância mínima de 10 metros na trilha. O lado da trilha foi alternado em amostras consecutivas. A amostragem das aranhas foi realizada nas margens da trilha, na faixa de vegetação herbáceo-arbustiva e até o limite lateral de 2 metros, sob a cobertura da mata. Foram considerados na amostra apenas os indivíduos presentes no refúgio da teia que a apresentassem com mais de 90% da área da espiral viscosa completa. Os indivíduos foram marcados com tintas coloridas nas partes quitinosas tais como espinhos, fêmur das patas posteriores e região dorsal do abdômem.

2.0- Procedimento Geral de Coleta dos Dados

O procedimento aqui descrito refere-se ao protocolo de campo para coleta de dados, empregado ao longo do presente trabalho, para o qual foram definidas as seguintes categorias:

"TRESPASSA": consiste nas presas potenciais, que não interrompem sua trajetória e rompem os fios de seda da região de captura.

"INTERCEPTA": compreende o conjunto potencial de presas, disponível na teia ao ataque da aranha; ou seja, todas as presas que tocaram a região da espiral viscosa e tiveram sua trajetória interrompida por ela. A interceptação equivale às funções de absorção e/ou interposição da teia, descritas em Eberhard (1990).

2.1- Medição e Estimativa das Características da Teia

Com a finalidade de investigar o efeito da variação populacional de características da teia na capacidade de interceptação de presas e as consequências do peso da aranha no comportamento de construção da teia, foi realizado o seguinte procedimento:

Mensurou-se a altura, o comprimento do fio suporte superior, os diâmetros verticais e horizontais de teias no campo (Fig. 1). A altura foi medida em linha vertical,

partindo do refúgio no centro da teia, até a superfície do solo. Foram medidos os segmentos de raio superior e inferior da linha imaginária vertical que divide a região de captura em duas metades bem como foi contado o número de espiras transversais a esta linha (Fig. 1).

A "malha" ou "intervalo inter-espiras" ou ainda "largura média da malha", foi estimada a partir do cálculo da fórmula mostrada abaixo:

Malha (intervalo inter-espiras):

$$\text{malha} = \{(\text{N}^\circ \text{ de espiras superiores} - 1 / \text{comprimento do segmento superior}) + (\text{N}^\circ \text{ de espiras inferiores} - 1 / \text{comprimento do segmento inferior})\} / 2.$$

O cálculo aproximado da área total da teia foi realizado a partir do raio médio da teia (diâmetro médio/2), usando a fórmula da área do círculo. A área da região de captura (superfície coberta pela espiral viscosa), foi obtida subtraindo-se a área da zona de espiral seca, da área total da teia.

O comprimento do fio de seda viscosa formador da espiral, foi estimado, por teia, como sendo o somatório dos comprimentos dos semi-círculos concêntricos, formados pelas espiras viscosas superiores e inferiores. Os raios dos semi-círculos internos foram obtidos subtraindo-se, sucessivamente, o valor da malha, do segmento de raio médio da teia. Essa operação foi repetida pelo número de vezes correspondente ao número das respectivas espiras (Fig. 1).

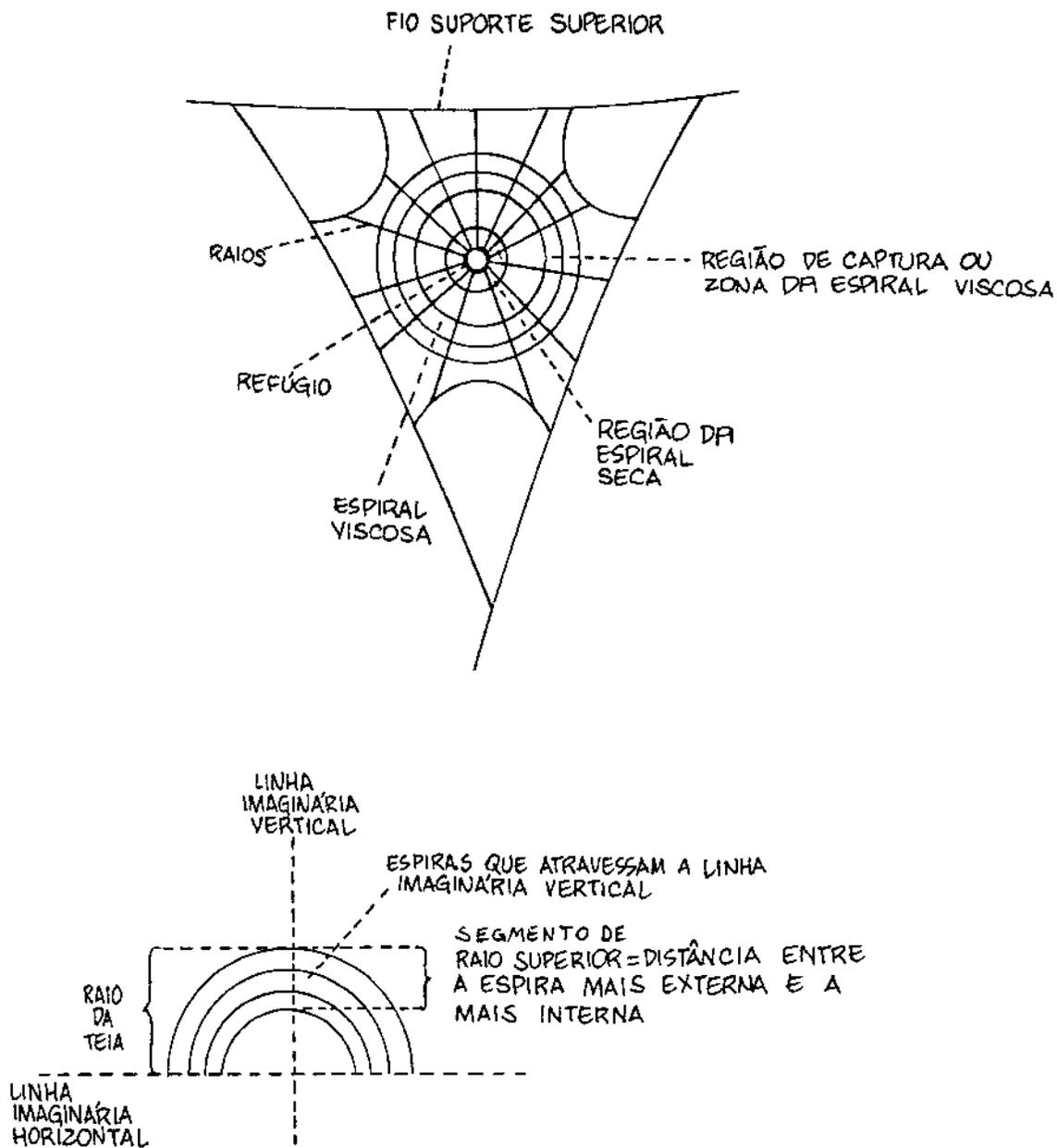


FIGURA 1 - REPRESENTAÇÃO SIMPLIFICADA DA TEIA DE *Micrathena nigricheles*. NEM TODOS OS ELEMENTOS ESTÃO REPRESENTADOS.

ABAIXO: PROCEDIMENTO PARA O CÁLCULO DA "MALHA" (INTERVALO INTER ESPIRAS), AS ESPIRAS SÃO TRATADAS COMO SEMI-CÍRCULOS CONCÊNTRICOS PERFEITOS (πr)

2.2- Abundância de Presas:

A abundância das presas interceptadas foi medida diretamente em 79 teias de 66 indivíduos de *M. nigrichelis*, totalizando 234 aranhas/hora de observação. O observador permanecia à cerca de 1 metro de distância de até 4 teias simultaneamente e registrava as interceptações que ocorriam em cada teia durante o período de observação. Os insetos presentes na teia antes do início das observações não foram considerados. O tempo de observação foi geralmente de 1 à 4 horas; excepcionalmente, algumas aranhas foram observadas por 7 à 9 horas. A maioria das observações foi realizada entre 9 e 18 hs, uma vez que este é o principal período de atividade desta espécie. Entre 20 e 22 hs, foram feitas observações usando lanternas de testa cobertas com uma camada dupla de papel celofane amarelo. O observador não usou perfumes nem repelentes de insetos de modo a evitar influências na atividade das presas. A cada presa que batia contra a teia, anotava-se a classe de tamanho e o destino da presa em função da categoria de resposta do conjunto "aranha-teia-presa". Quando a presa era aceita para a ingestão, registrava-se também o comportamento de ataque e manipulação empregado pela aranha. O tamanho das presas foi medido pelo comprimento do corpo em classes de 2 mm, com a aproximação de gabaritos ou de réguas. No campo, quando possível, fazia-se ainda a identificação ao nível de ordem, ou ao táxon mais próximo.

3.0- Tamanho da Aranha e Comportamento de Construção da Teia

A fim de determinar o efeito do tamanho da aranha, no comportamento de construção da teia, investigou-se o efeito da variação do peso das aranhas nas características estruturais da teia. Esses resultados foram analisados por regressão linear simples.

As aranhas foram coletadas, etiquetadas, levadas ao laboratório e pesadas vivas em balança analítica. Todos os indivíduos foram pesados dentro de um intervalo de até 6 hs após o instante da sua coleta no campo. Antes da coleta, foram efetuadas as medições das teias desses mesmos indivíduos. Durante a pesagem, as aranhas foram envoltas em papel de alumínio (tara), a fim de imobilizá-las. O comprimento das aranhas foi medido da linha de olhos medianos até a extremidade do abdômem, de acordo com o utilizado por Levi (1985). A amostragem dos indivíduos foi realizada através do seguinte procedimento: ao caminhar pela trilha, coletou-se o primeiro indivíduo encontrado numa altura do solo de até dois metros; o seguinte foi procurado após uma distância mínima de 5 metros. O lado da trilha foi alternado para cada indivíduo. A procura foi, à cada par de indivíduos, ora no sentido de baixo para cima, ora no sentido contrário. Os indivíduos analisados correspondem a uma amostra diferente, embora equivalente quanto ao local e procedimento de coleta daquela usada no item de respostas às presas.

4.0- Efeito da Variação das Características da Teia na sua Capacidade de Interceptação

O papel da variação das características estruturais da teia, tanto na quantidade de presas interceptadas quanto na seleção de tamanho presas, foi investigado por análise de correlação ou de regressão linear simples. Foram testados os efeitos das seguintes características na taxa de interceptação de presas: largura da malha, área da região de captura, comprimento do fio viscoso e altura da teia. As medições dessas características foram realizadas diretamente nas teias antes da observação e contagem das presas interceptadas.

A hipótese testada foi a de que a variação numa dada característica da teia altera, respectivamente, a quantidade e as proporções de tamanho das presas interceptadas.

5.0- Respostas às Presas Disponíveis

O destino das presas que batem nas teias foi classificado de acordo com as categorias definidas abaixo. Ora essas categorias se referem a uma ação da presa, ora a uma resposta da aranha e/ou da teia, ou ainda, à resultante da interação entre esses componentes.

"CATEGORIAS DE AÇÕES OU RESPOSTAS DO CONJUNTO ARANHA-TEIA-PRESA"

As categorias "TRESPASSA" e "INTERCEPTA" foram definidas no item 2.0.

Todas as categorias definidas a seguir constituem subconjuntos da categoria "Intercepta" (ver figura 2).

"IGNORA": presas interceptadas que permanecem aderidas à espiral viscosa, sem que a aranha a tenha contatado durante o tempo de observação. Contudo, a aranha pode, algumas vezes, orientar-se ou ainda deslocar-se na direção do inseto e efetuar puxões na teia próximo à presa (sensu Uetz e Hartssock 1987).

"ESCAPA": presas que tocaram a teia e se soltaram dela antes de haver contato com a aranha. Foi observado também, embora raramente, a ocorrência de presas que escaparam durante a sua manipulação pela aranha. Entretanto, essa variante deste evento não foi considerada no presente estudo.

"ATACA": todas as presas com que a aranha efetuou contato, correspondendo a soma das categorias "Captura" e "Rejeita".

As demais categorias, definidas abaixo, são subconjuntos da categoria "Ataca" (ver figura 2).

"REJEITA": presas descartadas pela aranha após o ataque. A rejeição pode ocorrer de duas maneiras, semelhante

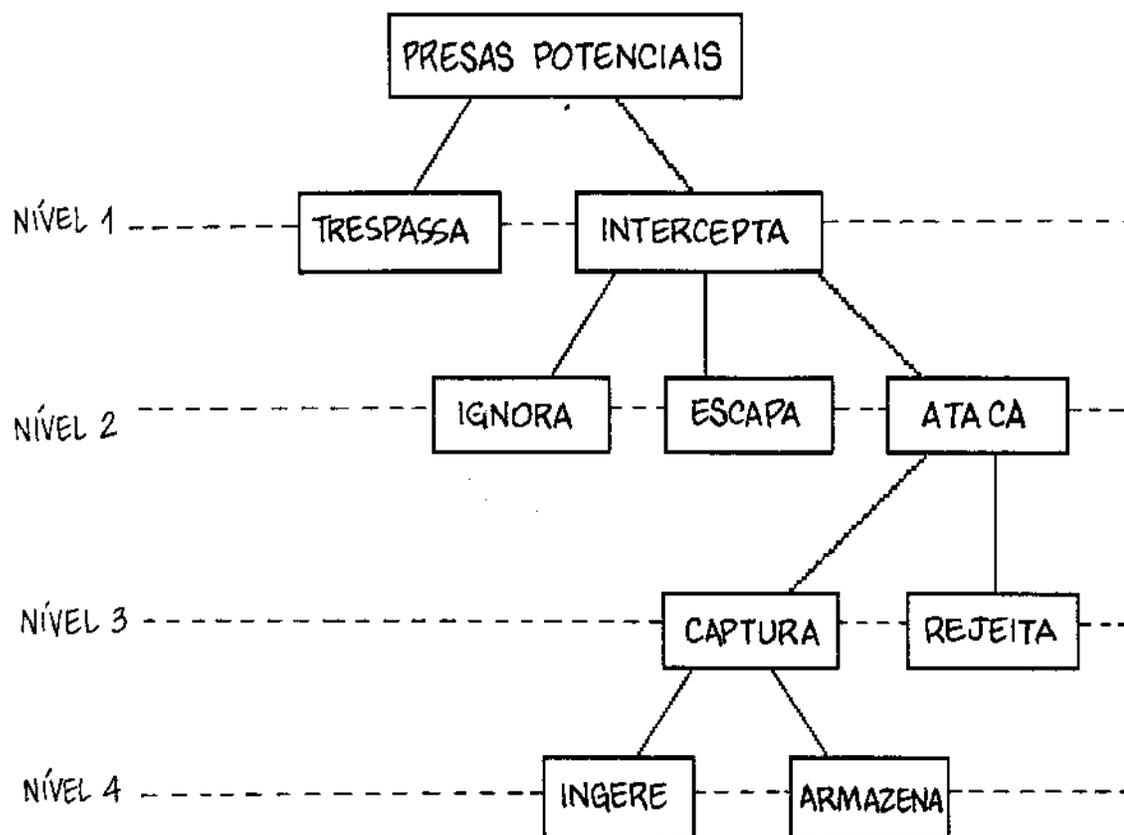


FIGURA 2. Níveis do processo de predação da aranha, em que foi investigada a seleção de presas.

à encontrada por Riechert em *Agelenopsis aperta* (Riechert & Luczak 1982).

1: Após atacar a presa, a aranha retira-a da região da espiral viscosa, joga-a em seguida para fora da teia com as patas anteriores, podendo ingerir uma porção minoritária do volume da presa antes de arremessá-la.

2: A segunda maneira é quando a aranha solta a presa logo após um breve contato (cerca de 2 seg) com as patas anteriores, por vezes também com os palpos, após o qual ela retorna rapidamente ao refúgio, no centro da teia, possibilitando à presa livrar-se da região da espiral viscosa.

"CAPTURA": são as presas que a aranha aceita, ou escolhe para ingestão, correspondendo à soma das categorias "Armazena" e "Ingere".

"INGERE": são as presas ingeridas total ou majoritariamente (ao menos mais da metade do volume corporal ingerido) durante o tempo de observação, sem o emprego do comportamento de manipulação de enrolamento.

"ARMAZENA": são as presas manipuladas pela aranha por enrolamento.

6.0- Comportamento de Ataque e Manipulação de Presas pela Aranha

A aranha, ao atacar a presa, escolhe entre a rejeição desta ou a sua aceitação para ingestão (captura). Durante a captura, a aranha morde a presa e em seguida a manipula. Os diferentes comportamentos empregados na captura estão descritos a seguir em três grandes categorias, denominadas comportamentos de manuseio ou manipulação.

A aranha pode manipular a presa, podendo utilizar ou não o enrolamento. As presas que não foram enroladas podem ser tratadas de duas maneiras:

"INGESTÃO NO LOCAL": a aranha, ao contatar a presa, ingere-a no mesmo instante e local da teia onde a presa foi interceptada ("in situ"). A aranha retira a presa da região da espiral viscosa com as quelíceras, ingerindo-a em seguida.

"INGESTÃO NO REFÚGIO": a aranha ataca e morde a presa no local da interceptação e depois a transporta, segurando-a pelas quelíceras, até o refúgio no centro da teia, onde a ingere.

Nem sempre existe uma distinção nítida entre esses dois comportamentos, como a divisão em categorias sugere, uma vez que algumas presas têm sua ingestão iniciada no local e completada no refúgio. Nesses casos foram consideradas como ingeridas no refúgio.

"ENROLAMENTO": a aranha morde a presa e em seguida a envolve com fios de seda obtendo, simultaneamente, a imobilização e fixação da presa na teia. O enrolamento é realizado no local da interceptação e/ou no refúgio, no centro da teia; as presas enroladas podem ser ingeridas em seguida ou ficar armazenadas na teia para ingestão posterior. Em ambos os casos a ingestão se processa no refúgio.

A análise estatística empregada foi o χ^2 de Contingência, para testar a hipótese de ocorrer diferença entre as proporções dos comportamentos de manipulação observadas nas diferentes classes de tamanho das presas ingeridas. Foi utilizado o índice de Shannon-Winner ($H' = - \sum p_i \cdot \log p_i$; p_i = proporção do número total de vezes que ocorre o comportamento "i" em determinada classe de tamanho) para mensurar o grau de incerteza no emprego de um dos comportamentos de manipulação entre as classes de tamanho.

7.0- Seletividade de Presas

Foram considerados três níveis de seletividade de presas pela aranha: o primeiro foi o nível das presas interceptadas pela teia, o segundo o das presas atacadas e o terceiro o das presas capturadas pela aranha (Figura 2).

7.1- O Interceptado x Demais Respostas

As frequências absolutas de todas as respostas foram comparadas à das presas interceptadas.

Foi usado o teste não paramétrico Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1981) para testar a hipótese de que há diferença entre as distribuições de frequência absoluta dos tamanhos das presas interceptadas em relação às outras respostas.

7.2- A Seletividade ao Nível 2

A frequência relativa das presas "atacadas" foi comparada às não atacadas, i.e., "ignora" e "rejeita", por classe de tamanho. Essa comparação foi realizada graficamente. No presente estudo, o sucesso de ataque foi definido como a proporção das presas interceptadas que a aranha atacou, ou seja, todas as presas submetidas à escolha da aranha.

7.3- Seletividade ao Nível 3

A preferência por tamanho de presa foi determinada em relação às presas atacadas (e não em relação ao total interceptado), comparando-se as frequências das respostas captura e rejeita entre os tamanhos.

O teste do χ^2 foi usado para testar a hipótese de que

há preferência pelo tamanho de presa menor.

7.4- Seletividade Taxonômica e Comparação com Outros Estudos

No presente estudo, o índice de seletividade de Ivlev (IE ou E), foi empregado com a finalidade de mensurar a seletividade taxonômica e, principalmente, comparar os resultados aqui obtidos aos de outros estudos de seleção de presas existentes com espécies do gênero *Micrathena*. Esses estudos foram realizados por Shelly (1984) e Uetz & Hartssock (1987). Esse último, devido à semelhança na metodologia, possibilita estabelecer uma comparação mais fina. O índice de Ivlev, (Ivlev, 1955 apud Nentwig 1980), é muito utilizado em Aracnologia (e.g. Nentwig 1980, Shelly 1983, 1984), e oferece uma indicação da intensidade com que um predador seleciona suas presas entre o total potencialmente disponível. É calculado através da fórmula: $E = (r-p / r+p)$, podendo ser qualquer valor entre 1 e -1, onde "p" é a percentagem de um certo grupo de presas (tamanho ou taxon), no conjunto potencialmente disponível e "r" é a percentagem desse mesmo grupo em relação às selecionadas pelo predador. Neste estudo, o conjunto potencial equivale ao total de presas interceptadas. Os valores positivos desse índice, indicam a intensidade de seleção por parte do predador, sendo máxima ao atingir o valor "+1". O valor "zero", indica ausência de seletividade, ou seja, que as presas são capturadas na mesma proporção em que são interceptadas. Os

valores negativos indicam uma rejeição por parte da aranha, ou capacidade da presa de escapar da teia, ou ainda, de evitar ser detectada pela aranha. A seleção de presas quanto ao tamanho e taxon foi estimada com o emprego desse índice, ao longo dos níveis do processo de predação. No presente estudo, analisou-se 2 níveis de seletividade: o das presas atacadas e o nível das presas capturadas. As proporções dos vários tipos de presas entre o total potencialmente disponível é denominada "Pi"; as dos níveis de ataque e captura são respectivamente "Ra" e "Rc", enquanto os índices, no ataque e captura, são denominados de "Ea" e "Ec".

8.0- Variação Inter-Individual da Abundância de Presas

Para os indivíduos observados por mais de uma hora, foram calculadas as taxas de interceptação, ataque e de captura. Esses cálculos foram obtidos pela seguinte fórmula:

$$N_{\text{total}} \text{ de presas observadas por indivíduo no período/tempo total de observação do indivíduo (horas).}$$

O mesmo procedimento descrito acima foi empregado em relação aos diferentes tamanhos de presa.

8.1- Variação da Abundancia entre os Tamanhos de Presas

A variação da abundância de presas entre os indivíduos amostrados foi calculada, a partir das taxas individuais, pelo coeficiente de variação (CV). O CV foi comparado entre os diferentes níveis e classes de tamanho. A comparação foi realizada empregando-se o teste "C" de diferença entre CVs (Dawkins & Dawkins 1973), para testar a hipótese de que há diferença na variação das taxas entre os tamanhos.

9.0- Resposta Funcional

A resposta funcional existe quando a taxa de ataque pára de crescer em relação à taxa de encontro com as presas (ver Riechert & Lockley 1984, para uma revisão em aranhas). A fim de verificar a possível ocorrência dessa resposta no campo, foi feita uma análise de regressão simples entre a taxa de interceptação de presas e a taxa de captura.

Foi testado um possível efeito de seleção de tamanho de presa com o aumento da abundância de presas interceptadas. A hipótese testada foi a de que, com o aumento da taxa de interceptação, a aranha selecionaria em maior proporção as presas de tamanho grande para captura. O método empregado foi a regressão linear simples entre a taxa de interceptação de presas e o arco-seno da proporção dos tamanhos capturados. Nesse caso, foram empregados na análise,

sómente os indivíduos com pelo menos 10 presas capturadas.

10.0- Estimativa da Biomassa Média de Presas

A biomassa média, tanto das presas interceptadas pela teia, quanto da fração ingerida por *M. nigrichelis* foi estimada por classe de tamanho. Essa estimativa foi obtida através de equações de comprimento - peso, desenvolvidas por Schoener (1980) para insetos da floresta tropical de "Cañas", na Costa Rica, que apresenta, segundo Holdridge, uma classificação semelhante à da Serra do Japi. O tamanho da presa foi dado pelo ponto médio do intervalo da classe e usado nas equações das principais ordens dos insetos que ocorreram na classe. O resultado encontrado numa equação foi multiplicado pela proporção com que a ordem ocorreu na classe de tamanho. Esse procedimento é facilmente compreendido com o exemplo abaixo:

A equação para a ordem Diptera é: peso = $0,074 \times \text{comprimento}^{1,64}$.

O comprimento médio da classe de tamanho menor (>0-2mm) é 1mm, logo nesse caso o peso = $(0,074)$

Como a ordem representou 80% dos insetos observados nessa classe, multiplica-se o resultado dessa equação por 0,8, conforme está mostrado abaixo:

$0,8 \times 0,074 = 0,059$, sendo este último, o valor da estimativa da biomassa da ordem Diptera, na classe de

tamanho pequena (>0-2mm).

Foram somados, por classe de tamanho, os valores para cada ordem que ocorreu na classe. Obteve-se assim um valor médio de biomassa individual para cada classe de tamanho. Multiplicando-se esse valor pelo número de presas interceptado naquela classe, obtém-se a biomassa total de presas na classe de tamanho.

RESULTADOS

1.0- Tamanho da Aranha e Comportamento de Construção da Teia

Foi encontrada uma relação positiva da distância média entre as espirais viscosas (malha) e o tamanho (peso) da aranha (Fig. 3; $Y = 0.002x + 0.104$; $r^2 = 0.326$; $n = 42$; $p < 0,01$), mostrando que as aranhas de maior peso constroem suas teias com a malha de tamanho maior. Interessante notar a ausência de relação entre peso da aranha e comprimento do fio de espiral viscosa. Outras correlações positivas significativas ocorreram entre o tamanho da aranha e as seguintes características: a área da região de captura (logo, a área total da teia), e o comprimento do fio suporte (tabela 1). As aranhas mais pesadas estão construindo teias mais altas com fios de suporte longos, buscando desse modo a amplitude de área livre adequada às suas teias de maior superfície de região de captura. O tamanho da aranha variou, aproximadamente, entre 6 e 9 mm de comprimento e entre 16 e 55 mg de peso fresco.

2.0- Efeito da Variação das Características da Teia na Capacidade de Interceptação da Teia

A tabela 2 mostra os resultados das correlações entre a taxa de interceptação de presas e características estruturais da teia. A área da região de captura (portanto também a área da teia) e comprimento do fio de espirais viscosas, apresentaram correlações positivas com a taxa de interceptação de presas.

A variação dessas características não apresentou efeito na proporção dos tamanhos de presa interceptados (análise de correlação, $N= 8$, $p > 0,10$, n. s.).

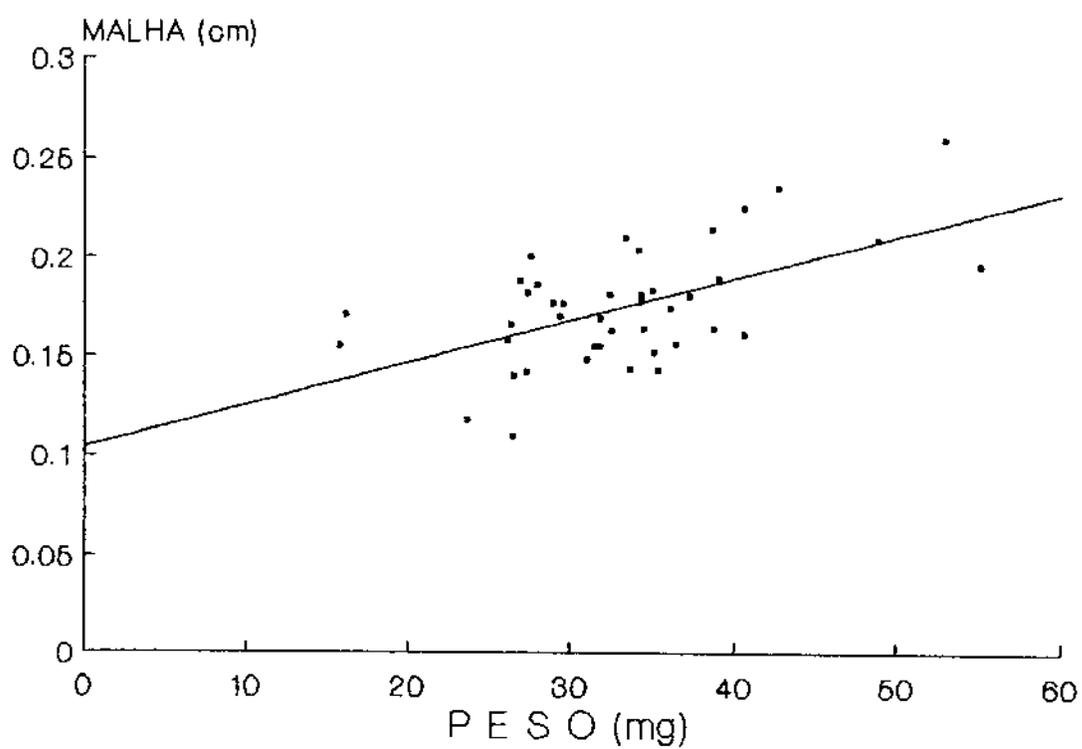


FIGURA 3. Relação entre o peso da aranha (mg) e a malha (cm, distância média inter-espiras) da teia em fêmeas adultas de *Micrathena nigricollis*.

TABELA 1 - Relação entre o tamanho do indivíduo (x= peso fresco em mg) e variáveis de componentes estruturais da teia (Y) de *Micrathena nigrichelis*, na Serra do Japi-SP. Resultados analisados por regressão linear simples.

VARIÁVEL				
DEPENDENTE (Y)	r ²	r	N	P
ZONA de CAPTURA	0,140	0,374	43	< 0,02
AREA da TEIA	0,147	0,383	43	< 0,02
COMPRIMENTO do FIO SUPORTE	0,107	0,327	43	< 0,05
MALHA	0,326	0,571	42	< 0,001
COMPRIMENTO do FIO VISCOSO	0,005	0,072	42	N.S.

TABELA 2 - Relação entre os componentes estruturais da teia (x) e a taxa de interceptação ($Y = T_{int} = n^{\circ}$ de presas interceptadas/hora/indivíduo) de *Micrathena nigrichelis*, na Serra do Japi-SP. Resultados analisados por regressão linear simples.

VARIAVEL INDEPENDENTE (x)	r ²	N	r	P
ZONA de CAPTURA	0,157	33	0,397	< 0,05
MALHA	0,016	32	0,125	N.S.
COMPRIMENTO do FIO VISCOSO	0,189	32	0,435	< 0,05

3.0- Seletividade de Presas

3.1- O Interceptado x Demais Respostas

Foram registradas um total de 589 presas interceptadas pela teia, das quais 508 foram atacadas e 440 capturadas por *Micrathena nigrichelis* na Serra do Japi.

A freqüência das presas interceptadas diminui progressivamente com o aumento do tamanho de presa. As presas pequenas e intermediárias (até 4 mm) foram de longe as mais freqüentes entre as interceptadas pela teia (Fig. 4). As distribuições de freqüências, por tamanho de presa, das respostas "ataca" e "captura" não apresentaram diferença significativa em relação à das presas interceptadas (KS, $p > 0,05$, n.s.; Tabela 3). Isto representa uma evidência contrária à seletividade e mostra que *Micrathena nigrichelis* ataca e captura as presas dos tamanhos mais abundantes na teia (Fig. 4). Entretanto, todas as outras categorias de resposta têm distribuições com diferenças significativas em relação à distribuição das presas interceptadas, o que é evidência de algum grau de seletividade (Tabela 3).

3.2- A Seletividade ao Nível 2

A Figura 5 mostra as freqüências relativas das respostas às presas por classe de tamanho, ao nível do

ataque. A frequência das presas atacadas é sempre muito maior em comparação com as ignoradas, mostrando que *M. nigrichelis* é generalista no nível de ataque. O contraste obtido pela análise comparativa das respostas "Ataca" e "Escapa" mostra que a probabilidade de ataque tende a decrescer com o aumento do tamanho da presa. A resposta "ataca" foi majoritária nas presas de até 6 mm de comprimento do corpo. Exatamente o oposto ocorreu para a resposta "escapa", prevalecendo para as presas muito grandes (> 8 mm). As presas grandes (> 4 mm) têm maior probabilidade de escapar da teia. Esse fenômeno aumenta de frequência progressivamente com o tamanho da presa (Fig. 5). As presas maiores (> 6 mm), dependendo do seu comportamento e morfologia, tendem a causar vibrações fortes e de maior amplitude na teia. *M. nigrichelis* é mais lenta ao se aproximar de presas que causam vibrações dessa intensidade, possibilitando à presa maior tempo de escape. A probabilidade de ataque de uma presa muito grande (> 6 mm) aumenta quando ela apresenta, ao ser interceptada, um comportamento que minimiza a produção de vibrações na teia, elevando a velocidade de ataque da aranha, e/ou uma morfologia com uma superfície maior de contato com a região de espirais viscosas, aumentando o tempo de retenção na teia. Um exemplo característico foi a observação, fora da amostragem deste estudo, da interceptação, enrolamento e ingestão por *M. nigrichelis* de dois insetos da sub-ordem Symphyta (Hymenoptera), medindo entre 6 e 8 mm de

comprimento. Uma presa grande, mesmo em velocidade baixa, pode apresentar força e capacidade de manobra suficiente para escapar da teia ou ricochetear em teias adjacentes. A resposta "ignora" decresce da menor classe de tamanho para a seguinte, tendo sua ocorrência restrita aos tamanhos menores (Fig. 5). Geralmente, as presas ignoradas são menores que 1.5 mm de comprimento. Esta mesma resposta, mais raramente, também pode ser causada por presas maiores, que estando com uma aceleração muito baixa e comportamento imóvel após a interceptação pela teia, evitam a emissão de vibrações de intensidade (tempo e amplitude) suficiente à sua detecção pela aranha.

3.3- Seletividade ao Nível 3

Ao nível da captura, onde a aranha escolhe o que ingerir, as presas pequenas (até 2 mm) apresentaram a menor frequência relativa da resposta "rejeita" em comparação com as dos demais tamanhos, mostrando o grau de especialização de *M. nigrichelis* por esse tamanho de presa ($X^2 = 27,315$, g.l. = 1, $p < 0,001$; Fig. 6). Os resultados sugerem um aumento da rejeição em presas muito grandes (> 6 mm).

3.4- Seletividade Taxonômica

A maioria dos insetos interceptados foi das ordens Diptera e Hymenoptera (Tabela 4). Essas ordens juntamente com Coleoptera foram as de índice de seletividade positivo ao nível do ataque. Entretanto somente a ordem Diptera atingiu valores positivos pelo índice de Ivlev, nos dois níveis de seletividade (ataque e captura). Após a interceptação, a seletividade positiva foi fraca, ao contrário da rejeição que, quando ocorreu, foi de maior intensidade.

4.0- Comportamento de Ataque e Manipulação de Presas

Examinando as freqüências dos diferentes comportamentos de manipulação de 439 presas "capturadas" por *M. nigrichelis* no campo, encontra-se que as proporções observadas desses comportamentos variam em relação ao tamanho da presa (Teste χ^2 de Contingência, $\chi^2 = 269,558$; g.l.= 4; $p < 0.001$). Um comportamento diferente predomina em cada uma das classes de tamanho de presa (Fig. 8). As presas pequenas (até 2 mm de comprimento) foram "ingeridas no local", na maioria das vezes, enquanto as de tamanhos intermediários (2 - 4 mm) eram geralmente conduzidas ao centro da teia, onde a aranha as ingeria. O comportamento "enrolamento" aumenta de

frequência com o aumento do tamanho da presa, predominando nas presas maiores (Fig. 7).

O tamanho intermediário (> 2-4 mm) apresentou o maior índice de Shanon (H') nas frequências dos comportamentos de manipulação (0,883), comparado com as outras classes de tamanho (0,399, até 2 mm e 0,306 > 4-6), mostrando a maior incerteza nas decisões de ataque e manipulação para as presas daquela classe de tamanho.

5.0- Variação Intra-Populacional

Ao nível individual, as taxas nos níveis de interceptação, ataque e captura, apresentaram médias maiores e menor variabilidade no tamanho de presa menor. A média diminui e a variação aumenta, progressivamente, com o aumento do tamanho (Figs. 8 e 9). As diferenças de variação, entre os tamanhos, é significativa ao nível de 5% pelo teste "C" de diferenças entre "CVs". Esses resultados mostram que tanto a abundância como a previsibilidade das presas decrescem com o tamanho.

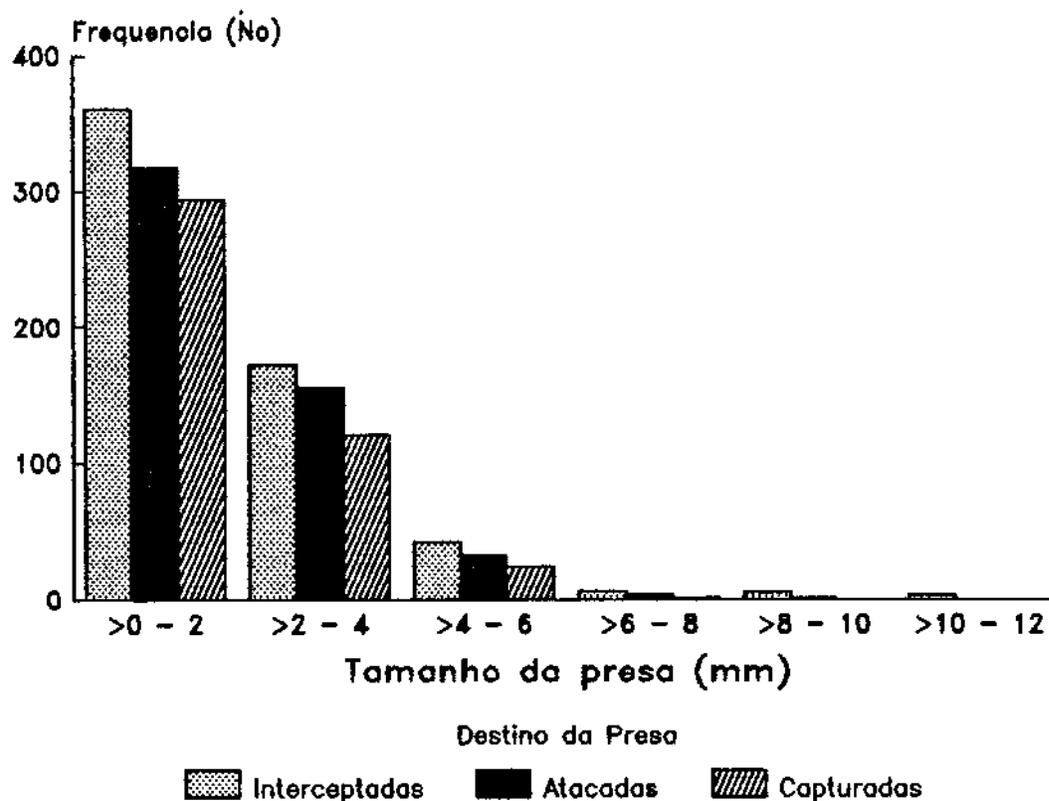


FIGURA 4. Distribuição das freqüências absolutas dos tamanhos das presas interceptadas (N_1) pela teia, das atacadas (N_a) e capturadas (N_c) por *Micrathena nigrichelis*. Os dados são resultantes de intercepções naturais e as demais categorias são sub-conjuntos das interceptadas: $N_1 = 589$, $N_a = 508$, $N_c = 440$.

TABELA 3. Resultados do teste Kolmogorov-Smirnov para as categorias de resposta do conjunto aranha-teia em relação à distribuição de freqüências dos tamanhos das presas interceptadas (n = 589) por teias de *Micrathena nigrichelis*, na Serra do Japi.

Categoria de resposta	D _{max}	P
Ataca	0,024	N.S.
Captura	0,055	N.S.
Ignora	0,224	< 0,05
Rejeita	0,275	< 0,01
Escapa	0,405	< 0,01

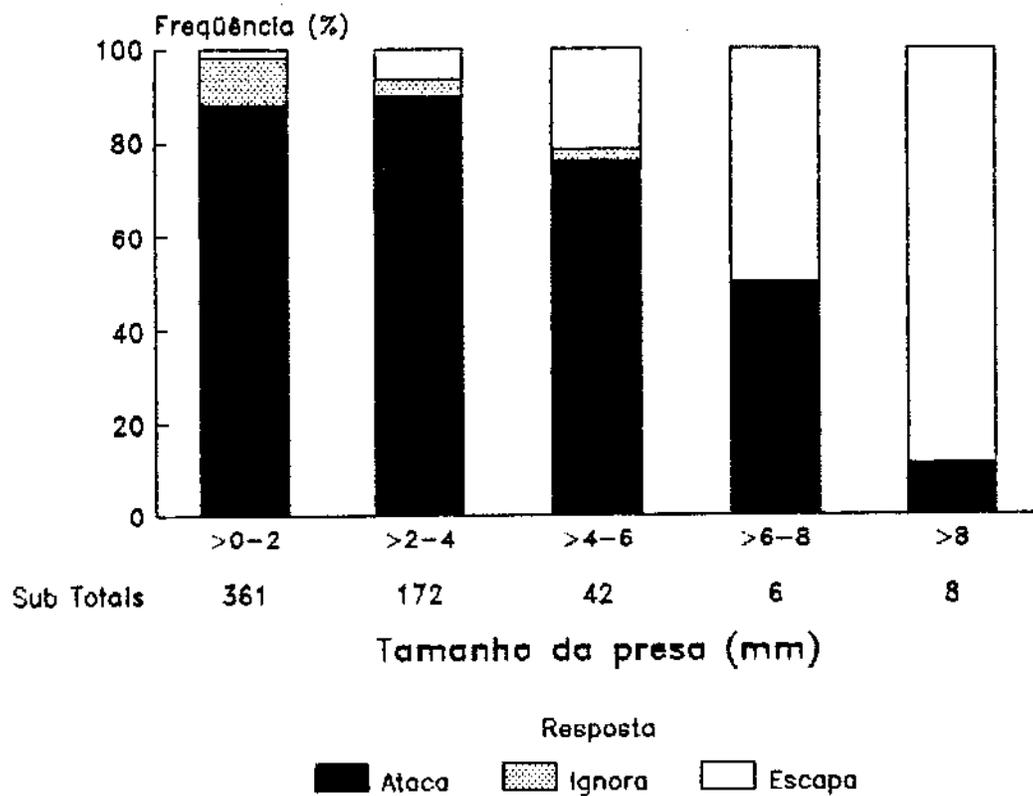


FIGURA 5. Distribuição das frequências relativas, acumuladas por classe de tamanho, das presas interceptadas por *Micrathena nigrichelis* nas categorias: ignora, ataca e escapa (nível 2).

PRESAS ATACADAS

42

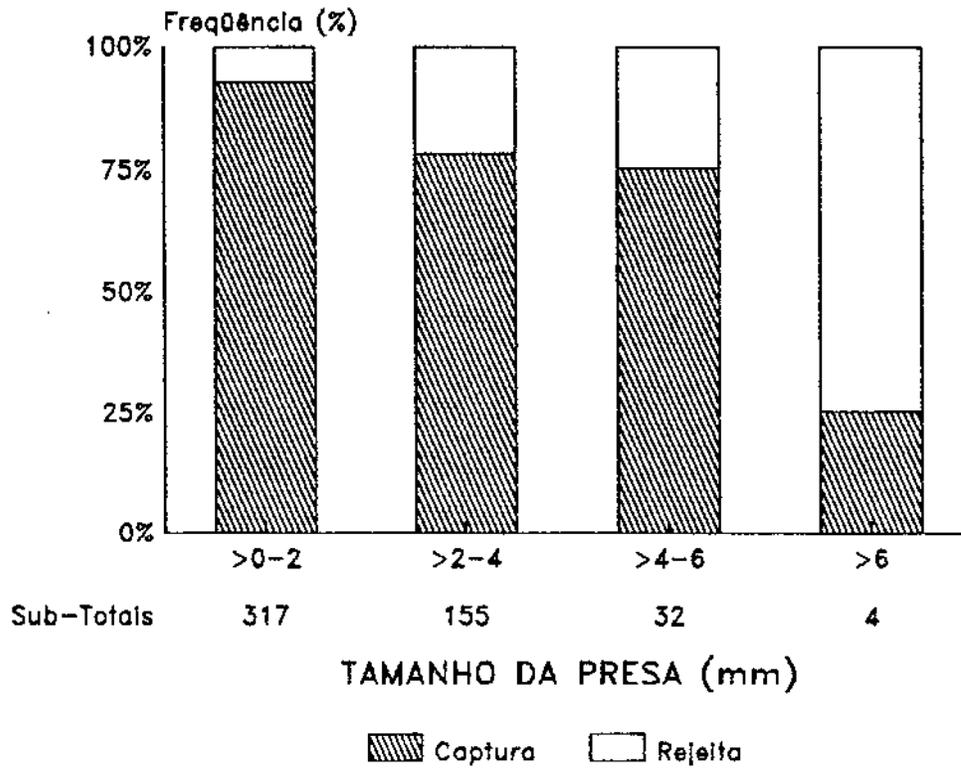


FIGURA 6. Distribuição das freqüências relativas, acumuladas por classe de tamanho, das presas atacadas, por *Micrathena nigrichelis*.

TABELA 4 - Valores de seletividade de presas pelo índice de Ivlev (E), para os tamanhos das presas atacadas (E_a) e capturadas (E_c) por *Micrathena nigrichelis*. O índice das presas atacadas foi calculado em relação às interceptadas e o das capturadas foi em função das atacadas. (Tam. = tamanho da presa; $P_i/R_a/R_c$ = proporção das presas interceptadas/atacadas/capturadas; em sequência: Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Thysanoptera, Homoptera, Psocoptera, Araneae).

	Interceptado		Atacado			Capturado		
	Nº	P_i	Nº	R_a	E_a	Nº	R_c	E_c
Tam. (mm)								
>0-2	353	0,61	317	0,62	+0,01	294	0,67	+0,04
>2-4	161	0,29	155	0,31	+0,02	121	0,28	-0,03
>4-6	33	0,07	32	0,06	-0,06	24	0,05	-0,13
>6-8	3	0,01	3	0,01	-0,25	1	0,00	-0,67
>8	1	0,01	1	0,00	-0,75	-	-	-1,0
Taxon								
Dip	83	0,63	70	0,68	+0,04	65	0,82	+0,09
Hym	24	0,18	20	0,19	+0,03	8	0,10	-0,31
Col	8	0,06	7	0,07	+0,08	2	0,02	-0,56
Lep	6	0,04	0	0	-1	0	0	0
Thy	3	0,02	3	0,03	-0,2	1	0,01	-0,05
Hom	2	0,02	2	0,02	0	1	0,01	-0,33
Pso	1	0,01	1	0,01	0	1	0,01	0
Ara	4	0,03	1	0,01	-0,5	1	0,01	0

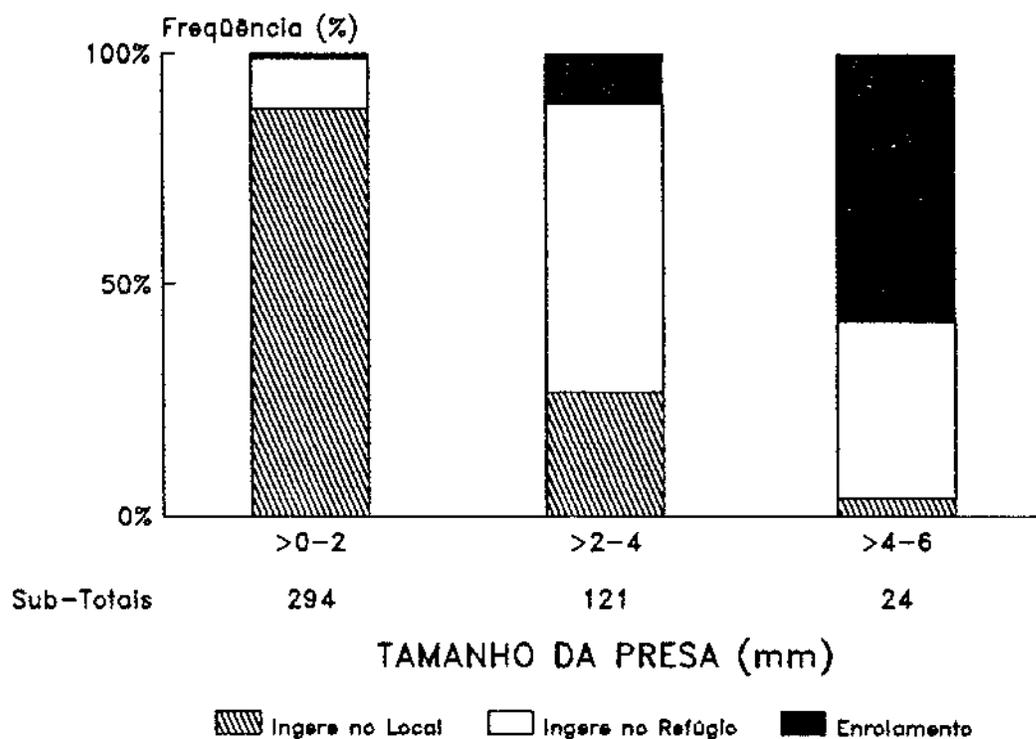


FIGURA 7. Frequência acumulada (%) dos comportamentos de ataque e manipulação de *Micrathena nigricheles*, para cada classe de tamanho, das presas capturadas.

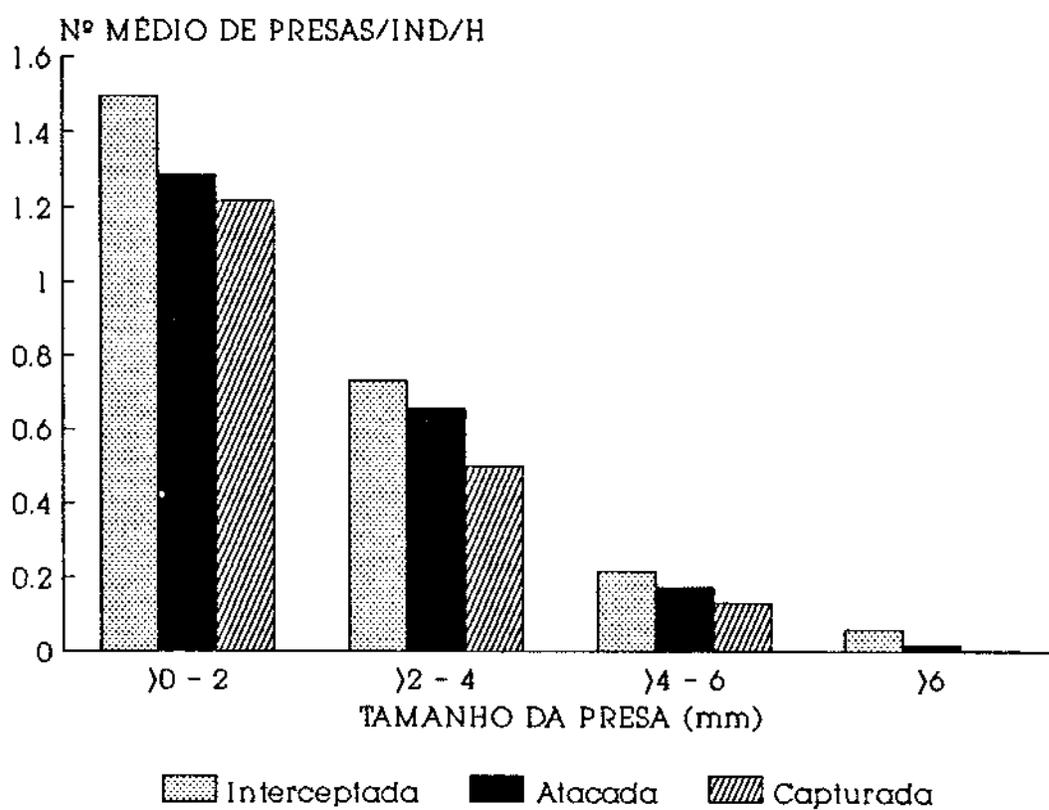


FIGURA 8. Médias das taxas de interceptação, ataque e captura individuais, das presas de *Microthema nigrichelis*, de acordo com o tamanho da presa.

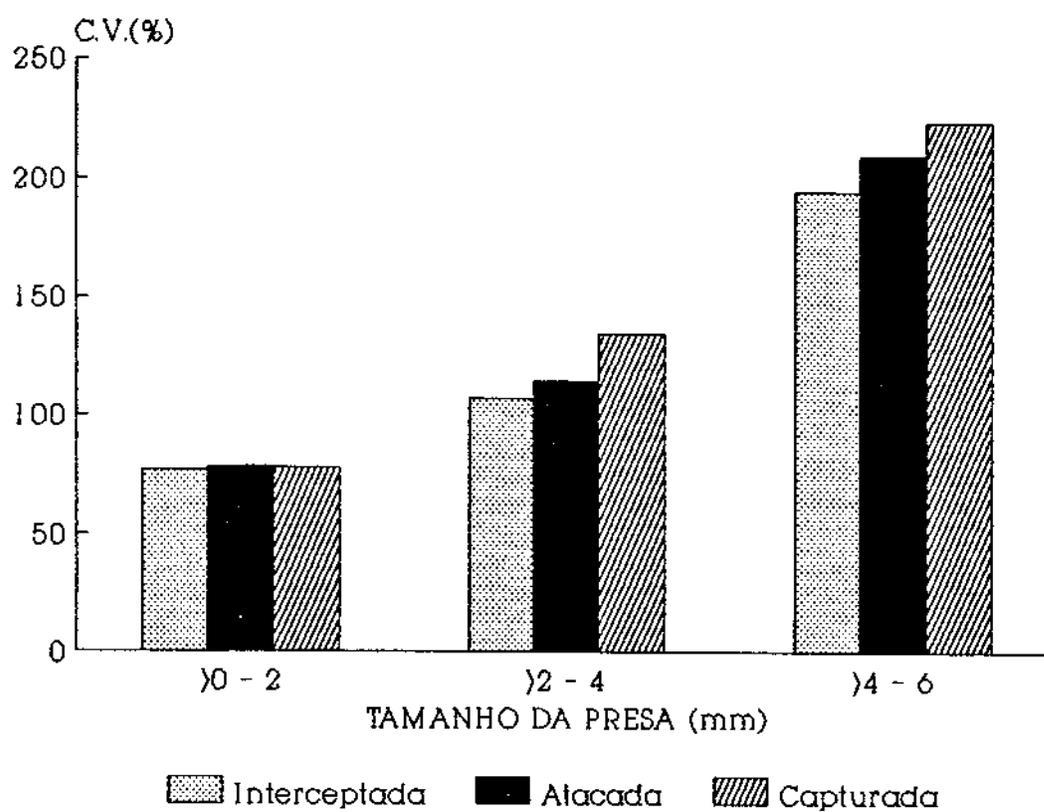


FIGURA 9 . Variabilidade da abundância de presas, expressa pelo coeficiente de variação das taxas de interceptação, ataque e captura por classe de tamanho de presa.

6.0- Efeito da Variação da Abundância de Presas Interceptadas-Resposta Funcional

A taxa de interceptação de presas apresentou uma relação linear e positiva com a de captura ($r^2 = 0.863$; $n = 65$; $p < 0.001$; Fig. 10) mostrando que não há alteração na quantidade de presas atacadas e ingeridas. O aumento da taxa de interceptação, não altera a proporção dos tamanhos das presas atacadas e capturadas (análise de regressão, n. s.), sugerindo que *M. nigrichelis* não muda a proporção de tamanhos de presas atacadas e capturadas em função da variação na oferta de presas interceptadas. Esses resultados são evidências de um patamar de resposta funcional elevado e de ausência de resposta funcional em *Micrathena nigrichelis* dentro da variação na abundância de presas encontrada no Japi.

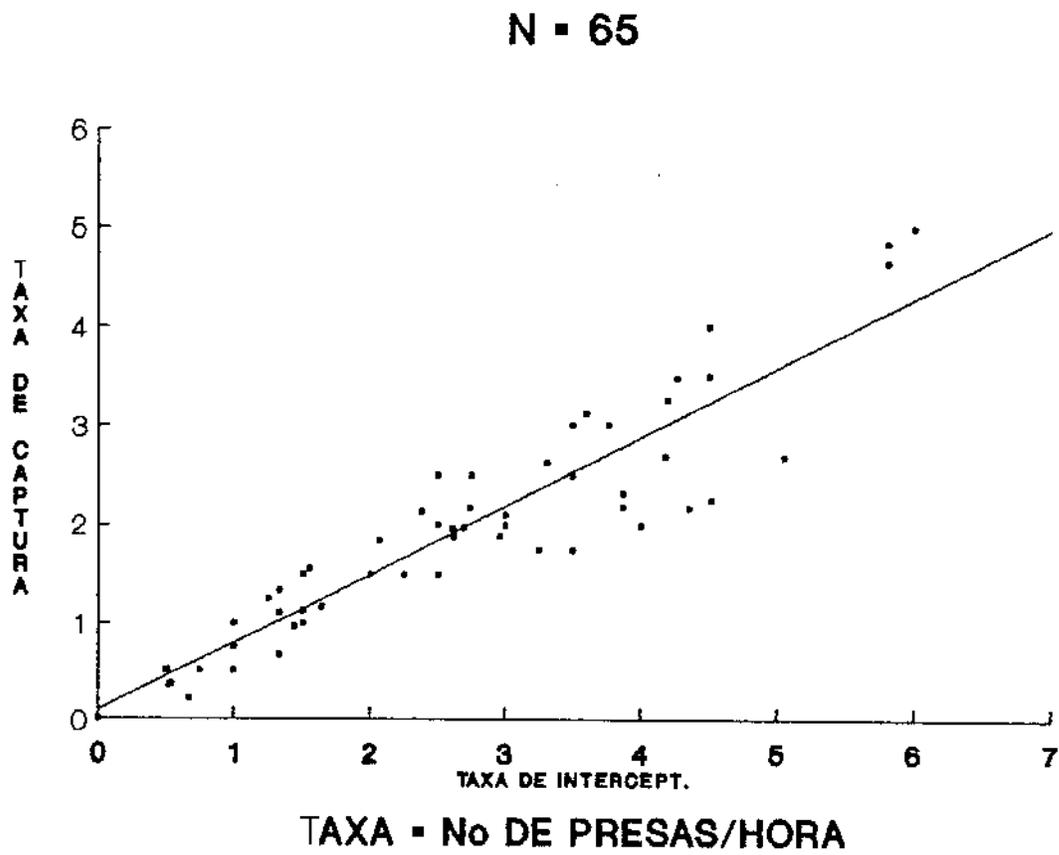


FIGURA 10. Relação entre as taxas, de interceptação e captura de presas, em *Microthema nigrichelis* na Serra do Japi, Jundiaí-SP.

7.0- Estimativa da Biomassa de Presas

As estimativas de biomassa nas classes de tamanho de presa contrastam com as respectivas frequências, como mostra a figura 11. A biomassa disponível e sua fração ingerida diferem entre os tamanhos das presas. A segunda maior classe em frequência (> 2-4 mm) é a de maior oferta de biomassa, embora tenha apenas cerca da metade da frequência das presas de tamanho pequeno (até 2 mm). As presas pequenas obtiveram a maior proporção da biomassa aproveitada, apesar de apresentarem uma oferta menor em relação a de tamanho grande (4-6 mm). Em ambas, as quantidades ingeridas foram semelhantes.

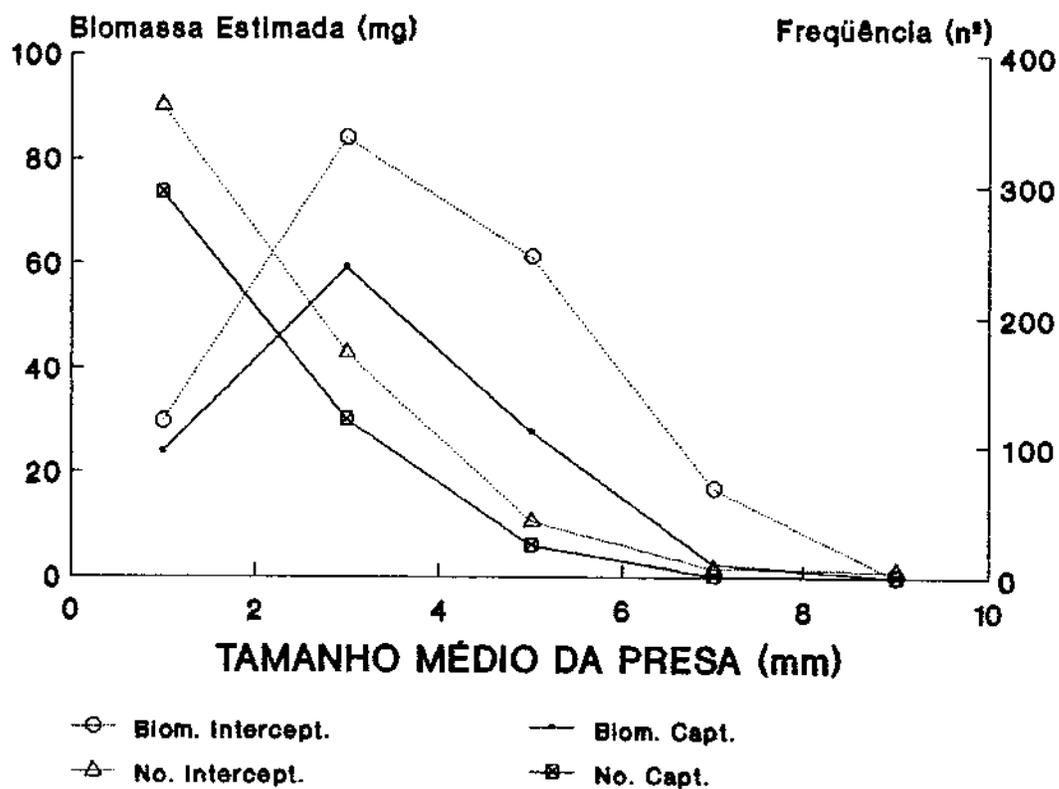


FIGURA 11. Biomassa estimada versus frequência de presas interceptadas e capturadas, por *Micrathena nigrichelis*, nos diferentes tamanhos.

Biom.= biomassa; Intercep.= interceptada; Capt.= capturada

DISCUSSÃO

Tamanho da Aranha e Comportamento de Construção da Teia

Os estudos existentes sobre o efeito do tamanho de aranhas no comportamento de construção da teia concentram-se nas diferenças de desenvolvimento (e.g. Risch 1977), ou nas comparações entre espécies (e.g. Craig 1987b). As conclusões desses estudos são, por vezes, generalizadas, para explicar a variação intraespecífica entre adultos. Christiansen et al. (1962, apud Ades 1972) encontrou um aumento da espessura do fio de seda da teia, ao aumentar artificialmente o peso da aranha aderindo pesos ao seu corpo. Esse estudo demonstra que uma das inúmeras funções da teia é dar sustentação ao próprio peso da aranha. Interessante notar que, ao contrário dos resultados do presente estudo, esses autores encontraram uma diminuição no comprimento total do fio empregado. Esse aumento artificial do peso não é acompanhado de aumento nas reservas nutricionais da aranha e sugere a existência de um "trade off" entre o comprimento e a espessura do fio. O acréscimo de material causado pela maior espessura do fio não corresponde a um aumento igual nos custos da teia. Isto porque as aranhas orbitelas apresentam uma extrema capacidade de reabsorção das proteínas formadoras dos fios de seda (Peakall 1971). O gasto energético envolvido no

processo de construção da teia é o principal fator a elevar os seus custos. Portanto, uma vez mantendo as taxas metabólicas iguais, a distância percorrida durante a construção da teia, é uma medida desse gasto.

As aranhas que constituíram a amostra do presente estudo são da mesma geração, sexo e população. Assim, a variação de peso aqui encontrada pode ser considerada como uma medida aproximada da diferença no sucesso de forrageamento entre os indivíduos amostrados.

Como poderia ser explicada a relação entre o peso da aranha e o tamanho da malha, encontrada em *M. nigrichelis* no campo?

Denny (1976) mostrou que devido às suas propriedades, o fio viscoso apresenta capacidade de absorção de impacto. Craig (1987b) fez um estudo comparativo das propriedades mecânicas das teias de diferentes espécies de araneídeos, inclusive do gênero *Micrathena*, e uma das características estudadas foi a espessura do fio de seda. Os resultados encontrados por esse estudo sugerem uma correlação positiva entre peso da aranha e espessura do fio, que provavelmente deve-se a uma simples relação de superfície por volume. Se é uma relação de natureza física, embora os dados apresentados sejam referentes à comparação entre espécies, o mesmo efeito pode ser generalizável a outras espécies. Na perspectiva desses estudos portanto, as aranhas apresentariam um fio de seda de espessura proporcional ao seu peso. Logo, as aranhas maiores apresentariam um fio de

maior capacidade de absorção de impacto, podendo, com o mesmo comprimento de fio viscoso - portanto com custos de construção semelhantes - elaborar teias com menor densidade de fio viscoso e maior superfície da região de captura. Assim, manteriam aproximadamente constante a capacidade de absorção de energia cinética da teia. Dessa maneira, o aumento da malha, nos indivíduos maiores, apresentaria apenas a função de aumentar o número de presas interceptadas por unidade de tempo. Uma evidência favorável à essa hipótese é a ausência de relação entre peso da aranha e comprimento do fio viscoso. O limite de aumento de tamanho do diâmetro da teia seria devido também a outros fatores que não somente a quantidade de fio viscoso e a capacidade de absorção da teia. Pois que, o tempo gasto pela aranha para detectar e alcançar a presa no local da teia em que foi interceptada, deve também desempenhar um papel determinante na decisão quanto ao tamanho da teia a ser construída.

Variabilidade da Teia e sua Função

A variação no tamanho da largura da malha, aparentemente, não apresenta nenhum efeito seletivo quanto ao tamanho das presas interceptadas. Esse fato concorda com a concepção de teia não filtradora proposta por Nentwig (1983), somando mais uma evidência contrária à concepção de teia com funcionamento semelhante a um filtro sugerida por

diversos autores (Risch 1977, Uetz et al. 1978, Riechert & Luczak 1982, Robinson & Robinson 1973, Wise & Barata 1983, Higgins 1987). Uma vez adotada a concepção de teia, semelhante a um filtro, era de se esperar que teias de maior largura de malha interceptassem uma proporção maior de presas de tamanhos maiores, comparadas à teias coespecíficas com malha de menor largura no mesmo local e habitat. Contudo, o funcionamento de uma teia orbicular é bem mais complexo, dependendo de vários outros fatores, tais como a interação entre a arquitetura da teia e os materiais empregados na sua construção. Além disto, os vários tipos de fios que constituem as teias variam na quantidade empregada, como também em suas propriedades, tais como elasticidade e tenacidade (Craig 1987b).

Evolução do Comportamento de Ataque e Manipulação

A mudança do modo de manuseio predominante, em função do tamanho da presa, é semelhante ao observado por Robinson & Mirick (1971) para o comportamento de ataque em *Nephila clavipes* e em outros Araneídeos (Robinson 1969, Robinson et al. 1969, Robinson & Olazarri 1971). Um padrão semelhante foi ainda encontrado por Riechert em *Agelenopsis aperta*, uma aranha com teia de lençol (Riechert & Luczak 1982).

O comportamento de atacar a presa com mordida e retirá-la da região de captura, transportando-a ao centro da teia

onde a enrola, é comum a todos os araneídeos, sendo também o mais primitivo no esquema da evolução do comportamento de ataque e manipulação proposto por Robinson (1975). *M. nigrichelis*, no entanto, apresenta uma mudança em relação à esse esquema, mostrando uma simplificação no padrão de ataque às presas pequenas, em relação ao das espécies de outros gêneros estudadas: o modo de ingerir no sítio da interceptação, evitando o transporte ao refúgio e o enrolamento. A ingestão no centro suprimindo apenas o enrolamento, muito empregada por *M. nigrichelis*, ocorre com pouca freqüência em *Argiope* e *Nephila* (Robinson & Olazarri 1971, Robinson & Robinson 1973, Ades 1972). A aranha dispensa os gastos com materiais e energia nos movimentos necessários ao enrolamento das presas pequenas e da maioria de tamanho intermediário (até 4 mm). Ao ingerir as presas no mesmo local da interceptação, o custo de manipulação é reduzido ao mínimo, tanto em relação ao menor tempo, quanto à economia de energia no transporte da presa até o centro da teia. Essa economia pode ser considerável, dado o grande número de presas capturado com o emprego desse comportamento. Essas modificações possibilitaram a *M. nigrichelis* atacar e manipular as presas pequenas e intermediárias (até 4 mm) com grande eficiência, i.e., com menor gasto de energia e tempo por presa capturada. *M. nigrichelis*, apresenta um modo de ataque e de manipulação que permite um maior aproveitamento das presas de tamanho pequeno, se comparada à *Argiope*, que carrega as presas

menores ao centro, onde na maioria das vezes as empacota antes da ingestão (Robinson 1969, Robinson & Olazarri 1971). Essa comparação só faz sentido considerando as diferenças na proporção dos tamanhos interceptados pelos dois tipos de teia, no mesmo ambiente. Nessas circunstâncias, provavelmente *Argiope* deve interceptar uma maior proporção de presas maiores, em decorrência das características da sua teia, e capacidade de atração (Ades 1972, Craig & Bernard 1990). O outro comportamento empregado por *M. nigrichelis* é o "morde e enrola" (Robinson 1975). A tática de atacar a presa com mordida é interpretada na literatura como a de maior sucesso para as presas de voo rápido, com grande capacidade de escapar da teia (Robinson 1969, 1975). Os insetos das ordens Diptera e Hymenoptera são as presas mais comuns de *M. nigrichelis*, além de outras espécies congêneres estudadas por Shelly (1984) e Uetz & Hartsock (1987, tabela 5). Esses insetos apresentam uma grande capacidade de voo em relação ao seu tamanho (Greenewalt 1962 apud Craig 1987b), devido ao seu tipo de musculatura de voo, que pode ter sido o resultado de uma pré-adaptação para insetos de tamanho pequeno (Nachtigall & Wilson 1967 apud Craig 1987b). Como a velocidade contribui mais do que a massa na produção de energia cinética, aumentando-a numa razão quadrática, esse tipo de presa, mesmo de tamanho pequeno, causa um grande impacto ao ser interceptado e tem um potencial de escapar da teia relativamente elevado (Craig 1987b). Uetz & Hartsock (1987), sugeriram que o comportamento de ataque e

manipulação "morde e enrola", presente em *Micrathena gracilis*, é o padrão comportamental mais eficiente na captura das presas de escape rápido e de tamanho pequeno, que não oferecem perigo para a aranha. O presente estudo sugere que o comportamento de "morder", ao primeiro contato, independente de "enrolar" ou não o inseto em seguida, parece ser o comportamento mais eficiente para esse tipo de presa. Robinson (1975) foi o primeiro a sugerir a existência de uma interdependência entre estrutura da teia e comportamento de ataque e manipulação. Essa visão vem reunindo um grande número de adeptos, dados os resultados obtidos em estudos recentes (Craig 1987b, 1989, Eberhard 1990). Eberhard (1990) sugeriu que os araneídeos de teias de grande absorção de impacto, como as de *Micrathena* e *Gasteracantha*, tendem a atacar mais lentamente. Em relação à *M. nigrichelis* esse pressuposto parece ser verdadeiro apenas no ataque às presas muito grandes (> 6 mm), que são raras, não tendo validade nas principais presas componentes da dieta. *M. nigrichelis*, ao lidar com presas grandes, com o seu modo de ataque de morder as presas ao immobilizá-las, usa, ao primeiro contato, os dois pares de patas anteriores, semelhante ao que ocorre com *M. gracilis* (Uetz & Hartsock 1987). Esse comportamento aumenta o risco de injúria ao lidar com essas presas, dificultando sua captura. O modo de ataque de morder primeiro é tido como mais primitivo em relação ao ataque por enrolamento, que é considerado o mais derivado entre os membros da família Araneidae (Robinson et al 1969, Robinson

1975). O comportamento de atacar por enrolamento é de grande vantagem no trato com as presas grandes e perigosas, uma vez que a aranha não contata a presa, e sim a imobiliza com seda (Robinson 1969, 1975). Esse comportamento está ausente no gênero *Micrathena* e ainda não há concordância na literatura se esta ausência é primitiva ou se houve perda secundária. Robinson (1975) sugeriu que tal ausência seria primitiva. Entretanto, *Micrathena* é um gênero derivado filogeneticamente (Levi 1985) e a especialização em presas menores está de acordo com a tendência macroevolutiva de redução do tamanho corporal nos Araneoidea sugerida por Levi (1980, apud Craig 1987a) e Craig (1987a). É possível que a evolução do comportamento de ataque e manipulação em *Micrathena* tenha ocorrido em paralelo ou mesmo posteriormente ao surgimento do ataque por enrolamento em resposta a tipos de presas diferentes. Esse conjunto de caracteres estaria representado nesses dois grupos de modo divergente, ambos com maior eficiência na captura das presas dos respectivos tamanhos. Em linhas gerais, as espécies de *Argiope* teriam irradiado às expensas de presas de tamanho grande, enquanto as de *Micrathena* teriam explorado primariamente as presas menores e de vôo rápido, como sugerem os respectivos tipos de teia, as preferências de tamanho na captura e os comportamentos de ataque e manipulação. A interpretação dos resultados encontrados em *M. nigrichelis*, no contexto de outros estudos realizados com o gênero *Micrathena* e grupos afins (Robinson 1975, Levi

1980, 1985, Elgar et al 1990, Craig 1987a, b, Uetz & Hartsock 1987), pode contribuir para a compreensão da evolução da especialização de presas no gênero *Micrathena*. O comportamento de manipulação de presas (Robinson 1975, este estudo), o tamanho relativo das patas anteriores (Elgar et al. 1990), a arquitetura de alta energia da teia (Craig 1987b) e a composição taxonômica da dieta (Shelly 1984, Uetz & Hartsock 1987, este estudo), constituiriam um conjunto de características que evoluíram em resposta ao surgimento, em tempo evolutivo recente, de um grande número de espécies de insetos de voo rápido e pequeno tamanho corporal, das ordens Diptera e Hymenoptera (Carpenter apud Craig 1986). Isto teria resultado em certo grau de especialização nesse tipo de presa. As evidências desses estudos citados concordam com Levi (1985), ao supor a perda secundária do comportamento de ataque por enrolamento no gênero *Micrathena*. As espécies de *Gasteracanthinae* estudadas, apresentam um comportamento que possibilita armazenar algumas presas no local da interceptação, em comum com as espécies de *Argiope* (Robinson 1969; Robinson & Olazarri 1971). Esse comportamento, considerado derivado por Robinson (1975), confere vantagem adaptativa em sítios de grande abundância de presas com taxas de interceptação elevadas e na captura de presas que voam em enxames. É conhecida a ocorrência do comportamento de ataque por enrolamento em *Gasteracantha cancriformis* (Lubin apud Robinson & Robinson 1973), cujo gênero é o mais primitivo da

sub-família *Gasteracanthinae*, constituída também por *Micrathena* e *Chaetacis*.

Seletividade de Presas

Ao contrário do que foi encontrado por Uetz & Hartsock (1987), em *Micrathena gracilis*, espécie de região temperada, *M. nigrichelis* prefere capturar as presas menores e mais abundantes (tabela 5). Após o contato com a presa, ao nível da captura, ocorre a escolha, por parte da aranha. A seleção de presas neste nível está de acordo com o proposto por Charnov (1976), uma vez que *M. nigrichelis* está escolhendo as presas que requerem um manuseio mais simples, minimizando os custos de energia no ataque e na manipulação. Possivelmente, essas presas são as de maior recompensa ou lucratividade, i.e., biomassa ingerida por unidade de tempo e energia gasta. O surgimento do comportamento de ataque e manipulação de "ingestão no local" deve ter possibilitado a utilização lucrativa das presas menores em *M. nigrichelis*. Na medida em que essas presas apresentassem uma grande abundância e constância no ambiente, seria promovido pela seleção natural, o espalhamento desse tipo de comportamento na população. Isso sugere que a abundância de presas deva ser um agente importante, para moldar o comportamento de forrageamento em aranhas de teia, como é sugerido por Craig (1989). Desse modo, foi possível à *M. nigrichelis*, atingir

TABELA 5 - Comparação dos valores de seletividade de presa pelo índice de Ivlev (E), entre as espécies *Micrathena nigrichelis* (Mn) e *M. gracilis* (Mg) para os tamanhos e taxa das presas atacadas. O índice das presas atacadas foi calculado em relação às interceptadas. (P_1 = proporção das presas interceptadas; R_a = proporção das atacadas; E_a = seletividade das presas atacadas; em sequência: Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Homoptera).

	Interceptado		Atacado		E_a	
	P_1		R_a			
	Mn	Mg	Mn	Mg	Mn	Mg
Tamanho(mm)						
>0-2	0,61	0,48	0,62	0,37	+0,01	-0,12
>2-4	0,29	0,27	0,31	0,30	+0,02	+0,04
>4-6	0,07	0,14	0,06	0,24	-0,06	+0,28
>6-8	0,01	0,03	0,01	0,04	-0,25	+0,04
>8	0,01	0,08	0,00	0,06	-0,75	-0,21
N	589	118	508	54		
Taxon						
Dip	0,63	0,67	0,68	0,76	+0,04	+0,67
Hym	0,18	0,15	0,19	0,18	+0,03	-0,57
Col	0,06	0,04	0,07	0,04	+0,08	-0,01
Hom	0,02	0,03	0,02	0,02	0	-0,22
N	117	118	99	54		

um grau de especialização na seleção de presas que certamente não é de magnitude comparável ao atingido por outros araneídeos - como os descritos em Stowe (1986) - e.g., as aranhas do gênero *Mastophora*. Interessante notar que apesar da maior oferta de biomassa e maior proporção de presas atacadas, a classe de tamanho intermediário (> 2-4 mm) não é a preferida para captura. Talvez não seja por coincidência que esse tamanho é justamente o que apresenta a maior variabilidade quanto ao comportamento de manipulação, e portanto provavelmente na recompensa por presa. Além disto apresenta uma maior variabilidade na abundância, se comparado com o tamanho pequeno. Esses resultados levantam a possibilidade de ocorrência de sensibilidade ao risco (Caraco et al. 1980, Real & Caraco 1986) no processo de seleção de presas de *M. nigrichelis*. Essa questão permanece em aberto e estudos de natureza experimental serão necessários para testar a hipótese de aversão ao risco na preferência de presas em *M. nigrichelis*. Riechert (1991) não encontrou nenhuma evidência de comportamento sensível ao risco num estudo de escolha de dieta em *Agelenopsis aperta*. No entanto, evidências da teoria de sensibilidade ao risco vêm sendo obtidas em estudos recentes com outras espécies de aranha. Gillespie & Caraco (1987) empregaram-na para elucidar as diferenças entre duas populações do araneídeo *Tetragnatha elongata*, na escolha de uma estratégia de caça móvel ou fixa. Uetz (1988) mostrou que, em espécies coloniais de *Metepeira*, quando a abundância de presas é

grande, excedendo as necessidades energéticas individuais, as aranhas apresentam comportamento de forragear de modo avesso ao risco. O risco se deve ao aumento da variação existente na captura de presas quando as aranhas forrageiam solitárias. Quando em grupo, essa variância é menor. Na medida em que a abundância de presas decresce, a frequência dos grupos diminui, tendendo ao modo propenso ao risco.

Rypstra (1990) apresentou uma evidência de que aranhas solitárias aproveitam uma proporção maior da biomassa das presas de tamanho menor que o tamanho da aranha e rendimento menor, nas presas maiores. O contrário ocorreu com uma espécie social estudada. É possível que, devido a esse mesmo fenômeno, *M. nigrichelis*, enquanto espécie solitária, apresente uma tendência a ter maior seletividade em relação às presas muito grandes (> 6 mm), ficando mais sensível ao lidar com as defesas dessas presas (comportamentais, mecânicas, químicas) evitando assim qualquer elevação dos custos de manipulação. Essa tendência se ajusta ao pressuposto sugerido por Riechert & Luczak (1982), de que a seleção natural deva favorecer à discriminação das presas lucrativas antes de ocorrer muito investimento energético no processo de captura.

Na classe menor, o ataque é provavelmente restrito pela capacidade sensorial da aranha em perceber as vibrações produzidas na teia com o impacto da interceptação da presa e/ou seus movimentos na região de captura. A decisão de ignorar ou atacar uma presa é moldada em função da

lucratividade desta, i.e., ganho líquido de energia em relação à energia gasta em atacar e ingerir a presa (Riechert & Luczak 1982, Riechert 1991). Aparentemente, *Micrathena nigrichelis* apresenta um limiar de sensibilidade às vibrações na teia, ignorando as presas que causam vibrações abaixo deste limiar. Uma evidência de fácil observação no campo, reforçando essa hipótese, é o fato de *M. nigrichelis* atacar velozmente pequenos fragmentos de material vegetal, trazidos pelo vento. Esses fragmentos têm um tamanho semelhante ou menor que o de algumas presas ignoradas. Portanto, eles causam um impacto mínimo na interceptação. Porém, se, após a interceptação, aderirem à espiral viscosa sob a ação do vento, esses fragmentos permanecem tremulando na teia e produzem vibrações por tempo suficiente para sua detecção, após a qual a aranha os ataca, arremessando-os, em seguida, para fora da teia. Na ausência de vento, eles permanecem aderidos à teia. Essa observação sugere que seja pouco provável a existência, em *M. nigrichelis*, do mecanismo proposto por Suter (1978) para *Cyclosa turbinata*, no qual essa espécie avalia a massa do inseto pelo impacto causado por este na teia. Uetz & Hartsock (1987) sugeriram a existência desse mesmo mecanismo em *M. gracilis*. Em *M. nigrichelis*, contudo, é provável que a manutenção de vibrações, dentro de determinada amplitude, seja de maior importância para desencadear o comportamento de ataque.

A redução do ataque nos tamanhos maiores deve-se ao

menor tempo de retenção da presa na teia, permitindo sua fuga, na maioria das vezes, antes do contato com a aranha. Esse tempo menor, provavelmente se deve ao limite da capacidade de absorção da teia e/ou de retenção desta, semelhante ao demonstrado por Nentwig (1982). Muitas presas grandes escapam ultrapassando a capacidade de retenção da teia, e outras até a de absorção, trespassando-a. Aliado ao potencial de fuga, a interação entre o comportamento da presa interceptada e o da aranha, formam os fatores observados como responsáveis pela menor frequência de ataque de *M. nigrichelis* a essas presas.

Resposta Funcional

A ausência de resposta funcional observada em *M. nigrichelis* no campo concorda com os resultados encontrados na literatura, que propõem um patamar elevado de resposta funcional para aranhas de teia (Smith & Wellington 1984 apud Riechert & Lockley 1984). A dificuldade de encontrar essa resposta em aranhas, segundo Riechert & Lockley (1984), é devida a plasticidade característica de seu metabolismo (Anderson 1974, Miyashita 1968), e seu comportamento generalista (Riechert & Lukzak 1982). Essas características estão presentes em *M. nigrichelis*, somando-se, ainda, a preferência por presas de tamanho pequeno no nível de captura, o que deve explicar o resultado encontrado.

CONCLUSOES

A diferença de peso entre os indivíduos, tem efeito no comportamento de construção da teia. Esse efeito se reflete numa maior quantidade de presas interceptadas e não no tipo de presas.

M. nigrichelis é generalista no nível de ataque, atacando todas as presas que apresentam um determinado tempo de adesão à teia e vibração dentro de determinado espectro.

Durante a captura, foram preferidas as presas menores, mais abundantes e de maior constância. A constância das presas preferidas por *M. nigrichelis*, se dá tanto na menor variação de abundância, como no predomínio do comportamento de "ingestão no local" empregado pela aranha. O emprego desse comportamento de manipulação num ambiente de grande abundância de presas de tamanho pequeno, deve ter propiciado o grau de especialização atingido por *M. nigrichelis* em presas desse tamanho.

LITERATURA CITADA

- Ades, C. 1972. A teia e a caça da aranha *Argiope argentata*.
Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, USP.
- Anderson, J.F. 1974. Responses to starvation in the spiders
Lycosa lenta Hentz and *Filista hibernalis* (Hentz).
Ecology, 55: 576-585.
- Caraco, T. 1983. White crowned sparrows (*Zonotrichia
leucophrys*): foraging preferences in a risky environment.
Behavioral Ecology and Sociobiology, 12: 63-69
- Caraco, T.; S. Martindale e T.S. Whittham. 1980. An empirical
demonstration of risk-sensitive foraging preferences.
Animal Behaviour, 28: 820-830.
- Charnov, E. 1976. Optimal foraging, the Marginal Value
Theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136.
- Craig, C.L. 1986. Orb-web visibility: the influence of insect
flight behaviour and visual physiology on the evolution
of web designs within the Araneoidea. *Animal Behaviour*,
34: 54-68.

- Craig, C.L. 1987a. The significance of spider size to the diversification of spider-web architectures and spider reproductive modes. *The American Naturalist*, 129: 47-68.
- Craig, C.L. 1987b. 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. 1990. Effects of background pattern on insect perception of webs spun by orb-weaving spiders. *Animal Behaviour*, 39: 135-144.
- Craig, C.L. e G.D. Bernard 1990. Insect attraction to ultraviolet-reflecting spider webs and web decorations. *Ecology*, 71: 616-623.
- Dawkins, R. e M.D. Dawkins. 1973. Decisions and the uncertainty of behaviour. *Behaviour* 45: 83-103.
- 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. 1988. Behavioral flexibility in orb web construction: Effects of supplies in different silk glands and spider size and weight. *Journal of Arachnology*, 16:295-302.
- Eberhard, W.G. 1990. Function and phylogeny of spider webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 341-372.
- Eisner, T.; R. Alsop, G. Ettershank. 1964. Adhesiveness of spider silk. *Science*, 146: 1058-1061.
- Elgar, M.A., N. Ghaffar e A.F. Read. 1990. Sexual dimorphism in leg length among orb weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism. *Journal of Zoology*, 222: 455-470.
- Gillespie, R.G. e T. Caraco. 1987. Risk-sensitive foraging strategies of two spider populations. *Ecology*, 68: 887-899.
- Higgins, L. 1987. Time budget and prey of *Nephila clavipes* (Linnaeus)(Araneae: Araneidae) in southern Texas. *Journal of Arachnology*, 15:401-417.
- Holdridge, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Janetos, A.C. 1986. Web-site selection: are we asking the right questions? In W.A. Shear, (ed.) *Spiders: Webs, Behavior and Evolution*. Stanford University Press,

Stanford, 520 p.

- Levi, H.W. 1985. The spiny orb-weaver genera *Micrathena* and *Chaetacis* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 150: Nº 8.
- Miyashita 1968. Growth and development of *Lycosa t-insignata* Boes. et Str. (Araneae:Lycosidae) under different feeding conditions. *Applied Entomological Zoology*, 3:81-88.
- Morellato-Fonzar, L.P.C. 1987. Estudo comparativo da fenologia e dinâmica de duas formações florestais na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 219p.
- Nentwig W. 1980. The selective prey of Linyphiid-like spiders and of their space webs. *Oecologia*, 45: 236-243.
- Nentwig W. 1982. Why do only certain insects escape from a spider's web? *Oecologia*, 53: 412-417.
- Nentwig W. 1983. The non-filter function of orb webs in spiders. *Oecologia*, 58: 418-420.
- Nentwig, W. e Heimer, St. 1983. Orb webs and single-line webs: An economic consequence of space web reduction in spiders. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 21: 26-37.

- Olive, C. 1980. Foraging specializations in orb-weaving spiders. *Ecology*, 61: 1133-1144
- Peakall, D.B. 1971. Conservation of web proteins in the spider *Araneus diadematus*. *Journal of Experimental Zoology*, 176: 257-264.
- Pyke, G.H.; H.R. Pulliam e E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52: 137-154.
- Real, L.A. 1981. Uncertainty in pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology*, 62: 20-26.
- Real, L.A. e T. Caraco. 1986. Risk and foraging in stochastic environment. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 371-390.
- Riechert, S.E. 1991. Prey abundance vs diet breadth in a spider test system. *Evolutionary Ecology*, 5: 327-338.
- Riechert, S.E. e J. Luczak 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. In: P.N. Witt e J. Rovner, (eds.) *Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance*. Princeton University Press, Princeton, USA, 440 p.

- Riechert, S.E. e T. Lockley. 1984. Spiders as biological control agents. *Annual Review of Entomology*, 29: 299-320.
- Riechert, S.E. e R.G. Gillespie. 1986. Habitat choice and utilization in the web spinners. In W.A. Shear, (ed.) *Spiders: Webs, Behavior and Evolution*. Stanford University Press, Stanford, 520 p.
- Risch, P. 1977. Quantitative analysis of orb web patterns in four species of spiders. *Behaviour Genetics*, 7: 199-238.
- Robinson, M.H. 1969. Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). *American Zoology*, 9: 161-173.
- Robinson, M.H. 1975. The evolution of predatory behaviour in araneid spiders. In G. Baerends, C. Beer e A. Manning.(eds.) *Function and Evolution of Behaviour. Essays in honour of Professor Niko Tinbergen, F.R.S.* Oxford University Press, Oxford.
- Robinson, M.H. e H. Mirick 1971. The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Psyche*, 78: 123-139.
- Robinson, M.H. e J. Olazarri 1971. Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius) (Araneae: Araneidae). *Smithsonian Contributions in Zoology*, 65: 1-36.

- Robinson, M.H. e B. Robinson 1973. The behavior and ecology of the giant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Smithsonian Contributions in Zoology*, 149: 1-76.
- Robinson, M.H., H. Mirick e O. Turner 1969. The predatory behavior of some araneid spiders and the origin of immobilization wrapping. *Psyche*, 76: 487-501.
- Rypstra, A.L. 1990. Prey capture and feeding efficiency of social and solitary spiders: a comparison. *Acta Zool. Fennica*, 190: 339-343.
- Sandoval, C.P. 1987. Aspectos da ecologia e socialidade de uma aranha colonial *Eriophora bistriata* (Rengger, 1936) (Araneidae). *Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas*.
- Schoener, T. 1980. Length-Weight regressions in tropical and temperate forest-understory insects. *Annals of the Entomological Society of America*, 73: 106-109.
- Shelly, T.E. 1983. Prey selection by the neotropical spider *Alpaida tuonado* with notes on web-site tenacity. *Psyche*, 90: 123-134.
- Shelly, T.E. 1984. Prey selection by the neotropical spider *Micrathena schreibersi* with notes on web-site tenacity. *Proceedings of Entomological Society of Washington*, 86:

493-502.

Sokal, R.R. e F.J. Rohlf 1981. *Biometry*. 2ª ed. Freeman, New York. 859 p.

Stephens, D.W. 1981. The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour*, 29: 628-629.

Stephens, D.W. e J.R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, N.J., USA.

Stowe, M.K. 1986. Prey specialization in the Araneidae. In W.A. Shear, (ed.) *Spiders: Webs, Behavior and Evolution*. Stanford University Press, Stanford, 520 p.

Suter, R.B. 1978. *Cyclosa turbinata* (Araneae: Araneidae) prey discrimination via web-borne vibrations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3: 283-296.

Turnbull, A.L. 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Annual Review of Entomology*, 18: 305-348.

Uetz, G.W. 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. 1988. Group foraging in colonial web-building spiders. Evidence for risk-sensitivity. *Behavioral*

Ecology and Sociobiology, 22: 265-270.

Uetz, G.W. e S.P. Hartsock 1987. Prey selection in an orb-weaving spider: *Micrathena gracilis* (Araneae: Araneidae). *Psyche*, 94: 103-117.

Uetz, G.W., A.D. Johnson e D.W. Schemske 1978. Web placement, web structure, and prey capture in orb-weaving spiders. *Bulletin of the British arachnological Society*, 4:141-148.

Vasconcellos-Neto, J. e T. M. Lewinsohn. 1984. Discrimination and realease of unpalatable butterflies by *Nephila clavipes*, a tropical orb-weaving spider. *Ecological Entomology*, 9: 337-344.

Wise, D.H. e J.L. Barata. 1983. Prey of two syntopic spiders with different web structures. *Journal of Arachnology*, 11: 271-281.