

Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pela candidata, Cristina
Penteado Sandoval e aprovada pela comissão julgadora.
Leida Vasconcellos Neto
13 de julho de 1987

INSTITUTO DE BIOLOGIA
UNICAMP

Dissertação apresentada ao
*Instituto de Biologia UNICAMP
para obtenção do título de
Mestre em Ecologia.

AT. Sandoval
1987

Orientador: João Vasconcellos Neto

*CRISTINA PENTEADO SANDOVAL

"ASPECTOS DA ECOLOGIA E SOCIALIDADE
DE UMA ARANHA COLONIAL; Eriophora
bistriata (Rengger, 1936) (Araneidae)"

CAMPINAS

1987

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais

AGRADECIMENTOS

A sensação de fazer e terminar esse trabalho foi algo muito importante para mim e eu gostaria de compartilhá-la com todos os meus amigos, agradecendo em especial:

ao João Vasconcellos pela orientação e amizade,

ao Angelo Pires do Prado por desempenhar o papel de orientador sempre que necessário e pela identificação dos dípteros,

ao Dr. Benedito Soares (in memoriam) pela identificação da aranha de que trata esse trabalho e pelo seu estímulo e simpatia,

aos professores que deram sugestões valiosas na pré-banca da Tese, em especial ao Ivan, Benson, Fowler, Paulinho e Brown,

ao Centro de Comunicação da UNICAMP, em especial ao Marcelo que fez toda a produção visual para a Defesa da Tese,

ao Thomas pela amizade e ajuda nas estatísticas,

A toda minha família que vibrou e me estimulou com todo o carinho e a qual dedico essa Tese,

ao Mário pelo seu amor e paciência que me apoiaram,

à Cláudia pela nossa super amizade, pelas sugestões e ajuda no campo,

à cabritinha, Beth, pelo seu carinho e, principalmente, pelos seus ensinamentos,

aos meus amigos que de uma maneira ou de outra me envolveram no curso e na vida, entre eles, Tri, Zé Trigo, Evandro, Martinho, Ciça, Jader, Márcio, Alex, Gilda, Célio, Xuxu, Maricy, Sérgio, Lu, Dulce, Carlos, Verinha, Alpina e muitos outros,

aos meus amigos de bares e de emoções Rogério, Tuca, Leo, Cacá, Kito,

ao Benson, novamente, por sua dedicação especial ao Curso de Ecologia e aos cursos de Campo,

à Esmê pela ajuda nos gráficos,
ao pessoal da Estação Experimental de Itirapina que me forneceu alojamento durante o trabalho de campo,
ao Porcel e sua família pelo carinho, hospedagens e ajuda no campo,
à CAPES e à FMB pela bolsa de estudos,
a todos os professores do Instituto de Biologia da UNICAMP que vêm participando da minha formação profissional,
às aranhas que colaboraram em mais do que podiam (ou queriam) e as quais devo esse trabalho. Peço desculpas à elas e espero que este trabalho possa ajudar na sua preservação.

CONTEÚDO

I - INTRODUÇÃO	1
II - MATERIAIS E MÉTODOS	13
1. Área de estudo	13
2. Período do trabalho e frequência de observações	15
3. Desenvolvimento de <i>E. bistriata</i>	15
3.1. ovissacos	15
3.2. ninfas e adultos	16
4. Comportamento durante o período de atividade	16
4.1. horário de atividade	16
4.2. construção e reabsorção de redes, telas e refúgios	16
4.3. dieta das aranhas	17
4.4. mudanças das colônias e grau de parentesco nas colônias.	17
4.5. reprodução	18
5. Aspectos populacionais	19
5.1. tamanho das colônias	19
5.2. fatores de mortalidade	19
6. Experimento de manipulação de colônias	20
7. Disponibilidade de insetos no extrato aéreo	21

III - RESULTADOS	23
1. Aspectos biológicos de <u>Eriophora bistriata</u>	23
1.1. Ciclo de vida	23
1.2. Crescimento e desenvolvimento	23
1.3. Aspectos morfológicos dos indivíduos e das colônias ...	27
1.3.1. <u>Eriophora bistriata</u>	27
1.3.2. <u>Eriophora</u> sp	33
2. Comportamento de "construção" de fios suporte, telas, redes e refúgios	35
2.1. Aspectos gerais	35
2.2. Confecção dos fios suportes	38
2.3. Confecção das telas	40
2.4. Aspectos gerais das redes de captura	42
2.5. Ingestão das telas	42
2.6. Refúgios	48
2.7. Mudanças das colônias	51
3. Forrageamento	54
3.1. Disponibilidade de presas potenciais	54
3.1.1. periodicidade de voo dos insetos	54
3.1.2. periodicidade de voo dos insetos por tamanho ...	55
3.1.3. variação sazonal	75
3.2. Dieta das aranhas	75
3.3. Horário de atividade das aranhas	75
3.3.1. horários padrão	75

3.3.2. horários especiais	76
3.3.3. Variação diária na intensidade de forrageio	85
4. Aspectos populacionais	92
4.1. Número de indivíduos por colônia durante o ciclo e grau de parentesco nas colônias.....	92
4.2. Fatores de mortalidade	92
4.2.1. parasitismo em ovissacos	92
4.2.2. predadores de <u>Eriophora bistriata</u>	95
a. aranhas	95
b. vespas	96
4.2.3. fatores físicos	97
5. Aspectos sociais	97
5.1. Construção de refúgios e redes	97
5.2. Alimentação	98
5.3. Defesa	101
5.4. Tolerância , interatração e fidelidade das colônias.....	101
5.5. Associação de <u>Eriophora bistriata</u> e <u>Eriophora</u> sp.	102
5.6. Comportamento reprodutivo	103
 IV _ DISCUSSÃO	 110
1. Ciclo de vida, crescimento e desenvolvimento	110
2. Adaptações para defesa	116
2.1. <u>Eriophora bistriata</u>	116

2.2. <u>Eriophora</u> sp.	121
2.3. Mudanças das colônias	122
3. Forrageamento	124
3.1. Considerações gerais	124
3.2. Considerações sobre as amostragens	126
3.3. horário de atividade das aranhas	128
3.4. estrutura das telas	131
3.5. estrutura das redes	134
3.6. seletividade de presas e especialização	134
3.6. variação diária na intensidade de forrageio	135
4. Importância da socialidade em <u>E. bistriata</u>	136
4.1. Benefícios	136
4.2. Custos	139
4.3. Pré-adaptações para a socialidade	140
5. Reprodução	142
5.1. Dispersão	142
5.2. Cópula	143
5.3. Oviposição	144
V _ RESUMO	146
VI _ SUMMARY	149
VII _ BIBLIOGRAFIA	152

INDICE DE FIGURAS

Figura 1	Mapa indicando a distribuição de <i>Eriophora bistriata</i> .	11
Figura 2	Climatograma da Região de São Carlos	14
Figura 3	Crescimento do torax de <i>Eriophora bistriata</i>	24
Figura 4	Crescimento do corpo de <i>Eriophora bistriata</i>	25
Figura 5	Representação da ciclo de vida de <i>Eriophora bistriata</i> .	26
Figura 6	Colônia de <i>Eriophora bistriata</i> em 3º estágio	28
Figura 7	Colônia de <i>Eriophora bistriata</i> em 5º estágio	30
Figura 8	Fêmea marrom de <i>Eriophora bistriata</i>	31
Figura 9	Fêmea amarela de <i>Eriophora bistriata</i>	31
Figura 10	Ninfas de <i>Eriophora bistriata</i> e de <i>Eriophora</i> sp.....	34
Figura 11	Esquema da rede de captura	36
Figura 12	Vista superior da rede de captura	37
Figura 13	Esquema da construção de fio suporte	39
Figura 14	Crescimento da área da rede de captura	43
Figura 15	Diâmetro médio das telas	44
Figura 16	Número médio de espirais das telas	45
Figura 17	Tamanho médio das malhas das telas	46
Figura 18	Número médio de raios das telas	47
Figura 19	Altura do refúgio na vegetação	50
Figura 20	Área do refúgio	52
Figura 21	Porcentagem de mudanças das colônias	53
Figura 22	Volume total diário de insetos amostrados	56
Figura 23	Volume diário dos taxons mais importantes	57
Figura 24	Volume de Diptera ao longo do ano	58
Figura 25	Volume de <i>Dobsoniphora</i> ao longo do ano	60

Figura 26	Volume de Homoptera ao longo do ano	62
Figura 27	Volume de Coleoptera ao longo do ano	64
Figura 28	Contorno dos insetos coletados sob as redes de captura	67
Figura 29	Número e biomassa de insetos amostrados, por taxon	72
Figura 30	Número e biomassa de insetos amostrados, por tamanho..	74
Figura 31	Tamanho médio de presas em telas	79
Figura 32	Porcentagem de presas ingeridas e desprezadas	81
Figura 33	Horários de atividade alimentar das aranhas	82
Figura 34	Horário crepuscular de captura de presas	83
Figura 35	Horário noturno de captura de presas	84
Figura 36	Esquema de uma tela normal e uma especial	88
Figura 37	Sobrevivência individual de <i>Eriophora bistrigata</i>	93
Figura 38	Número de aranhas por tamanho da presa	99
Figura 39	Esquema do balão de dispersão de fêmeas adultas	106

INDICE DE TABELAS

Tabela 1	Atributos da socialidade em aranhas	4
Tabela 2	Proporção entre fêmeas marrons e amarelas	32
Tabela 3	Volume de Diptera ao longo do ano	59
Tabela 4	Volume de Dohrniphora ao longo do ano	61
Tabela 5	Volume de Homoptera ao longo do ano	63
Tabela 6	Volume de Coleoptera ao longo do ano	65
Tabela 7	Insetos amostrados com puçá	66
Tabela 8	Volume das presas coletadas sob as telas	68
Tabela 9	Análise estatística dos insetos amostrados	71
Tabela 10	Número e biomassa de insetos em setembro	73
Tabela 11	Total de insetos nas estações seca e chuvosa	77
Tabela 12	Importância das presas por ordem taxonômica	78
Tabela 13	Importância de presas por tamanho	80
Tabela 14	Horários de revoadas de cupins e de construção de telas	86
Tabela 15	Estrutura de telas normais e especiais	87
Tabela 16	Variação diária na intensidade de forrageio	89
Tabela 17	Frequência de capturas solitárias e cooperativas	100
Tabela 18	Proporção sexual	105
Tabela 19	Tamanho de ovissacos e locais de ovoposição	109
Tabela 20	Temporalidade dos principais eventos em E.bistriata..	111

I = INTRODUÇÃO

As 30.000 espécies de aranhas são animais predadores. Esses artrópodos podem ser encontrados em situações que variam desde desertos até ambientes aquáticos. Os insetos são sua presa preferida embora algumas espécies se alimentem de peixes, aves, rãs e crustáceos (Bilising, 1920).

A capacidade de fazer fios de seda e usá-los para uma grande variedade de propósitos é certamente um importante fato que fez das aranhas a mais numerosa e distribuída ordem entre os Arachnidae. As espécies que desenvolveram a teia como meio de capturar alimento ganharam supremacia em relação às outras (Bilising, 1920).

A grande maioria das espécies de aranhas tem hábitos solitários e não apresenta tolerância entre coespecíficos a não ser durante a cópula ou logo após o nascimento dos filhotes. O canibalismo é comum na maioria das espécies. Entretanto, existem cerca de 60 espécies, distribuídas em 15 famílias diferentes, que vivem em grupos apresentando vários níveis de organização social e cooperação (Burskirk, 1981).

Um grande número de termos à respeito dos níveis de organização social em insetos, tem sido bastante utilizados por etologistas (Michener 1974, Wilson 1976). Muitos destes termos tem sido aplicados também em aranhas. Os níveis de socialidade, citados na literatura e resumidos por Wilson (1971), são:

eusocial- ocorre cooperação no cuidado à prole, sobreposição de gera

ções e formação de castas onde indivíduos estéreis ajudam os indivíduos reprodutivamente ativos,

sub-social- adultos cuidam de sua própria prole,

quasisocial- membros da mesma geração usam o mesmo ninho e cooperam no cuidado à prole,

semi-social- membros da mesma geração usam o mesmo ninho, com alguma divisão de trabalho,

parasocial- inclui todos os níveis onde membros da mesma geração interagem,

presocial- inclui todos os níveis intermediários entre eusocial e solitário.

Nenhuma aranha social apresenta castas morfológicas, portanto, as espécies que exibem algum tipo de organização social seriam pré-sociais ou para-sociais, de acordo com a definição acima.

Michener (1969), usou o cuidado à prole como principal indicador do nível de socialidade, enquanto que Kullmann (1972) dá ênfase às características como tolerância, inter-atração (tendência que existe entre as aranhas pré-sociais de se reagruparem logo depois que são colocadas afastadas umas das outras em um recipiente) e cooperação, as quais considera como importantes pré-adaptações para socialidade em aranhas. A classificação que tem sido mais utilizada recentemente (Lubin, 1980; Uetz et al., 1982; Riechert, 1985) para distinguir os níveis de socialidade em aranhas, se baseia na presença ou não de território entre os indivíduos da mesma colônia: a) aranhas coloniais cada membro da colônia possui uma tela individual a qual defende contra invasão de indivíduos da mesma colônia, embora tolerem os seus vizinhos. Pode haver cooperação na construção de uma estrutura comum; b)

aranhas cooperativas possuem telas comuns construídos por vários indivíduos e há cooperação na captura de presas e divisão de alimento. Todas as aranhas pré-sociais são construtoras de telas (Buskirk, 1981). Shear (1970) acredita que a comunicação através dos fios de seda seja um importante pré-requisito para a socialidade.

As aranhas coloniais podem ter telas individuais do tipo orbicular ("orb-web") ou de funil. Nesse tipo de colônia as telas individuais são ligadas entre si por fios de seda comuns.

As aranhas cooperativas constróem uma única tela comunal que é mais perene e mais complexa. Em geral essas telas possuem áreas de refúgio (onde são colocados os ovissacos e onde os indivíduos se abrigam) e áreas de caça (onde ocorre a captura de presas). Cada espécie de aranha cooperativa possui um tipo característico de tela comunal como por exemplo, tela de lençol ("sheet-web") que ocorre em Anelosimus eximius ou tela de funil com galerias internas como ocorre em Agelena consociata.

Entretanto, mesmo essa última classificação ainda não engloba todas as aranhas pré-sociais, pois existem espécies com características intermediárias entre os dois tipos. A tabela 1 apresenta algumas características das espécies de aranhas pré-sociais mais conhecidas.

A maioria das aranhas pré-sociais são tropicais (Richert, 1985a). Existem hoje muitos trabalhos abordando vários aspectos das muitas espécies, entretanto esses estudos se concentram principalmente em espécies da América Central e da África. Pouco se sabe sobre as aranhas pré-sociais na América do Sul em especial no Brasil.

Existe muito debate sobre a evolução do comportamento social em aranhas, em particular:

Tabela 1 - Atributos da socialidade de algumas espécies de aranhas pré-sociais, resumidos de citações de diversos autores.

FAMÍLIA e ESPÉCIE	LOCAL DO ESTUDO	ATRIBUTOS DA SOCIALIDADE	ONTE BIBLIOGRÁFICA
Dipluridae			
Macrothele darcbeni	Gabão (África)	TC, CI, RF	Darchen (1967) a,b
Oecobiidae			
Oecobius civitas	México	TI (F), CI	Shear (1970)
Dyctinidae			
Mallos gregalis	México	TC, CC, SG	Dignet (1909)*, Burgess (1976)
Uloboridae			
Philoponella oweni	Arizona (U.S.A.)	TI (O), CI, SG	Smith (1982)
Philoponella ceublicana	Venezuela, Guiana, Cuba	TI (O), RF, DC	Shear (1970)
Eresidae			
Stegodyphus dumicola	África do Sul	TC, CC	Dewar et al. (1970)
Stegodyphus gregarius		TC, SG, CC	Marshal (1898)*, Yates (1958)*
Stegodyphus mimosatum	África	TC, SG, CC	Wickler (1973)
Stegodyphus sacasinocum	Índia, Paquistão	TC, SG, CC, RF, DC, CP	Bradoo (1972), Jackson et al. (1973)
Agelenidae			
Agelena consociata	Gabão (África)	TC, SG, CC, RF, CP	Chauvin e Denis (1965)
Agelena ceublicana	Gabão (África)	TC, SG, CC, RF	Darchen (1967)
Theridiidae			
Achaearanea disparata	Gabão (África)	TC, SG, CC, RF, CP	Darchen (1967, 1968)
Anelosimus eximius	Brasil, México	TC, SG, CC, RF, CP, DC, CP	Brach (1975)
Araneidae			
Arachnuca bigginsi	Austrália	TI (O), CI	Coleman (1932)*
Cyclophora citricola	Nova Guiné, África do Sul	TI (O), CI, SG	Stern et al (1975), Lubin (1974)
Cyclophora moluccensis	Austrália	TI (O), CI	Lubin (1973)
Eriophora bistriata	Brasil, Paraguai, Argentina	TI (O), CC, RF, DC	Fowler e Diehl (1978)
Metabus gravidus	América Central	TI (O), CI, RF	Buskirk (1975)a

TC teia comunal
 CI captura individual
 RF refúgio comunal de fuga
 TI (O) teia individual orbicular
 CC captura cooperativa
 SG sobreposição de gerações
 TI (F) teia individual de funil
 CP cuidado à prole
 DC defesa cooperativa

* apud Buskirk (1981)

- a) Quais as vantagens e custos do comportamento social das aranhas?
- b) Existe alguma relação com a evolução do comportamento social em insetos?

A capacidade de construir teias coloniais em grandes espaços vazios que não são disponíveis para indivíduos solitários, ou com um custo energético muito menor é uma das vantagens que tem sido proposta para espécies como Cyrtophora moluccensis (Lubin, 1974), Eriophora bistriata (Fowler e Diehl, 1978), Metabus gravidus (Buskirk, 1975b), Philoponella semiplumosa (Lahman e Eberhard, 1979). Lubin (1974) acredita que a formação de colônias tenha evoluído em espécies maiores como Cyrtophora moluccensis e Cyrtophora citricolla como maneira de explorar espaços abertos e grandes que são ricos em insetos voadores e pobres em aranhas competidoras.

A captura cooperativa de presas também tem sido citada como um comportamento que possibilitou à algumas espécies capturarem presas grandes com maior eficiência. Ward e Enders (1984) observaram que Stegodyphus mimosarum caça presas em grupos de até 4 indivíduos e que o tempo de manipulação diminui com o aumento do tamanho do grupo. Anelosimus eximius, considerada uma das aranhas mais evoluídas socialmente, mede aproximadamente 5 mm de comprimento e caça em grupos de muitos indivíduos quando a presa é grande (25 mm) (Brach, 1975). Nentwig (1985a) observou também que essa espécie escolhe e captura presas de maiores dimensões que outras aranhas solitárias de tamanho comparável ao seu.

Dewar e Koopowitz (1970) observaram que a aranha cooperativa Stegodyphus dumicola captura presas que não poderiam ser subjugadas por indivíduos solitários. Estes autores observaram ainda que a

intensidade da vibração das presas nos fios da tela determina o número de aranhas que convergem para a presa, mas o tamanho da presa é que determina o número de aranhas que participam da captura. As presas de Achaearanea disparata, além de serem capturadas em grupo, também são transportadas por vários indivíduos até um abrigo da tela comunal (Darchen, 1968). Mais de 25 indivíduos de Agelena consociata podem convergir para uma presa grande, entretanto apenas 4 ou 5 indivíduos a atacam. Estes mordem a presa em várias partes do corpo e a enrolam com fio de seda até imobilizá-la (Chauvin e Denis, 1965). Depois de imobilizada, 20 a 40 indivíduos podem se alimentar desta presa (Kraft, 1969).

A única espécie colonial (construtora de telas individuais), conhecida, que coopera na captura das presas, é Eriophora bistriata. Fowler e Diehl (1978) observaram que nesta espécie a presa deve ter no mínimo duas vezes o tamanho da aranha para haver cooperação na captura. Mallos gregalis, uma aranha cooperativa de pequeno porte (Dictynidae) se alimenta de pequenos dípteros, os quais podem escapar independentemente do número de aranhas empenhadas na sua captura (Jackson, 1979). Entretanto, a eficiência de captura de uma tela comunal grande, construída por várias aranhas, é maior que a de uma tela comunal pequena.

Riechert (1985a) acredita que o fator chave para a evolução do agrupamento em Agelena consociata seja a necessidade de economia de fios de seda, uma vez que telas comunais grandes tem uma taxa de extinção (por chuvas, principalmente) menor que telas comunais pequenas e requerem muito menos energia por aranha para serem construídas.

Philoponella semiplumosa é uma aranha colonial facultativa. Uma colônia obtém a mesma eficiência de captura de presas com uma tela menor que aquela feita por um indivíduo solitário (Lahman e Eberhard, 1979). Jackson e Smith (1978) estudaram espécies de Dictynidae com hábitos solitários, comunal territorial e comunal não territorial. Observaram que o tamanho da tela diminui nesse sentido e sugerem que este fato está relacionado com a maior eficiência das telas coloniais.

O tamanho das colônias pode ser limitado pela própria conspicuidade da tela. Lubin (1974) notou que colônias muito grandes de Cyrtophora moluccensis se tornavam tão conspicuas que os insetos voadores passavam a evitá-la.

A atração de parasitas e predadores, como vespas e aves, tem sido apontada como principal custo do agrupamento em aranhas. Ryptra (1979) observou que as tentativas de predação e cleptoparasitismo aumentavam em colônias grandes, e portanto mais visíveis, de Cyrtophora citricola. Philoponella oweni, uma aranha colonial facultativa, observou que as fêmeas em colônias produziam mais ovos por ovisaco que as solitárias. Entretanto, as fêmeas coloniais sofriam maior taxa de parasitismo que as solitárias, resultando no mesmo número médio de prole para fêmeas solitárias e coloniais (Smith, 1982). As colônias maiores de Cyrtophora moluccensis são mais vulneráveis a predadores e parasitas, cuja pressão poderia ser um estímulo para a dispersão de jovens (Lubin, 1980).

Na maior parte dos casos relatados de aranhas pré-sociais, o mecanismo pelo qual a pré-socialidade evolui, ainda é pouco conhecido.

Nas espécies cooperativas mais avançadas, como Anelosimus eximius, Agelena consociata, Anelosimus lorenzo, Stegodyphus sarasinorum e outras que apresentam sobreposição de geração, os indivíduos jovens alimentam recém-nascidos. Alguns autores sugeriram que esse comportamento poderia ter evoluído por seleção de parentesco (Fowler e Levi, 1979; Burskirk, 1981). Entretanto, pouco se sabe sobre o grau de parentesco nas colônias de aranhas pré-sociais. Nenhuma espécie de aranha pré-social mantém a fidelidade da teia colonial ou comunal, aceitando, inclusive, indivíduos de teias à quilômetros de distância (Buskirk, 1981).

Eriophora bistriata é uma aranha da família Araneidae, um grupo que constrói teias orbiculares para a captura de presas. Algumas características que a destacam das demais espécies de aranhas sociais são as enormes redes noturnas compostas por várias teias individuais que são construídas diariamente para capturar insetos e por ser a única espécie colonial que coopera na captura de presas.

Fowler et al (1978) e Fowler (não publicado) fizeram uma boa revisão da nomenclatura que está resumida a seguir.

Há mais de um século, Azara (1809) observou pela primeira vez o hábito colonial de Eriophora bistriata. Esta foi também a primeira vez que se observava esse comportamento em aranhas: "Embora a família das aranhas passe por ser solitária (indivíduos solitários), há uma no Paraguai que vive em sociedade, em agrupamentos de mais de 100 indivíduos. Seu corpo pode ser do tamanho de um grão de bico e é escuro. Constrói um ninho maior que um chapéu que é suspenso na copa de uma árvore ou beira de telhado de maneira que fica protegido por cima. Daí partem fios brancos, grossos e fios finos. Cada indivíduo

come aquilo que apanha. Perecem no outono e deixam no ninho os ovos que eclodem na primavera". Outros aracnologistas importantes da época não acreditaram nas observações de Azara (Cambridge, 1870; Mc Cook, 1890; Walckenaer, apud Azara 1809). Walckenaer supôs que ele havia interpretado mal suas observações, já que, à época, as aranhas eram conhecidas como animais solitários e agressivos e que as observações de Azara deveriam corresponder à alguma espécie de Theridion, cujos filhos permanecem algum tempo com a mãe.

Em 1835 e 1836, Rengger descreveu esta aranha colonial do Paraguai nomeando-a Epeira bistriata e propôs também um outro nome, Epeira socialis para essa mesma espécie. Holmberg (1874) também designou uma aranha colonial como Epeira socialis, mas como não se tinha certeza se era a mesma espécie de Rengger, Mello-Leitão (1922) propôs o nome de Araneus sermoniferus para a espécie de Holmberg e Eriophora bistriata para a espécie de Rengger.

Além dos relatos antigos sobre o hábito gregário de E. bistriata de Azara (1809); Rengger (1835, 1836), Masterman (1869, 1891), Darwin (1845) e Holmberg (1874a e 1874b), mais recentemente foram também publicados alguns trabalhos sobre a biologia dessa espécie em várias regiões. Bucker (1974) fez algumas observações sobre comportamento e ciclo de vida de E. bistriata em Tucumán, Argentina. Gorgônio (1978, 1979) e Gobbi (1979) descreveram mais detalhadamente o desenvolvimento e os comportamentos de construção e captura de presas, em estudos feitos em Brasília e em Rio Claro, respectivamente. Fowler e Diehl (1978) trabalhando com uma população do Paraguai quantificam alguns aspectos importantes da ecologia, biologia e comportamento e discutem as vantagens do hábito colonial e a dinâmica da população.

Apesar de não haverem descrições morfológicas detalhadas para os vários estádios ninfais de E. bistriata, a literatura indica que existe variação geográfica entre populações do Paraguai, Argentina e Brasil, principalmente em relação à coloração do abdomen. As observações sobre comportamento de cópula e oviposição, são também bastante divergentes para essas populações.

Essa espécie é comum na zona semi-árida da América do Sul, que inclui o cerrado no Brasil, chaco na Argentina, e Paraguai e zonas rurais adjacentes à essas áreas. Na figura 1 estão assinalados os locais onde já foi observada a ocorrência de Eriophora bistriata desde seu descobrimento por Azara.

No presente estudo são estudados os aspectos biológicos, comportamentais (incluindo socialidade) e populacionais de Eriophora bistriata. São feitas, também, algumas observações sobre Eriophora sp., uma espécie ainda não classificada.

Sobre a biologia de Eriophora bistriata são estudadas todas as fases do ciclo de vida, com ênfase especial ao tempo de desenvolvimento e número de estádios ninfais e dos adultos, proporção sexual, número de ovos por ovissaco, número de indivíduos por colônia e número de gerações por ano. É também estudada a temporalidade dos principais eventos como período das mudanças de estádios, de acasalamento e reprodução. São analisados os fatores de mortalidade, como predação e/ou parasitismo em ovos, ninfas e adultos e fatores físicos.

Comportamentos que ainda não foram observados por outros autores, são descritos com mais detalhe, tais como dispersão da colônia para reprodução e cópula. São estudados os horários de atividade alimentar das aranhas e a estrutura das teias nas diferentes fa-

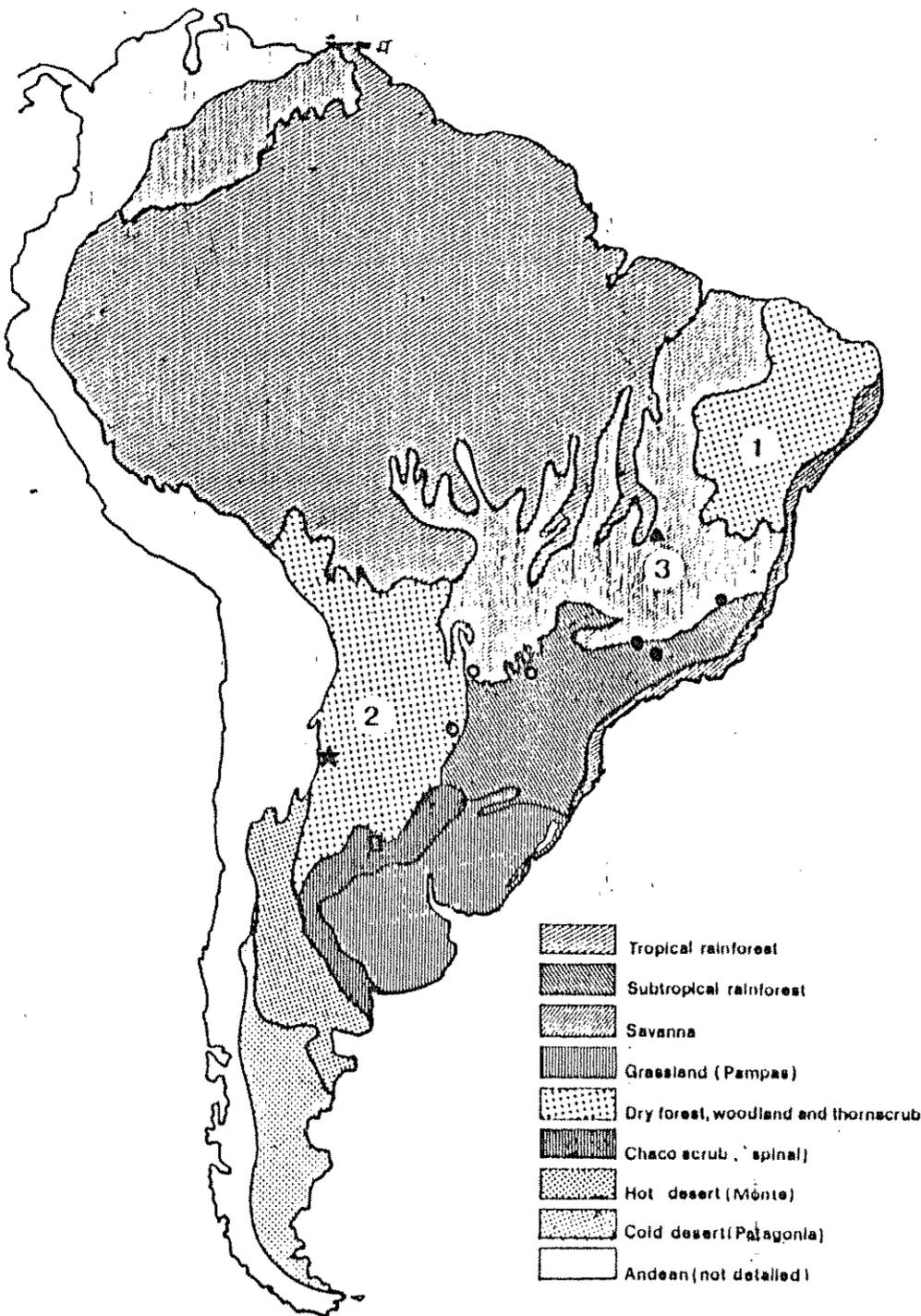


Fig. 1- Mapa da vegetação da América do Sul (baseado em Cabrera e Willink, 1973). O corredor de vegetação xérica se estende desde a Caatinga (1) ao Norte do Brasil até o Chaco (2), na Argentina, passando pelo Cerrado (3), na região Central do Brasil. Os pontos assinalam os locais onde foram observadas colônias de *E. bistriata* desde seu descobrimento em 1809. A linha delimitando pontos corresponde à provável área de distribuição desta espécie. Darwin (1845), Bucker (1974), Fowler e Diehl (1978), Gobbi, (1979) e Gorgônio (1978).

ses do ciclo, bem como a disponibilidade de presas potenciais ao longo do dia. São também observados o tamanho e o tipo das presas capturadas pelas aranhas ao longo do desenvolvimento.

São identificados os locais preferidos para construção de refúgios e telas.

É sugerido o nível de organização social de Eriophora bistriata através de observações sobre os trabalhos cooperativos, tolerância entre os indivíduos da colônia e de colônias diferentes e duração do vínculo social. São também observados os tipos de comunicação, utilizados por esta espécie, que podem estar relacionados com a organização das atividades da colônia. É estudado o grau de parentesco entre os indivíduos de uma mesma colônia.

Finalmente são formuladas hipóteses sobre os possíveis fatores que favoreceram a evolução do comportamento social em Eriophora bistriata.

II - MATERIAIS E MÉTODOS

1. Área de estudo

A maior parte do trabalho foi realizada em uma área de Cerrado natural no bairro Graúna, no município de Itirapina, estado de São Paulo (22°15' S, 47°49' N).

Nessa região, colônias de Eriophora bistriata só foram encontradas em cerrado do tipo "sensu-strictu". A fisionomia deste tipo de Cerrado é dada por arbustos e árvores de porte médio com grandes espaços abertos com vegetação herbácea (Gibbs et al., 1983). Outras áreas do município de Itirapina também foram visitadas frequentemente para se ter uma idéia dos padrões de desenvolvimento de E. bistriata em locais próximos. Uma outra população também foi observada mais esporadicamente em áreas desmatadas (e.g. pastos) do município de Piraju, São Paulo, à 300 km de Itirapina.

Itirapina apresenta um clima CWA, pela classificação de Koppen, tipo mesotérmico de inverno seco (Veiga, 1975).

Para a elaboração do climatograma (fig.2) foram utilizadas as médias mensais de temperatura e pluviosidade, fornecidas pelo 7º DISME. Esses dados foram obtidos em São Carlos-SP, à 10 km. da área estudada, onde não há diferenças climáticas marcantes.

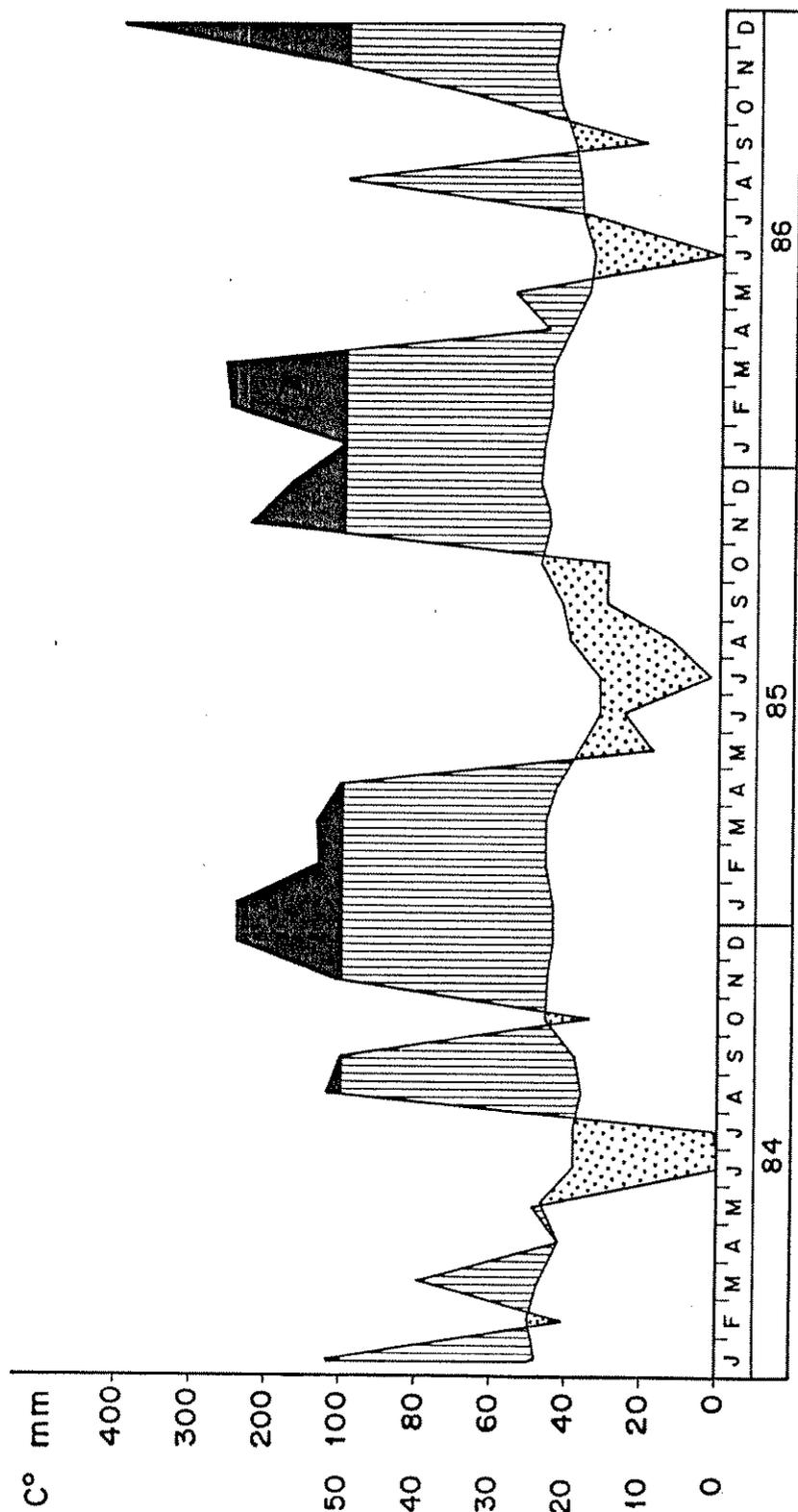


Fig. 2- Diagrama climático de São Carlos (São Paulo), no período de 1984, 1985 e 1986. As regiões pontilhadas representam períodos de seca e aquelas em negrito representam períodos super-úmidos (representação segundo Walter e Lieth, 1960).

2. Período de trabalho e frequência das observações

O trabalho foi realizado no período de fevereiro de 1984 à abril de 1986, abrangendo dessa maneira dois ciclos de vida consecutivos de Eriophora bistriata, na mesma população. Como o ciclo de vida de E. bistriata é anual, foi dada a denominação de geração 1 para os indivíduos que nasceram em abril/84 e sobreviveram até março/85, e geração 2 para aqueles que nasceram em abril/85 e sobreviveram até março/86.

As observações foram feitas quinzenalmente, durante 2 ou 3 dias consecutivos na geração 1 e mensalmente e por 1 dia na geração 2. Durante o período reprodutivo da geração 1, foram feitas observações por 30 dias consecutivos. Nessa frequência, aproximadamente trinta colônias da geração 1 foram observadas durante todo o dia e quatro colônias foram observadas por cerca de uma hora cada, durante a noite. Quatro colônias da geração 2 eram observadas apenas a noite, durante três horas.

3. Desenvolvimento de E. bistriata

3.1. Ovissacos

Dos ovissacos encontrados no campo, foram registrados dados de espécie de planta suporte, altura a partir do chão, tamanho da folha em que foi encontrado, tamanho do ovissaco e estado (intacto, parasitado ou perfurado). Alguns ovissacos parasitados foram trazidos para o laboratório para obtenção de adultos dos parasitas. As espécies de dípteros parasitas foram identificados pelo Dr. Angelo Pires do Prado (UNICAMP).

3.2. Ninfas e adultos

Foram anotados a data de eclosão e as subseqüentes datas de mudanças de estágio das ninfas, usando aproximadamente trinta colônias a geração 1 e dez colônias da geração 2. Alguns indivíduos (5-10) de cada estágio foram coletados para medições e análise morfológica. Esses exemplares foram fixados em álcool 80% e depositados na coleção do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

4. Comportamentos durante o período de atividade

4.1. Horário de atividade

Foram observados os tipos de atividades desenvolvidos pelas aranhas durante os diferentes períodos do dia e também a frequência de indivíduos ativos.

4.2. Construção e reabsorção de teias, redes e refúgios.

Observações detalhadas foram realizadas sobre a construção e reabsorção de redes, teias orbiculares e refúgios. As dimensões das teias (diâmetro, número de raios, número de espirais, diâmetro do centro da teia), dimensões e número de redes e dimensões do refúgio foram medidas. A malha (M) da teia (a distância média entre uma espiral e outra) foi calculada dividindo-se o diâmetro (D) por duas vezes o número de espirais (E) menos o centro (C):

$$M = \frac{D - C}{2E}$$

$$2E$$

Alguns indivíduos foram marcados com tinta para cerâmica Acrilex fosforescente, na fase dorsal do abdômem, para verificação de fidelidade de local da teia de um dia para o outro e período de atividade de cada indivíduo.

4.3. Dieta das aranhas

Durante a primeira geração, foram feitas observações não padronizadas dos insetos que caíam nas telas e também foram coletados restos de exoesqueleto de presas caídas no chão, sob as telas. Na segunda geração foram feitas, mensalmente, observações diretas do comportamento das aranhas frente a presas que caíam nas telas durante 30 minutos. Foram registrados, para cada presa, seu grupo taxonômico, tamanho e dureza. O número de aranhas que participavam da captura de cada presa também foi anotado.

Também foram registradas os dias e horários das revoadas de formigas e cupins, tomando-se dados de temperatura, luz e umidade ao longo desses dias. Para investigar a possibilidade de que insetos caindo nos fios suporte ou nas telas já prontas pudessem servir como estímulo para a construção de telas, por aranhas que estavam no refúgio, foram introduzidos cupins nas telas e fios suporte de duas colônias de Eriophora bistriata, sendo que em uma delas haviam 10 telas e em outra nenhuma teia.

4.4. Mudanças das colônias e grau de parentesco entre os membros da colônia.

Todas as vezes que as colônias mudavam de planta suporte, eram anotados a distância entre o antigo refúgio e o novo, a altu-

ra, o diâmetro e a espécie da planta, e a altura do refúgio na planta. Também foi anotado se havia ocorrido junção de colônias não irmãs durante as mudanças. O seguimento de uma determinada colônia durante o ciclo foi facilitado porque as aranhas deixavam um fio grosso e resistente que era utilizado para o deslocamento dos indivíduos. Movimentos de colônias de ninfas de 2^o e 3^o estádios, entretanto, são mais difíceis de serem acompanhadas porque esses fios são finos e se arrebitam com facilidade.

4.5. Reprodução

Dados sobre proporção sexual em colônias foram registrados no último estádio, antes da dispersão dos indivíduos. Nesse mesmo período, machos e fêmeas de várias colônias foram marcados com tintas Acrilex para cerâmica de cores diferentes, no dorso do abdômen, para verificação da taxa de endocruzamento no campo.

Indivíduos em cópula foram observados duas vezes no campo e uma vez em laboratório. Também foram feitos cruzamentos em laboratório para se testar a hipótese de que fêmeas discriminam contra machos da mesma colônia para acasalamento, uma vez que a fêmea acasala apenas uma vez e pode sofrer efeito negativo de endocruzamento. Para tanto foram utilizadas 10 gaiolas cobertas com tela e armação de madeira, medindo 1 m de comprimento x 0,5 m de altura x 0,4 m de largura. Em cada gaiola foram colocados 1 fêmea e 4 machos sendo 2 irmãos e 2 não irmãos. Os machos irmãos foram marcados com tintas Acrilex para cerâmica e no epigino da fêmea foi pincelado pó de purpurina prateado para que essa marca permanecesse no bulbo do macho caso a cópula não fosse observada. Foram feitas observações diárias por 15 dias consecutivos.

5. Aspectos populacionais

5.1. Tamanho das colônias

No início do ciclo, logo depois da eclosão, foi contado o número de indivíduos por colônia através do número de exúvias deixados pelas ninfas de 2º estágio que estavam mudando para o 3º estágio (as mudanças do 1º para o 2º estágio ocorrem dentro do ovo). Nessa fase as exúvias permanecem no refúgio e fornecem um dado bem aproximado do número de ovos, caso a colônia não tenha sido parasitada ou predaada (isto foi possível verificar através das pupas deixadas pelos parasitas no ovissaco ou abrigos dos predadores ao redor do ovissaco).

A partir do 4º estágio contou-se o número de indivíduos nas colônias durante o período de captura das presas. A contagem de exúvias nesse período não é eficiente pois muitas se perdem durante as mudanças de local das colônias.

Inicialmente, foram marcadas 15 colônias para observação de dinâmica, entretanto, algumas foram perdidas e outras se uniram à outras colônias que estavam próximas.

5.2. Fatores de mortalidade

Foram feitas observações diretas das colônias durante os períodos noturno e diurno registrando-se os predadores das ninfas, o comportamento destes, e as reações de defesa das aranhas. Espécimes dos predadores foram coletados para identificação. Também foram registrados os predadores e parasitas de ovissacos e a porcentagem de parasitismo no campo.

As espécies predadoras de ninfas de Eriophora bistriata foram chamadas de Sp.1 e Sp.2.

6. Manipulação experimental de tamanho de colônias

Usando aranhas de 3º estágio, de 10 colônias coletadas no campo, foram estabelecidos grupos de diferentes tamanhos para reintrodução no campo, com a finalidade de avaliar seu efeito sobre sobrevivência dos indivíduos. Os tamanhos dos grupos e número de repetições estão apresentados na seguinte tabela:

<u>tamanho do grupo</u> (número de indivíduos)	<u>número de repetições</u>
200	2
100	3
50	6
25	8
10	9

Os grupos foram colocados em vidros separados e deixados de um dia para o outro para que as aranhas se acomodassem. Em seguida, foram levados para o campo e distribuídos na mesma área onde as aranhas foram coletadas. Os vidros eram então abertos, para que as aranhas pudessem sair e fixados com fita crepe na vegetação. Todos os grupos foram vistoriados dois dias consecutivos após sua implantação e depois semanalmente durante as 3 primeiras semanas e, finalmente, a cada 15 dias, sendo anotados o número de indivíduos e formato do refúgio.

7. Disponibilidade de insetos no extrato aéreo

A disponibilidade de insetos voadores (presas potenciais) durante as diferentes estações do ano foi avaliada através de amostragens diurnas e noturnas. Para amostragem dos insetos pequenos (menores que 5 mm de comprimento) foram usadas armadilhas pegajosas que permaneciam no campo por um período de 1 hora, em seis horários, em 3 alturas (0,5m, 1,0m e 2,0m). Os horários de coleta foram :

- 1 - crepúsculo da manhã (ajustado periodicamente)
- 2 - 9:00 - 10:00 hs.
- 3 - 12:00 - 13:00 hs.
- 4 - 15:30 - 16:30 hs.
- 5 - crepúsculo da tarde (ajustado periodicamente)
- 6 - 20:00 - 21:00 hs.

As armadilhas eram feitas de sacos de plástico transparentes (30 cm x 40cm) presos a uma moldura de madeira. Estes eram pincelados de ambos os lados com uma camada fina de polibuteno 100%, de modo que este não escorresse. Essa substância é inodora, incolor, não tóxica, não atraente e retém pequenos insetos que toquem na película (Mohamed Habib, comunicação pessoal). Os insetos coletados nas armadilhas foram retirados com pinça e mergulhados em hexano para dissolução da cola, sendo então fixados em álcool 70%. Os insetos foram classificadas a nível de ordem e a mais comum a nível de gênero e os seus volumes foram estimados através do comprimento x largura ao quadrado. As asas dos insetos não foram consideradas nas estimativas de volume.

Para análise dos resultados da distribuição de abundâncias dos taxons mais importantes ao longo do dia, foi feita uma análise de variância múltipla de modelo misto, onde dois fatores são fixos (horário e taxon) e um fator é randômico (dias da amostragem). Para esta análise foram utilizados apenas 3 amostragens, uma no mês de setembro e duas no mês de outubro porque é nessa época que as aranhas tem atividade crepuscular e se alimentam de insetos pequenos.

Para análise da abundância de insetos voadores ao longo do ano foi usado o teste T, usando a biomassa média de insetos nas estações chuvosas (primavera e verão) e nas estações secas (outono e inverno).

Como a armadilha pegajosa não foi eficiente para coleta de insetos grandes (que estavam presentes, pois podiam ser observados voando durante a noite e presos nas telas das aranhas), foram feitas amostragens com puçá de 40 cm de diâmetro. O puçá era preso ao automóvel e movimento, ficando com a sua abertura à 2 m do chão. Dessa maneira, o puçá passava por um trecho no meio do cerrado, onde havia uma trilha de aproximadamente 500 m, por 3 vezes, sendo que entre cada viagem, havia um intervalo de 5 minutos. O automóvel percorria o trecho a uma velocidade constante de 20 km/hora com luz apagada. Essas amostragens foram feitas à noite mensalmente e os insetos coletados foram fixados em álcool 70%.

III - RESULTADOS

1. Aspectos biológicos de Eriophora bistriata

1.1. Ciclo de vida

O ciclo de vida de Eriophora bistriata é anual, não havendo sobreposição de gerações. Os ovissacos são depositados em abril e as ninfas nascem dois meses depois, quando todos os adultos da geração anterior já morreram.

Do nascimento das ninfas até sua maturidade, as aranhas sofrem 7 ecdises entre as quais há mudanças marcantes de tamanho, coloração e comportamento (descritos detalhadamente mais adiante).

A primeira ecdise ocorre quando a larva ainda está dentro do ovo, portanto, esta eclode já no segundo estágio. Em junho ocorre a emergência, quando então as aranhinhas saem do ovissaco. A partir daí as mudanças de estágio são sincrônicas entre os indivíduos das colônias. Entre as duas gerações observadas, entretanto, houve uma diferença de quase um mês nas épocas de mudanças de estágio (fig. 3). Um resumo do ciclo de vida está apresentado na figura 5.

1.2. Crescimento e Desenvolvimento

O crescimento e desenvolvimento das ninfas de uma população é sincrônico, podendo haver pequenas diferenças entre indivíduos de colônias diferentes.

As ninfas de E. bistriata nascem com 1 mm de comprimento e num período de 9 meses atingem um tamanho de 24 mm a fêmea e 17 mm o macho.

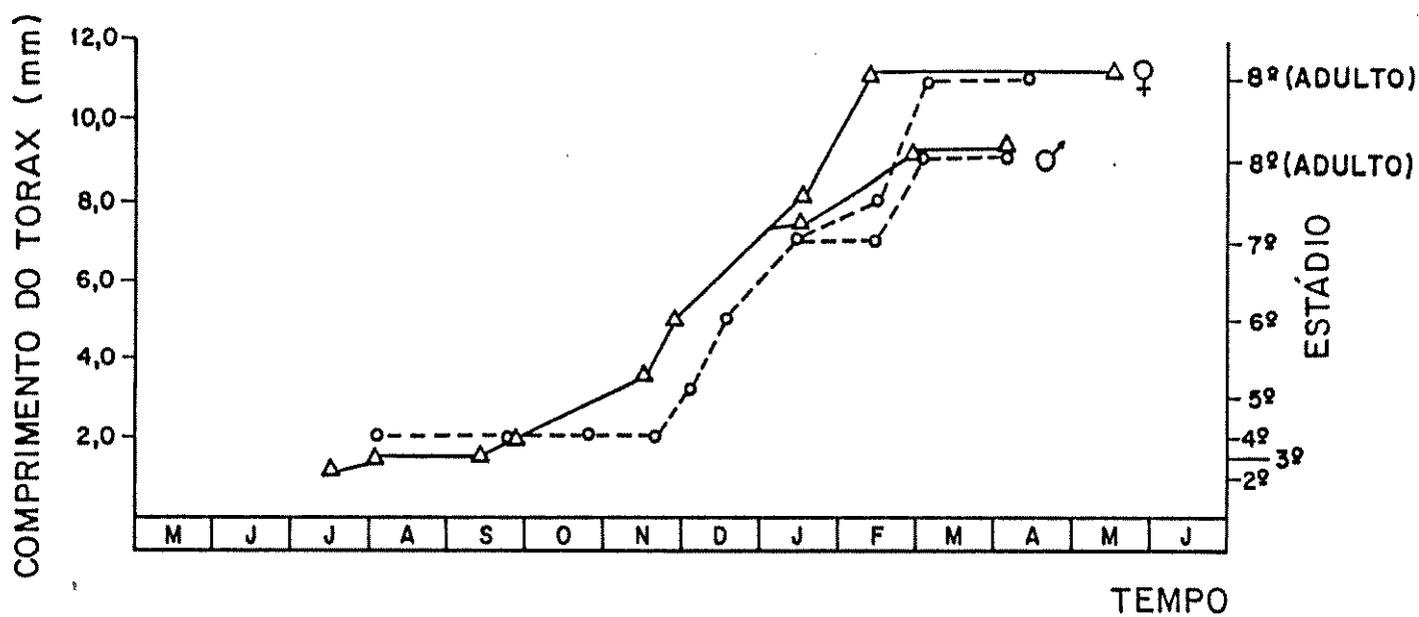


Fig. 3- Crescimento do comprimento do torax de *Eriophora bistriata*. A linha contínua corresponde à geração 1 e a linha tracejada à geração 2.

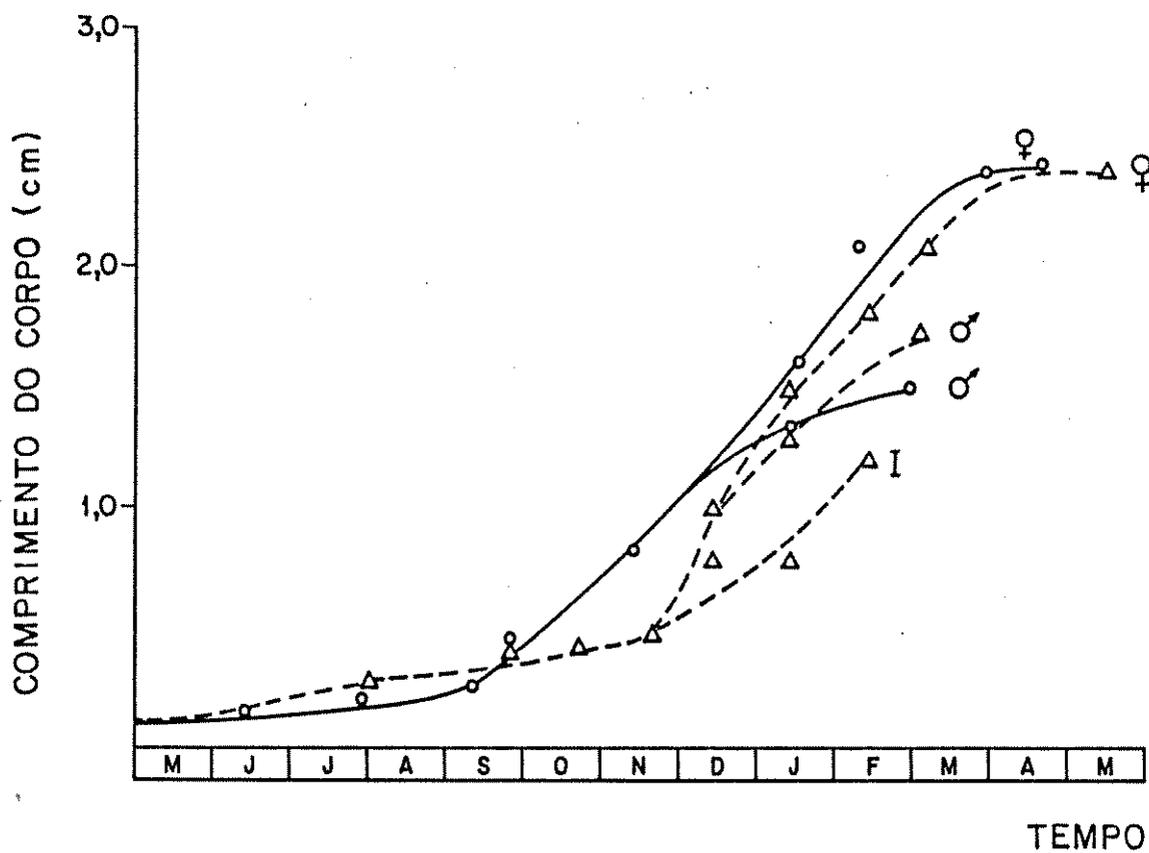


Fig. 4- Curvas de crescimento de *Eriophora bistriata* da geração 1 (nascida em 1985) (linha contínua) e da geração 2 (nascida em 1986) (linha tracejada). I: indivíduos da geração 2 que não conseguiram completar seu ciclo de vida.

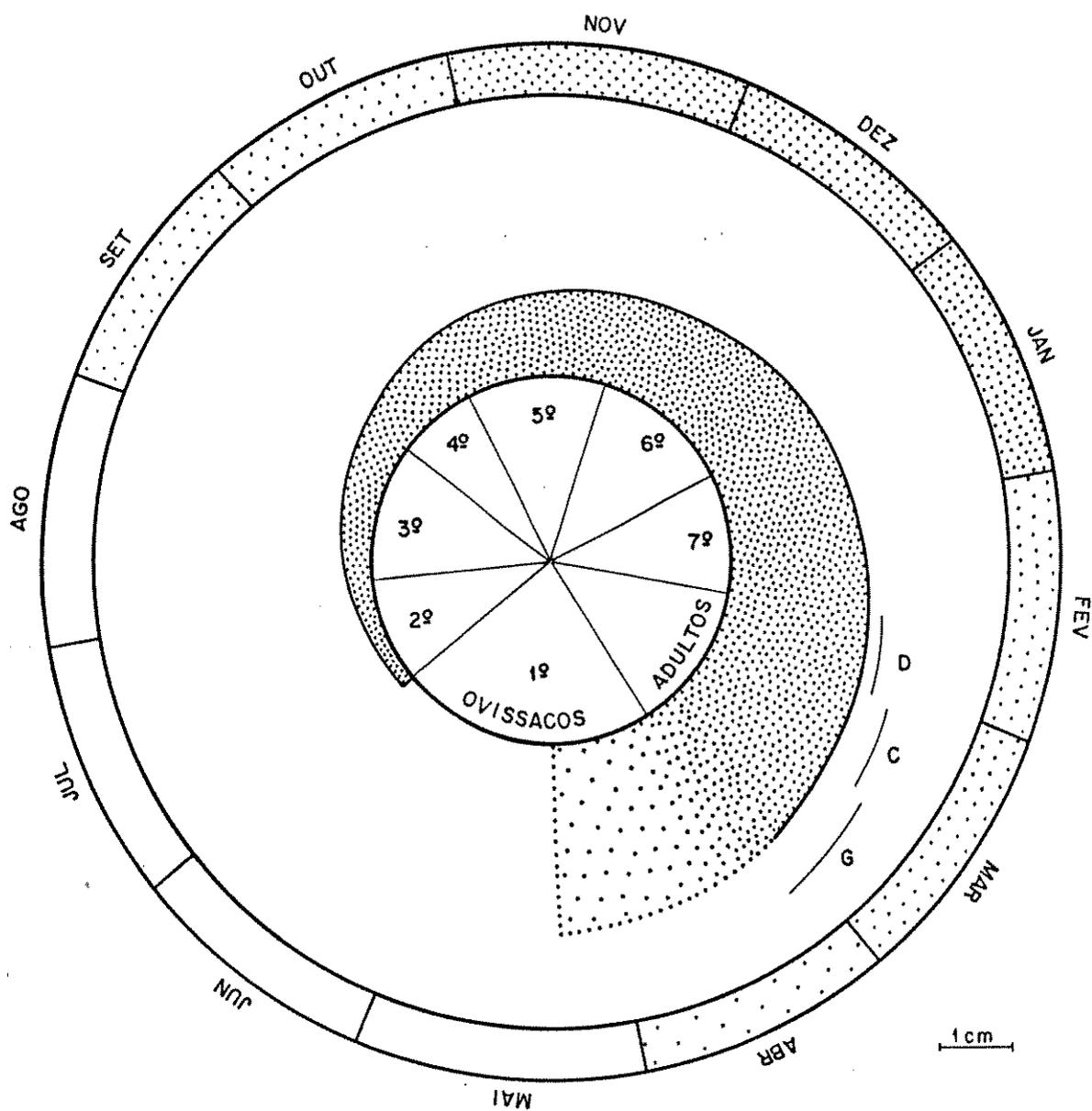


Fig. 5- Representação gráfica do ciclo de vida de *Eriophora bistriata*. O círculo interno representa os estádios de desenvolvimento e suas respectivas épocas e tempos de duração. A largura da faixa interna representa o tamanho real das aranhas durante as diferentes fases do desenvolvimento. As ninfas permanecem agregadas até a dispersão (D). A cópula (C) e a gravidez (G) ocorrem na fase solitária. O anel externo indica as épocas mais chuvosas (pontilhado) e outras mais secas (branco).

No início do ciclo, a taxa de crescimento das ninfas da 1ª geração foi baixa (Fig. 4). De outubro a fevereiro (fase de maior crescimento - 5 meses), a taxa média de crescimento das fêmeas foi de 3,35 mm por mês e em março e abril foi a zero atingiram seu tamanho adulto. Os machos tiveram a mesma taxa de crescimento que as fêmeas de outubro a dezembro, mas a partir de janeiro a taxa de crescimento dos machos decresceu, ocasionando uma diferença de tamanho em machos e fêmeas de 6,5 mm no final do ciclo.

A segunda geração observada teve sua fase de maior crescimento atrasada por 2 meses em relação a geração anterior. Entretanto, a maior parte dos indivíduos amostrados alcançou em apenas 3 meses o mesmo tamanho da geração anterior com uma taxa média de crescimento de 4,4 mm por mês. A partir de janeiro a taxa média de crescimento dos machos da 2ª geração caiu para 3,3 por mês. Em duas das dez colônias observadas na 2ª geração, a maior parte dos indivíduos não conseguiu atingir a idade adulta até março e morreram sem reproduzir (Fig. 4).

1.3. Aspectos morfológicos dos indivíduos e da colônia.

1.3.1. Eriophora bistriata

No primeiro estágio as larvas ainda estão dentro do ovo e são amareladas, sem quitina pigmentada.

Quando as ninfas saem do ovo, passam para o 2º estágio e adquirem pigmentação após 1 ou 2 dias. O corpo se torna preto e nas laterais do abdomen surgem 2 faixas vermelhas. Essa coloração é persistente até o 4º estágio. A colônia das aranhas nessa fase, apesar de pequena (ao redor de 5 cm o diâmetro maior), é bem visível a curta distância (Fig. 6).

Fig. 6- Colônia de ninfas de 3º estágio de Eriophora bistriata em repouso no refúgio (A), grupos de ninfas de Chromacris speciosa se alimentando em Solanaceae (B) e grupos de ninfas de um homoptero não identificado (C), em Itirapina, São Paulo, em julho de 1986.

No quinto estágio aparece uma linha branca ao longo da face dorsal do abdomen das aranhas e as faixas vermelhas se tornam descontínuas. No sexto e sétimo estágios surgem pelos brancos no abdomen formando desenhos; a linha branca permanece e a faixa vermelha se restringe a pontos, quase imperceptíveis. No sétimo estágio já é possível distinguir os sexos: no macho o último segmento do palpo se dilata e forma o bulbo; na fêmea surge o epigino ainda não totalmente desenvolvido.

Do quinto ao sétimo estágio, a colônia tem a aparência de um novelo escuro entre as folhas das árvores ou troncos, sendo difícil individualizar uma aranha no aglomerado devido a esta coloração disruptiva. Entretanto, a colônia é bem visível devido a grande quantidade de fios no refúgio (Fig. 7).

No oitavo estágio (adulto) o bulbo dos machos se transforma em órgão copulador, o fêmur do 1º par se alonga e o corpo continua com a mesma coloração anterior. Nas fêmeas o epigino se desenvolve totalmente e o abdomen se torna marrom esverdeado. A colônia de aranhas adultas é pouco visível pois se localiza próxima ao chão, em touceiras de capim, mas as aranhas são mais facilmente distinguíveis individualmente devido ao seu grande tamanho.

Após a dispersão da colônia, encontram-se fêmeas solitárias de *E. bistriata* com dois padrões de coloração: uma de abdomen marrom com manchas brancas (M) e outro de abdomen amarelo gema (A) (Fig. 8 e 9).

A proporção entre os dois tipos de fêmeas é semelhante na população de Piraju (1A : 4M) e na população de Itirapina (2A : 1M na geração 1 e 1A : 1M na geração 2) (Tabela 2).

Fig. 7- Colônias de ninfas de 6º estágio de Eriophora bistriata em repouso no refúgio, em Itirapina, São Paulo, em dezembro de 1985.

Fig. 8- Fêmea marrom adulta de Eriophora bistriata em repouso sobre tronco, em Itirapina, São Paulo, em abril de 1985.

Fig. 9- Fêmea amarela adulta de Eriophora bistriata em repouso sobre folha, em Itirapina, São Paulo, em abril de 1985.

Piraju (a)- Geração 1 (1984)

COLORAÇÃO DO ABDOMEM		
SUBSTRATO	amarela	marrom
tronco	0	4
folhas	1	0

Itirapina (b)- Geração 1 (1984)

COLORAÇÃO DO ABDOMEM		
SUBSTRATO	amarela	marrom
tronco	1	4
folhas	9	0

Itirapina (c)- Geração 2 (1985)

COLORAÇÃO DO ABDOMEM		
SUBSTRATO	amarela	marrom
tronco	0	5
folhas	9	2

1.3.2. Eriophora sp

Além de Eriophora bistriata, foi encontrada uma outra aranha, provavelmente uma espécie distinta, em Itirapina. Essa segunda espécie de Eriophora possui diferenças morfológicas, comportamentais e de época de reprodução em relação à Eriophora bistriata.

Eriophora sp tem um padrão de coloração semelhante à E. bistriata, com as seguintes diferenças: no terceiro estágio as faixas laterais são de cor laranja, no quarto estágio aparece uma faixa branca no dorso. A colônia nessa fase não forma um aglomerado único como E. bistriata, mas sim vários aglomerados pequenos espalhados na área do refúgio que é bem maior que o de E. bistriata e localiza-se em touceiras de capim seco.

No refúgio, as ninfas adotam posturas perpendiculares ao chão, com o abdomen para cima e o cefalotorax para baixo. A colônia é de difícil visualização pois a coloração do abdomen se confunde com o substrato em que ela se encontra. No quinto estágio aparecem desenhos dourados no abdomen (correspondentes aos desenhos brancos da E. bistriata), quatro protuberâncias alaranjadas onde havia a faixa cor de laranja e o corpo e as pernas se tornam marrons (Fig. 10). Nas duas gerações observadas, as colônias de Eriophora sp se uniram as colônias de E. bistriata em outubro e novembro, predominando o padrão de coloração das colônias de E. bistriata por estas serem mais numerosas. Após a dispersão, as fêmeas adultas de Eriophora sp parecem apresentar uma grande variedade de tipos de coloração do abdomen. Foram observadas cinco fêmeas de Eriophora sp no campo: uma tinha o abdomen marrom avermelhado com duas bandas longitudinais brancas; duas tinham o abdo-

Fig. 10- Ninfas de 5º (A) e de 7º (B) estádios de Eriophora bistriata (pretas) e de Eriophora sp. (marrons), em Itirapina, São Paulo.

mem amarelo, sendo que uma delas haviam pontuações de cor laranja; e duas tinham o abdome marrom avermelhado com desenhos brancos. As pernas e torax de todas as fêmeas de Eriophora sp eram marrom claro. Machos adultos de Eriophora sp não foram encontrados.

2. Comportamento de "construção" de fios suporte, telas, redes e refúgios.

2.1. Aspectos gerais

No segundo e início do terceiro estádios, as ninfas ainda não forrageiam. Nesse período, elas absorvem água de orvalho diariamente. Durante o segundo estádio, as ninfas ainda estão dentro do ovissaco, mas elas para o exterior através de túneis revestidos por fios de seda, bebem água na superfície do ovissaco e folhas adjacentes, voltando em seguida. Essa atividade se inicia entre 7:00 e 7:30 hs da manhã e dura aproximadamente uma hora. Após a emergência definitiva das ninfas (final do segundo estádio), as ninfas permanecem agrupadas no interior de um refúgio de fios de seda. Toda manhã, entre 7:00 e 9:00 hs. as ninfas refazem alguns fios do refúgio e nesse momento bebem água de orvalho que foi depositado sobre os fios durante a noite.

É a partir das primeiras chuvas da primavera que as ninfas começam a se alimentar. Nesse período, as ninfas já estão em 3º estádio. Para tanto, são construídas diariamente as "redes de captura", formadas por várias telas orbiculares ligadas umas às outras e sustentadas por um fio suporte principal e outros secundários permanentes (fig. 11 e 12). O fio suporte principal (mais grosso e resistente) es-

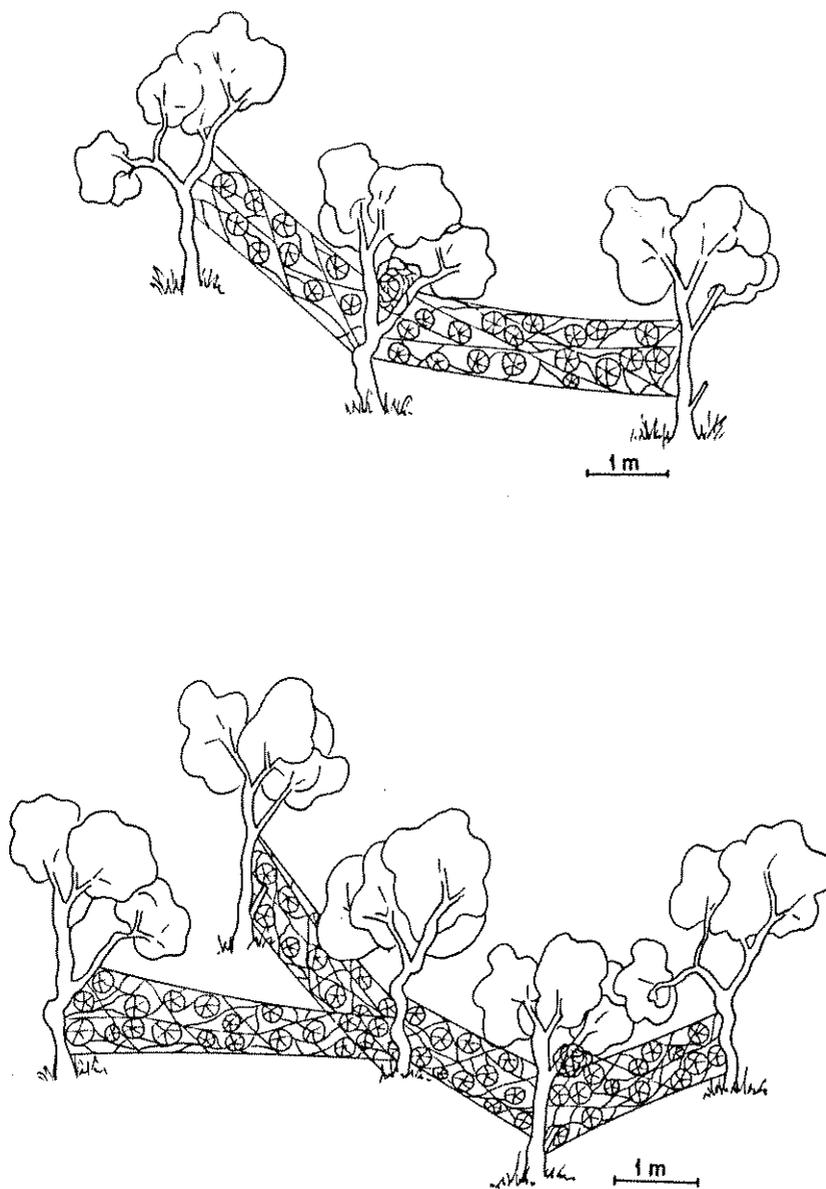


Fig. 11- Esquema da disposição das redes de captura em colônias de *Eriophora bitriata* no 5º (A) e 6º (B) estádios. Observações feitas em 10/10/84 e 12/12/84 respectivamente.

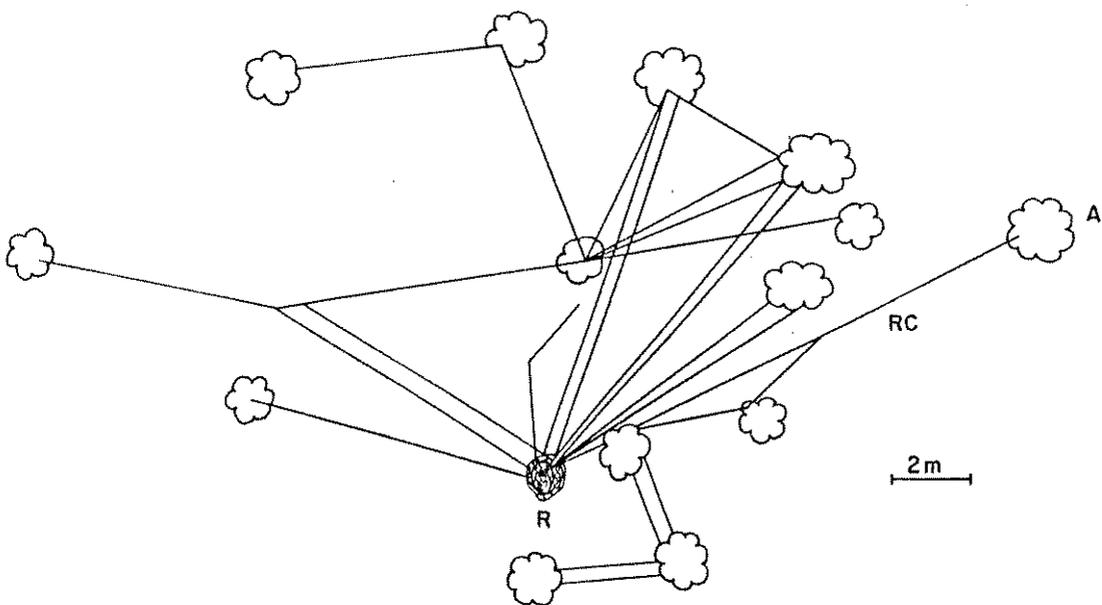


Fig. 12- Vista superior da disposição das redes de captura (RC) de uma colônia grande de *Eriophora bistriata* no 6º estágio. R= refúgio, A= árvores. Observação feita em 12/12/84, em Itirapina, São Paulo.

tende-se ao longo da linha superior da rede. Os fios suportes secundários são paralelos ou oblíquos ao principal e prendem a rede a vários pontos da vegetação. Estes fios suportes são construídos (e reforçados diariamente) por vários indivíduos (nem sempre os mesmos e nem sempre todos). As telas orbiculares são construídas entre os fios suporte, em geral dispostas verticalmente em relação ao chão. Apenas os fios das espirais das telas orbiculares são pegajosos.

Cada tela é construída por um único indivíduo e reabsorvida no final do período de captura por um ou mais indivíduos. Essa tela não é reabsorvida se estiver molhada por chuva.

2.2. Confeccção dos fios suportes

Foi observada a construcco de fios suportes por ninfas de 3º estágio, no "Campus" da Universidade Estadual de Campinas, em 17/05/84, de uma colônia proveniente de Piraju.

As ninfas de terceiro estágio, aproveitam-se de seu pequeno tamanho para construírem o fio suporte principal, confeccionando balões de fios de seda que planam. Após confeccionarem o primeiro balãozinho que guardaram entre as patas e as fiandeiras, soltam um longo fio (de 5 a 6 m), de maneira que permaneçam ligadas ao refúgio e planando na ponta do fio. Se a ponta do fio encostar em algum substrato, as ninfas esticam o fio e o reforçam. Caso contrário, as ninfas voltam pelo fio deixando outros balões de fios ao longo deste que ajudam o fio planar sozinho. Quando estes fios planantes se prendem a algum substrato, são também esticados e reforçados (fig. 13).

Os fios suporte secundários são construídos utilizando-se o fio suporte principal. As ninfas se penduram de vários pontos do

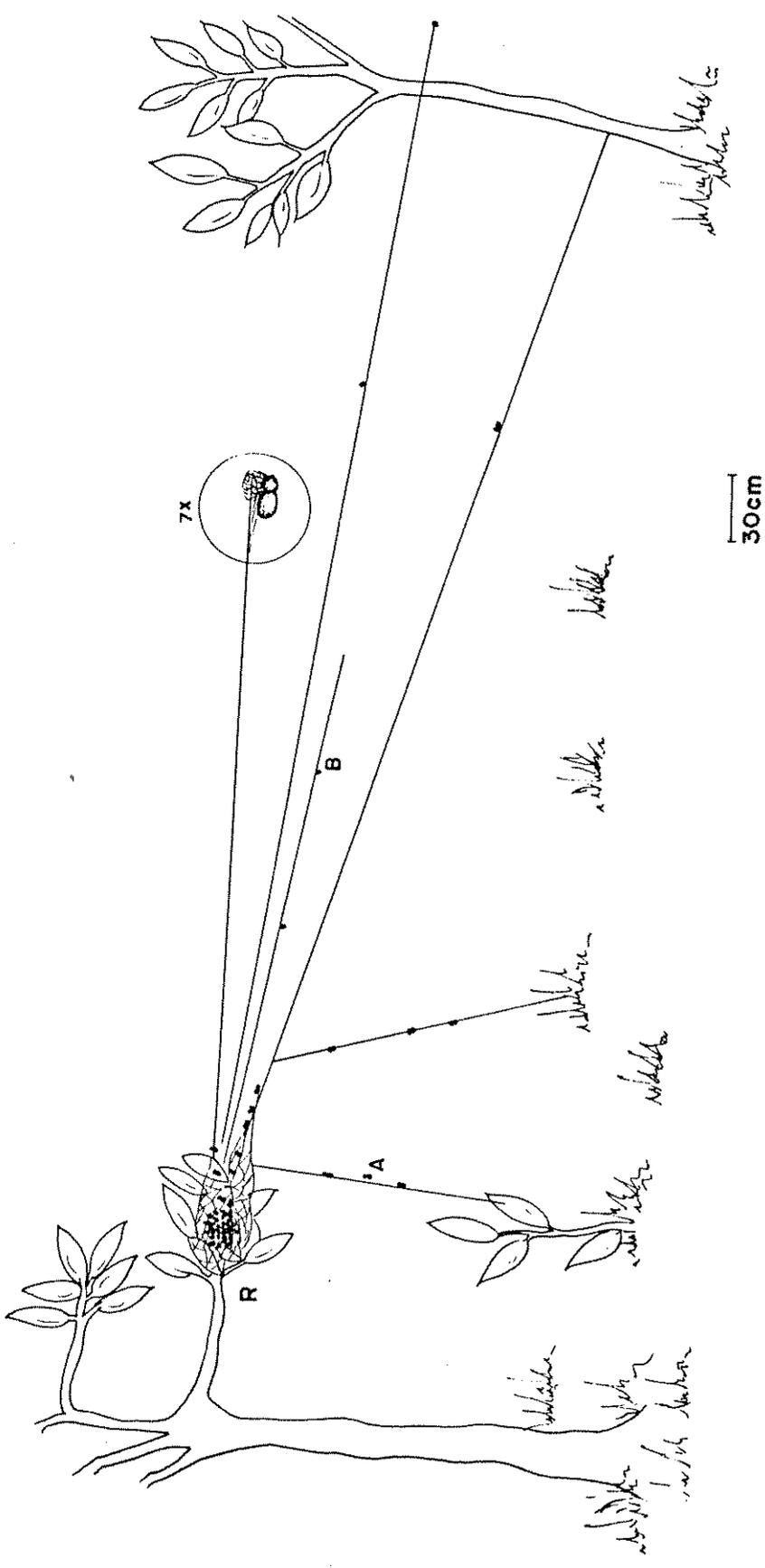


Fig. 13- Esquema da confecção de fios suporte (linhas retas) por nin-
fas jovens de *Eriophora bistriata*. R=refúgio, B=balões, A=aranhas.

fio suporte principal e ligam estes fios à vegetação ou aos fios secundários.

Do quarto estágio em diante, as ninfas não mais planam devido ao seu peso e então passam a construir os fios suporte principais de duas outras maneiras, uma delas é quando a ninfa se pendura de cabeça para baixo por um fio de seda, ligado ao refúgio ou outro substrato, ficando a aproximadamente 1 metro do chão. Nessa posição ela solta fios bem longos (cerca de 10 m de comprimento) que ficam planando, mas presos numa das pontas das fiandeiras da ninfa. Quando esse fio se prende à um substrato, a ninfa o estica e reforça. Esse comportamento foi observado uma vez, em aranhas de 5º estágio, em Itirapina (28/11/84) e uma vez em aranhas de 6º estágio, em Piraju (26/12/85). A segunda maneira, observada em aranhas da mesma colônia de Piraju, consiste nas ninfas se lançarem ao chão ligadas ao refúgio por um fio e se afastarem do refúgio sem deixar que o fio se prenda no trajeto. Quando chegam a uma certa distância (2 ou 3 m) prendem esse fio ao chão e o esticam.

Do quarto estágio em diante, os fios suportes só foram confeccionados quando se rompiam ou quando a colônia mudava de local. Entretanto eram reforçados diariamente.

Durante a confecção dos fios suportes indivíduos da colônia se tocam com os palpos e pernas dianteiras sempre que se encontram. Esse comportamento foi observado várias vezes em todos os estágios.

2.3. Confeção das telas

Entre os fios suporte secundários, as ninfas delimitam as áreas onde serão construídas suas telas orbiculares. Cada ninfa reúne os fios que atravessam sua área e constrói uma moldura. Com três ou quatro raios a ninfa delimita o ponto central da tela e então tece os outros raios. Quando os raios estão prontos, inicia-se a construção da espiral provisória, do centro para a periferia. A espiral permanente é construída da periferia para o centro e a medida que vai sendo feita, a ninfa reingere a espiral provisória. O sentido da construção da espiral provisória e permanente pode ser tanto horário quanto anti-horário.

Até o 6º estágio as telas são construídas muito próximas umas das outras (5mm entre a periferia de uma tela e outra) e há, durante a construção das telas, intensa interação entre os indivíduos da colônia. Sempre que há invasão do território onde está sendo construída uma tela, a aranha residente volta ao centro da tela e dá pulsos com as patas, fazendo vibrar os fios de seda, até que o intruso se afaste. Geralmente a aranha que inicia a construção primeiro, expulsa uma vizinha que quer utilizar a mesma área. Entretanto, quando as duas iniciam a delimitação do território ao mesmo tempo, permanece na área a mais insistente. Uma vez foi observado duas aranhas construindo a mesma tela . No final da construção, elas se encontraram no centro da tela, quando então uma expulsou a outra, que ficou na periferia. A partir do 7º estágio as telas são mais afastadas e essas interações são raras.

Após a dispersão da colônia, as fêmeas adultas constroem suas telas solitariamente, a partir de um fio suporte de 1 a 2 m que elas também constroem sozinhas.

2.4. Aspectos gerais das redes de captura

Com o crescimento das ninfas há um aumento na área total (fig. 14), no número e na altura das redes, no tamanho das telas (fig. 15), no número de espirais (fig. 16) e na malha da tela (fig. 17). O número de raios não aumenta com a idade da aranha (fig. 18). Alguns aspectos mais relevantes foram observados sobre essas variações.

- a) Área das redes: a área das redes aumenta porque a área das telas aumenta com o crescimento das aranhas e também porque as telas ficam mais afastadas umas das outras nos últimos estádios.
- b) Número das redes: as ninfas de 3º e 4º estádio constroem apenas uma ou duas redes que sustentam todas as telas. Do quinto estádio em diante o número de redes aumenta e há menos telas por rede.
- c) Altura das redes: no 3º e 4º estádios as ninfas constroem suas pequenas redes entre arbustos, ocupando uma faixa do extrato aéreo de 0,5 - 1,5 m. Do quinto estádio em diante as redes se prendem a árvores maiores e tipicamente utilizam uma faixa do extrato aéreo de 1 - 6 m.
- d) Diâmetro das telas, número de espirais e raios, e tamanho da malha da tela: com exceção dos raios, todos os outros parâmetros tem correlação positiva com o crescimento das ninfas, isto é, o tamanho da tela é proporcional ao tamanho da ninfa.

2.5. Ingestão das telas

Diariamente, após o período de captura, as aranhas ingerem as telas e os fios suporte secundários. A aranha inicia esta atividade caminhando do centro para a periferia, puxando e ingerindo

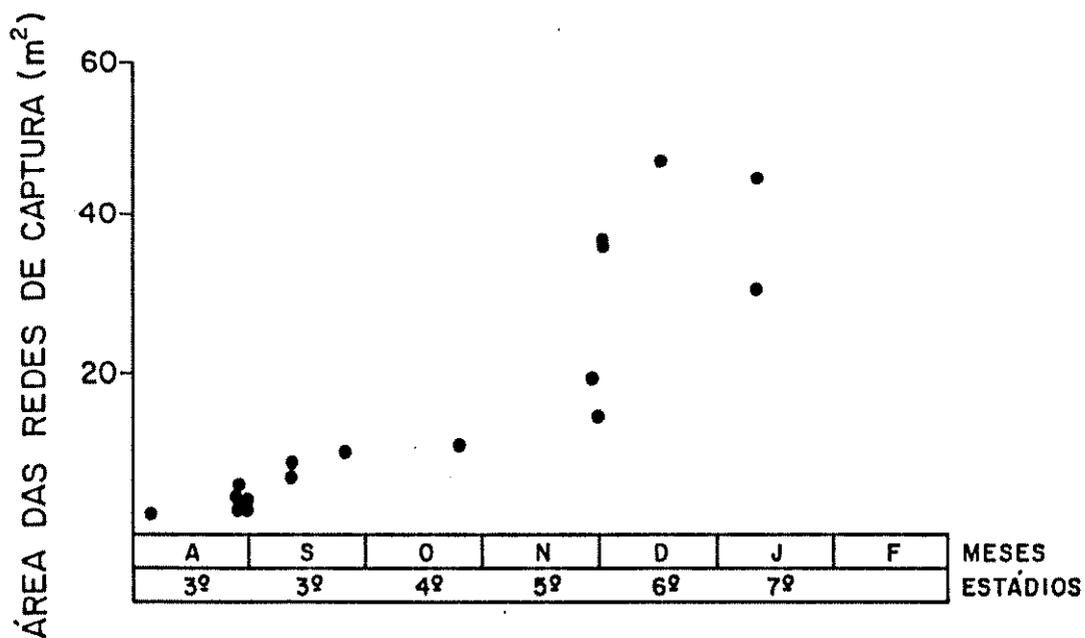


Fig. 14- Área total das redes de captura de Eriophora bistriata, de colônias da geração 1 (1984) em diferentes fases desenvolvimento, em Itirapina, São Paulo.

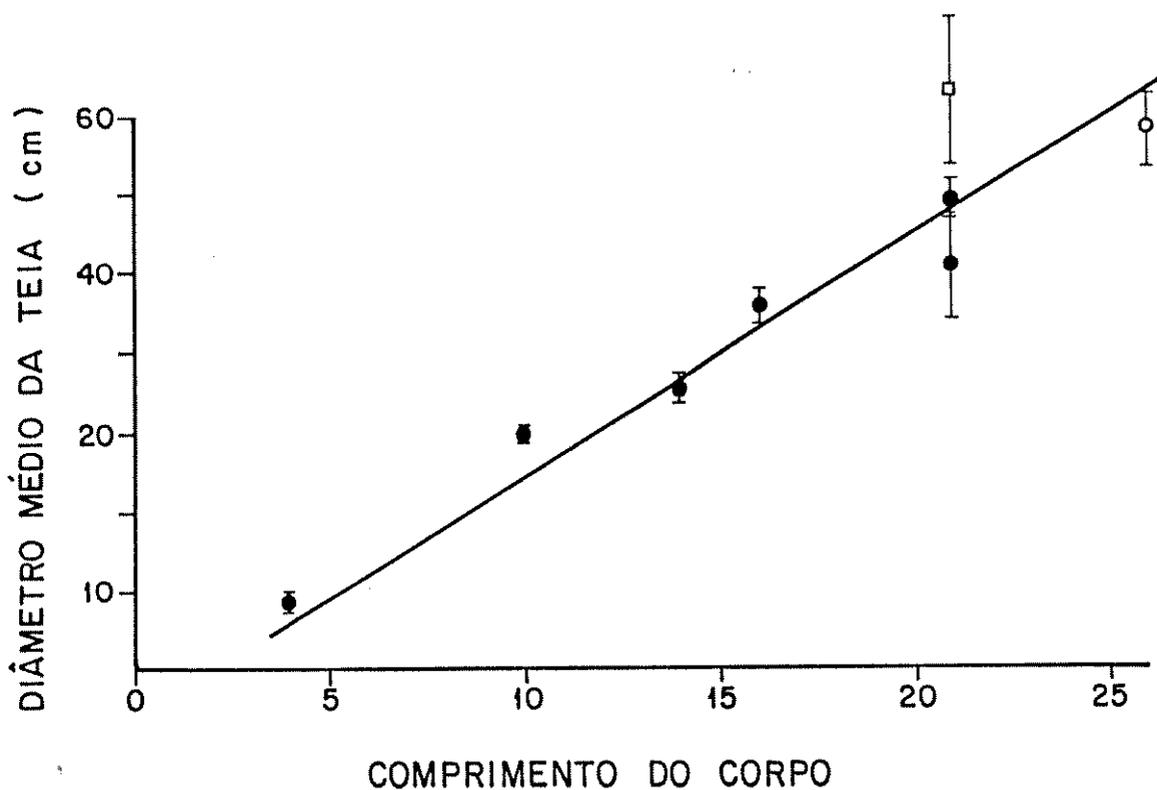


Fig. 15- Diâmetro médio (e Erro Padrão) das teias de *Eriophora bistriata* da geração 1, em diferentes fases do desenvolvimento

$$(y = -1,63 + 2,25 X; r = 0,98; p < 0,001; g.l. 5).$$

Símbolos: ● ninfas em colônias (N= 10)

○ fêmeas solitárias em 27/2/85 (N= 4)

□ fêmeas solitárias em 25/3/85 (N= 7)

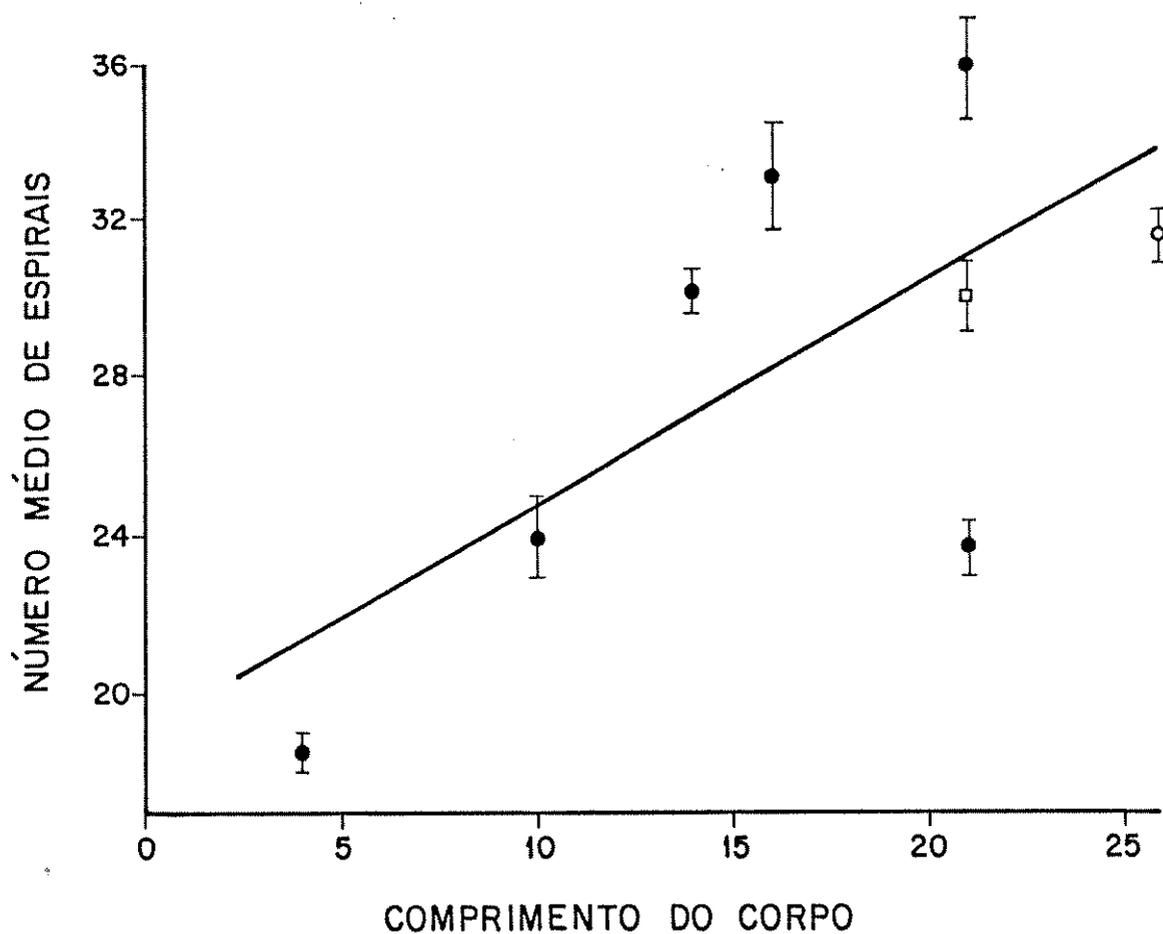


Fig. 16- Número médio (e Erro Padrão) de espirais das telas de *Eriopora bistriata* da geração 1, em diferentes fases do desenvolvimento ($y = 19,37 - 0,55 X$; $r = 0,66$; $p < 0,001$; g.l. 5).

Símbolos: ● ninfas em colônias (N= 10)

○ fêmeas solitárias em 27/2/85 (N= 4)

□ fêmeas solitárias em 25/3/85 (N= 7)

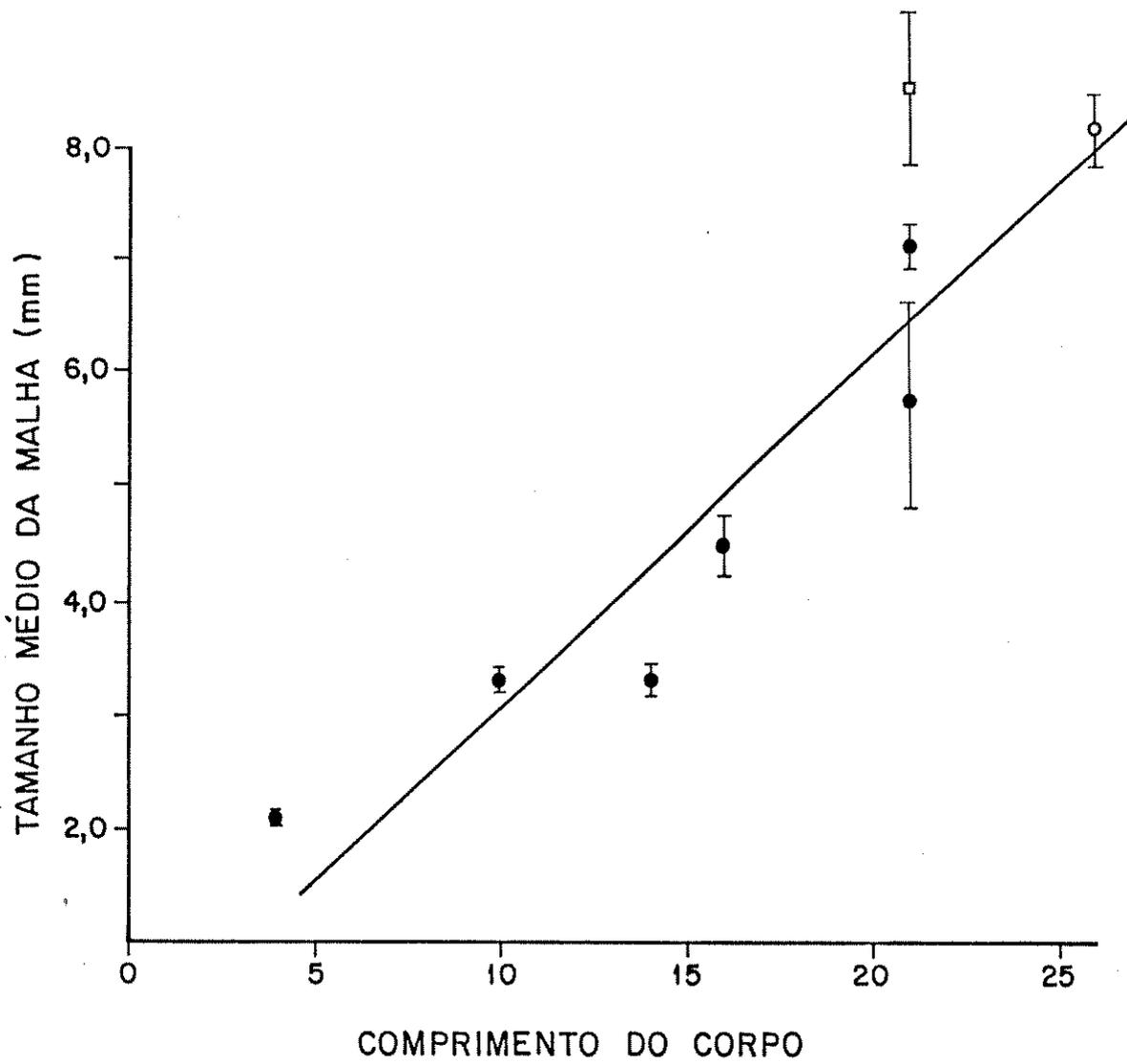


Fig. 17- Tamanho médio (e Erro Padrão) das malhas das teias de *Eriopora bisetiolata* da geração 1, em diferentes fases do desenvolvimento.

($y = 0,42 + 0,28 X$; $r = 0,94$; $p < 0,001$; g.l.5).

Símbolos: ● ninfas em colônias (N= 10)

○ fêmeas solitárias em 27/2/85

□ fêmeas solitárias em 25/3/85

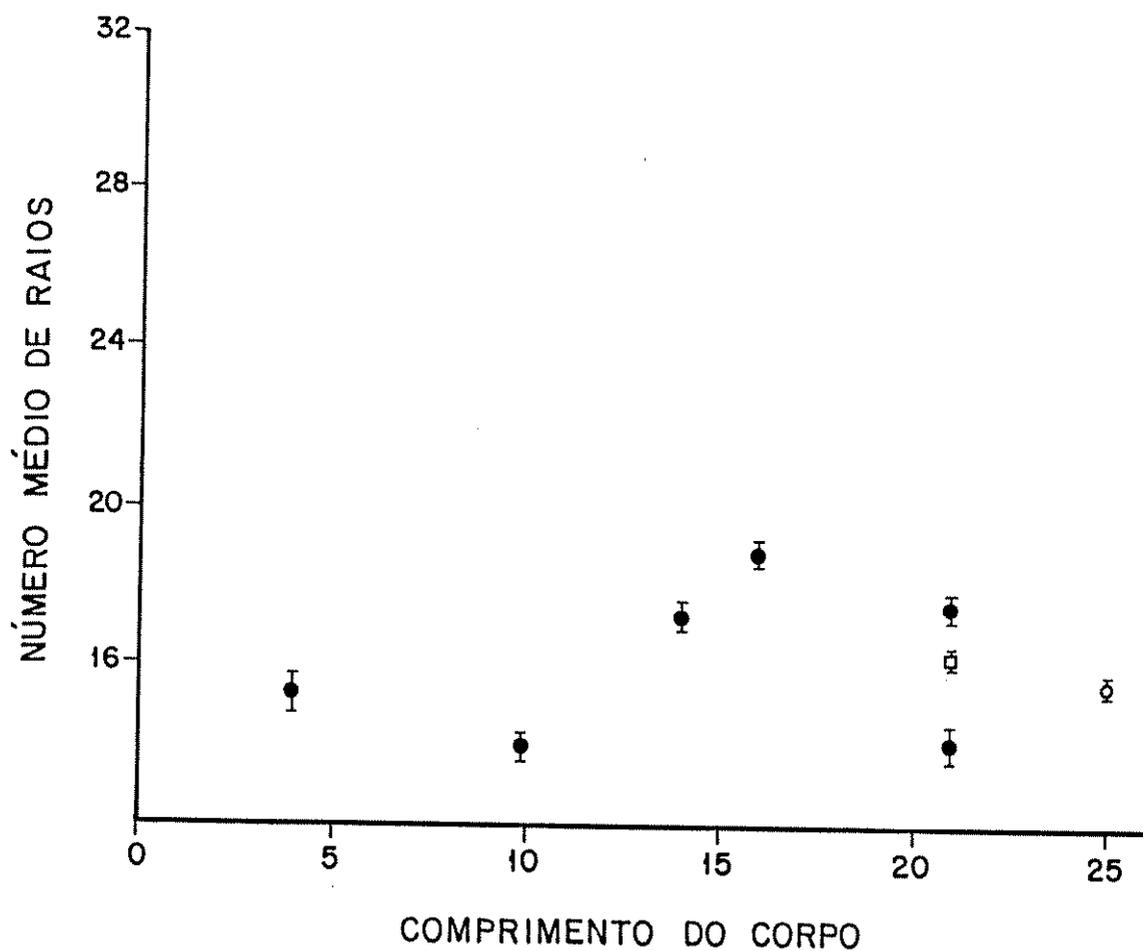


Fig. 18- Número médio (e Erro Padrão) de raios das telas de *Eriophora bistriata* da geração 1, em diferentes fases do desenvolvimento ($y = 15,50 + 0,03 X$; $r = 0,12$; NS; g.l. 5).

Símbolos: ● ninfas em colônias (N= 10)

○ fêmeas solitárias em 27/2/85 (N= 4)

□ fêmeas solitárias em 25/3/85 (N= 7)

os fios. Volta para o centro e repete a mesma sequência comportamental ingerindo de $1/3$ a $1/2$ da teia de cada vez. Durante a ingestão, há limpeza de resíduos e ingestão de presas muito pequenas que não haviam sido aproveitadas anteriormente. Em 27/09/84 foi observado o comportamento de ingestão de teias por ninfas de 3º estágio, em uma colônia em Itirapina, desde o início desta atividade (18:30 hs.) até seu final (19:10 hs.). Cerca de metade das ninfas ingeriram teias que não eram suas, sendo que algumas ingeriram teias de ninfas que estavam se alimentando. Parece haver uma tendência de, após o 4º estágio, das ninfas ingerirem suas próprias teias. Em 26/09/84, em Itirapina, foi observado uma aranha que não tinha se alimentado, expulsar uma intrusa, e depois reabsorver sua própria teia e outra vizinha que estava vazia.

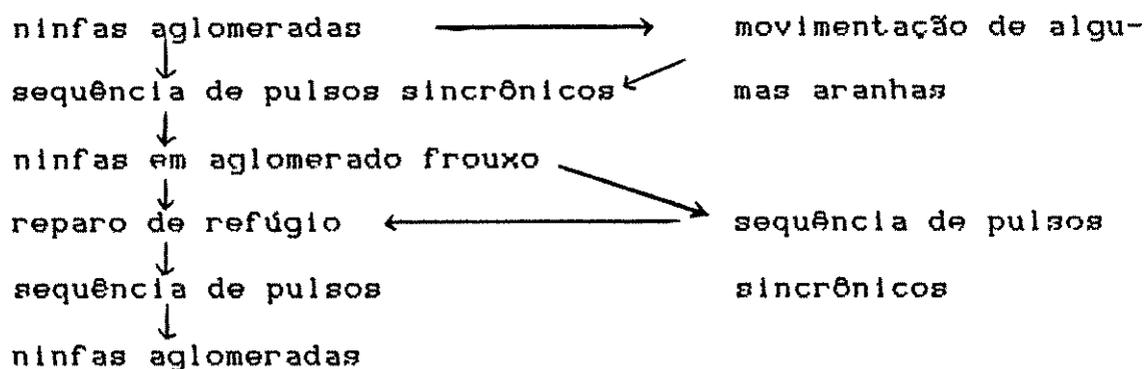
A medida que um grupo de aranhas inicia o processo de ingestão, as aranhas vizinhas começam a apresentar o mesmo comportamento parecendo haver um estímulo por parte das que iniciam. As aranhas que não capturaram presa ou aquelas que estão se alimentando são as últimas a ingerirem suas teias.

Durante a reabsorção há limpeza de resíduos e ingestão de presas muito pequenas que haviam sido desprezadas.

2.6. Refúgios

Durante toda a fase colonial, as ninfas, quando não estão ativas, repousam no centro de um refúgio de fios de seda. Este é formado por fios não pegajosos, dispostos irregularmente, formando uma densa malha (Fig. 7).

Diariamente, todos os indivíduos da colônia, ao mesmo tempo, reparam o refúgio após uma sequência de pulsos que indica o início dessa atividade. O reparo do refúgio é feito nos horários crepusculares por ninfas de 3º estágio, e após o período de captura do 4º estágio em diante. Após o término da atividade de reparo há uma outra sequência de pulsos quando então os indivíduos retornam ao centro do refúgio. A sequência do comportamento de reparo pode ser representado da seguinte maneira:



Definições:

"ninfas aglomeradas"- as ninfas estão inativas, em íntimo contato corporal,

"aglomerado frouxo"- as ninfas, ainda inativas e aglomeradas, são afastadas alguns milímetros umas das outras,

"pulsos"- são movimentos que as ninfas fazem, esticando e contraindo as pernas, provocando uma vibração repentina nos fios do refúgio.

Ao longo do desenvolvimento, há uma tendência das aranhas procurarem locais mais altos para o refúgio, nas extremidades de ramos de árvores, até o 6º estágio. A partir do 7º estágio as colônias fazem refúgios próximos ao solo entre a base de troncos e o capim (fig. 19).

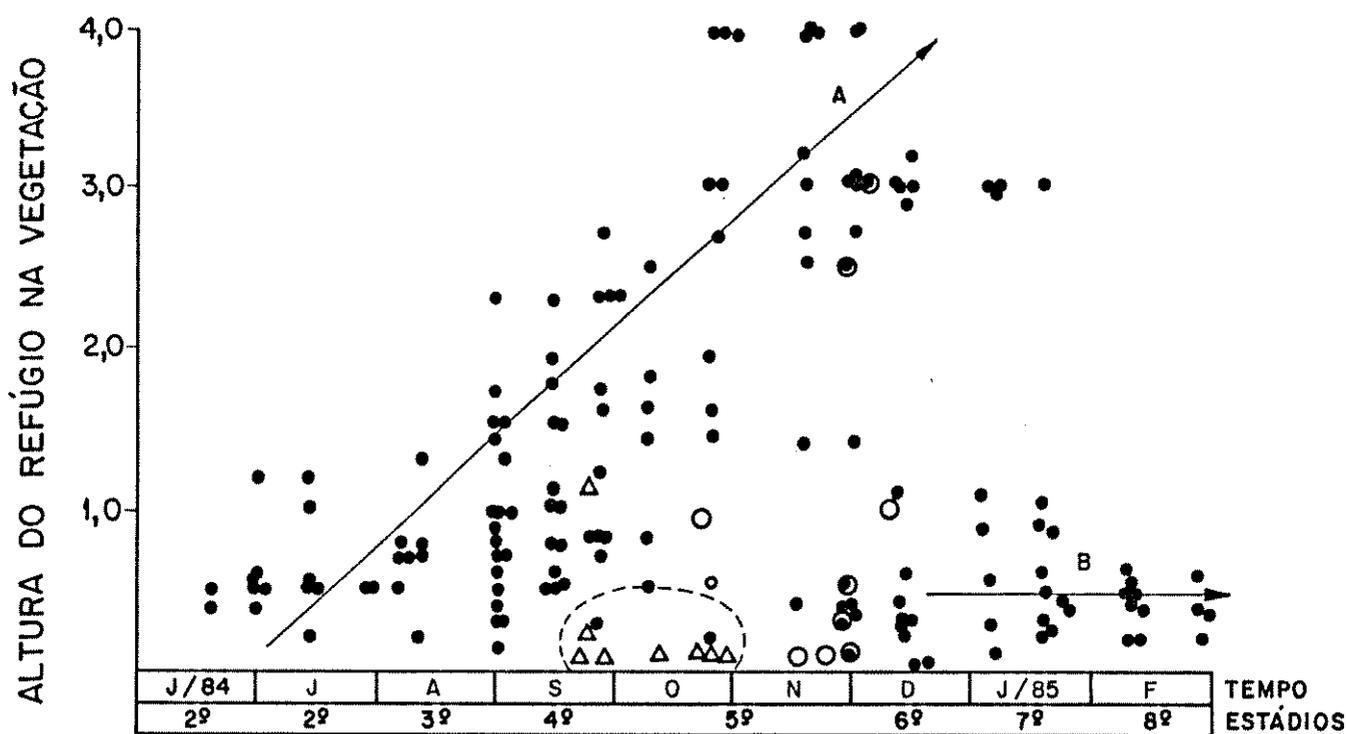


Fig. 19- Altura dos refúgios na vegetação a partir do chão, durante o desenvolvimento das aranhas. De junho à dezembro as colônias de *Eriophora bistriata* (●) ocupam alturas cada vez mais altas (linha A). Nessa fase *Eriophora* sp (Δ) ocupa locais próximos ao chão. Em janeiro e fevereiro há uma tendência de *E. bistriata* ocupar locais também próximos ao chão (linha B). (○) - colônias mistas.

O tamanho do refúgio é maior se a colônia é composta por um número grande de indivíduos. Com o crescimento das ninfas, o tamanho do refúgio aumenta e os fios ficam mais grossos e resistentes (fig. 20).

2.7. Mudanças das colônias

Durante o desenvolvimento as colônias mudam várias vezes de local (cerca de uma vez por mês). Parece haver uma tendência das aranhas mudarem com maior frequência nos primeiros estádios, principalmente entre o 4º e o 5º (Fig. 21).

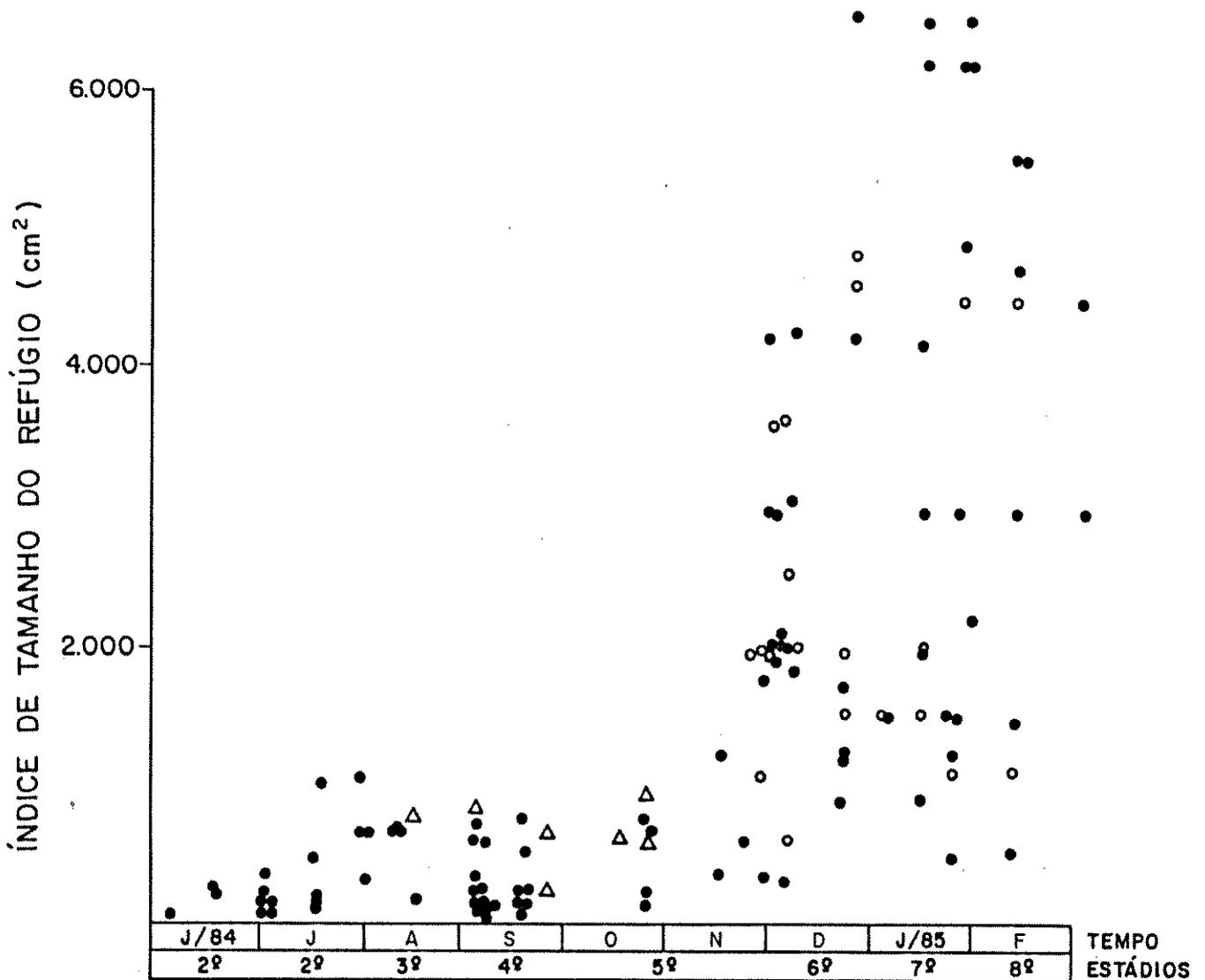


Fig. 20- índice de tamanho de refúgio (diâmetro maior x diâmetro menor) ao longo do desenvolvimento das ninfas de *Eriophora bistriata* (●), *Eriophora* sp. (Δ) e de colônias mistas (○).

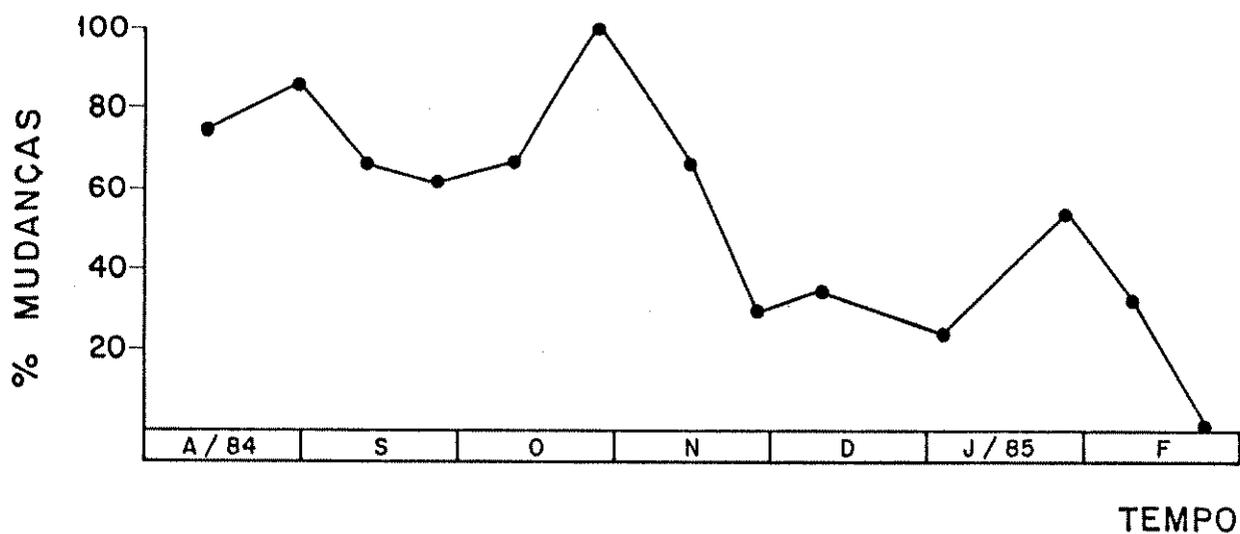


Fig. 21- Porcentagem de colônias da geração 1 de *Eriophora bistrata* que mudaram pelo menos uma vez num intervalo de 15 dias, em Itirapina, São Paulo.

3. Forrageamento

3.1. Disponibilidade de presas potenciais (insetos voadores)

Foram amostrados, com armadilha pegajosa, um total de 855 insetos em 7 amostras bimestrais. Os insetos amostrados com maior frequência foram dípteros (75,6%), himenópteros (8,2%), homópteros (6,8%) e coleópteros (7,0%).

3.1.1. Periodicidade de voo dos insetos

A maioria dos insetos diurnos voa no final da tarde e no crepúsculo entre 16:00 e 18:00 hs., bem como, nos dias chuvosos, no início da manhã entre 7:30 e 9:30 hs. (fig. 22).

Há evidências de alguns taxa possuem padrões de periodicidade de voo, isto é, voam principalmente num determinado horário. Devido a grande quantidade de Dohrniphora em relação aos outros dípteros, esse grupo foi analisado separadamente.

Dípteros (excluindo Dohrniphora) voam durante todo o dia (fig. 23 e 24 e tabela 3).

Dohrniphora são mais abundantes no final da tarde e no crepúsculo (16:00 às 18:00 hs.) bem como no início da manhã, nos dias chuvosos. Nos meses chuvosos estes insetos sempre ocorreram em grande números (fig. 23 e 25 e tabela 4).

Homópteros são mais abundantes ao crepúsculo (17:00 e 18:00 hs.) em pequenos números (fig. 23 e 26 e tabela 5).

Coleópteros e Lepidópteros voam principalmente à noite (fig. 23 e 27 e tabela 6). Nenhum coletor utilizado foi eficiente para capturar esses insetos quando estes ultrapassam 5 mm de compri

mento porque estes conseguem escapar da cola da armadilha. Entretanto, observações diretas, coletas de puçá (tabela 7), restos de exoesqueleto das presas que caíram nas telas (tabelas 8 e Fig. 28), mostraram que coleópteros grandes são abundantes à noite e lepidópteros também, mas em menor quantidade.

Para analisar a disponibilidade dos três taxons mais abundantes, Homoptera, Diptera (exceto Dohrniphora) e Dohrniphora, foi empregada uma análise de variância múltipla para o modelo misto, com os fatores horário e taxon, fixos e dias de amostragem, randômico (tabela 9).

As coletas do mês de setembro foram analisadas com mais detalhe, pois é nesse período que as ninfas forrageiam durante o dia. A proporção de número e biomassa de cada ordem nos diferentes horários é apresentada na fig. 29 e tabela 10 . Dohrniphora é abundante em número e biomassa, à tarde e no crepúsculo. Diptera (exceto Dohrniphora) é abundante nesses horários em número mas não em biomassa. Homoptera é mais abundante em número e biomassa no final da tarde e ao crepúsculo. Hymenoptera, principalmente formigas aladas, voaram principalmente no meio do dia. Noventa e oito por cento da biomassa de Coleoptera foi coletada à noite, entretanto isso corresponde a apenas 50% do total do indivíduos, significando que os coleópteros noturnos são maiores.

3.1.2. Periodicidade de voo dos insetos por classe de tamanho

A disponibilidade de insetos de diferentes tamanhos, no dia 27/10/85, varia em horários diferentes (fig. 30). Os insetos pequenos voam preferencialmente à tarde e no crepúsculo. Os insetos médios e grandes não exibem um horário evidente de maior abundância.

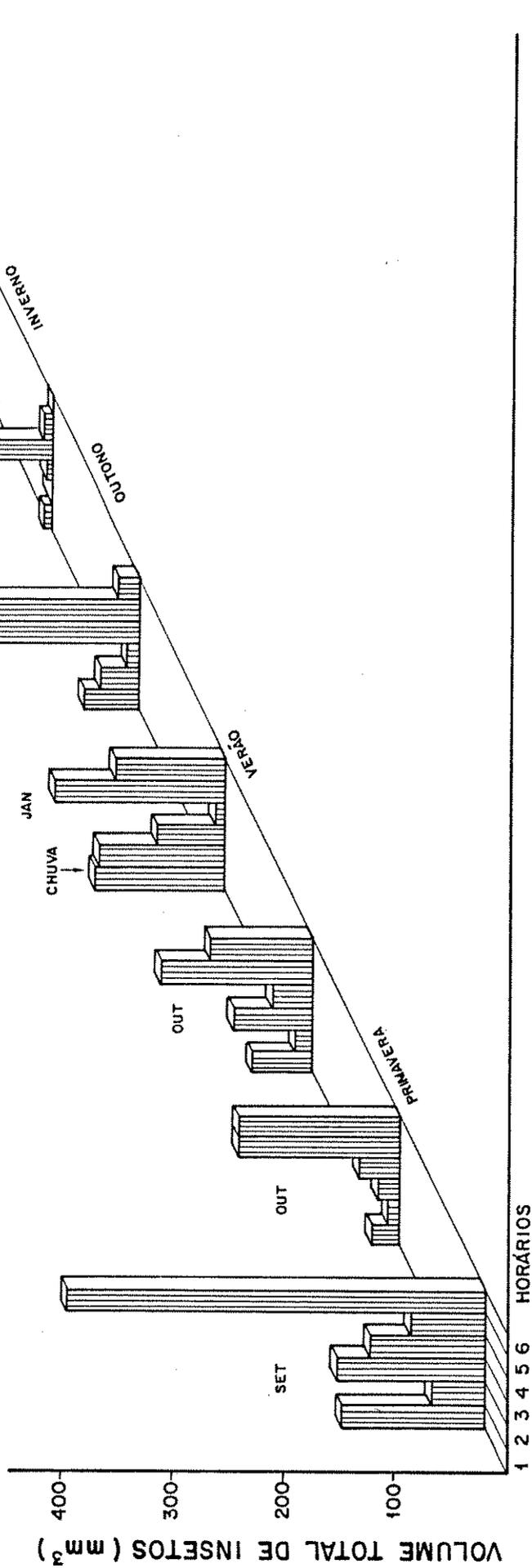


Fig. 22- Volume total de insetos, coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo. 1- crepúsculo da manhã, 2- 9:00 às 10:00, 3- 12:00 às 13:00, 4- 15:30 às 16:30, 5- crepúsculo da tarde , 6- 20:00 às 21:00.

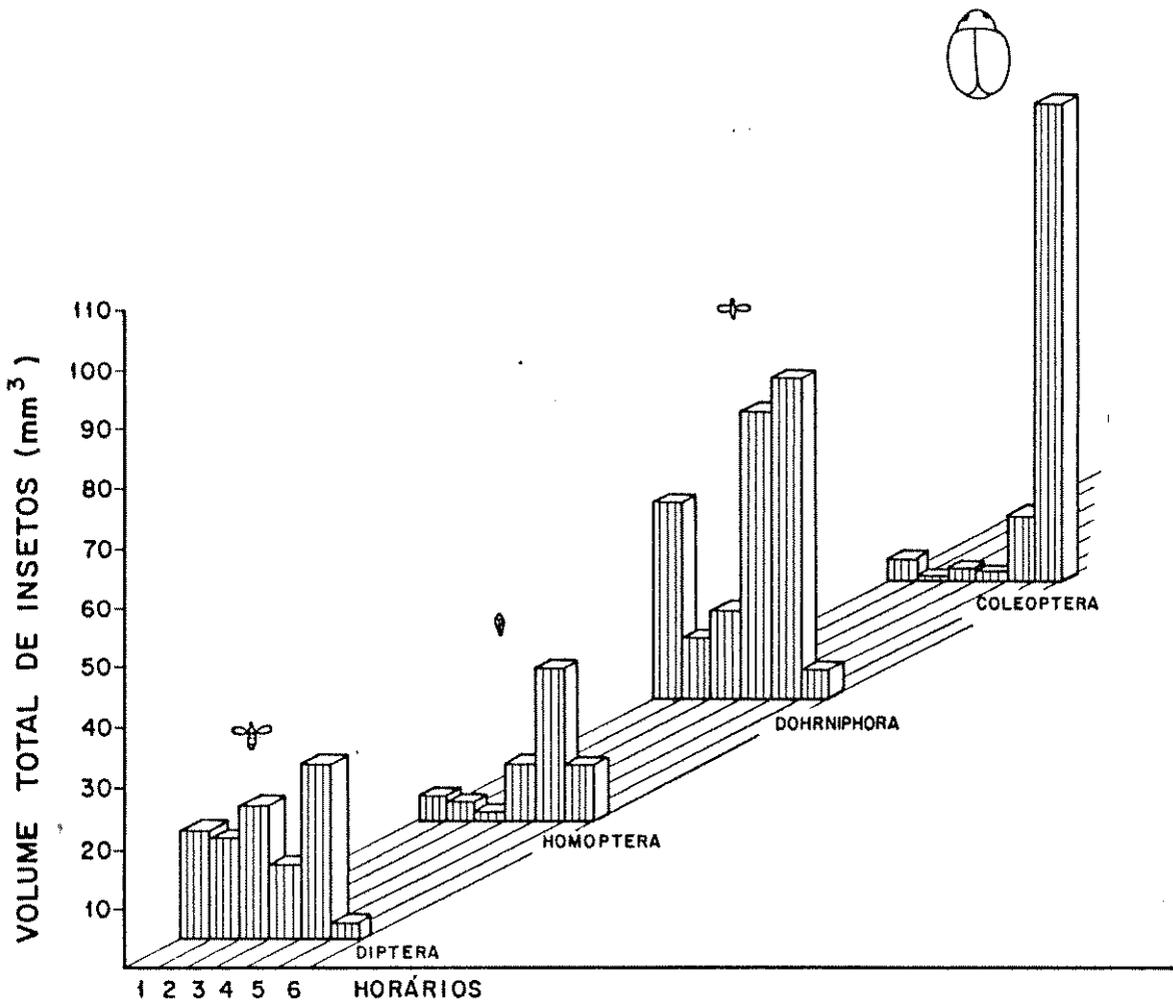


Fig. 23- Volume total das ordens mais frequentes de insetos, coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia (mesmos horários da figura 22). Os volumes são médias das coletas dos meses chuvosos (set., out., jan., fev.). Os desenhos representam o tamanho médio dos insetos coletados.

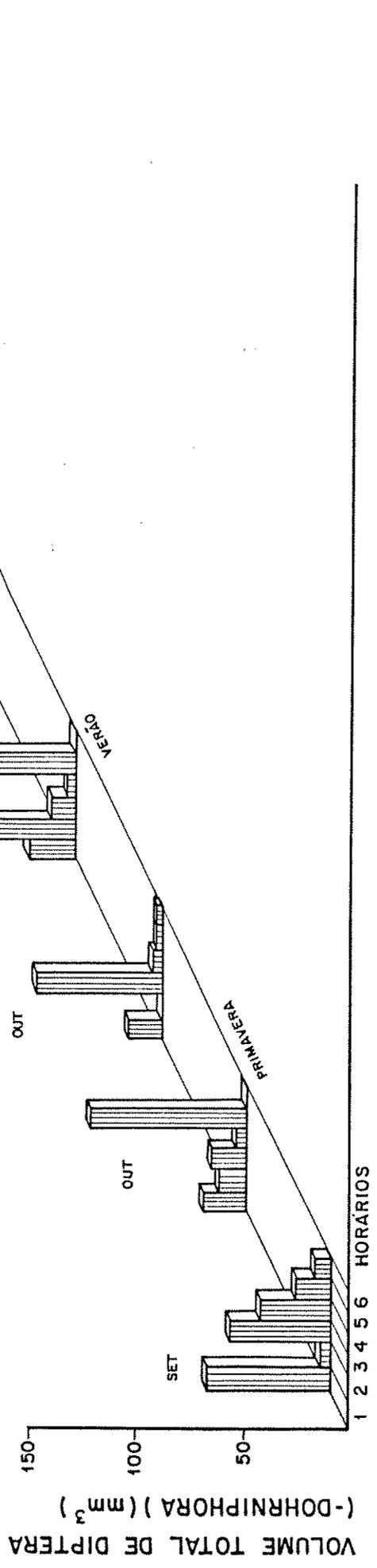


Fig. 24- Volume total de Diptera (com exceção de *Dohrniphora*), coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo (mesmos horários da figura 22).

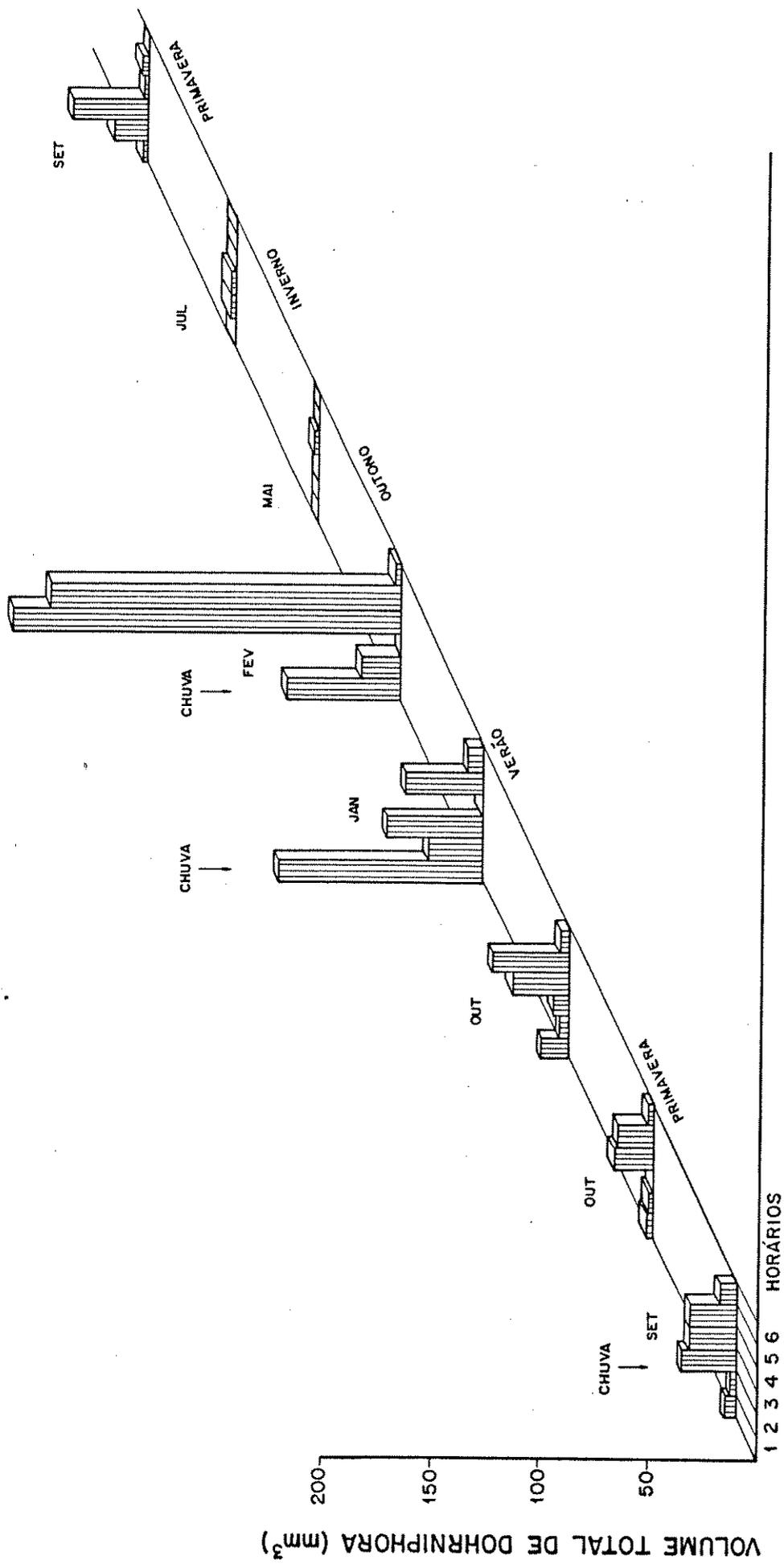


Fig. 25- Volume total de *Dohrniphora* (Diptera), coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo (mesmos horários da figura 22).

Tab. 4- Volume total (mm) de Dohrniphora, coletados em armadilha pe-
gajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo.

DATAS	HORÁRIOS					
	7:00	9:00	12:00	15:30	17:30	20:00
27/09/84	4	2	25	20	20	8
27/10/84	2	1	0	17	16	2
25/10/84	13	5	8	26	36	4
04/01/85	94	26	44	0	38	8
12/02/85	53	18	0	177	160	2
15/05/85	0	0	0	2	0	0
16/07/85	0	2	2	0	0	0
MÉDIA SET. A FEV.	33,2	10,4	15,4	48	54	4,8
S	1264,56	97,81	287,8	4234,8	2883,2	7,36

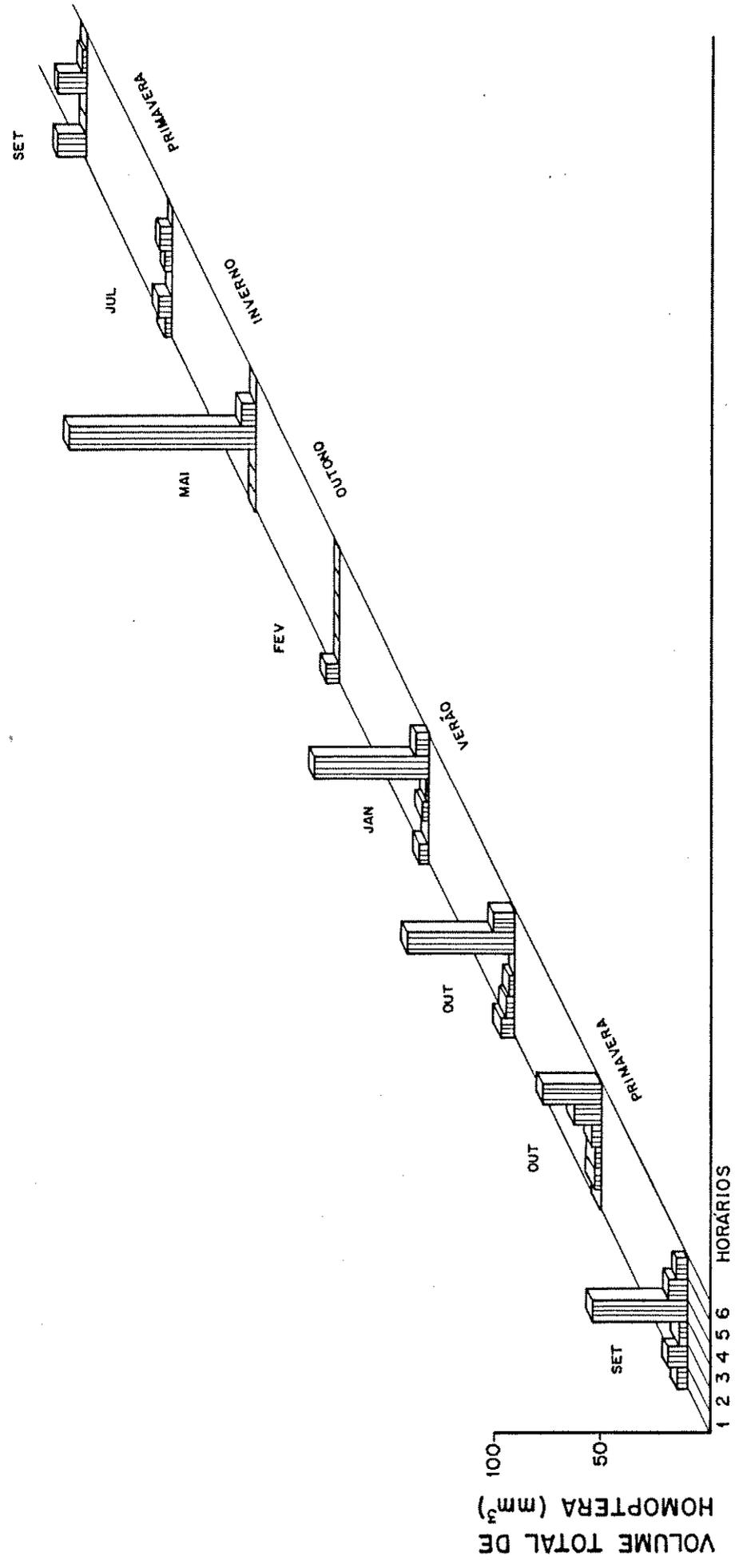


Fig. 26- Volume total de Homoptera, coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo (mesmos horários da figura 22).

Tab. 5- Volume total (mm) de Homoptera, coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo.

DATAS	HORARIOS					
	7:00	9:00	12:00	15:30	17:30	20:00
27/09/84	3	9	3	42	12	4
27/10/84	0	2	1	3	12	27
25/10/84	7	4	2	0	50	10
04/01/85	4	0	2	0	52	6
12/02/85	7	0	0	0	0	0
15/05/85	0	0	0	86	6	0
16/07/85	2	5	0	2	4	0
MÉDIA SET. A FEV.	4,2	3	1,6	9	25,2	9,4
S	6,96	11,2	1,04	273,6	46,33	87,84

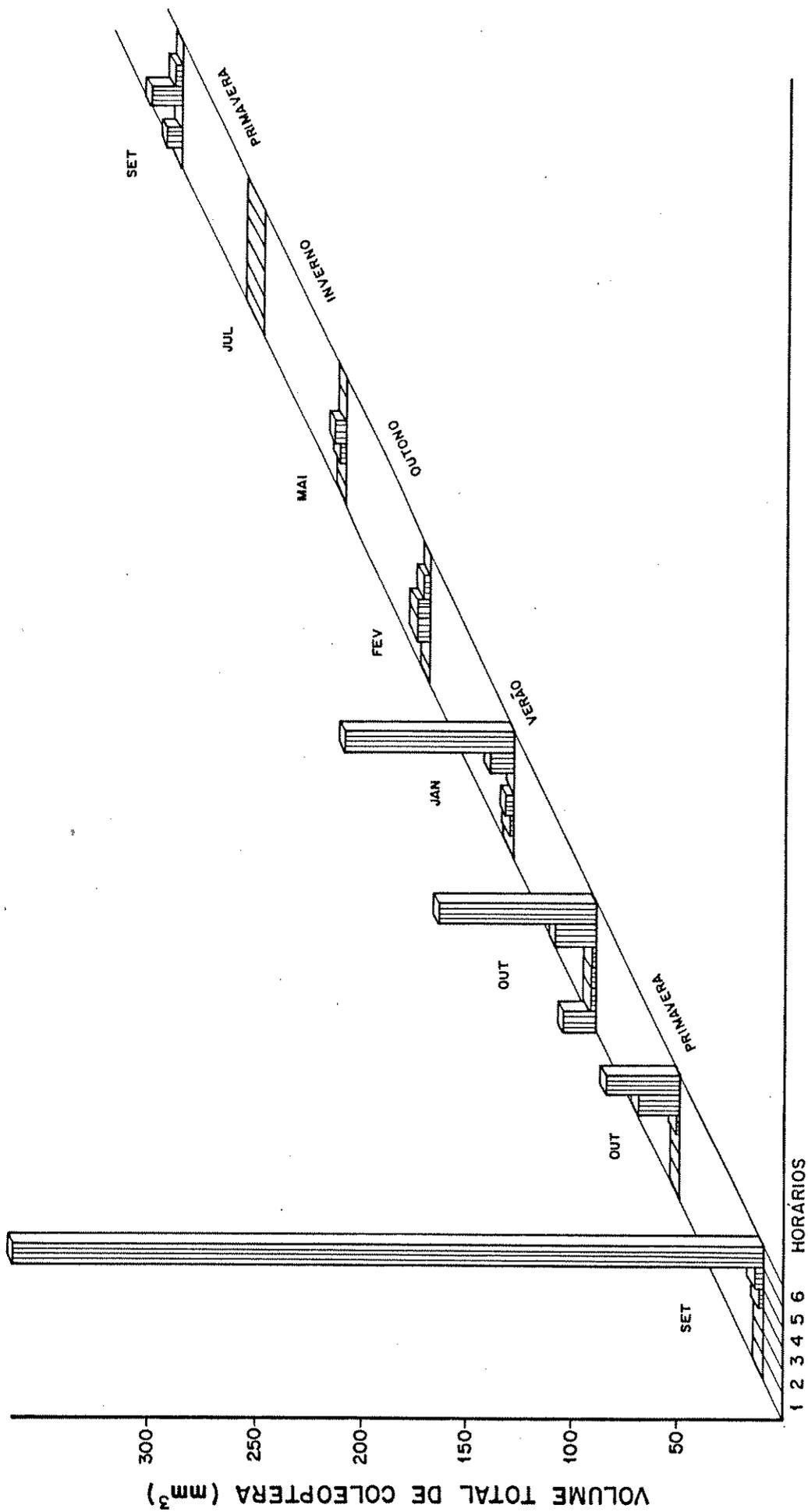


Fig. 27- Volume total de Coleoptera, coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo (mesmos horários da figura 22).

Tab. 6- Volume total (mm) de Coleoptera, coletados em armadilha pegajosa, ao longo do dia, em Itirapina, São Paulo.

HORÁRIOS						
DATAS	7:00	9:00	12:00	15:30	17:30	20:00
27/09/84	0	0	0	1	4	354
27/10/84	0	0	0	2	20	34
25/10/84	17	2	2	0	20	74
04/01/85	0	1	3	0	10	80
12/02/85	0	0	6	6	0	0
15/05/85	0	0	2	4	0	0
16/07/85	0	0	0	0	0	0
MÉDIA SET. A FEV.	3,4	0,6	2,2	1,8	10,8	108,4
S	46,24	0,64	4,84	4,96	66,56	15919,04

Tab. 7- Porcentagem (volume) das ordens de insetos amostrados com varredura de puçá, às 20:00 hs, em Itirapina, São Paulo.

DATA	Coleoptera	Lepidoptera	outros	N	Volume total
	%	%	%		(mm)
25/10/85	89	11	0	4	61,0
21/11/85	98	0	2	12	885,7
16/12/85	88	12	0	9	410,7

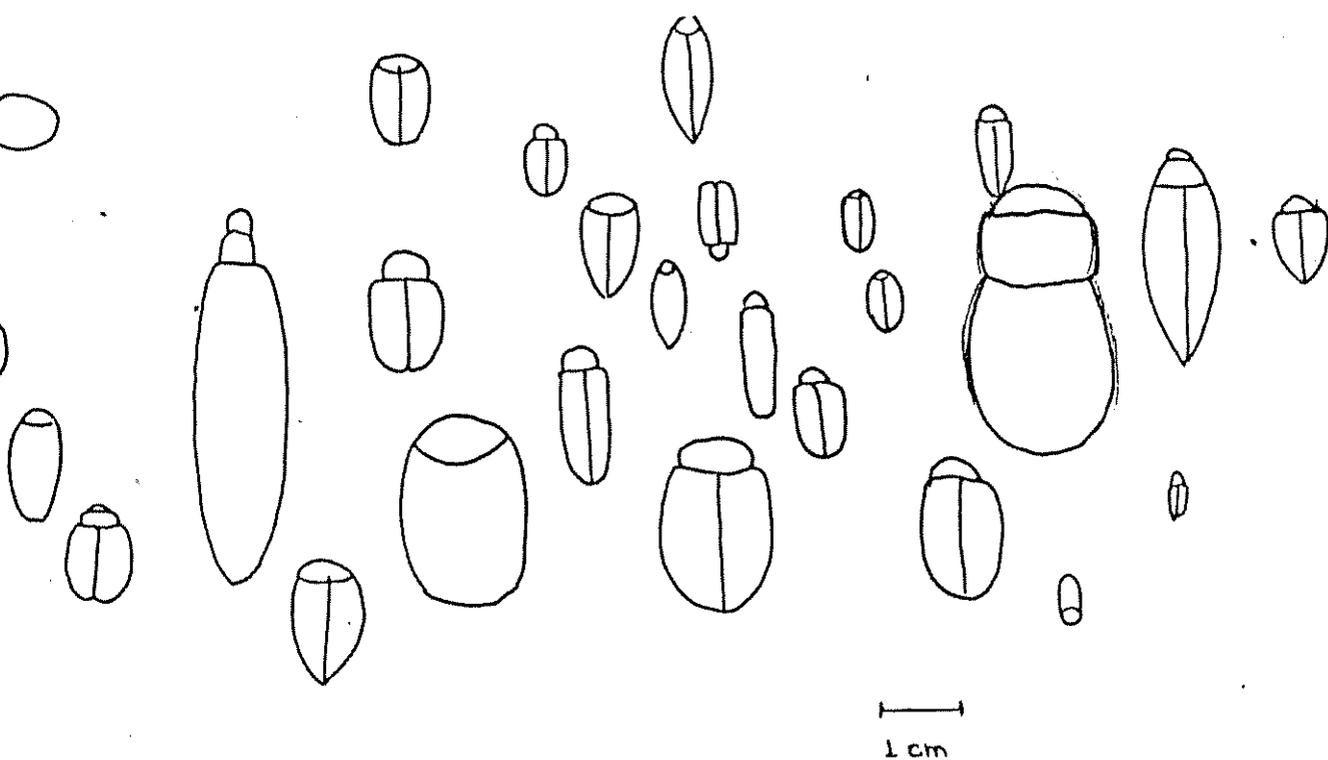


Fig. 28- Contorno dos restos de exoesqueleto de presas, coletadas sob as redes de redes de captura de Eriophora bistriata no período de 12/12/84 à 3/3/85, em Itirapina, São Paulo.

Tab. 8- Tamanhos de presas, identificadas através do exoesqueleto, coletados sob as redes de captura de Eriophora bistrata e estimativas dos respectivos volumes.

DATA	COLONIA	ORDEM	Compr.(mm)	Larg.(mm)	volume(mm)
12/12/84	59	Coleoptera	11	6	396
12/12/84	59	Hemiptera	15	5	375
12/12/84	59	Coleoptera	14	6	504
12/12/84	59	Coleoptera	10	5	250
12/12/84	59	Coleoptera	11	4	176
12/12/84	59	Coleoptera	14	4	224
12/12/84	59	Coleoptera	12	5	300
12/12/84	59	Coleoptera	25	7	1225
12/12/84	59	Coleoptera	8	4	128
12/12/84	59	Coleoptera	32	16	8192
12/12/84	59	Coleoptera	11	7	539
12/12/84	59	Hemiptera	10	5	250
12/12/84	59	Coleoptera	8	4	128
12/12/84	59	Coleoptera	12	4	192
12/12/84	59	Coleoptera	9	4	144
12/12/84	23	Coleoptera	7	4	112

(continua)

Tabela 8 (continuação)

12/12/84	-	Coleoptera	14	4	224
12/12/84	71	Coleoptera	13	5	325
12/12/84	71	Coleoptera	8	5	200
12/12/84	71	Coleoptera	17	5	425
12/12/84	71	Coleoptera	7	3	63
3/1/85	10	Coleoptera	6	4	96
3/1/85	10	Coleoptera	10	5	250
3/1/85	10	Coleoptera	15	5	375
3/1/85	10	Coleoptera	15	5	375
3/1/85	10	Coleoptera	10	5	250
3/1/85	10	Coleoptera	8	6	288
3/1/85	59	Lepidoptera	45	11	5445
3/1/85	59	Coleoptera	24	13	4056
3/1/85	59	Coleoptera	19	5	475
3/1/85	59	Coleoptera	23	12	3312
3/1/85	59	Coleoptera	17	10	1700
3/1/85	59	Coleoptera	11	6	396
3/1/85	59	Coleoptera	10	4	160
3/1/85	59	Coleoptera	13	6	468
3/1/85	59	Coleoptera	10	3	90
3/1/85	59	Coleoptera	8	4	128
3/1/85	59	Coleoptera	10	5	250
3/1/85	59	Coleoptera	11	6	396
3/1/85	59	Coleoptera	15	6	540
3/1/85	59	Coleoptera	13	6	468

(continua)

(Tabela 8 - continuação)

3/1/85	59	Coleoptera	8	5	200
11/2/85	s/nº	Coleoptera	30	12	4320
11/2/85	s/nº	Coleoptera	25	12	3600
11/2/85	s/nº	Coleoptera	17	10	1700
11/2/85	s/nº	Coleoptera	15	9	1215
11/2/85	s/nº	Coleoptera	25	12	3600
11/2/85	s/nº	Lepidoptera	45	11	5445
11/2/85	s/nº	Lepidoptera	45	11	5445
11/2/85	s/nº	Coleoptera	13	6	468
11/2/85	s/nº	Coleoptera	13	8	832
11/2/85	s/nº	Coleoptera	13	6	468
11/2/85	s/nº	Coleoptera	8	6	288
12/2/85	s/nº	Coleoptera	17	10	1700
11/2/85	s/nº	Coleoptera	15	8	960
13/3/85	solitária	Coleoptera	17	11	2057

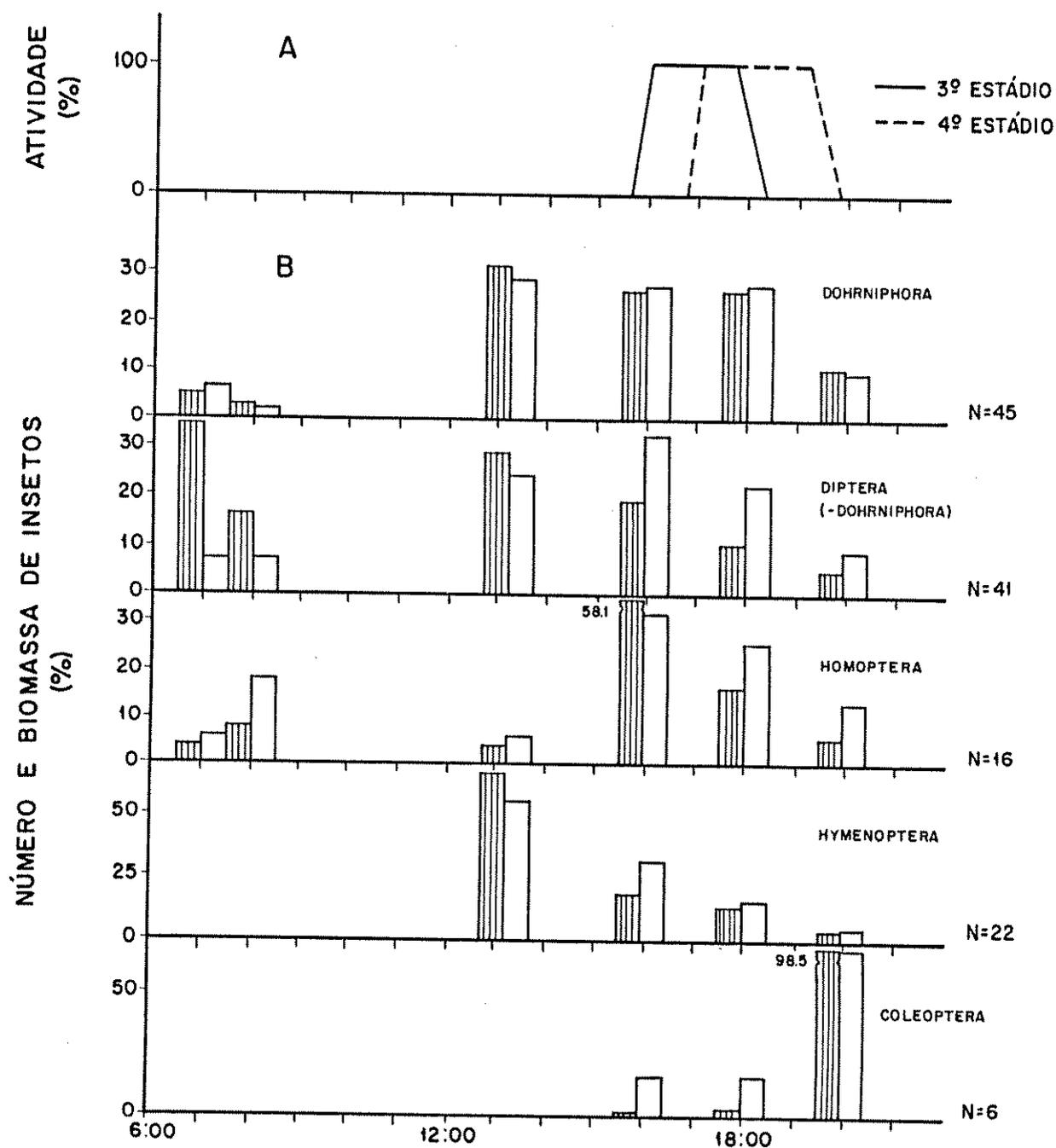
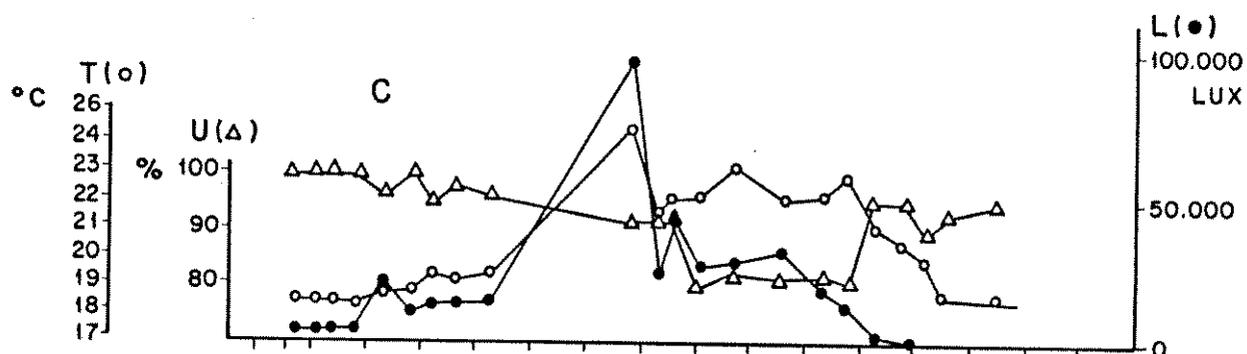
Tab. 9- Análise estatística do número de insetos (Homoptera, Díptera e Dohrniphora), capturados em seis horários diferentes, em três dias de amostras na primavera de 1985.

FATORES	G.L.	SQ	MQ	F	S
Horários	5, 10	12,66	2,53	7,82	**
Taxon	2, 4	6,60	3,30	2,48	N/S
Dias	2, 20	1,90	0,95	2,95	N/S
Horário x Taxon	10, 20	10,10	1,01	3,13	*
Horário x Dia	10, 20	3,24	0,32	1,00	N/S
Taxon x Dia	2, 20	5,32	1,33	4,12	*

** P < 0,001

* P < 0,05

N/S = não significativo



Tab. 10- Variação diária na abundância (A) e biomassa (B) de diferentes tipos de insetos coletados em armadilhas pegajosas em 27/9/84, em Itirapina, São Paulo. Os valores são expressos em porcentagem. Os horários de coleta são os mesmos da Figura 22.

HORÁRIO		TIPOS DE INSETOS						
DE		Dobsonífera	Diptera	Homoptera	Hymenoptera	Coleoptera	Lepidoptera	Isoptera
COLETA		(*)						
1	A	6,7	7,3	6,2	0	0	0	66,6
	B	5,0	35,2	4,1	-	-	-	66,6
2	A	2,2	7,3	18,7	0	0	0	33,3
	B	2,5	17,0	8,2	-	-	-	33,3
3	A	28,9	24,3	6,2	54,5	0	0	0
	B	31,2	28,8	4,1	68,0	-	-	-
4	A	26,7	31,7	31,2	27,2	16,7	0	0
	B	25,6	17,7	58,1	16,8	0,4	-	-
5	A	26,7	21,9	25,0	13,6	16,7	0	0
	B	25,6	10,1	16,0	11,8	1,0	-	-
6	A	8,9	7,3	12,5	4,5	66,7	100,0	0
	B	10,0	4,5	5,5	3,4	98,5	-	-
N total		45	41	16	22	6	1	3

N = número

B = biomassa

* exceto Dobsonífera

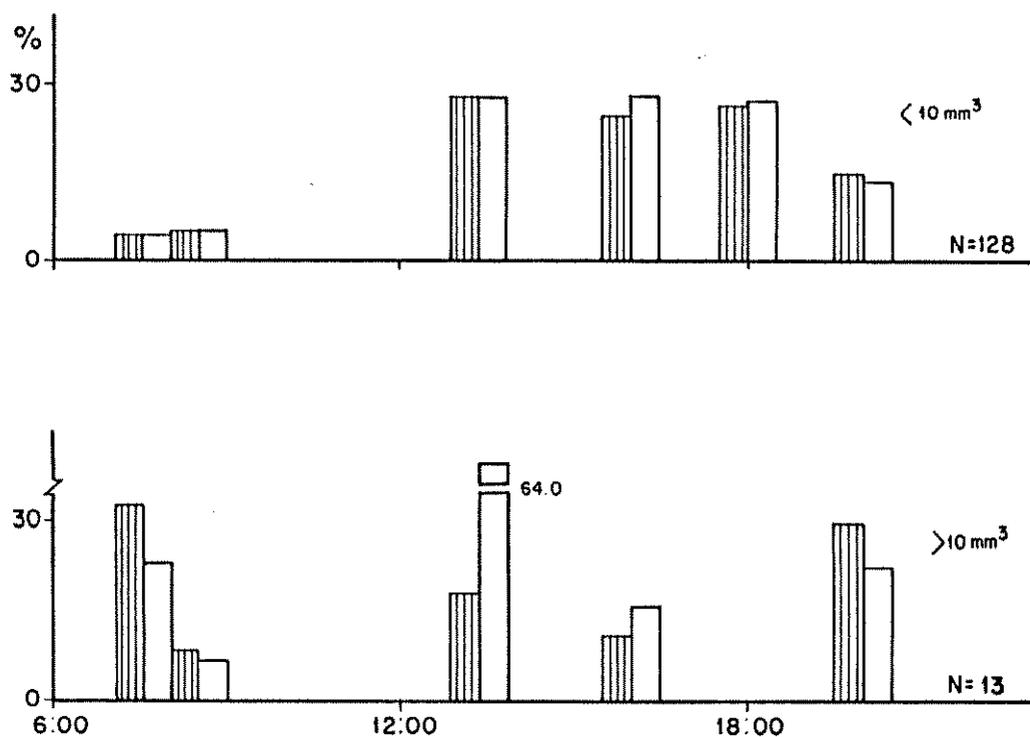


Fig. 30- Porcentagem do número (hachurado) e da biomassa (branco) de insetos ao longo do dia, em 27/9/85, em Itirapina, São Paulo.

3.1.3. Variação sazonal

A biomassa total de insetos no estrato aéreo durante o dia foi significativamente maior nos meses chuvosos (primavera e verão) do que nos meses secos (outono e inverno) (fig. 22 e tab. 11).

3.2. Dieta das aranhas

Ninfas de Eriophora bistriata de 3^o e 4^o estádios se alimentam principalmente de pequenos insetos que são capturados no final da tarde ao crepúsculo. Mais de 90% desses insetos são dípteros (tabela 12) sendo que Dohrniphora é o gênero que mais contribui em número e biomassa.

Do quinto estádio em diante, quando as ninfas passam a se alimentar durante a noite, o tamanho médio das presas aumenta (fig. 31 e Tabela 13). As ordens de insetos mais frequentes na dieta passam a ser Coleoptera (70%) e Lepidoptera (30%) (tabela 12). É interessante notar que com o crescimento das ninfas, a proporção de presas pequenas desprezadas aumenta (fig. 32). A maior parte dessas presas, entretanto, permanece grudada nas espirais e quando as aranhas reabsorvem a tela no final do período da captura, ingerem as presas pequenas junto com os fios.

3.3. Horário de atividade das aranhas

3.3.1. Horários padrão

Os horários de atividade alimentar mudam com a idade das aranhas, assim:

- ninfas de terceiro estádio são ativas no final da tarde e no crepúsculo, entre 16:00 e 18:30 hs (Fig. 33).

- ninfas de quarto estágio são ativas no crepúsculo, entre 17:00 e 19:00 hs. (fig. 34).
- a partir do 5º estágio as ninfas são ativas somente à noite. Nessa fase as ninfas constroem suas telas logo no início da noite, às 19:00 horas; mas algumas ninfas podem permanecer nos fios que ligam o refúgio às telas, e construir suas telas mais tarde. Em outubro de 84 foram marcados os indivíduos que permaneceram no refúgio (aproximadamente 1/3 da colônia) logo no início da noite (20:00 horas). As 22:00 horas foram contadas 30 telas novas e às 4:00 horas da manhã foram contadas mais 80 telas novas (fig. 35).

A maior parte das telas fica danificada após duas ou três horas de exposição. As aranhas com tela inutilizada reabsorvem o resto de sua tela e permanecem paradas nos fios próximos ao refúgio.

A renovação de telas não ocorre no 3º e 4º estágios. As ninfas que não fizeram telas permanecem dentro do refúgio e as outras, terminado o período de captura, reabsorvem as telas, voltam ao refúgio e se reaglomeram todas ao mesmo tempo. Do 5º estágio em diante, como existe reabsorção de telas velhas e construção de telas novas durante toda a noite, as ninfas apresentam um comportamento sincrônico apenas no momento de se reaglomerar no refúgio, entre 5:30 e 6:00 horas da manhã.

3.3.2. Horários especiais

Além dos horários normais de atividade, há também a construção de redes de captura durante as revoadas de cupins. Essas revoadas ocorreram de agosto a outubro, em qualquer horário do dia e às vezes mais de uma no mesmo dia, com temperatura entre 17°C e 20°C, umidade ao redor de 100% (dados obtidos no momento das revoadas).

Tab. 11- Volume de insetos coletados com armadilha pegajosa, nas estações chuvosas e nas estações secas (cada número corresponde ao total de um dia de amostragem).

Estações chuvosas		Estações secas	
Primavera	Verão	Outono	Inverno
volume (mm)		volume (mm)	
873,8	564,5	112,0	53,1
543,2	495,6	-	-
409,3	-	-	-

Tab. 12- Frequência das diferentes ordens de insetos na dieta de ninfas de *Eriophora bistriata* de diferentes estádios, identificados por observação direta nas teias das aranhas, em Itirapina, São Paulo.

ESTÁDIOS DA ARANHA	% DE TIPOS DE PRESAS								N
	Diptera	Coleoptera	Homoptera	Hymenoptera	Hemiptera	Lepidoptera	Isoptera	Não ident.	
4º	93,3	0	3,3	0	3,3	0	0	-	30
4º/5º	0	5,6	0	0	0	0	33,3	61,1	18
6º	0	30,0	0	30,0	0	0	0	40,0	10
7º	0	46,7	0	0	0	20,0	6,7	26,7	15
7º	0	75,0	0	0	0	25,0	0	0	4
adulto(8º)	0	55,6	0	0	0	33,3	0	11,1	9

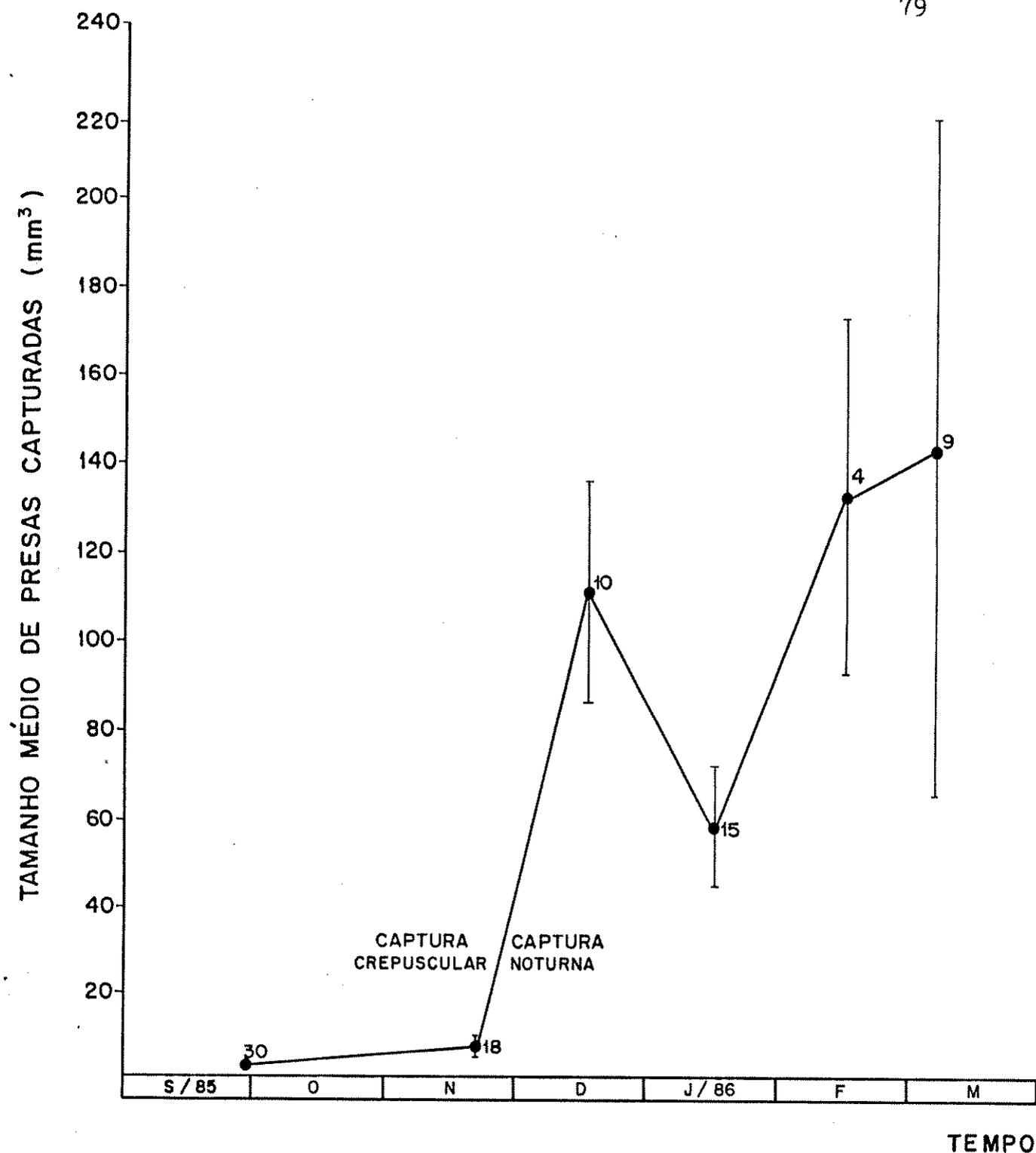


Fig. 31- Tamanho médio (volume) de presas capturadas por ninfas de *Eriophora bistrata* em diferentes fases do desenvolvimento (geração 2). As barras correspondem ao intervalo de + 1 Erro Padrão em torno da média. Até o final de novembro as ninfas são ativas ao crepúsculo e posteriormente são ativas durante à noite.

Tab. 13- Porcentagem dos tipos de presas que são capturados por ninfas de estádios diferentes de Eriophora bistriata (geração 2), em Itirapinã, São Paulo. Estão sendo consideradas apenas as presas aceitas pelas aranhas.

ESTADIO	CLASSES DE TAMANHOS DE PRESAS (mm)			N
	1-10	10-100	>100	
4º	100	0	0	30
4º/5º	78	22	0	18
6º	0	60	40	10
7º	27	53	20	15
7º	0	26	75	4
8º	0	78	22	9

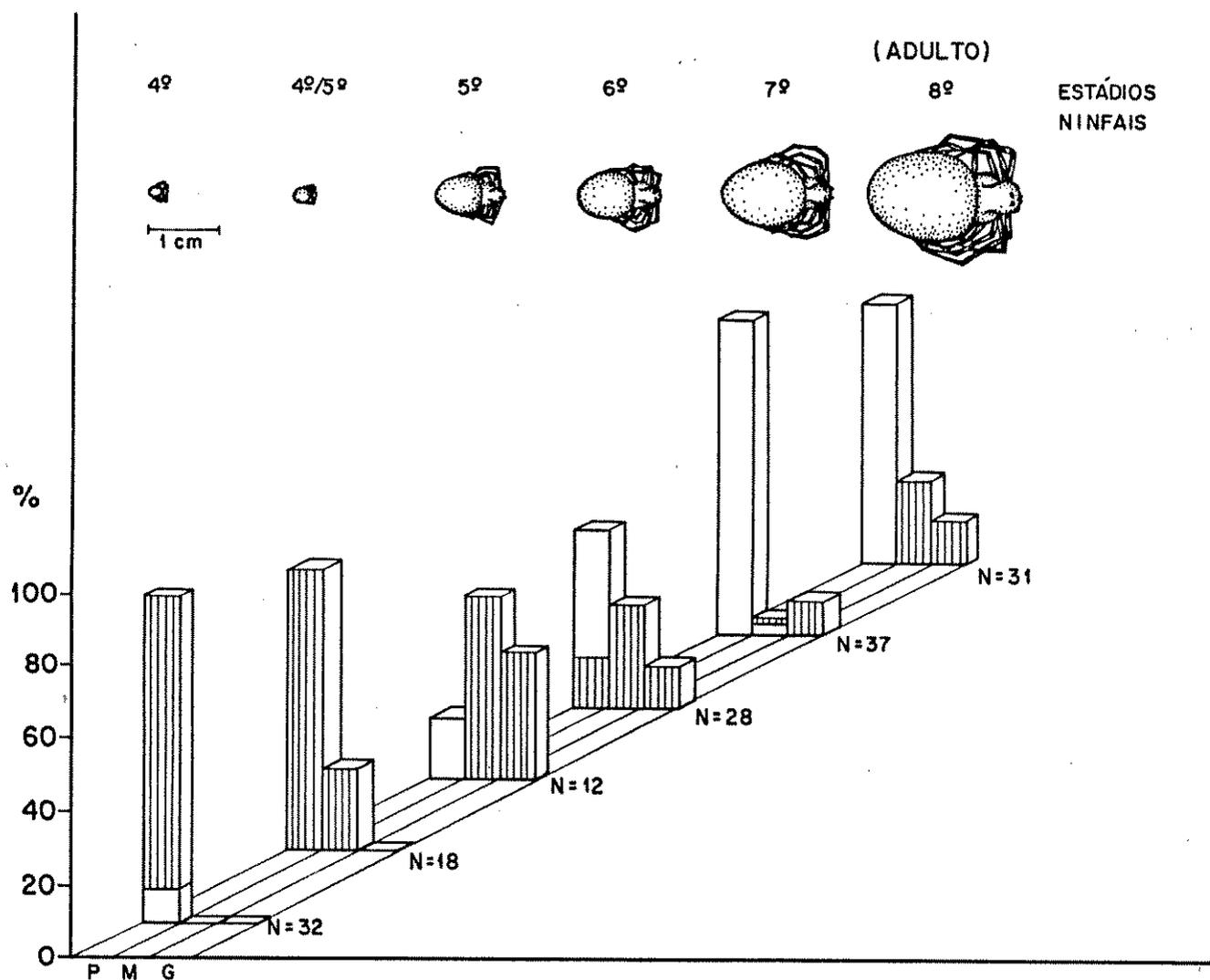


Fig. 32- Seletividade de presas pequenas (P), médias (M) e grandes (G) ao longo do desenvolvimento de *Eriophora bistriata* (geração 2), em Itirapina, São Paulo. P < 10mm, M > 10mm e G > 100mm. As barras brancas correspondem a presas desprezadas e as barras hachuradas a presas ingeridas.

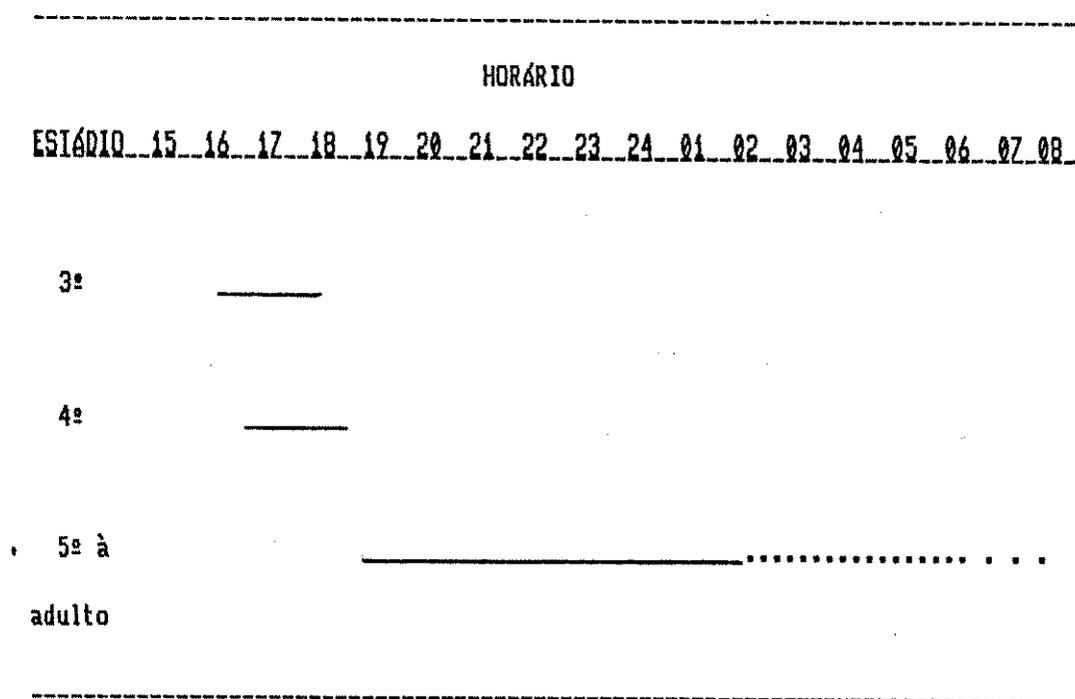


Fig. 33- Horários de atividade alimentar de *Eriophora bistriata* em diferentes fases do desenvolvimento (geração 1), em Itirapina, São Paulo.

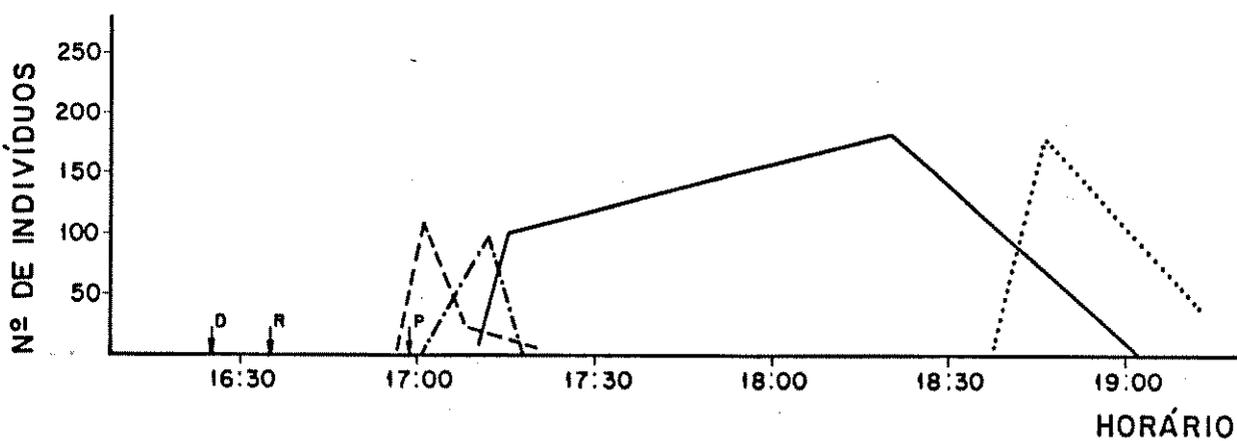


Fig. 34- Atividade ecrepuscular de captura de presas de uma colônia de ninfas de *Eriophora bistriata* de 4º estágio (12/09/84), em Itirapina, São Paulo.

D= dispersão das ninfas no refúgio.

R= reaglomeração das ninfas no refúgio.

P= sequência de pulsos.

----- construção de fios suporte

..... construção de fios secundários

———— número de indivíduos com telas prontas

..... recolhimento de telas

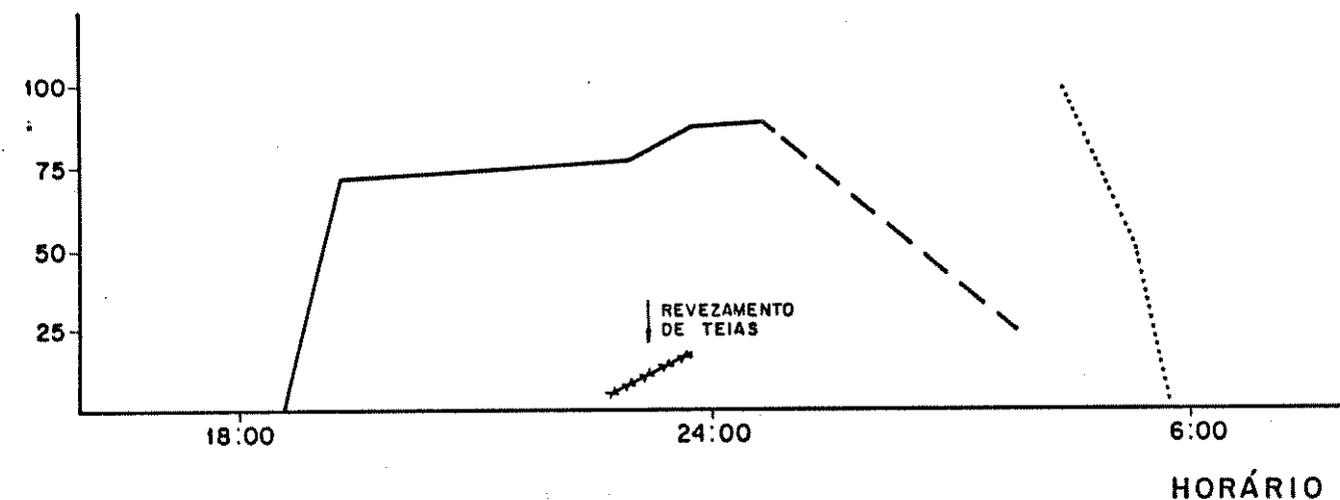
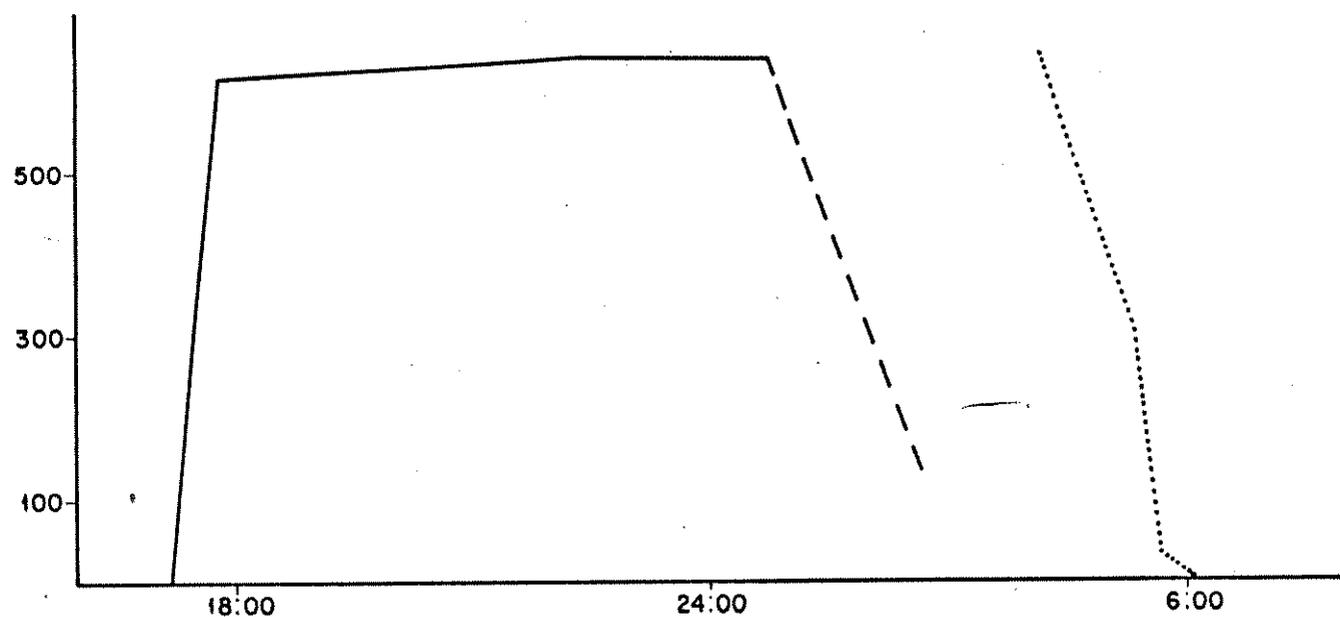
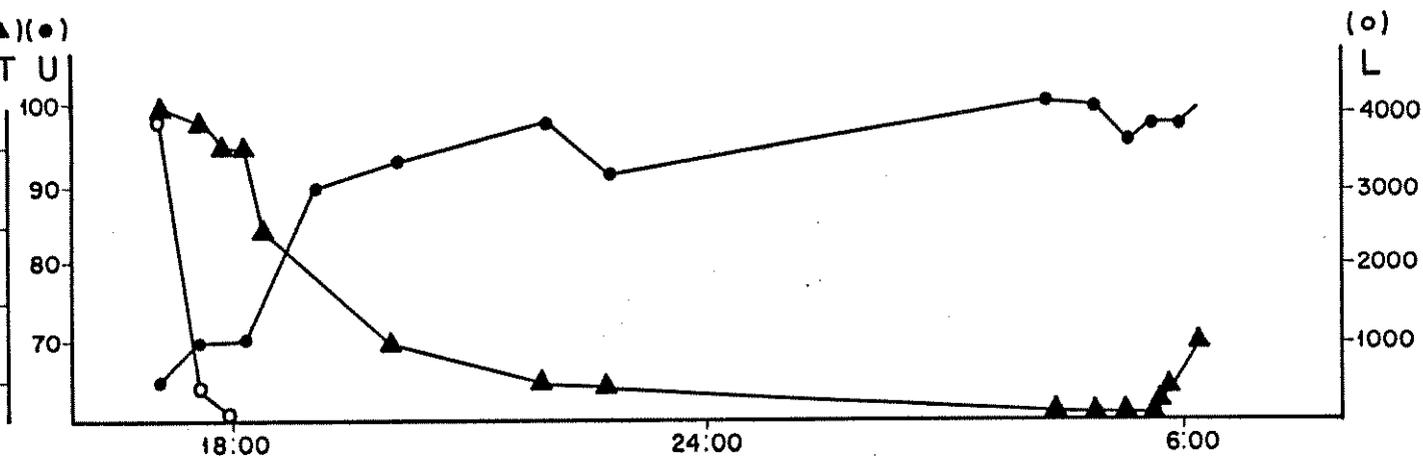


Fig. 35- Atividade noturna de captura de presas de *Eriophora bistriata*, em Itirapina, São Paulo. Os indivíduos da colônia observada estavam em 5º estágio (10/10/84).

— captura de presas

--- recolhimento de fios secundários

..... movimento de teias

As ninfas exibem os primeiros comportamentos indicadores de atividade até 1 hora antes de cada revoadada de cupins, dando pulsos e iniciando a reabsorção dos fios de saída do refúgio e construção de fios suporte secundários. Várias vezes houve a construção de até 10 telas já nessa fase anterior à revoadada.

Logo após o início da revoadada, as ninfas iniciam massivamente a construção de suas telas, mesmo antes que algum cupim caia nas telas já prontas. A construção de telas especiais durante revoadadas de cupins foi observada nos dois anos do estudo.

Jogando-se cupins (coletados nos ninhos antes das revoadadas) nos fios e telas prontas, houve rapidamente a construção de telas pelas aranhas que estavam próximas do local de vibração (20 cm) provocado pelo cupim. Nas aranhas mais distantes não houve modificação de comportamento. Durante as revoadadas todos os indivíduos da colônia, ou apenas parte dela, pode construir telas (tabela 14).

As telas construídas durante revoadadas de cupins são quase duas vezes maiores do que uma tela habitual da colônia, feita na mesma época. O centro da tela (região central da tela, sem espirais, onde a aranha permanece em postura de captura) e a malha também aumentam, enquanto que o nº de raios e de espirais diminuem (tab. 15 e fig. 36).

3.3.3. Variação diária na intensidade de forrageio

Toda uma colônia, ou apenas parte dela podem não construir telas num determinado dia. Quando uma ninfa está em ecdise ela, provavelmente, não constrói sua tela naquele dia (tabela 16). Parece que as aranhas diminuem a atividade em dias ventosos.

Nº	Início da col.	Início da DATA	Início constr. teias	nº cupins voando	nº cupins na rede	Nº de teias	Área da rede(cm)	Proporção aranha /cupim
				*1		*2		
10	26/9/84	15:20	15:50	+++	91	200(200)	1,8 x 5,0	2,2
59	29/9/84	15:20	-	-	9	-	1,3 x 0,9	3,7
47	26/9/84	15:20	-	-	3	12	-	1,6
10	27/9/84	6:15	6:30	+	0	24	1,0 x 1,5	-
10	27/9/84	7:20	7:25	++	3	60	2,0 x 2,0	8,6
58	27/9/84	13:50	-	+	4	7	0,5 x 0,5	-
10	27/9/84	-	15:17	0	0	4	-	0
47	27/9/84	-	15:40	0	0	2	-	0
10	27/9/84	19:00	17:09	+	10	200	-	-
5	30/9/84	-	9:50	0	0	10	-	-
6	30/9/84	-	10:05	0	0	3	-	-
6	30/9/84	11:10	11:20	+	0	10	-	-
6	30/9/84	11:50	11:50	++	-	200(800)	-	-
4	30/9/84	11:50	-	++	5	1	-	-
5	30/9/84	11:50	13:00	++	-	1	-	-
6	30/9/84	11:50	13:00	++	-	1	-	-
7	30/9/85	13:20	13:25	+	0	2	-	-

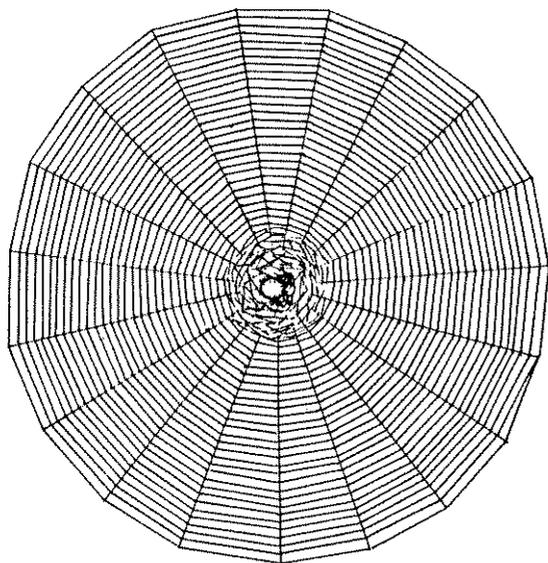
*1 Quantidade de cupins voando: 0 nenhum, + abundante, ++ muito abundante.

*2 entre parênteses, o total de indivíduos da colônia

Tabela 15- Estrutura de telas de ninfas de 4º estágio de Eriophora bis
triat, amostradas em dias sem revoada de cupins (N-normais), em 28/9/
85, e durante revoadas (E-especiais), em 30/9/85; sendo todos os dados
de uma mesma colônia em Itirapina, São Paulo.

Diâmetro (cm)		Número de raios		Número de espirais		Centro da tela (cm)		Malha (cm)	
N	E	N	E	N	E	N	E	N	E
7,0	13,0	16	11	24	11	1,7	4,0	0,11	0,41
6,0	10,0	19	10	22	8	1,5	3,0	0,10	0,43
10,5	11,0	20	9	24	8	1,7	3,0	0,18	0,50
7,0	13,0	17	13	29	12	2,0	4,0	0,10	0,37
9,5	15,5	21	14	29	12	2,0	3,5	0,13	0,50
5,0	14,5	17	12	25	10	0,7	5,0	0,36	0,47
7,5	14,5	21	12	27	12	1,8	3,0	0,10	0,48
7,5	16,0	20	14	27	14	1,0	4,0	0,12	0,43
7,5	14,5	18	13	22	10	1,2	5,5	0,14	0,45
6,5	13,0	17	15	24	10	1,3	3,0	0,11	0,50
X 7,4	13,5	18,6	12,3	25,3	10,7	1,5	3,8	0,14	0,45
S 1,60	1,90	1,84	1,89	2,56	1,89	0,43	0,89	0,08	0,04
T= -7,7***		T= 7,56***		T= 14,4***		T= 14,4***		T= -10,7***	
p<0,001		p<0,001		p<0,001		p<0,001		p<0,001	

A



1 cm

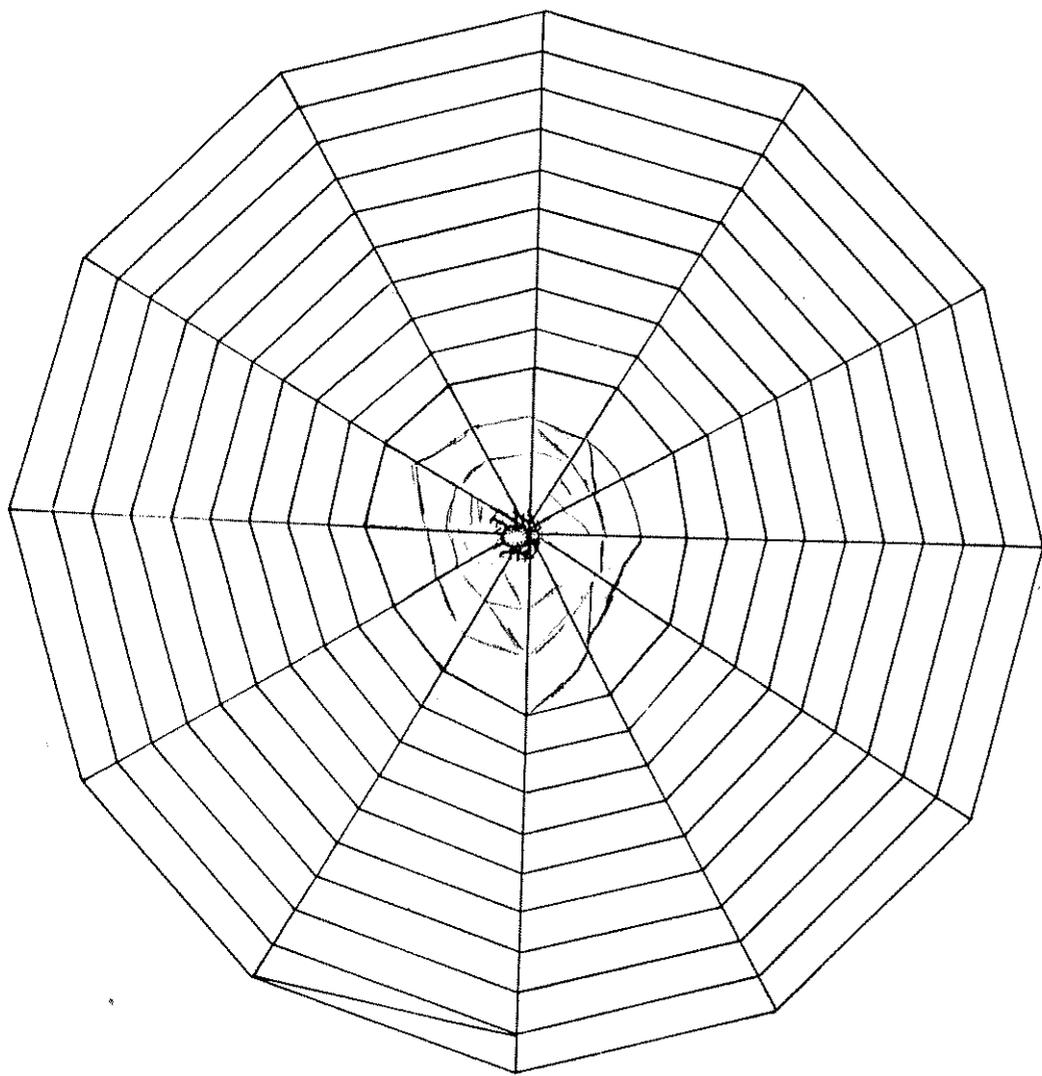


Fig. 36- Desenhos esquemáticos de telas de ninfas de 4º estágio de *Eriophora bistriata*. A tela (A) foi construída no horário padrão de atividade (crepúsculo) e a tela (B) foi construída de dia, durante revoadas de cupins.

Tabela 16- Variação diária da intensidade de forrageio de Eriophora
bistriata e condições meteorológicas no início da atividade, em Itira-
pina, São Paulo.

Nº da	INÍCIO de	Nº de	EM	Temp.	Umidade	Luz
COLÔNIA	DATA	ATIVIDADES	TEIAS	ECLISE	(C)	rel.(%UR) (lux)
			(*1)	(*2)		
10	30/08/84	+15:30	++	n	-	-
34	30/08/84	15:30	++	s	-	-
9	30/08/84	17:00	++	?	-	-
19	30/08/84	17:00	0	s	-	-
23	30/08/84	?	++	n	-	-
10	12/09/84	17:00	++	s	25,0	54 12.000
10	26/09/84	15:40	++	n	18,3	94 500
59	26/09/84	15:40	+	?	18,3	94 500
10	27/09/84	6:40	+	n	18,3	100 2.000
10	27/09/84	7:20	+	n	18,3	100 3.000
T 58	27/09/84	14:00	+	n	22,2	93 26.000
T 39	27/09/84	14:20	0	s	22,0	93 26.000
10	27/09/84	16:30	++	n	22,5	82 16.000
T 39	27/09/84	18:25	+	s	18,8	94 500
T 58	27/09/84	18:25	+	n	18,8	94 500
45	09/10/84	17:40	++	n	22,0	90 50
T 39	09/10/84	18:00	0	n	22,0	90 50
T 58	09/10/84	18:00	0	s	22,0	90 50

(continua)

Tabela 16 (continuação)

	59	09/10/84	17:50	++	s	24,5	70	400
T	39	09/10/84	17:50	0	n	24,5	70	700
	57	09/10/84	18:44	++	n	22,0	78	2
	10	24/10/84	18:30	0	s	25,0	66	900
T	58	24/10/84	19:15	0	?	22,0	77	0
	10	25/10/84	18:50	0	s	20,0	85	0
	38	25/10/84	19:00	0	s	20,0	85	0
	39	25/10/84	19:00	+	n	20,0	85	0
T	39	25/10/84	19:00	0	s	20,0	85	0
	23	25/10/84	19:00	0	n	20,0	85	0
	61	25/10/84	19:00	0	n	20,0	85	0
	10	16/11/84	19:00	+	n	26,0	68	3.200
	35	16/11/84	19:00	+	n	26,0	68	3.200
	51	16/11/84	19:00	+	n	26,0	68	3.200
39+b1		16/11/84	19:00	+	n	26,0	68	3.200
	46	16/11/84	19:00	+	n	26,0	68	3.200
	57	28/11/84	19:00	++	n	21,0	68	220
	59	28/11/84	19:00	++	n	21,0	68	220
39+b1		28/11/84	-	++	n	21,0	68	220
	51	28/11/84	-	++	n	21,0	68	220
	45	28/11/84	19:00	+	n	21,0	68	220
	46	28/11/84	19:00	+	n	21,0	68	220
	59	12/12/84	19:00	++	n	23,0	80	20
57+58		12/12/84	19:00	++	n	23,0	80	20
46+54		12/12/84	19:00	++	n	23,0	80	20

(continua)

Tabela 16 (continuação)

23+tri	12/12/84	19:00	-	n	-	-	-
71	12/12/84	19:00	++	n	23,0	80	20
45	12/12/84	19:00	++	n	23,0	80	20
35	03/01/85	-	+	s	-	-	-
71	03/01/85	-	+	s	-	-	-
59	03/01/85	18:30	+	s	-	-	-
59	18/01/85	20:30	+	s	-	-	-
54+46	18/01/85	-	++	n	-	-	-
36	27/02/85	19:30	++	n	20,0	100	0
57	27/02/85	19:30	++	n	20,0	100	0
10	27/02/85	19:30	++	n	20,0	100	0

(*1) Número de telas na colônia: ++ todos os indivíduos forrageiam
 + parte da colônia forrageia
 0 nenhum indivíduo forrageia

(*2) s-sim, n-não

4. Aspectos populacionais

4.1. Número de indivíduos por colônia e grau de parentesco nas colônias

De um ovissaco sadio de Eriophora bistriata nascem cerca de 200 a 600 aranhinhas. Estas permanecem agregadas, formando uma colônia que, no final da fase gregária, quando as aranhas já estão adultas, tipicamente possui cerca de 100 a 200 indivíduos (Fig. 37). O decréscimo da população é causado por fatores de mortalidade, principalmente predação e parasitismo (descritos mais adiante).

Algumas colônias podem ter um número menor de indivíduos (menos que 100), caso o ovissaco tenha sido parasitado. Podem também ser encontradas colônias muito grandes no final do ciclo, as "super colônias", que são formadas pela união de duas ou mais colônias.

Das 20 colônias que estavam sendo acompanhadas desde o início do ciclo, foi possível fazer o acompanhamento completo de apenas duas pois muitas colônias foram perdidas nos primeiros estádios (2º e 3º) quando estas mudavam de local. Também porque cerca de 50% (8/17) das colônias se juntaram à outras, formando as super colônias.

4.2. Fatores de mortalidade

4.2.1. Parasitismo em ovissacos

Em 1984, foram encontrados 18 ovissacos e acompanhados até o início da eclosão das aranhas. Entre os meses de abril e julho deste ano foram encontradas duas espécies de dípteros cujas larvas se alimentam dos ovos das aranhas: Megazelia sp. (Phoridae) e Pseudogau-

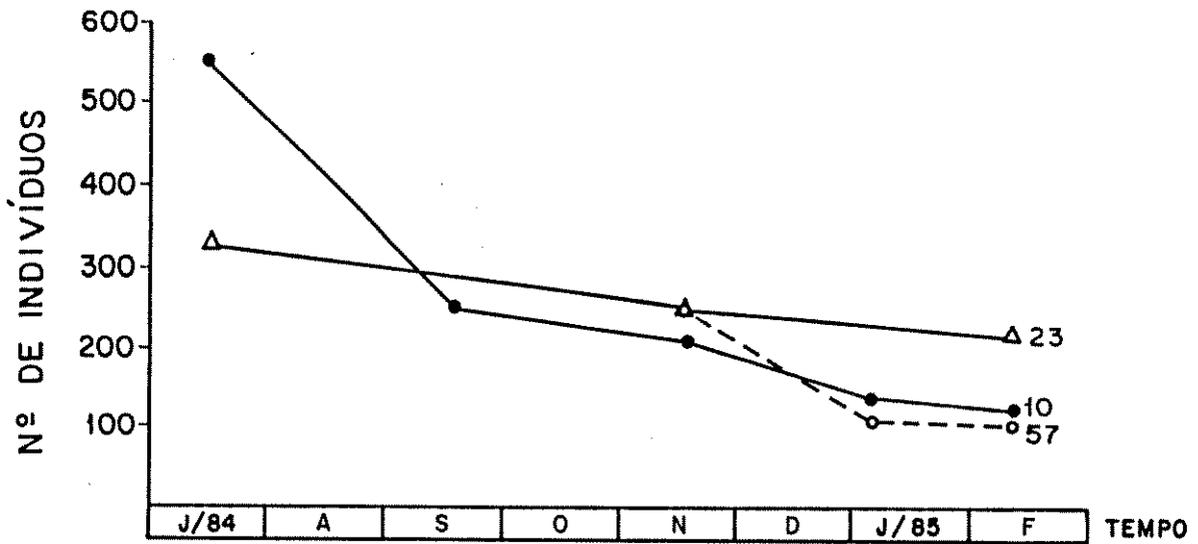


Fig. 37- Sobrevivência individual em três colônias Eriophora bistrata

As colônias de números 10 e 23 foram acompanhadas desde o nascimento das ninfas até a dispersão dos adultos e a colônia nº 57 foi acompanhada desde novembro de 1984.

rax sp. (Chloropidae). Uma grande parte das espécies de ambos os gêneros são parasitas e em ambos os casos, de ovissacos de aranhas. Em geral, esses parasitas são específicos. Pseudogaurax sp. é provavelmente espécie nova e ainda está em estudo (Angelo Pires Prado, comunicação pessoal).

Em um dos ovissacos, foi observada uma fêmea de Megazella sp. ovipondo durante aproximadamente 10 minutos. Esta fêmea pousou no ovissaco e caminhou rapidamente dando várias voltas em torno do ovissaco até encontrar uma fenda maior entre os fios de seda, por onde introduziu o ovopositor, depositando seus ovos. As larvas de Megazella sp. se desenvolveram rapidamente (menos de 15 dias) e então saíram do ovissaco para empupar no solo.

Em 1984, 55% dos ovissacos (8/17) foram parasitados, sendo 50% destes totalmente destruídos. Em um dos ovissacos observados, foram encontrados indivíduos de Azteca sp. (Formicidae) predando as larvas de Pseudogaurax sp. As formigas entravam no ovissaco por entre os fios de seda e retiravam porções das larvas, ou larvas inteiras do parasita.

Foram encontradas também pupas de uma espécie de Neuroptera dentro dos ovissacos. Não foi possível observar a taxa de predação por esses insetos. As pupas dessa espécie medem 5 mm de comprimento e, em geral destroem o ovissaco apenas parcialmente. Foram encontradas no máximo 5 pupas deste inseto por ovissaco. Foi encontrado um hiperparasita (Microhymenoptera) em uma das pupas que foram coletadas.

4.2.2. Predadores de Eriophora bistriata

a) Aranhas

Foram encontradas duas espécies de aranhas, Sp.1 (Gnaphosidae) e Sp.2 (família não identificada) que se associam às colônias de Eriophora bistriata e predam as ninfas no refúgio.

Sp.1 tem cerca de 7 mm de comprimento e foi encontrada, de a bril à novembro, em 50% das colônias em ambos os anos. Esta aranha constrói seu abrigo ao lado do ovissaco ou bem próximo deste (2 cm), na fase em que Eriophora bistriata está no 2º e 3º estádios, e apenas sai do abrigo para preda as ninfas no início das manhãs, quando as ninfas de E. bistriata saem do ovissaco para beber água ou, quando já nascidas, estão em atividade de reparo de refúgio. Um indivíduo de Sp.1 foi visto predando 10 ninfas de 2º estádio em sequência. Ninfas de E. bistriata de 4º e 5º estádio são predadas por esta aranha quando estão saindo do refúgio para iniciar as atividades de captura de presas no início da noite. Sp.1 predou apenas 1 ninfa de 4º e 5º estádio, em três ocasiões em que a predação foi observada, devido ao seu maior tamanho. Nessa fase Sp.1 geralmente se abriga em folhas próximas ao refúgio, a 10 cm destes. Nunca foi observado mais que um indivíduo de Sp.1 colônia de E. bistriata.

Sp.2 tem cerca de 3 mm de comprimento e foi encontrada em apenas 5 colônias de E. bistriata (das 30 colônias que estavam sendo observadas). Essa espécie só foi encontrada em agosto e meados de setembro de 1984. Foram observados 3 indivíduos de Sp.2 (2 jovens e 1 adulto) predando ninfas de E. bistriata de 3º e 4º estádios, numa mesma colônia, e numa outra colônia foi observada a cópula de um casal de Sp.2.

b) Vespas

Entre o final de outubro até a segunda quinzena de dezembro de 1984, foram observadas 10 espécies de vespas caçando as ninfas de E. bistriata da geração 1. Polystes sp. foi vista em mais de 5 ocasiões, voando ao redor dos fios suportes e depois caminhando por estes até o refúgio das ninfas. Chegando ao refúgio a vespa penetrou por entre os fios de seda em direção ao aglomerado e andam ao redor das ninfas, mantendo sempre uma distância de aproximadamente 3 cm. As outras espécies de vespas foram observadas dentro do refúgio, exibindo o mesmo comportamento de Polystes sp.. Em todas as ocasiões (mais de 10) quando foi observada uma vespa no refúgio, as ninfas se mantiveram aglomeradas. A predação só foi observada três vezes, e em todos os casos as ninfas predadas haviam se afastado do aglomerado quando tocadas pela vespa ou porque estavam em ecdise.

A partir de novembro, quando as ninfas estavam em 6º estágio, de 4 casos observados, em apenas um a aranha foi predada. Em dezembro foram observadas 3 vespas caçando ninfas de 7º estágio, sem sucesso. Em uma das observações uma vespa levou 1 minuto para chegar ao refúgio e então tentou várias vezes se aproximar das aranhas durante mais de 30 minutos, mas não conseguiu porque as ninfas levantavam as patas e a vespa se afastava. Durante o dia essa mesma vespa voltou várias vezes à mesma colônia.

Uma espécie de vespa, identificada no campo por seu abdômen vermelho, foi frequentemente observada andando por cima das ninfas, introduzindo a língua no meio do aglomerado e introduzindo o abdômen entre as aranhas num movimento semelhante ao de deposição de ovos. Esta vespa tem maior facilidade que as outras para andar pelos

fios de refúgio. Não foram observadas aranhas parasitadas no campo e também não foi possível manter as ninfas em laboratório para acompanhamento.

Em 21 de novembro de 1985, as aranhas da geração 2 iniciaram a construção de telas uma hora e meia mais cedo que o horário habitual. Desde o início da construção das telas às 17:30hs, até as 18:30 hs, foram observadas várias vespas caçando as aranhas de 5º estágio nas telas. Entretanto, o sucesso de captura foi muito baixo pois as aranhas se jogavam de suas telas assim que eram tocadas pelas vespas, ficando penduradas por um fio de seda de cerca de 30 cm. Depois de alguns segundos as aranhas subiam para suas telas.

4.2.3. Fatores físicos

Em 1985, as colônias de Eriophora bistriata passaram por um período longo de seca (7 meses). Aparentemente não houve mortalidade por escassez de alimento e água, apesar do fato das ninfas não crescerem nesse período (fig. 3 e 4). Contudo, algumas dessas colônias morreram sem reproduzir, devido ao atraso no desenvolvimento.

Nas áreas onde houve queimada, no outono e inverno de 1984, não foram encontradas colônias naquele ano. Entretanto, no ano seguinte essas áreas foram recolonizadas.

5. Aspectos sociais

5.1. Construção de refúgios e redes

Todos os indivíduos da colônia em todos os estádios participam da construção e conserto do refúgio.

Os fios suporte primários e secundários, que formam a estrutura das redes, são produzidos pela maioria dos indivíduos da colônia. No 2º, 3º e 4º estádios, alguns indivíduos podem permanecer mais tempo reparando os fios suporte e depois se colocarem entre as telas das outras aranhas, mas sem fazer suas próprias teia. Esses indivíduos dividem presas grandes quando estas caem na teia de uma aranha vizinha. Nos últimos estádios, todos os indivíduos adicionam fios de seda nos fios suporte por onde passam, no caminho para construir suas telas individuais.

5.2. Alimentação

Em geral, presas grandes são capturadas e ingeridas por mais de uma aranha (fig. 38). A frequência de capturas cooperativas e capturas solitárias varia significativamente nos diferentes estádios (tabela 17).

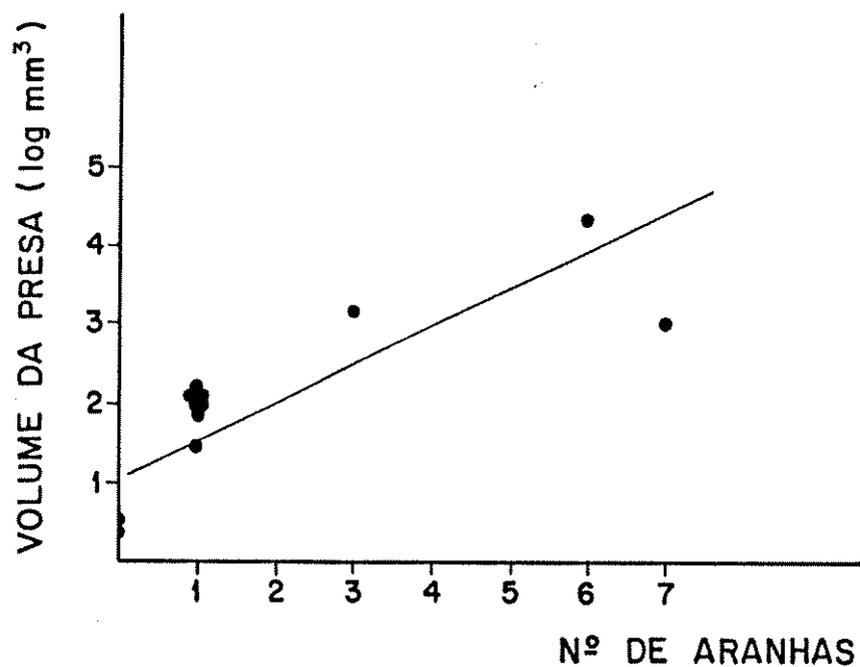


Fig. 38- Número de indivíduos de *Eriophora bistrata* que participam da captura e alimentação de acordo com o tamanho da presa. Os dados foram obtidos de uma única colônia de ninfas de 6º estágio, em dezembro de 1984, em Itirapina, São Paulo.

Tab. 17- Destino das presas caindo em teias de *Eriophora bistriata* durante diferentes fases do desenvolvimento. As observações foram feitas durante meia hora em cada colônia, em Itirapina, São Paulo. Frequência relativa entre parênteses.

ESTÁDIO DA ARANHA	DESTINO DA PRESA					Total
	Caça		Desprezo	Escape		
	Solitária	Cooperativa				
28/9/85 4ª	29 (72,5)	0 (0)	3 (7,5)	8 (20,0)	40	
21/11/85 4ª/5ª	14 (73,7)	4 (21,0)	0 (0)	1 (5,3)	19	
16/12/85 6ª	8 (66,7)	2 (16,7)	2 (16,7)	0 (0)	12	
15/1/86 7ª	13 (44,8)	0 (0)	16 (55,2)	0 (0)	29	
16/2/86 7ª/8ª	5 (13,1)	0 (0)	32 (84,2)	1 (2,6)	38	
6/3/86 8ª	9 (29,0)	0 (0)	22 (71,0)	0 (0)	31	
Total	78	6	75	11	169	

5.3. Defesa

Até o 5º estágio, as ninfas, quando levemente perturbadas no refúgio (e.g. toques) , se espalham ou até sobem pelos fios suporte ou se lançam ao chão. Do 6º estágio em diante as ninfas erguem as patas na presença das vespas, mas não se afastam do grupo. Se uma ninfa de 5º estágio se afasta do aglomerado, ela pode ser perseguida pela vespa e quase sempre é predada. Quando a perturbação for muito grande (e.g. destruição do refúgio) as ninfas fogem pelos fios ou pelo chão.

5.4. Tolerância, Inter-atração e Fidelidade das colônias

Durante o desenvolvimento as colônias mudam várias vezes de local e, quando encontram uma outra colônia no trajeto, se unem formando uma super-colônia de indivíduos não irmãos. O trajeto das colônias pode ser seguido através dos fios deixados para migração e dos refúgios abandonados. Esse fenômeno pode ser uma consequência do fato que os indivíduos de *E. bistriata* sempre se agrupam mesmo que colocados num local diferente do seu refúgio. O reagrupamento ocorre quando os indivíduos estão em contato pelos fios de seda, pelos quais parecem se comunicar através de vibrações.

Também sempre foi observada tolerância entre os indivíduos de uma colônia, de colônias diferentes e de estágios diferentes. O canibalismo só foi observado em indivíduos muito magros, provavelmente em situação de fome, no Campus da UNICAMP.

Foi encontrada uma super colônia formada por 3 colônias. A porcentagem de colônias que se uniram com outras foi 50% (8/17).

Os indivíduos de Eriophora sp também são tolerados nas colônias de Eriophora bistriata.

5.5. Associação de Eriophora bistriata e Eriophora sp

De agosto até setembro de 1984 foram encontradas colônias de Eriophora sp. entre as colônias de Eriophora bistriata. A partir de outubro, as colônias das duas espécies começaram a se unir resultando em colônias mistas, e em novembro já não foram mais encontradas colônias compostas somente de Eriophora sp. A partir de dezembro foram encontradas fêmeas de Eriophora sp. vivendo isoladamente.

Só foram observadas colônias de Eriophora sp. com telas, em dias de revoada de Isoptera, enquanto que colônias de Eriophora bistriata construíram telas quase que diariamente. Nos dias de revoada, foram observadas apenas 7 telas numa colônia de Eriophora sp. e 4 em outra. A rede de captura era aparentemente desordenada, com muitos fios suporte secundários em várias direções. A estrutura das telas era bem variável, sendo que uma só tinha raios, outras duas tinham 2 ou 3 espirais na periferia da teia e as outras eram telas orbitulares típicas.

Após a junção das colônias das duas espécies, os indivíduos de Eriophora sp passaram a fazer telas normalmente, cooperando nas atividades de construção da rede comunal. Entretanto, na maioria das colônias mistas há uma defasagem muito grande de tamanho entre as duas espécies, podendo os indivíduos de E. bistriata ser 5 vezes maior que os de Eriophora sp. Nesses casos, as ninfas de Eriophora sp. que são muito pequenas não constroem telas, mas cooperam na construção de fios suporte. Algumas vezes, indivíduos de Eriophora sp. evitaram o

contato com E. bistriata durante a construção dos fios suporte. Indivíduos de E. bistriata sempre que se encontram se tocam com as patas dianteiras. Por outro lado, indivíduos das duas espécies foram observados várias vezes se alimentando de uma mesma presa.

Predadores ou parasitas nunca foram vistos nas colônias de Eriophora sp. Entretanto, após a união das colônias das duas espécies, uma vespa foi vista predando um indivíduo de Eriophora sp. que estava em ecdise. Foi comum observar vespas caçando em colônias mistas.

Nas colônias de Eriophora sp existem fios de seda finos que ligam o refúgio às plantas circundantes. Esses fios, quando são tocados, promovem vibrações que são rapidamente detectados pela colônia, cujos membros respondem se lançando ao chão pendurados por fios de seda. Sob condições semelhantes, Eriophora sp., quando em colônias mistas, se mantém aglomeradas, sem se lançar ao chão.

Houve uma defasagem temporal no período reprodutivo das duas espécies de Eriophora estudadas. Os indivíduos pré-adultos de Eriophora sp dispersam-se das colônias mistas no final de dezembro e início de janeiro. No final de janeiro e início de fevereiro foram encontradas várias fêmeas adultas vivendo solitariamente. No final de fevereiro essas fêmeas não foram mais encontradas; provavelmente se reproduziram e morreram. Os indivíduos adultos de Eriophora bistriata dispersaram-se somente na segunda quinzena de fevereiro de 1985.

5.6. Comportamento Reprodutivo

Os primeiros caracteres sexuais já podem ser percebidos no 7º estágio, quando o bulbo dos machos se dilata e o epigino das fêmeas começa a se evidenciar. No oitavo estágio o bulbo dos machos e o

epigino das fêmeas completam seu desenvolvimento. Nessa fase já podemos observar que a proporção entre machos e fêmeas é de 1:1 (tabela 18).

No oitavo estágio apenas as fêmeas constroem teias na rede de captura. Os machos por sua vez permanecem no refúgio ou entre as teias das fêmeas, mas não se alimentam mesmo que uma presa grande seja capturada. Algumas vezes foram observadas gotículas no corpo dos machos adultos.

De 15 a 20 dias após a última muda, as fêmeas começam a abandonar as colônias para um período de vida solitária. Dessa forma, as colônias no final de fevereiro se apresentam com muito mais machos que fêmeas (tabela 18). Os machos dispersam 10 a 15 dias após o início da dispersão das fêmeas. A dispersão total de uma colônia dura até duas semanas.

Comportamento de dispersão:

O comportamento de dispersão de Eriophora bistriata foi observado no dia 27/2/85 às 15:30 hs num dia nublado e quente, com ventos moderados, logo após uma chuva, no dia 27/2/85. Participaram simultaneamente 7 indivíduos (4 fêmeas e 3 machos) que subiram no ápice de uma árvore de 4,5 m de altura que estava ao lado da colônia. As aranhas penduraram-se na extremidade de um ramo com o ventre para cima e as pernas abertas. Quando houve uma rajada de vento mais forte, 5 das 7 aranhas se soltaram-se do ramo, tecendo ao mesmo tempo feixes de fios de seda, que presos nas pernas formaram uma estrutura que plainava com o vento (fig. 39).

As 4 fêmeas e 1 macho, apesar de seu tamanho, voaram cerca de 30 a 50 m com essa estrutura. Uma fêmea que foi observada

Tabela 18- Proporção sexual em colônias adultas de Eriophora bistrigata, em Itirapina, São Paulo.

FASE	DATA	♀	♂
pré-dispersão	03/01/85	37	42
	11/02/85	7	8
Início da dispersão	10/02/85	17	44
	27/02/85	19	60
	27/02/85	6	42
	27/02/85	24	65
	27/02/85	26	18

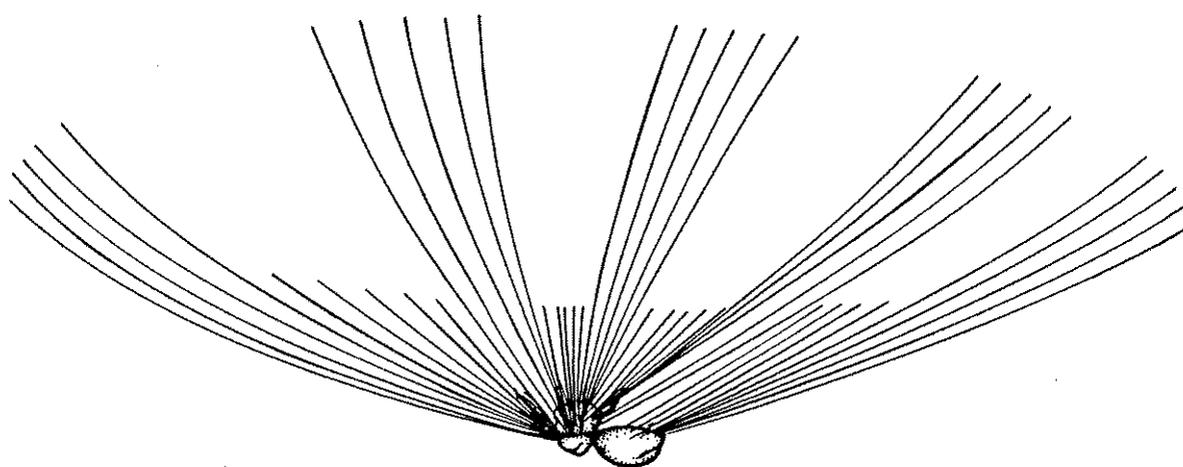


Fig. 39- Esquema da estrutura de balão de dispersão de fêmeas adultas de *Eriophora bistriata*, observado em 27/02/85, em Itirapina, São Paulo.

continuamente, assim que tocou no chão, caminhou 0,5 m e se abrigou num tronco. Após o voo o macho subiu em um arbusto e ficou novamente em posição de voo. Após a dispersão, as fêmeas procuraram locais na vegetação para fazer o refúgio. Os outros dois machos que não voaram na rajada de vento permaneceram cerca de 1 hora em postura de voo no ápice da árvore e depois não foram mais vistos.

Comportamento de cópula

A cópula ocorreu após a dispersão dos machos e fêmeas. Foram observadas 3 cópulas, sendo 2 no campo e 1 em gaiola, todas durante a noite quando a fêmea já havia construído sua teia solitária e estava se alimentando. Em um dos casais observados, o macho já estava no refúgio da fêmea solitária durante o dia e no outro, o macho somente foi observado durante a cópula.

Nas cópulas observadas, a fêmea saiu do refúgio e iniciou a construção de sua teia. Nesse momento, o macho teceu um fio de seda, chamado fio de corte, que ia do centro da teia da fêmea até um ponto de 40 cm à 2 m deste, evitando sempre o contato com a fêmea. Através deste fio o macho executou a corte.

Inicialmente o macho, de frente para a teia, friccionou o 1º e o 2º par de pernas. A fêmea respondeu com pulsos no centro da teia e foi na direção do macho pelo " fio de corte". O macho então esticou para frente os 2 primeiros pares de pernas e fez movimentos alternados de raspar no fio de corte, com as pernas do 3º par. Quando o macho tocou a fêmea, esta encolheu todas as pernas, e só então ele se prendeu ventralmente a ela para a cópula.

A cópula pode durar até 2 minutos e foram observadas até três cópulas em um casal a noite. Após cada cópula a fêmea voltou

para o centro de sua tela e o macho, soltando-se rapidamente dela, ficou pendurado alguns minutos por um fio de seda, com o ventre para cima e as pernas esticadas.

Quando amanheceu, a fêmea reabsorveu sua tela e o macho se afastou.

Oviposição

A oviposição não foi observada mas há evidências de que ela ocorre durante a noite, pois 5 fêmeas coletadas no campo ovipuseram nesse período. O local preferido para ovoposição é a superfície inferior das folhas de arbustos ou árvores, numa altura média de 1 m do solo (tabela 19).

Os ovissacos tem a forma de meia esfera com tamanho médio de 22 mm (base) x 23 mm (altura) ficando a base fixa à superfície inferior das folhas. Em geral as folhas são grandes e cobrem o ovissaco. Quando as folhas são pequenas, a fêmea pode ligar várias folhas com fios de seda (tab. 19).

5.7. Manipulação experimental de tamanho de colônias.

Só foi possível seguir os grupos experimentais por um mês. Os grupos menores mudaram frequentemente de local e eram menos visíveis. Também grupos experimentais se uniram com colônias ocorrendo naturalmente na área de estudo. Embora os grupos inicialmente terem sido separados por uma distância de 20 m, alguns grupos se deslocaram a distâncias maiores.

Observações sobre os grupos com menos de 50 indivíduos mostraram que estes faziam um refúgio plano com poucos fios. Em grupos com mais de 50 indivíduos, os refúgios eram normais, tridimensionais com muitos fios de seda.

PLANTA SUPORTE		OVISSACO				
espécie	tamanho	tamanho (base x alt.)	Altura	Parasitado	Com cheiro	R
				*	*	*
Malpighiaceae						
<i>Heteroeteris campestris</i>	-	-	-	1,2	s	
<i>Heteroeteris campestris</i>	0,7 x 4,0 (4)	-	-	1,5	n	n n
Vochysiaceae						
<i>Vochysia tinctoria</i>	-	-	-	1,7	s	s s
<i>Qualea grandifolia</i>	3,5 x 14,0	2,5 x 2,5	0,5	n	n	n
<i>Qualea grandifolia</i>	4,3 x 11,7	2,0 x 2,0	1,0	n	n	s
Dilleniaceae						
<i>Davilla rugosa</i>	-	-	-	0,3	s	n n
Araliaceae						
<i>Didymopanax</i> sp.	-	-	-	1,0	s	s n
<i>Didymopanax</i> sp.	1,5 x 7,2	2,5 x 2,5	1,2	n	n	n
Melastomataceae						
<i>Miconia stenostachia</i>	6,0 x 10,0	-	-	0,5	s	s n
<i>Miconia albicans</i>	6,0 x 11,5	2,0 x 2,5	1,0	n	n	s
<i>Miconia albicans</i>	8,0 x 11,0	-	-	0,5	n	n n
<i>Miconia albicans</i>	7,0 x 11,3	2,2 x 2,5	0,4	n	n	n
<i>Miconia albicans</i>	4,0 x 6,0	2,0 x 2,5	0,6	s	s	n
<i>Miconia albicans</i>	6,5 x 10,5	2,5 x 2,0	1,0	s	s	n
X	4,7 x 9,7	2,2 x 2,3	0,9			
S	2,4 x 3,0	0,2 x 0,2	0,4			

* n-não

s-sim

IV - DISCUSSÃO

1. Ciclo de vida, crescimento e desenvolvimento

O ciclo de vida dos organismos, tais como outros atributos fenotípicos, representa uma série de compromissos seletivos para adaptação às condições ambientais (Wilbur *et al.*, 1974). Alguns dos componentes do ciclo de vida, como tamanho da prole, idade reprodutiva e tamanho do corpo são respostas estratégicas que podem ser relacionadas às características ambientais, como condições climáticas e disponibilidade de recursos.

Algumas hipóteses tem sido formuladas para prever as características fenotípicas mais adequadas para organismos em ambientes específicos. Talvez as mais conhecidas sejam os conceitos de seleção r e K (MacArthur e Wilson, 1967). Uma das previsões é que em ambientes não limitados, alguns componentes do ciclo de vida, como maturidade precoce, prole grande e cuidado parental mínimo, deveriam maximizar a aptidão individual e então serem favorecidos por seleção natural (Wilbur *et al.*, 1974). Espécies com estas características são ditas r estrategistas.

Eriophora bistriata é uma espécie colonial que se distribui em regiões semi-áridas. O ciclo de vida de desta aranha é anual, sendo o desenvolvimento da população extremamente sincrônico. O mesmo foi observado por Fowler e Diel (1978) e Harold Fowler (não publicado), Gobbi (1979) e Gorgônio (1979). Entretanto, há discordâncias em relação ao número de estádios e temporalidade de alguns eventos importantes (tabela 20).

Tabela 20- Dados sobre a biologia de Eriophora bistriata, encontrados na literatura e no presente estudo.

	Gorgônio		Gobbi		Fowler		Este estudo	
	(1979)		(1979)		(1978)		estudo	
nº de ecdises	15 [♀]	15 [♂]	6 [♀]	7 [♂]	7 [♀]	6 [♂]	8 [♀]	8 [♂]
total								
nº de ecdises no ovissaco	2		-		-		1	
2ª eclosão	agosto		março		maio		maio	
início da atividade de captura	outubro		agosto		-		agosto	

Fowler (1978) sugeriu que a sazonalidade estivesse mantendo a anualidade do ciclo de E. bistriata. Sem dúvida, o ciclo de vida de E. bistriata está intimamente relacionado com a sazonalidade de recursos. No período seco (outono e inverno), quando há poucos insetos voando (Fig. 22), as populações estão em fase de ovissaco ou ninfa recém-nascida sem nenhuma atividade de alimentação (fig. 5). A maior evidência de que o crescimento e desenvolvimento das ninfas de

E. bistriata são dependentes da abundância de insetos, que por sua vez está relacionado com a precipitação, são as curvas de crescimento da geração 1 e da geração 2 (fig. 4). O crescimento e desenvolvimento da geração 2 atrasaram nos primeiros estádios devido provavelmente ao prolongamento do período da seca até meados de novembro (fig. 2), o que acarretou uma escassez de insetos no estrato aéreo nesse período (observe na figura 22 a biomassa de insetos em setembro de 1984 e setembro de 1985).

A maioria das espécies de aranhas de regiões temperadas apresenta ciclo anual. As ninfas se desenvolvem no verão e atingem a maturidade no outono, quando depositam os ovissacos e morrem. As ninfas recém-nascidas atravessam o inverno dentro do ovissaco e emergem na primavera (Wise, 1976, 1979; Nentwig, 1985b; Lubin, 1980; Christerson e Wenzl, 1980; Turnbull, 1973; Austin et al., 1978). Um grande número de espécies tropicais entretanto se reproduz ao longo de todo o ano e apresenta sobreposição de gerações. Nephila maculata, por exemplo, em regiões temperadas, coloca de 1 a 3 ovissacos num período do ano bem definido, enquanto que em regiões tropicais ovipõe ao longo do ano e deixa cerca de 9 ovissacos (Christerson et al., 1980).

Muitos autores tem mostrado que, para muitos organismos, um dos mais significantes aspectos da sazonalidade é a variação na disponibilidade de um recurso essencial (Croat, 1974; Fleming et al., 1975; Karr, 1976; Boyce, 1979). O ciclo de vida de E. bistriata é análogo ao ciclo das aranhas de regiões temperadas. Isto sugere que um período de seca ou de muito frio pode exercer semelhante tipo de pressão seletiva no ciclo de vida das aranhas. Em ambos os casos esse tipo de pressão favorece a evolução de diapausa no organismo, em uma

fase que seja capaz de suportar este período crítico (ou de "stress" ambiental). Entre as aranhas de ciclo anual e as de reprodução contínua (com sobreposição de gerações), existem também aquelas que apresentam 2 gerações por ano e desenvolvimento sincrônico. Este é o caso de *Eriophora fuliginea* e *Nephila clavipes*, estudadas no Panamá por Nentwig (1985b). Esse autor observou que há 2 picos de abundância de insetos por ano nessa região.

Pianka (1970) acredita que ambientes previsíveis favorecem tamanho menor de prole e reprodução mais contínua (iteroparidade), ao passo que ambientes variáveis ou imprevisíveis resultam em seleção tipo r, com tamanho maior da prole e uma única reprodução (semelparidade).

Qual seria o significado da tendência de haver reprodução única em ambientes sazonais, passando por dois ou três ciclos reprodutivos em ambientes fracamente sazonais até reprodução contínua em ambientes mais estáveis (trópicos) em aranhas? Diversos trabalhos tem demonstrado que as aranhas são frequentemente limitadas por alimento ("food limited") (Wise, 1975, 1979; 1981; Fritz et al., 1985; Kessler, 1973, Kajak, 1967). Uma das pressões que poderiam favorecer a reprodução contínua sempre que o ambiente permitisse, poderia ser a competição entre filhos. Dividindo a prole em várias estações, a competição entre os indivíduos da mesma idade poderia ser reduzida. Wise (1975) em experimentos com *Linyphia triangularis* observou que aumentando a quantidade de alimento disponível para imaturos, estes cresciam mais rápido e aumentando a densidade de adultos a fecundidade destes diminuía. O autor sugere que, há competição por alimento em adultos.

No período de 8 meses da fase de crescimento de Eriophora bistriata, essa espécie poderia investir em 2 ciclos curtos como fazem outras espécies. Acredito que uma das pressões para que isso não ocorra é o fato de que a duração da estação chuvosa é variável de ano para ano de tal modo que se torna perigoso investir em duas reproduções pois o período chuvoso pode ser mais curto que o esperado.

Outro fator de seleção poderia ser os tipos de recursos disponíveis: se os recursos são presas grandes, esse poderia ser um fator favorecendo as aranhas maiores, mais capazes de capturar essas presas. O tamanho de uma aranha eataria então, relacionado com sua capacidade de conseguir alimento, com a quantidade de recurso disponível e com a amplitude do período favorável para crescimento.

A semelparidade de Eriophora bistriata pode ser também favorecida pela vantagem de proles grandes, uma vez que colônias grandes podem ter menores gastos energéticos por indivíduo e maior eficiência na captura de alimento.

De um modo geral, as aranhas apresentam grande plasticidade em relação a taxa de crescimento, tempo de desenvolvimento e peso do adulto (Turnbull, 1962; Wise, 1976; Browning, 1941, Jones, 1941 e Polis e Farley, 1979). Esses autores sugerem que essa pode ser uma adaptação para resistir à variações na abundância de alimento. Dempster et al. (1981) verificaram que as densidades populacionais de insetos em diferentes regiões variam grandemente de ano para ano.

As curvas de crescimento de E. bistriata, principalmente da geração 2, indicam que as aranhas, no início de sua vida, permanecem um longo período sem se alimentar. Nessa fase as aranhas se movem muito pouco, possivelmente reduzindo gastos metabólicos. Recém-

nascidos de Nephila clavipes nos países temperados (Moore, 1977) e de Floronia buculenta (Schaefer, 1976) permanecem cerca de 7 meses dentro do ovissaco e só emergem sob condições favoráveis na primavera. Logo após o período de latência, as ninfas de E. bistriata tem um rápido crescimento com uma taxa médias de 3,3 mm/mês para a geração 1 e 4,4 mm/mês para a geração 2, atingindo no final de cada ciclo um comprimento de 25 mm. Essa é a maior espécie de aranha pré-social conhecida. Aparentemente não há dados de taxa de crescimento de outras espécies de aranhas em condições naturais.

Boyce (1979) sugere que especialmente em vertebrados homeotermos, a sazonalidade parece ser um importante fator na evolução de um corpo grande. A sazonalidade é também sugerida como sendo importante fator na evolução de: (1) mecanismos de engorda e estocagem de reservas, (2) variação geográfica no tamanho da ninhada, e (3) padrões de crescimento somático rápido sazonal (Boyce, 1979).

A melhor estratégia para Eriophora bistriata é o crescimento rápido, aproveitando ao máximo os recursos disponíveis nas épocas de sua maior abundância a fim de, no final do ciclo, deixar o maior número de ovos e de um única vez. Esse tipo de reprodução parece vantajoso uma vez que colônias grandes tem vantagens na captura de alimento.

Pouca atenção é dada ao desenvolvimento das aranhas. A maior parte dos trabalhos se refere a apenas uma parte da vida das aranhas, principalmente a fase adulta. Em Eriophora bistriata cada fase tem propriedades ecológicas particulares, sendo favorecidas adaptações específicas para certas idades.

As variações de habitats sazonais tem sido reconhecidas como importantes pressões seletivas, produzindo tendências definidas nos padrões do ciclo de vida dos organismos (Boyce, 1979; Taylor, 1981, Tauber e Tauber, 1981). Entretanto, poucos estudos tem explorado as consequências dessas variações durante todo o ciclo de vida dos animais (Ohgushi, 1986).

A discussão que se segue se refere aos possíveis significados adaptativos do comportamento e caracteres morfológicos de cada fase da vida de E. bistriata.

2. Adaptações para defesa

2.1. Eriophora bistriata

Existem basicamente 3 fases ontológicas em relação ao tipo de predador e às adaptações defensivas de E. bistriata.

Fase 1 - do 2º ao 4º estágio, as aranhinhas são pretas e vermelhas, a coloração dos indivíduos agrupados é bem visível (Fig. 6), o refúgio tem poucos fios e se localiza numa altura de 0,5 m a 2 m.

Fase 2 - do 5º até a dispersão dos adultos. As aranhas são predominantemente pretas. É difícil distinguir os indivíduos quando estes estão agrupados (Fig. 7). Refúgio muito denso, ocupando partes altas da vegetação até o último estágio, quando então localiza-se próximo ao chão (Fig. 19).

Fase 3 - ocorre apenas nas fêmeas, após a dispersão. As fêmeas são polimórficas para coloração e durante o dia permanecem imóveis em substratos específicos de maneira a se tornarem crípticas com estes (Fig. 8 e 9).

O aspecto da colônia da primeira fase pode ser interpretado como coloração de advertência ("warning coloration"). Entretanto, as aranhinhas aparentemente não são impalatáveis. A hipótese mais satisfatória até o momento, embora ainda não tenha sido testada, é que as aranhas sejam miméticas batesianas do gafanhoto Chromacris speciosa (Romadeidae). Na época do ano em que as ninfas estão na fase 1, as ninfas desse gafanhoto estão também recém-nascidas e tem hábito gregário exibindo o mesmo padrão de coloração. Os agrupamentos de gafanhotos e as colônias de E. bistriata ocupam aproximadamente a mesma altura da vegetação nessa fase. Há uma forte possibilidade de que esses gafanhotos sejam impalatáveis, uma vez que se alimentam de plantas tóxicas, como algumas Solanáceas. Essa espécie de gafanhoto é bastante comum em cerrados e, portanto, é um possível modelo para E. bistriata. Uma evidência adicional de que essa coloração funciona como advertência é o fato de que os únicos predadores de Eriophora bistriata observados nessa fase foram outras espécies de aranhas, que são predadores não visuais.

As ninfas de E. bistriata parecem não ter nenhuma defesa comportamental aparente contra as aranhas predadoras, nem mesmo para a espécie Sp.1 que esteve presente em alta frequência nas 2 gerações estudadas. Entretanto, talvez o fato das aranhas predadoras não serem reconhecidas seja devido à evolução de comportamentos específicos para esse fim. Muitas aranhas sociais não reconhecem outras espécies de aranhas na sua colônia. Brach (1975) observou que Anelosimus eximius só reconhece espécies introduzidas na colônia pelo toque. Anelosimus studiosus reconhece por vibração nos fios (Brach, 1977). Em muitos outros casos a espécie Inquillina é permanente e se alimenta de in-

divíduos da colônia ou é cleptoparasita. Argyrodes sp., por exemplo, se alimenta de presas, ovissacos e jovens de Cyrtophora moluccensis (Lubin, 1974).

Na segunda fase, as colônias passam a ser chamarizes para predadores e parasitas pois contém uma biomassa alta de aranhas e são facilmente localizáveis. Embora as colônias sejam extremamente conspícuas devido aos fios suporte (que se tornam muito grossos) e a grande quantidade de fios no refúgio, as aranhas talvez ganhem alguma proteção ficando camufladas entre si, formando uma massa escura na sombra da vegetação ou troncos queimados.

A coloração das aranhas associada ao comportamento de permanecerem unidas, mesmo quando perturbadas por vespas, funciona como uma "unidade" bem maior que impede a entrada da vespa no seu interior. Além disso, as aranhas levantam as pernas aumentando a distância entre a vespa e suas partes vitais. A barreira formada pelos fios do refúgio também é importante na defesa pois, além de dificultar as entradas e saídas das vespas, funciona como um sistema de aviso prévio percebido pelas aranhas através da vibração nos fios. Entretanto, esses mecanismos não funcionam para aranhas em ecdise, pois elas se afastam do aglomerado, onde ficam vulneráveis. A eficiência da estratégia defensiva da segunda fase parece aumentar com o tamanho da aranha, mas essa sugestão necessita mais observações para confirmação.

A predação por vespas é diurna, ocorrendo principalmente quando as aranhas estão no refúgio. No 7º e 8º estádios, as vespas predadoras não conseguem mais capturar as aranhas no refúgio, provavelmente pelo próprio tamanho da aranha que já é igual ao das vespas ou maior.

Ambas as formas de fêmeas solitárias (terceira fase) são crípticas com o substrato que ocupam. Gorgônio (1979) também observou colorações crípticas em fêmeas solitárias de *Eriophora bistriata*. O polimorfismo em fêmeas de aranhas tem sido observado por outros autores. Oxford (1976) observou que o polimorfismo de *Enoplognatha ovatum* é estável temporalmente (em 6 anos de estudo), em vários locais, mais variável em locais muito próximos. Considerando que o fogo é comum em cerrados e que ele modifica rapidamente a paisagem e supostamente altera o tipo de substratos disponíveis para fêmeas de *E. bistriata*, é possível que o polimorfismo nessa espécie esteja sendo mantido pela variação temporal e/ou espacial de substratos. Um cerrado protegido do fogo parece ter mais sítios apropriados para a forma amarela, ao passo que num cerrado recém queimado, a forma marrom seria beneficiada com substratos específicos.

Não há informações sobre a coloração dos diferentes estádios em outras regiões de distribuição de *E. bistriata*. Fowler (comunicação pessoal) observou que no Paraguai as ninfas permanecem com a coloração preta e vermelha até o penúltimo estádio.

Segundo Luís Octávio Marcondes Machado (comunicação pessoal) é comum aves predarem aranhas. Ivan Sazima (comunicação pessoal) observou em duas ocasiões coleirinhas (*Sporophila caerulea*), predadas em teias e Marilda Rapp de Eston (comunicação pessoal) observou um beija-flor preso no refúgio de *E. bistriata*. A hipótese de que a coloração protege as fêmeas de *E. bistriata* contra predadores pode ser testada, talvez fixando exemplares de diferentes fenótipos em diferentes substratos.

Apesar de terem sido pouco estudados os inimigos naturais de aranhas pré-sociais, alguns trabalhos mostram que eles são abundantes. Bradoo (1972) encontrou entre os ovissacos naturais de Stegodyphus sarasinorum na Índia, duas espécies de lagartos, uma espécie de corvo, algumas aves insetívoras, formigas, uma vespa que parasita fêmeas grávidas e uma espécie de Neuroptera que parasita ovissacos.

2.2. Eriophora sp

Também existem em Eriophora sp. três fases distintas de adaptações de defensivas. Suas estratégias, entretanto, são diferentes de Eriophora bistriata.

Fase 1 - aranhinhas pretas e cor de laranja, se mantém dispersas no refúgio durante o dia, numa postura de cabeça para baixo. A colônia localiza-se em capim onde se torna críptica. O refúgio é quase invisível.

Fase 2 - as ninfas adquirem pigmentação dourada em alguns pontos do abdomen (Fig. 10a). As colônias de Eriophora sp se unem as colônias de E. bistriata.

Fase 3 - as fêmeas grávidas solitárias possuem uma grande variedade de tipos de coloração e se abrigam durante o dia entre folhas da vegetação.

Enquanto Eriophora bistriata é bastante conspícua na fase 1, Eriophora sp é críptica. A fase 1 de Eriophora sp. é mais longa que a fase 1 de E. bistriata, entretanto, mesmo nessa época que vespas oportunistas são muito abundantes, elas não foram observadas nas colônias de Eriophora sp.

Também as fêmeas de Eriophora sp são mais difíceis de serem encontradas pois seu fio suporte de teia é bem menor. Também não foi observado nenhum predador de fêmeas. Acredito que um estudo mais aprofundado, em outras regiões, onde Eriophora sp não seja tão rara, poderá trazer respostas sobre os mecanismos de evolução dessas duas espécies. Um outro estudo interessante seria investigar qual a eficiência das estratégias de defesa das duas espécies.

2.3. Mudanças de colônias

As mudanças de local da colônia podem ser uma adaptação contra predadores que caçam utilizando memória e imagem de procura, como por exemplo, as vespas e/ou pequenos vertebrados (Edmunds, 1974).

A maior evidência para apoiar essa hipótese é que as mudanças se tornam mais frequentes durante a época em que o ataque de vespas é mais intenso (fig. 21). Uma outra hipótese que tem sido sugerida por outros autores é que o tempo de residência de aranhas não sociais construtoras de teias está relacionado com a rentabilidade alimentar de certos locais (Janetos, 1982; Smith, 1985). Janetos (1982) observou que aranhas não alimentadas (em laboratório) permaneciam menos tempo nas molduras artificiais que aranhas alimentadas. Observou também que no campo as aranhas de teias orbiculares mudavam mais que as aranhas de teias-de-lençol ("sheet-webs"). Ao mesmo tempo, os locais de residência das primeiras eram mais variáveis em rentabilidade que os da segunda, sugerindo que o tempo de residência estava relacionado com taxa de alimentação. O mesmo autor acha que os responsáveis pelos padrões de mudanças de local não devem ser predadores ou parasitas pois sempre reencontrava as aranhas após as mudanças. Entretanto, apenas a perturbação por predadores já pode ser um estímulo para mudança pois o risco de predação aumenta bastante já que vespas e aves tem memória e podem voltar para o local para uma nova tentativa. Certamente os fatores que influenciam a escolha de local por aranhas de teias são diversos.

Alguns fatos reforçam a hipótese de que o tempo de residência de *E. distriata* não esteja relacionado com escolha de manchas mais rentáveis:

- se o estímulo para mudança fosse fome, deveria se esperar que as colônias mudassem de local em períodos de escassez de presas. Na verdade quase todas as mudanças são logo após a mudança de estágio quando as aranhas se tornam mais vulneráveis aos predadores.
- Os locais que *E. bistrigata* constrói sua teia são grandes espaços vazios (pelo menos do 4º estágio em diante) e as presas são principalmente coleópteros e lepidópteros que são insetos que tem uma amplitude de vôo grande e, portanto, difíceis de serem esgotados num local restrito.
- Nunca foram observadas concentrações de insetos durante a noite, como ocorre por exemplo ao redor de fezes ou árvores em floração durante o dia, ou determinadas colônias capturando muito mais insetos que outras.

A hipótese de o esgotamento de alimento estimula as colônias a mudarem de local pode de qualquer forma ser testada. Se a frequência de captura de presas diminuir com o tempo de residência e se adicionando presas artificialmente as colônias aumentarem o tempo de residência, a hipótese pode ser aceita. Quando as colônias mudam de local, a escolha de um novo sítio para o refúgio não parece casual. Há uma tendência das colônias procurarem locais mais altos em árvores até o 7º estágio, e no 8º procurarem locais próximos ao chão. Uma possível explicação seria novamente a pressão exercida pelas vespas predadoras. Talvez as colônias mais altas sejam menos atacadas uma vez que é mais comum ver vespas caçando próxima ao chão na vegetação baixa. No último estágio, as aranhas poderiam voltar para próximo do chão porque nesta fase não são mais capturadas devido seu tamanho. Esta hipótese poderia ser testada observando-se a taxa de predação de colônias em várias alturas.

3. Ferrageamento

3.1. Considerações gerais

Inicialmente serão definidos dois termos que tem sido pouco discutidos nos trabalhos de seleção de presas por aranhas e que por isso dificultam a comparação de dados de autores diferentes. Esses termos são: presas reais e presas potenciais. O problema maior é definir o que são presas potenciais para determinada espécie de aranha e qual ou quais as melhores métodos para amostrá-las.

Aranhas não capturam insetos de uma maneira aleatória no ambiente, isto é, existem diferentes estratégias de captura que por si só selecionam o tipo de inseto que poderia ser capturado. Por exemplo, formigas operárias dificilmente serão presas de aranhas construtoras de teia orbicular, pois esses insetos andam pelo chão e pela vegetação e nunca atravessariam uma teia em pleno ar. As presas mais prováveis dessas aranhas seriam insetos voadores.

Turnbull (1960) sugeriu que as presas potenciais das aranhas devem ter um conjunto limitado de características que varia de um tipo de teia para outro. Em geral, devem ser animais de tamanho apropriado, devem se mover de uma maneira apropriada pelo espaço da teia e devem possuir características de tegumento que os tornam vulneráveis as armadilhas da teia.

A primeira característica sugerida por Turnbull (1960) é difícil de ser prevista sem um estudo prévio (mesmo que experimental). Isso porque em muitos casos não há correlação interespecífica entre o tamanho da aranha e o tamanho da presa. *Anelosimus eximius*,

por exemplo, é uma aranha pré-social de 5 mm de comprimento que captura presas de 25 mm (Brach, 1975). *Mallos gregalis* é uma pequena aranha colonial que também captura presas em grupo, mas pequenos dípteros são as presas mais capturadas. *Eriophora fulgilinea* e *Nephila clavipes*, duas espécies que tem de 20 a 30 mm de comprimento capturam presas de 1 a 2 mm (Nentwig, 1985b). Enders (1975), Taub (1977) e Olive (1980), sugeriram que o fator que determina o tipo de presa utilizada é o tamanho relativo da aranha, juntamente com a morfologia das estruturas de alimentação.

O segundo ponto sugerido por Turnbull (1960), o tipo de movimentação dos insetos, talvez seja o mais importante para definir presas potenciais, como foi discutido anteriormente.

É a partir da estratégia de captura da aranha que serão escolhidos as armadilhas apropriadas para amostragem das presas potenciais. Por exemplo, no estudo de seleção de presas por aranhas procuradoras, é importante usar uma armadilha que amostrasse insetos deslocando-se em superfície. Por outro lado, presas potenciais de aranhas construtoras de telas verticais devem ser amostrados com armadilhas eficientes para capturar insetos voadores ou saltadores. A vulnerabilidade do inseto, como superfície (Turnbull, 1960) e palatabilidade também devem ser considerados.

Um fator que aparentemente não tem sido levado em consideração é o horário de atividade dos insetos potenciais e das aranhas. O voo dos insetos é geralmente periódico. Com raras exceções, os insetos voam apenas parte de um dia (Lewis e Taylor, 1966). Artrópodos de superfície também apresentam ritmos de atividade (Cloudsley *et al.*, 1975; Planka, 1960). A maioria das aranhas também parece ter períodos

definidos de atividade, diurno ou noturno. Portanto, também é importante considerar as abundâncias dos diferentes tipos de insetos ao longo do período em que a aranha está ativa, quando se pretende discutir seleção de presas por estes animais.

Diversos trabalhos tem fornecido listas de presas (Billing, 1920; Kajak, 1965; Nentwig, 1985a,b ; Robinson *et al.*, 1971), mas pouco se sabe sobre a importância dos diferentes itens, um dado essencial para estudo do forrageamento. Talvez a maneira mais fácil de se quantificar o tamanho de presas é utilizando um papel milimetrado por trás da teia. A coleta de presas na teia não é recomendável pois observações nesse mesmo dia se tornam inviáveis.

3.2. Consideração sobre as amostragens

Antes de discutir os resultados desse item, seguem alguns comentários sobre a validade das amostragens do presente trabalho.

Os insetos voadores são as presas potenciais de *Eriopora bistrigata*, pois suas teias são aéreas e verticais. Vários tipos de armadilhas tem sido usadas para amostrar esses insetos.

Varredura ("Sweep") tem sido a armadilha mais eficiente e fácil para amostrar insetos voadores grandes, e tela ou outra superfície coberta com substância pegajosa tem sido eficiente para insetos voadores pequenos (Brown, 1981; Kajak, 1965; Uetz e Biere, 1980). Dados de armadilha pegajosa podem ser úteis para comparar abundâncias de certas classes de insetos entre diferentes locais (Smith, 1985) ou diferentes horários. Mas, devido à seletividade de armadilhas desse tipo, esses dados não podem ser usados para calcular disponibilidade to-

tal de presas (Smith, 1985). Neste trabalho, as armadilhas pegajosas parecem ter sido eficientes para amostrar insetos pequenos. Alguns trabalhos, feitos em regiões temperadas mostram um padrão de horário de atividade de determinados insetos, semelhante ao que foi encontrado nesse trabalho. Glick (1939) observa que há variação sazonal na abundância de insetos no ar, no Mississippi (E.U.A.) e que, no crepúsculo, Diptera, Coleoptera e Homoptera eram as ordens mais abundantes, ao passo que Lepidoptera era mais abundante à noite. A grande maioria dos insetos amostrados por Lewis e Taylor (1965), na Inglaterra, são dípteros da família Phoridae, sendo, a maior parte, espécies decompositoras que voam no crepúsculo.

Embora a observação de presas reais capturadas seja a melhor maneira de conhecer o que uma aranha particular está capturando (Castillo e Eberhard, 1983), esse método não pode ser usado para amostrar insetos em habitats onde a aranha não ocorra ou em horário em que a aranha não está ativa (Smith, 1985).

As perguntas mais importantes que se pretendia responder com as amostragens de presas potenciais eram:

- 1º - Quais são os padrões de periodicidade dos insetos voadores na área de estudo?
- 2º - Existe sazonalidade na biomassa de insetos disponíveis no estrato aéreo durante o ano?

As armadilhas pegajosas foram eficientes para amostrar insetos pequenos (menores que 10 mm de comprimento). O número e o tamanho da amostra foram suficientes para responder ambas as perguntas.

As amostragens de insetos grandes foram as mais problemáticas. As observações diretas foram na verdade o método mais confiá-

vel que, juntamente com as coletas de puçá e observação de presas e restos de exoesqueleto, mostraram quais os insetos mais abundantes à noite, no estrato aéreo. Não foi possível verificar a periodicidade de insetos grandes de um modo mais preciso,, mas foi possível observar que os coleópteros grandes eram muito abundantes à noite. Muitas vezes foram vistos saindo do solo, começando a voar no início da noite. A observação direta tem sido usada por outros autores quando nenhuma armadilha é eficiente ou disponível (Jackson, 1977).

Alguns autores tem sugerido que a malha da tela orbicular (distância entre uma espiral e a seguinte) poderia seleccionar tamanhos de presas (Chacón e Eberhard, 1980; Risch, 1977; Uetz *et al.*, 1978). Malhas largas seriam mais eficientes para capturar insetos grandes, ao passo que malha fina capturaria insetos pequenos. Nentwig (1983a) testou essa hipótese usando telas artificiais feitas de telas com malhas variando de 2,5 a 17 mm cobertas com substância pegajosa. O autor verificou que o tamanho das presas capturadas pelas armadilhas variavam de acordo com o mês, mas não havia correlação entre o tamanho da presa e a malha da tela. Entretanto, o tamanho máximo de presa que a armadilha capturou foi 6 mm. Provavelmente esse tipo de armadilha não é capaz de capturar insetos robustos, por ser rígida demais comparada com os fios flexíveis das telas orbiculares.

3.3. Horário de atividade das aranhas

Parece que *Eriophora bistrigata* ajusta o horário de captura ao horário de maior atividade de voo de insetos energeticamente lucrativos. É possível distinguir três tipos de recursos lucrativos no estrato aéreo que estão disponíveis em horários diferentes:

- 1º - um pico de abundância de pequenos insetos, de aproximadamente 2 mm de comprimento, sendo a maioria dípteros do gênero Dorhniphora (Phoridae), que voam no final da tarde e crepúsculo, e também no início da manhã nos dias chuvosos, principalmente no estrato próximo ao solo, até 2 m de altura (Fig. 29 e 30). Esses insetos são presas ideais para ninfas de 3º e 4º estádios, pois são abundantes e pequenos e as telas dessas ninfas são pequenas e frágeis. Essas ninfas são ativas exatamente nesses horários (fig. 29) e suas telas ocupam esse estrato aéreo.
- 2º - Uma segunda categoria de recurso são os coleópteros e lepidópteros (mariposas) noturnos. Estes são insetos de tamanho bastante variado (Tabela 8 e fig. 28), embora atingindo tamanhos bem maiores que os representantes diurnos. Esses insetos voam até pelo menos 5 metros de altura e são presas adequadas para ninfas de 5º estágio em diante. Um único coleóptero de tamanho médio (45 mm³) fornece alimento para uma ninfa de 5º estágio para um dia (um coleóptero desse tamanho é equivalente em volume a mais de 8.000 indivíduos do gênero Dorhniphora. Além disso, a resistência das telas e a própria capacidade da ninfa imobilizar uma presa aumentam bastante durante o desenvolvimento. A partir do quinto estágio, as ninfas estão ativas à noite e suas telas ocupam um estrato de 1 a 5 m de altura.
- 3º - Um terceiro recurso, bastante especial, são os alados de Isoptera (cupins). As revoadas ocorrem de setembro a novembro, quando as ninfas ainda estão pequenas (menor que 5 mm) com presas geralmente em torno de 2 mm. Os alados de Isoptera tem em torno de 20 mm de comprimento, entretanto, são insetos de quitina mole e se

prendem facilmente nos fios por causa de suas asas. São também presas valiosas pois podem ser subjugadas rapidamente (em menos de 1 min) e tem o abdomen rico em reservas. As ninfas de Eriophora bistriata constroem teias especiais de captura sempre que há revoadas de alados, à qualquer hora do dia. Há evidências de que as ninfas de E. bistriata também percebem a quantidade de cupins disponíveis no ambiente, construindo o número de teias proporcional à abundância dos cupins (fig. 14).

Como as ninfas são capazes de perceber se há revoada e a intensidade em que esta ocorre? Para isso E. bistriata usa aparentemente de dois estímulos :

- o 1º estímulo é, mais provavelmente, uma ou várias condições meteorológicas, correlacionadas com a ocorrência de revoadas, que faz com que parte das aranhas saiam do refúgio e iniciem o reforço dos fios suporte e a construção das primeiras teias. A hipótese de que o estímulo inicial fosse ferormônios dos cupins não parece muito provável, uma vez que a construção começa antes da revoada.
- a vibração dos cupins que caem nas primeiras teias ou batem nos fios estruturais da rede fornecem um segundo estímulo. As aranhas percebendo essas vibrações, imediatamente começam a construir suas teias. Esse comportamento parece conferir uma vantagem garantindo a conservação de energia quando a revoada é pequena.

Algumas espécies de Dyctyna e Mallos, todas solitárias, se alimentam principalmente no final da tarde e início da manhã, quando dípteros (a presa mais comum) e outros insetos estão mais ativos (Jackson, 1977). Buskirk (1975b) observou que na Costa Rica havia um pico de volume e abundância de insetos às 18:00 hs (crepúsculo). Nesse

horário, a taxa de captura de pequenos dípteros por Mallos gregalis (espécie colonial) era bem maior. Nenhum estudo sobre aranhas tem demonstrado variações no horário de captura como ocorre com Eriophora bistriata, ou um comportamento especial tão complexo como ocorre na utilização de revoadas diurnas de cupins

A limpeza e reparo da colônia são noturnos em muitas espécies de aranhas pré-sociais. Alguns autores tem sugerido que esse comportamento visa evitar ou diminuir a taxa de predação (Brach, 1975; Bradoo, 1972). No caso de Eriophora bistriata, atividade noturna pode ajudar evitar vespas diurnas. Entretanto, essa interpretação é pouco provável, pelo fato que quando atacadas em suas teias, as ninfas normalmente conseguem escapar, lançando-se ao chão. Também, as ninfas continuam noturnas mesmo depois do 6º estágio, quando não são mais atacadas pelas vespas. Alimento parece ser o fator dominante no ciclo de atividades nesta aranha.

3.3.2. Estrutura das teias

Aranhas produzem uma infinidade de tipos de teias, variando desde a mais simples, constituída por um único fio de seda, até outros muito complexos, como por exemplo, as teias comunais de Agelena consociata. Dentro desse gradiente existem alguns tipos de teias que pelo seu próprio posicionamento e estrutura selecionam a categoria de presa que poderia ser capturada.

As teias orbiculares de diferentes espécies variam bastante em diâmetro, malha, número de espirais, etc. Entretanto, pouco se sabe sobre as funções de cada tipo de tela orbicular. Alguns autores tem sugerido que a malha da tela poderia selecionar presas de ta-

manhos diferentes, funcionando como um filtro (Chacón e Eberhard, 1980; Risch, 1977; Uetz *et al.*, 1978; Witt *et al.*, 1960). Nentwig (1983a) tentou testar essa hipótese usando uma tela de malha variando de 2,5 a 17 mm cobertas com substância pegajosa. Entretanto não houve correlação entre o tamanho da presa e o tamanho da malha. Por outro lado o número de insetos por área de tela era maior na tela de malha fina e o número de presas por fio era maior na malha larga. As telas artificiais foram eficientes para capturar insetos até 6 mm. A amplitude em tamanho de presas e a falta de elasticidade das armadilhas podem ter prejudicado a interpretação dos resultados. Seus resultados sugerem que malha fina é mais eficiente para capturar insetos pequenos que malha larga, apesar do maior investimento.

A relação entre a malha da tela e o tamanho da aranha também não é uniforme. Aranhas grandes podem construir telas de malha fina, ao passo que aranhas pequenas podem fazer malha larga (Risch, 1977; Witt and Baum, 1960). Num grande número de araneídeos, a tela de uma aranha jovem difere daquela de um adulto (Shear, 1986).

Em *Eriophora bistrigata* o diâmetro da tela e a largura da malha são altamente correlacionadas com o tamanho da aranha (Figs. 15 e 17). O nº de espirais tem um grau de correlação menor (Fig. 16) e o número de raios não tem correlação (Fig. 18). Esses resultados apoiam em parte algumas hipóteses a respeito de uma tela ótima:

1 - a eficiência de captura de uma determinada classe de tamanho de presa depende da malha. Os pontos de maior eficiência são aqueles onde a malha é igual ou menor que o inseto. Nesse ponto, qualquer inseto que passe pela barreira, necessariamente atinge algum fio.

2 - a malha mais econômica tenderia a ser a de tamanho igual ao da presa pois teria o menor custo e seria a mais eficiente.

3 - determinado o tamanho da malha, a área da teia deverá ser aquela que fornecerá uma biomassa de insetos suficientes para a aranha. Isto quer dizer que aranhas com malhas idênticas devem ter telas com área proporcional ao seu tamanho.

4 - o número de raios deve ser o menor possível que sustente determinada malha, sem que uma espiral e outra colabem. Deve ser então esperado que duas telas de mesmo diâmetro e malhas diferentes tenham o número de raios proporcional à largura da malha.

5 - A eficiência pode diminuir se determinada malha se torna visível e passa a ser evitada pelos insetos. Nesse caso, a malha mais larga poderia ser mais eficiente se o número de insetos que não a interceptam é menor que o número de insetos que evitavam a malha fina. Existem evidências de que insetos evitam telas muito conspícuas (Lubin, 1974; Rypstra, 1979).

Em Eriophora bistriata o tamanho médio de presas aumenta com o tamanho da aranha (fig. 31). As telas por sua vez, crescem em diâmetro e malha, o que talvez esteja funcionando como filtro de presas.

A mais notável especialização dessas aranhas é a construção de telas especiais para a captura de alados de Isoptera (cupins) (fig. 36 e Tabela 15). Estas tem duas vezes e a malha três vezes o tamanho da teia padrão construída pelas mesmas aranhas em horário habitual. O aumento de tamanho de malha e a redução em número de raios barateiam esse tipo de teia sem entretanto comprometer a eficiência na captura de presas grandes, porém delicadas, como cupins alados.

3.3.3. Estrutura das redes

Até o 3º estágio, as redes são simples e a partir daí aumentam em complexidade (Fig. 11 e 12). As redes das ninfas de 5º e 6º estágio são muitas vezes próximas e paralelas, o que reduziria quase pela metade a probabilidade de uma presa atingir uma determinada tela. Algumas vezes foi observado que uma presa grande atravessava a primeira tela e então reduzida a velocidade pelo impacto, era capturada pela tela em frente. Presas, como algumas mariposas que conseguem evitar a tela, desviavam-se, mas às vezes acabavam caindo em alguma outra tela, pois o conjunto de redes funcionava como um labirinto. É justamente nessa fase (5º e 6º estágios) que as ninfas entram em contato com presas grandes, pois se tornam noturnas e ainda tem dificuldade em capturá-las devido ao seu tamanho. No final do 7º e 8º estágio, quando já são bem maiores, não é tão comum encontrar as redes paralelas e muitas telas estão bastante isoladas das outras, apesar de ligadas pelo fio suporte.

Parece possível que a disposição paralela de redes proteja as telas contra destruições e aumenta o número de presas grandes capturadas por aranhas de 5º e 6º estágios.

3.3.4. Seletividade de presas e especialização

Eriophora bistriata seleciona ativamente suas presas.

Com o crescimento da ninfa, mudanças no horário de captura e estrutura e altura da tela, favorecem a seleção de presas médias e grandes na dieta, enquanto que presas pequenas vão sendo mais e mais desprezadas (pelo menos até que a tela seja ingerida) (fig. 32). Presas pequenas, são consumidas em menor frequência, pois muitos desses insetos acabam

se soltando. Entretanto, a aranha não gasta energia locomovendo-se até ela. As que não se soltam são ingeridas juntamente com a teia no final do período de captura. Além de economizar energia, pode ser também vantajoso para a aranha permanecer no centro de sua teia devido a facilidade de localizar (Nentwig, 1985c) e subjugar presas valiosas.

Durante as revoadas de Isoptera, as aranhas desprezam muitos insetos que seriam habitualmente capturados. Essas observações apoiam a hipótese de que a seletividade aumenta quando existe um recurso de alta qualidade (Emlen, 1966; MacArthur e Pianka, 1966). O forrageio em horários restritos de atividade e a construção de teias especiais para captura de cupins, provavelmente evoluíram em resposta a grande abundância de presas em momentos determinados, como sugerido por MacArthur e Pianka (1966).

3.3.5. Variação diária na intensidade de forrageio

Há evidências de que alguns fatores influenciam na atividade das aranhas ou de toda a colônia (Tabela 16). Através de observação direta foi possível notar que, quando há vento muito forte no horário habitual de atividade, as ninfas não constroem suas teias. Podem, entretanto, construir mais tarde se o vento cessar. Esse parece ser um comportamento preventivo, uma vez que as teias podem ser rompidas com vento forte e a aranha poderia ficar isolada do resto da colônia.

As aranhas em ecdise não forrageiam. Como a ecdise é bastante sincrônica entre os indivíduos da mesma colônia, é comum observar colônias sem nenhuma teia enquanto outras estão se alimentando habitualmente. Muitas espécies diminuem a atividade nos dias pré e

sucessos da ecdise (Austin *et al.*, 1978; Haynes e Sisojevic, 1966). Em geral, essas aranhas procuram um lugar mais seguro contra predadores e daí só saem quando sua nova quitina está endurecida.

Pequenas variações em condições meteorológicas envolvendo umidade, luz e temperatura, parecem não influenciar na atividade diária de *E. bistriata*.

A saciação tem sido apontada como um fator que reduz a frequência de construção de teias (Buskirk, 1975b). Esse fator não foi estudado em *E. bistriata*.

4. Importância da socialidade em *Eriophora bistriata*

4.1. Benefícios

Existem várias evidências de que o comportamento social em *Eriophora bistriata* está relacionado com a utilização dos recursos alimentares. Nessa aranha o número de indivíduos que participam na captura e alimentação aumenta com o tamanho da presa (fig. 38). Parece que mais aranhas imobilizam uma presa grande com maior eficiência. É interessante notar que as capturas cooperativas são mais frequentes nos 5º e 6º estádios, quando as ninfas ainda estão pequenas (5 mm) mas entram em contato com presas noturnas grandes (fig. 17). À medida que elas crescem, a cooperação na captura de presas diminui ao aumentar a capacidade dos indivíduos subjugar presas grandes sozinhos. Ward e Enders (1984) observaram que a eficiência de captura em *Stegodiphus mimogorum* aumentava com o aumento do número de aranhas caçando. A capacidade de subjugar presas grandes é indicada como uma das principais vantagens do hábito gregário de algumas espécies pré-sociais (Brach, 1975; Dewar e Koopowitz, 1970).

O decréscimo da cooperação e o aumento na distância entre as teias nos últimos estádios poderia ser ocasionado pela competição por recursos nessa fase. A distância entre teias vizinhas em Philoponella republicana, uma aranha também colonial, aumenta quando colocada em situação de privação alimentar (Smith, 1985).

Outra vantagem da colonialidade em Eriophora bistriata é sua capacidade de estender redes de captura em locais ricos em insetos e que não estão disponíveis para aranhas solitárias. Espaços abertos podem ser conquistados graças a construção cooperativa dos fios suporte das redes, que sustentam várias teias com menos esforço por indivíduo. Esse mesmo tipo de vantagem foi assinalada para Mallos gregalis, uma espécie colonial (Buskirk, 1975). Essa espécie não divide presas, mas também constrói estruturas da rede em grupos. O tempo de construção das teias individuais numa rede pré-existente é bem menor do que quando não há rede (que, por exemplo, foi destruída).

Fêmeas comunais de Philoponella oweni produzem mais ovos que fêmeas solitárias. Smith (1983) observou que grupos comunais se situam em locais onde insetos eram mais abundantes. Essa autora concluiu que agrupamentos eram gerados por indivíduos parentes que dividiam um local rico em insetos.

O fato de Eriophora bistriata poder ingerir teias de outros indivíduos da colônia durante o "desmanchamento" da rede, pode ter um significado importante na organização das atividades sociais. O trabalho de remoção de fios representa um ganho e não um custo, uma vez que à medida que as aranhas desmancham as redes elas ingerem os fios de seda, com exceção dos fios suporte. O resultado desse comportamento é que o alimento é constantemente redistribuído entre os indi-

víduos da colônia. Dessa maneira, a sincronia de desenvolvimento entre os indivíduos da colônia também é favorecida.

As teias das aranhas são ricas em proteínas (Peakall e Witt, 1976; Tillinghast *et al.*, 1981). Uma teia nova de *Araneus diadematus* tem cerca de 2,9% do peso do conteúdo de proteína da aranha (Breed *et al.*, 1964). Alguns trabalhos têm demonstrado a importância da reingestão da teia como meio de economizar a energia e nutrientes gastos para construí-la (Prestwich, 1977, Peakall e Witt, 1976). Segundo esses autores, a aranha reduz o custo da síntese de teia em cerca de 90%. *Araneus diadematus* recupera 90% dos amino-ácidos de teias velhas (Peakall, 1971). Para apresentar uma vantagem líquida é necessário que a energia gasta na reingestão das teias seja menor que a energia recuperada. Entretanto, Peakall e Witt (1976) verificaram que a energia gasta em seda não é tão grande quanto a energia metabolizada na construção de uma teia. Contudo parece provável que a energia gasta para construir a teia é bem maior que a energia gasta para reingerí-la, uma vez o último requer menos movimentos.

A evolução do comportamento social de *Eriophora bis-triata* pode ser explicado por cooperação, com o favorecimento de indivíduos que permanecem agregados pois o trabalho cooperativo é mais eficiente e mais econômico. Sendo assim, a união das colônias, mesmo que de indivíduos não parentes, pode ser selecionada.

Algumas espécies possuem um tamanho ótimo de colônia. Colônias grandes de *Cyrtophora mollucensis*, por exemplo, atraem mais predadores e são evitadas por insetos diurnos (Lubin, 1974). Lubin acredita que esse possam ser um estímulo para a dispersão dos jovens e manutenção de tamanho ideal da colônia.

4.2. Custos

O principal preço da formação de colônias em Eriophora bistriata parece ser a atração de predadores visualmente orientados. As vespas, por exemplo, parecem encontrar as colônias através dos fios suporte, que são muito conspícuos. Para um predador pode ser mais rentoso investir sua busca num recurso agrupado, pois além de ser mais visível, é localmente fixo e abundante. Trabalhos com outros tipos de animais tem sugerido a importância dessa estratégia de caça (Planka, 1974; Ricklefs, 1973).

Em resposta à predação, evoluíram em Eriophora bistriata mecanismos morfológicos e comportamentais de defesa, como foi discutido anteriormente. É interessante notar que alguns desses mecanismos, como coloração das ninfas, parece funcionar apenas quando o indivíduo está na colônia, isto é, o aspecto da colônia inteira parece ser adaptativo. Esse pode ser um fator que favoreça a homogeneidade fenotípica das ninfas gregárias, ao contrário das fêmeas solitárias que são polimórficas. Diversos autores têm sugerido que a atração de predadores é a grande desvantagem do comportamento social em aranhas (Lubin, 1980; Rypstra, 1979; Smith, 1982). Outros, entretanto, têm enfatizado que a defesa contra predadores e parasitas é um dos fatores que favoreceram o estabelecimento de colônias em insetos eusociais (Evans, 1977; Lin & Michener, 1972; Milne & Milne, 1976). Anderson (1984) destaca a presença de armas, como veneno ou outros tipos de defesa, como sendo importantes para a evolução da eusocialidade em insetos. Em animais com pequena capacidade de defesa, os agrupamentos atrairiam pre-

dadores, aumentando a mortalidade. As ninfas de E. bistriata, pelo menos até o penúltimo estágio, não são agressivas e nunca foram observadas atacando um predador. As colônias de E. bistriata parecem atrair predadores sem oferecer uma proteção compensativa que justificaria colonialidade.

4.3. Pré-adaptações para a socialidade

Uma vez que aranhas são animais carnívoros, e em muitas espécies o canibalismo é comum, as aranhas sociais tem que ter uma série de mecanismos que desestimulam ataques entre membros do mesmo grupo (Buskirk 1981). É necessário que as aranhas sociais saibam rapidamente distinguir entre presas, predadores e indivíduos conspecíficos (Kullman 1972). Shear (1970) acredita que a comunicação através das vibrações na tela foi um importante requisito para a socialidade. É importante notar que todas as aranhas sociais são construtoras de telas.

Eriophora bistriata transmite pelo menos dois sinais com significados diferentes, através dos fios de seda. Os primeiros são os pulsos no refúgio, que são sinais de início e término de atividade, que são repetidos por todos os indivíduos da colônia, sincronicamente. Se a colônia está dividida em dois subgrupos, estes podem agir independentemente quanto aos pulsos. Apesar dos pulsos estarem relacionados com o horário de atividade, a decisão de forragear ou não é individual, pois a colônia toda ou parte dela, pode permanecer agrupada após os pulsos. A sequência de pulsos não é simples e nem contínua, e talvez transmita mais informação do que parece à primeira vista. Uma evidência disso é que, no início da atividade, os pulsos oca-

sionam a desagregação das aranhas e, no final da atividade, resultam na sua agregação. Darchen (1975), envernizando partes do corpo de Agelena consociata, uma aranha cooperativa, descobriu que os sinais de agrupamento e afastamento são percebidos por mecanoreceptores no primeiro par de pernas.

O segundo tipo de pulso é praticado por indivíduos cujas telas são invadidas por outros. Metabus gravidus também exhibe esse tipo de comportamento (Buskirk, 1975a). Segundo Buskirk, essa sequência de comportamentos de balançar a tela pode reduzir contatos agressivos que resultariam em injúria ou morte. Em Eriophora bistrata os pulsos também tem a função de promover uma distribuição organizada das telas na rede, garantindo uma área exclusiva de forragelo para cada indivíduo. Comunicação entre indivíduos é uma necessidade real, uma vez que nos primeiros estádios as telas são vizinhas umas das outras e a construção é extremamente sincronizada. É nessa fase também que a frequência desses pulsos é mais intensa. No momento da delimitação do território de cada tela, toda a rede vibra até que termine essa fase. Os pulsos também são produzidos afastar intrusos durante as investigações de presas caídas nas telas e para analisar o tamanho e a distância da presa.

Fowler e Diehl (1978) notaram que os indivíduos de E. bistrata, quando se encontram durante a elaboração da rede, trocam toques com o primeiro par de patas (Fowler e Diehl, 1978) e sugerem que esses toques envolvem sinais tácteis e químicos. A função desses toques talvez seja o reconhecimento específico, uma vez que indivíduos de Eriophora sp evitam o contato com E. bistrata nessa situação. No refúgio, entretanto, essas espécies se toleram. Uetz e Straton (1983),

na sua mais recente revisão sobre comunicação em aranhas, sugerem que as aranhas tem um sentido táctil-químico desenvolvido e que seus receptores químicos podem potencialmente discriminar mais tipos de substâncias químicas que os insetos.

5. Reprodução

5.1. Dispersão

Já foram observados três tipos de dispersão em aranhas sociais. O mais comum é a dispersão de fêmeas grávidas ou grupos de jovens aparentados que fundam uma nova colônia (Buskirk, 1981). em Stegodyphus sarasinorum, uma colônia se fragmenta em partes contendo alguns indivíduos (Bradoo, 1972). Outra maneira bastante comum em aranhas solitárias é a dispersão dos jovens por pequenos balões que voam ("ballooning") até dezenas de quilômetros (Duffey, 1956; Bilsing, 1920; Garden, 1965). A dispersão aérea também tem sido observada em aranhas não juvenis, mas estas eram espécies muito pequenas (Duffey, 1956; Plagens, 1986). Cerca de 90% das aranhas amostradas por Plagens (1986) mediam entre 0,5 e 2,5 mm de comprimento, e as maiores aranhas encontradas tinham 5mm de comprimento.

Lubin (1980) afirma que não há registro de dispersão por balões em espécies tropicais e Buskirk (1981) nota que esse sistema não é conhecido em aranhas sociais, mas provavelmente esse fato se deva a pouca quantidade de estudos sobre aranhas nessas regiões.

Não há registro de dispersão por balões de fêmeas grandes como ocorre em Eriophora bistriata. O formato dos balões de E. bistriata (Fig. 39) também não foi observado em outras espécies.

Os balões de aranhas pequenas podem percorrer grandes distâncias elevando-se no ar ajudados por correntes ascendentes sem problemas com barreiras de vegetação. Já os balões de Eriophora bistriata, devido ao seu peso, tendem a descer, mesmo que lentamente. A utilização de balões nessa espécie só é possível porque essa espécie habita ambientes abertos, como cerrado e chaco.

A dispersão Eriophora bistriata antes da cópula pode reduzir o cruzamento entre irmãos, uma vez que a probabilidade de copular com um irmão seria 100% nas colônias simples (50% das colônias) e aproximadamente 50% nas super-colônias, se não houvesse dispersão.

No Chaco argentino, a cópula de Eriophora bistriata ocorre ainda dentro da colônia (Bucker, 1974). Esse fato também foi observado em uma colônia em Piraju-SP.

5.2. Cópula

Na fase adulta, os machos cesam a alimentação, conseqüentemente na época da cópula eles estão cerca de 2/3 do tamanho da fêmea, com o abdômen bem reduzido. Também há diferenciação nos dois primeiros pares de pernas, que se tornam mais robustos e longos. Esse menor tamanho, associado a comportamentos de cautela e fuga pode aumentar a agilidade do macho durante a cópula, ficando fora do alcance das quelíceras da fêmea. As pernas mais robustas permitem que ele segure a fêmea com mais firmeza. O fio de escape que liga o macho a outro ponto distante da teia da fêmea parece ser também um rápido meio de fuga. Não foram observados sinais de agressão da fêmea ao macho nas 3 cópulas), entretanto, em aranhas é muito comum a fêmea matar o macho após a cópula. O jejum do macho e seu menor tamanho também poderia ter

evoluído pela disputa por fêmeas para acasalamento, quando ainda em colônias (como ocorre na Argentina) isto é, os machos que estão em suas teias acabam perdendo em tempo reprodutivo de cópula. Dessa forma, pode haver uma pressão para que os machos dediquem seu tempo na procura de fêmeas assim que estas atingem a maturidade.

5.3. Oviposição

Muitas espécies de plantas podem ser usadas como substrato para oviposição. Julgando pelo número de colônias jovens encontradas na área amostrada, muitos ovissacos não foram achados durante o levantamento. Devido a possibilidade de ter apenas encontrado os ovissacos em locais expostos, é possível que os resultados obtidos não indiquem preferência de local para oviposição.

Parece que as folhas preferidas são aquelas maiores ou iguais ao tamanho do ovissaco (Tabela 19). Talvez porque esta confere proteção física contra chuva, geada, etc e talvez também porque dificulta o encontro de ovissacos por inimigos naturais.

No chaco argentino, as fêmeas de Eriophora bistriata depositam os ovissacos dentro do refúgio da colônia, ou isolados sob folhas (Bucker, 1974). O comportamento de depositar os ovissacos agrupados talvez não exista em Itirapina devido a ação das três espécies parasitas de ovissacos. Um aumento na taxa de parasitismo nos ovissacos agrupados, pode seleccionar a dispersão das fêmeas antes da oviposição. Smith (1982) demonstrou que na aranha comunal facultativa, Phlogoponella oweni, a taxa de predação em ovissacos em colônias era maior que em ovissacos isolados.

Seria muito informativo um estudo mais aprofundado sobre as variações geográficas no comportamento e biologia de Eriophora bistriata.

O comportamento reprodutivo de Eriophora bistriata parece ser diferente das demais espécies de aranhas sociais no que se refere à estrutura de dispersão e à ovoposição. Difere também dos outros araneídeos pré-sociais pois coopera na captura de presas e os indivíduos se toleram em várias situações. Essa espécie parece apresentar um estágio intermediário de socialidade entre as aranhas coloniais de teias individuais e as aranhas cooperativas de teias comunais, pois é uma aranha colonial_cooperativa. As adaptações para utilização adequada dos recursos disponíveis, como as mudanças nos horários de captura e a construção de teias especiais para capturar cupins, também não são descritas na literatura. Algumas hipóteses são sugeridas nessa Tese com o intuito de estimular trabalhos futuros, os quais eu recomendo à todos que se interessem por aranhas pois esta é uma espécie fácil de se observar no campo e que pode ser instrumento para se testar muitas hipóteses.

V - RESUMO

Eriophora bistriata (Araneidae) é uma aranha colonial, de ciclo anual, comum em áreas de cerrado. Além de ser uma das poucas aranhas que exibem comportamento social, é também a única espécie construtora de teias orbiculares que coopera na captura de presas. Essa aranha constrói diariamente suas teias individuais que são sustentadas por um fio suporte, grosso e resistente, e ligadas entre si por fios secundários, formando a rede de captura. Durante o dia as aranhas repousam em um refúgio, construído por todos os indivíduos.

No presente trabalho, são estudados aspectos da biologia, comportamento e ecologia de E. bistriata, de forma a entender como essa espécie está adaptada às condições de cerrado. O trabalho foi realizado no município de Itirapina (22 15'S, 47 49'W), estado de São Paulo, onde a vegetação natural é o cerrado. O período de estudo foi de fevereiro de 1984 à julho de 1986.

O ciclo de vida de Eriophora bistriata é anual e o crescimento das ninfas está intimamente relacionado com a abundância de recursos (insetos voadores). No período em que este recurso é escasso (outono e inverno), a população é representada por ovos ou ninfas inativas, ao passo que no período chuvoso (primavera e verão), essas aranhas são muito abundantes.

A coloração das ninfas e o aspecto da colônia varia em diferentes fases do desenvolvimento. Na fase 1 (até o 4º estágio), as aranhas são pretas e vermelhas e a colônia é bastante visível. É sugerida a hipótese de que as aranhas nessa fase sejam miméticas batesianas de Chromacris speciosa (Romadeidae), um gafanhoto gregário que

exibe esse mesmo padrão de coloração e que há possibilidades de que seja impalatável. Na fase 2 (do 5º estágio até a dispersão dos adultos), as aranhas são predominantemente pretas e a colônia, apesar de bastante visível pela quantidade de fios no refúgio, exibe um aspecto que dificulta a visualização de um indivíduo no grupo. Na fase 3 (fêmeas adultas solitárias), as aranhas são polimórficas para coloração e são crípticas com os substratos que ocupam. O tipo marrom repousa em troncos ao passo que o tipo amarela repousa entre folhas ligadas por fios de seda. É sugerida a hipótese de que a variação na disponibilidade de substratos específicos, ocasionada por fogo, seja responsável pela evolução e manutenção do polimorfismo em fêmeas de Eriophora bistriata.

O tamanho e o tipo de presa, a estrutura e a posição das teias e o horário de atividade de E. bistriata variam em diferentes fases do desenvolvimento. O tamanho da presa, o diâmetro, a malha e o número de espirais aumentam com a idade das aranhas. Até o 4º estágio, as ninfas são ativas no crepúsculo, quando há um pico de abundância de dípteros do gênero Dohrniphora, que são também suas presas mais frequentes. Após o 5º estágio, a atividade alimentar é noturna e as presas mais frequentes na dieta são coleópteros e lepidópteros, insetos que atingem tamanhos bem maiores que os dípteros. Há evidências de esses insetos sejam mais abundantes à noite. Um terceiro recurso, bastante especial, são os alados de Isoptera, muito abundantes durante as revoadas. As ninfas de Eriophora bistriata de 3º e 4º estágios, constroem teias especiais para captura desses insetos, as quais tem duas vezes o diâmetro e três vezes a distância entre uma espiral e outra (malha da teia) que uma teia habitual. Essas teias são construídas

à qualquer hora do dia, alguns minutos antes da revoada. A construção de telas especiais para captura de um tipo de presa específico nunca foi observado em outra espécie de aranha.

A captura cooperativa ocorre em todos os estádios da fase gregária. O número de aranhas que participam da captura e alimentação aumenta com o tamanho da presa.

Os adultos dispersam da colônia por meio de balões com a forma de "para-quedas". Esse tipo de dispersão ainda não tinha sido descrito na literatura. A cópula ocorre logo após a dispersão, durante à noite. A oviposição ocorre um a dois meses depois.

São apresentadas várias evidências de que o comportamento social em Eriophora bistriata está relacionado com a utilização de recursos alimentares. Por outro lado, a atração de predadores parece ser um custo do hábito gregário nesta espécie.

VI - SUMMARY

Eriophora bistriata (Araneidae) is a pre-social spider, common in Brazilian cerrado. The spiders have individual orb-webs but cooperate in capture large prey. The spiders built the individual orbs daily, under a common support silk line that is permanent and very resistant. The orbs are linked to each other by secondary support lines, forming the capture web. During the day, the spiders rest in dense silk nest, built by all the colony members.

In this Thesis, we study biological, behavioral and ecological aspects of Eriophora bistriata, to understand some adaptations of this species to live in cerrado. The work was conducted near Itirapina (22 15'S 47 49'W), São Paulo State, Brazil, where the predominant vegetation is cerrado. Field work was done between February, 1984 until July, 1986.

The life cycle of Eriophora bistriata is univoltine and the development in the population is synchronous. The individual growth is related to the abundance of resources -flying insects. When resources are scarce in Fall and winter, the population consists of eggsacs and inactive nymphs only; during the rainy season (spring and summer) these spiders are abundant.

The coloration of the spider and the colony aspect change during the life cycle. In the first phase (2th to 4th instars), the spiders are black and red and very conspicuous from short distance. We suggest the hypothesis that in this phase these spiders are Batesian mimics of a gregarious grasshopper, Chromaris speciosa, which have a similar coloration pattern and may be unpalatable.

During the second phase (5th instar until adult dispersal), the spiders are black with white spots and the nest, although is very conspicuous because of the silk threads, protect the she spiders against predators and makes it difficult to individualize an individual.

In the third phase (adult solitary females), the spiders are polymorphic for abdomen coloration and are cryptic on their substrates. Brown females rest on tree trunks and yellow ones rest inside bundles of leaves which they tie together. I suggest that the spatial and temporal variation of available sites, resultant from fire, are the selective pressure that favored the evolution of polymorphism in this spider.

The size and the kind of prey, the structure and position of webs and time of foraging activity of E. bistrigata change during the development. The diameter, mesh and number of spirals of the webs increase with the spider age, but the number of radii is constant with the spider age. These changes in web structure are correlated with prey size which also increases with spider size (and age). Until the 4th instar, the spiders are active only during the sunset, when Dohrniphora (Phoridae, Diptera), the most important prey species, is more active. After the 5th instar, the spiders become active only after sunset and their prey are mainly large coleopterans and coleopterans. A third important kind of resource are the winged termites. Third and fourth instar nymphs build special webs during the termite flight, that are twice the diameter and ave three times the mesh size of the normal webs. These webs are built during the day, only some minutes before the termite flight begins. The construction of special

webs to capture a specific prey, has never been reported in other species.

The adults disperse from colonies by special silk parachute-like ballooning structures. This kind of balloon has not been described before. The spiders mate a few days after dispersal and oviposit one to two months afterwards.

There are several evidences that the social behavior in Eriophora bistrigata is related to the use of resources. On the other hand, the conspicuousness to predators seems to be a major cost of group living.

VII - BIBLIOGRAFIA

- Anderson, M. - Evolution of eusociality. Ann. Rev. Ecol. Syst.,
 15:165-189, 1984.
- Austin, A.D. and Anderson, D.T. - Reproduction and development of the
 spider Nephila edulis (Koch) (Araneidae Araneae). Aust. J.
 Zool., 26:501-518, 1978.
- Azara, F. - Voyages dans L'Amérique Meridionale par don Felix de Azara
 de 1781 a 1801. Paris, 1809. v.1:212-213.
- Bilising, S.W. - Quantitative studies in the food of spiders. Ohio J.
 Sci., 20:215-260, 1920.
- Boyce, M.S. - Seasonality and patterns of natural selection for life
 histories. Amer. Nat., 114(4):569-583, 1979.
- Brach, V. - The biology of the social spider Anelosimus eximius
 (Araneae Theridiidae). Bull. South. Calif. Acad. Sci.
 74(1):37-41, 1975.
- Brach, V. - Anelosimus studiosus (Araneae Theridiidae) and the
 evolution of quasisociality in Theridiidae spiders. Evol.,
 31:154-161, 1977.
- Bradoo, B.L. - Some observations on the ecology of social spider
Stegodyphus sarasinorum Karsch (Araneae eresidae) from India.
Oriental Insects, 6(2):193-204, 1972.
- Breed, A.L.; Levine, V.D.; Peakall, D.B. and Witt, P.N. - The fate of
 the intact orb web of the spider Araneus diadematus Cl. Beha
 viour, 23:43-60, 1964.
- Buccher, E.H. - Observaciones ecológicas sobre los artrópodos del
 Bosque Chaqueño de Tucumán. Rev. Fac. Ci. Ex. Fis. Nat. Córdoba
 (nueva serie) Biología, 1:35-122, 1974.

- Buskirk, R. - Aggressive display and orb-defence in a colonial spider Metabus gravidus. Anim. Beh., 23:560-567, 1975a.
- Buskirk, R. - Coloniality, activity patterns and feeding in a tropical orb-weaving spider. Ecol., 56:1314-1328, 1975b.
- Buskirk, R. - Sociality in the Arachnidae. In: Hermann, H. (ed.). Social Insects. New York, NY: Academic Press, 1981. v.2:281-367.
- Cabrera, A.L. and Willink, A. - Biogeografía de América Latina. 1973. (Serie de Biología-Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, 13).
- Chácon, P. e Eberhard, W. - Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey. Bull. Br. Arachnol. Soc., 5:29-38, 1980.
- Christenson, T.E.; Wenzl, P.A. - Egg-laying of the golden silk spider, Nephila clavipes L. (Araneae, Araneidae): Functional analysis of the egg sac. Anim. Beh., 28:1110-1118, 1980.
- Darchen, R. - Ethologie d'Achaearanea disparata Denis, Araneae, Theridiidae, araignée sociale du Gabon. Biol. Gabon, 4:5-25, 1968.
- Darwin, C. - Voyage of the Beagle (Annot. L. Engel, 1962). Garden City, N.Y: Doubleday, 1845.
- Dewar, M.; Koopowitz, - Behavior of South African social spiders: prey capture (abstract). Am. Zool., 10:476, 1970.
- Duffy, E. - Aerial dispersal in a know spider population. J. Anim. Ecol., 25:85-111, 1956.
- Edmunds, M. - Defense in animals. Harlow, Longman, 1974.
- Emlen, J.M. - The role of time and energy in food preference. Amer. Natur., 100(916):611-617, 1966.

- Enders, F. - The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae, and Salticidae). Amer. Natur., 109:737-763, 1975.
- Evans, H.E. - The evolution of social life in wasps. Int. Cong. Entomol. Proc., 2:449-457, 1958.
- Fowler, H.G. - Sociologia de uma aranha colonial Eriophora bistrata (Rengger). (manuscrito não publicado).
- Fowler, H.G.; Diehl, J. - Biology of a Paraguayan colonial orb-weaver Eriophora bistrata (Rengger)(Araneae, Araneidae). Bull. Br. Arachnol. Soc., 4(6):241-250, 1978.
- Fowler, H.G.; Levi, H. - A new quasisocial Anelogimus spider (Araneae, Theridiidae) from Paraguay. Psyche, 86(1):11-18, 1979.
- Glick, P.A. - The distribution of insects, spiders and mites in the air. Tec. Bull., 673:1-151, 1939.
- Gobbi, N. - General behavior patterns and life-cycle of the colonial spider, Eriophora bistrata (Araneidae, Argiopidae). Bolm. Zool. Univ. S. Paulo, 4:65-74, 1979.
- Goldi, E.A. - Zur orientierung in der Spinnenfauna Brasiliens. Mitt. Oesterlande, 5:200-248, 1892.
- Gorgônio, A.S.; Aurnheimer, N.C. - Eriophora bistrata. Uma aranha social do cerrado. Boletim da Feema, Rio de Janeiro, 4(2):45-48, 1978.
- Gorgônio, A.S. - Bio-sociograma da aranha do cerrado Eriophora bistrata (Araneidae). Boletim da Feema, R.J., 5(1):31-34, 1979.
- Haynes, D.L. and Sisojevic, P. - Predatory behavior of Philodromus rufus Walkenaer (Araneae:Thomisidae). Can. Entomol., 8(2):113-133, 1966

- Holmberg, E.L. - Epeira socialis: ligeros apuntes sobre esta curiosa arana y su tela. An. Agr. Argent., 2:156, 1874a.
- Holmberg, E.L. - Descripciones et notices d'arachinides de la republique argentine. Period. Zool., 1:283-302, 1874b.
- Jackson, R.R. - Web sharing by males and females of dictynid spiders. Bull. Br. Arachnol. Soc., 4(3):109-112, 1977.
- Jackson, R.R.; Smith, S.E. - Aggregations of Mallos and Dictyna (Araneae, Dictynidae): population characteristics. Psyche, 85(1):65-81, 1978.
- Jackson, R.R. - Predatory behavior of the social spider Mallos gregalis: is it cooperative? Ing. Sociaux, 26(4):300-312, 1979.
- Jones, S.E. - Influence of temperature and humidity on the life history of the spider Agelena naevia Walckenaer. Ann. Entomol. Soc. Am., 34:557-571, 1941.
- Kajak, A. - Quantitative analysis of relations between spiders (Araneus cornutus clerck, and Araneus quadratus clerck) and their prey. Bull. L'Acad. Pol. Sci. Cl II, 13(9):515-522, 1965.
- Kajak, A. - Productivity of some populations of webs spiders. In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warsaw: Academy of Science, 1967.
- Kaston, B.J. - The evolution of spider webs. Am. Zool., 4:191-207, 1964.
- Krafft, B. - Various aspects of the biology of Agelena consociata Denis when bred in the laboratory. Am. Zool., 9:201-210, 1969.
- Kullmann, E.J. - Evolution of social behavior in spiders (Araneae, Eresidae and Theridiidae). Am. Zool., 12:419-426, 1972.

- Lahmann, E.; Eberhard, W. - Factores selectivos que afectan la tendencia a agruparse en la araña colonial Philoponella semiplumosa (Araneae, Uloboridae). Rev. Biol. Trop., 27:231-240, 1979.
- Lewis, T.; Taylor, L.R. - Diurnal periodicity of flight by insects. Trans. R. Entomol. Soc. London, 116(15):393-479, 1965.
- Lin, N.; Michener, C.- Evolution of sociality in insects. Q. Rev. Biol., 47:131-159, 1972.
- Lubin, Y. - Adaptative advantages and the evolution of colony formation in Cyrtophora (Araneae, Araneidae). Zool. J. Linn. Soc., 54:321-339, 1974.
- Lubin, Y. - Population studies of two colonial orb-weaving spiders. Zool. J. Linn. Soc., 70:265, 287, 1980.
- MacArthur, R.H.; Pianka, E.R. - An optimal use of a patchy environment. Amer. Natur., 100(916):604-610, 1966.
- MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. - The theory of island biogeography. Princeton, N.J., Princeton University, 1967.
- Masterman, G.F. - Gregarious spiders of Paraguay. The Entomologist, 4:359-362, 1869.
- McCook, H.C. - American Spider and their Spinning Work. Philadelphia Acad. Natur. Sci., Vol. 1 (1889), 369 pp.; Vol. 2 (1890), 479 pp.; Vol. 3 (1894), 406 pp.
- Mello-Leitão - Sobre Eriophora bistriata (Rengger) e a presença do gênero Hyptiotes na América do Sul. Bol. Mus. Nac. R.J., 8:117-126, 1932.
- Michener, D.D. - The evolution of social behavior in bees. Proc. 10th Int. Congr. Ent., 2:441-447, 1969.

- Moore, C. - The life cycle, habitat and variation in selected web parameters in the spider, Nephila clavipes Koch (Araneidae). Am. Midl. Nat., 98:95-107, 1977.
- Lehtwig, W. - The non-filter function of orb webs in spiders. Oecologia, 58:418-420, 1983a.
- Lehtwig, W. - Social spiders catch larger prey: a study of Anelosimus eximius (Araneae, Theridiidae). Behav. Ecol. Sociob., 17:79-85, 1985a.
- Lehtwig, W. - Prey analysis of four species of tropical orb-weaving spiders (Araneae, Araneidae) and a comparison with araneids of the temperate zone. Oecologia, 66:580-594, 1985b.
- Miyashiro, T. - Population dynamics of an herbivorous lady beetle, Henosepilachna niponica, in a seasonal environment. J. Anim. Ecol., 55:861-879, 1986.
- Oliver, C. - Foraging specializations in orb-weaving spiders. Ecology, 61:1133-1144, 1980.
- O.P. Cambridge - Note on the "gregarious spiders of Paraguay". The Entomologist, ZZ(5):65-67, 1870.
- Oxford, G.S. - The colour polymorphism in Enoplognatha ovatum (Clerck)(Araneae, Theridiidae). Temporal stability and spatial variability. Heredity, 36(3):369-381, 1976.
- Peakall, D.B.; Witt, P.N. - The energy budget of an orb web-building spider. Comp. Biochem. Physiol., 54:187-190, 1976.
- Pianka, E.R. - Evolutionary Ecology. New York, NY: Harper & Row, 1974.
- Plagens, M.J. - Aerial Dispersal of Spiders (Araneae) in Florida Corn field Ecosystem. Environ. Entomol., 15:1225-1233, 1986.

- Polis, G.A.; Farley, R.D. - Characteristics and environmental determinants of natality, growth and maturity in a natural population of the desert scorpion, Parlecoctonus mesaensis (Scorpionidae, Valjoridae). J. Zool. Lond., 187:517-542, 1979.
- Prestwich, K.N. - The energetics of web-building in spiders. Comp. Biochem. Physiol., 52A:321-326, 1977.
- Rengger, J.R. - Reise nach Paraguay in den Jahren 1818 bis 1826. Aarau, 1835:1-496, 1935.
- Rengger, J.R. - Veber Spinnen Paraguay's. Arch. Naturgesch., 2:130-132, 1936.
- Ricklefs, R.E. - Ecology. Chiron Press, New York, Mass., 1973.
- Riechert, S.E. - Why do some spiders cooperate? Agelena consociata a case study. Florida Entomol., 68(1):105-116, 1985a.
- Riechert, S.E. - Decisions in multiple goal contexts: habitat selection of the spider Agelenopsis aperta (Gertsch). Z. Tierpsychol., 70:53-69, 1985b.
- Risch, P. - Quantitative analysis of orb web patterns in four species of spiders. Behav. Gen., 7(3):199-239, 1977.
- Rypstra, A.L. - Foraging flocks of spiders. Behav. Ecol. Sociobiol., 5:291-300, 1979.
- Shear, W.A. - The evolution of social phenomena in spiders. Bull. British Arach. Soc., 1(5):65-76, 1970.
- Shear, W.A. - Spiders- web, behavior and evolution. Stanford, Ca.: Stanford University Press, 1986.
- Smith, D.R. - Reproductive success of solitary and communal Philoponella owenni (Araneae, Uloboridae). Behav. Ecol. Sociobiol., 11:149-154, 1982.

- Smith, D.R.R. - The ecological costs and benefits of communal behavior in a presocial spider. Behav. Ecol. Sociobiol., 13:107-114, 1983.
- Smith, D.R.R. - Habitat use by colonies of Philoponella republicana (Araneae, Uloboridae). J. Arachnol., 13:363-373, 1985.
- Tauber, C.A.; Tauber, M.J. - Insect seasonal cycles: genetics and evolution. Ann. Rev. Ecol. Syst., 12:281-308, 1981.
- Taylor, F. - Ecology and evolution of physiological time in insects. Amer. Natur., 117(1):1-23, 1981.
- Tillinghast, E.K.; Kavanagh, E.J. and Kolbjornsen, P.H. - Carbohydrates in the webs of Argiope spiders. J. Morphol., 169:141-148, 1981.
- Turnbull, A.L. - The prey of the spider Linyphia triangularis (Clerk)(Araneae, Linyphiidae). Can. J. Zool., 38:859-873, 1960.
- Turnbull, A.L. - Quantitative studies of the food of Linyphia triangularis Clerck (Araneae, Linyphiidae). Can. Entomol., 94:1233-1249, 1962.
- Turnbull, A.L. - Ecology of the true spiders (Araneomorphae). Ann. Rev. Entomol., 18:305-348, 1973.
- Uetz, G.; Johnson, A.; Schemmske, D. - Web placement, web structure, and prey capture in orb-weaving spiders. Bull. British Arachnol. Soc., 4:141-148, 1978.
- Uetz, G.W.; Kane, T.C.; Stratton, G.E. - Variation in the social grouping tendency of a communal web-building spider. Science, 217:547-549, 1982.
- Uetz, G.W.; Stratton, G.E. - Communication in Spiders. Endeavour, New Series, 2(1), 1983.

- Walter, H.; Lieth, H. - Klimadiagramm. In: Weltatlas, Jenna, Veb. Gustav. Fisher Verlag, 80 pp., 1960.
- Ward, P.I.; Enders, M.M. - Conflict and cooperation in the group feeding of the social spider Stegodyphus mimosarum. 1984.
- Wilbur, H.M.; Tinkle, D.W.; Collins, J.P. - Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. Amer. Natur., 108(964):805-817, 1974.
- Wilson, E.O. - The insect societies. Cambridge, Mass.; Belknap Press of Harvard University, 1971.
- Wise, D.H. - Food limitation of the spide Linyphia marginata: Experimental field studies. Ecology, 56(3):637-646, 1975.
- Wise, D.H. - Variable rates of maturation of the spider, Neriene radiata (Linyphia marginata). The Amer. Midl. Natur., 96(1):66-75, 1976.
- Wise, D.H. - Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae, Araneidae). Oecologia, 41:289-300, 1979.
- Wise, D.H. - Inter and intraspecific effects of density manipulations upon females of two orb-weaving spiders (Araneae, Araneidae). Oecologia, 48:252-256, 1981.
- Witt, P.N.; Baum, R. - Changes in orb webs of spiders during growth (Araneus diadematus Clerk and Neoscoora vertebrata Mc Cook). Behaviour, 16:309-318, 1960.