



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS**

**FORRAGEAMENTO EM ESPÉCIES DE ARANHAS
CLEPTOPARASITAS E ARANEOFÁGICAS INVASORAS DE TEIAS
DE *MANOGEA PORRACEA* (ARANEAE: ARANEIDAE)**

FELIPE ANDRÉ MEIRA

UBERLÂNDIA

2018

Felipe André Meira

**FORRAGEAMENTO EM ESPÉCIES DE ARANHAS
CLEPTOPARASITAS E ARANEOFÁGICAS INVASORAS DE TEIAS
DE *MANOGEA PORRACEA* (ARANEAE: ARANEIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia,
como parte das exigências à defesa de Mestrado no Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Orientador:

Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga

UBERLÂNDIA

Fevereiro de 2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

M514f Meira, Felipe André, 1993
2018 Forrageamento em espécies de aranhas cleptoparasitas e
 araneofágicas invasoras de teias de *Manogea porracea* (Araneae:
 Araneidae) / Felipe André Meira. - 2018.
 60 f. : il.

 Orientador: Marcelo de Oliveira Gonzaga.
 Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
 Naturais.

 Disponível em: <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.di.2018.718>

 Inclui bibliografia.

 1. Ecologia - Teses. 2. Aranhas - Comportamentos - Teses. 3.
 Predação (Biologia) - Teses. 4. Parasitismo - Teses. I. Gonzaga, Marcelo
 de Oliveira. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-
 Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

Angela Aparecida Vicentini Tzi Tziboy – CRB-6/947

Felipe André Meira

**FORRAGEAMENTO EM ESPÉCIES DE ARANHAS
CLEPTOPARASITAS E ARANEOFÁGICAS INVASORAS DE TEIAS
DE *MANOGEA PORRACEA* (ARANEAE: ARANEIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia,
como parte das exigências à defesa de Mestrado no Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

APROVADA em ____ de fevereiro de 2018

Prof. Dr. Adalberto Santos

Universidade Federal de Minas Gerais

Profa. Dra. Vanessa Stefani Sul Moreira

Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga

Universidade Federal de Uberlândia (Orientador)

UBERLÂNDIA

Fevereiro de 2018

AGRADECIMENTOS

Agradeço pelo financiamento da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

À empresa Duratex S.A. por permitir nossos estudos na Fazenda Nova Monte Carmelo.

Ao doutorando Vinicius Silva da Universidade Federal de Goiás por nos ceder seu tempo e equipamentos para as medições de lipídios utilizando ressonância magnética nuclear.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga e a todos os integrantes do Laboratório de Aracnologia (LARA) da Universidade Federal de Uberlândia e em especial a Rafael Rios Moura e Renan de Brito Pitilin, por me auxiliarem durante o processo da pós graduação, tanto como pesquisadores quanto como mestres pokémon.

A todos os meus familiares e amigos que sempre me apoiaram nessa caminhada.

ÍNDICE

RESUMO GERAL	06
ABSTRACT	07
INTRODUÇÃO GERAL	08
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
CAPÍTULO 1. Dieta e seleção de presas por <i>Gelanor zonatus</i> (C. L. Koch, 1845) (Araneae: Mimetidae).....	16
RESUMO	16
INTRODUÇÃO	17
MÉTODOS	19
Local de estudo	19
Posição trófica	20
Preferência e determinação das presas	21
Conteúdo nutricional das presas	22
Ganho de biomassa durante o consumo	24
Análises estatísticas	24
RESULTADOS	25
DISCUSSÃO	32
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
CAPÍTULO 2. Cleptoparasitismo e araneofagia em teias de <i>Manogea porracea</i> (C. L. Koch, 1838) (Araneae: Araneidae)	41
RESUMO	41
INTRODUÇÃO	42
MÉTODOS	45
Local de estudo	45
Posição trófica	46
Dinâmica e determinação da ocorrência de cleptoparasitas em teias de <i>Manogea porracea</i>	47
Teste de preferência por presas ou ootecas	48
Análises estatísticas	48
RESULTADOS	49
DISCUSSÃO	52
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	54
CONSIDERAÇÕES FINAIS	59

RESUMO GERAL

Muitas espécies de aranhas constroem teias e permanecem em repouso sobre estas para capturar presas. Além disso, a transmissão de estímulos vibracionais nas teias está envolvida no reconhecimento de parceiros sexuais e os fios podem atuar como barreiras físicas contra a predação. Apesar de suas várias funções, a teia pode ser usada por espécies de aranhas invasoras, cleptoparasitas, e pode permitir o acesso a predadores araneofágicos. Neste estudo, observamos uma espécie araneofágica, *Gelanor zonatus*, e duas espécies consideradas como cleptoparasitas, *Faiditus caudatus* e *Argyrodes elevatus*, invadindo as teias construídas por *Manogeta porracea*. Testamos hipóteses referentes à posição trófica dos invasores e suas preferências alimentares. Foram avaliados ainda, fatores que influenciam sua ocorrência nas teias das hospedeiras e o ganho de biomassa de *Gelanor zonatus* ao consumir diferentes presas. Foram feitos testes utilizando isótopos estáveis de nitrogênio e carbono, observações em campo e experimentos em laboratório. *Gelanor zonatus* exibiu valores mais altos de isótopos de nitrogênio que outras espécies da área, sendo assim considerado um predador de segundo grau. Essa espécie demonstrou seletividade na dieta com base no conteúdo nutricional de suas presas. Além disso, observamos que o incremento de massa do predador quando consome diferentes presas depende da massa e da espécie de presa. Os cleptoparasitas apresentaram valores de isótopos de nitrogênio semelhantes à *Gelanor zonatus* e mais altos que as espécies hospedeiras, indicando que o roubo de presas não constitui sua única fonte de alimento. A presença de machos, fêmeas ou ambos, e de ootecas nas teias de *M. porracea* não explicou a ocorrência de *F. caudatus* e *A. elevatus*. Por fim, *A. elevatus* exibiu preferência por consumir presas nas teias, e não as ootecas disponíveis.

Palavras chave: araneofagia, cleptoparasitismo, isótopos estáveis, predação.

ABSTRACT

Many spider species build webs and remain resting on this structure to capture prey. In addition, the transmission of vibrational stimuli on webs is involved with the identification of sexual partners and the silk may act like a physical barrier that minimizes predation risk. Nevertheless, the web can be used by intruder, kleptoparasite spiders, and may allow access to araneophagic predators. In this study we observed an araneophagic species, *Gelanor zonatus*, and two species usually considered as kleptoparasites, *Faiditus caudatus* and *Argyrodes elevatus*, invading webs of *Manogea porracea*. We tested hypotheses on trophic position of intruders and their nutritional preferences. We also evaluated factors that influence their occurrence on host webs and the biomass acquired by the araneophagic predator after the consumption of different prey items. We conducted tests with nitrogen and carbon stable isotopes, field observations and laboratory experiments. *Gelanor zonatus* shows higher values of nitrogen isotopes when compared with other species found in the same area. It can, consequently, be considered as a secondary carnivore predator. This species shows diet selectivity based on their prey nutritional content. Furthermore we observed that the increase in predator body mass, when it consumes different prey items, varies not only with the prey mass, but also with prey species. Kleptoparasites show nitrogen isotopes values similar to *Gelanor zonatus* and higher than host spider species. The presence of males, females or both and the egg sacs on *M. porracea* webs did not explain the kleptoparasite occurrence. Finally, *A. elevatus* exhibit preference for prey consumption instead of eggsacs on the invaded webs.

Keywords: Araneophagy, kleptoparasitism, stable isotopes, predation.

INTRODUÇÃO GERAL

De acordo com a teoria de forrageamento ótimo (PYKE *et al.*, 1977), os predadores devem utilizar estratégias de forrageamento que tornem o custo energético para a captura, manipulação e consumo da presa, menores que os benefícios adquiridos ao consumi-la. Estratégias de forrageamento muito distintas, no entanto, podem resultar em um balanço energético e nutricional favorável. Assim, são encontrados predadores com os mais variados tipos de dietas (inclusive com suplemento de componentes vegetais – e.g. NAHAS *et al.*, 2016) e formas de obtenção de alimento.

Em uma classificação muito utilizada, os predadores são separados com base na variedade de espécies de presas presentes em suas dietas, podendo ser assim chamados de estenófagos ou eurífagos (PÉKAR *et al.*, 2011). O termo estenófago se refere às espécies que capturam e consomem uma amplitude relativamente pequena de espécies de presas (PÉKAR *et al.*, 2011). Nestes casos, os predadores geralmente utilizam comportamentos específicos e, por isso, são mais eficientes (apresentam maior frequência de sucesso) para a captura. As aranhas boleadeiras (*Mastophora* spp., Araneidae), por exemplo, consomem quase exclusivamente mariposas (YEARGAN, 1988, 1994; YEARGAN & QUATE, 1996; GEMENO *et al.*, 2000; HAYNES *et al.*, 2002). Essas aranhas tecem um único fio de seda com um aglomerado de teia com substâncias voláteis em sua extremidade. Ao prender esse fio em uma de suas pernas e girar no ar, essas substâncias são dispersadas e, por possuírem componentes químicos similares aos feromônios sexuais de algumas espécies de mariposas, atraem machos dessas espécies, que estão buscando por parceiras (EBERHARD, 1977; HAYNES *et al.*, 2002). Já o termo eurífago se refere às espécies que possuem a capacidade de predação uma ampla gama de presas. Essas espécies investem em mecanismos de captura menos específicos e, por isso, geralmente menos eficientes para cada tipo particular de presa

(PÉKAR *et al.*, 2011). O anfíbio *Hyla japonica* é um exemplo de predador eurífago. A espécie apresenta uma dieta muito diversificada, que inclui afídeos, besouros, lagartas, colêmbolas, aranhas, formigas, diplópodes, gastrópodes, entre outros (HIRAI, 2007). Tais termos, “estenófago” e “eurífago”, no entanto, representam apenas os extremos de um contínuo de variação do nicho trófico dos predadores (PÉKAR *et al.*, 2011).

Em outra classificação, que prioriza a forma de obtenção de alimento e não a amplitude da dieta, os predadores são divididos entre aqueles que caçam ativamente suas presas e aqueles que utilizam a estratégia senta-e-espera (HOLLING, 1959). Além disso, dentro de cada uma destas classificações são considerados diversos comportamentos exibidos pelos animais. Por exemplo, os predadores senta-e-espera podem utilizar o ambiente para se camuflarem (THÉRY & CASAS, 2002), evitando que as presas visualmente orientadas que se aproximem sejam capazes de percebê-los. Podem ainda construir armadilhas no ambiente, como buracos (SILIWAL *et al.*, 2015) ou estruturas adesivas, como as teias das aranhas (HEILING & HERBERSTEIN, 2000). Os predadores ativos, por sua vez, podem formar grupos para captura de presas grandes através de comportamentos cooperativos coordenados (ESCOBEDO *et al.*, 2014), se aproximar furtivamente da presa evitando que esta o perceba (FRECHETTE *et al.*, 2008) ou simplesmente perseguir a presa (NOEST & WANG, 2017).

Por se movimentarem no ambiente, os predadores ativos tem mais chances de encontrar presas em potencial. Portanto, podem selecionar as presas que consomem. Essa seleção de presas pode ser baseada em alguns fatores, como as preferências do predador por determinada(s) espécie(s) de presa(s) (TALLIAN *et al.*, 2017), sua abundância relativa, sua disponibilidade variável no espaço e no tempo (BAGCHI *et al.*, 2003; MONAGHAN *et al.*, 1994) e os riscos de injúrias para o predador durante a captura (TALLIAN *et al.*, 2017).

A preferência de um predador em se alimentar de determinada espécie de presa, e assim selecionar essa presa dentre as espécies disponíveis no ambiente, pode também estar ligada a

fatores nutricionais (MAYNTZ *et al.*, 2009). Cada espécie de presa apresenta quantidades variáveis de proteínas, carboidratos e lipídios, além de micronutrientes. Predadores, portanto, podem investir em mecanismos específicos para capturar presas com quantidades maiores dos nutrientes específicos de que carecem (MAYNTZ *et al.*, 2009), ou até mesmo extrair das presas apenas os nutrientes que necessitem, incorporando-os em sua biomassa (WILDER, *et al.*, 2010).

Predadores que consomem apenas uma ou poucas espécies de presas tendem a ter déficit de determinados nutrientes, afetando negativamente sua sobrevivência, desenvolvimento e reprodução (OELBERMANN & SCHEU, 2002). Dietas mistas, com ampla variedade de presas, ou presas com quantidades de macro e micronutrientes que abrangem as necessidades do predador, promovem maior crescimento, desenvolvimento mais rápido e maiores taxas de reprodução (OELBERMANN & SCHEU, 2002). Porém, predadores que possuem uma dieta restrita apresentam geralmente mecanismos eficientes em capturar poucos tipos de presa, havendo assim uma demanda conflitante entre capturar com eficiência as presas e sofrer déficits nutricionais pelo consumo restrito (PÉKAR *et al.*, 2011).

A oportunidade que um predador tem de capturar sua presa geralmente é influenciada diretamente pela disponibilidade de tal presa no ambiente. Assim, a densidade de cada espécie de presa no ambiente é um componente importante na determinação da dieta de predadores generalistas (eurípagos) (BAGCHI *et al.*, 2003). Além disso, principalmente para predadores estenófagos, a densidade e abundância das populações de presas no ambiente afetam diretamente suas próprias dinâmicas populacionais. Ou seja, não só os predadores controlam as populações de suas presas, mas a abundância de presas também pode influenciar diretamente as populações de seus predadores (VILLALOBOS-CHAVES *et al.*, 2017).

Ao investir na captura de um indivíduo, o predador fica exposto a determinados riscos. Diversas espécies de presas coevoluíram com seus predadores, desenvolvendo adaptações

morfológicas e químicas que podem causar injúrias a quem tentar consumi-las (SAITO & ZHANG, 2017), como muitas espécies que apresentam coloração aposemática (MAPPEs *et al.*, 2005). Vários predadores, durante o comportamento de captura de suas presas, acabam se movimentando no ambiente, ficando expostos a seus próprios predadores (WATTS *et al.*, 2018). Além disso, ao tentar capturar e consumir a presa, o predador pode acabar se tornando o recurso. Isso ocorre, por exemplo, com o inseto *Stenolemus bituberus* Stål, 1874 (Heteroptera: Reduviidae). Tal inseto captura aranhas em suas teias, porém, em diversos casos, a própria aranha pode capturar o inseto (SOLEY & TAYLOR, 2012).

Várias outras espécies utilizam estratégias parecidas com a de *S. bituberus* para obter recursos, invadindo as teias das aranhas. Algumas espécies de aranhas, por exemplo, são especializadas em invadir as teias de outras e roubar as presas previamente capturadas pela residente. Tal comportamento é denominado cleptoparasitismo. Nutricionalmente, as espécies cleptoparasitas tendem a ser adaptadas a consumir as mesmas espécies de presas que a aranha hospedeira, porém, em alguns casos, as invasoras consomem além das presas estocadas na teia, as ootecas da aranha hospedeira e a própria teia que está invadindo (MIYASHITA *et al.*, 2004; SILVEIRA & JAPYASSÚ, 2012). Além de espécies cleptoparasitas, aranhas araneofágicas também apresentam o mesmo comportamento, invadindo teias de outras aranhas para consumi-las. É o caso de diversas espécies das famílias Mimetidae (JACKSON, 1992) e Salticidae (HARLAND & JACKSON, 2000). Tal hábito e dieta podem resultar em carências nutricionais para esses predadores de segundo grau, principalmente relacionadas à disponibilidade de lipídios (WILDER *et al.*, 2013).

A variedade de estratégias de captura e tipos de dieta, assim como todos esses fatores que influenciam decisões acerca do forrageamento em espécies animais, fazem com que esse aspecto da ecologia de qualquer grupo seja muito complexo. Diversas variáveis podem influenciar as decisões de forrageamento e seleção de presas pelos predadores, e essas

decisões podem ter implicações importantes em sua condição corporal, habilidade competitiva e sucesso reprodutivo. Este trabalho tem como objetivo avaliar quais fatores determinam o forrageamento, a seleção de presas e a preferência nutricional em algumas espécies de aranhas. Essas espécies foram previamente descritas na literatura como cleptoparasitas e invasoras araneofágicas e o foco principal deste trabalho está em suas interações com a espécie hospedeira/presa *Manogea porracea* (Araneidae).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAGCHI, S.; GOYAL, S. P.; SANKAR, K. (2003). Prey abundance and prey selection by tigers (*Panthera tigris*) in a semi-arid, dry deciduous forest in western India. **Journal of Zoology**, v. 260, p. 285-290. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003765>
- EBERHARD, W. G. (1977). Aggressive chemical mimicry by a bolas spider. **Science**, v. 198, p. 1173-1175. <https://doi.org/10.1126/science.198.4322.1173>
- ESCOBEDO, R.; MURO, C.; SPECTOR, L.; COPPINGER, R. P. (2014). Group size, individual role differentiation and effectiveness of cooperation in a homogeneous group of hunters. **Journal of the Royal Society Interface**, v. 11, p. 1-10. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0204>
- FRECHETTE, B.; LAROUCHE, F.; LUCAS, E. (2008). *Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies. **European Journal of Entomology**, v. 105, p. 399,403. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.050>
- GEMENO C., YEARGAN K.V., HAYNES K.F. (2000) Aggressive chemical mimicry by the bolas spider *Mastophora hutchinsoni*: identification and quantification of a major prey's sex pheromone components in the spider's volatile emissions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 26, p.1235–1243. <https://doi.org/10.1023/A:1005488128468>

- HARLAND, D. P.; JACKSON, R. R. (2000). 'Eight-legged cats' and how they see – a review of recent research on jumping spiders (Araneae: Salticidae). **Cimbebasia**, v. 16, p. 231-240.
- HAYNES, K. F.; GEMENO, C.; YEARGAN, K. V.; MILLAR, J. G., JOHNSON, K. M. (2002) Aggressive chemical mimicry of moth pheromones by a bolas spider: how does this specialist predator attract more than one species of prey? **Chemoecology**, v. 12, p. 99–105. <https://doi.org/10.1007/s00049-002-8332-2>
- HEILING, A. M.; HERBERSTEIN, M. E. (2000). Interpretations of orb-web variability: A review of past and current ideas. **Ekológia**, v. 19, p. 97-106.
- HIRAI, T. (2007). Diet composition of *Hyla japonica* in soybean [*Glycine max*] fields: Is a euryphagous predator useful for pest management? **Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology**, v. 5, p.103–106. <https://doi.org/10.1303/jjaez.2007.103>
- HOLLING, C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. **Entomological Society of Canada**, v. 91, p. 385-398. <https://doi.org/10.4039/Ent91385-7>
- JACKSON, R. R. (1992). Eight-legged tricksters. **BioScience**, v. 42, p. 590-598. <https://doi.org/10.2307/1311924>
- MAPPES, J.; MARPLES, N.; ENDLER, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, p. 598-603. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.011>
- MAYNTZ, D.; TOFT, S.; VOLLRATH, F. (2009). Nutrient balance affects foraging behavior of a trap-building predator. **Biology Letters**, v. 5, p. 735-738. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0431>

- MIYASHITA, T.; MAEZONO, Y.; SHIMAZAKI, A. (2004). Silk feeding as an alternative foraging tactic in a kleptoparasitic spider under seasonally changing environments. **Journal of Zoology**, v. 262, p. 225-229. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004540>
- MONAGHAN, P.; WALTON, P.; WANLESS, S.; UTTLEY, J. D.; BURNS, M. D. (1994). Effects of prey abundance on the foraging behavior, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots *Uria aalge*. **IBIS**, v. 136, p. 214-222. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01087.x>
- NAHAS, L.; GONZAGA, M.O.; DEL-CLARO, K. (2016). Wandering and web spiders feeding on the nectar from extrafloral nectaries in neotropical savanna. **Journal of Zoology**, v. 301, p. 125-132. <https://doi.org/10.1111/jzo.12400>
- NOEST, R. M.; WANG, Z. J. (2017). A tiger beetle's pursuit of prey depends on distance. **Physical Biology**, v. 14, p. 1-7. <https://doi.org/10.1088/1478-3975/aa62b9>
- OELBERMANN, K.; SCHEU, S. (2002). Effects of prey type and mixed diets on survival, growth and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae: Lycosidae). **Basic and Applied Ecology**, v. 3, p. 285-291. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00094>
- PÉKAR, S.; CODDINGTON, J. A.; BLACKLEDGE, T. A. (2011). Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. **Evolution**, v. 66, p. 776-806. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01471.x>
- PYKE, G. H.; PULLIAM, H. R.; CHARNOV, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. **The Quarterly Review of Biology**, v. 52, p. 137-154. <https://doi.org/10.1086/409852>
- SAITO, Y.; ZHANG, Y. X. (2017). Locking out predators by silk, a new counterattack behaviour in a social spider mite. **Ecological Entomology**, v. 42, p. 422-429. <https://doi.org/10.1111/een.12402>

- SILIWAL, M.; KANANBALA, A.; BHUBANESHWARI, M.; RAVEN, R. (2015). Natural history and two new species of the trapdoor spider genus *Conothele* Thorell 1878 (Araneae: Ctenizidae) from India. **Journal of Arachnology**, v. 43, p. 34-39. <https://doi.org/10.1636/K14-30.1>
- SILVEIRA, M. C.; JAPYASSÚ, H. F. (2012). Notes on the behavior of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Theridiidae, Araneae). **Revista de Etologia**, v. 11, p. 56-67.
- SOLEY, F. G.; TAYLOR, P. W. (2012). Araneophagic assassin bugs choose routes that minimize risk of detection by web-building spider. **Animal Behaviour**, v. 84, p. 315-321. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.016>
- TALLIAN, A.; SMITH, D. W.; STAHLER, D. R.; METZ, M. C.; WALLEN, R. L.; GEREMIA, C.; RUPRECHT, J.; WYMAN, C. T.; MACNULTY, D. R. (2017). Predator foraging response to a resurgent dangerous prey. **Functional Ecology**, v. 31, p. 1418-1429. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12866>
- THÉRY, M.; CASAS, J. (2002). Visual systems: Predator and prey views of spider camouflage. **Nature**, v. 415, p. 133. <https://doi.org/10.1038/415133a>
- VILLALOBOS-CHAVES, D.; SPINOLA-PARALLADA, M.; HEER, K.; KALKO, E. K. V.; RODRIGUEZ-HERRERA, B. (2017). Implications of a specialized diet for the foraging behavior of the Honduran white bat, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Mammalogy**, v. 98, p. 1193-1201. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx044>
- WATTS, J. C.; JONES, T. C.; HERRIG, A.; MILLER, M.; TENHUMBERG, B. (2018). Temporal variation in predation risk may explain daily rhythms of foraging behavior in an orb-weaving spider. **American Naturalist**, v. 191, p. 74-87. <https://doi.org/10.1086/694775>
- WILDER, S. M.; MAYNTZ, D.; TOFT, S.; RYPSTRA, A. L.; PILATI, A.; VANNI, M. J. (2010). Intraspecific variation in prey quality: a comparison of nutrient presence in prey

and nutrient extraction by predators. **Oikos**, v. 119, p. 350-358.

<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17819.x>

WILDER, S. M.; NORRIS, M.; LEE, R. W.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J.

(2013). Arthropod food webs become increasingly lipid-limited at higher trophic levels.

Ecology Letters, v. 16, p. 895-902. <https://doi.org/10.1111/ele.12116>

YEARGAN, K.V. (1988). Ecology of a bolas spider, *Mastophora hutchinsoni*: phenology,

hunting tactics, and evidence for aggressive chemical mimicry. **Oecologia**, v. 74, p. 524-

530. <https://doi.org/10.1007/BF00380049>

YEARGAN, K.V. (1994). Biology of bolas spiders. **Annual Review of Entomology**, v.39, p.

81-99. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.39.010194.000501>

YEARGAN, K.V.; QUATE, L.W. (1996) Juvenile bolas spiders attract psychodid flies.

Oecologia, v. 106, p. 266-271. <https://doi.org/10.1007/BF00328607>

CAPÍTULO 1

Dieta e seleção de presas por *Gelanor zonatus* (C. L. Koch, 1845) (Araneae: Mimetidae)

RESUMO

Diversos fatores influenciam as estratégias de forrageamento de espécies predadoras, dentre eles, a abundância de presas no ambiente, a densidade de competidores intraespecíficos, a densidade e habilidade de competidores interespecíficos, sua eficiência de captura, os riscos envolvidos nesse processo, a preferência do predador por determinadas espécies de presas e também o conteúdo nutricional presente no corpo dos espécimes predados. Neste trabalho, estudamos a dieta e a seleção de presas por *Gelanor zonatus* (Araneae: Mimetidae), testando hipóteses relacionadas à posição trófica, seletividade aos itens na dieta, composição nutricional das presas e extração de biomassa por parte do predador durante o consumo. Para isso determinamos a razão C:N (para avaliar a quantidade de lipídios nas presas), amostramos possíveis presas capturadas ao longo de um ano e sua abundância relativa na área de estudo, e realizamos testes em laboratório para avaliar o ganho de massa após o consumo de três espécies de presas. *Gelanor zonatus* apresentou valores altos de isótopos de nitrogênio comparado às outras aranhas da área, demonstrando ser um carnívoro de segundo grau e araneofágico. Demonstrou ainda seletividade na dieta baseada no conteúdo lipídico das presas. Observamos, finalmente, que o incremento na biomassa do predador ao consumir presas distintas depende não só da massa da própria presa como também da espécie de presa que está sendo consumida.

Palavras chave: araneofagia, dieta, seleção de presas

INTRODUÇÃO

Existe grande variação na amplitude de dieta de predadores. Alguns, classificados como eurípagos, incluem muitos tipos de presas em suas dietas, enquanto outros, classificados como estenófagos, consomem poucos tipos, exibindo especializações que geralmente asseguram maior sucesso de captura e subjugação (PÉKAR *et al.*, 2011). Essa variação na dieta dos predadores pode ter implicações para diversos aspectos de sua ecologia comportamental e mesmo no tamanho de suas populações. Organismos eurípagos possuem vantagens em condições adversas de disponibilidade de determinadas presas, podendo direcionar o consumo para os itens alimentares que estiverem com maior oferta nessas condições. Organismos estenófagos, por sua vez, são mais susceptíveis a variações na abundância de presas específicas, mas exploram esses recursos de forma mais eficiente, o que minimiza o impacto da flutuação das presas (PÉKAR *et al.*, 2011).

Embora seja possível afirmar que o tamanho populacional de espécies caracterizadas como estenófagas geralmente apresenta associação muito mais restrita às variações nos tamanhos populacionais das presas incluídas em suas dietas (VILLALOBOS-CHAVES *et al.*, 2017), espécies eurífagas também podem ser afetadas. Isso acontece porque, mesmo possuindo uma ampla variedade de espécies de presas em suas dietas, pode haver uma preferência por determinados itens (MAYNTZ *et al.*, 2009). Um dos fatores que explicam essa preferência é a proporção de nutrientes, como proteínas, carboidratos e lipídios, no corpo das presas e a necessidade destes nutrientes pelo predador (MAYNTZ *et al.*, 2009). Carnívoros de segundo grau (predadores que consomem outros predadores), por exemplo, tendem a apresentar altos níveis proteicos em sua estrutura, porém exibem carência de lipídios (WILDER *et al.*, 2013). Tal carência pode ser um fator determinante na preferência por certas espécies de presas que apresentam maior quantidade de lipídios. De acordo com WILDER *et*

al. (2013), inclusive, a diminuição da razão C:N em direção ao topo das cadeias tróficas pode ser um dos motivos (e talvez um dos mais importantes) que explica o limitado número de níveis em todas elas.

Mesmo que o predador capture presas com alta quantidade do nutriente que necessita, sua capacidade de extração desses nutrientes da carcaça e de incorporá-los a sua própria biomassa pode variar, dependendo de características morfológicas da presa e de suas próprias características fisiológicas e habilidade/capacidade de manipulação do item alimentar obtido (WILDER, *et al.*, 2010). Aranhas possuem diversificada capacidade de extração de nutrientes de suas presas. Sabe-se, por exemplo, que a capacidade de algumas espécies de aranhas de extrair nitrogênio (em detrimento de carbono) de suas presas varia com a composição das presas previamente consumidas (MAYNTZ *et al.*, 2005). Jensen *et al.* (2011), por exemplo, submeteram juvenis de *Pardosa prativaga* (Lycosidae) a dietas com diferentes balanços lipídios/proteínas e observaram que as aranhas eram capazes de ajustar a taxa de captura e a extração de nutrientes do corpo de suas presas em resposta à biomassa disponível e à composição nutricional dos itens (JENSEN *et al.*, 2011). Essa capacidade, no entanto, não foi observada em outros casos. *Argiope keyserlingi* (Araneidae), por exemplo, parece incapaz de modular a ingestão de lipídios e proteínas como forma de compensar o consumo prévio de grande quantidade de um desses nutrientes (HAWLEY *et al.*, 2014).

Os hábitos exclusivamente ou prioritariamente araneofágicos de alguns grupos de aranhas devem implicar em uma forte carência de lipídios para esses predadores. As espécies da família Mimetidae, por exemplo, são amplamente conhecidas por seus hábitos de invasão de teias e araneofagia (JACKSON, 1992). Várias espécies do gênero *Mimetus* já tiveram seus comportamentos estudados, evidenciando que restringem-se quase que exclusivamente a explorar outras aranhas como recursos alimentares (JACKSON & WHITEHOUSE, 1986). Duas delas, *Mimetus maculosus* e *Mimetus* sp., foram também observadas consumindo

ootecas nas teias de aranhas da família Theridiidae, mas apenas a primeira foi vista consumindo insetos presos nas teias, de forma oportunista (JACKSON & WHITEHOUSE, 1986).

Uma espécie da família Mimetidae, com ampla distribuição na América, ocorrendo do México ao Uruguai (BENAVIDES & HORMIGA, 2016; WORLD SPIDER CATALOG, 2018), é *Gelanor zonatus* (C. L. Koch, 1845) (Araneae: Mimetidae). Embora membros do gênero *Gelanor* sejam usualmente considerados como araneofágicos com base em registros eventuais de invasões de teias (e.g. GONZAGA, 2007), existem poucas informações sobre quaisquer aspectos de suas biologia (BENAVIDES & HORMIGA, 2016). Observações prévias indicaram que *G. zonatus* invade teias de um grande número de espécies em uma área com plantação de *Eucalyptus* no sudeste brasileiro. Essa população abundante e os hábitos supostamente araneofágicos, mas sem restrição aparente a uma ou poucas presas, fazem com que *G. zonatus* torne-se um excelente modelo para investigar a seleção de presas e dieta em predadores eurípagos. Assim, foram testadas as seguintes hipóteses: (i) *G. zonatus*, assim como outros membros da família Mimetidae, é um predador araneofágico; (ii) *G. zonatus* exibe preferência por presas com maior quantidade de lipídios e; (iii) o ganho de biomassa por *G. zonatus* depende do tamanho e do tipo de presa consumida.

MÉTODOS

Local de estudo

As coletas foram realizadas na Fazenda Nova Monte Carmelo (18°49'30"S, 47°51'45"W), propriedade da Empresa Duratex S.A., abrangendo os municípios de Araguari, Nova Ponte, Romaria, Monte Carmelo e Estrela do Sul (MG). A área possui 58.000 ha, sendo 12.000 ha de áreas de vegetação nativa (Cerrado) e 46.000 ha de plantações de *Eucalyptus*. As

presas constroem teias usando galhos no sub-bosque desse cultivo, onde *G. zonatus* também é encontrada. Os experimentos com os indivíduos coletados foram realizados no Laboratório de Aracnologia da Universidade Federal de Uberlândia.

Determinação das presas e preferência

Para verificar quais espécies de aranhas são presas de *G. zonatus* e como a captura destas presas varia em campo ao longo do ano, foram realizadas buscas visuais mensais, noturnas e diurnas, na plantação de eucalipto onde *G. zonatus* é encontrada. Foram observadas as primeiras 100 aranhas construtoras de teias em cada busca. As espécies de presas em que *G. zonatus* foi observada invadindo as teias ou consumindo, foram coletadas para identificação em laboratório.

Com o intuito de determinar a preferência de *G. zonatus* em consumir determinada(s) presa(s), foi realizado um teste de Manly (KREBS, 1999). O índice α de Manly foi obtido através da seguinte fórmula:

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \left[\frac{1}{\sum (r_i/n_i)} \right]$$

sendo $\alpha_i = \alpha$ de Manly (valor do índice de preferencia) para presas do tipo i ; r_i = proporção de presas do tipo i capturadas pelo predador e n_i = proporção de presas do tipo i presentes no ambiente.

Para considerar uma presa como item preferencial, compara-se o valor de α_i com o valor determinado pelo cálculo de $1/m$, sendo m o número de tipos de presas. Neste caso, presas com valores de α menores que 0,12 foram consideradas rejeitadas, enquanto presas com valores de α maiores que 0,12 foram consideradas preferidas. O número de presas disponíveis, número de presas predadas, a proporção de presas capturadas e a proporção de

presas disponíveis foram obtidos pelas mesmas observações em campo realizadas para verificar quais são as presas de *G. zonatus*.

Posição trófica

Para verificar a posição trófica de *G. zonatus*, foram realizadas análises utilizando isótopos estáveis de nitrogênio e carbono (^{13}C e ^{15}N). Essas análises foram feitas com 20 amostras de *G. zonatus*, e cinco amostras de cada uma das possíveis presas mais abundantes encontradas na área de estudo ao longo do ano. Todas as amostras foram deixadas em um congelador durante 24 horas. Depois, foram retiradas e colocadas separadamente em uma estufa para secarem a 60 °C por 24 horas. Em seguida, as amostras foram maceradas em um cadinho de porcelana utilizando nitrogênio líquido. Por fim, para atingir a massa ideal para as análises (entre 0,5-1 mg), elas foram pesadas e colocadas em cápsulas de estanho. As amostras foram enviadas para o Laboratório *Stable Isotope Facility* da Universidade de Davis, EUA, para obtenção das razões isotópicas de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e para a quantificação do conteúdo total destes elementos.

As amostras foram analisadas com o uso de um Analisador Elementar PDZ Europa ANCA-GSL com interface para um espectrofotômetro de massa de razão isotópica de fluxo contínuo (IRMS) PDZ Europa (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Para a análise, as amostras foram queimadas a 1000 °C em um reator com óxido de cromo e óxido de cobre prateado. Após a combustão os óxidos são removidos em um reator de redução. O carreador de hélio então flui através de um separador de água (perclorato de magnésio) e uma armadilha de CO_2 , O_2 e N_2 . Finalmente, são então separados em uma coluna de GC Carbosieve (65 °C, 65 mL/min) antes de entrar no IRMS.

A razão isotópica é expressa pela notação delta (δ): $[(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}})-1] \times 1000$, onde δ é a razão isotópica da amostra relativa ao padrão. O padrão internacional para o carbono é o calcário da formação PeeDee Belemnite (PDB) e, para o nitrogênio, é o nitrogênio atmosférico (AIR). R_{amostra} e $R_{\text{padrão}}$ são as frações de isótopos pesados e leves da amostra e do padrão, respectivamente. A partir dessa comparação, obtivemos os valores da razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e carbono ($\delta^{13}\text{C}$) em partes por mil (‰). A variabilidade nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ é influenciada pela dieta e permite inferir sobre a posição na cadeia trófica ocupada pelas espécies investigadas, sendo que, espécies que apresentam valores baixos de $\delta^{15}\text{N}$ estão em níveis tróficos inferiores quando comparadas a espécies que apresentam valores altos de $\delta^{15}\text{N}$.

Conteúdo nutricional das presas

Foram comparados os valores de C:N presentes no corpo das possíveis presas utilizadas no teste de determinação da posição trófica, para verificar se *G. zonatus* ataca preferencialmente presas com maior concentração de lipídios em seus corpos. De acordo com POST *et al.* (2007), há uma forte correlação entre os valores de C:N e o conteúdo lipídico do corpo de animais. Para verificar se esta correlação é existente para as aranhas em estudo, foram selecionadas quatro espécies de presas: *Leucauge volupis* (Tetragnathidae), *Nephila clavipes* (Araneidae), *Manogeta porracea* (Araneidae) e *Tidarren haemorrhoidale* (Theridiidae). Fêmeas adultas de *M. porracea* e *T. haemorrhoidale* foram também utilizadas em um teste de diferenciação de perfis lipídicos por ressonância magnética nuclear (RMN) de ^1H e quimiometria. Com isso, avaliamos qualitativamente regiões e tipos de lipídios específicos para verificar diferenças entre o conteúdo lipídico das espécies. Esse teste foi realizado em parceria com o Laboratório de RMN da Universidade Federal de Goiânia (UFG).

O método de extração de lipídios utilizado foi baseado no rompimento das células via centrifugação e banho ultrassônico utilizando 800 µL de clorofórmio deuterado (99,8%) + tetrametilsilano 0,03%v/v (Cambridge Isotope Laboratories). Foi dispensado o método de abertura ácida de amostra para evitar a reação dos solventes com a matriz, evitando assim, falsos positivos na análise quimiométrica. Todos os espectros de RMN de ¹H foram obtidos com os parâmetros de aquisição e processamento contidos na Tabela 1.1. Foi utilizada sequência zg (Bruker) com prévia calibração de pulso automática (pulsecal) e controle de temperatura a 25 °C utilizando CD₃OD (98%) para calibração do sensor (BTO 2000) em espectrômetro Bruker Avance III 11,75 T. As fases, linhas de bases e calibrações foram realizadas manualmente.

Tabela 1.1. Tabela de parâmetros de aquisição e processamento utilizados.

Parâmetro	Valor (unidade)
Aquisição	
TD	65536 pontos
AQ	3,27 s
D ₁	2,00 s
P ₁	11,75 µs
SWH	10000,00 Hz
RG	203
NS	64
DS	0
Processamento	
SI	65536 pontos
LB	0 Hz
Função de janela	-----

Para estimar a variação dos metabólitos nas espécies, foi utilizado o método de quantificação eletrônica em vivo (ERETIC₂). O algoritmo do método é calibrado após a realização de um espectro de RMN de ¹H com metodologia quantitativa (s/n ≥ 100:1) utilizando uma solução padrão de concentração e pureza conhecida para a calibração. Na etapa de calibração do ERETIC₂ foram utilizados os sinais de RMN de ¹H do etilbenzeno em tubo selado. Os parâmetros de aquisição, processamento, sonda e temperatura são os mesmos

utilizados nos experimentos de RMN de ¹H dos extratos. A linearidade do método foi avaliada utilizando cinco soluções de cafeína em concentrações apresentadas na Tabela 1.2.

Tabela 1.1. Análise de linearidade do método ERETIC₂.

Solução	[cafeína] _{cálc}	[cafeína] _{eretic}
1	70,13	64,51
2	52,60	49,61
3	35,06	35,84
4	17,53	16,99
5	8,76	9,74

*concentrações calculadas em mmol/L;

Após realização do método de RMN, foram obtidos valores de concentração de lipídios, expressos em mmol/L, para cada indivíduo amostrado. Cada valor foi normalizado através da divisão da concentração pela massa do indivíduo para cada região lipídica.

Ganho de biomassa durante o consumo

Para analisar o ganho diferencial de biomassa por *G. zonatus* ao se alimentar de diferentes presas, as fêmeas de três espécies comuns na área de estudo foram selecionadas, *Manoega porracea* (n=30), *Tidarren haemorrhoidale* (n=24) e *Uloborus* sp. (Uloboridae) (n=20). Tanto as presas quanto os predadores tiveram suas massas mensuradas imediatamente após a captura em campo.

Em um recipiente com 1000 ml de volume, após 24 horas que haviam sido coletadas, foram colocados um indivíduo de *G. zonatus* e um indivíduo de uma espécie de presa, para que o predador pudesse consumi-la. No dia seguinte, cerca de 24 horas após o consumo da presa, o predador teve sua massa mensurada novamente para averiguação da assimilação de biomassa com cada presa diferente.

Análises estatísticas

Foi feita uma análise de variância (ANOVA) para comparar, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre as espécies de aranhas presentes na área de estudo. Uma ANOVA também foi utilizada para comparar os valores de C:N entre as espécies de presas identificadas durante as amostragens mensais. Em seguida um teste de Tukey foi usado para identificar as potenciais diferenças entre as presas. Neste teste, machos e fêmeas de *M. porracea* foram considerados separadamente porque esta é a única espécie em que ambos os sexos foram observados sendo atacados por *G. zonatus*. Os machos de *M. porracea*, quando adultos, constroem teias sobre as teias das fêmeas. A construção de teias pelos machos faz com que também sejam susceptíveis a ataques por espécies araneofágicas invasoras, enquanto os machos das outras espécies permanecem vagando em busca das fêmeas durante todo o período reprodutivo (MOURA & GONZAGA, 2017).

Para determinar se existe ganho diferencial de biomassa após o consumo de diferentes tipos de presas (diferentes capacidades de extração de biomassa), uma seleção de modelo foi usada para escolher o modelo que melhor explica o ganho de massa de *G. zonatus*. Em seguida, foi feito um modelo linear geral usando as variáveis preditoras do melhor modelo. Todas as análises foram feitas utilizando o software R versão 3.3.2 (R Development Core Team 2016).

RESULTADOS

Foram coletados 723 indivíduos de possíveis presas de *Gelanor zonatus* no período de um ano (FIGURA 1.1). Neste período, foram contabilizados 31 eventos de captura, em que *G. zonatus* foi encontrada consumindo as presas em suas teias, sendo 11 de *Manogea porracea*,

10 de *Nephila clavipes*, 3 de *Cyclosa fililineata*, 2 de *Micrathena swainsoni*, 2 de *Tidarren haemorrhoidale*, 1 de *Leucauge volupis*, 1 de *Uloborus* sp. e 1 de *Parawixia* sp. Além destas capturas, *G. zonatus* foi observada consumindo indivíduos de *Wixia abdominalis*, *Achaearanea* sp., *G. zonatus* (um evento de canibalismo) e cupins (em dois eventos de cleptoparasitismo em teias de *T. haemorrhoidale*).

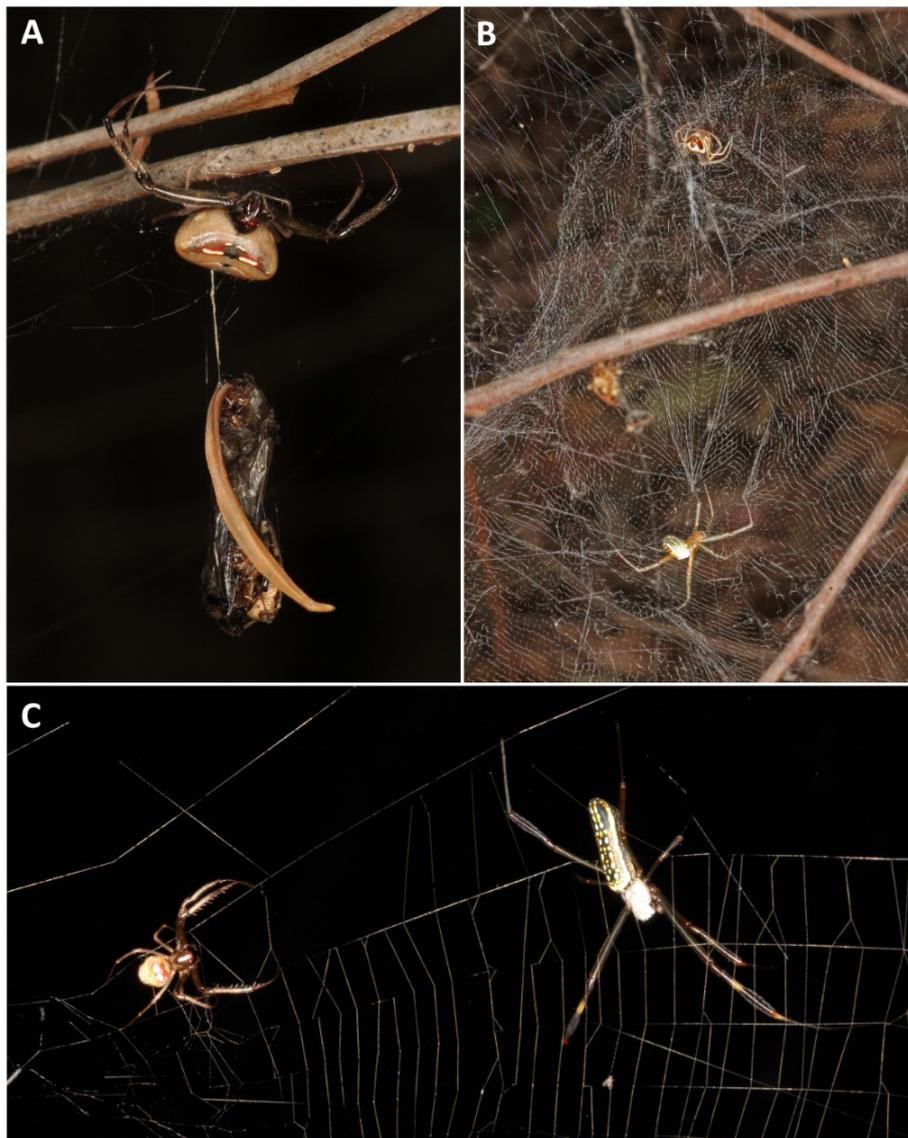


FIGURA 1.1: *Gelanor zonatus* invadindo teias de diferentes espécies de presas. A) *G. zonatus* transportando um cupim em teia de *Tidarren haemorrhoidale*. B) *G. zonatus* em teia de *Manogea porracea*. C) *G. zonatus* invadindo teia de *Nephila clavipes*.

A porcentagem de captura relativa à disponibilidade de presas no ambiente foi maior para *C. fililineata*, *M. porracea* e *T. haemorrhoidale* se comparadas as outras espécies de presas (FIGURA 1.2).

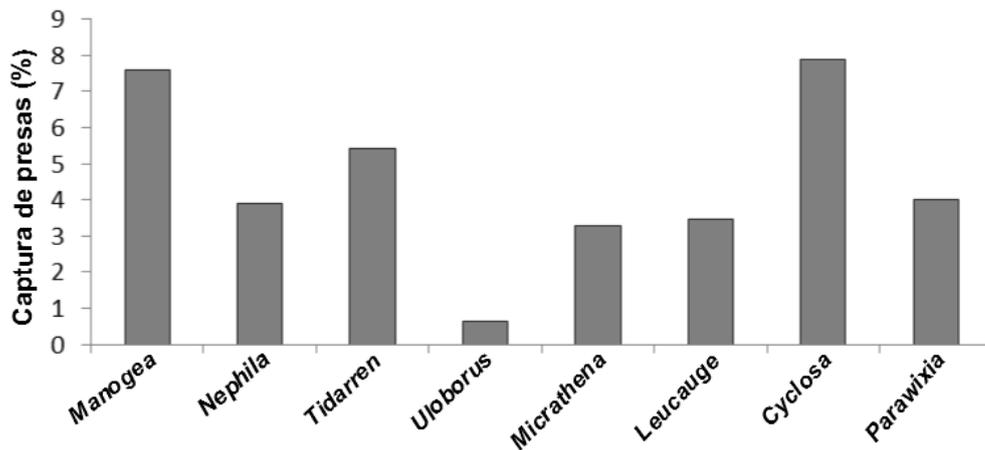


Figura 1.2: Porcentagem de captura exibida por *Gelanor zonatus* relativa à disponibilidade de presas no ambiente.

Com relação ao teste de Manly, *G. zonatus* exibiu preferência por consumir *M. porracea* ($\alpha=0,210$), *T. haemorrhoidale* ($\alpha=0,150$) e *C. fililineata* ($\alpha=0,218$), enquanto exibiu rejeição por *N. clavipes* ($\alpha=0,108$), *Uloborus* sp. ($\alpha=0,018$), *M. swainsoni* ($\alpha=0,091$), *L. volupis* ($\alpha=0,095$) e *Parawixia* sp. ($\alpha=0,111$).

Gelanor zonatus foi considerada um predador de segundo grau, por consumir quase exclusivamente outras espécies de aranhas e por apresentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ maiores do que as espécies de presas ($p<0,01$ para todas as comparações), com exceção dos machos de *Manogea porracea* ($p=0,366$). Foi observada uma diferença significativa entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das espécies estudadas ($F_{7,55}=8,249$; $p<0,001$) (FIGURA 1.3).

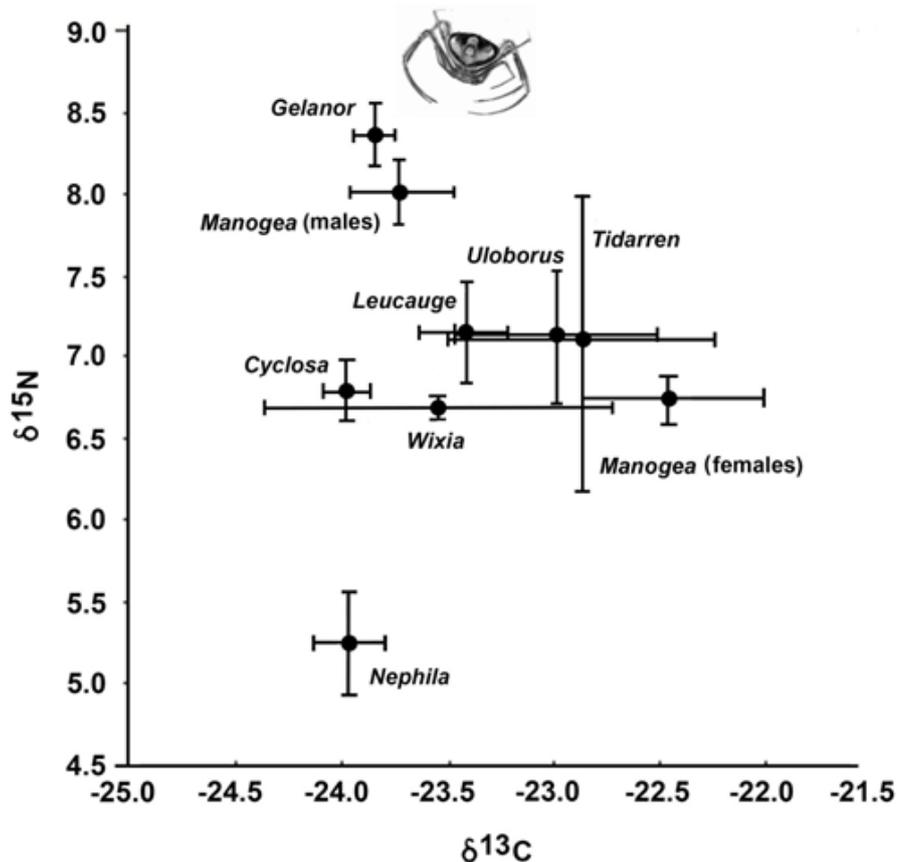


FIGURA 1.3: Valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ de *Gelanor zonatus* e das principais espécies de presas observadas durante ataques pela espécie araneofágica. Os pontos representam as médias e as barras o erro padrão.

A proporção de carbono por nitrogênio (C:N) e, conseqüentemente, de lipídios no corpo, segue a seguinte ordem, considerando as espécies de presas consumidas por *G. zonatus*: fêmeas de *M. porracea*, *C. fililineata*, *T. haemorrhoidale*, machos de *M. porracea*, *Uloborus* sp., *N. clavipes* e *L. volupis*. Os valores de C:N de fêmeas de *M. porracea* foram significativamente maiores que os de machos de *M. porracea* ($p= 0,042$), *L. volupis* ($p= 0,016$), *N. clavipes* ($p= 0,027$) e *Uloborus* sp. ($p= 0,041$), apresentando valores semelhantes a *C. fililineata* ($p= 0,901$) e *T. haemorrhoidale* ($p= 0,512$) (FIGURA 1.4).

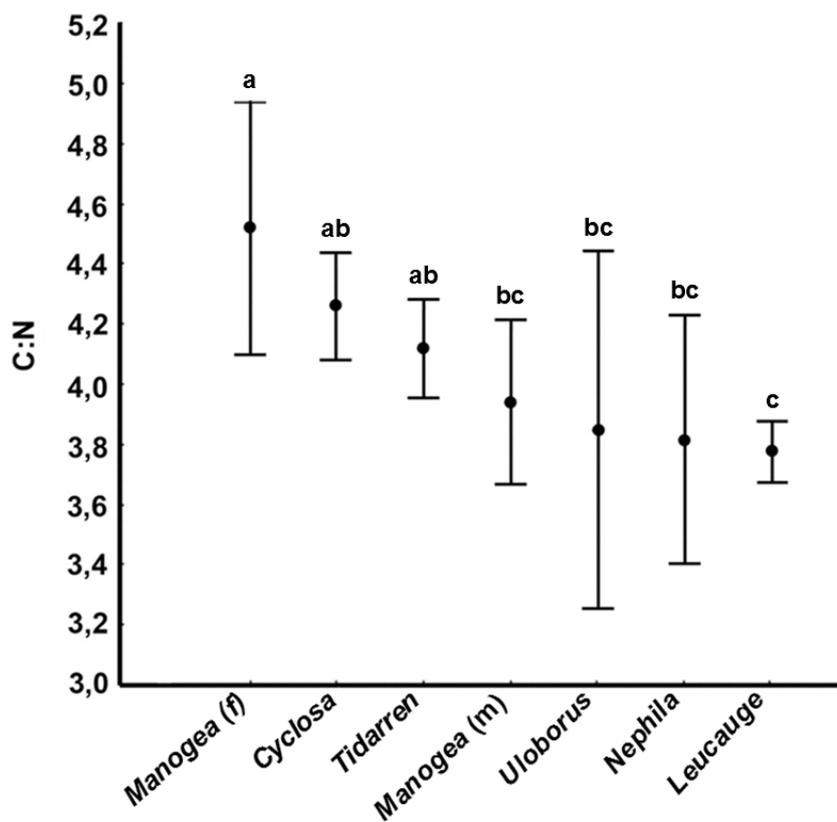


FIGURA 1.4: Razão C:N das diferentes presas de *Gelanor zonatus*. Os pontos representam as médias e as barras o desvio padrão.

Com o método de RMN, foram determinadas 11 regiões com picos de concentrações lipídicas. A região “a” é caracterizada pelo sinal simples dos hidrogênios metílicos do colesterol. Em “b” temos um sinal de complexa multiplicidade onde sinais coalescem. Nessa região encontramos os sinais dos hidrogênios metílicos de ácidos graxos saturados e de metilas presentes em grupos acila de ácidos graxos monoinsaturados ω -9 e 7. Em “c” temos o tripleto característico de ácidos graxos ômega-3. Na região “d” encontramos os sinais dos hidrogênios metilênicos presentes em todos os ácidos graxos.

Os sinais dos hidrogênios presentes em grupos acila nas posições α e β dos ácidos graxos insaturados, com exceção do ácido docosahexaenoico apresentam seus sinais característicos nas regiões “e” e “f”. Os hidrogênios dos grupos acila dos ácidos ω -3 e 6

apresentam sinais nas regiões “g” e “h”. Na região intermediária “j” temos sinais indicativos de hidrogênios da fosfatidilcolina/colina. Em “i” temos os sinais dos hidrogênios ligados aos carbonos 1 e 3 do triacilglicerídeos, enquanto o sinal do hidrogênio do carbono 2 está em “j”. Na região “k” temos os sinais do hidrogênio do grupo glicerol de todos os ácidos graxos.

Apenas as regiões “b” e “d” apresentaram diferenças na composição lipídica entre *M. porracea* e *T. haemorrhoidale* (FIGURA 1.5).

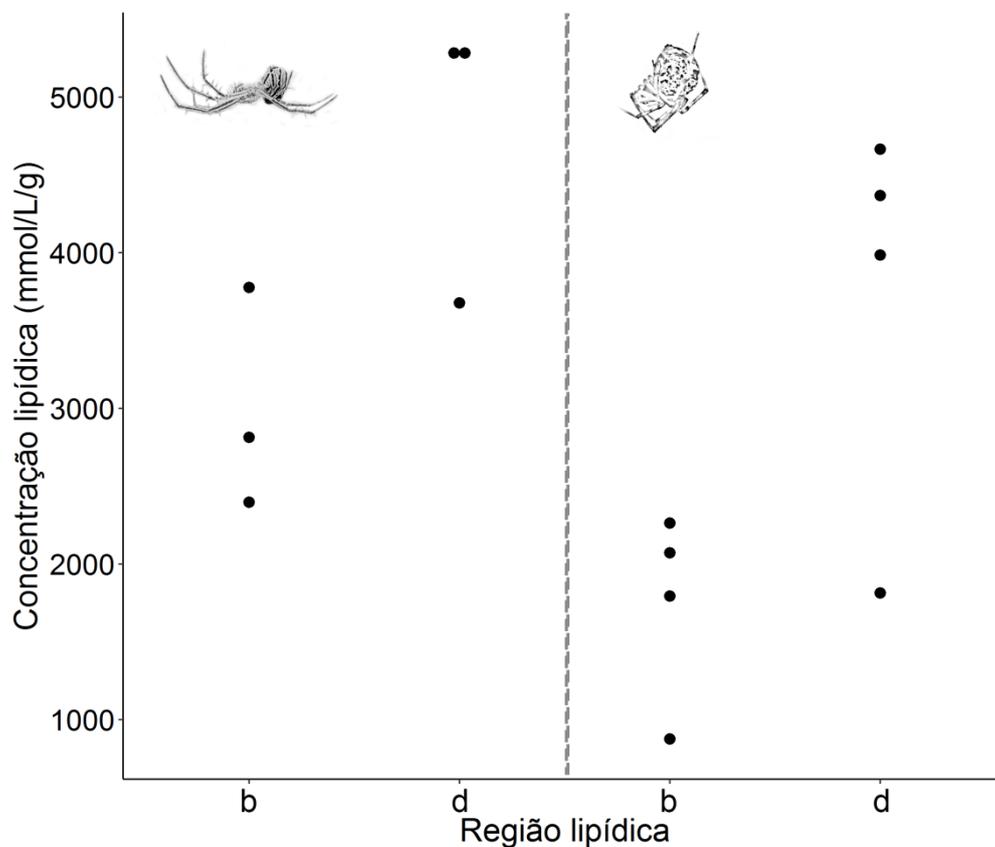


FIGURA 1.5: Concentração lipídica nas regiões “b” e “d” para *Manogea porracea* (à esquerda) e *Tidarren haemorrhoidale* (à direita).

Com relação ao experimento de ganho de biomassa ao consumir as presas, tanto a espécie ($F=16,748$, $gl= 2$, $p< 0,001$), quanto a massa das presas ($F= 33,963$, $gl= 1$, $p< 0,001$), influencia a diferença entre a massa do predador antes e depois do consumo. O incremento de

massa ganho por *G. zonatus* ao consumir indivíduos de *T. haemorrhoidale*, de até 2 mg, é maior que o incremento proporcionado pelas outras espécies. Porém a partir dessa massa, até indivíduos de aproximadamente 4 mg, o ganho de biomassa pelo predador é maior consumindo *Uloborus* sp. e *M. porracea*. Não foram registrados indivíduos de *Uloborus* sp. e *M. porracea* maiores que isso, sendo que, quando *G. zonatus* consome espécimes de *T. haemorrhoidale* de aproximadamente 9 mg, o incremento de massa do predador se iguala ao incremento proporcionado pelos maiores indivíduos de *Uloborus* sp. e *M. porracea* utilizados no experimento (FIGURA 1.6).

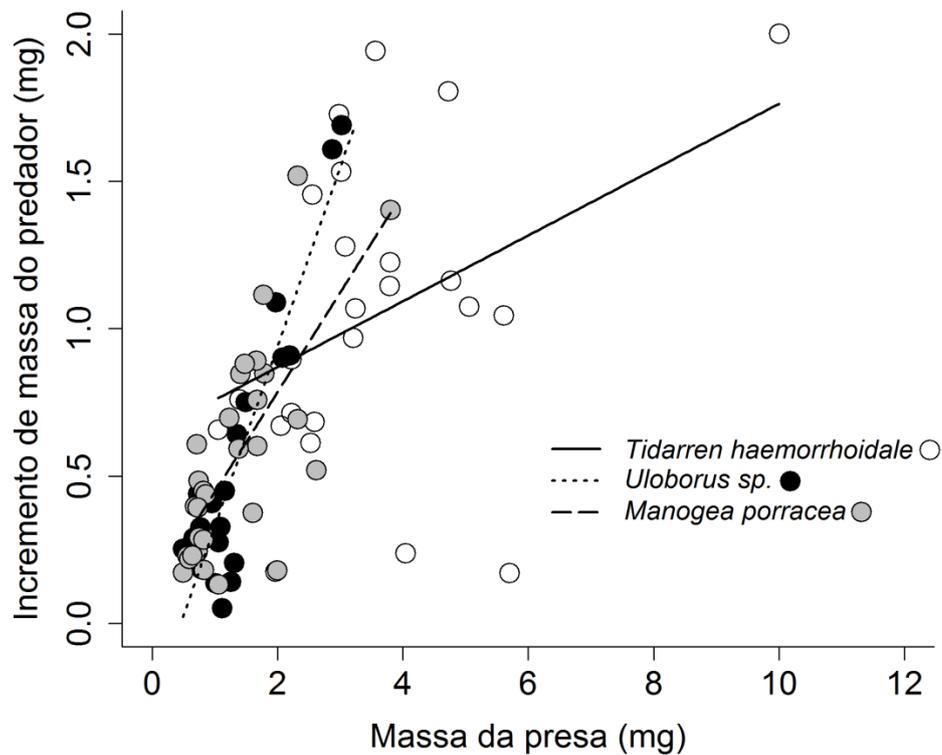


FIGURA 1.6: Incremento de massa de *Gelanor zonatus* ao consumir diferentes espécies de presas de diversas massas. (pancreatina para digerir a massa e deixar o exoesqueleto)

DISCUSSÃO

Mesmo *Gelanor zonatus* estando incluída na família Mimetidae, na qual os membros são usualmente considerados araneofágicos (JACKSON, 1992; HARMS & HARVEY, 2009), não haviam sido feitas observações sistemáticas, comprovando que a espécie tem aranhas como itens importantes em sua dieta. Nesse trabalho foram observados eventos de invasão de teias e consumo de diversas aranhas construtoras de teias por *G. zonatus*, um evento de canibalismo, em que uma fêmea da espécie consumiu outra fêmea, e dois eventos de consumo de cupins, em que *G. zonatus* atuou como cleptoparasita.

Os valores relativamente altos de $\delta^{15}\text{N}$ para essa espécie, considerando outras aranhas que ocorrem em simpatria, comprovam que trata-se de um predador de segunda ordem. O valor de $\delta^{15}\text{N}$ de *G. zonatus* semelhante ao exibido por machos de *M. porracea* provavelmente não se deve pelo teor lipídico na dieta, mas provavelmente pelo fato de machos apresentarem menor estoque lipídico em seus corpos relativo às fêmeas, já que estas utilizam lipídios para a produção de ovos.

Há uma variação grande na disponibilidade de presas (outras aranhas) ao longo do ano, porém, mesmo com tal variação, *G. zonatus* exibiu preferência por consumir *C. fililineata*, *M. porracea* e *T. haemorrhoidale*. Assim como *G. zonatus* outras espécies araneofágicas também exibem preferências em suas dietas. Como exemplo podemos citar as espécies do gênero *Portia* (Araneae: Salticidae), que apresentam especializações para predação determinadas espécies ou guildas de aranhas. *Portia labiata* prefere predação de espécies de aranhas construtoras de teia, enquanto *Portia fimbriata* prefere aranhas cursoriais (LI & JACKSON, 1996). O mesmo já foi observado também em algumas espécies que consomem insetos. No caso de *Amoxenus amphalodes* (Araneae: Ammoxenidae), espécie que se alimenta apenas de cupins, a seletividade por presas chega ao ponto dos indivíduos se alimentarem apenas de uma espécie (*Hodotermes mossambicus*), rejeitando qualquer outra presa disponível (PETRÁKOVÁ *et al.*, 2015). Algumas espécies que podem ser consideradas

estenófagas, no entanto, tendem a capturar as presas nas mesmas proporções de suas abundâncias no ambiente. GARCÍA *et al.* (2014) demonstrou que *Oecobius concinnus* (Araneae: Oecobiidae) não é estritamente mirmecófaga, porém captura as espécies de formigas baseado na disponibilidade ambiental destas.

A captura seletiva de presas por *G. zonatus* era esperada porque: i) existem riscos e custos distintos para captura e consumo de diferentes espécies de presas. Por ser um predador araneofágico, *G. zonatus* interage com presas capazes de provocar injúrias e mesmo sua morte. Assim, era esperado que o predador exibisse preferências por espécies com as quais pudesse minimizar os custos e riscos durante a captura; ii) as espécies de presas apresentam teias com características distintas (tamanho, tipos de fios, adesividade, características estruturais, distância entre raios e espiras, etc). *Manogea porracea*, por exemplo, constrói teias com um lençol horizontal suspenso por fios que formam uma estrutura de sustentação cônica. Já a teia de *Tidarren haemorrhoidale* forma uma estrutura irregular complexa, com a presença de um abrigo formado por folhas e galhos secos no centro. *Uloborus* sp. tece teias cribeladas e orbiculares, com orientação horizontal. A movimentação eficiente em teias com características tão distintas pode ser difícil e, talvez por isso, diferentes espécies araneofágicas apresentam preferências por invadir poucos tipos de teias. Com isso garantem o sucesso de forrageio, minimizando o risco de alertar a aranha residente. Além disso, podem selecionar teias que favorecem a transmissão de sinais vibracionais que produzem, utilizados como estratégia de mimetismo agressivo (JACKSON, 1992). Por fim, iii) diferentes tipos de presas apresentam composições nutricionais distintas e esperávamos que as espécies com maior quantidade de lipídios em seus corpos fossem presas preferenciais pela existência da carência nutricional desse componente em aranhas, e principalmente nas espécies araneofágicas (WILDER *et al.*, 2013).

As proporções de carbono e nitrogênio (C:N) nas diferentes presas indicou que as fêmeas de *Manogea porracea* apresentam maiores quantidade de lipídios em seus corpos, possuindo valores similares aos de *Tidarren haemorrhoidale* e *Cyclosa fililineata*. Como esperado, baseado na hipótese da limitação lipídica (WILDER *et al.*, 2013), *Gelanor zonatus* apresentou preferência por consumir *M. porracea*, *T. haemorrhoidale* e *C. fililineata*, espécies que apresentaram maiores concentrações lipídicas. Experimentos com diferentes dietas, simulando a falta ou a abundância de determinados nutrientes, mostram a importância da qualidade da dieta, ou seja, do balanço nutricional presente nas presas, para o crescimento, desenvolvimento, sobrevivência e reprodução dos indivíduos de várias espécies (UETZ *et al.*, 1992; OELBERMANN & SCHEU, 2002). GREENSTONE (1979), por exemplo, mostrou que *Pardosa ramulosa* (Lycosidae) seleciona suas presas com base na presença de amino ácidos essenciais contidos em seus corpos. Da mesma forma, MAYNTZ *et al.* (2005) demonstrou para três diferentes espécies, o besouro de solo *Argonum dorsale* (Coleoptera: Carabidae), a aranha de solo *Pardosa pratigava* (Araneae: Lycosidae) e a aranha construtora de teia *Stegodyphus lineatus* (Araneae: Eresidae), que há seleção de presas baseada no conteúdo nutricional disponível e na experiência prévia dos predadores.

Com relação à composição e limitação nutricional em aranhas, algumas pesquisas discutem que as espécies exibem preferências por consumir alimentos que possuem conteúdo nutricional semelhante ao seu próprio, sendo assim, aranhas com grandes quantidades de nitrogênio e, conseqüentemente, de proteínas, tenderiam a consumir presas com grandes quantidades desse nutriente para a manutenção das estruturas corpóreas que possuem (FAGAN *et al.*, 2002, DENNO & FAGAN, 2003). Porém nossos resultados seguem em direção oposta, corroborando vários estudos recentes, e indicam que predadores que possuem alto teor de nitrogênio no corpo apresentam limitação lipídicas, tendendo a capturar presas com maior concentração deste componente em seus corpos (RAUBENHEIMER *et al.*, 2007;

WILDER *et al.*, 2013; WILDER *et al.*, 2016). Além disso, foi demonstrado que para a espécie de aranha *Phidippus audax* (Salticidae), dietas com maiores concentrações de lipídios em comparação a proteínas promovem aumento da massa corporal dos indivíduos adultos e consequentemente de sua capacidade reprodutiva, desenvolvimento mais rápido dos juvenis e aumento do tamanho do corpo (área da carapaça) (WIGGINS & WILDER, 2017).

No experimento realizado em laboratório com o intuito de testar o incremento de biomassa ao consumir diferentes espécies de presas, nossa hipótese de que o ganho de massa por *G. zonatus* depende tanto da espécie de presa quanto de sua biomassa, foi corroborada. Em geral, os indivíduos de *T. haemorrhoidale* apresentaram maior massa que *M. porracea* e *Uloborus* sp., porém, observamos uma variação do incremento de massa do predador ao consumir indivíduos de tamanhos similares das três espécies de presas. O consumo de *Uloborus* sp. e *M. porracea* permite um incremento de massa do predador mais acentuado que *T. haemorrhoidale*. Para cada unidade de biomassa disponível no corpo da presa o ganho de peso do predador é maior quando consome *Uloborus* sp. e *M. porracea* do que quando consome *T. haemorrhoidale*. Esse padrão encontrado não pode ser explicado apenas pela relação entre lipídios e proteínas, já que *T. haemorrhoidale* apresentou conteúdo lipídico similar a *M. porracea*. Também não pode ser explicado por características morfológicas da presa que poderiam dificultar a extração dos nutrientes durante o consumo, como exoesqueleto muito espesso, já que ambas as espécies possuem tal característica semelhante.

Outros fatores nutricionais podem estar determinando esse padrão, como a presença de classes de proteínas e/ou lipídios específicos. Foi demonstrado que fêmeas de aranhas tendem a ser mais agressivas quando possuem maiores concentrações de ester metílico de ácido graxo e hidrocarbonetos circulando em sua hemolinfa (TRABALON, 2013). Outro fator é a semelhança da composição lipídica entre predador e presa, que, para aranhas, quando semelhantes, há redução da capacidade de assimilação nutricional por parte do predador

(TRABALON, 2013). Neste estudo, *M. porracea* e *T. haemorrhoidale* apresentaram tendências em ter concentrações diferentes de hidrogênios metílicos de ácidos graxos saturados, metilas presentes em grupos acila de ácidos graxos monoinsaturados ω -9 e 7 e hidrogênios metilênicos presentes em todos os ácidos graxos. Talvez algum destes componentes lipídicos possa ser melhor absorvido que outros, explicando a diferença na incorporação de biomassa pelo predador.

Estudos adicionais, envolvendo os comportamentos de invasão de teias, risco de morte e injúrias durante o forrageamento e parâmetros de fecundidade, fornecerão um quadro com maiores detalhes da influência da dieta e da seleção de presas nas estratégias de forrageamento e diversos outros aspectos da história de vida de *G. zonatus*. Porém este estudo nos mostra que quaisquer investigações sobre o sistema e possivelmente sobre sistemas que incluem espécies de aranhas araneofágicas devem considerar o aspecto nutricional das presas como um importante fator responsável pela seleção.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENAVIDES, L.R.; HORMIGA, G. (2016) Taxonomic revision of the Neotropical pirate spiders of the genus *Gelanor* Thorell, 1869 (Araneae, Mimetidae) with the description of five new species. **Zootaxa**, v. 4064, p. 1-72. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4064.1.1>
- DENNO, R. F.; FAGAN, W. F. (2003). Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? **Ecology**, v. 84, p. 2522-2541. <https://doi.org/10.1890/02-0370>
- FAGAN, W. F.; SIEMANN, E.; MITTER, C.; DENNO, R. F.; HUBERTY, A. F.; WOODS, H. A.; ELSER, J. J. (2002). Nitrogen in insects: implications for trophic complexity

- and species diversification. **The American Naturalist**, v.160, p.784-802.
<https://doi.org/10.1086/343879>
- GARCÍA, L. F.; LACAVA, M.; VIERA, C. (2014). Diet composition and prey selectivity by the spider *Oecobius concinnus* (Araneae: Oecobiidae) from Colombia. **Journal of Arachnology**, v. 42, p. 199-201. <https://doi.org/10.1636/P13-81.1>
- GONZAGA, M.O. (2007) Araneofagia e cleptoparasitismo. Em: Ecologia e Comportamento de Aranhas. GONZAGA, M.O., SANTOS, A.J. & JAPYASSÚ, H.F. (eds), **Editora Interciência**, Rio de Janeiro, RJ.
- GREENSTONE, M. H. (1979). Spider feeding behavior optimizes dietary essential amino acid composition. **Nature**, v. 282, p. 501-503. <https://doi.org/10.1038/282501a0>
- HARMS, D.; HARVEY, M. S. (2009). Australian pirates: systematics and phylogeny of the Australasian pirate spiders (Araneae: Mimetidae), with a description of the Western Australian fauna. **Invertebrate Systematics**, v. 23, p. 231-280.
<https://doi.org/10.1071/IS08015>
- HAWLEY, J.; SIMPSON, S. J.; WILDER, S. M. (2014). Effects of prey macronutrient content on body composition and nutrient intake in a web-building spider. **PLOS ONE**, v. 9, p. 1-7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099165>
- JACKSON, R. R. (1992). Eight-legged tricksters. **BioScience**, v. 42, p. 590-598.
<https://doi.org/10.2307/1311924>
- JACKSON, R. R.; WHITEHOUSE, M. E. A. (1986). The biology of New Zealand and Queensland pirate spiders (Araneae, Mimetidae): aggressive mimicry, araneophagy and prey specialization. **Journal of Zoology**, v. 210, p. 279-303.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03635.x>

- JENSEN, K.; MAYNTZ, D.; TOFT, S.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J. (2011). Nutrient regulation in a predator, the wolf spider *Pardosa prativaga*. **Animal Behaviour**, v. 81, p. 993-999. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.01.035>
- KREBS, C. J. (1999). Ecological Methodology. 2^a ed., **Addison Wesley Longman**, California.
- LI, D.; JACKSON, R. R. (1996). Prey-specific capture behaviour and prey preferences of myrmicophagic and araneophagic jumping spiders (Araneae: Salticidae). In: Proceedings of the XIIIth International Congress of Arachnology (ed. V. MAHNERT), p. 423–436. **Revue Suisse de Zoologie**, Geneva.
- MAYNTZ, D.; RAUBENHEIMER, D.; SALOMON, M.; TOFT, S.; SIMPSON, S. J. (2005). Nutrient-specific foraging in invertebrate predators. **Science**, v. 307, p. 111-113. <https://doi.org/10.1126/science.1105493>
- MAYNTZ, D.; TOFT, S.; VOLLRATH, F. (2009). Nutrient balance affects foraging behavior of a trap-building predator. **Biology Letters**, v. 5, p. 735-738. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0431>
- MOURA, R. R.; GONZAGA, M. O. (2017). Temporal variation in size-assortative mating and male mate choice in a spider with amphisexual care. **The Science of Nature**, v.104, p. 28. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1448-6>
- OELBERMANN, K.; SCHEU, S. (2002). Effects of prey type and mixed diets on survival, growth and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae: Lycosidae). **Basic Appl. Ecol.**, v. 3, p. 285-291. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00094>
- PÉKAR, S.; CODDINGTON, J. A.; BLACKLEDGE, T. A. (2011). Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. **Evolution**, v. 66, p. 776-806. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01471.x>

- PETRÁKOVÁ, L.; LÍZNAROVÁ, E.; PEKÁR, S.; HADDAD, C. R.; SENTENSKÁ, L.; SYMONDSON, W. O. C. (2015). Discovery of a monophagous true predator, a specialist termite-eating spider (Araneae: Ammoxenidae). **Scientific Reports**, 10 p. <https://doi.org/10.1038/srep14013>
- POST, D. M.; LAYMAN, C. A.; ARRINGTON, D. A.; TAKIMOTO, G.; QUATTROCHI, J.; MONTAÑA, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. **Oecologia**, v. 152, p. 179-189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- RAUBENHEIMER, D.; MAYNTZ, D.; SIMPSON, S. J.; TOFT, S. (2007). Nutrient-specific compensation following overwintering diapause in a generalist predatory invertebrate: implications for intraguild predation. **Ecology**, v. 88, p. 2598-2608. <https://doi.org/10.1890/07-0012.1>
- TRABALON, M. (2013). Chemical communication and contact cuticular compounds in spiders. Em: Spider ecophysiology. NENTWIG, W. (ed.), **Springer**, p. 125-140. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9_10
- UETZ, G. W.; BISCHOFF, J.; RAVER, J. (1992). Survivorship of wolf spiders (Lycosidae) reared on different diets. **Journal of Arachnology**, v. 20, p. 207-211.
- VILLALOBOS-CHAVES, D.; SPINOLA-PARALLADA, M.; HEER, K.; KALKO, E. K. V.; RODRIGUEZ-HERRERA, B. (2017). Implications of a specialized diet for the foraging behavior of the Honduran white bat, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Mammalogy**, v. 98, p. 1193-1201. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx044>
- WIGGINS, W. D.; WILDER, S. M. (2017). Mismatch between dietary requirements for lipid by a predator and availability of lipid in prey. **OIKOS**, v. 126, 20 p.
- WILDER, S. M.; MAYNTZ, D.; TOFT, S.; RYPSTRA, A. L.; PILATI, A.; VANNI, M. J. (2010). Intraspecific variation in prey quality: a comparison of nutrient presence in prey

and nutrient extraction by predators. **OIKOS**, v. 119, p. 350-358.

<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17819.x>

WILDER, S. M.; NORRIS, M.; LEE, R. W.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J.

(2013). Arthropod food webs become increasingly lipid-limited at higher trophic levels.

Ecology Letters, v. 16, p. 895-902. <https://doi.org/10.1111/ele.12116>

WILDER, S. M.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J. (2016). Moving beyond body

condition indices as an estimate of fitness in ecological and evolutionary studies.

Functional Ecology, v. 30, p. 108-115. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12460>

WORLD SPIDER CATALOG. (2018). Natural History Museum Bern, online at

<http://wsc.nmbe.ch>, version 18.5, accessed on 02/01/2018. doi: 10.24436/2

CAPÍTULO 2

Cleptoparasitismo e araneofagia em teias de *Manogea porracea* (C. L. Koch, 1838)

(Araneae: Araneidae)

RESUMO

O cleptoparasitismo é definido como uma interação interespecífica que envolve o roubo de itens alimentares e ocorre em uma grande diversidade de grupos taxonômicos. Essa relação é explícita em aranhas que invadem as teias de outras aranhas para acessar as presas previamente capturadas pela hospedeira. Porém, determinadas espécies cleptoparasitas não consomem apenas as presas, podendo também consumir a seda, ootecas e até as próprias hospedeiras. Neste estudo observamos as espécies *Argyrodes elevatus* e *Faiditus caudatus*, invasoras de teias de *Manogea porracea*, testando hipóteses referentes a posição trófica, ocorrência nas teias e preferência por presas. Para isso, usamos isótopos estáveis de nitrogênio e carbono, quantificamos as condições das teias de *M. porracea*, observando a presença de fêmeas e machos nas teias, ootecas e cleptoparasitas e, por fim, testamos a preferência de *A. elevatus* em consumir presas ou ootecas. Os cleptoparasitas apresentaram valores de isótopos de nitrogênio semelhantes a um predador araneofágico, a presença de casais nas teias e ootecas não explicaram a ocorrência de cleptoparasitas e, finalmente, *A. elevatus* exibiu preferência por consumir as presas em relação às ootecas. Esses resultados indicam que o cleptoparasitismo nessas espécies não é exclusivo e que o consumo de aranhas e ootecas pode constituir parte importante de sua alimentação. Apesar disso, a invasão de teias não é condicionada pelo número de ocupantes ou por ootecas e a movimentação de presas e do hospedeiro durante a captura possivelmente são importantes para o forrageamento.

Palavras-chave: cleptoparasitismo, posição trófica, oportunismo

INTRODUÇÃO

Um fator importante que determina se um predador irá ou não investir sua energia para a captura de uma presa é o risco envolvido na captura (TALLIAN *et al.*, 2017). Diversas presas possuem mecanismos de defesa capazes causar injúrias ao predador (SCHMIDT, 1990). Sendo assim, espécies eurípagas geralmente utilizam comportamentos de captura de presas menos específicos, que permitem subjugar diferentes tipos de presas (embora geralmente com eficiência menor que espécies estenófagas). Além disso, frequentemente esses comportamentos estão associados a maiores chances de sofrer injúrias que comportamentos muito particulares, destinados a captura de um tipo específico de presa (VILLALOBOS-CHAVES *et al.*, 2017).

A classificação em estenófagos e eurípagos são apenas extremos de uma ampla gama de variações comportamentais exibidas pelos animais (PÉKAR *et al.*, 2011). Em diversas espécies, os indivíduos possuem sua dieta composta por determinadas presas preferenciais, mas também atuam como predadores oportunistas, eventualmente capturando presas distintas das habituais (PEDRESCHI *et al.*, 2015). Além disso, algumas espécies possuem uma plasticidade comportamental e de dieta que permite alterar os itens alimentares consumidos em função da disponibilidade dos tipos presentes no ambiente (PEDRESCHI *et al.*, 2015).

Algumas espécies podem também mudar suas estratégias de captura conforme as condições de disponibilidade de presas no ambiente e oportunidades de obter alimento de forma mais eficaz e menos dispendiosa. É o que acontece com várias espécies que apresentam hábitos cleptoparasitas facultativos. Nesses casos, indivíduos que usualmente obtém seu

alimento através de seu próprio esforço, passam a roubar alimento capturado por outros. Uma série de condições ambientais pode favorecer esse tipo de alteração comportamental, como o baixo risco de injúria em confrontos, baixa disponibilidade de alimento, fácil detecção dos itens capturados por outros indivíduos, alta qualidade dos itens disponíveis para roubo, previsibilidade das oportunidades de roubo, entre outras (BROCHMANN & BARNARD, 1979; VANDERWALL, 1990, IYENGAR, 2008, SIMES *et al.* 2017).

Embora os hábitos cleptoparasitas sejam mais estudados em aves (veja revisão em IYENGAR, 2008), estão presentes também em vários outros grupos taxonômicos (e.g. VOLLRATH 1978, TRUMBO 1994, MORISSETTE & HIMMELMAN 2000). Na maioria dos casos o cleptoparasitismo realmente está restrito a eventos esporádicos ou que ocorrem sob condições ambientais específicas (e.g. GARNER & MACKNESS 1999), mas também existem casos de espécies que são estritamente cleptoparasitas, não possuindo a capacidade de obter alimento de outras formas (e.g. VOLLRATH, 1978; MISRA & GHATAK, 1983), ou que utilizam essa estratégia predominantemente (HOCKEY & STEELE, 1990). Em aranhas já foram descritos vários casos de espécies invadem e se instalam em teias de outras aranhas, consumindo presas logo após sua interceptação (SILVEIRA & JAPYASSÚ, 2012), presas estocadas pela aranha residente (KERR, 2005), ou até mesmo que obtém proteínas a partir do consumo da própria teia da hospedeira (TSO & SEVERINGHAUS, 1998, MIYASHITA *et al.*, 2004).

Aranhas da subfamília Argyroquinae são conhecidas por seus hábitos cleptoparasitas e vários autores as consideram cleptoparasitas obrigatórias de outras aranhas (VOLLRATH, 1987; CANGIALOSI, 1990; MIYASHITA, 2001). Apesar disso, existem registros de um amplo espectro de estratégias de forrageamento no grupo, incluindo o consumo de pequenos insetos interceptados por teias de outras aranhas e por elas ignorados, o roubo de presas armazenadas, o consumo de alimento pré-digerido pelos hospedeiros, o ataque a hospedeiros

enquanto estão realizando ecdise e ataques diretos às aranhas residentes em teias invadidas (WHITEHOUSE *et al.* 2002, SU & SMITH, 2014). *Argyrodes antipodiana*, por exemplo, além roubar presas de seus hospedeiros, também já foi observada consumindo a aranha residente e juvenis que permanecem por certo tempo na teia materna (WHITEHOUSE, 1986). De forma similar, *Argyrodes gibbosus*, atua como predadora de ovos de *Cyrtophora citricola* quando as fêmeas adultas não estão presentes em teias com ootecas (PASQUET *et al.*, 1997) e *Argyrodes elevatus* já foi observada consumindo ootecas em teias de outras espécies (SILVEIRA & JAPYASSÚ, 2012).

Neste estudo analisamos os hábitos de duas espécies de Argyrodinae, *Argyrodes elevatus* (Araneae: Theridiidae) e *Faiditus caudatus* (Araneae: Theridiidae), que invadem as teias de *Manogea porracea* (Araneae: Araneidae). As teias de *M. porracea* apresentam uma superfície de captura em forma de lençol e muitos fios, dispostos de forma irregular, que sustentam essa estrutura. Durante o período reprodutivo, os machos constroem suas teias conectadas às teias das fêmeas (MOURA *et al.*, 2017), tornando as teias de casais estruturas muito mais complexas que as teias de fêmeas não pareadas. Além disso, as fêmeas depositam suas ootecas entre o lençol construído por elas e o lençol dos machos, em uma posição que as deixa exposta ao ataque por invasores que permaneçam nos fios de sustentação da teia.

De acordo com SU & SMITH (2014) os hábitos cleptoparasitas em Argyrodinae possivelmente evoluíram a partir de ancestrais primariamente araneofágicos. É possível que, em muitas espécies, a araneofagia permaneça como uma estratégia alternativa de forrageamento em condições adversas, quando o roubo de presas não for capaz de suprir os requerimentos energéticos das invasoras. Isso poderia ocorrer, por exemplo, em situações onde o número de invasoras superasse a capacidade da teia em prover recursos para todas as suas ocupantes. Da mesma forma, o consumo de ootecas e juvenis em situações que não representem grandes riscos à espécie invasora pode ser comum. Assim, torna-se importante

analisar a dieta desses predadores em diferentes situações, considerando que apenas um registro de roubo de presas não pode caracterizar a espécie como cleptoparasita obrigatória ou mesmo como prioritariamente cleptoparasita. Nesse sentido, descrevemos a dinâmica de *A. elevatus* e *F. caudatus* nas teias de *M. porracea* ao longo do ano, e testamos as seguintes hipóteses: (i) a posição trófica de *Faiditus caudatus* e *Argyrodes elevatus* deve ser mais próxima à de um predador essencialmente araneofágico, como *Gelanor zonatus* (Araneae: Mimetidae) (veja capítulo anterior), do que de seus hospedeiros; (ii) esses invasores devem preferir teias de *M. porracea* com maior abundância de recursos (ambos os adultos e ootecas presentes); e (iii) os cleptoparasitas devem preferir consumir ootecas à presas interceptadas, já que as primeiras constituem um recurso que não oferece riscos de injúrias e encontram-se em fios de sustentação, e não no lençol de captura do hospedeiro.

MÉTODOS

Local de estudo

As coletas e observações em campo foram realizadas na Fazenda Nova Monte Carmelo (18°49'30"S, 47°51'45"W), de propriedade da Empresa Duratex S.A. Tal fazenda abrange os municípios de Araguari, Romaria, Nova Ponte, Estrela do Sul e Monte Carmelo (MG). A área possui 58.000 ha, sendo 12.000 ha de áreas de preservadas de diversas fitofisionomias do Cerrado e 46.000 ha de plantações de *Eucalyptus*. As aranhas foram encontradas no sub-bosque desse cultivo (FIGURA 2.1). Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Aracnologia da Universidade Federal de Uberlândia.

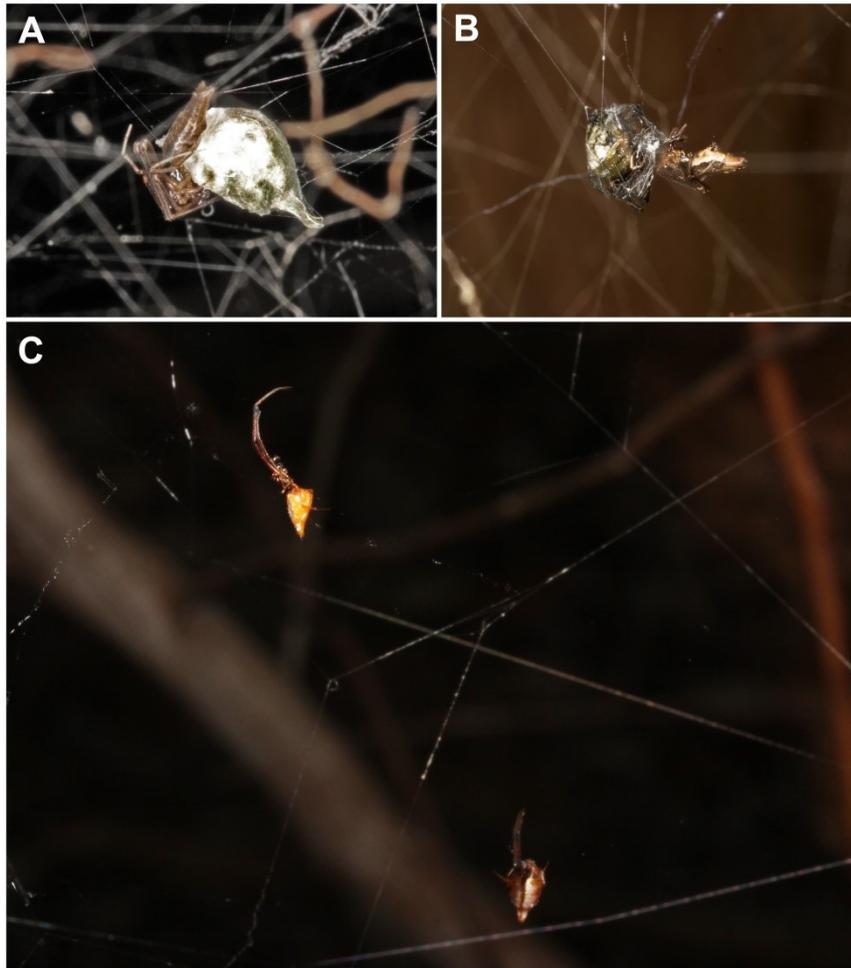


FIGURA 2.1: Aranhas invasoras de teias de *Manogea porracea*. A e B: *Faiditus caudatus* consumindo as ootecas da *M. porracea*. C: *Argyrodes elevatus* em repouso na teia da aranha hospedeira.

Posição trófica

Para verificar a posição trófica de *Faiditus caudatus* e *Argyrodes elevatus*, foram realizadas análises utilizando isótopos estáveis de nitrogênio e carbono (^{13}C e ^{15}N). Tais análises foram conduzidas com uma amostra para cada espécie, contendo uma mistura dos tecidos macerados de cinco indivíduos para *F. caudatus* e cinco indivíduos para *A. elevatus*. Os resultados foram comparados com 20 amostras do predador araneofágico *Gelanor zonatus* e cinco amostras de outras espécies de aranhas construtoras de teias encontradas na área, incluindo *Manogea porracea*. Todas as amostras foram estocadas em um refrigerador por 24 horas, depois foram retiradas e colocadas em uma estufa para secarem a 60 °C por 24 horas.

As amostras então foram maceradas utilizando nitrogênio líquido. Para atingir a massa ideal requisitada para as análises (entre 0,5-1 mg), elas foram pesadas e colocadas em cápsulas de estanho. As amostras foram enviadas para o laboratório *Stable Isotope Facility* da Universidade de Davis, EUA, para quantificação do conteúdo total de carbono e nitrogênio e obtenção das razões isotópicas destes elementos ($\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$).

Foram feitas análises com o uso de um Analisador Elementar PDZ Europa ANCA-GSL com interface para um espectrofotômetro de massa de razão isotópica de fluxo contínuo (IRMS) PDZ Europa (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Para a análise, as amostras passam por combustão a 1000 °C em um reator com óxido de cobre prateado e óxido de cromo. Após a queima os óxidos são removidos em um reator de redução. O carreador de hélio então flui através de um separador de água (perclorato de magnésio) e uma armadilha de CO₂. O N₂ e CO₂ são então separados em uma coluna de GC Carbosieve (65 °C, 65 mL/min) antes de entrar no IRMS.

A razão isotópica é expressa pela notação delta (δ): $[(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}})-1] \times 1000$, onde δ é a razão isotópica da amostra relativa ao padrão. O padrão internacional para o nitrogênio, é o nitrogênio atmosférico (AIR) e para o carbono é o calcário da formação PeeDee Belemnite (PDB). A partir da comparação entre padrão e amostra, obtemos os valores da razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e carbono ($\delta^{13}\text{C}$) em partes por mil (‰). A variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ é influenciada pela dieta e permite inferir sobre a posição na cadeia trófica ocupada pelas espécies em estudo.

Dinâmica e determinação da ocorrência de cleptoparasitas em teias de *Manogeta porracea*

Durante o período de um ano foram feitas procuras visuais mensais das teias de *Manogeta porracea*, sendo quantificadas as condições das teias. Foi analisado: o número e espécies de outras aranhas associadas; se eram teias de casais, machos ou fêmeas; e a

presença de ootecas depositadas nas teias. Tais informações foram utilizadas para determinar a flutuação de espécies associadas ao longo do ano, e quais fatores (identidade dos residentes e/ou presença de ooteca) determina a sua ocorrência.

Teste de preferência por presas ou ootecas

Foi realizado um teste com *Argyrodes elevatus* para determinar se a espécie ataca preferencialmente ootecas ou presas interceptadas na teia do hospedeiro. Para isso, foram coletadas 47 fêmeas de *M. porracea* com uma ooteca cada e 47 indivíduos de *A. elevatus*. As fêmeas de *M. porracea*, juntamente com suas ootecas, foram colocadas em recipientes plásticos de 1000 ml com galhos fixados às paredes para possibilitar a construção de teias com características semelhantes às encontradas em campo. Foi adicionado um cupim em cada recipiente 24 horas após a construção das teias. Após a captura e imobilização do cupim, as aranhas foram divididas em dois grupos para o experimento. Um grupo em que as fêmeas foram removidas das teias (n= 23) e outro grupo em que as fêmeas foram retiradas e reintroduzidas em suas próprias teias (n= 24). Em seguida, um indivíduo de *A. elevatus* foi adicionado em cada teia. O invasor foi observado por duas horas após a introdução para determinar se tentaria consumir a presa ou a ooteca.

Análises estatísticas

Foi feita uma análise de variância (ANOVA) para comparar, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre as espécies de Argyrodinae, *Gelanor zonatus* e as aranhas construtoras de teias presentes na área. Com relação aos fatores que determinam a ocorrência de invasoras nas teias de *M. porracea*, foi feito um modelo linear generalizado misto com distribuição binomial, utilizando como variáveis preditoras a presença de ootecas e o número de hospedeiros; como variável resposta a presença de cleptoparasitas; e como variáveis aleatórias a espécie de cleptoparasita

e os dias de amostragem. Para o teste de preferência foi realizado um teste qui-quadrado para verificar se a frequência de captura de presas ou ootecas é maior para algum dos grupos do experimento. Todas as análises foram feitas utilizando o software R versão 3.3.2 (R Development Core Team 2016).

RESULTADOS

Foram observadas 1258 teias de *Manogea porracea*. Destas, 580 constituíam complexos de teias construídas por casais e continham ootecas, 138 estavam ocupadas pelo casal (sem ootecas), 217 tinham apenas um indivíduo (macho ou fêmea) e a ooteca, 273 apenas um indivíduo e 50 apenas a ooteca. As duas espécies de Argyrodinae foram encontradas invadindo 144 teias ao longo do ano.

Argyrodes elevatus e *Faiditus caudatus* apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ semelhantes aos observados para a espécie araneofágica *Gelanor zonatus* e maiores que os observados nas espécies de aranhas hospedeiras (FIGURA 2.2).

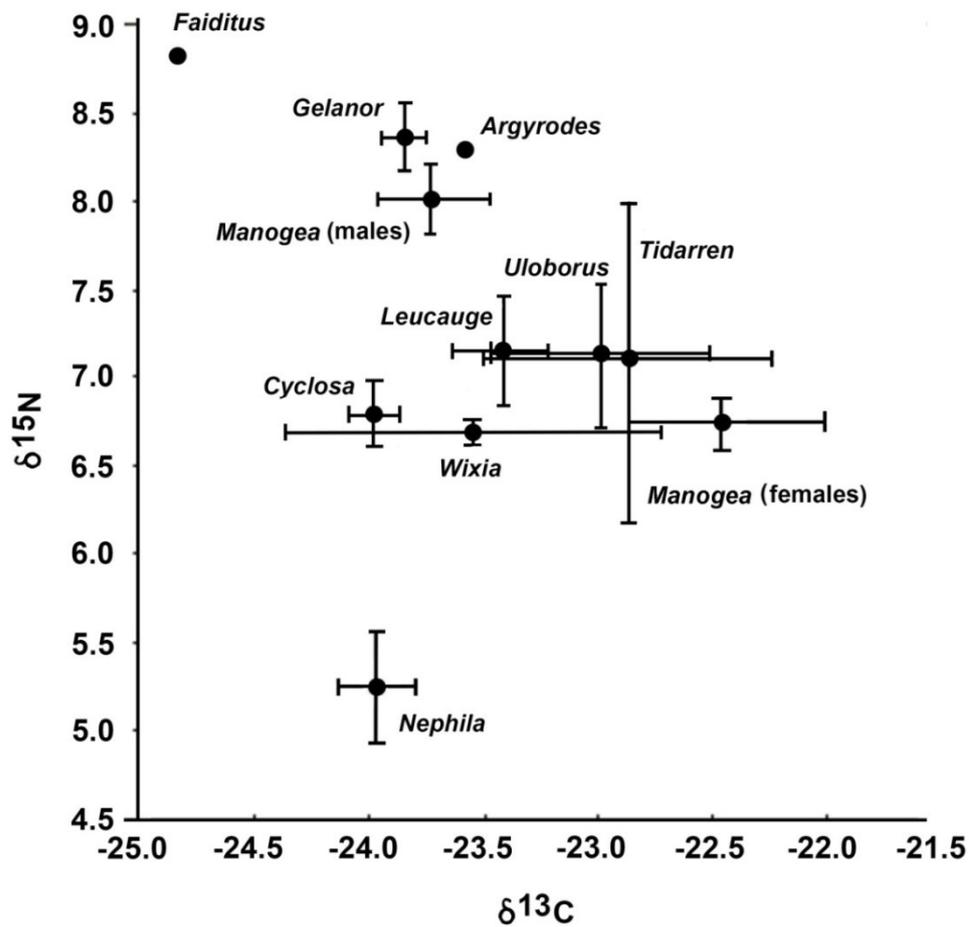


FIGURA 2.2: Comparação entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ das espécies *Argyrodes elevatus* e *Faiditus caudatus*, da espécie araneofágica *Gelanor zonatus* e de diversas outras espécies simpátricas de aranhas construtoras de teias.

A ocorrência de espécies invasoras nas teias de *M. porracea* não foi explicada pela presença de casais nas teias ($\chi^2 = 0,001$, $gl = 1$, $p = 0,986$), pela presença de ootecas ($\chi^2 = 0,015$, $gl = 1$, $p = 0,903$) e nem pela presença de ambos os fatores simultaneamente nas teias ($\chi^2 = 0,005$, $gl = 1$, $p = 0,944$) (FIGURA 2.3).

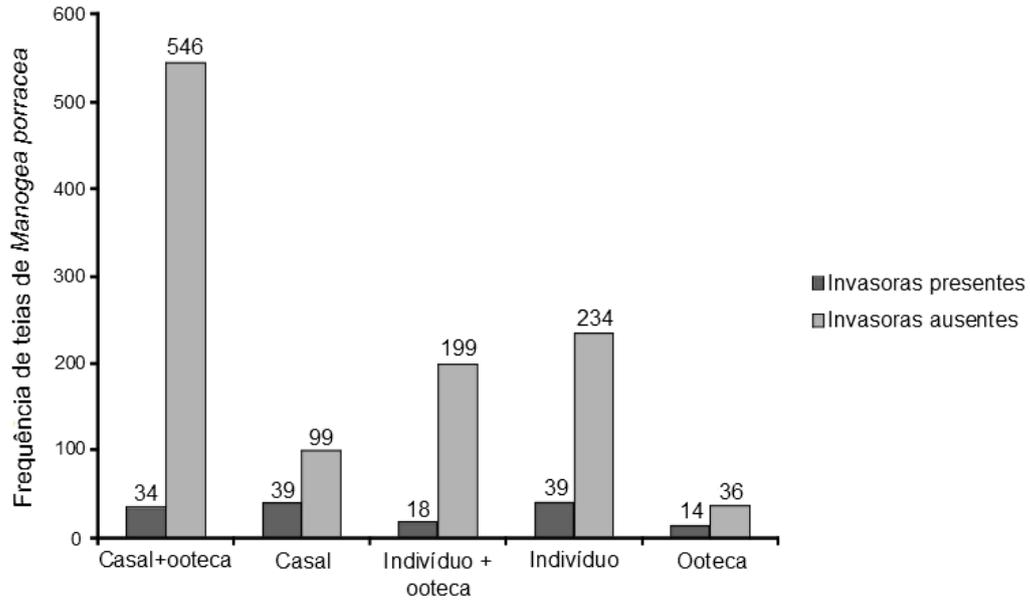


FIGURA 2.3: Frequências de ocorrência de espécies invasoras nas teias de *M. porracea* em diferentes condições.

O teste de preferência indicou que *A. elevatus* inicialmente ataca e consome as presas e não as ootecas (FIGURA 2.4). Não houve diferença no comportamento de *A. elevatus* nas teias com a presença da fêmea residente e na sua ausência ($\chi^2 = 0,709$, $gl = 1$, $p = 0,399$).

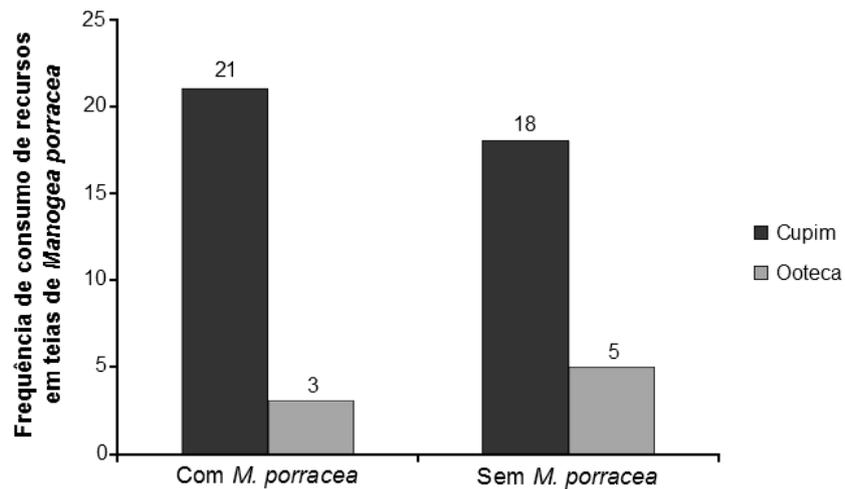


FIGURA 2.4: Frequência de consumo de recursos (cupim ou ooteca) por *A. elevatus* em teias de *Manoega porracea*.

DISCUSSÃO

Nossa hipótese referente à posição trófica das espécies Argyrodinae foi corroborada. Ambas apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ semelhantes a *Gelanor zonatus*, um predador araneofágico, e maiores que os observados para as demais espécies avaliadas. Este resultado sugere que o hábito araneofágico (incluindo o consumo de adultos e/ou ootecas e juvenis) está presente nessas espécies e pode, inclusive, ser mais importante que previamente sugerido na literatura (veja SU & SMITH, 2014). SU & SMITH (2014) apresentam uma filogenia molecular de Argyrodinae, concluindo que os hábitos araneofágicos, descritos para *Ariamnes*, *Neospintharus* e *Romphaea* (e.g. EBERHARD, 1979; HORTON, 1982. WHITEHOUSE, 1987; WHITEHOUSE *et al.* 2002), precedem hábitos cleptoparasitas. O estudo, no entanto, assume que os integrantes desses três gêneros são essencialmente araneofágicos e que *Faiditus*, *Argyrodes* e *Spheropistha* estão em um clado que pode ser definido como contendo espécies com hábitos cleptoparasitas. A escassez de dados robustos sobre comportamento de forrageio e/ou assinaturas isotópicas para todos os integrantes da subfamília, no entanto, enfraquece muito as possíveis conclusões sobre a história evolutiva das estratégias de forrageamento.

Diversos estudos já demonstraram que aranhas consideradas cleptoparasitas consomem oportunisticamente outros recursos disponíveis nas teias que invadem, como ootecas (PASQUET *et al.*, 1997; SILVEIRA & JAPYASSÚ, 2012), seda (VOLLRATH, 1987; SHINKAI, 1988; HIGGINS & BUSKIRK, 1998; MIYASHITA *et al.*, 2004) e a própria aranha hospedeira (SMITH TRAIL, 1980; WHITEHOUSE, 1986; GROSTAL & WALTER, 1997; COBBOLD & SU, 2010; SILVEIRA & JAPYASSÚ, 2012). A semelhança entre o padrão isotópico de nitrogênio observado em *A. elevatus*, *F. caudatus* e *G. zonatus*, juntamente os dados sobre a dieta de *G. zonatus* apresentados previamente (veja capítulo 1

dessa dissertação), no entanto, sugere que o consumo de aranhas pode ser mais que eventual. Da mesma forma, MOURA *et al.* (2017) já haviam observado em experimentos de laboratório que o número de filhotes que eclodem de ootecas de *M. porracea* expostas à presença de *F. caudatus* e *A. elevatus* é significativamente menor que o número de filhotes que eclodem na ausência dessas espécies ou sob cuidado parental (maternal, paternal ou biparental).

A presença de machos e ootecas não representou um incremento na frequência de invasão de teias pelos Argyrodinae. Era esperado que os invasores fossem encontrados mais frequentemente em teias de *M. porracea* com o macho presente por este aumentar a quantidade de seda na estrutura da teia da fêmea (MOURA *et al.*, 2017). Esse acréscimo no número de fios poderia aumentar a qualidade da teia como estrutura de interceptação de presas (garantindo maiores oportunidades para roubo) e, paralelamente, levaria a uma maior probabilidade da teia ser encontrada por indivíduos que estivessem se deslocando na vegetação à procura de hospedeiros. Além disso, as ootecas poderiam representar um recurso adicional a ser explorado e, portanto, teias com ooteca poderiam ser mais atrativas (caso houvesse algum mecanismo de detecção à distância, como sinais químicos) ou determinar uma permanência maior das invasoras.

Outras variáveis podem também estar envolvidas no padrão de ocupação das teias por invasoras. O risco de interações agonísticas com os hospedeiros durante tentativas de predação de ootecas, por exemplo, poderiam minimizar as possíveis vantagens de permanecer em teias com esse tipo de recurso. O mesmo vale para teias com machos. Interações agressivas entre aranhas invasoras e machos de *M. porracea* foram previamente descritas (MOURA *et al.* 2017) e, embora possam ser predados, estes também representam riscos para a permanência dos Argyrodinae. Finalmente, a disponibilidade de recursos no ambiente também poderia influenciar o padrão observado. Se existirem recursos em grande abundância os invasores podem atuar preferencialmente como cleptoparasitas ou mesmo se alimentar de

pequenos insetos desprezados pelas residentes, evitando os riscos envolvidos nas tentativas de predação de hospedeiros ou suas ootecas. Nessas condições, teias de fêmeas poderiam fornecer recursos suficientes e, assim, não haveria vantagens em ocupar teias com machos ou com ootecas.

Em relação ao experimento realizado em laboratório, *Argyrodes elevatus* exibiu preferência por atuar como cleptoparasita, apresentando maior frequência de ataque inicial aos cupins, mesmo na ausência da aranha hospedeira (que poderia defender ativamente a ooteca). Essa preferência em um teste de escolha, no entanto, não implica necessariamente na conclusão que o consumo de ootecas é apenas esporádico. Como as ootecas permanecem por muito tempo nas teias, poderiam estar susceptíveis ao ataque em períodos em que ocorresse a diminuição da frequência de interceptação de insetos pela teia ou em que a residente conseguisse monopolizar os recursos.

Nossos resultados sugerem que o consumo de aranhas e ootecas por *Argyrodes elevatus* e *Faiditus caudatus* pode ser uma estratégia de forrageamento importante para essas espécies. A disponibilidade de presas, no entanto, pode influenciar muito esse padrão. Observações comportamentais por períodos maiores, em campo, são de extrema importância para avaliar a plasticidade dessas espécies em relação às estratégias de forrageamento e seu impacto sobre populações de seus hospedeiros mais frequentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BROCKMANN, H. J.; BARNARD, C. J. (1979). Kleptoparasitism in birds. **Animal**

Behaviour, v. 27, p. 487-514. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90185-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90185-4)

CANGIALOSI, K. (1990). Life cycle and behavior of the kleptoparasitic spider, *Argyrodes ululans* (Araneae, Theridiidae). **Journal of Arachnology**, v. 18, p. 347-358.

- COBBOLD, S. M.; SU, Y. (2010). The host becomes dinner: possible use of *Cyclosa* as a nuptial gift by *Argyrodes* in a colonial web. **Journal of Arachnology**, v. 38, p. 132-134. <https://doi.org/10.1636/Hi09-42.1>
- EBERHARD, W. G. (1979). *Argyrodes attenuatus* (Theridiidae): a web that is not a snare. **Psyche**, v. 86, p. 407-413. <https://doi.org/10.1155/1979/31273>
- GROSTAL, P.; WALTER, D. E. (1997). Kleptoparasites or commensals? Effects of *Argyrodes antipodanus* (Araneae: Theridiidae) on *Nephila plumipes* (Araneae: Tetragnathidae). **Oecologia**, v.111, p. 70-574. <https://doi.org/10.1007/s004420050273>
- HIGGINS, L. E.; BUSKIRK, R. W. (1998). Spider-web kleptoparasites as a model for studying producer–consumer interactions. **Behavioral Ecology**, v. 9, p. 384-387. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.4.384>
- HOCKEY, P. A. R.; STEELE, W. K. (1990). Intraspecific kleptoparasitism and foraging efficiency as constraints on food selection by kelp gulls *Larus dominicanus*. In: Hughes R.N. (ed.) Behavioural mechanisms of food selection. **Springer-Verlag**, Berlin, p. 679-706. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75118-9_33
- HORTON, C. C. (1982). Predators of two orb-web spiders (Araneae, Araneidae). **Journal of Arachnology**, v. 11, p. 47.
- IYENGAR, E. (2008). Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, p.745-762. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.00954.x>
- KERR, A. M. (2005). Behaviour of web-invading spiders *Argyrodes argentatus* (Theridiidae) in *Argiope appensa* (Araneidae) host webs in Guam. **Journal of Arachnology**, v. 33, p. 1-6. <https://doi.org/10.1636/S02-29>

- LEVINS, R.; MACARTHUR, R. H. (1969). An hypothesis to explain the incidence of monophagy. **Ecology**, v. 50, p. 910-911. <https://doi.org/10.2307/1933709>
- MIYASHITA, T. (2001). Competition for a limited space in kleptoparasitic *Argyrodes* spiders revealed by field experiments. **Population Ecology**, v. 43, p. 97-103. <https://doi.org/10.1007/PL00012020>
- MIYASHITA, T.; MAEZONO, Y.; SHIMAZAKI, A. (2004). Silk feeding as an alternative foraging tactic in a kleptoparasitic spider under seasonally changing environments. **Journal of Zoology**, v. 262, p. 225-229. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004540>
- MOURA, R. R.; VASCONCELLOS-NETO, J.; GONZAGA, M. O. (2017). Extended male care in *Manoega porracea* (Araneae: Araneidae): the exceptional case of a spider with amphisexual care. **Animal Behaviour**, v. 123, p. 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.09.018>
- PASQUET, A.; LEBORGNE, R.; CANTARELLA, T. (1997). Opportunistic egg feeding in the kleptoparasitic spider *Argyrodes gibbosus*. **Ethology**, v. 103, p. 160-170. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00015.x>
- PEDRESCHI, D.; MARIANI, S.; COUGHLAN, J.; VOIGT, C. C.; O'GRADY, M.; CAFFREY, J.; KELLY-QUINN, M. (2015). Trophic flexibility and opportunism in pike *Esox lucius*. **Journal of Fish Biology**, v. 87, p. 876-894. <https://doi.org/10.1111/jfb.12755>
- PÉKAR, S.; CODDINGTON, J. A.; BLACKLEDGE, T. A. (2011). Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. **Evolution**, v. 66, p. 776-806. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01471.x>
- SCHMIDT, J. O. (1990). Evolution of major defensive ensembles. In: SCHMIDT, J. O. (ed.) *Insect defenses: Adaptative mechanisms and strategies of prey and predators*. SUNY Press, New York.

- SHINKAI, A. (1988). A note on the web silk theft by *Argyrodes cylindratus* (Araneae: Theridiidae). **Acta Arachnologica**, v. 36, p.115-119. <https://doi.org/10.2476/asjaa.36.115>
- SILVEIRA, M. C.; JAPYASSÚ, H. F. (2012). Notes on the behavior of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Theridiidae, Araneae). **Revista de Etologia**, v. 11, p. 56-67.
- SIMES, M.; JOHNSON, D.; STREIT, J.; LONGSHORE, K.; NUSSEAR, K. E.; ESQUE, T. (2017). C. Common raven (*Corvus corax*) kleptoparasitism at a golden eagle (*Aquila chrysaetos*) nest in southern Nevada. **Wilson Journal of Ornithology**, v. 129, p. 195-198. <https://doi.org/10.1676/1559-4491-129.1.195>
- SMITH TRAIL, D. R. R., (1980). Predation by *Argyrodes* in solitary and communal spiders. **Psyche**, v.8, p. 349-355. <https://doi.org/10.1155/1980/74071>
- SU, Y. C.; SMITH, D. (2014). Evolution of host use, group-living and foraging behaviours in kleptoparasitic spiders: molecular phylogeny of the Argyrodinae (Araneae, Theridiidae). **Invertebrate Systematics**, v. 28, p. 415-431.
- TALLIAN, A.; SMITH, D. W.; STAHLER, D. R.; METZ, M. C.; WALLEN, R. L.; GEREMIA, C.; RUPRECHT, J.; WYMAN, C. T.; MACNULTY, D. R. (2017). Predator foraging response to a resurgent dangerous prey. **Functional Ecology**, v. 31, p. 1418-1429. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12866>
- VANDER WALL, S. B. (1990). Food hoarding in animals. **University of Chicago Press**, Chicago, IL.
- VILLALOBOS-CHAVES, D.; SPINOLA-PARALLADA, M.; HEER, K.; KALKO, E. K. V.; RODRIGUEZ-HERRERA, B. (2017). Implications of a specialized diet for the foraging behavior of the Honduran white bat, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Mammalogy**, v. 98, p. 1193-1201. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx044>

- VOLLRATH, F. (1987). Kleptobiosis in spiders. In: NENTWIG, W. (ed.). Ecophysiology of spiders. **Springer-Verlag**, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-71552-5_20
- WHITEHOUSE, M. E. A. (1986). The foraging behaviours of *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae), a kleptoparasitic spider from New Zealand. **New Zealand Journal of Zoology**, v. 13, p. 151-168. <https://doi.org/10.1080/03014223.1986.10422658>
- WHITEHOUSE, M. E. A. (1987). Spider eat spider: The predatory behavior of *Rhomphaea* sp. indet. from New Zealand. **Journal of Arachnology**, v. 15, p. 355-362.
- WHITEHOUSE, M.; AGNARSSON, I.; MIYASHITA, T.; SMITH, D.; CANGIALOSI, K.; MASUMOTO, T.; LI, D.; HENAUT, Y. (2002). *Argyrodes*: phylogeny, sociality and interspecific interactions - A report on the *Argyrodes* symposium, Badplaas 2001. **Journal of Arachnology**, v. 30, p. 238-245. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2002\)030\[0238:APSAIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2002)030[0238:APSAIL]2.0.CO;2)

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O tema central dessa dissertação é a seleção de presas por espécies que pertencem a dois grupos de aranhas, a subfamília Argyrodoinae (Theridiidae) e a família Mimetidae, usualmente considerados, respectivamente, como cleptoparasitas e araneofágicos. Em relação ao primeiro observamos que as próprias hospedeiras e suas ootecas podem representar itens importantes em sua dieta e que o padrão isotópico de nitrogênio é muito semelhante ao registrado para *Gelanor*. Já em relação a este último gênero, confirmamos que os hábitos araneofágicos intensivamente estudados em outros gêneros da família, como *Mimetus* e *Ero*, também compõe seu repertório. *Gelanor zonatus*, embora eventualmente capture presas interceptadas nas teias de seus hospedeiros, consome preferencialmente aranhas, sendo capaz de capturar todas as espécies construtoras de teias encontradas em maior abundância na área de estudo.

Outra linha de pesquisa que mostrou-se relevante é a avaliação da qualidade nutricional das presas como fator determinante da seleção de itens alimentares. Não apenas o tamanho, mas a composição nutricional dos itens ingeridos, pode ter influência sobre o crescimento, desenvolvimento, reprodução. Além disso, como sugerido neste trabalho, também sobre o forrageamento e seleção de presas. Principalmente com relação à hipótese da limitação lipídica, estudos que avaliam a quantidade (e qualidade) de lipídios disponíveis nos corpos de cada presa em potencial, a incidência de predação sobre estas espécies, como carnívoros de segundo grau atuam nesse cenário e a capacidade desses predadores em extrair e assimilar os lipídios das presas podem trazer grandes avanços para o entendimento de estratégias de predação e suas implicações para populações de predadores.