



Universidade de Brasília
Programa de Pós-graduação em Biologia Animal

Policromatismo e *stabilimentum* em
Gasteracantha cancriformis (Araneae,
Araneidae): caracterização e as hipóteses da
atração de presas e da proteção da teia

Felipe Malheiros Gawryszewski

Orientador Paulo César Motta

Dissertação de Mestrado apresentada no
Programa de Pós-graduação em Biologia
Animal da Universidade de Brasília para a
obtenção do grau de Mestre em Biologia
Animal.

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

DOS PONTOS DE VISTA

A mosca, a debater-se: “Não! Deus não existe!
Somente o Acaso rege a terrena existência!”

A Aranha: “Glória a ti, Divina Providência,
Que à minha humilde teia essa mosca atraíste!”

Mário Quintana

SUMÁRIO

Índice de Figuras	6
Índice de Tabelas	8
Agradecimentos	9
Apresentação	13
Capítulo 1 Coloração e <i>stabilimentum</i> de <i>Gasteracantha cancriformis</i> : descrição, espectrofotometria e atração de presas	15
1. Introdução	15
2. Metodologia	19
2.1. Área de estudo e animal de estudo	19
2.2. Padrão de cores de <i>Gasteracantha cancriformis</i>	19
2.3. Comparação entre as colorações	20
2.4. Espectrofotometria	21
2.5. Análises estatísticas	22
3. Resultados	23
3.1. Padrão de cores de <i>Gasteracantha cancriformis</i>	23
3.2. Comparação entre as colorações	24
3.3. Espectrofotometria	26
4. Discussão	37
4.1. Padrão de cores de <i>Gasteracantha cancriformis</i>	37
4.2. Comparação entre as colorações	38
4.3. Espectrofotometria	41
4.4. Conclusões	42
Capítulo 2 As cores de <i>Gasteracantha cancriformis</i> : testando a hipótese da atração de presas	44
1. Introdução	44
2. Metodologia	45
2.1. Animal de estudo e área de estudo	45
2.2. Efeito da coloração na captura de presas	46
2.3. Efeito da coloração na atração de presas	49
3. Resultados	51
3.1. Efeito da coloração na captura de presas	51
3.2. Efeito da coloração na atração de presas	52
4. Discussão	56

Capítulo 3	<i>Stabilimentum</i> em <i>Gasteracantha cancriformis</i> : testando a hipótese da atração de presas e da proteção da teia.....	60
1.	Introdução.....	60
2.	Metodologia.....	62
2.1.	Animal de estudo e área de estudo	62
2.2.	Efeitos da manipulação da visibilidade dos tufos.....	63
2.3.	Efeito dos tufos na atração de presas em um labirinto em T.....	67
2.4.	<i>Softwares</i> estatísticos e nível de significância.....	69
3.	Resultados.....	70
3.1.	Parâmetros das teias.....	70
3.2.	Efeito dos tufos no número de presas capturadas e número de buracos na teia .	70
3.3.	Efeito dos tufos no tipo de presas capturadas.....	70
3.4.	Efeito dos tufos na proteção da teia.....	71
3.5.	Efeito dos tufos na atração de presas em um labirinto em T.....	71
4.	Discussão.....	75
	Considerações finais	79
	Bibliografia	82

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Ilustração da teia de *Gasteracantha cancriformis* mostrando o *stabilimentum* na forma de tufos de seda característicos de suas teias. 18
- Figura 1.2.** Pontos do opistossoma de *Gasteracantha cancriformis* onde foram realizadas as medidas de espectrofotometria. (a) dorso; (b) ventre; (c) espinho lateral anterior; (d) espinho lateral posterior; (e) espinho caudal. 22
- Figura 1.3.** Padrões de coloração do dorso e do ventre dos oito fenótipos de *Gasteracantha cancriformis* encontrados no cerrado da Fazenda Água Limpa (Brasília – DF). 27
- Figura 1.4.** Proporção dos diferentes fenótipos de *Gasteracantha cancriformis* na área de estudo, ao longo dos anos de 2005 e 2006. Os números acima das barras representam o N de cada coloração. Amarelo com espinhos pretos (Am.p), branco com espinhos pretos (Br.p), preto e branco com espinhos pretos (PB.p), laranja/vermelho com espinhos pretos (LV.p), amarelo com espinhos avermelhados (Am.v), branco com espinhos avermelhados (Br.v), preto e branco com espinhos avermelhados (PB.v) e laranja com espinhos avermelhados (Lr.v). Foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,300 cm. 28
- Figura 1.5.** Média da área de captura das teias dos diferentes fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. Foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,700 cm. Amarelo com espinhos pretos (Am.p); branco com espinhos pretos (Br.p); preto e branco com espinhos pretos (PB.p); laranja/vermelho com espinhos pretos (LV.p); e outros morfos (Outros). 30
- Figura 1.6.** (a) Média do número de presas presentes na teia, (b) média do número de raios com buracos e (c) média do número de restos de presas nas teias dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. Foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,700 cm. Amarelo com espinhos pretos (Am.p); branco com espinhos pretos (Br.p); preto e branco com espinhos pretos (PB.p); laranja/vermelho com espinhos pretos (LV.p); e outros morfos (Outros). 31
- Figura 1.7.** Média do número de restos de presa encontrados na teia em relação ao número de tufos nas teias de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. 32
- Figura 1.8.** Espectro de reflectância do dorso do opistossoma dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. *Espectro da área branca do dorso. **Um indivíduo apresentou espectro destoante dos demais e sua curva foi destacada. 33
- Figura 1.9.** Espectro de reflectância do ventre do opistossoma dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. 34
- Figura 1.10.** Espectro de reflectância dos espinhos do opistossoma dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. As letras se referem aos espinhos na Figura 1.2. 35
- Figura 1.11.** Espectro de reflectância dos (1) tufos externos (n = 5) e (2) tufos internos (n = 4) das teias de *Gasteracantha cancriformis*. 36
- Figura 2.1.** Espectro de reflectância da tinta (a) amarela e (b) preta, utilizadas para manipular o dorso de *Gasteracantha cancriformis*. 47
- Figura 2.2.** Desenho esquemático do labirinto em T utilizado para o experimento de atração de presas. 49

- Figura 2.3.** (a) Média do número de presas menores que 2 mm capturadas e (b) média do número de buracos na teia, dos diferentes morfos de *Gasteracantha cancriformis* no experimento do efeito da coloração na captura de presas. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. 54
- Figura 3.1.** Esquema mostrando as dimensões da (a) estrutura de madeira construída para sustentar os (b) fios de seda coletados no campo no experimento de atração de presas. 68
- Figura 3.2.** (a) Média do $\ln(x + 1)$ do número de presas menores que 2 mm e (b) média da raiz quadrada do número de buracos na teia para o grupo com os tufo pintados e o grupo controle no experimento do efeito dos tufo na captura de presas em *Gasteracantha cancriformis*. A visita número 1 corresponde ao estado das teias antes da manipulação experimental. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. 73
- Figura 3.3.** Média do número de presas, separadas por ordens, capturadas pelas teias do grupo experimental com os tufo pintados e o grupo controle de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. NS: diferença não significativa entre os grupos. 74
- Figura 3.4.** Proporção de teias intactas (0% de dano) durante 4 dias consecutivos para o grupo com os tufo pintados e o grupo controle, no experimento do efeito dos tufo na proteção da teia em *Gasteracantha cancriformis*. 74

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1.1. Número da amostra, média \pm desvio padrão, mínimo e máximo para o número de tufos externos, número de tufos internos, largura do opistossoma, altura da teia e área de captura da teia dos diferentes fenótipos de <i>Gasteracantha cancriformis</i> , incluindo todos os indivíduos amostrados no ano de 2006.	29
Tabela 1.2. <i>General linear model</i> para número de presas presentes nas teias de <i>Gasteracantha cancriformis</i> , após transformação por $\ln(x + 1)$	32
Tabela 2.1. Média \pm desvio padrão dos parâmetros avaliados em <i>Gasteracantha cancriformis</i> para todos os grupos do experimento do efeito da coloração na captura de presas.	52
Tabela 2.2. <i>General Linear Model</i> da média do número de presas capturadas, após transformação por $\sqrt{x+2}$, entre as visitas às aranhas, no experimento do efeito da coloração na captura de presas.	53
Tabela 2.3. <i>General Linear Model</i> da média do número de buracos na teia, após transformação por $\ln(x + 2)$, entre as visitas às aranhas, no experimento do efeito da coloração na captura de presas.	53
Tabela 2.4. Teste binomial para todos os cruzamentos entre as colorações de <i>Gasteracantha cancriformis</i> no experimento de atração de <i>Drosophila melanogaster</i> no labirinto em T.	53
Tabela 3.1. Média \pm desvio padrão dos parâmetros avaliados nas teias para os experimentos de campo com os tufos das teias de <i>Gasteracantha cancriformis</i>	72
Tabela 3.2. <i>Repeaed measures general linear model</i> para o número de presas presente na teia, após transformação por $\ln(x + 1)$, no experimento do efeito dos tufos na captura de presas em <i>Gasteracantha cancriformis</i> . Os graus de liberdades foram multiplicados pelo fator de correção <i>Greenhouse-Geisser</i> , no valor de 0,441.	72
Tabela 3.3. <i>Repeaed measures general linear model</i> para o número de buracos na teia, após transformação por \sqrt{x} , no experimento do efeito dos tufos na captura de presas em <i>Gasteracantha cancriformis</i> . Os graus de liberdades foram multiplicados pelo fator de correção <i>Greenhouse-Geisser</i> , no valor de 0,439.	72

Agradecimentos

À Sônia (mãe) e à Thais (irmã), pelo amor e carinho, e por terem suportado moscas e aranhas na sala de casa. Ao Zeca (pai) e à Te (madrasta), pelo amor e carinho e pelo acolhimento durante os momentos de folga em Florianópolis. À Eglê e ao Salim por serem avós tão carinhosos e inspiradores. Ao gato Kato, que além de todo seu charme ainda contribuiu decisivamente com a dissertação: hhhhhhhhhjllllll (Kato, 2007).

Agradeço especialmente à Mayra pelo amor, carinho, os cafés e brownies na esquina, e a ajuda nos experimentos, mesmo quando chegava cansada de seu próprio mestrado em Minas Gerais.

Ao Tri, ou Paulo César Motta (orientador), que me apoiou nesse projeto e sempre esteve disponível quando precisei. A todo pessoal do Laboratório de Aracnídeos, especialmente ao Ângelo, ao Hélio, ao Rafael, ao Rommel e ao Wellington.

À professora Regina Macedo, do Laboratório de Comportamento Animal, pelo grande incentivo e por ceder o espectrofotômetro para as análises. Ao Rafael Maia, que além da amizade, ainda me ajudou com as medidas de reflectância das aranhas. Ao Eduardo Perini e ao Valdir Pessoa, por terem sido os primeiros a me apresentarem o espectrofotômetro.

Ao Manuel Pereira de Oliveira Júnior, em nome da Estação Meteorológica da Fazenda Água Limpa, pelos dados climatológicos. Ao Antônio e a Professora Nilda Diniz, do Laboratório de Evolução, por fornecerem e ajudarem a cuidar de *Drosophila melanogaster*.

Ao Alexandre, Carol, Daniel, Flávio, Matheus, Patrícia, Perini, Roca e Sérgio, e através deles, a todos os meus amigos que, assim como eu, gostam de ir sempre aos mesmos lugares, fazer as mesmas coisas e encontrar as mesmas pessoas.

A todos que ajudaram a procurar a aranha mais simpática do Cerrado: Ângelo, Carol, Daniel, Diana, Douglas, Flávio, Ingrid, Joana, Karen, Luciane, Ludmila, Marcelo, Matheus,

Pedro, Rafael, Roca, Rommel, Thaíssa, Tonhão, Tri e Yonara, meus agradecimentos, e minhas sinceras desculpas se esqueci de algum nome.

Um sincero agradecimento às aranhas, e um pesar por ter de sacrificar algumas delas.

À Universidade de Brasília pelo apoio logístico.

À CAPES pelo financiamento durante o mestrado.

Resumo

Entre as hipóteses mais discutidas para explicar padrões conspícuos no corpo das aranhas ou decorações em suas teias estão a atração de presas e a proteção da teia. *Gasteracantha cancriformis* é uma espécie de aranha de teia orbicular, comum no cerrado, que apresenta polimorfismo de cor. Suas cores, bem como o *stabilimentum* em forma de tufos de seda que são aderidos a sua teia, as tornam aparente na vegetação para os seres humanos. Dessa forma, os objetivos desta dissertação foram: (1) identificar e descrever os morfos de *G. cancriformis*; (2) analisar o espectro de reflectância desses morfos e dos tufos das teias; (3) testar a hipótese da atração de presas para as cores de *G. cancriformis*; (4) testar a hipótese da atração de presas para os tufos das teias e (5) testar a hipótese da proteção da teia para os tufos das teias. Foram identificados pelo menos oito fenótipos. Os mais comuns foram o amarelo com espinhos pretos, seguido pelo branco com espinhos pretos e o preto e branco com espinhos pretos. Contrariamente à hipótese da atração de presas, o número de presas presentes na teia, o número de buracos na teia causado por presas e os restos de presas presentes na teia não foram diferentes entre os morfos, nem diferentes em indivíduos que tiveram a coloração manipulada com tinta preta ou amarela. Em laboratório, *Drosophila melanogaster* não mostrou nenhuma preferência pelos morfos ou por indivíduos pintados. A hipótese da atração de presas também não foi corroborada para os tufos nas teias, pois o número de presas capturadas pelas teias, o número de buracos na teia e o tipo de presas capturadas não diferiram entre teias com tufos pintados de preto e teias com o intervalo entre os tufos pintado de preto, muito embora tenha sido encontrada uma correlação positiva entre número de tufos e número de restos de presa na teia. Em laboratório, *D. melanogaster* não mostrou nenhuma preferência por fios de seda com ou sem tufos. A hipótese da proteção da teia também não foi corroborada, pois a taxa de destruição das teias foi a mesma independentemente da manipulação experimental. Outras hipóteses são propostas para explicar os padrões de cores e tufos em *G. cancriformis*.

Abstract

Prey attraction and web protection are among the most discussed hypotheses to explain conspicuous patterns in spiders' body and their webs. *Gasteracantha cancriformis* is an orb weaver spider, common in cerrado, which body shows colour polymorphism. Its colours, together with its silk tufts (*stabilimentum*) added in webs, make this species conspicuous to human eyes. Hence, the purposes of this dissertation were: (1) identify and describe *G. cancriformis* colour morphs; (2) analyze the reflectance spectrum of colour morphs and tufts; (3) test the prey attraction hypothesis for the colour morphs; (4) test the prey attraction hypothesis for web tufts; and (5) test the web protection hypothesis for web tufts. At least eight different colour morphs were identified. The most common were: yellow with black spines, white with black spines, and black and white with black spines. Contrary to the prey attraction hypothesis, the number of prey captured by webs, number of holes caused by preys and number of remains of captured preys did not differ between colour morphs and individuals that had been painted black or yellow. In laboratory, *Drosophila melanogaster* did not show any preference for colour morphs or painted individuals. The prey attraction hypothesis was not confirmed for web tufts. Number of prey captured by webs, number of web holes and type of prey captured did not differ between webs with painted tufts and sham-manipulated webs, Nonetheless it had been found a positive correlation between number of tufts and number of remains of captured prey. In laboratory, *D. melanogaster* did not show any preference for tufted silk lines or non-tufted silk lines. The web protection hypothesis was not corroborated as well. Rate of web destruction was the same regardless experimental manipulation. Other hypotheses to explain colour pattern and tufts in *G. cancriformis* are proposed.

Apresentação

É contra-intuitivo encontrar padrões conspícuos em predadores senta-espera. Em aranhas de teia orbicular, diversas hipóteses foram formuladas para explicar padrões chamativos nas teias ou no corpo das aranhas, entre elas atração de presas e proteção da teia contra a destruição por pássaros (Herberstein *et al.*, 2000). *Gasteracantha cancriformis* (Linnaeus, 1758) é uma espécie de aranha de teia orbicular que apresenta variação no padrão de cores, desde morfos mais chamativos, até outros mais crípticos, e sua teia apresenta característicos tufos de seda (*stabilimentum*). Dessa forma, os objetivos da dissertação foram: (1) identificar e descrever os morfos de *Gasteracantha cancriformis*; (2) analisar o espectro de reflectância desses morfos e dos tufos das teias; (3) testar a hipótese da atração de presas para as cores de *G. cancriformis*; (4) testar a hipótese da atração de presas para os tufos das teias; e (5) testar a hipótese da proteção da teia para os tufos das teias. Os estudos de campo foram conduzidos no bioma Cerrado em áreas de cerrado *sensu stricto*.

A dissertação está dividida em três capítulos. Em alguns casos há sobreposição de temas entre os capítulos, no entanto foi evitada a repetição de discussões, embora em alguns momentos tenha sido inevitável relembrar alguns argumentos.

O Capítulo 1 descreve e analisa, através de espectrofotometria, os morfos da espécie e os tufos das teias, e parâmetros das teias e das aranhas são comparados entre os morfos. Nesse capítulo a hipótese da atração de presa para os tufos e para as cores das aranhas é testada através de uma abordagem não manipulativa, onde são comparados, entre os morfos e de acordo com o número de tufos, o número de insetos presentes na teia, o número de danos na teia causados por insetos e o número de restos de presas na teia.

No Capítulo 2 é testada novamente a hipótese da atração de presas para os diferentes morfos de *G. cancriformis*, mas dessa vez em uma abordagem manipulativa de campo e laboratório. Indivíduos tiveram a coloração do dorso coberta com tinta e seu sucesso de

forrageamento comparado com aranhas não pintadas. Em laboratório a atratividade dos diferentes morfos de *G. cancriformis*, bem como de indivíduos pintados, foi testada utilizando um labirinto em T onde *Drosophila melanogaster* deveria escolher entre as cores.

No Capítulo 3 a hipótese da proteção da teia e a hipótese da atração de presas são testadas para os tufos das teias de *Gasteracantha cancriformis*. No campo, teias com os tufos pintados de preto foram comparadas com teias com os tufos não pintados quanto ao sucesso de captura de presas e a taxa de destruição das teias. Em laboratório a atratividade dos tufos foi testada no labirinto em T, utilizando como presa *D. melanogaster*.

Capítulo 1

Coloração e *stabilimentum* de *Gasteracantha cancriformis*: descrição, espectrofotometria e atração de presas

1. INTRODUÇÃO

Os seres humanos são animais muito dependentes da visão. Talvez por isso a coloração dos seres vivos nos chame tanto a atenção, causando até reações inesperadas em naturalistas:

“I found it to be as I had expected, a perfectly new and most magnificent species, and one of the most gorgeously coloured butterflies in the world. Fine specimens of the male are more than seven inches across the wings, which are velvety black and fiery orange, the latter colour replacing the green of the allied species. The beauty and brilliancy of this insect are indescribable, and none but a naturalist can understand the intense excitement I experienced when I at length captured it. On taking it out of my net and opening the glorious wings, my heart began to beat violently, the blood rushed to my head, and I felt much more like fainting than I have done when in apprehension of immediate death. I had a headache the rest of the day, so great was the excitement produced by what will appear to most people a very inadequate cause.” (Wallace, 1869)

Diversas funções foram atribuídas às cores e seus padrões, pois é esperado que, além de interessantes aos olhos humanos, elas sejam objeto da seleção natural. Cores podem, por exemplo, ajudar na termoregulação (Burt Jr, 1981), atrair polinizadores (Rodriguez-Girones & Santamaria, 2004), fornecer uma informação fidedigna da qualidade de um indivíduo (Blount *et al.*, 2003), diminuir a probabilidade de detecção por parte de presas ou predadores (padrões crípticos) (Merilaita, 2003), ou aumentar a taxa de aprendizado dos predadores (padrões aposemáticos) (Gittleman & Harvey, 1980).

Em aranhas não é diferente, a coloração é uma importante característica ecológica para esse grupo (Oxford & Gillespie, 1998). Diversas espécies apresentam padrões crípticos, confundindo-se com o substrato. Em aranhas Thomisidae, por exemplo, que esperam por suas presas em flores, os seus padrões de cores as tornam crípticas para insetos e aves (Théry *et al.*, 2004, mas veja Heiling *et al.*, 2003). Padrões de cores podem também contribuir com a termoregulação, como os tons prateados no corpo de *Argiope* e *Nephila* (Robinson & Robinson, 1978). Outras aranhas apresentam polimorfismo de cor, que poderia ser mantido por seleção apostática (Oxford & Gillespie, 2001), ou ainda um efeito do relaxamento das forças seletivas (Oxford, 1999). Em Salticidae, padrões muito coloridos encontrados nos machos podem ser resultados de seleção sexual (Lim & Li, 2006).

Em aranhas de teia orbicular são encontrados padrões que, pelo menos aos olhos humanos, são bastante conspícuos. A princípio é contra-intuitiva a existência de padrões chamativos nas teias (*stabilimentum*) e no corpo de predadores senta-espera. Seria esperado que forças seletivas atuassem no sentido de tornar os indivíduos o menos detectáveis possível por parte de suas presas. Surpreendentemente, vários trabalhos têm mostrado que, ao contrário, esses padrões aumentam o sucesso de forrageamento das aranhas ao atraírem presas (Herberstein *et al.*, 2000).

Na espécie polimórfica *Nephila pilipes*, por exemplo, o morfo mais colorido captura mais presas do que o morfo melânico (Tso *et al.*, 2002). Com isso, os autores propõem que o polimorfismo na espécie pode ser mantido por forças seletivas antagônicas. Uma favorecendo o morfo colorido, pelo maior sucesso de captura, e outra favorecendo o morfo melânico, por uma teórica diminuição na mortalidade por predação.

A hipótese da atração de presas, tanto no caso do *stabilimentum* como no caso das colorações na própria aranha, propõem que essas estruturas têm propriedades reflectivas que ludibriam o sistema cognitivo dos insetos, ao mimetizarem colorações de flores, no caso de insetos polinizadores, ou espaços na vegetação. De fato, vários trabalhos têm mostrado que o

stabilimentum e também algumas regiões no corpo da própria aranha refletem luz ultravioleta (Craig & Bernard, 1990; Watanabe, 1998; Tso *et al.*, 2002; Zschokke, 2002; Tso *et al.*, 2004) e que essa reflectância influencia no sucesso de captura das teias das aranhas (Craig & Bernard, 1990; Craig & Ebert, 1994; Tso, 1996; Tso, 1998a; Watanabe, 1998; Watanabe, 1999b; Bruce *et al.*, 2001; Tso *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2004; Tso *et al.*, 2004). Contudo, os animais usam todos os comprimentos de onda refletidos por um objeto para processar a informação de cor, e muitas vezes a importância da reflectância de UV é supervalorizada (Kevan *et al.*, 2001). Além disso, outras hipóteses também poderiam explicar o surgimento e manutenção desses padrões (Herberstein *et al.*, 2000; ver Capítulo 3)

Gasteracantha cancriformis (Linnaeus, 1758) é uma aranha de teia orbicular, única representante de seu gênero no novo mundo, distribuída desde a Argentina até a Flórida (EUA). As fêmeas adultas possuem de 5 a 7 mm de comprimento e de 10 a 13 mm de largura. O opistossoma é rígido e a região dorsal apresenta seis projeções em forma de espinhos. As pernas e o prossoma são pretos e a região ventral do abdômen é preta com algumas listras ou pequenos pontos claros. O dorso do opistossoma apresenta colorações variadas, desde formas aparentemente mais crípticas até padrões muito coloridos. Os machos possuem de 2 a 3 mm, abdômen acinzentado e apresentam quatro ou cinco protuberâncias no lugar de espinhos. (Muma, 1971; Levi, 1978).

As teias das fêmeas adultas são encontradas em locais abertos, em alturas que podem variar de menos de 1 a mais de 6 m (Muma, 1971), sendo construídas todas as manhãs e removidas no final da tarde. Os fios de sustentação e raios da teia apresentam *stabilimentum* na forma de tufos de seda, que tornam a teia dessa espécie aparente na vegetação (Figura 1.1).

As presas da espécie incluem cigarrinhas, diversas famílias de moscas, mariposas, besouros e abelhas (Muma, 1971; Gregory, 1989). As presas capturadas pelas teias são

consumidas imediatamente, consumidas parcialmente e empacotas para consumo posterior, ou ainda são deixadas na teia e consumidas junto com a remoção da teia no final do dia.

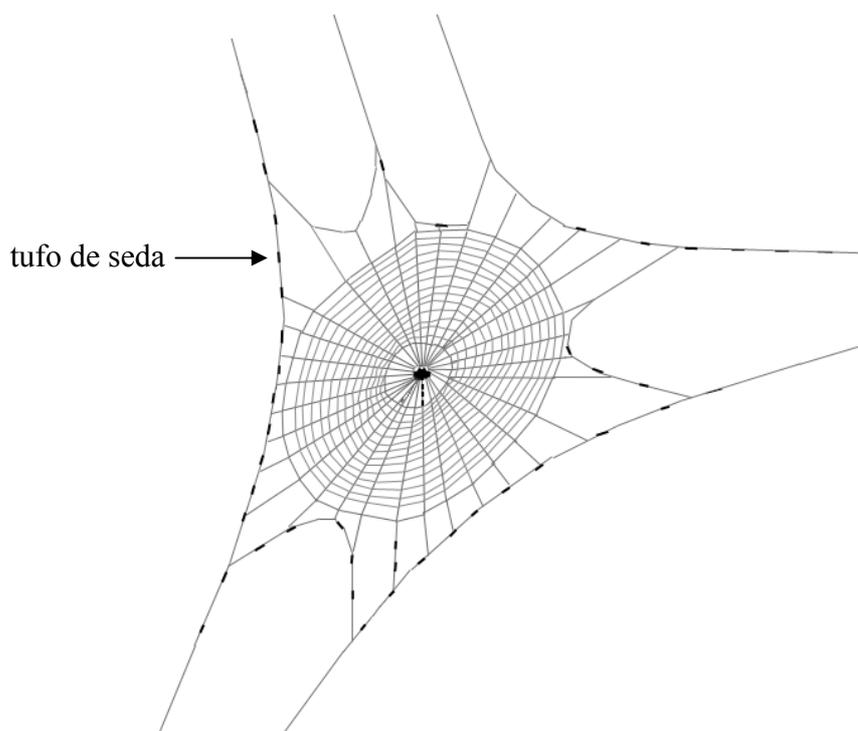


Figura 1.1. Ilustração da teia de *Gasteracantha cancriformis* mostrando o *stabilimentum* na forma de tufos de seda característicos de suas teias.

No cerrado ela é uma espécie bastante comum nos meses de março a agosto, e pouco se sabe sobre seus padrões de cores e como eles se distribuem na população. É possível que, como no caso de *Nephila pilipes* (Tso *et al.*, 2002; Tso *et al.*, 2004), as cores chamativas atraiam presas, aumentando o sucesso de forrageamento das aranhas, enquanto os padrões mais crípticos não tenham esse efeito. Essa hipótese é reforçada pelo fato de que em uma espécie do gênero *Gasteracantha* foi encontrada evidência de que a coloração aumentava o sucesso de captura das teias (Hauber, 2002). Da mesma forma, como no caso do *stabilimentum* de outras espécies (Herberstein *et al.*, 2000), os tufos poderiam também atrair presas para as teias de *G. cancriformis*.

Sendo assim, os objetivos deste capítulo foram: (1) caracterizar e quantificar os padrões de cores de *Gasteracantha cancriformis*; (2) analisar a reflectância dos morfos, bem como dos tufos encontrados em suas teias, tendo em vista que sistemas visuais de outros animais podem perceber as cores diferentemente dos seres humanos; (3) comparar características das teias e das aranhas entre os morfos; e (4) testar a hipótese da atração de presas para a coloração e os tufos a partir de uma abordagem não manipulativa.

2. METODOLOGIA

2.1. Área de estudo e animal de estudo

Para este estudo foram utilizadas apenas fêmeas da aranha de teia orbicular *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae).

Os estudos de campo foram realizados em uma vegetação de cerrado *sensu stricto* da Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília (S 15°57'13" W 47°55'13"; 1130 m de altitude), Brasília, DF, Brasil. O cerrado *sensu stricto* é a fitofisionomia predominante do bioma Cerrado. É uma formação savânica dominada por árvores de 3 a 8 m, com uma cobertura vegetal de mais de 30%, e uma densa camada herbácea (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). O clima na região é caracterizado por uma época seca, de abril a setembro, e uma época chuvosa, de outubro a março. No período de 1961 a 1990 a média anual de temperatura em Brasília – DF foi de 22° C e a precipitação de 1540 mm¹.

2.2. Padrão de cores de *Gasteracantha cancriformis*

Durante nove dias dos meses de abril e maio de 2005 e 14 dias dos meses de abril e maio de 2006, foi realizada uma extensiva procura por indivíduos de *Gasteracantha cancriformis*. O local de amostragem diferiu em cerca de 900 m entre os anos. Todos os indivíduos encontrados foram georeferenciados e uma árvore próxima foi marcada com fita

¹ www.inmet.gov.br

plástica. O padrão da coloração da aranha, bem como uma estimativa visual do comprimento do opistossoma foram registrados. Foram incluídas nas análises apenas aranhas com largura do opistossoma maior do que 0,300 mm, pois em indivíduos muito pequenos é difícil diferenciar o padrão de coloração. A frequência de cada morfo foi comparada entre as coletas com o teste chi-quadrado. Os morfos com espinhos avermelhados foram agrupados devido ao baixo número amostral.

Posteriormente, diversos indivíduos foram trazidos ao laboratório e sua coloração registrada com fotografia digital (PowerShot G2, CANON, Inc., Japão)

2.3. Comparação entre as colorações

Nos meses de Abril e Maio de 2006 os indivíduos encontrados na procura descrita no tópico acima, bem como outros indivíduos que foram encontrados durante o decorrer dessa amostragem, tiveram os seguintes parâmetros avaliados e comparados entre os fenótipos de *G. cancriformis*: largura do opistossoma, altura da teia (do centro da teia até o chão), inclinação da teia em relação ao solo (visualmente categorizada como ‘em direção ao solo’, ‘perpendicular’ ou em ‘direção ao céu’), inclinação da aranha em relação ao solo (visualmente categorizada como de ‘90° a 45°’ e de ‘45° a 0°’), número de tufos externos (fora da área de captura), número de tufos internos (dentro da área de captura) e a área de captura da teia, estimada utilizando a fórmula apresentada por Herberstein & Tso (2000).

Para testar a hipótese da coloração e dos tufos como atração de presas foram contados o número de presas presentes na teia, a presença de restos de presa na área de captura da teia e o número de raios na teia que apresentavam buracos, como avaliação indireta do sucesso de captura de presas (Craig, 1988; Craig, 1989; Hauber, 1998; Hauber, 2002). O período do dia (manhã ou tarde) e o dia das medições foram registrados e utilizados nas análises sempre que possível.

As colorações que apresentavam espinhos avermelhados foram agrupadas devido ao baixo número amostral. Foram incluídos nas análises apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,700 cm, o que geralmente caracteriza indivíduos adultos e sub-adultos.

2.4. Espectrofotometria

A reflectância da coloração do corpo das aranhas e dos tufos de suas teias foi registrada com o auxílio de um espectrofotômetro (USB4000, Ocean Optics Inc.), no intervalo de 300 nm a 700 nm, utilizando uma sonda específica para medidas de reflectância composta de seis fibras óticas emisoras posicionadas ao redor de uma fibra ótica leitora, ligada ao espectrofotômetro (R400-7, Ocean Optics Inc.). As fibras emisoras foram conectadas a uma fonte luminosa (PX-2, Ocean Optics Inc.) e posicionadas a 3 mm do local da leitura a um ângulo de 90°. As medidas eram tomadas pela sonda em intervalos de aproximadamente 0,23 nm, a partir da média de 10 medidas consecutivas.

A taxa de reflectância (% R_λ) é calculada pelo *software* que acompanha o espectrômetro (SpectraSuite Spectroscopy Platform Software, OceanOptics Inc.), a partir da seguinte fórmula:

$$\%R_\lambda = \frac{S_\lambda - D_\lambda}{R_\lambda - D_\lambda} \times 100\%$$

onde R_λ é o espectro de referência, D_λ é o espectro de reflexão escuro e S_λ é o espectro de reflexão.

Como espectro de referência foi utilizado padrão de reflectância difusa WS-1 PTFE (Ocean Optics Inc.) (>98% de reflectância de 300 a 700 nm). O espectro de reflexão escuro foi tomado impedindo que qualquer fonte de luz chegasse até a sonda.

O fundo onde as medidas foram realizadas foi coberto com papel camurça preto para evitar que a reflectância de outros objetos nas proximidades influenciasse nos resultados.

Antes das medições as aranhas foram mortas a frio. Foram medidos cinco pontos diferentes da região ventral e dorsal do opistosoma de *G. cancriformis* (Figura 1.2). Foram utilizados de 1 a 8 indivíduos de cada fenótipo. A média de cada ponto de cada coloração foi calculada, e assim, obtida a taxa de reflexão do espectro UV-Visível de cada um dos pontos das diferentes formas de *G. cancriformis*. Apesar do grande esforço amostral o fenótipo laranja com espinhos avermelhados não foi encontrado para as medições.

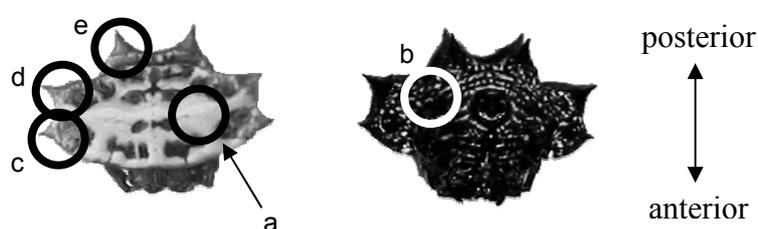


Figura 1.2. Pontos do opistosoma de *Gasteracantha cancriformis* onde foram realizadas as medidas de espectrofotometria. (a) dorso; (b) ventre; (c) espinho lateral anterior; (d) espinho lateral posterior; (e) espinho caudal.

Os tufos foram coletados de teias no campo, trazidos para o laboratório e, com o auxílio de uma pinça, agrupados para facilitar as medições. Foram agrupados tufos provenientes apenas de uma mesma teia. Os tufos internos e externos foram analisados separadamente.

2.5. Análises estatísticas

Os parâmetros avaliados nos diferentes morfos de *G. cancriformis* foram comparados entre os morfos utilizando Análise de Variância, Kruskal-Wallis ou Mann-Whitney. Proporções foram comparadas utilizando-se o teste chi-quadrado. Correlações foram analisadas utilizando o teste Spearman, não-paramétrico.

O número de presas presentes na teia foi analisado, após transformação por $\ln(x + 1)$, utilizando um *General Linear Model*, sendo as variáveis explicativas a coloração da

aranha, o número de tufos externos, o número de tufos internos, a área de captura da teia, a altura da teia, o comprimento do opistossoma, o período do dia (manhã ou tarde) e o dia da amostragem.

O número de buracos na teia e o número de restos de presa na teia foram comparados entre os morfos de *G. cancriformis* utilizando o teste Kruskal-Wallis, e correlacionado com o número de tufos internos e externos utilizando o teste de Spearman.

Todas as análises foram feitas utilizando o pacote estatístico SPSS v.13.0 para Windows (SPSS Inc., 2004), com nível de significância de $P \leq 0,050$ e bicaudais. As figuras foram construídas com auxílio do *software* SigmaPlot v. 9.0 (Systat Software Inc, 2004).

3. RESULTADOS

3.1. Padrão de cores de *Gasteracantha cancriformis*

De um total de 381 aranhas amostradas (67 em 2005 e 314 em 2006) foram identificados 8 diferente fenótipos de *G. cancriformis*, separados segundo a coloração dos espinhos e do dorso do opistossoma: amarelo com espinhos pretos; branco com espinhos pretos; preto e branco com espinhos pretos; vermelho/laranja com espinhos pretos; amarelo com espinhos avermelhados; branco com espinhos avermelhados; preto e branco com espinhos avermelhados; e laranja com espinhos avermelhados (Figura 1.3). O padrão de cores é encontrado mesmo em aranhas muito pequenas (largura do opistossoma = 0,165 cm), no entanto, os morfos podem ser facilmente distinguidos a partir de aproximadamente 0,300 cm de largura do opistossoma.

Foram encontrados alguns indivíduos com uma tonalidade de amarelo um pouco mais forte, se aproximando de laranja, bem como indivíduos com um amarelo mais claro, se aproximando do branco. No entanto, a grande maioria dos indivíduos encontrados puderam ser facilmente classificados em um dos padrões de cores. O fenótipo preto e branco com

espinhos pretos apresentou variabilidade na quantidade de coloração preta no dorso, desde padrões quase totalmente melânicos até padrões com maior proporção de branco.

O ventre de todas as aranhas se mostrou escuro com pequenas listras ou pontos, com uma tonalidade semelhante a do dorso (Figura 1.3). Os espinhos avermelhados apresentaram certa variabilidade. Em alguns indivíduos o espinho era mais escuro e, em outros, vermelho mais claro (Figura 1.3).

O fenótipo mais freqüente foi o ‘amarelo com espinhos pretos’, representando 43% em 2005 e 51% em 2006, seguido pelo branco com espinhos pretos, 28% e 25%, e pelo preto e branco com espinhos pretos, 7% e 10% (

Figura 1.4). Não houve diferença significativa nas freqüências dos morfos ao longo dos dois anos de estudo ($\chi^2 = 3,467$; gl = 4; P = 0,483).

3.2. Comparação entre as colorações

A Tabela 1.1 resume os dados gerais para os parâmetros avaliados nos diferentes morfos de *Gasteracantha cancriformis*, incluindo todas as aranhas medidas.

Nas análises estatísticas, onde foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior do que 0,700 cm, o número de tufos externos (Kruskal-Wallis: H = 5,391; gl = 4; P = 0,249), o número de tufos internos (Kruskal-Wallis: H = 3,693; gl = 4; P = 0,449), a largura do opistossoma (Kruskal-Wallis: H = 4,986; gl = 4; P = 0,289) e a altura da teia (ANOVA: F = 1,879; gl = 4; P = 0,115) não diferiram entre os fenótipos. Apenas a área de captura diferiu entre os grupos (ANOVA: F = 2,550; gl = 4; P = 0,040) (Figura 1.5). O teste *post hoc* mostrou que a área de captura da teia do fenótipo preto e branco com espinhos pretos foi maior do que a do fenótipo vermelho/laranja com espinhos pretos (Figura 1.5) (Bonferroni: P = 0,035)

Todas as teias estavam inclinadas em um ângulo entre 90° e 45°. O dorso das aranhas estava inclinado em direção ao solo em 98% dos casos e em 2% dos casos o dorso estava

perpendicular ao solo. Não houve diferença na posição do dorso entre as colorações ($\chi^2 = 2,932$; gl = 4; P = 0,571).

O número de presas presentes na teia foi influenciado pelo dia da amostragem, pelo período do dia (manhã ou tarde), pela área de captura da teia e pela largura do opistossoma (Tabela 1.2), sendo que com o aumento opistossoma houve um aumento do número de presas. No entanto, a coloração da aranha (Figura 1.6 a), o número de tufos internos e o número de tufos externos não influenciou no número de presas na teia (Tabela 1.2).

O número de raios da teia com buracos foi maior no período da tarde do que no período da manhã (Mann-Whitney: U = 1952,5; N₁ = 118; N₂ = 112; P < 0,001). Não houve diferença no número de raios da teia com buraco entre as colorações de *G. cancriformis* (Figura 1.6 b) (Kruskal-Wallis: H = 4,201; gl = 4; P = 0,380). Também não houve correlação entre o número de raios da teia com buracos e a área de captura da teia (Sperman: r_s = 0,049; N = 219; P = 0,471), o tamanho da aranha (Sperman: r_s = 0,072; N = 230; P = 0,278), a altura da teia (Sperman: r_s = 0,080; N = 227; P = 0,231), o número de tufos internos (Sperman: r_s = -0,097; N = 226; P = 0,145) e o número de tufos externos (Sperman: r_s = 0,125; N = 229; P = 0,059).

A proporção de teias que apresentavam restos de presas na teia não variou com o período do dia (manhã ou tarde) ($\chi^2 = 0,141$; gl = 1; P = 0,708). Não houve também correlação entre o número de restos de presa presentes na teia com a área de captura da teia (Sperman: r_s = 0,035; N = 223; P = 0,601), com o tamanho da aranha (Sperman: r_s = 0,062; N = 236; P = 0,344), com a altura da teia (Sperman: r_s = 0,124; N = 234; P = 0,059) e com o número de tufos internos (Sperman: r_s = 0,064; N = 232; P = 0,335). O número de restos de presa não foi diferente quando separados por coloração da aranha (Figura 1.6 c) (Kruskal-Wallis: H = 2,239; gl = 4; P = 0,692). No entanto, houve uma correlação positiva entre o número de tufos externos e o número de restos de presas presentes na teia (Figura 1.7) (Sperman: r_s = 0,206; N = 236; P = 0,001).

3.3. Espectrofotometria

A espectrofotometria mostra que a área branca do dorso dos morfos ‘preto e branco com espinhos pretos’ e ‘preto e branco com espinhos avermelhados’ apresentam reflectância na faixa do ultra-violeta (Figura 1.8). Um indivíduo do fenótipo branco com espinhos pretos apresentou também apresentou reflectância no ultra-violeta, diferentemente dos outros 6 indivíduos amostrados (Figura 1.8). A curva de reflectância do dorso do opistossoma foi semelhante independentemente da coloração dos espinhos. Ou seja, o amarelo do fenótipo ‘amarelo com espinhos pretos’ foi semelhante ao amarelo do fenótipo ‘amarelo com espinhos avermelhados’, e assim por diante (Figura 1.8).

O ventre de todos os morfos apresentou reflectância semelhante, com um pequeno aumento na porcentagem de reflectância nos comprimentos de onda mais longos (> 500 nm) (Figura 1.9).

Os espinhos pretos tiveram uma curva de reflectância semelhante independentemente da coloração do dorso, no entanto houve uma variabilidade na porcentagem de reflectância dos espinhos avermelhados de acordo com o espinho amostrado e com a coloração do dorso (Figura 1.10).

Os tufos apresentaram um espectro de reflectância semelhante entre si, com uma porcentagem de reflectância de aproximadamente 15% em toda a faixa de 300 a 700 nm (Figura 1.11).



Figura 1.3. Padrões de coloração do dorso e do ventre dos oito fenótipos de *Gasteracantha cancriformis* encontrados no cerrado da Fazenda Água Limpa (Brasília – DF).

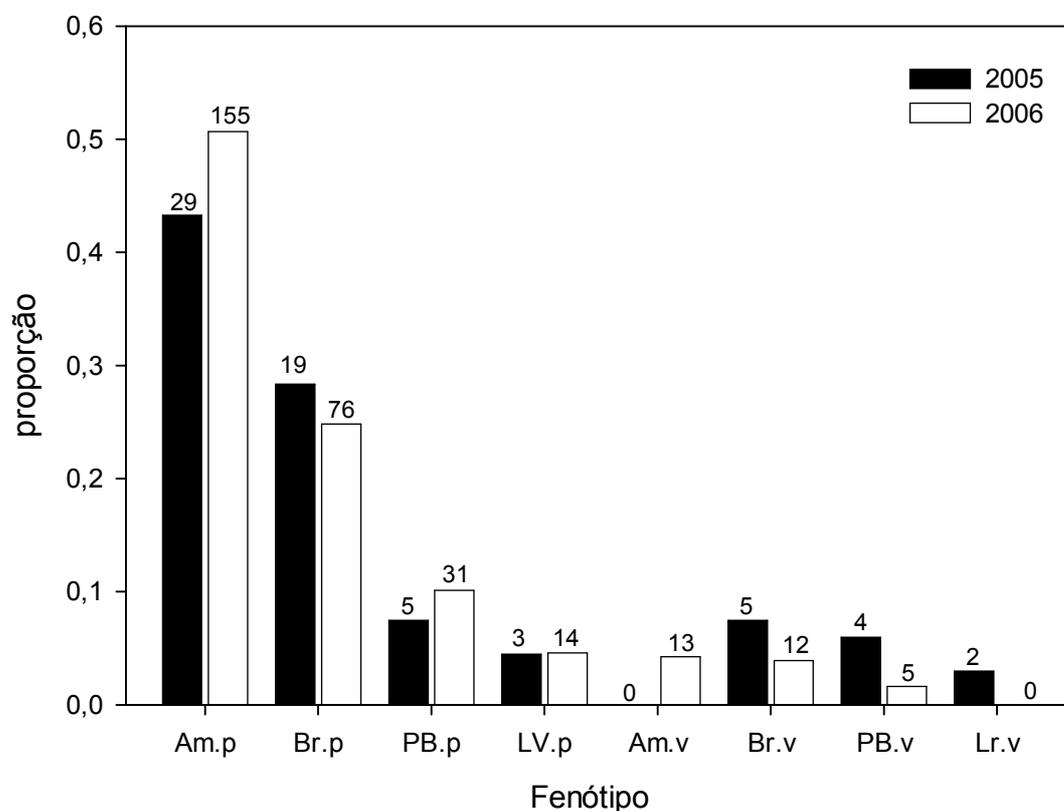


Figura 1.4. Proporção dos diferentes fenótipos de *Gasteracantha cancriformis* na área de estudo, ao longo dos anos de 2005 e 2006. Os números acima das barras representam o N de cada coloração. Amarelo com espinhos pretos (Am.p), branco com espinhos pretos (Br.p), preto e branco com espinhos pretos (PB.p), laranja/vermelho com espinhos pretos (LV.p), amarelo com espinhos avermelhados (Am.v), branco com espinhos avermelhados (Br.v), preto e branco com espinhos avermelhados (PB.v) e laranja com espinhos avermelhados (Lr.v). Foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,300 cm.

Tabela 1.1. Número da amostra, média \pm desvio padrão, mínimo e máximo para o número de tufo externos, número de tufo internos, largura do opistosoma, altura da teia e área de captura da teia dos diferentes fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*, incluindo todos os indivíduos amostrados no ano de 2006.

Coloração	Tuf Ext	Tuf Int	Largura (cm)	Altura (m)	Área de	
					Captura	cm ²
Amarelo com espinhos pretos	N 127 $\bar{x} \pm DP$ 60,7 \pm 25,9 Mín-Máx 4 - 146	125 4,1 \pm 1,7 0 - 9	126 0,947 \pm 0,143 0,285 - 1,235	127 138 \pm 36 75 - 253	118 644,8 \pm 225,5 62,3 - 1378,2	
Branco com espinhos pretos	N 64 $\bar{x} \pm DP$ 65,0 \pm 31,8 Mín-Máx 14 - 156	63 4,4 \pm 1,9 0 - 7	58 0,953 \pm 0,119 0,690 - 1,215	63 148 \pm 45 92 - 273	56 617,1 \pm 247,5 98,1 - 1423,2	
Preto e branco com espinhos pretos	N 35 $\bar{x} \pm DP$ 66,1 \pm 29,0 Mín-Máx 6 - 129	35 4,3 \pm 1,8 0 - 9	34 0,897 \pm 0,202 0,165 - 1,180	35 146 \pm 41 84 - 239	31 659,9 \pm 253,1 49,2 - 1205,4	
Laranja/vermelho com espinhos pretos	N 18 $\bar{x} \pm DP$ 73,0 \pm 36,2 Mín-Máx 3 - 159	18 4,4 \pm 1,8 1 - 8	15 0,927 \pm 0,104 0,775 - 1,120	18 165 \pm 57 98 - 300	13 497,2 \pm 160,7 278,4 - 739,9	
Amarelo com espinhos avermelhados	N 12 $\bar{x} \pm DP$ 50,0 \pm 18,9 Mín-Máx 15 - 78	11 3,6 \pm 1,6 0 - 5	11 0,808 \pm 0,147 0,535 - 0,955	12 131 \pm 30 92 - 195	11 518,6 \pm 197,6 190,0 - 803,3	
Branco com espinhos avermelhados	N 8 $\bar{x} \pm DP$ 67,0 \pm 25,3 Mín-Máx 22 - 97	6 5,2 \pm 0,8 4 - 6	8 0,954 \pm 0,103 0,780 - 1,095	8 117 \pm 28 88 - 158	7 801,9 \pm 181,6 611,8 - 1050,6	
Preto e branco com espinhos avermelhados	N 3 $\bar{x} \pm DP$ 64,0 \pm 8,5 Mín-Máx 56 - 73	3 4,0 \pm 1,0 3 - 5	3 0,805 \pm 0,277 0,495 - 1,030	3 112 \pm 2 110 - 113	3 561,3 \pm 252,7 273,7 - 747,5	
Laranja com espinhos avermelhados	N 2 $\bar{x} \pm DP$ 41,5 \pm 7,8 Mín-Máx 36 - 47	2 4,5 \pm 0,7 4 - 5	1 0,500 -	2 168 \pm 109 91 - 245	1 228,0 -	
Indefinida	N 3 $\bar{x} \pm DP$ 6,3 \pm 9,3 Mín-Máx 0 - 17	3 0,0 \pm 0,0 0 - 0	2 0,188 \pm 0,025 0,170 - 0,205	3 182 \pm 81 98 - 260	2 42,4 \pm 19,8 28,4 - 56,4	

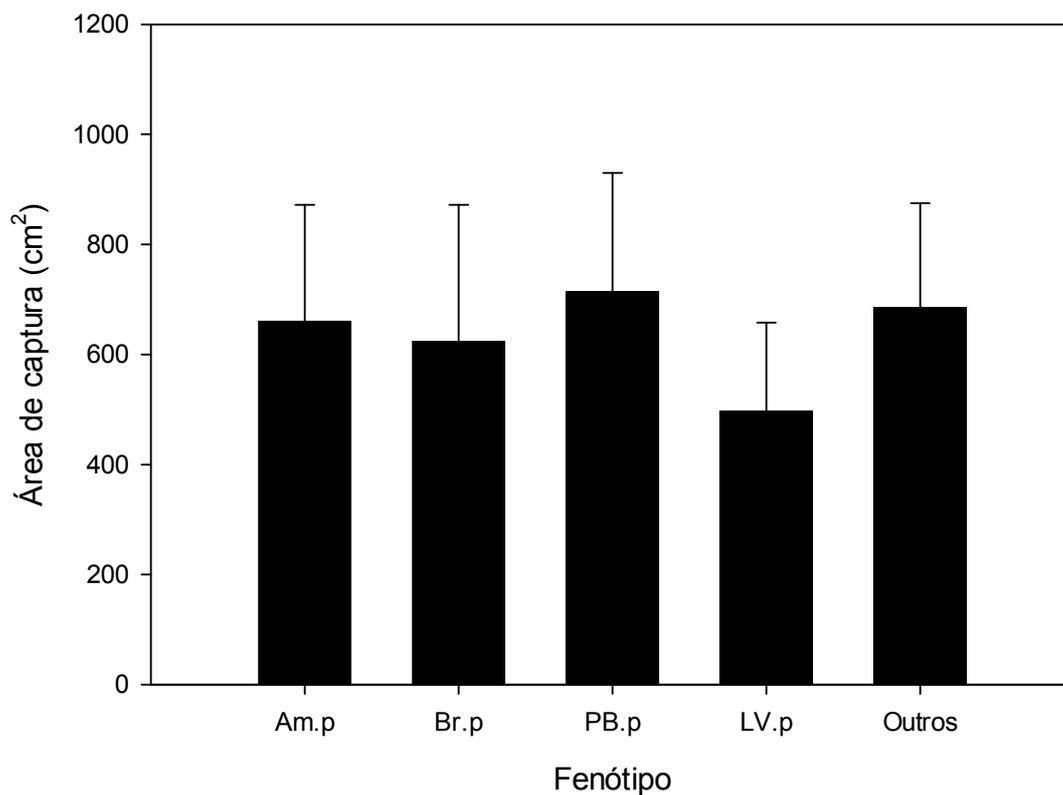


Figura 1.5. Média da área de captura das teias dos diferentes fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. Foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,700 cm. Amarelo com espinhos pretos (Am.p); branco com espinhos pretos (Br.p); preto e branco com espinhos pretos (PB.p); laranja/vermelho com espinhos pretos (LV.p); e outros morfos (Outros).

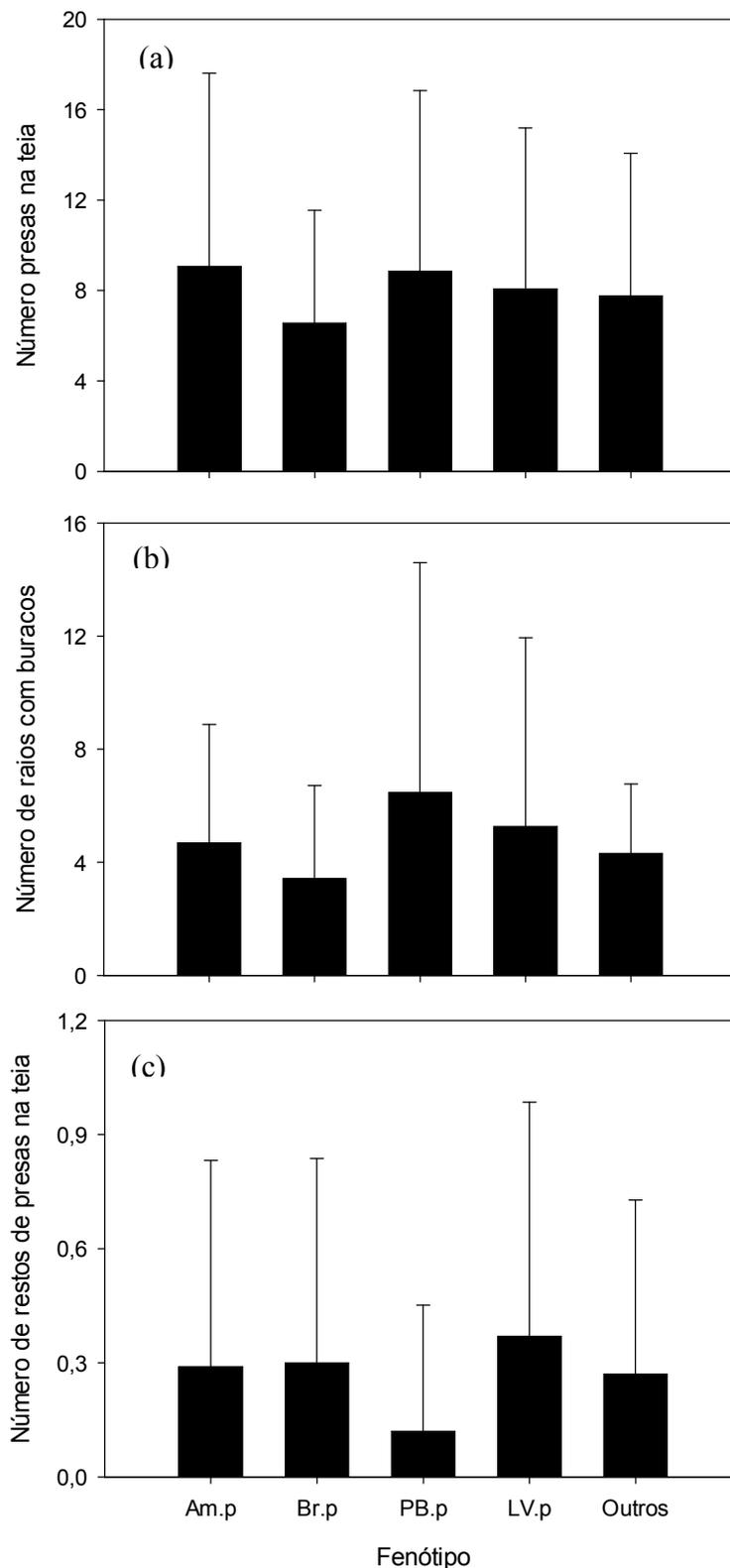


Figura 1.6. (a) Média do número de presas presentes na teia, (b) média do número de raios com buracos e (c) média do número de restos de presas nas teias dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. Foram incluídos apenas indivíduos com largura do opistossoma maior que 0,700 cm Amarelo com espinhos pretos (Am.p); branco com espinhos pretos (Br.p); preto e branco com espinhos pretos (PB.p); laranja/vermelho com espinhos pretos (LV.p); e outros morfos (Outros).

Tabela 1.2. *General linear model* para número de presas presentes nas teias de *Gasteracantha cancriformis*, após transformação por $\ln(x + 1)$.

Parâmetro	SS tipo III	gl	F	P
Corrected Model	70,011	25	8,351	<0,001
Intercept	0,084	1	0,250	0,617
Dia	13,349	15	2,654	0,001
Período	21,431	1	63,909	<0,001
Área de Captura	6,200	1	18,489	<0,001
Largura	1,761	1	5,252	0,023
Altura	0,068	1	0,203	0,653
Tufos Externos	0,064	1	0,192	0,662
Tufos Internos	0,041	1	0,122	0,728
Coloração	0,419	4	0,313	0,869
Error	64,049	191		
Total	960,357	217		
Corrected Total	134,060	216		

$R^2 = 0,522$ (R^2 ajustado = 0,460)

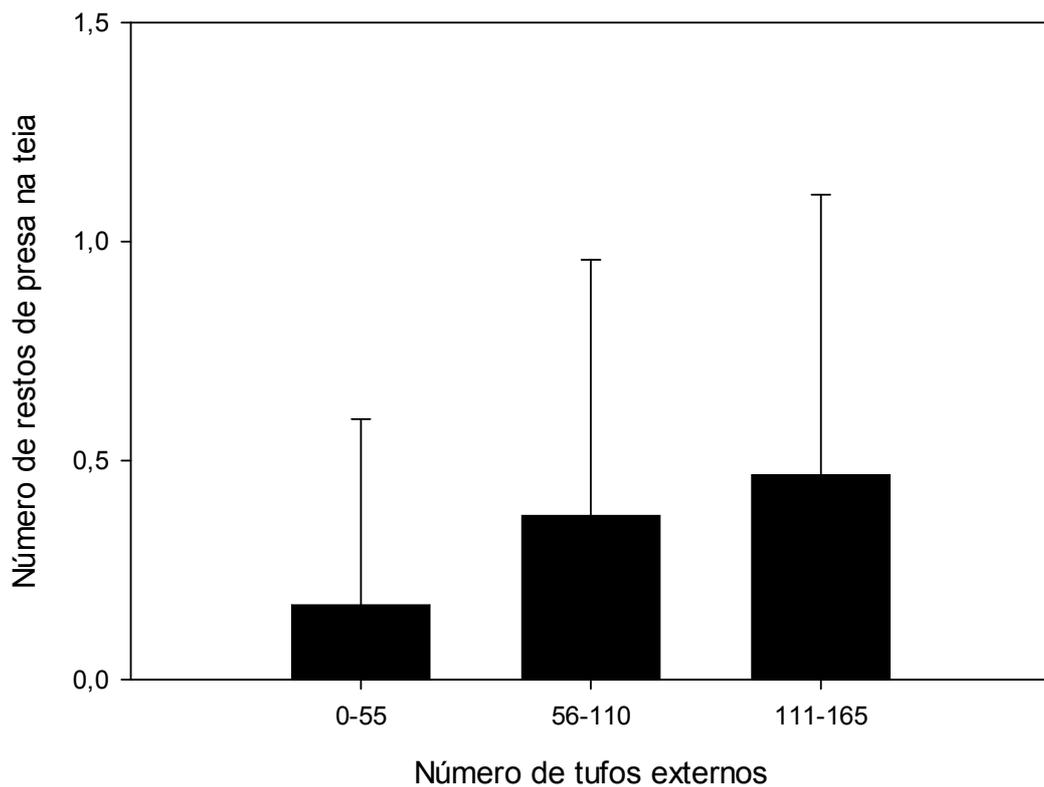


Figura 1.7. Média do número de restos de presa encontrados na teia em relação ao número de tufos nas teias de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias.

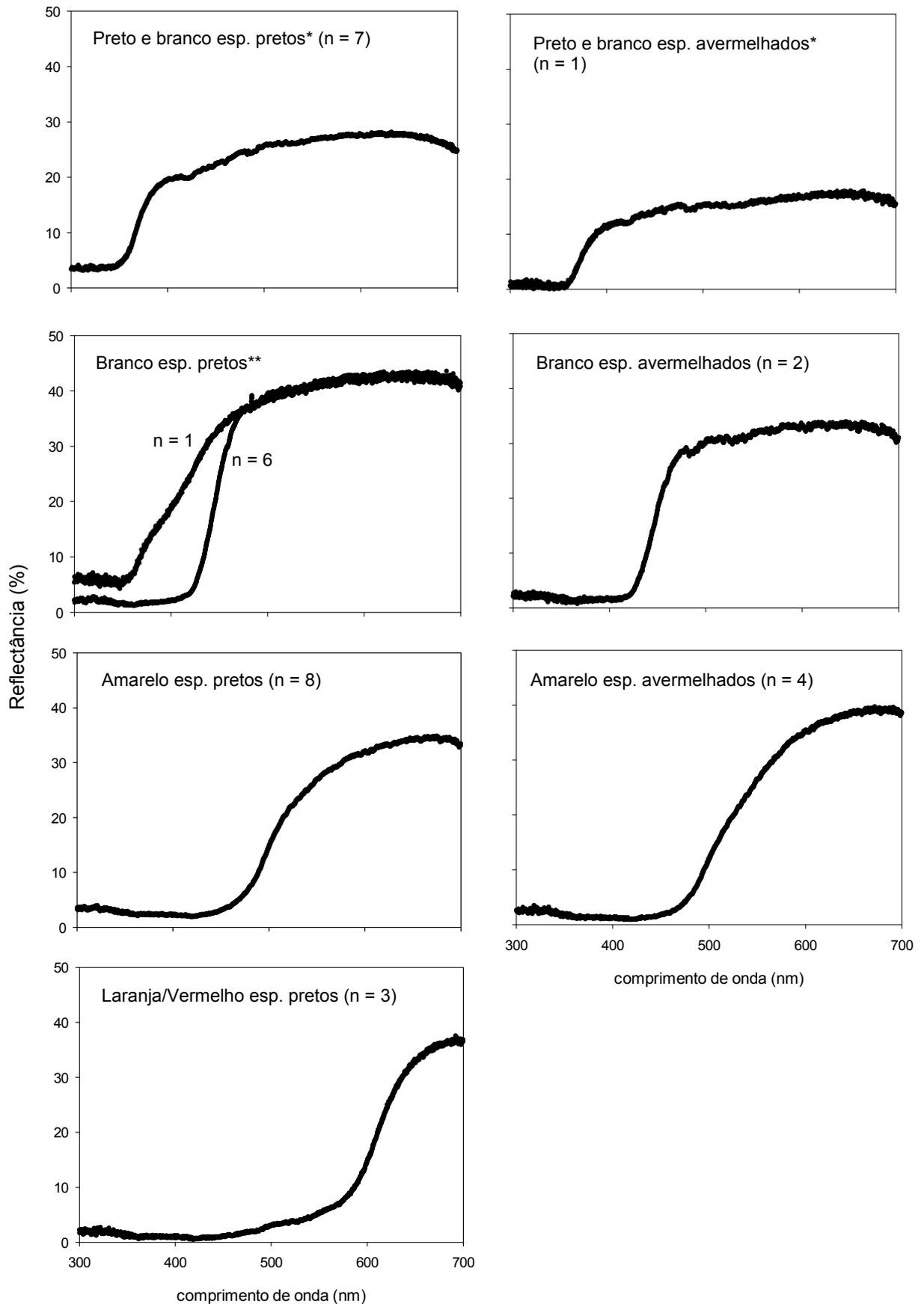


Figura 1.8. Espectro de reflectância do dorso do opistossoma dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. *Espectro da área branca do dorso. **Um indivíduo apresentou espectro destoante dos demais e sua curva foi destacada

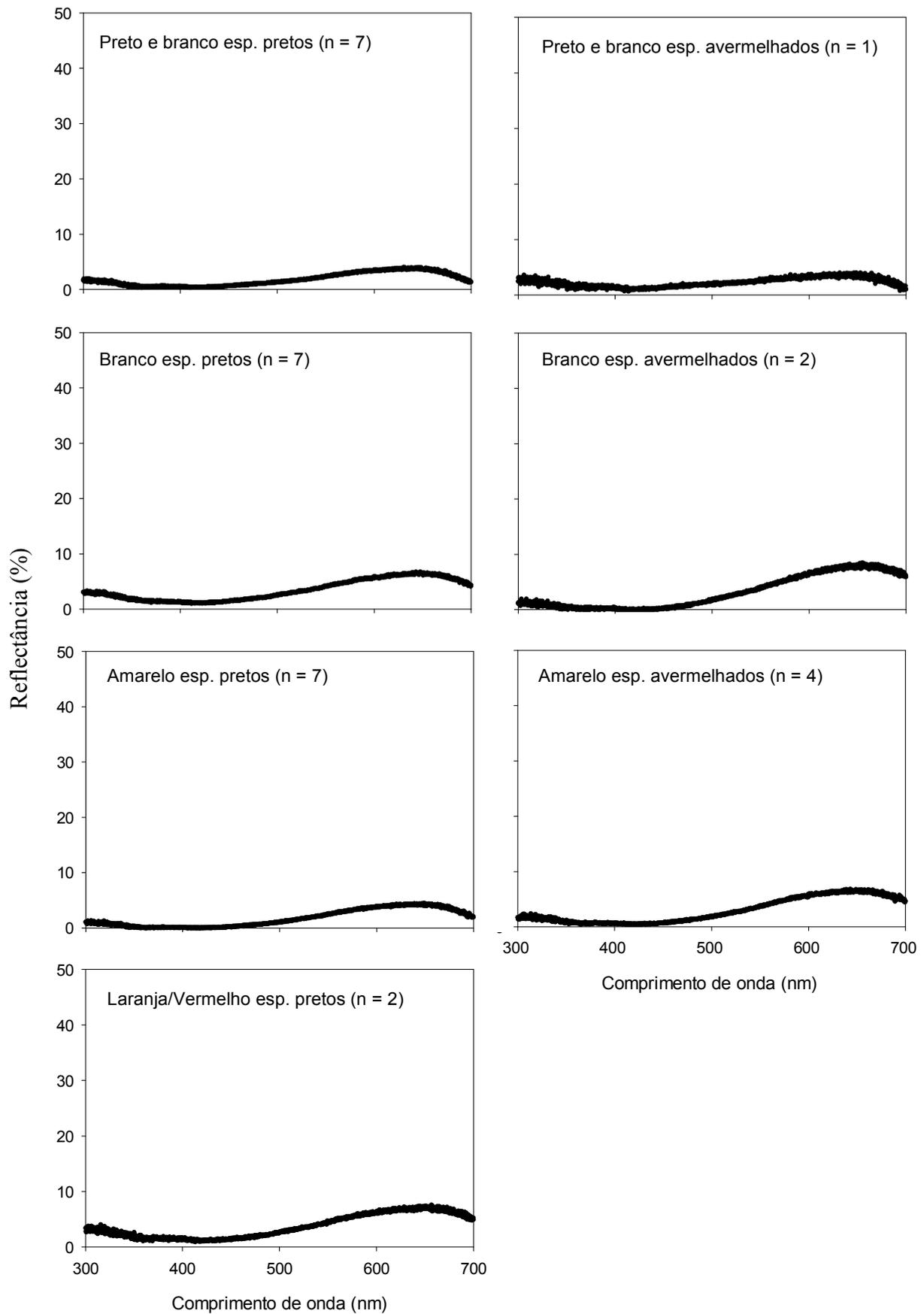


Figura 1.9. Espectro de reflectância do ventre do opistosoma dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*.

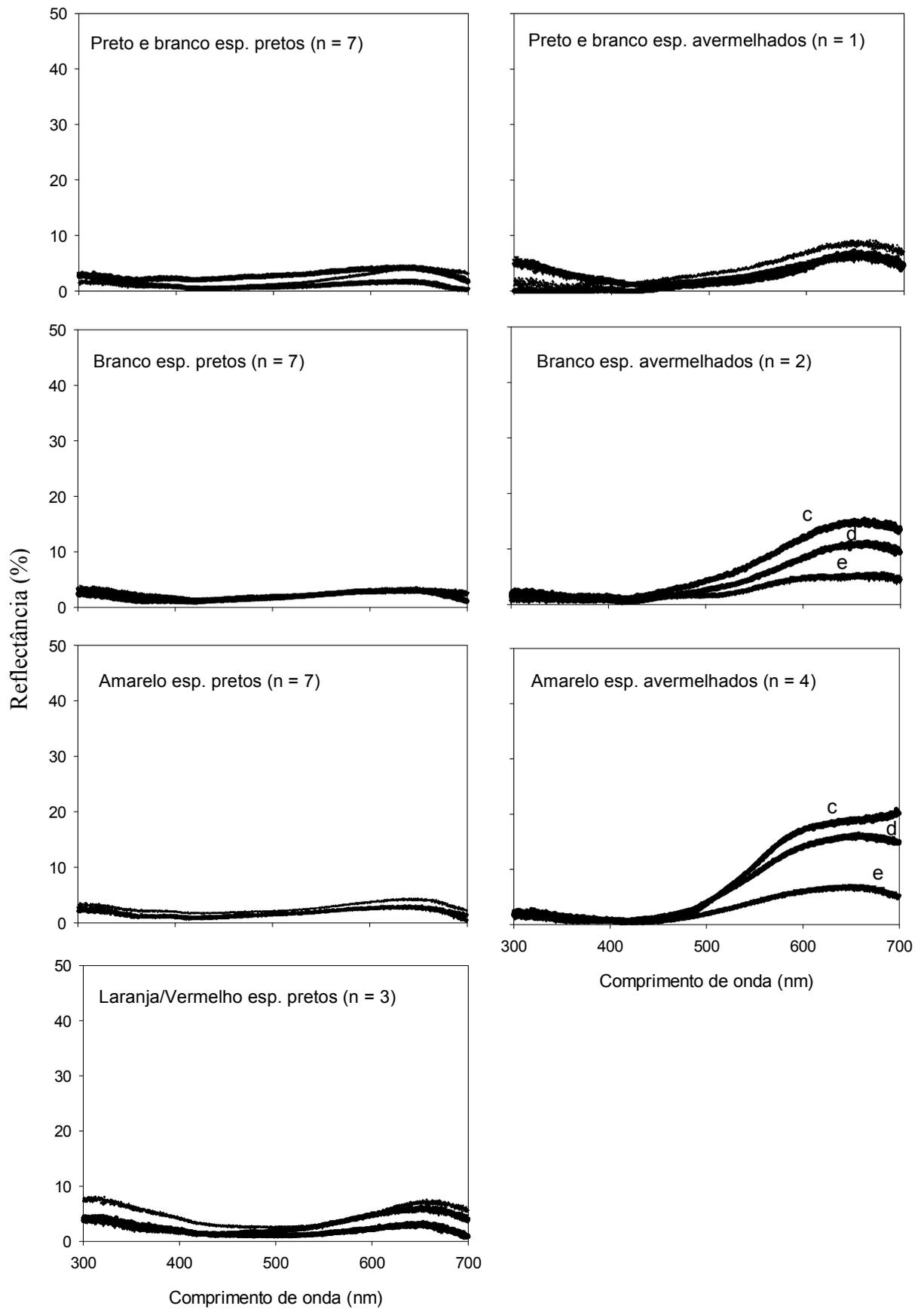


Figura 1.10. Espectro de reflectância dos espinhos do opistossoma dos fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*. As letras se referem aos espinhos na Figura 1.2.

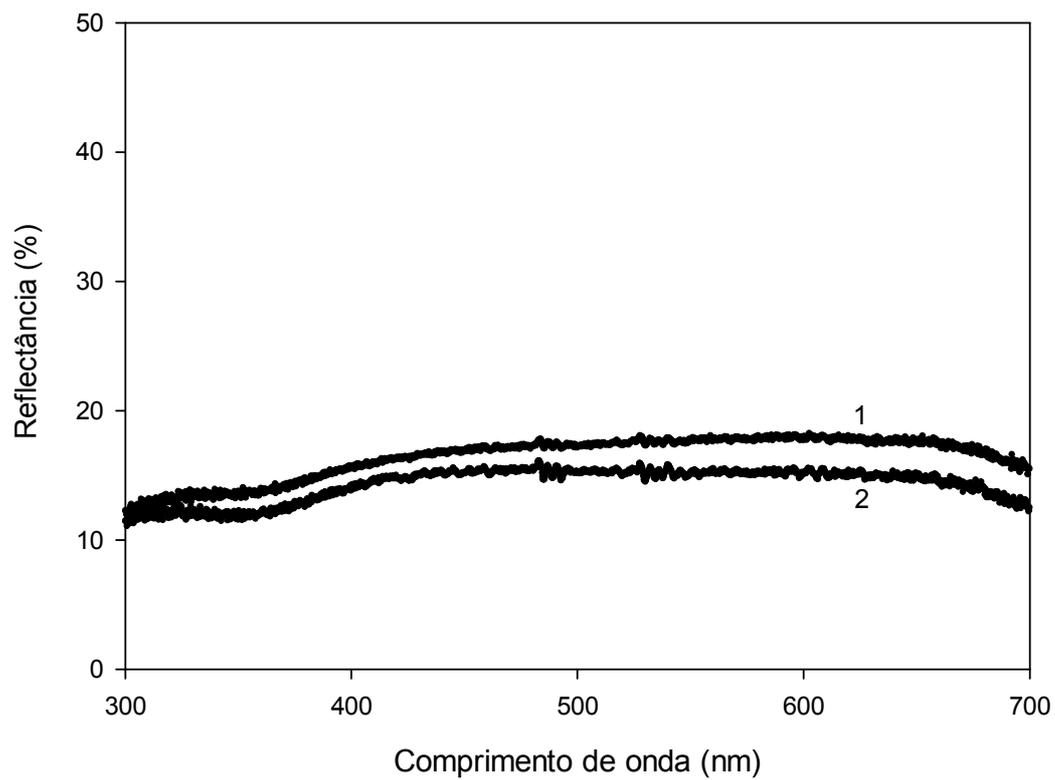


Figura 1.11. Espectro de reflectância dos (1) tufos externos ($n = 5$) e (2) tufos internos ($n = 4$) das teias de *Gasteracantha cancriiformis*.

4. DISCUSSÃO

4.1. Padrão de cores de *Gasteracantha cancriformis*

Muito embora *Gasteracantha cancriformis* seja uma espécie comum, amplamente distribuída e diurna, há poucos registros na literatura de sua variação de cores (Levi, 1978; Levi, 1996). Este foi o primeiro trabalho a sistematizar e quantificar seus padrões de cores. Foram encontrados morfos ainda desconhecidos e raros.

Não há informações sobre a genética do polimorfismo de *G. cancriformis* ou como o ambiente poderia influenciar na coloração. Algumas espécies animais, incluindo aranhas, apresentam uma mudança de coloração ao longo da ontogenia (Graf & Nentwing, 2001; Dias, 2004). Em *Gasteracantha cancriformis*, aranhas muito pequenas (largura do opistossoma $\geq 0,165$ cm) já possuem os padrões de cores mais comuns encontrados nas adultas. Porém, o primeiro instar, logo após a eclosão, apresenta uma coloração branca, indiferenciada. Apenas um estudo que acompanhasse o desenvolvimento de indivíduos desde a eclosão até a idade adulta poderia verificar como a coloração de *G. cancriformis* muda com a ontogenia.

O polimorfismo de cor é conhecido em outras aranhas. Em *Theridion grallator* (Theridiidae), aranha endêmica do Havaí que também apresenta polimorfismo de cor, a explicação mais recorrente para a manutenção do polimorfismo se refere a uma seleção apostática, onde os morfos mais raros se beneficiam por serem menos predados (Moment, 1962; Clark, 1969; Oxford, 1999; Oxford & Gillespie, 2001). *Austracantha minax* é uma espécie filogeneticamente próxima a *Gasteracantha* encontrada em quatro padrões de cores, que variam no grau de melanismo e da coloração do opistossoma (Waldock, 1991). Em *Gasteracantha curvispina* os morfos (que variam quanto a cor) se distribuem em proporções diferentes em ambientes com maior ou menor cobertura vegetal, e a sobrevivência deles

nesses ambientes varia de acordo com os seus padrões de cores (Edmunds & Edmunds, 1986 *apud* Hauber, 2002).

No entanto, até o momento não há informações sobre a proporção dos diferentes morfos de *G. cancriformis* em outras localidades, se há diferença em áreas com maior ou menor cobertura vegetal, ou se há sobrevivência diferencial dos morfos. Portanto são necessários um maior número de amostragens e estudos genéticos moleculares ou com cruzamentos para esclarecer a origem e manutenção do polimorfismo na espécie.

4.2. Comparação entre as colorações

A altura da teia, o número de tufos, a largura do opistossoma, a inclinação da teia e a posição do dorso da aranha não diferiram entre as colorações de *G. cancriformis*. Além do padrão de coloração, a única diferença encontrada entre as aranhas foi a área de captura da teia. As aranhas vermelhas/laranjas com espinhos pretos possuíam área de captura menor do que a das aranhas preto e branco com espinhos pretos.

Contrariando a hipótese da coloração como atração de presas, o número de presas na teia, o número de raios da teia com buracos e o número de restos de presa na teia não diferiram entre os morfos de *G. cancriformis*. Para hipótese dos tufos como atração de presas há resultados que se contradizem. O número de tufos internos e externos não foi relacionado com o número de presas na teia e com o número de raios da teia com buracos. Já o número de restos de presa da teia foi correlacionado com o número de tufos externos, mas não com o número de tufos internos.

Diferenças na estrutura das teias podem ser resultado da seletividade por tipos específicos de presas (Eberhard, 1990; Sandoval, 1994). Teias com uma grande densidade de raios, por exemplo, podem ser adaptações para capturar presas maiores e com grande energia cinética (Eberhard, 1990). Nesse sentido, a diferença na área de captura da teia pode indicar que diferentes morfos capturem preferencialmente presas diferentes.

No entanto, outros fatores também influenciam a estrutura da teia de aranhas. O estado nutricional (Sherman, 1994), o sucesso de captura prévio (Sherman, 1994), ou a estrutura do micro-habitat onde a teia é construída podem afetar seu tamanho e forma (Eberhard, 1990).

O número de presas presentes na teia foi influenciado pelo dia da amostragem e pelo período do dia. Tendo em vista que as presas presentes nas teias são as presas que não são consumidas pelas aranhas até elas desfazerem a teia, é natural que com o passar do dia o número de presas acumulado nas teias aumente. Além disso, é esperado que haja uma diferença na disponibilidade de presas ao longo e entre os dias, pois fatores ambientais que variam junto com esses parâmetros, como temperatura, influenciam na atividade dos insetos (Taylor, 1963).

A hipótese de que a coloração dos morfos influencia na captura de presas não foi corroborada pelos resultados deste estudo, o que contradiz diversos trabalhos com aranhas (Craig & Ebert, 1994; Hauber, 2002; Tso *et al.*, 2002; Tso *et al.*, 2004; Hoese *et al.*, 2006).

No entanto, é interessante notar que o tamanho da aranha influenciou o número de presas presentes na teia. Quanto maior a aranha maior o número de presas, com o tamanho da aranha sendo controlado por todas as outras variáveis do modelo. Em *Gasteracantha fornicata*, onde foi encontrada uma influência da coloração da aranha na captura de presas da teia, o tamanho da aranha também contribuía para o sucesso de captura (Hauber, 2002).

Embora não tenha sido encontrada diferença na captura de presas entre as colorações, não se pode descartar totalmente a hipótese da atração de presas. É possível que as colorações de *G. cancriformis* influenciem igualmente no sucesso de captura das teias, ou ainda que cada coloração atraia tipos específicos de presas, e por isso não houve diferença entre os morfos. O capítulo seguinte tentará responder algumas dessas questões em experimentos de campo e laboratório.

Para a hipótese dos tufos como atração de presas há resultados contraditórios. O número de presas e o número de raios com buracos não variou com o número de tufos, porém houve uma correlação entre o número de restos de presa na teia e o número de tufos externos.

O número de restos de presa é uma medida mais confiável do sucesso forrageamento das aranhas, pois estas apresentam seletividade para os insetos capturados pelas teias. Normalmente insetos muito pequenos são ignorados (Olive, 1980; Uetz & Hartsock, 1986) e deixados na teia. Contudo, é importante ressaltar que *G. cancriformis* desfaz as teias todo final de tarde, consumindo a teia e conseqüentemente os insetos presentes nela.

Dessa forma, assim como diversos outros trabalhos com *stabilimentum* (Craig & Bernard, 1990; Tso, 1996; Hauber, 1998; Tso, 1998a; Tso, 1998b; Watanabe, 1999a; Watanabe, 1999b; Herberstein, 2000; Watanabe, 2000; Bruce *et al.*, 2001; Craig *et al.*, 2001; Bruce *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004; Li, 2005), há a possibilidade de que os tufos de *Gasteracantha cancriformis* atraiam presas para as teias, aumentando o sucesso de forrageamento das aranhas. Contudo, resultados desse trabalho podem ser uma falsa relação causal se o número de tufos varie juntamente com a disponibilidade de presas na ambiente. Por exemplo, se teias em espaços mais abertos possuem mais tufos e ao mesmo tempo espaços mais abertos possuírem mais presas, haverá uma correlação entre o número de tufos e número de presas capturadas, mas o número de tufos não ‘causa’ um aumento no sucesso de captura. Em *Argiope*, Blackledge (1998b) argumenta que trabalhos que encontram relação entre presença do *stabilimentum* e captura de presas podem não ser corretos pois a freqüência de construção de *stabilimentum* aumenta com a melhoria do estado nutricional da aranha. No Capítulo 3 um experimento manipulando os tufos de *Gasteracantha cancriformis* testará novamente a hipótese da atração de presas e ainda a hipótese da proteção da teia.

4.3. Espectrofotometria

A coloração do dorso não parece influenciar a coloração dos espinhos e vice-versa, pois as curvas de reflectância dos morfos com a mesma coloração de dorso foram semelhantes a despeito da coloração dos espinhos. Além disso, observando a partir do morfo preto e branco, nota-se que a inflexão da curva de reflexão do dorso se desloca paulatinamente mais para a esquerda. É possível que a diferença na coloração dos morfos seja devido a uma única substância depositada em concentrações diferentes.

Um indivíduo branco com espinhos pretos apresentou uma curva de reflectância destoante do restante, com reflexão na faixa UV. Dessa forma, as aranhas agrupadas como brancas com espinhos pretos pela visão humana na verdade podem ser dois fenótipos distintos quando observados por sistemas visuais com fotorreceptores para a faixa UV (e.g. pássaros e insetos) (Peitsch *et al.*, 1992; Hart *et al.*, 2000; Briscoe & Chittka, 2001; Odeen & Hastad, 2003; Chittka & Wells, 2004). Aparentemente a frequência desses morfos brancos com o componente UV é baixa na população, já que apenas 1 de 7 indivíduos amostrados apresentou essa reflexão.

Os tufos internos e externos apresentaram curvas de reflectância semelhantes, ambos refletem praticamente a mesma quantidade de luz em todos os comprimentos de onda na faixa de 300 a 700 nm, e por isso provavelmente são produzidos com o mesmo tipo de seda.

Se a coloração das aranhas e dos tufos é objeto de seleção natural, é esperado que esse padrão de cores maximize a eficiência desse sinal para o receptor (Endler, 1992). Segundo Foelix (1996), as aranhas de teia de modo geral não possuem visão aguçada, por isso é mais provável que as cores e os tufos de *Gasteracantha cancriformis* sejam um sinal interespecífico.

Em aranhas de teia, os fios de seda geralmente não apresentam reflectância significativa na faixa ultra-violeta (Craig & Bernard, 1990; Craig *et al.*, 1994). Diferentemente, os *stabilimenta* refletem UV, e segundo Craig & Bernard (1990) essa

reflectância os tornariam atrativos para insetos. Porém Zschokke (2002) não encontrou diferença na reflectância na faixa do UV entre o *stabilimenta* e os fios de captura. Além disso, esse tipo de reflectância, plana de 300 a 700 nm, é a menos atrativa para Hymenoptera e Diptera (referências em Blackledge, 1998a).

É interessante que o morfo mais comum na área de estudo tenha sido o amarelo com espinhos pretos, uma vez que alguns insetos mostram uma preferência inata pela cor amarela (Kelber, 2001). Além disso, *Nephila clavipes* produz fios de seda mais amarelados quando se encontra em ambientes mais claros e fios mais brancos quando se encontra em ambientes mais escuros, e abelhas têm maior dificuldade de associar um estímulo negativo (teia) com a cor amarela em ambientes mais iluminados (Craig, 1994; Craig *et al.*, 1996). Assim, é possível que as diferentes colorações de *G. cancriformis* sejam mais eficientes no forrageio em diferentes luminosidades.

4.4. Conclusões

As fêmeas de *Gasteracantha cancriformis* exibem um grande polimorfismo de cor e mais estudos são necessários para entender a origem e manutenção desse fenômeno. Embora aos olhos humanos existam 8 fenótipos na espécie, aos olhos de insetos e pássaros provavelmente existam pelo menos 9, já que um dos indivíduos do fenótipo considerado branco com espinhos pretos apresentou uma curva de reflectância na faixa UV.

Não foi encontrado suporte para a hipótese das colorações mais chamativas atraírem presas para as teias da espécie. Para a hipótese dos tufos atraírem presas há resultados conflitantes. Embora o número de presas presentes na teia e o número de raios com buracos não sejam correlacionados com o número de tufos, o número de restos da presa aumenta juntamente com o número de tufos externos. A única diferença encontrada entre os morfos foi a área de captura de presas. Assim, é possível que diferentes colorações capturem tipos

específicos de presas ou que habitem microambientes distintos onde seus padrões de cores são mais eficientes.

Capítulo 2

As cores de *Gasteracantha cancriformis*: testando a hipótese da atração de presas

1. INTRODUÇÃO

Em interações evolutivas entre predadores e presas é esperado que haja uma pressão seletiva por padrões, colorações e comportamentos que diminuam a percepção do predador pela presa. Características que fujam desse modelo, de forma geral, estão relacionadas a algum tipo de vantagem que o indivíduo adquire por possuir um padrão ou comportamento mais conspícuo.

Para a maioria das aranhas a coloração e seu padrão parecem ser uma importante característica ecológica. Aranhas noturnas geralmente apresentam colorações crípticas, escuras e pouco chamativas, no entanto diversas aranhas de hábitos diurnos apresentam cores ou padrões vistosos que, pelo menos aos olhos humanos, se destacam na vegetação (Oxford & Gillespie, 1998). Aranhas de teia orbicular, por exemplo, exibem diferentes tipos de ornamentos de seda em suas teias, usualmente chamados de *stabilimenta*. As principais explicações para a função dessas estruturas incluem: defesa contra predadores, aviso a grandes animais que poderiam destruir a teia e aumento no sucesso de forrageamento pela atração de presas (Herberstein *et al.*, 2000).

Mais recentemente, colorações conspícuas nas próprias aranhas de teia também têm sido explicadas por aumentarem o sucesso de forrageamento ao atraírem presas (Craig & Ebert, 1994; Hauber, 2002; Tso *et al.*, 2002; Tso *et al.*, 2004). A hipótese da coloração como atração de presas propõe que o corpo das aranhas possuem propriedades reflectivas que enganariam o sistema visual de insetos. Esses animais seriam atraídos, por exemplo, por

colorações que mimetizariam colorações de flores, no caso de insetos polinizadores, ou espaços na vegetação (Craig & Ebert, 1994; Hauber, 2002; Tso *et al.*, 2004).

Gasteracantha cancriformis é uma aranha de teia orbicular exclusiva do novo mundo, encontrada em abundância no Cerrado. Nas fêmeas o opistossoma é rígido, apresentando seis projeções em forma de espinhos, e a região dorsal apresenta polimorfismo de cor, sendo encontrada em pelo menos oito diferentes padrões, desde formas aparentemente mais crípticas até colorações conspícuas como amarelo e laranja. As patas e o prossoma são pretos e a região ventral do abdome é preta com algumas listras ou pequenos pontos claros (Levi, 1978; Levi, 1996; Capítulo 1).

Tendo em vista os trabalhos que mostram a relação entre coloração e atração de presas em aranhas, é possível que os padrões mais conspícuos na espécie tenham a mesma função, mimetizando colorações de flores ou outros objetos, enganando o sistema visual de insetos e com isso aumentando o sucesso de forrageamento das aranhas.

Dessa forma, o objetivo do presente trabalho foi analisar o papel da coloração em *G. cancriformis*, testando a hipótese de que as colorações conspícuas atraem insetos para as teias de *G. cancriformis*, aumentando a captura de presas dos indivíduos. Foram comparados o sucesso de captura e a atração de presas dos três morfos mais comumente encontrados na área de estudo, bem como de indivíduos cuja coloração foi manipulada experimentalmente.

2. METODOLOGIA

2.1. Animal de estudo e área de estudo

Neste experimento foram utilizadas fêmeas adultas e sub-adultas da aranha de teia orbicular *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae). O estudo de campo foi realizado no mês de maio de 2006, em uma vegetação de cerrado *sensu stricto* da Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília (S 15°57'13" W 47°55'13"; 1130 m de altitude), Brasília, DF, Brasil,

em uma área de aproximadamente 550 m x 400 m (ver detalhes no Capítulo 1). O experimento em laboratório foi realizado no mês de julho de 2006.

2.2. Efeito da coloração na captura de presas

O efeito da coloração de *Gasteracantha cancriformis* na captura de presas foi analisado em um experimento em campo que consistia em comparar o sucesso de captura de diferentes morfos da espécie, bem como de morfos com o dorso pintado de preto ou amarelo, ao longo de duas horas em um mesmo dia.

Para esse experimento foram utilizados os morfos mais comuns na área de estudo: ‘amarelo com espinhos pretos’, ‘branco com espinhos pretos’ e ‘preto e branco com espinhos pretos’. A localização de todas as aranhas foi marcada com uma fita plástica, amarrada em uma árvore próxima a teia.

Primeiramente os seguintes parâmetros eram avaliados: altura da teia (do chão até o centro da teia), largura do opistossoma, número de tufos externos, número de tufos internos e área de captura de presas, estimada utilizando a metodologia apresentada por Herberstein & Tso (2000).

Na seqüência, sorteava-se em qual manipulação experimental a aranha seria incluída: (1) **dorso pintado de preto**, onde todo o dorso da aranha era pintado de preto; (2) **dorso pintado de amarelo**, como controle da tinta, onde a área colorida do dorso era pintada de amarelo, deixando os espinhos limpos; ou (3) **dorso pincelado com água**, como controle da manipulação da aranha, onde um pincel com água era passado no dorso das aranhas da mesma forma que nas aranhas pintadas. Assim, foram formados 5 grupos experimentais: (a) aranhas pintadas de preto (N = 31), (b) aranhas pintadas de amarelo (N = 30), (c) morfo amarelo com espinhos pretos (N = 28), (d) morfo branco com espinhos pretos (N = 29) e (e) morfo preto e branco com espinhos pretos (N = 27).

Todas as aranhas pintadas de amarelo foram do morfo amarelo com espinhos pretos. Das 31 aranhas pintadas de preto, 22 foram do morfo amarelo com espinhos pretos, 4 do morfo branco com espinhos pretos e 5 do morfo preto e branco com espinhos pretos.

Para serem pintadas, as aranhas não eram removidas de suas teias de forma a reduzir o estresse de manipulação e evitar a destruição das teias. Para a pintura foi utilizado pincel e tinta guache da cor preta ou amarela, a base água e não tóxica (têmpera guache, frasco 15 ml, cores preto e amarelo, Acrilex). As propriedades reflectivas das tintas utilizadas estão mostradas na Figura 2.1, obtida a partir da média de três amostras de tinta pintadas em papel, utilizando a metodologia apresentada no Capítulo 1.

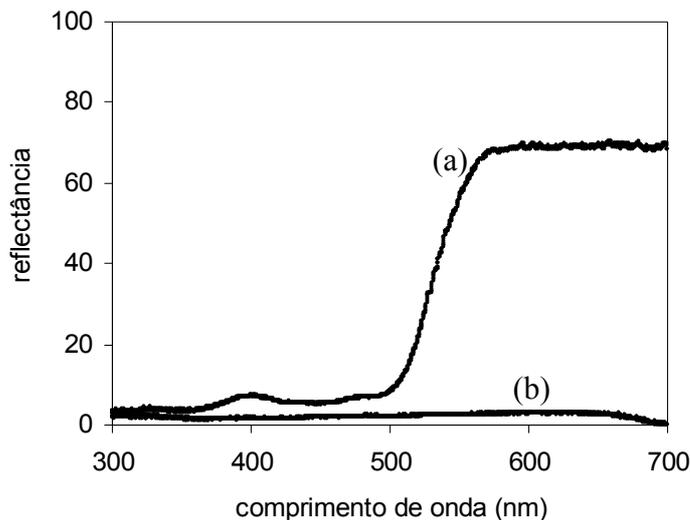


Figura 2.1. Espectro de reflectância da tinta (a) amarela e (b) preta, utilizadas para manipular o dorso de *Gasteracantha cancriformis*.

Após a manipulação as aranhas eram deixadas descansar por pelo menos 1 hora, para que voltassem ao centro da teia e a tinta secasse. A partir das 11h00 o experimento começava, terminando aproximadamente às 14h00. Cada aranha era monitorada em três visitas, em intervalos de 1h. Em cada visita eram contados (1) todos os insetos presentes na teia, separados visualmente como maiores ou menores do que 2 mm, (2) o número de buracos na teia, (3) a presença de restos de presas na teia e (4) se a aranha estava consumindo alguma presa. Os buracos na teia funcionam como uma indicação indireta de

que uma presa interceptou a teia e foi consumida pelas aranhas, ou conseguiu se soltar antes da aranha capturá-la (Craig, 1988; Hauber, 1998; Hauber, 2002).

Tendo em vista que a temperatura influencia na atividade dos insetos (Taylor, 1963), a temperatura média durante as 2h de experimento foi obtida através da Estação Meteorológica da Fazenda Água Limpa, distante aproximadamente 2 km do local do experimento, e utilizada nas análises sempre que possível.

Para as análises do número de presas menores do que 2 mm e do número de buracos na teia, foi feita a média do número de presas/buracos entre segunda (V_2) e a primeira visita (V_1) e o número de presas/buracos entre a terceira (V_3) e segunda visita (V_2):

$$\frac{(V_2 - V_1) + (V_3 - V_2)}{2}$$

Esses valores se enquadraram nos pressupostos para análise paramétrica, após transformação ($\sqrt{x+2}$ para as presas e $\ln(x+2)$ para os buracos na teia), e foram analisados utilizando um *General Linear Model*. Entraram como ‘covariates’ no modelo a temperatura média, área de captura da teia e o comprimento do opistossoma da aranha.

O número de presas maiores que 2 mm não se enquadraram nos pressupostos das análises paramétricas e por isso foi utilizado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis. Foram contabilizadas apenas presas capturadas na teia após a segunda visita do experimento.

O número de restos de presa foi somado ao número de eventos em que a aranha foi vista consumindo alguma presa e compuseram uma nova variável chamada de ‘consumo de presas’. Foram contabilizados os restos de presas deixados na teia apenas após a segunda visita às teias. O consumo de presas também não se enquadraram nos pressupostos para as análises paramétricas e por isso foi analisado utilizando o teste não paramétrico Kruskal-Wallis.

2.3. Efeito da coloração na atração de presas

O efeito das diferentes colorações na atração de presas foi analisado adaptando-se a metodologia encontrada na literatura (Craig & Bernard, 1990; Watanabe, 1999a; Bruce *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005), onde em um labirinto em T, uma presa em potencial de *G. cancriformis* deveria escolher uma dentre as duas saídas possíveis.

O labirinto foi construído com tubos de PVC e um registro de rótula, nos padrões descritos na Figura 2.2. Como presas foram utilizadas culturas de *Drosophila melanogaster*. Embora *D. melanogaster* não seja simpátrica a *G. cancriformis*, ela foi escolhida pela facilidade de obtenção, por Diptera ser uma presa freqüente da espécie (ver Capítulo 3) e por ser a espécie mais comumente utilizada em experimentos desse tipo (Craig & Bernard, 1990; Watanabe, 1999a; Bruce *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005).

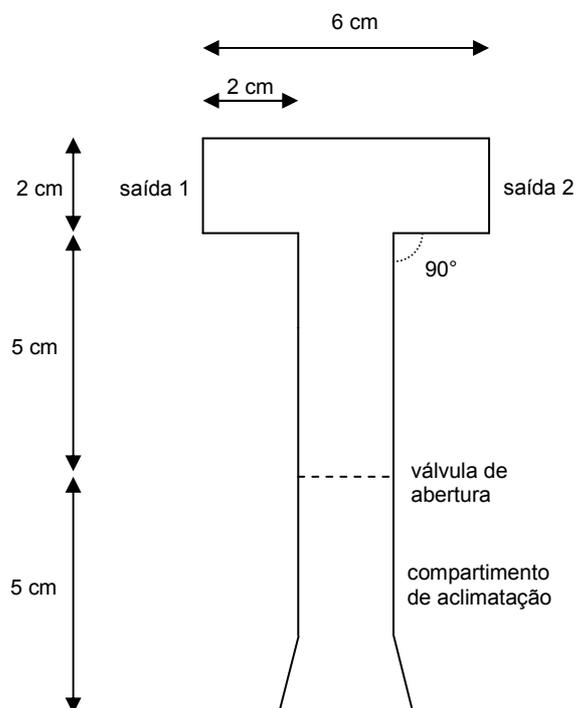


Figura 2.2. Desenho esquemático do labirinto em T utilizado para o experimento de atração de presas.

A uma distância de 5 cm de cada saída do labirinto era posicionado um indivíduo de *G. cancriformis* com a parte dorsal do opistossoma na direção do centro da saída. Foram utilizados os morfos ‘amarelo com espinhos pretos’, ‘branco com espinhos pretos’ e ‘preto e branco com espinhos pretos’, e mais indivíduos com o dorso pintado de preto, com a mesma tinta utilizada no experimento descrito anteriormente.

Todas as aranhas utilizadas no experimento estavam vivas. Para que não se movessem durante o experimento as aranhas eram colocadas em um pequeno suporte de isopor pintado de preto e envoltas com filme plástico transparente. Tomava-se o cuidado de não danificar a aranha.

Todas as combinações possíveis foram testadas (ex. amarelo x branco; amarelo x pintada; branco x preto e branco), com 20 repetições cada uma. Em uma primeira rodada as aranhas eram posicionadas aleatoriamente na saída da esquerda ou da direita do labirinto. Em uma segunda rodada as mesmas aranhas eram trocadas de lado para que a posição não influenciasse na escolha da presa. Uma mesma aranha nunca foi reutilizada em uma mesma combinação de coloração (ex. amarelo x pintada), com exceção da rodada para controlar o efeito da posição. No entanto, as aranhas eram reutilizadas para outros pareamentos.

O trabalho foi realizado das 09h00min às 17h00min durante 11 dias do mês de julho de 2006. A iluminação do labirinto foi feita com luz natural, vinda de uma ampla janela localizada aproximadamente 2 m à frente. Contudo, a luz nunca atingia diretamente o local do labirinto. À frente e aos lados do labirinto foram fixadas folhas de papel pardo, a uma distância de aproximadamente 50 cm. As saídas do labirinto foram cobertas com filme plástico para evitar que odores pudessem influenciar no experimento.

Os indivíduos de *Drosophila melanogaster* foram anestesiados a frio (aproximadamente -14°C) por 4 ou 5 min e então individualizados em pequenos recipientes onde eram deixados para se recuperar por no mínimo 5 min. Em seguida, uma presa era posicionada no compartimento inicial do labirinto. Após pelo menos 1 minuto, período de

aclimatização, o compartimento era aberto e, a partir de uma posição discreta, era observada qual das duas saídas do labirinto a presa escolhia. O tempo até a mosca fazer uma escolha era cronometrado. Se após 6 min a presa não chegasse em nenhum dos compartimentos o experimento era repetido, com outra mosca. Nunca era utilizada a mesma mosca entre as rodadas.

Sempre entre uma tentativa e outra o labirinto era lavado com álcool 40% e deixado secar para evitar que odores deixados pela presa afetassem as rodadas subsequentes. Os filmes plásticos também eram sempre substituídos entre as rodadas do experimento.

Utilizando-se um Teste Binomial (proporção de 0,500) foram comparadas todas as combinações feitas no experimento.

3. RESULTADOS

Não houve nenhuma diferença estatisticamente significativa nos parâmetros avaliados nas aranhas entre os grupos experimentais (Tabela 2.1)

3.1. Efeito da coloração na captura de presas

A coloração não influenciou no número de presas menores que 2 mm capturadas pelas teias (Tabela 2.2; Figura 2.3). A única variável significativa no modelo foi a temperatura (Tabela 2.2).

Da mesma forma, a análise do número de buracos na teia não diferiu entre os grupos experimentais (Tabela 2.3; Figura 2.3). Nesse caso nenhuma variável do modelo foi significativa (Tabela 2.3).

O número de presas maiores do que 2 mm capturadas pelas teias também não diferiu entre os grupos experimentais (Kruskal-Wallis: $H = 0,353$; $gl = 4$; $P = 0,986$) (Figura 2.4).

A mediana do consumo de presas foi 0,00 para todos os grupos experimentais e a distribuição não diferiu entre os grupos (Kruskal-Wallis: $H = 7,057$; $gl = 4$; $P = 0,133$) (Figura 2.4).

3.2. Efeito da coloração na atração de presas

Drosophila melanogaster não mostrou nenhuma preferência pelas colorações de *G. cancriformis* no teste da atração de presas no labirinto em T (Tabela 2.4).

D. melanogaster não mostrou também nenhuma preferência pela saída da esquerda ou da direita do labirinto (Binomial: $N_1 = 50$; $N_2 = 70$; $P = 0,082$), levando 71 ± 78 s (média \pm DP) para fazer a escolha.

Tabela 2.1. Média \pm desvio padrão dos parâmetros avaliados em *Gasteracantha cancriformis* para todos os grupos do experimento do efeito da coloração na captura de presas.

Coloração	Largura do opistossoma	Área de captura	Altura da teia	Tufos externos	Tufos internos	Temperatura
Amarelo	1,043 \pm 0,053	670,3 \pm 208,1	124 \pm 26	69,8 \pm 33,7	4,7 \pm 2,4	24,7 \pm 1,4
Branco	1,025 \pm 0,063	605,2 \pm 213,4	130 \pm 28	58,3 \pm 23,4	5,3 \pm 1,7	24,6 \pm 1,6
Preto e Branco	1,015 \pm 0,106	641,9 \pm 174,8	134 \pm 35	62,1 \pm 27,2	4,1 \pm 1,3	24,9 \pm 1,0
Pintado de Amarelo	1,056 \pm 0,062	618,2 \pm 163,7	126 \pm 30	67,8 \pm 29,9	5,0 \pm 1,9	25,1 \pm 0,9
Pintado de Preto	0,999 \pm 0,091	709,4 \pm 187,5	129 \pm 24	76,5 \pm 32,1	4,8 \pm 1,5	25,3 \pm 1,0
Estatística	H = 8,675 gl = 4 P = 0,070 ^a	F = 1,460 gl = 4 P = 0,218 ^b	F = 0,513 gl = 4 P = 0,726 ^b	F = 1,685 gl = 4 P = 0,157 ^b	F = 1,652 gl = 4 P = 0,165 ^b	H = 4,328 gl = 4 P = 0,363 ^a

^aTeste Kruskal-Wallis

^bTeste ANOVA

Tabela 2.2. *General Linear Model* da média do número de presas capturadas, após transformação por $\sqrt{x+2}$, entre as visitas às aranhas, no experimento do efeito da coloração na captura de presas.

Parâmetro	SS		F	P
	Tipo III	gl		
Corrected Model	4,581	11	2,665	0,004
Intercept	0,369	1	2,362	0,127
Área de captura	0,515	1	3,297	0,072
Largura do opistossoma	0,437	1	2,795	0,097
Temperatura	1,490	1	9,532	0,002
Coloração	0,362	4	0,580	0,678
Coloração * Temperatura	0,347	4	0,556	0,695
Error	20,784	133		
Total	614,000	145		
Corrected Total	25,365	144		

Tabela 2.3. *General Linear Model* da média do número de buracos na teia, após transformação por $\ln(x+2)$, entre as visitas às aranhas, no experimento do efeito da coloração na captura de presas.

Parâmetro	SS		F	P
	Tipo III	gl		
Corrected Model	3,041	11	2,070	0,027
Intercept	0,167	1	1,250	0,266
Área de captura	0,178	1	1,332	0,251
Largura do opistossoma	0,114	1	0,852	0,358
Temperatura	0,091	1	0,682	0,410
Coloração	0,344	4	0,644	0,632
Coloração * Temperatura	0,333	4	0,624	0,646
Error	17,757	133		
Total	271,568	145		
Corrected Total	20,797	144		

Tabela 2.4. Teste binomial para todos os cruzamentos entre as colorações de *Gasteracantha cancriformis* no experimento de atração de *Drosophila melanogaster* no labirinto em T.

Cruzamento (N1 x N2)	N1	N2	P
Amarelo x Branco	11	9	0,824
Amarelo x Preto e Branco	12	8	0,503
Amarelo x Pintada de preto	8	12	0,503
Branco x Preto e Branco	8	12	0,503
Branco x Pintada de preto	12	8	0,503
Preto e Branco x Pintada de preto	11	9	0,824

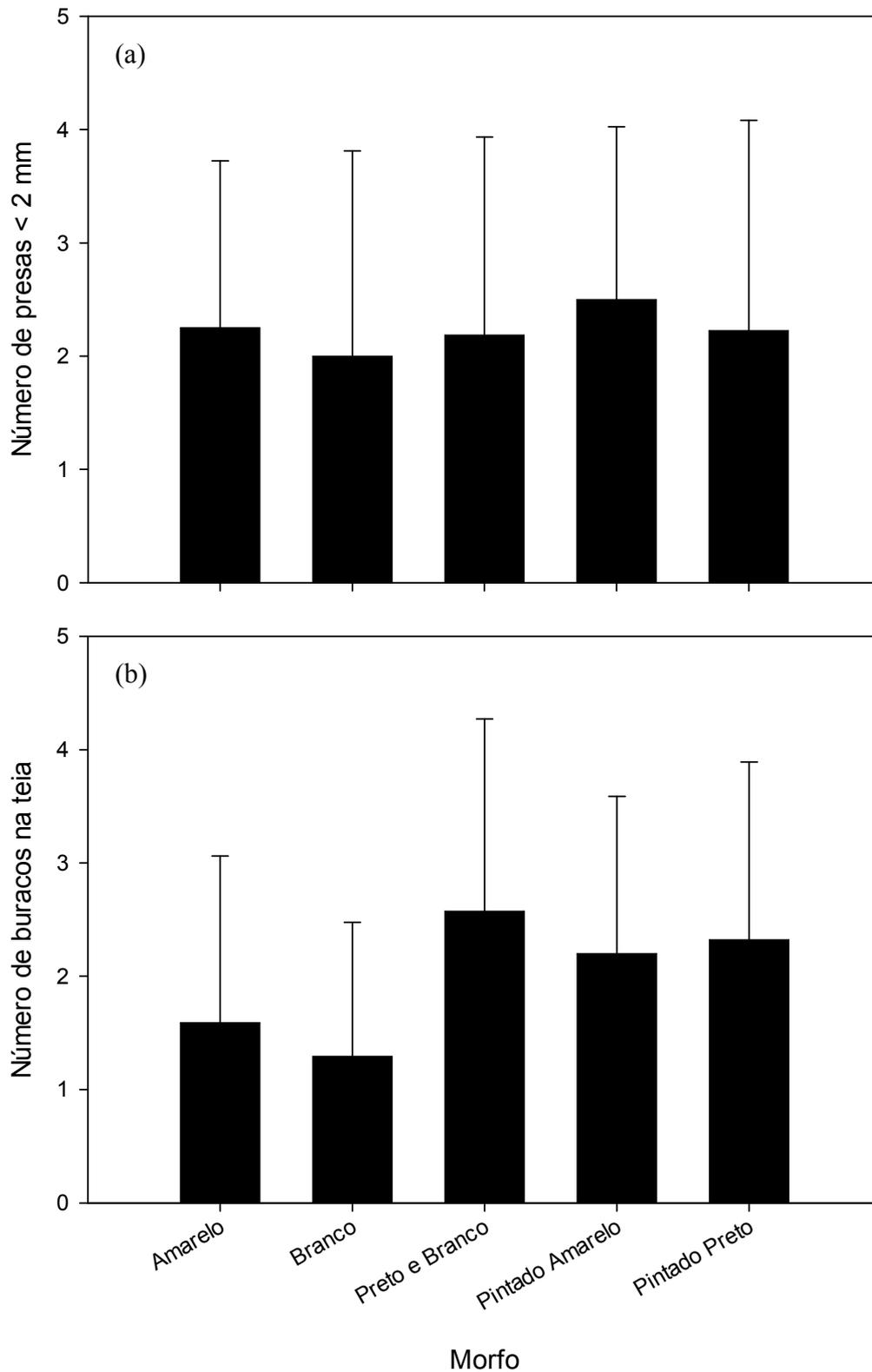


Figura 2.3. (a) Média do número de presas menores que 2 mm capturadas e (b) média do número de buracos na teia, dos diferentes morfos de *Gasteracantha cancriformis* no experimento do efeito da coloração na captura de presas. As barras de erro representam o desvio padrão das médias.

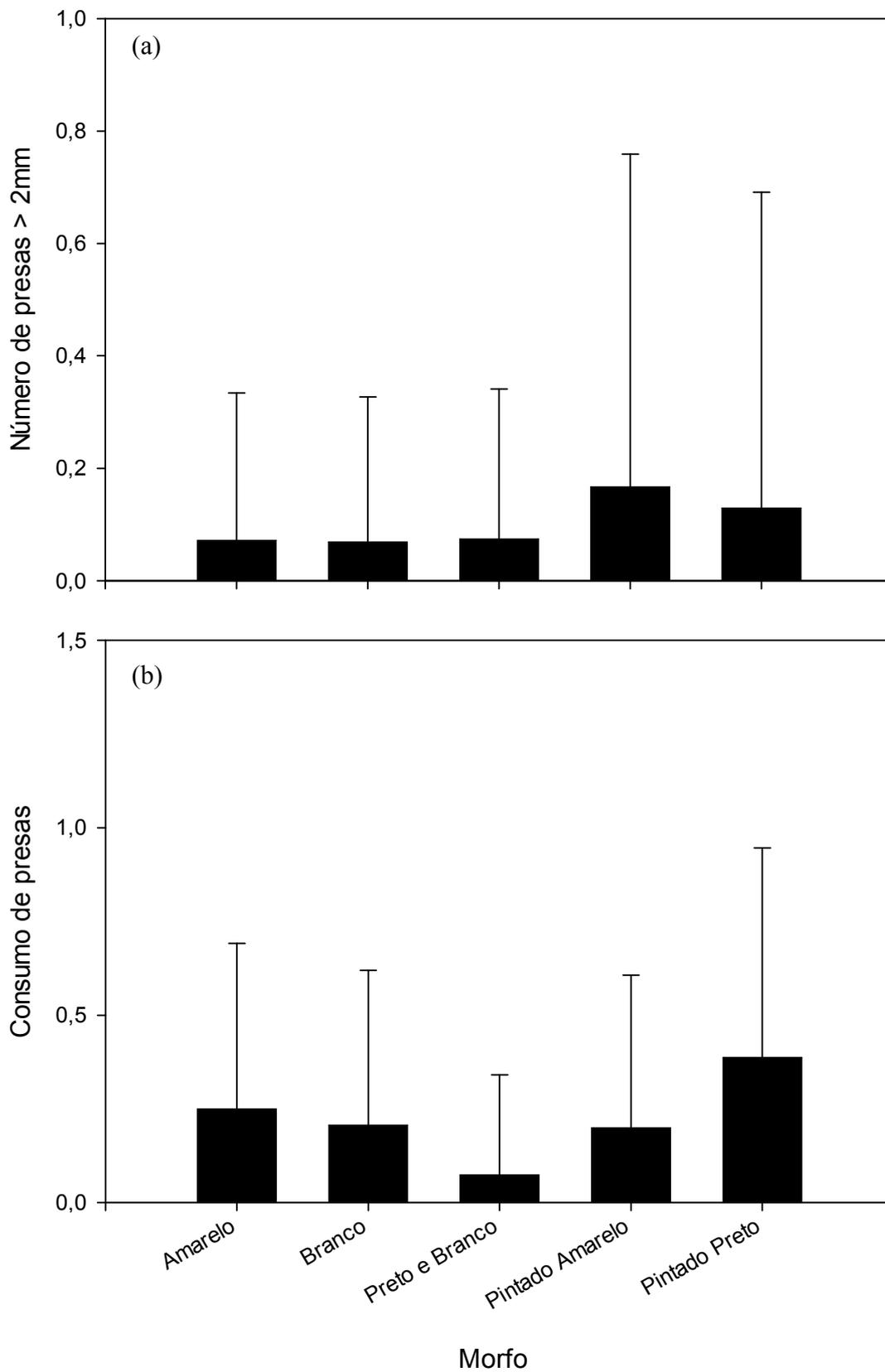


Figura 2.4. (a) Média do número de presas maiores que 2 mm e (b) média do consumo de presas, dos diferentes morfos de *Gasteracantha cancriformis* no experimento do efeito da coloração na captura de presas. As barras de erro representam o desvio padrão das médias.

4. DISCUSSÃO

Contrariamente à hipótese da atração de presas, os resultados desse trabalho mostram que o sucesso de forrageamento das aranhas não varia de acordo com o padrão de coloração do dorso. O número de presas, menores e maiores do que 2 mm, e o número de buracos na teia foi o mesmo independentemente do morfo ou da manipulação da coloração. O consumo de presas (número de restos da presa e de eventos onde a aranha foi vista consumindo uma presa) foi igual para todos os grupos experimentais. Além disso, *Drosophila melanogaster* não mostrou nenhuma preferência pelas diferentes colorações de *G. cancriformis* no labirinto em T.

Estes resultados contrastam com estudos anteriores onde a coloração de aranhas de teia influenciou positivamente na captura de presas. Indivíduos de *Leucauge magnifica* cujas faixas de cor metálica e amarela foram cobertas com tinta de cor verde capturaram menos presas do que indivíduos que apenas suas listras verdes foram pintadas (Tso *et al.*, 2006).

Em *Nephila pilipes*, o morfo melânico captura menos presas do que o morfo normal, mais colorido (Tso *et al.*, 2002; Tso *et al.*, 2004). Assim, o polimorfismo de cor na espécie poderia ser mantido por um balanço entre o custo para o morfo melânico, por capturar menos presas, e um possível benefício, por uma redução na predação. Este não parece ser o caso de *G. cancriformis*, pois todos os morfos mostraram o mesmo sucesso de captura.

Mesmo no gênero *Gasteracantha* existem evidências de que a coloração atrai presas. Em um experimento semelhante, indivíduos de *Gasteracantha fornicata* que tiveram sua faixa amarela no dorso coberta por uma camada de tinta preta, capturaram menos presas do que indivíduos do grupo controle, dando suporte a hipótese da coloração como atração de presas (Hauber, 2002).

No entanto, há também evidências contra a hipótese da atração de presas na literatura. No trabalho com *G. fornicata* o número de buracos na teia não diferiu entre os grupos experimentais (Hauber, 2002). Em *Argiope argentata*, aranhas que tiveram um dos lados do corpo encoberto capturaram mais presas do que indivíduos não encobertos. Segundo os autores esta seria uma evidência de que a coloração das aranhas atrairia presas, pois ao encobrirem um dos lados da aranha, se estaria ao mesmo tempo aumentando o contraste da coloração do outro lado com o fundo (Craig & Ebert, 1994). Contudo, se as aranhas com um dos lados encobertos capturam mais presas, pode-se também concluir que a coloração da aranha influencia negativamente no sucesso de captura das teias.

Além de aumentar o sucesso de captura das aranhas, a coloração poderia atrair tipos específicos de presas. A proporção de insetos polinizadores capturados por *A. argentata* com o ventre encoberto foi menor do que em indivíduos com o dorso encoberto, muito embora essa diferença não seja estatisticamente significativa (Craig & Ebert, 1994).

De forma semelhante, é possível que embora não haja diferença no número de presas capturadas por *G. cancriformis*, os morfos atraíam preferencialmente algumas presas. Porém, Diptera foi a principal presa capturada pelas teias de *G. cancriformis* (Capítulo 3) e indivíduos de *Drosophila melanogaster* não mostraram nenhuma preferência pelas colorações da espécie no labirinto em T. Só uma análise detalhada das presas capturadas pelos diferentes morfos poderia testar essa hipótese adequadamente.

Nephila clavipes produz teias com reflectâncias diferentes dependendo da luminosidade do ambiente, e a taxa de associação de abelhas com um estímulo negativo (teia) depende de uma interação da coloração da teia e a luminosidade do ambiente (Craig, 1994; Craig *et al.*, 1996). Da mesma forma, pode-se imaginar que os morfos de *G. cancriformis* habitem ambientes com luminosidades diferentes e sua eficiência de captura de presas dependa da luminosidade e da coloração do dorso. No entanto, neste caso seria

esperado que as aranhas pintadas de preto, que na sua maioria eram do morfo amarelo com espinhos pretos, tivessem um sucesso de captura menor do que os demais.

Alguns padrões de cores, principalmente os metálicos, podem contribuir com a termoregulação em aranhas (Robinson & Robinson, 1978). No entanto, *G. cancriformis* não possui cores metálicas e suas posturas termoregulatórias não direcionam o dorso para o sol (Robinson & Robinson, 1978).

Alternativamente, os padrões mais conspícuos de *G. cancriformis* poderiam funcionar como colorações aposemáticas (Robinson & Robinson, 1970; Robinson & Robinson, 1978). As fêmeas possuem o abdômen rígido e com espinhos, e os principais predadores de aranhas seriam vespas (Rehnberg, 1987; Wise, 1993; Foelix, 1996; Camillo & Brescovit, 2000; Camillo, 2002) e pássaros insetívoros (Rypstra, 1984; Wise, 1993; Foelix, 1996), ambos orientados pela visão. Diversos morfos de *G. cancriformis* apresentam faixas que fluorescem sob luz UV, circundando os espinhos (Ramirez & Vasconcellos-Neto, dados não publicados; Gawryszewski & Motta, dados não publicados) e, em alguns pássaros, a fluorescência de penas, em conjunto com a reflectância na faixa do UV, é importante na seleção sexual (Pearn *et al.*, 2001). Contudo, vários indivíduos de *G. cancriformis* foram encontrados em ninhos de *Trypoxylon rogenhoferi* (Hymenoptera: Sphecidae) (Camillo & Brescovit, 2000).

Se de fato as colorações forem aposemáticas, como explicar o polimorfismo, tendo em vista que seria mais vantajoso um monomorfismo para reforçar o aprendizado do predador? Polimorfismo em espécies aposemáticas pode ser mantido se o grau de impalatabilidade for variável, não muito alto, ou se diferentes predadores variam no grau de aceitação da presa (Greenwood *et al.*, 1981; Thompson, 1984). Dessa forma, *G. cancriformis* poderia não ser palatável apenas em algumas situações, ou ainda ser impalatável apenas para alguns de seus predadores. A vespa caçadora de aranhas *Sculiphron laetum*, por exemplo, evita alimentar os primeiros instares de sua prole com *Gasteracantha brevispina*,

possivelmente pela dificuldade que as larvas teriam em romper o abdômen rígido da espécie (Elgar & Jebb, 1999).

Concluindo, os resultados deste trabalho não dão suporte a hipótese da atração de presas para a coloração em *Gasteracantha cancriformis*, nem em campo, nem em laboratório. Embora existam evidências da coloração como atração de presas em outras espécies de aranhas, muitos resultados são contraditórios. Outras hipóteses, como aposematismo, precisam ser testadas para tentar explicar a coloração em *G. cancriformis* e em outras espécies.

Capítulo 3

Stabilimentum em *Gasteracantha cancriformis*: testando a hipótese da atração de presas e da proteção da teia

1. INTRODUÇÃO

Diversas aranhas de teia orbicular exibem decorações em suas teias, usualmente chamadas de *stabilimenta*. Este termo é utilizado para uma ampla variedade de ornamentos, incluindo os zig-zags de seda na forma de cruz ou disco no centro da teia de *Argiope* (Araneidae) e espécies da família Uloboridae, restos de presa nas teias de *Nephila*, *Nephylengys* (Nephilidae) e *Cyrtophora* (Araneidae), material orgânico e detritos no centro da teia em *Cyclosa* (Araneidae) e tufo de seda aderidos no centro e periferia das teias de *Witica*, *Micrathena* e *Gasteracantha* (Araneidae) (Herberstein *et al.*, 2000).

Inúmeras hipóteses foram elaboradas para explicar a função dessas estruturas: suporte estrutural da teia (Robinson & Robinson, 1970; Robinson & Robinson, 1973), termoregulação por sombreamento (Humphreys, 1992 *apud* Herberstein *et al.*, 2000), resposta a situações de estresse (Nentwing & Rogg, 1988), aumento no sucesso de forrageamento pela atração de presas (Craig & Bernard, 1990; Tso, 1996; Hauber, 1998; Tso, 1998a; Tso, 1998b; Watanabe, 1999a; Herberstein, 2000; Bruce *et al.*, 2001; Craig *et al.*, 2001; Bruce *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004; Li, 2005), proteção contra a predação através de camuflagem, confusão visual do predador, aposematismo ou barreira física (Ewer, 1972; Eberhard, 1973; Lubin, 1975; Tolbert, 1975; Eberhard, 1990; Schoener & Spiller, 1992; Blackledge & Wenzel, 2001; Eberhard, 2003; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005) e proteção da teia contra a destruição por grandes animais (Horton, 1980; Eisner & Nowicki, 1983; Edmunds, 1986; Blackledge & Wenzel, 1999).

Gasteracantha cancriformis também exhibe *stabilimentum* em suas teias. Ele é caracterizado por tufo de seda aderidos nos fios de sustentação e centro da teia. Cada tufo mede aproximadamente 1 cm e são colocados espaçadamente nos fios. Das hipóteses para a função do *stabilimentum*, duas parecem melhor se aplicar a *Gasteracantha cancriformis*: a hipótese da atração de presas e a hipótese da proteção da teia.

A **hipótese da atração de presas** propõe que o *stabilimentum* aumenta o sucesso de forrageamento das aranhas por ludibriar o sistema visual de insetos. As decorações possuiriam propriedades reflectivas (i.e. reflectância na faixa do ultra-violeta) que atrairiam presas (Herberstein *et al.*, 2000).

De fato, experimentos em campo manipulando a presença de *stabilimentum* ou correlacionando presença de *stabilimentum* e número de presas capturadas, mostraram que a presença do ornamento aumentava a taxa de captura das teias (Craig & Bernard, 1990; Tso, 1996; Hauber, 1998; Tso, 1998a; Tso, 1998b; Watanabe, 1999a; Herberstein, 2000; Bruce *et al.*, 2001; Craig *et al.*, 2001; Bruce *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004; Li, 2005). Em laboratório, quando colocadas em um labirinto onde tinham que escolher a saída com ou sem *stabilimentum*, presas sistematicamente escolhiam a saída onde se encontravam as teias com *stabilimentum*, e essa escolha era influenciada pela reflectância de luz ultra-violeta (Craig & Bernard, 1990; Watanabe, 1999a; Bruce *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004).

Contraditoriamente, outro trabalho com *Argiope aurantia* mostrou que o *stabilimentum* diminuía o sucesso de forrageamento das aranhas (Blackledge & Wenzel, 1999). Além disso, quando teias com e sem *stabilimentum* foram pareadas em locais de alimentação de pássaros, a taxa de destruição foi menor nas teias que possuíam os ornamentos (Blackledge & Wenzel, 1999) dando suporte à **hipótese da proteção da teia**.

Segundo esta hipótese o *stabilimentum* seria um sinal de aviso a animais de maior porte (principalmente pássaros) da presença de uma teia colante e resistente. Ao associarem o *stabilimentum* com um estímulo negativo, a taxa de destruição de teias com ornamento

seria reduzida (Horton, 1980; Eisner & Nowicki, 1983; Edmunds, 1986; Blackledge & Wenzel, 1999).

Portanto, a função dessas estruturas ainda não está bem explicada, mesmo em *Argiope*, o gênero mais estudado. Muitas dessas hipóteses não são mutuamente exclusivas e diferentes forças seletivas podem ter levado ao aparecimento de decorações nas teias, pois análises filogenéticas indicam que essas estruturas surgiram mais de uma vez (Herberstein *et al.*, 2000).

Sendo assim, analogamente aos ornamentos em zig-zag de *Argiope*, os tufos poderiam atrair presas para as teias de *Gasteracantha cancriformis*. Alternativamente, os tufos também poderiam proteger a teia ao avisar pássaros de sua presença, pois as teias dessa espécie se encontram em locais abertos e acima do estrato herbáceo, o que possivelmente as tornam suscetíveis a destruição por pássaros.

Portanto, este trabalho testou a hipótese da atração de presas e a hipótese da proteção da teia na espécie *Gasteracantha cancriformis*. Em um experimento em campo foi avaliada a influência dos tufos no número de presas capturadas, no número de buracos na teia, no tipo de presas capturadas e na destruição das teias. Adicionalmente foi analisada, em laboratório, a atratividade dos tufos para uma presa em potencial de *G. cancriformis*.

2. METODOLOGIA

2.1. Animal de estudo e área de estudo

Neste trabalho foram utilizadas teias de fêmeas adultas e sub-adultas da aranha de teia orbicular *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae). O estudo de campo foi realizado no mês de junho de 2006, em uma vegetação de cerrado *sensu stricto* da Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília (S 15°57'13" W 47°55'13"; 1130 m de altitude), Brasília, DF, Brasil, em uma área de aproximadamente 550 m x 400 m (mais detalhes sobre a área de

estudo no Capítulo 1). O experimento em laboratório foi realizado nos meses de agosto e setembro de 2006.

2.2. Efeitos da manipulação da visibilidade dos tufos

Neste experimento os tufos de teias de *G. cancriformis* foram pintados com tinta preta, com o objetivo de avaliar o efeito dos tufos na captura de presas, no tipo de presas capturadas e na taxa de destruição das teias.

Os quatro primeiros tópicos descritos abaixo fazem parte dessa mesma manipulação experimental, mas para facilitar o entendimento foram separados em itens distintos. O primeiro tópico descreve a metodologia que é comum a todos.

2.2.1 Geral

Foram incluídas nessa manipulação experimental apenas teias que se encaixavam em requisitos definidos *a priori*, sendo eles: altura mínima de 100 cm do solo até o centro da teia e máxima até onde fosse possível manipular as teias sem dificuldade (aproximadamente 2,50 m); mínimo de 50 tufos externos e 3 tufos internos; largura total da teia maior que 1 m; raio inferior da teia maior que 10 cm (como parâmetro para reduzir a variação na área de captura); e teias sem nenhuma barreira física a menos de aproximadamente 3 m (e.g. árvores) a frente e atrás, que pudesse impedir o voo de um pássaro.

Estes experimentos levaram em conta apenas o efeito dos tufos, sem considerar a coloração da aranha ou uma interação entre a coloração e os tufos, pois todas aranhas foram removidas das teias, tomando-se sempre o cuidado de não danificá-las.

Presas empacotadas no centro ou periferia das teias, assim como exúvias deixadas em fios de suporte, também foram cuidadosamente removidas da teia para que não influenciassem nos experimentos.

Primeiramente eram medidos os seguintes parâmetros da teia: altura da teia (do solo até o centro da teia), largura total da teia, área de captura da teia, estimada utilizando-se a

fórmula apresentada por Herberstein & Tso (2000), e o número de tufos externos e o número de tufos internos.

Na seqüência, sorteava-se em qual grupo experimental a teia seria incluída: (1) **‘tufos’ pintados de preto** ou (2) **‘intervalos entre os tufos’** pintados de preto, como **controle** da tinta. No grupo (1) todos os tufos da teia eram pintados, inclusive os tufos internos. No controle (2), todos os intervalos entre os tufos externos eram pintados. Os tufos internos muitas vezes possuem intervalos muito pequenos entre eles, e por isso era pintado um raio de teia adjacente aos tufos, de tamanho equivalente.

Foram utilizados pincel e tinta guache da cor preta, a base de água e não tóxica (têmpera guache cor preta, frasco 15 ml, Acrilex). Essa tinta não possui propriedades reflectivas significativas na faixa de 300 a 700 nm, como pode ser verificado pela Figura 2.1 (Capítulo 2), obtida a partir da média de três amostras de tinta pintadas em papel, utilizando a metodologia apresentada no Capítulo 1. Após pintar os tufos, a visibilidade das teias era marcadamente reduzida, pelo menos aos olhos humanos.

Foram utilizadas 26 teias em cada grupo experimental, em um total de 4 a 5 teias por dia. Com o objetivo de minimizar a influência da variação no número de presas capturadas ao longo e entre os dias, o sorteio foi dirigido, de forma que não era permitido mais do que 2 teias manipuladas da mesma forma, em seqüência, durante um mesmo dia.

2.2.2 Efeito dos tufos no número de presas capturadas e número de buracos na teia

A influência do *stabilimentum* na captura de presas foi avaliada comparando-se o número de presas e número de buracos nas teias, ao longo de um dia, entre as teias dos dois grupos experimentais (**tufos pintados de preto e controle**).

Cada teia foi monitorada durante um dia inteiro, das 09h as 18h, em intervalos de aproximadamente 1h45min, o que significou um total de 6 visitas para cada teia. A primeira

visita representa o estado da teia antes da manipulação, pois é o momento onde foram pintadas.

Em cada visita eram contados (1) todos os insetos presentes na teia e (2) o número de buracos na teia. Os insetos eram visualmente separados como maiores ou menores do que 2 mm. Durante o intervalo entre as visitas alguns insetos podem ter sido capturados e conseguido se soltar, assim, os buracos na teia funcionam como uma indicação indireta de que uma presa interceptou a teia (Craig, 1988; Craig, 1989; Hauber, 1998; Hauber, 2002). Para evitar a recontagem, a localização dos buracos era anotada.

O grupo controle ficou com um total de 23 teias e o grupo com os tufo pintados de preto ficou com um total de 24 teias, pois 5 teias foram total ou parcialmente destruídas durante este experimento.

O número de presas menores do que 2 mm e o número de buracos na teia foram analisados separadamente, utilizando um *Repeated Measures General Linear Model*. As medidas repetidas incluem no modelo todas as visitas às teias sem romper o princípio da independência das variáveis.

Antes das análises, o número de presas e o número de buracos na teia foram transformadas com $\ln(x+1)$ e \sqrt{x} , respectivamente, para se encaixarem nos pré-requisitos do modelo.

As visitas às teias entraram no modelo como 'within-subjects factor', a manipulação entrou como 'between-subjects factor' e a área de captura da teia entrou como 'covariates'.

O pré-requisito da constância da covariância da matriz de variáveis dependentes não foi rompido para nenhum dos dois modelos (para o número de presas: Box's M = 22,524; F = 0,918; gl1 = 21; gl2 = 7417,327; P = 0,567; para o número de buracos: Box's M = 31,978; F = 1,303; gl1 = 21; gl2 = 7417,327; P = 0,160)

Nenhuma das análises passou no teste de esfericidade (para o número de presas: Mauchly's W = 0,27; aprox. $\chi^2 = 151,415$; gl = 14; P < 0,001; para o número de buracos:

Mauchly's $W = 0,27$; aprox. $\chi^2 = 152,393$; $gl = 14$; $P < 0,001$) e portanto foi utilizado o ajuste *Greenhouse-Geisser*.

O número de presas maiores que 2 mm rompeu diversos pré-requisitos para a análise paramétrica e por isso foi analisado utilizando o teste não paramétrico Mann-Whitney. Para a análise foi somado o número total de presas maiores que 2 mm ao longo do dia (excluindo as presas da primeira visita a teia) e dividido pela área de captura da teia.

2.2.3 Efeito dos tufos no tipo de presas capturadas

Com o intuito de avaliar os tipos de presas capturadas e se os tufos atraem tipos específicos de presas para as teias de *Gasteracantha cancriformis*, na última visita do experimento descrito acima, todas as presas presentes na teia foram coletadas e conservadas em álcool 80%. Tomou-se o cuidado de não danificar a teia com a remoção das presas. Em laboratório as presas foram identificadas ao nível de ordem, com o auxílio de lupas e chaves de identificação.

O número de presas de cada ordem foi analisado separadamente. Diptera e Hymenoptera preencheram os pré-requisitos de homogeneidade da variância e normalidade dos resíduos, após transformação por $\ln(x + 1)$, e por isso foram analisados utilizando *Univariate General Linear Model*, onde a área de captura da teia entrou como *covariate*. As demais ordens foram analisadas utilizando o teste não paramétrico Mann-Whitney. Antes das análises o número de presas dessas ordens foi dividido pela área de captura das teias.

2.2.4 Efeito dos tufos na proteção da teia

A hipótese da proteção da teia foi testada monitorando o grau de destruição das teias de ambos os grupos experimentais, (1) **teias com tufos pintados de preto** e (2) **controle**, durante todo o experimento do efeito dos tufos na captura de presas e por mais 3 dias consecutivos, com visitas às teias sempre entre 15h e 17h.

Nas visitas eram observados danos que rompiam áreas inteiras da área de captura das teias. O percentual de destruição era estimado pelo número de raios da teia atingidos, com 0% significando uma teia intacta e 100% uma teia totalmente destruída. As teias foram agrupadas em danos de 0%, 1-50 % e 51-100%. O número de teias nas três categorias foi comparado entre os grupos utilizando teste chi-quadrado para o último dia de visita às teias.

2.3. Efeito dos tufos na atração de presas em um labirinto em T

A atratividade dos tufos de *G. cancriformis* para um presa em potencial foi analisada utilizando-se um labirinto em forma de T, seguindo metodologia adaptada da literatura (Craig & Bernard, 1990; Watanabe, 1999a; Bruce *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005). O labirinto foi construído com tubos de PVC e um registro de rótula, nos padrões descritos na Figura 2.2 (Capítulo 2). Como presas foram utilizadas culturas de *Drosophila melanogaster*.

Fios de seda com tufos e sem tufos foram coletados de 10 teias no campo, trazidos para o laboratório e armados em uma estrutura feita de palitos de madeira pintados de preto, nas dimensões mostradas na Figura 3.1. Os fios de seda foram enrolados nas extremidades dessas estruturas, em um total de 2 a 4 voltas.

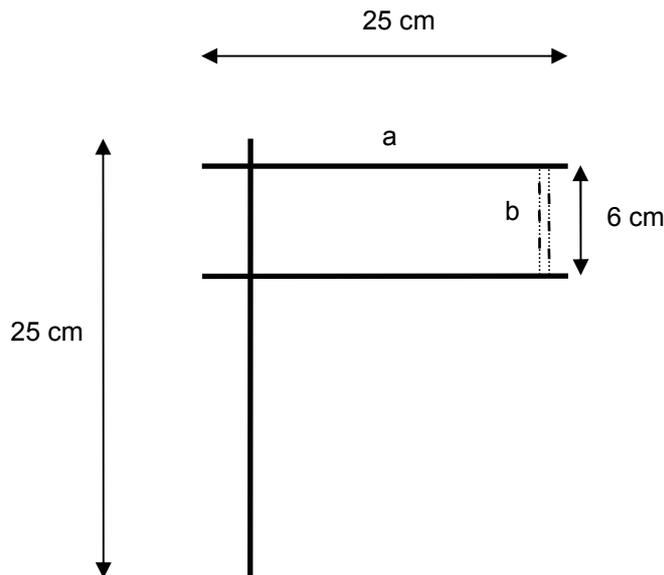


Figura 3.1 Esquema mostrando as dimensões da (a) estrutura de madeira construída para sustentar os (b) fios de seda coletados no campo no experimento de atração de presas.

Essas estruturas eram posicionadas de forma que os fios de seda ficassem a uma distância de 2 a 3 cm das saídas do labirinto. A estrutura era fixa ao chão e posicionada em um ângulo que dificultasse sua visibilidade pela presa.

À frente e aos lados do labirinto foram fixadas folhas de papel camurça preto, a uma distância de aproximadamente 50 cm. As folhas de papel camurça propiciam um grande contraste de cor com os tufos de seda e ao mesmo tempo garantem uma homogeneidade da iluminação do fundo ambiente. As saídas do labirinto foram cobertas com filme plástico para evitar que odores pudessem influenciar no experimento. A iluminação do labirinto foi feita com luz natural, vinda de uma ampla janela localizada aproximadamente 2 m a frente, mas sem atingir diretamente o local do labirinto. O trabalho foi realizado sempre entre 09h00 e 12h30.

O experimento consistia em posicionar um fio de seda com tufo e outro sem tufo em cada saída do labirinto e observar que saída um indivíduo de *Drosophila melanogaster* escolhia. Em uma primeira rodada a posição inicial do fio com tufo era estabelecida

aleatoriamente. Em uma segunda rodada os mesmos fios eram trocados de lado para que a posição não influenciasse na escolha da presa. Foram realizadas um total de 20 rodadas, sem nunca repetir um fio com tufo ou um fio sem tufo de uma mesma teia, com exceção da rodada para controlar o efeito da posição. Também nunca foram pareados fios com tufos e fios sem tufos de uma mesma teia.

Primeiramente, indivíduos de *Drosophila melanogaster* eram anestesiados a frio (-14°C) por 4 ou 5 min e então individualizados em pequenos recipientes onde eram deixados para se recuperar por no mínimo 5 min. Em seguida, apenas uma presa era transferida para o compartimento inicial do labirinto e deixada se aclimatizar por pelo menos 1 min.

O experimento começava quando o compartimento inicial era aberto, permitindo que a presa escolhesse uma das duas saídas. Foi definido como uma escolha quando a mosca encostava em um dos filmes plásticos que revestiam as saídas do labirinto. O tempo decorrido da abertura do labirinto era cronometrado. Se após 6 min a presa não escolhesse nenhuma das saídas, o experimento era cancelado e reiniciado com outro indivíduo. Uma mesma mosca nunca era utilizada mais de uma vez.

Para evitar que odores deixados pela presas afetassem as rodadas subsequentes, sempre entre uma tentativa e outra o labirinto era lavado com álcool 40%, em seguida com água corrente e seco com papel higiênico. Os filmes plásticos também eram sempre substituídos entre as rodadas do experimento.

Os dados foram analisados utilizando-se um teste binomial (proporção de 0,500).

2.4. Softwares estatísticos e nível de significância

Todas as análises foram feitas utilizando o pacote estatístico SPSS v. 13.0 para Windows (SPSS Inc., 2004), com nível de significância de $P \leq 0,050$ e bicaudais. Os gráficos foram construídos com auxílio do *software* SigmaPlot v. 9.0 (Systat Software Inc, 2004).

3. RESULTADOS

3.1. Parâmetros das teias

Os parâmetros avaliados nas teias com os tufos pintados e controle foram semelhantes entre si (Tabela 3.1).

3.2. Efeito dos tufos no número de presas capturadas e número de buracos na teia

O número de presas menores do que 2 mm (Tabela 3.2; Figura 3.2 a) e o número de buracos na teia (Tabela 3.3; Figura 3.2 b) não diferiram entre os grupos experimentais ao longo das visitas. Apenas a variação ao longo das visitas foi significativa na análise do número de presas menores do que 2 mm (Tabela 3.2) e do número de buracos na teia (Tabela 3.3).

Da mesma forma, o número de presas maiores do que 2 mm não foi diferente entre as teias com os tufos pintados (mediana \pm 75% quartil = $0,00 \pm 1,83 \cdot 10^3$ presas/cm²) e as teias do grupo controle (mediana \pm 75% quartil = $0,00 \pm 1,74 \cdot 10^3$ presas/cm²) (Mann-Whitney U = 266,0; N₁ = 23; N₂ = 24; P = 0,817).

3.3. Efeito dos tufos no tipo de presas capturadas

Os tufos também não influenciaram na quantidade de presas capturadas quando essas foram separadas por ordens (Figura 3.3). Para Diptera a área de captura foi significativa (F = 4,120; gl = 1; P = 0,048), mas não a manipulação experimental (F = 1,527; gl = 1; P = 0,222). Para Hymenoptera, nem a área de captura (F = 0,170; gl = 1; P = 0,832), nem a manipulação experimental (F = 0,723; gl = 1; P = 0,168) foram significativas. Da mesma forma, a manipulação experimental também não influenciou no número de Thysanoptera (Mann-Whitney: U = 239,5; N₁ = 23; N₂ = 24; P = 0,436), Homoptera (Mann-Whitney: U = 218,0;

$N_1 = 23$; $N_2 = 24$; $P = 0,144$), outras ordens (Mann-Whitney: $U = 247,5$; $N_1 = 23$; $N_2 = 24$; $P = 0,495$) e insetos não identificados (Mann-Whitney: $U = 260,5$; $N_1 = 23$; $N_2 = 24$; $P = 0,717$) capturados pelas teias.

A proporção de presas capturadas foi semelhante em ambos os grupos experimentais. Diptera foi a ordem de insetos mais capturada pelas teias, 68,6% no grupo dos tufos pintados e 59,2% no grupo controle, seguido de Hymenoptera, 18,5% e 26,9%, Thysanoptera, 6,1% e 7,8%, Homoptera, 2,2% e 1,5%, outras, 2,3% e 1,8%, e não identificados, 2,3% e 2,8%.

3.4. Efeito dos tufos na proteção da teia

A proporção de teias destruídas não foi diferente entre os grupos experimentais ($\chi^2 = 0,796$; $gl = 2$; $P = 0,672$). No final do primeiro dia 90% das teias ainda estavam intactas (0% de dano) (Figura 3.4). No quarto dia ainda aproximadamente 33% das teias ainda estavam intactas (Figura 3.4), 28% estavam entre 1-50% destruídas e 39% entre 51-100%, independentemente da manipulação experimental.

3.5. Efeito dos tufos na atração de presas em um labirinto em T

O teste da atratividade dos tufos no labirinto em T não mostrou nenhuma diferença significativa entre os grupos. Oito de 20 indivíduos de *D. melanogaster* escolheram o lado do labirinto com o fio de seda com tufos (Binomial; $N_1 = 8$; $N_2 = 12$; $P = 0,503$). *Drosophila melanogaster* levou 122 ± 115 s (média \pm DP) para fazer uma escolha e não apresentou nenhuma preferência pela saída esquerda ou direita do labirinto (Binomial: $N_1 = 6$; $N_2 = 14$; $P = 0,115$).

Tabela 3.1. Média \pm desvio padrão dos parâmetros avaliados nas teias para os experimentos de campo com os tufos das teias de *Gasteracantha cancriformis*.

Parâmetro	Controle	Tufos pintados
Altura da teia (cm)	148 \pm 29	148 \pm 30
Área de captura (cm ²)	673,8 \pm 171,4	622,6 \pm 143,0
Largura da teia (cm)	161 \pm 51	159 \pm 49
N tufos externos	88,0 \pm 28,4	91,8 \pm 27,0
N tufos internos	5,1 \pm 1,4	5,4 \pm 1,6

Tabela 3.2. *Repeaed measures general linear model* para o número de presas presente na teia, após transformação por $\ln(x + 1)$, no experimento do efeito dos tufos na captura de presas em *Gasteracantha cancriformis*. Os graus de liberdades foram multiplicados pelo fator de correção *Greenhouse-Geisser*, no valor de 0,441.

Variável	SS Tipo III	gl	F	P
visita	5,322	2,205	10,904	<0,001
visita * área de captura	1,110	2,205	2,274	0,103
visita * manipulação	0,318	2,205	0,652	0,538
Error (visita)	21,475	97,004		

Tabela 3.3. *Repeaed measures general linear model* para o número de buracos na teia, após transformação por \sqrt{x} , no experimento do efeito dos tufos na captura de presas em *Gasteracantha cancriformis*. Os graus de liberdades foram multiplicados pelo fator de correção *Greenhouse-Geisser*, no valor de 0,439.

Variável	SS Tipo III	gl	F	P
visita	4,416	2,196	6,007	0,003
visita * área de captura	0,164	2,196	0,224	0,820
visita * manipulação	1,134	2,196	1,542	0,218
Error (visita)	32,349	96,608		

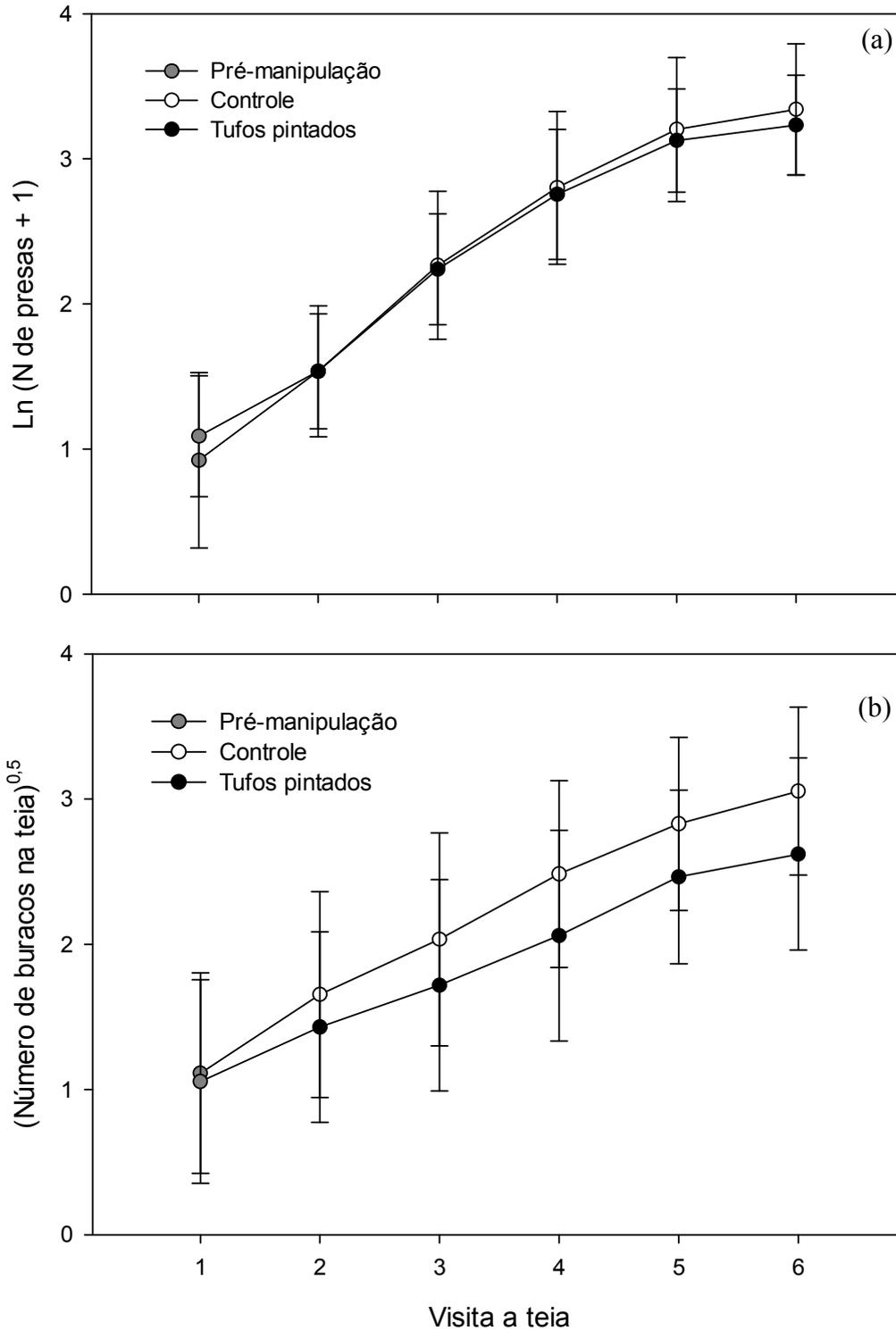


Figura 3.2. (a) Média do $\ln(x + 1)$ do número de presas menores que 2 mm e (b) média da raiz quadrada do número de buracos na teia para o grupo com os tufos pintados e o grupo controle no experimento do efeito dos tufos na captura de presas em *Gasteracantha cancriformis*. A visita número 1 corresponde ao estado das teias antes da manipulação experimental. As barras de erro representam o desvio padrão das médias.

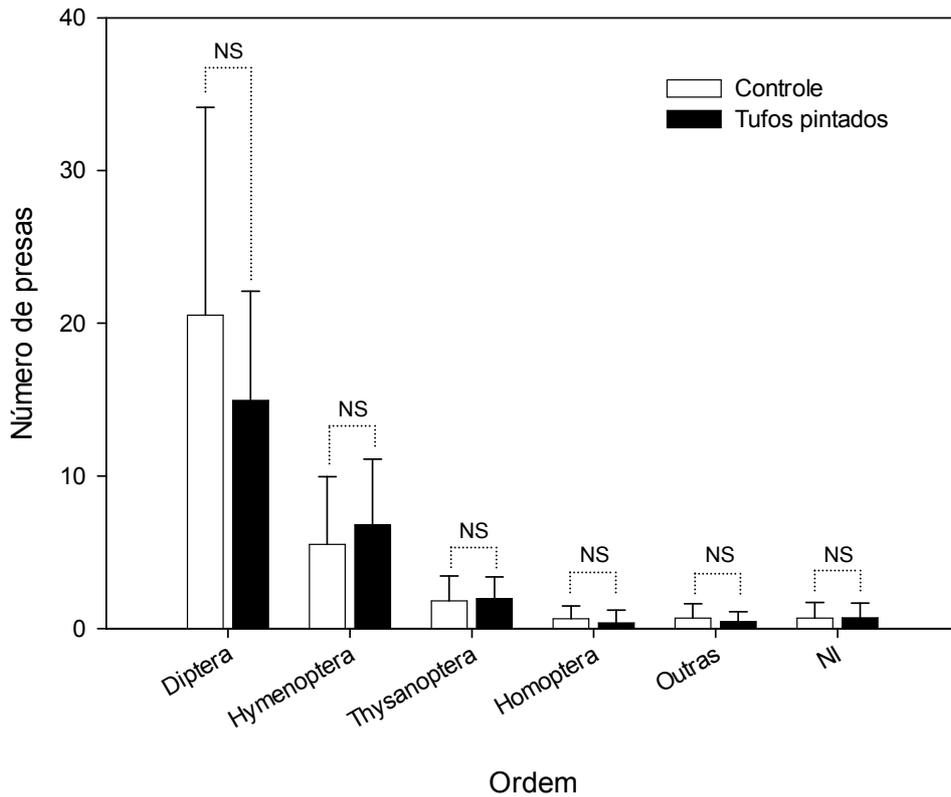


Figura 3.3. Média do número de presas, separadas por ordens, capturadas pelas teias do grupo experimental com os tufos pintados e o grupo controle de *Gasteracantha cancriformis*. As barras de erro representam o desvio padrão das médias. NS: diferença não significativa entre os grupos.

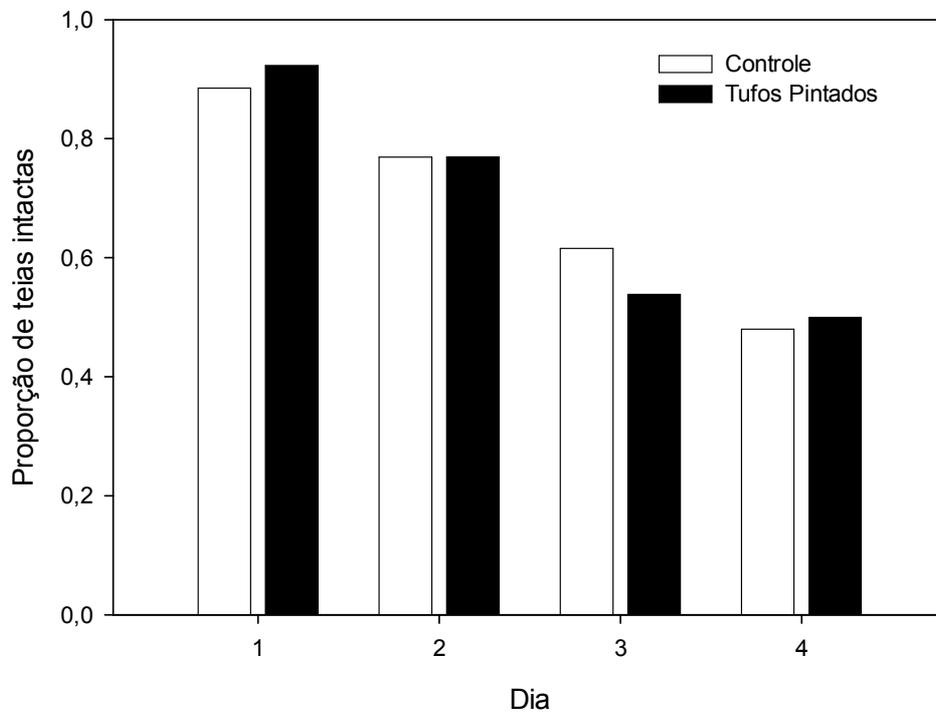


Figura 3.4. Proporção de teias intactas (0% de dano) durante 4 dias consecutivos para o grupo com os tufos pintados e o grupo controle, no experimento do efeito dos tufos na proteção da teia em *Gasteracantha cancriformis*.

4. DISCUSSÃO

Contrariamente à hipótese da atração de presas e à hipótese da proteção da teia, os dados deste trabalho mostram que os tufos são neutros tanto para a captura de presas quanto para a proteção da teia. Os resultados não corroboram a hipótese da atração de presas, pois o número de presas capturadas, menores e maiores do que 2 mm, e o número de buracos na teia foi o mesmo para ambas as manipulações. Quando separadas por ordens, o número de presas capturadas também não diferiu entre os grupos. Além disso, *Drosophila melanogaster* não mostrou nenhuma preferência por fios com ou sem tufos no labirinto em T. Os resultados também não corroboram a hipótese da proteção da teia, pois a taxa de destruição das teias foi a mesma independentemente da manipulação experimental.

Diferentemente dos resultados deste estudo, a hipótese do *stabilimentum* como atração de presas foi corroborada por um grande número de trabalhos (Craig & Bernard, 1990; Tso, 1996; Hauber, 1998; Tso, 1998a; Tso, 1998b; Watanabe, 1999a; Herberstein, 2000; Bruce *et al.*, 2001; Craig *et al.*, 2001; Bruce *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2004; Li, 2005). Segundo essa hipótese os insetos são atraídos para as teias porque o *stabilimentum* possui um espectro de reflectância que ludibria o sistema visual desses animais (Herberstein *et al.*, 2000). No caso de *G. cancriformis*, os tufos parecem ser imperceptíveis para as presas, já que não houve nem redução nem aumento no número e no tipo de presas capturadas, ou preferência destas por fios com ou sem tufos em laboratório.

Além dos resultados deste trabalho duas outras evidências comportamentais contradizem a hipótese da atração de presas. A maioria dos tufos se encontram fora da área de captura, no entanto se os tufos atraíssem presas seria esperado que eles se concentrassem na área de captura de presas. E durante o período da muda *G. cancriformis* não produz teia para a captura de presas, no entanto uma série de tufos são aderidos próximo ao local onde a aranha permanece.

Aparentemente os dados deste Capítulo contrastam com um dos resultados do Capítulo 1, onde foi encontrada uma relação positiva entre o número de tufos e o número de restos de presa na teia. No entanto, é possível que ao invés de atraírem presas, os tufos camuflam a teia para os insetos. Assim, um maior número de tufos na teia significaria uma teia menos perceptível. A tinta preta poderia ter o mesmo efeito que os tufos e por isso não foi encontrada diferença entre os grupos experimentais. O fato dos tufos serem aderidos principalmente nos fios que sustentam a teia é uma evidência a favor dessa hipótese, tendo em vista que esses são os fios de maior calibre, e por isso, possivelmente os mais perceptíveis por parte dos insetos. Porém, se os tufos tornassem os fios de seda menos perceptíveis, seria esperado que no labirinto em T os insetos escolhessem preferencialmente os fios de seda com tufos, o que não aconteceu.

Embora as teias de *G. cancriformis* sejam largas, construídas em locais abertos e os tufos as deixem bastante visíveis, pelo menos aos olhos humanos, a presença do *stabilimentum* não influenciou na taxa de destruição das teias.

Neste estudo, 33% das teias manipuladas e controle ainda estavam intactas após 4 dias de experimento, o que contrasta com outros trabalhos onde após 12h, apenas 10% das teias sem *stabilimentum* estavam intactas enquanto 60% as teias com um falso *stabilimentum* permaneciam inteiras (Eisner & Nowicki, 1983). Ou ainda, o efeito na redução da frequência de dano em 45% em teias com *stabilimentum* quando comparadas com teias sem o ornamento (Blackledge & Wenzel, 1999). Além disso, durante toda a experiência de campo deste trabalho, nunca nenhum pássaro foi visto destruindo ou desviando de teias da espécie. Talvez as teias de *G. cancriformis*, mesmo sem os tufos, sejam percebidas por pássaros.

Como a aranha foi removida da teia, é possível que o efeito dos tufos só seja perceptível quando interagindo com o padrão de coloração das aranhas. No entanto, mesmo que a interação dos tufos com as aranhas produzissem um resultado mais marcante, parece

improvável que os tufos sozinhos não tivessem algum efeito na captura de presas ou proteção da teia.

Em ambos os grupos experimentais a tinta estava presente. É possível que a tinta tenha um efeito muito marcante, positivo ou negativo, na atração de presas ou na proteção da teia, de forma a mascarar o efeito dos tufos. Por exemplo, a tinta poderia deixar a teia mais aparente quando vista por outros sistemas visuais. No entanto, o espectro de reflectância da tinta não corrobora essa idéia e, ainda, esta mesma tinta não influenciou na atração de presas no Capítulo 2. Um outro estudo que utilize teias não manipuladas poderia analisar esta questão.

A maioria das outras hipóteses para a função do *stabilimentum* não parecem explicar a presença dos tufos de *G. cancriformis*. Os tufos são frouxamente presos aos fios, se desfazem com certa facilidade e não são elásticos, e por isso é improvável que o *stabilimentum* nesta espécie funcione como reforço estrutural da teia. Os tufos também não parecem funcionar como barreira física contra predadores, camuflar ou sombrear a aranha, já que eles são aderidos em locais que não encobrem ou disfarçam a forma da aranha.

Em diversos animais, cores e padrões conspícuos funcionam como sinais aposemáticos da eventual impalatabilidade da presa. Da mesma forma, os tufos poderiam avisar a potenciais predadores da presença de uma espécie pouco palatável. As teias da espécie são normalmente construídas em locais visíveis e a aranha possui um abdômen rígido com espinhos, além da própria teia ser pegajosa. Essa hipótese é reforçada pelo fato, descrito acima, de que durante uma das fases mais vulneráveis da vida de uma aranha, a muda, essa espécie permanece em locais abertos e adere uma série de tufos em fios próximos a ela.

Durante esse trabalho um indivíduo de *G. cancriformis* foi observado sendo atacado, sem sucesso, por uma vespa predadora da família Sphecidae. No entanto, *G. cancriformis*, e

outras espécies do mesmo gênero, são encontradas em ninhos de vespas caçadoras de aranhas (Camilo 2002; Elgar & Jebb, 1999).

Em muitos grupos animais as cores também têm um importante papel na relação intraespecífica, funcionando, por exemplo, como sinal da vitalidade e da saúde imunológica de machos de algumas espécies de pássaros (Blount *et al.*, 2003). A princípio este não é o caso em Araneoidea, que, segundo Foelix (1996), possuem uma visão muito deficiente. No entanto são escassos os estudos de visão em Araneidae (Tiedemann *et al.*, 1986) e aparentemente nenhum estudo testou a acuidade visual e percepção de cores em machos dessa família.

Por fim, há a possibilidade de que o *stabilimentum* em *G. cancriformis* tenha tido alguma função no passado evolutivo da espécie, mas atualmente essas forças seletivas desapareceram. Em *Argiope*, entretanto, o *stabilimentum* representa cerca de 10% do peso seco das teias (Blackledge, 1998b). Assim, há um custo energético associado à construção do *stabilimentum* e dessa forma seria esperado que, se não houvesse nenhuma força seletiva atuando sobre sua manutenção, houvesse, ao contrário, uma força seletiva para que ele desaparecesse.

Portanto, assim como em diversos estudos sobre *stabilimentum*, a função dos tufos nas teias de *Gasteracantha cancriformis* permanece controversa. É interessante que duas das principais hipóteses para explicar o *stabilimentum*, atração de presas e proteção da teia, não se apliquem à espécie, bem como a maioria das outras hipóteses sobre a função destas estruturas. Assim, este trabalho abre a possibilidade de se testar e elaborar outras hipóteses, como aposematismo e camuflagem da teia, sobre a função dos ornamentos nas teias das aranhas.

Considerações finais

Neste trabalho foram encontrados pelo menos oito fenótipos de *Gasteracantha cancriformis*: amarelo com espinhos pretos; branco com espinhos pretos; preto e branco com espinhos pretos; laranja/vermelho com espinhos pretos; amarelo com espinhos avermelhados; branco com espinhos avermelhados; preto e branco com espinhos avermelhados; e laranja com espinhos avermelhados.

A hipótese da atração de presas, a mais estudada para explicar padrões conspícuos em teias e no corpo de aranhas de teia orbicular, não parece se aplicar para as colorações e tufos de *G. cancriformis*. Os seguintes resultados indicam essa conclusão:

(1) Embora no Capítulo 1 tenha sido encontrada uma relação positiva entre o tamanho da aranha e o número de presas presentes na teia, a coloração da aranha, quando comparada entre os morfos, ou com indivíduos pintados de preto ou amarelo, não influenciou no número de presas capturadas, no número de buracos na teia, ou no resto de presas presentes na teia.

(2) Da mesma forma, embora tenha sido encontrada uma correlação positiva entre o número de tufos externos e o número de restos de presa na teia, não foi encontrada relação entre o número de tufos internos ou externos e o número de insetos na teia ou o número de buracos na teia. Ainda, quando manipulados experimentalmente (Capítulo 2), os tufos não tiveram influência no número de buracos na teia, no número de insetos na teia ou no tipo de presas capturadas.

(3) *Drosophila melanogaster* não mostrou nenhuma preferência pelas colorações de *G. cancriformis*, ou por aranhas pintadas de preto; e também não mostrou preferência por fios de seda com ou sem tufos.

A hipótese da proteção da teia, onde os tufos seriam um aviso a grandes animais que poderiam destruir a teia, também não parece se aplicar, pois independentemente da manipulação experimental, as teias foram destruídas na mesma proporção.

Sendo assim, este estudo abre a possibilidade de se pesquisar diversas outras hipóteses para explicar o polimorfismo, o padrão de cores e os tufos em *Gasteracantha cancriformis*.

O acompanhamento do desenvolvimento da espécie no campo e em laboratório, bem como estudos com cruzamentos, poderiam elucidar a genética do polimorfismo e se há algum efeito do ambiente no padrão de cores.

O estudo do microambiente que cada morfo ocupa, a análise das proporções dos morfos em ambientes com diferentes coberturas vegetais, assim como uma análise da sobrevivência destes morfos, poderia mostrar se cada um dos morfos está mais adaptado a microambientes com luminosidades variadas.

A análise do tipo de presas capturadas por cada morfo, comparando-se com a disponibilidade de presas, poderia mostrar se os diferentes morfos capturam tipos específicos de presas.

A análise da biomassa das presas capturadas poderia indicar se diferentes morfos capturam, em peso total, uma quantidade diferente de presas.

O estudo em campo que removesse os tufos das teias e comparasse com teias com tufos não removidos, bem como uma análise da capacidade de insetos de discriminar teias com e sem tufos poderia testar a hipótese de que os tufos tornam a teia críptica.

O estudo mais aprofundado da acuidade visual de machos e fêmeas de *G. cancriformis* poderia indicar se as cores e os tufos da espécie têm algum papel na relação intraespecífica.

A hipótese de que as colorações e os tufos são aposemáticos poderia ser testada analisando-se a aceitação de *G. cancriformis* por parte dos seus predadores, juntamente com

uma análise da sobrevivência dos morfos no campo. Poderia-se ainda comparar a proporção de morfos capturados por vespas caçadoras de aranha com a proporção de morfos na população.

Estudos adicionais que testassem a hipótese da captura de presas e da proteção da teia em outras localidades, em outros ambientes, ou com metodologias diferentes poderiam confirmar ou contrariar os resultados deste trabalho.

Concluindo, *Gasteracantha cancriformis* é uma espécie diurna, facilmente encontrada em campo, o que a torna um bom modelo para se estudar diversas questões ecológicas e evolutivas. Muitas perguntas interessantes surgiram a partir desse estudo e, assim, espero que os resultados dessa dissertação sirvam de estímulo para que outros pesquisadores também elaborem e testem hipóteses sobre o polimorfismo, a coloração e o *stabilimentum* de *G. cancriformis*, e de outras aranhas.

Bibliografia

- Blackledge TA. 1998a. Signal conflict in spider webs driven by predators and prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 265: 1991-1996.
- Blackledge TA. 1998b. Stabilimentum variation and foraging success in *Argiope aurantia* and *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae). *Journal of Zoology, London*, 246: 21-27.
- Blackledge TA & Wenzel JW. 1999. Do stabilimenta in orb webs attract prey or defend spiders? *Behavioral Ecology*, 10: 372-376.
- Blackledge TA & Wenzel, JW. 2001. Silk mediated defense by an orb web spider against predatory mud-dauber wasps. *Behaviour*, 138: 155.
- Blount JD, Neil BM, Birkhead TR & Sural PF. 2003. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in Zebra Finches. *Science*, 300: 125-127.
- Briscoe AD & Chittka L. 2001. The evolution of colour vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 46: 471-510.
- Bruce MJ, Herberstein ME & Elgar MA. 2001. Signalling conflict between prey and predator attraction. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 786-794.
- Bruce MJ, Heiling AM & Herberstein ME. 2004. Web decorations and foraging success in '*Araneus' eburnus* (Araneae: Araneidae). *Annales Zoologici Fennici*, 41: 563-575.
- Burt Jr EH. 1981. The adaptiveness of animal colors. *BioScience*, 31: 723-729.
- Camillo E & Brescovit AD. 2000. Spider prey (Araneae) of *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 48: 647-656.
- Camillo E. 2002. The natural history of the mud-dauber wasp *Sceliphron fistularium* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern of Brazil. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 50: 127-134.
- Chittka L & Wells H. 2004. Color vision in bees: mechanisms, ecology, and evolution. In: *Complex worlds from simpler nervous systems* (Ed. by Prete, F. R.), pp. 165-191. Massachusetts, EUA: MIT Press.
- Clarke B. 1969. The evidence for apostatic selection. *Heredity*, 24: 347-352.
- Craig CL. 1988. Insect perception of spider orb webs in three light habitats. *Functional Ecology*, 2: 277-282.
- Craig CL. 1989. Alternative foraging modes of orb web weaving spiders. *Biotropica*, 21: 257-264.
- Craig CL & Bernard GD. 1990. Insect attraction to ultraviolet-reflecting spider webs and web decorations. *Ecology*, 71: 616-623.
- Craig CL. 1994. Limits to learning: effects of predator patterns and colour on perception and avoidance-learning by prey. *Animal Behaviour*, 47: 1087-1099.
- Craig CL, Bernard GD & Coddington JA. 1994. Evolutionary shifts in the spectral properties of spider silks. *Evolution*, 48: 287-296.

- Craig CL & Ebert K. 1994. Colour and pattern in predator-prey interactions: the bright body colours and patterns of a tropical orb-spinning spider attract flower-seeking prey. *Functional Ecology*, 8: 616-620.
- Craig CL, Weber RS & Bernard GD. 1996. Evolution of predator-prey systems: spider foraging plasticity in response to the visual ecology of prey. *The American Naturalist*, 47: 205-229.
- Craig CL, Wolf SG, Davis LD, Hauber ME & Maas JL. 2001. Signal polymorphism in the web-decorating spider *Argiope argentata* is correlated with reduced survivorship and the presence of stingless bees, its primary prey. *Evolution*, 55: 986-993.
- Dias SC. 2004. Color pattern changes in *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Aranea, Theraphosidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21: 153-154.
- Eberhard WG. 1973. Stabilimenta on the webs of *Uloborus diversus* (Araneae: Uloboridae) and other spiders. *Journal of Zoology, London*, 171: 367-384.
- Eberhard WG. 1990. Function and Phylogeny of Spider Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 341-372.
- Eberhard WG. 2003. Substitution of silk stabilimenta for egg sacs by *Allocyclosa bifurca* (Araneae: Araneidae) suggests that silk stabilimenta function as camouflage devices. *Behaviour*, 140: 847-868.
- Edmunds J. 1986. The stabilimenta of *Argiope flavipalpis* and *Argiope trifasciata* in West Africa, with a discussion of the function of stabilimenta. In: *Proceedings of the 9th international congress of Arachnology* (Ed. by Eberhard, W. G., Lubin, Y. D. & Robinson, B.), pp. 61-72. Panamá: Smithsonian.
- Edmunds M & Edmunds J. 1986. The defensive mechanism of orb-weavers (Araneae: Araneidae) in Ghana, West Africa. In: *Proceedings of the 9th international congress of Arachnology* (Ed. by Eberhard, W. G., Lubin, Y. D. & Robinson, B.), pp. 73-89. Panamá: Smithsonian. *apud* Hauber, ME. 2002. Conspicuous coloration attracts prey to a stationary predator. *Ecological Entomology*, 27: 686-691.
- Eisner T & Nowicki S. 1983. Spider web protection through visual advertisement: role of the stabilimentum. *Science*, 219: 185-186.
- Elgar MA & Jebb M. 1999. Nest provisioning in the mud-dauber wasp *Sceliphron laetum* (F. Smith): body mass and taxa specific prey selection. *Behaviour*, 136: 147-159.
- Endler JA. 1992. Signals, signal conditions and the direction of evolution. *The American Naturalist*, 139: S125-S153.
- Ewer RF. 1972. The devices in the web of the west african spider *Argiope flavipalpis*. *Journal of Natural History*, 6: 159-167.
- Foelix RF. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford and New York: Oxford University Press and Georg Thieme Verlag. 330p.
- Gittleman JL & Harvey PH. 1980. Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, 286: 149.
- Gonzaga MO & Vasconcellos-Neto J. 2005. Testing the functions of detritus stabilimenta in webs of *Cyclosa filineata* and *Cyclosa morretes* (Araneae: Araneidae): do they attract prey or reduce risk of predation? *Ethology*, 111: 479-491.
- Graf B & Nentwing W. 2001. Ontogenetic change in coloration and web-building behavior in the tropical spider *Eriophora fuliginea* (Araneae, Araneidae). *Journal of Arachnology*, 29: 104-110.

- Greenwood JJD, Wood EM & Batchelor S. 1981. Apostatic selection of distasteful prey. *Heredity*, 47: 27-34.
- Gregory BM. 1989. Field observations of *Gasteracantha cancriformis* (Araneae, Araneidae) in a Florida mangrove stand. *Journal of Arachnology*, 17: 119-120.
- Hart NS, Partridge JC, Cuthill IC & Bennet ATD. 2000. Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the black bird (*Turdus merula* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 186: 375-387.
- Hauber ME. 1998. Web decorations and alternative foraging tactics of the spider *Argiope appensa*. *Ethology Ecology & Evolution*, 10: 47-54.
- Hauber ME. 2002. Conspicuous coloration attracts prey to a stationary predator. *Ecological Entomology*, 27: 686-691.
- Heiling AM, Herberstein ME & Chittka L. 2003. Crab-spiders manipulate flower signals. *Nature*, 421: 334.
- Herberstein ME. 2000. Foraging behaviour in orb-web spiders (Araneidae): Do web decorations increase prey capture success in *Argiope keyserlingi* Karsch, 1878? *Australian Journal of Zoology*, 48: 217-223.
- Herberstein ME, Craig CL, Coddington JA & Elgar MA. 2000. The functional significance of silk decorations of orb-web spiders: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 75: 649-669.
- Herberstein ME & Tso I. 2000. Evaluation of formulae to estimate the capture area and mesh height of orb webs (Araneidae, Araneae). *Journal of Arachnology*, 28: 180-184.
- Hoese FJ, Law EAJ, Rao D & Herberstein ME. 2006. Distinctive yellow bands on a sit-and-wait predator: prey attractant or camouflage? *Behaviour*, 143: 763-781.
- Horton C. 1980. A defensive function for the stabilimenta of two orb weaving spiders (Araneae: Araneidae). *Psyche*, 87: 13-20.
- Humphreys WF. 1992. Stabilimenta as parasols: shade construction by *Neogea* sp. (Araneae: Araneidae, Argiopinae) and its thermal behaviour. *Bulletin of the British arachnological Society*, 9: 47-52. *apud* Herberstein ME, Craig CL, Coddington JA & Elgar MA. 2000. The functional significance of silk decorations of orb-web spiders: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 75: 649-669.
- Kelber A. 2001. Receptor based models for spontaneous colour choices in flies and butterflies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 231-244.
- Kevan PG, Chittka L & Dyer AG. 2001. Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *The Journal of Experimental Biology*, 204.
- Levi HW. 1978. The American Orb-weaver Genera *Colpopeira*, *Micrathena* and *Gasteracantha* North of Mexico (Araneae, Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 148: 417-442.
- Levi HW. 1996. The American Orb Weavers *Hypognatha*, *Encyosaccus*, *Xylethrus*, *Gasteracantha*, and *Enacrosoma* (Araneae, Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 155: 89-157.
- Li D, Lim MLM, Seah WK & Tay SL. 2004. Prey attraction as a possible function of discoid stabilimenta of juvenile orb-spinning spiders. *Animal Behaviour*, 68: 629-635.

- Li D. 2005. Spiders that decorate their webs at higher frequency intercept more prey and grow faster. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 1753-1757.
- Lim MLM & Li D. 2006. Extreme ultraviolet sexual dimorphism in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89: 397-406.
- Lubin YD. 1975. Stabilimenta and barrier webs in the orb webs of *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) on Daphne and Santa Cruz Islands, Galapagos. *Journal of Arachnology*, 2: 119-126.
- Merilaita S. 2003. Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage. *Evolution*, 57: 1248-1254.
- Moment GB. 1962. Reflexive selection: a possible answer ta an old puzzle. *Science*, 136: 262-263.
- Muma MH. 1971. Biological and behavioral notes on *Gasteracantha cancriformis* (Arachnida: Araneidae). *The Florida Entomologist*, 54: 345-351.
- Nentwing W & Rogg H. 1988. The cross stabilimentum of *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae)- nonfunctional or a nonspecific stress reaction? *Zoologischer Anzeiger*, 221: 248-266.
- Odeen A & Hastad O. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 Opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 20: 855-861.
- Olive CW. 1980. Foraging specialization in orb-weaving spiders. *Ecology*, 61: 1133-1144.
- Oliveira-Filho AT & Ratter JA. 2002. Vegetation Physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: *The Cerrados of Brazil* (Ed. by Oliveira, P. S. & Marquis, R. J.), pp. 91-120. New York, EUA: Columbia University Press.
- Oxford GS & Gillespie RG. 1998. Evolution and ecology of spider coloration. *Annual Review of Entomology*, 43: 619-643.
- Oxford GS. 1999. Significado evolutivo de la variación de color en los artrópodos: lecciones de las arañas. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 619-635.
- Oxford GS & Gillespie RG. 2001. Portraits of evolution: studies of coloration in Hawaiian spiders. *BioScience*, 51: 521-528.
- Pearn SM, Bennet ATD & Cuthill IC. 2001. Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgeriar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 2273-2279.
- Peitsch D, Fietz A, Hertel H, Souza J, Ventura DF & Menzel R. 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 170: 23-40.
- Rehnberg BG. 1987. Selection of spider prey by *Trypoxylon politum* (Say) (Hymenoptera: Sphecidae). *Canadian Entomologist*, 119: 189-194.
- Robinson MH & Robinson B. 1970. The stabilimentum of the orb web spider, *Argiope argentata*: an improbable defence against predators. *Canadian Entomologist*, 102: 641-655.
- Robinson MH & Robinson BC. 1973. The stabilimenta of *Nephila clavipes* and the origins of stabilimentum-building in araneids. *Psyche*: 277-288.

- Robinson MH & Robinson BC. 1978. Thermoregulation in orb-web spiders: new descriptions of thermoregulatory postures and experiments on the effects of posture and coloration. *Zoological Journal of The Linnean Society*, 64: 87-102.
- Rodriguez-Girones MA & Santamaria L. 2004. Why are so many bird flowers red? *Plos Biology*, 2: 1515-1519.
- Rypstra AL. 1984. A relative measure of predation on web-spiders in temperate and tropical forests. *Oikos*, 43: 129-132.
- Sandoval CP. 1994. Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, 8: 701-707.
- Schoener TW & Spiller DA. 1992. Stabilimenta characteristics of the spider *Argiope argentata* on small islands: support of the predator-defense hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 309-318.
- Sherman PM. 1994. The orb-web: an energetic and behavioural estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies. *Animal Behaviour*, 48: 19-34.
- Taylor LR. 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *The Journal of Animal Ecology*, 32: 99-117.
- Théry M, Debut M, Gomez D & Casas J. 2004. Specific color sensitivities of prey and predator explain camouflage in different visual systems. *Behavioral Ecology*, 16: 25-29.
- Thompson V. 1984. Polymorphism under apostatic and aposematic selection. *Heredity*, 53: 677-686.
- Tiedemann KB, Ventura DF & Ades C. 1986. Spectral sensitivities of the eyes of the orb web spider *Argiope argentata* (Fabricius). *Journal of Arachnology*, 14: 71-78.
- Tolbert WW. 1975. Predator avoidance behaviors and web defensive structures in the orb weavers *Argiope aurantia* and *Argiope trifasciata* (Araneae, Araneidae). *Psyche*, 92: 29-52.
- Tso IM. 1996. Stabilimentum of the garden spider *Argiope trifasciata*: a possible prey attractant. *Animal Behaviour*, 52: 183-191.
- Tso IM. 1998a. Stabilimentum-decorated webs spun by *Cyclosa conica* (Araneae, Araneidae) trapped more insects than undecorated webs. *Journal of Arachnology*, 26: 101-105.
- Tso IM. 1998b. Isolated spider web stabilimentum attracts insects. *Behaviour*, 135: 311-319.
- Tso IM, Tai PL, Ku TH, Kuo CH & Yang EC. 2002. Colour-associated foraging success and population genetic structure in a sit-and-wait predator *Nephila maculata* (Araneae: Tetragnathidae). *Animal Behaviour*, 63: 175-182.
- Tso IM, Lin CW & Yang EC. 2004. Colourful orb-weaving spiders, *Nephila pilipes*, through a bee's eyes. *Journal of Experimental Biology*, 207: 2631-2637.
- Tso IM, Liao CP, Huang RP & Yang EC. 2006. Function of being colorful in web spiders: attracting prey or camouflaging oneself. *Behavioral Ecology*, 17: 606-613.
- Uetz GW & Hartsock SP. 1986. Prey selection in an orb-weaving spider: *Micrathena gracilis* (Araneae: Araneidae). *Psyche*, 94: 103-116.
- Waldock JM. 1991. The colour-forms of the christmas spider *Gasteracantha minax* in south-western Australia. *The Western Australian Naturalist*, 18: 207-215.

- Wallace AR. 1869. The Malay Archipelago. Project Gutenberg.
- Watanabe T. 1998. Prey attraction as a possible function of the silk decoration of the uloborid spider *Octonoba sybotides*. *Behavioral Ecology*, 10: 607-611.
- Watanabe T. 1999a. Prey attraction as a possible function of the silk decoration of the uloborid spider *Octonoba sybotides*. *Behavioral Ecology*, 10: 607-611.
- Watanabe T. 1999b. Stabilimentum-decorated webs spun by *Cyclosa conica* (Araneae, Araneidae) trapped more insects than undecorated webs. *Behavioral Ecology*, 10: 607-611.
- Watanabe T. 2000. Web tuning of an orb-web spider, *Octonoba sybotides*, regulates prey-catching behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 565-569.
- Wise DH. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge, GB: Cambridge University Press. 328p.
- Zschokke S. 2002. Ultraviolet reflectance of spiders and their webs. *Journal of Arachnology*, 30: 246-254.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)