

Universidade de São Paulo
Instituto de Psicologia
Neurociências e Comportamento

**EVOLUÇÃO DO CLEPTOPARASITISMO EM *ARGYRODES ELEVATUS*
(THERIDIIDAE, ARANEAE)**

Dissertação de mestrado
Maio / 2009

aluno: Marco Cesar Silveira
orientador: Hilton Ferreira Japyassú

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

**EVOLUÇÃO DO CLEPTOPARASITISMO EM *ARGYRODES ELEVATUS*
(THERIDIIDAE, ARANEAE)**

Marco Cesar Silveira

Dissertação entregue ao Departamento de Neurociências e Comportamento do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção de título de Mestre em Neurociências e Comportamento.

Orientação: Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassú

São Paulo, Maio de 2009

AGRADECIMENTOS

São muitos os que contribuíram para este trabalho, dentre acadêmicos e não acadêmicos, professores e alunos, amigos e irmãos, biólogos, psicólogos, pedagogos, bioquímicos, músicos, filósofos...

Dentre tantos, torno público o meu 'muito obrigado':

Ao amigo e orientador Hilton Japyassú, pela transmissão lamarckiana de caracteres;

Aos etólogos Camila, Danilo, Vanessa e Tatiana, por tudo que aprendemos juntos, no laboratório, no campo e na vida; pela força braçal, moral e afetiva;

Ao Dr. Antônio Brescovit, por identificar os animais; aos amigos Claudião e Igor, pelo grande apoio nas coletas; Danilo, Flávio e Rafael, pela disposição de sempre contribuir com belas fotos; e a todos os pesquisadores, estagiários e funcionários do Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan, por diversos motivos, dos quais os principais, sem dúvida, são o companheirismo e o bom humor;

Aos docentes Emma Otta, Fernando Ribeiro, Vera Bussab, César Ades, Ricardo Pinto da Rocha, John Wenzel. Não só pelo primor de suas aulas, mas por importantes observações sobre o projeto e a execução deste trabalho;

Aos membros dos laboratórios LAL, FiliLal, e LIEE (ecofisiologia evolutiva), com os quais sempre tive conversas muito enriquecedoras;

À minha família, que investiu em mim com muito amor;

Ao Futebol de toda quinta-feira, ao Chorinho de toda terça-feira, e às demais tradições, simplesmente por serem tradições;

Ao Conselho Nacional de Pesquisa – CNPq, pelo financiamento;

Ao anônimo que, certo dia, espontaneamente, me desejou um bom dia;

À Lucia, a quem dedico esta dissertação.

ÍNDICE

Resumo.....	3
Abstract.....	4
Apresentação.....	5
SEÇÃO 1: Das diversas formas de cleptoparasitismo e como se manifestam em <i>Argyrodes elevatus</i>	
Cleptoparasitismo.....	6
Tipos de cleptoparasitismo.....	7
Cleptoparasitismo em abelhas: uma nomenclatura a parte.....	8
Cleptoparasitismo em aranhas.....	9
Nossas observações.....	10
Metodologia.....	12
Sujeitos experimentais.....	12
Manutenção das aranhas em laboratório.....	13
Observando o cleptoparasitismo.....	14
Resultados e discussão.....	15
Atividade geral de <i>Argyrodes elevatus</i>	15
Furtos de presa capturada.....	17
Alimentar-se com o hospedeiro.....	19
<i>Argyrodes elevatus</i> , também araneófago.....	21
Comportamentos agonistas entre hospedeira e cleptoparasita.....	25
Captura de presas vivas.....	26
Roubo de ooteca.....	27
Considerações.....	29
SEÇÃO 2 – <i>Argyrodes elevatus</i> em teia de <i>Latrodectus curacaviensis</i>: análise quantitativa do cleptoparasitismo	
Categorização do comportamento de <i>Argyrodes elevatus</i>	31
Metodologia.....	32
Protocolo de registro em vídeo.....	32

Transcrição e decodificação das sequências.....	33
Conexões entre categorias e elaboração do fluxograma.....	33
Resultados e discussão.....	35
Categorias comportamentais observadas no forrageamento de <i>Argyrodus elevatus</i>	35
Conexões entre categorias: fluxogramas.....	47
Fluxogramas de <i>Faiditus ululans</i> e <i>Argyrodus elevatus</i>	49
Considerações.....	57
SEÇÃO 3: Implicações evolutivas sobre o cleptoparasitismo em <i>Argyrodus elevatus</i>	
Hipóteses evolutivas sobre o cleptoparasitismo em Argyrodoinae.....	58
Plasticidade e evolução comportamental.....	60
Metodologia.....	63
Comparação entre categorias de diferentes espécies.....	63
Conectando categorias: rotinas comportamentais.....	64
Resultados e discussão.....	66
Comparando categorias.....	66
Distribuição das categorias comportamentais na filogenia.....	68
A importância do contexto no comportamento.....	71
Rotinas como caracteres.....	72
Rotinas como estados.....	73
Considerações.....	76
SEÇÃO 4: Considerações finais	
As hipóteses evolutivas sobre cleptoparasitismo: nossas contribuições.....	78
Como explicar o aumento da plasticidade comportamental de <i>Argyrodus elevatus</i> ?.....	80
Referências bibliográficas.....	87

RESUMO

O cleptoparasitismo é uma interação entre animais que consiste no furto ou roubo de itens alimentares já coletados ou processados. Este tipo de interação ocorre em diversos táxons animais. Entre aranhas, a subfamília Argyrodinae (Theridiidae) é um dos grupos com mais espécies cleptoparasitas. Neste estudo, apresentamos um apanhado de ações que o cleptoparasita *Argyrodes elevatus* foi capaz de realizar nas teias de aranhas hospedeiras. As principais espécies de hospedeiras observadas foram *Latrodectus curacaviensis*, *Latrodectus geometricus* e *Achaearanea tepidariorum* (Theridiidae); destas, apenas *A. tepidariorum* é uma hospedeira natural de *A. elevatus*. A maioria das observações se deu em laboratório, mas também relatamos dados de campo. Registramos que *A. elevatus* pode, na teia de sua hospedeira, furtar presas sem ser percebido ou roubá-las coercivamente. Ele pode ainda furtar ootecas; capturar presas por si próprio e até mesmo predar a aranha hospedeira. Em seguida, apresentamos as sequências de categorias comportamentais que *A. elevatus* executa durante o furto de presas em teias da hospedeira *L. curacaviensis*. A partir destas sequências, o programa EthoSeq nos mostra os conjuntos de categorias com mais probabilidade de conexão entre si (rotinas comportamentais) e nos permite a elaboração de um fluxograma do comportamento de furto de presas. Posteriormente, comparamos as categorias e as rotinas comportamentais que ocorrem no furto de presas com as categorias e rotinas que ocorrem no forrageamento de aranhas não cleptoparasitas. Com isto, demonstramos que *A. elevatus* tem maior plasticidade comportamental e capacidade cognitiva mais alta que espécies não cleptoparasitas da mesma família. Esta maior plasticidade comportamental está associada à execução, em contexto de aquisição de alimento, de comportamentos que são típicos de outros contextos, como agonismo ou exploração de novos ambientes. *A. elevatus*, portanto, é adaptado a lidar simultaneamente com diferentes contextos na teia de uma hospedeira. Pudemos, desta maneira, acrescentar elementos às propostas atuais que procuram explicar a evolução do cleptoparasitismo em Argyrodinae, em especial no que se refere à plasticidade comportamental. Por fim, propomos um modelo que mostra que a causa imediata do aumento da capacidade cognitiva de *A. elevatus* pode ser um aumento na interação entre diferentes módulos cognitivos nesta espécie.

Palavras chave: *Argyrodes elevatus*; Theridiidae; cleptoparasitismo; evolução comportamental.

ABSTRACT

Kleptoparasitism is an animal interaction consisting in stealth of collected or processed food items. It occurs on many animal taxa. Among spiders, the subfamily Argyrodinae (Araneae) is one of the groups with more kleptoparasite species. In this study, we present a set of different actions that the kleptoparasite *Argyrodes elevatus* can do in host spiders' webs. Observed host species were mainly *Latrodectus curacaviensis*, *Latrodectus geometricus* and *Achaearanea tepidariorum* (Theridiidae), but only *A. tepidariorum* is a natural host of *A. elevatus*. Most observations were made in laboratory, but we also included field data. We registered that *A. elevatus*, in a host web, can steal a prey item without being perceived by the host spider, or rob it coercively. We also observed *A. elevatus* stealing eggsac, capturing preys by himself, and killing the host spider. We present sequences of behavioural units that *A. elevatus* performs during the stealth of preys in *L. curacaviensis*' webs. From these sequences, the software EthoSeq shows the sets of behavioural units with higher probability of connection. These sets are called 'behavioural routines'. After that, we could build an ethogram and compare the units and routines of *A. elevatus* prey stealth behaviour with the units and routines of non-kleptoparasite spiders prey capture behaviour. With this comparison we show that *A. elevatus* has a higher behavioural plasticity and cognitive ability than non-kleptoparasite theridiid spiders. The higher behavioural plasticity is related to the occurrence; during foraging bouts, of behaviours typical of other contexts, such as agonism or site selection. Therefore, *A. elevatus* is adapted to behave in many different contexts simultaneously in a host web. Our results improve the current hypothesis concerning evolution of kleptoparasitism in Argyrodinae through the discovery of further plasticity in the taxa. Furthermore, we propose a model for the increase in the cognitive ability of *A. elevatus*. In this model, cognitive increase is obtained through the interaction between distinct cognitive modules in this species.

Key words: *Argyrodes elevatus*; Theridiidae; kleptoparasitism; behavioural evolution.

APRESENTAÇÃO

O texto que segue é dividido em quatro partes, ou seções. A primeira traz uma breve revisão bibliográfica sobre a interação a que chamamos de 'cleptoparasitismo', e em seguida aborda a história natural da aranha cleptoparasita *Argyrodes elevatus*, por meio de nossas observações em campo e em laboratório. Nesta primeira seção é relatada a ação do cleptoparasita em teias de diferentes aranhas hospedeiras, e estão descritos os eventos ocorridos em observações casuais, tais como furtos de presa, furtos de ooteca, predação de aranhas hospedeiras e interações agonísticas entre hospedeira e cleptoparasita.

A segunda seção faz a análise quantitativa do comportamento do cleptoparasita, baseada em dez sessões de filmagens de furto ou compartilhamento de presas em teias de *Latrodectus curacaviensis*. É nesta seção que as categorias comportamentais são descritas detalhadamente. As conexões mais frequentes entre cada uma destas categorias são apresentadas na forma de fluxogramas.

A seção 3 faz a análise comparativa do furto realizado por *Argyrodes elevatus* com a predação realizada por aranhas não cleptoparasitas. Esta comparação é feita através das sequências de categorias mais prováveis (rotinas comportamentais) executadas pelas espécies, e é discutida a partir de uma abordagem evolutiva.

Por fim, a seção 4 – intitulada 'Considerações finais' – revê as propostas atuais de evolução do cleptoparasitismo na subfamília Argyrochinae, apresentadas na seção anterior, incluindo as conclusões e propostas do presente estudo, em especial no que se refere à plasticidade comportamental de *Argyrodes elevatus*. Ainda nesta seção, procuramos apontar as causas evolutivas e imediatas desta alta plasticidade comportamental nesta espécie.

SEÇÃO 1: DAS DIVERSAS FORMAS DE CLEPTOPARASITISMO E COMO SE MANIFESTAM EM *ARGYRODES ELEVATUS*

Cleptoparasitismo

O termo cleptoparasitismo é utilizado para designar uma forma de interação inter ou intraespecífica, na qual um animal furta ou usufrui de itens alimentares obtidos por outro. A origem deste termo remete à ação de furto ou roubo (*'kleptein'*, do grego: roubar, furtar), dado que esta forma de interação se aproxima da nossa concepção humana de roubo (Crespi e Abbot, 1999). A literatura pode apresentar outras expressões para descrever este comportamento, tais quais *'piracy'*, *'robbing'* ou *'stealing'*; estes termos, por sua vez, podem estar carregados de conotações antropomórficas (Giraldeau e Caraco, 2000).

O comportamento cleptoparasita se manifesta em diversos táxons. A lista de grupos de animais nos quais existem espécies ditas cleptoparasitas inclui cnidários, platelmintos, anelídeos, diversos grupos de artrópodes, moluscos, equinodermos, peixes, répteis, aves e mamíferos terrestres e aquáticos (Iyengar, 2008a). Dentro desta ampla distribuição taxonômica, as formas de interação entre cleptoparasita e hospedeiro são, naturalmente, muito variadas. Faz-se necessária, desta forma, uma análise mais minuciosa destas interações nos diferentes grupos, o que pode proporcionar uma definição clara e única para todos os eventos nos quais um indivíduo se vale do esforço de forrageamento de outro.

Foi com esse intuito que Brockmann e Barnard (1979) fizeram uma revisão sobre o cleptoparasitismo em aves, na qual compilam diversas expressões que se referem a este comportamento, tais quais *'piracy'*, *'food parasitism'* e *'pilfering'*, e os fundem em um único termo, *'kleptoparasitism'*, citado inicialmente por Rothschild e Clay (1952 *apud* Brockmann e Barnard, 1979). Frente à distribuição taxonômica deste comportamento, os autores concluem que o cleptoparasitismo evoluiu independentemente diversas vezes dentro da classe Aves. Eles então apresentam uma

série de características ecológicas comuns às espécies que apresentam cleptoparasitismo, tais quais: (i) presa com grande disponibilidade e alto valor nutritivo, (ii) habitat com facilidade de acesso ao hospedeiro pelo cleptoparasita, e (iii) densidade populacional do hospedeiro maior que a do cleptoparasita. Este conjunto de fatores que, segundo Brockmann e Barnard (1979), favoreceriam o surgimento do cleptoparasitismo são contestados por Iyengar (2008a). De acordo com esta autora, esses fatores fazem sentido apenas para animais com características inerentes às aves (tais como alta capacidade locomotora, mobilidade rápida e tridimensional), e não se aplicam a outros grupos animais, como invertebrados marinhos planctônicos – entre os quais também ocorre cleptoparasitismo (Iyengar, 2008b; Morissette e Himmelmann, 2000).

Morand-Ferron *et al.*(2007) ampliam a revisão realizada por Brockmann e Barnard (1979), e testam não só a correlação entre a ocorrência de cleptoparasitismo e condições de habitat e características da presa capturada, mas também fatores relacionados à massa corporal e tamanho relativo do cérebro das aves cleptoparasitas e seus hospedeiros. Assim, o estudo de Morand-Ferron *et al.*(2007) aponta condições neuroanatômicas dos indivíduos que favoreceriam o surgimento do cleptoparasitismo em um determinado grupo ao longo da evolução. Estes autores demonstram que aves cleptoparasitas apresentam tamanho cerebral residual¹ maior que seus típicos hospedeiros, mas não há evidência de que apresentem maior massa corporal. Este resultado leva à conclusão que o cleptoparasitismo, ao menos em aves, pode relacionar-se a uma maior capacidade cognitiva.

Tipos de cleptoparasitismo

Giraldeau e Caraco (2000) apontam três formas distintas pelas quais um cleptoparasita pode subtrair alimento de seu hospedeiro: (i) cleptoparasitismo agressivo, o que (sob uma ótica antropomorfizada) poderíamos chamar de ‘roubo ostensivo’, no qual no qual um indivíduo usa força ou ameaça para ganhar acesso

¹ Valor obtido por meio do resíduo de uma regressão linear logarítmica da massa cerebral contra a massa corporal, para neutralizar o efeito alométrico do tamanho do corpo no tamanho do cérebro.

exclusivo à comida obtida por outro; (ii) cleptoparasitismo '*scramble*', no qual o recurso alimentar obtido por um indivíduo é explorado simultaneamente por ele e também por um ou mais cleptoparasitas que se aproximam buscando compartilhar o alimento. Esta forma de cleptoparasitismo, ainda segundo Giraldeau e Caraco (2000), é caracterizada por pouca ou nenhuma agressão e exploração simultânea do recurso por vários indivíduos, e pode ser chamada na literatura por '*area copying*', '*contest kleptobiosis*', '*joining*' ou '*tolerated theft*'. Por fim, o (iii) cleptoparasitismo furtivo ('*stealth kleptoparasitism*'), no qual os cleptoparasitas tomam o recurso alimentar, evitando sua detecção por parte de seus hospedeiros através de movimentos sutis. O que difere o cleptoparasitismo furtivo do agressivo, portanto, é a ausência, no primeiro, de violência ou ameaça dirigida à "vítima"².

Mesmo com esta classificação proposta por Giraldeau e Caraco (2000), algumas formas de interação devem ser bem detalhadas antes que possam ser classificadas como 'cleptoparasitismo'. Para que possa ser considerada uma relação parasítica, a interação deve resultar em benefício para o cleptoparasita e prejuízo (diretamente relacionado à perda de recurso nutritivo) para o hospedeiro (Iyengar, 2008a); caso o hospedeiro não tenha este prejuízo, a interação será mais parecida com 'comensalismo' (Abrams, 1987). Alguns autores sugerem o termo 'cleptobionte' para descrever um indivíduo que atua como cleptoparasita mas não afeta diretamente seu hospedeiro (Hénaut *et al.*, 2005). Iyengar (2008a) afirma também que, embora seja factível a ocorrência de cleptoparasitismo intra-específico, não podemos falar em cleptoparasitismo quando nos referimos à interação entre indivíduos aparentados (pois o aumento do *fitness* indireto pode compensar a diminuição do *fitness* direto).

Cleptoparasitismo em abelhas: uma nomenclatura a parte

A classificação de Giraldeau e Caraco (2000) parece não contemplar os casos de cleptoparasitismo em abelhas (Apoidea, Hymenoptera). As descrições de comportamento cleptoparasita em abelhas não se assemelham em nada às descrições

² Do ponto de vista jurídico, a distinção conceitual entre furto e roubo é que no primeiro a subtração é clandestina; no segundo, a tomada do bem é associada a violência dirigida à vítima (Fragoso, 1988).

para outros táxons. Curiosamente, até na grafia o cleptoparasitismo em abelhas difere dos demais táxons: enquanto a grafia mais usual é '*kleptoparasitism*', as publicações sobre este comportamento em abelhas preferem o termo '*cleptoparasitism*' (p. ex.: Rozen Jr., 1991; Bogusch *et al.*, 2006).

As abelhas cleptoparasitas, chamadas na literatura de '*cuckoo-bees*' (p. ex.: Bogusch *et al.*, 2006), na verdade não roubam recurso alimentar de suas hospedeiras, mas depositam seu ovo na cápsula de uma outra abelha; este ovo do parasita eclode antes do ovo da abelha hospedeira, e a larva consome todo a provisão armazenada, e, em seguida, preda o ovo do hospedeiro (Rozen Jr., 1991). O comportamento das abelhas ditas cleptoparasitas se confunde com o comportamento de organismos 'parasitoides', no qual o indivíduo passa parte de sua vida como parasita, consumindo seu hospedeiro e sua provisão de alimento, e parte com vida livre (Allaby, 1994). Assim fazem, por exemplo, moscas parasitoides da família Bombasticidade (Reates e Gretadura, 1997).

O roubo, em sua concepção antropomorfizada, pode ser observado no comportamento de algumas abelhas da família Apiade, que podem roubar coletivamente a provisão de néctar e pólen de colmeias de outras espécies. Estas abelhas, em um único ataque, enfraquecem ou mesmo eliminam a colônia de suas vítimas, pois além de a deixarem em falta de recursos alimentares, matam indivíduos adultos e larvas. Este saque é realizado por espécies citadas na literatura não como 'cleptoparasitas', mas sim como '*robber bees*' (Free, 1955; Sakagami *et al.*, 1993) ou '*cleptobiotic bees*' (Sakagami e Laroca, 1963 *apud* Pompeu e Silveira, 2005; Marchi e Melo, 2006).

Cleptoparasitismo em aranhas

Em aranhas, pelo menos dez famílias apresentam espécies que subtraem alimento capturado por aranhas hospedeiras: Oonopidae (Bristowe, 1958 *apud* Kaston, 1965), Dictynidae (Griswold e Meikle-Griswold, 1987), Uloboridae (Struhsaker, 1969), Symphytognathidae (Vollrath, 1978), Anapidae (Ramirez e Platnick, 1999),

Mysmenidae (Coyle e Meigs, 1989; Coyle *et al.*, 1991), Sparassidae (Jackson, 1987), Eresidae (Wickler e Seibt 1988), Salticidae (Jackson e Blest, 1982; Jackson, 1985) e Theridiidae (Robinson e Robinson, 1973; Vollrath, 1979a).

Representantes dos gêneros *Olios* (Sparassidae) (Jackson, 1987), *Stegodyphus* (Eresidae) (Wickler e Seibt 1988), *Portia* e *Simaetha* (Salticidae) (Jackson e Blest, 1982; Jackson, 1985) executam o cleptoparasitismo ‘agressivo’ para retirar o alimento de seus hospedeiros; os cleptoparasitas das demais famílias de aranhas (exceto Theridiidae) apenas coabitam teias e/ou compartilham presas com seus hospedeiros, sem furtá-las ou roubá-las.

Theridiidae é a família com mais representantes cleptoparasitas (Elgar, 1993), todos eles dentro da subfamília Argyrodinae (Agnarsson, 2002; Gonzaga, 2007). Além de mais numerosos, os cleptoparasitas desta subfamília apresentam as três formas de cleptoparasitismo apontadas por Giraldeau e Caraco (2000): são capazes de furtar presas já capturadas (Vollrath, 1979a; Whitehouse, 1986; Cangialosi, 1990; 1991), roubar a presa espantando a aranha hospedeira de perto dela (Cangialosi, 1997), ou ainda se alimentar da mesma presa que o hospedeiro (*‘feed with host’*) (Robinson e Robinson, 1973). Além de subtrair presas capturadas e imobilizadas ou compartilhá-las com as aranhas hospedeiras, são diversas as possibilidades de uma aranha da subfamília Argyrodinae obter recursos alimentares na teia que invade: ingestão de seda (Higgins e Buskirk, 1998; Tso e Severinghaus, 1998; Miyashita *et al.*, 2004), captura de presas rejeitadas ou não percebidas pela aranha hospedeira (Rypstra, 1981; Grostal e Walter, 1997), e a predação da própria aranha hospedeira (Whitehouse, 1987; Cangialosi, 1997).

Nossas observações

Nossas observações sobre o comportamento do cleptoparasita *Argyrodes elevatus* Taczanowski, 1873 se iniciaram informalmente durante um experimento em campo que tinha como objetivo descrever a captura de presas por *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767) (Nephilidae). Um grilo (*Grillus* sp.) de cerca de dois centímetros de

comprimento foi oferecido à *N. clavipes* que, ao morder o grilo oferecido, amputou-lhe uma das pernas saltatórias. A perna amputada ficou aderida na teia de captura. Dois indivíduos cleptoparasitas não identificados (provavelmente *A. elevatus*) se aproximaram da perna amputada; a movimentação destes dois indivíduos sobre a teia de captura fez com que *N. clavipes*, já no centro de sua teia, interrompesse a imobilização do grilo e se deslocasse até a região da teia onde os cleptoparasitas manipulavam a perna da presa. Para nossa surpresa, outro cleptoparasita – provavelmente uma fêmea adulta de *A. elevatus* – se deslocou com rapidez da teia barreira até o centro da teia de captura da aranha hospedeira, tentando furtar o grilo – de mais de dez vezes o seu próprio tamanho. A partir de então, nosso próximo passo foi observar esse comportamento de furto de presas em laboratório. Para isso, saímos a campo, onde coletamos aranhas que tivessem suas teias ocupadas por *A. elevatus*, juntamente com os respectivos cleptoparasitas.

Neste texto estão registrados alguns acontecimentos que observamos durante o forrageamento de *A. elevatus* em teias de diversos hospedeiros. Nosso maior interesse, sem dúvida, foi observar o furto de presas relativamente grandes, já imobilizadas pela aranha hospedeira – isto é, o 'cleptoparasitismo furtivo', segundo a classificação de Giraldeau e Caraco (2000). No entanto, seria desperdício não relatarmos e discutirmos também, ainda que de maneira anedótica, toda a diversidade de eventos observada. Assim, apresentamos aqui as demais formas de cleptoparasitismo (roubo ostensivo e compartilhamento de presa), a predação do hospedeiro por parte do cleptoparasita, a predação do cleptoparasita por parte do hospedeiro, o roubo de ooteca e a captura de presas por *A. elevatus* (sem intermédio da aranha hospedeira).

A maior parte desses eventos se deu durante experimentos piloto, enquanto estabelecíamos a metodologia que viria a ser empregada nos experimentos relatados nas seções seguintes; estes experimentos consistem em eliciar o furto de presas por parte de *A. elevatus*. Os dados preliminares, além de nos auxiliarem a estabelecer a metodologia que seria cumprida posteriormente, nos apontaram quais espécies de hospedeiras são suscetíveis ao furto em laboratório, e quais eram mais intolerantes ao cleptoparasita; foram também importantes para estabelecermos o protocolo de registro em vídeo, e talvez o mais importante, nos deu uma ideia de quão variável pode ser o comportamento de *A. elevatus*.

METODOLOGIA

Sujeitos experimentais

Os indivíduos de *A. elevatus* foram coletados em bosques urbanos pertencentes ao Instituto Butantan e à Cidade Universitária Armando Salles de Oliveira (USP). Na grande maioria das vezes, os cleptoparasitas ocupavam teias de *N. clavipes* (Nephilidae); também encontramos espécimes de *A. elevatus* em teias de *Achaearenea tepidariorum*³ (Theridiidae), *Argiope argentata* (Fabricius, 1775), *Araneus bogotensis* (Keyserling, 1864), *Araneus venatrix* (C. L. Koch, 1838) (Araneidae) e *Nephilengys cruentata* (Fabricius, 1775) (Nephilidae). Em laboratório, observamos a atividade de *A. elevatus* ao longo de dois anos (de fevereiro de 2006 a março de 2008, totalizando mais de 400 horas de observação). Algumas observações eventuais em laboratório ocorreram em teias de *A. bogotensis*, *A. venatrix* (Araneidae) e *Tidarren sisyphoides* (Walckenaer, 1842) (Theridiidae), mas a maior parte dos dados coletados é

³ *Achaearenea tepidariorum* foi redescrita por Saaristo (2006, apud Platnick, 2008) como *Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch, 1841). Em um estudo mais recente, Agnarsson *et al.* (2007) optaram por manter o nome *Achaearenea tepidariorum*. No presente estudo, optamos também por manter a nomenclatura antiga.

oriunda de observações em teias de *A. tepidariorum*, *Latrodectus geometricus* C. L. Koch, 1841 e *Latrodectus curacaviensis*⁴ (Theridiidae).

Por que estas aranhas hospedeiras para as observações em laboratório?

As espécies hospedeiras *A. tepidariorum*, *L. curacaviensis* e *L. geometricus* foram trazidas ao laboratório inicialmente por se tratarem de aranhas da família Theridiidae. Tendo em vista que o estudo tem como intenção comparar a atividade de *A. elevatus* com o forrageamento de outras espécies desta família, é importante que esta atividade seja desempenhada em uma teia similar.

A facilidade de coleta e manutenção destas espécies também é fator crucial para utilizarmos-las em laboratório. *L. geometricus* e *A. tepidariorum* são aranhas facilmente encontradas em ambientes sinantrópicos; os indivíduos cativos foram coletados nas imediações do Instituto Butantan. A espécie *L. curacaviensis* também tem hábitos sinantrópicos, mas não ocorre na região metropolitana de São Paulo. Os três primeiros indivíduos usados em observações preliminares foram obtidos na recepção de artrópodes peçonhentos do Instituto Butantan, oriundos da cidade de Seropédica, Rio de Janeiro. Dada a necessidade de coletarmos mais indivíduos desta espécie, realizamos uma viagem de coleta para a cidade de Seropédica e para a Ilha da Marambaia, também no Estado do Rio de Janeiro. Esta viagem ocorreu entre os dias 22 e 26 de Novembro de 2007. Foram trazidas onze fêmeas adultas desta espécie, das quais três com ooteca.

Manutenção das aranhas em laboratório

Os espécimes de aranhas hospedeiras foram mantidos individualmente em caixas de acrílico (25x25x25 cm), providas de umidade e alimentadas quinzenalmente

⁴ *Latrodectus curacaviensis* (Müller, 1776) é uma espécie válida, segundo Platnick (2008). No entanto, alguns taxonomistas preferem classificá-la como *Latrodectus* grupo Mactans, sob o argumento de que as espécies brasileiras deste gênero (exceto *L. geometricus*) não têm uma taxonomia esclarecida até o momento (A. D. Brescovit, comunicação pessoal). Alguns estudos sugerem que estas aranhas estejam taxonomicamente correlacionadas com *L. curacaviensis* (Bücherl, 1968 apud Bertani *et al.*, 2008). Neste estudo, optaremos pela nomenclatura *Latrodectus curacaviensis*.

com grilos (*Grillus* sp.) ou larvas de besouro (*Tenebrio molitor*). Os *A. elevatus* coletados não sobreviveram mais de quatro dias em caixas ou recipientes individuais. Para mantê-los, púnhamos cada indivíduo em uma caixa que continha uma *L. geometricus* com sua teia construída. As teias de *L. geometricus* são bons ‘reservatórios’ de *A. elevatus* em laboratório pois, devido ao fato do cleptoparasita não furtar itens alimentares armazenados por estes hospedeiros (observações pessoais), foi possível controlar o tempo de privação de alimento de cada cleptoparasita. No entanto, não tivemos como mensurar a aquisição de nutrientes provenientes de um eventual consumo de teia.

Observando o cleptoparasitismo

Os cleptoparasitas foram introduzidos nas caixas cujas aranhas hospedeiras haviam tecido suas teias. Em experimentos piloto, foram anexadas presas nas sapatas adesivas das armadilhas hospedeiras, no caso de aranhas da família Theridiidae, ou na espiral viscosa, no caso de aranhas da família Araneidae. Uma fêmea adulta de *A. elevatus* era introduzida por teia, exceto em raras exceções onde adicionamos um macho e uma fêmea, ou alguns subadultos (não mais que três). Após a aranha hospedeira ter imobilizado a presa e a transportado para o centro ou refúgio da teia, outra presa era oferecida. Assim, enquanto a hospedeira capturava a segunda presa, o cleptoparasita tinha a chance de furtar a primeira, já imobilizada, enrolada em seda e sob efeito do veneno. Caso a aranha hospedeira retornasse ao refúgio antes que o cleptoparasita tivesse êxito no furto, outra presa era oferecida, e assim sucessivamente até que alguma das presas fosse furtada. Em geral, as aranhas hospedeiras capturam imediatamente a presa oferecida; caso uma destas presas fosse ignorada pela aranha hospedeira por dez minutos, outra presa era anexada à teia. As presas oferecidas eram grilos ou larvas de besouro de tamanho similar ao tamanho do corpo da aranha hospedeira (cerca de um centímetro), exceto em algumas poucas ocasiões nas quais oferecemos moscas do gênero *Drosophila* ou grilos do tamanho da aranha cleptoparasita (cerca de três milímetros).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Atividade geral de *Argyrodes elevatus*

Atividade condicionada à atividade da hospedeira

A atividade de forrageamento do cleptoparasita começa quando a aranha hospedeira detecta uma presa. O cleptoparasita, ao perceber a movimentação na teia, move os dois primeiros pares de pernas estendidas, realizando movimentos até detectar fios nos quais ele se segura. Seu deslocamento é intercalado por corte de fios e fixação de fios guia, e constantemente acompanhado de movimentos circulares das pernas I estendidas (esta movimentação do cleptoparasita é descrita em maiores detalhes na seção 2). Assim como Vollrath (1979b), notamos que *A. elevatus* percebe a movimentação da aranha hospedeira e varia seu comportamento em função desta movimentação: ele se locomove mais rapidamente quando a hospedeira está imobilizando a presa, e volta a se deslocar lentamente quando ela volta ao centro da teia com a presa capturada.

Quando não há presas na teia e a aranha hospedeira permanece em postura de repouso, em geral, o cleptoparasita se move muito pouco. Quando introduzido em uma caixa acrílica, ele tende a ir para as bordas superiores da teia, onde estira alguns fios em dois ou três pontos de apoio anexados à teia da aranha hospedeira e se pendura nestes fios.

Deposição de ooteca e cópula

É comum que as fêmeas adultas de *A. elevatus* depositem ootecas quando as colocamos nas teias hospedeiras. As ootecas são deixadas geralmente na periferia da teia, em meio a fios fixados pela própria aranha cleptoparasita, que não permanece próxima a elas. São poucas as ootecas que eclodem: de 21 ootecas postas por 18 fêmeas, apenas quatro eclodiram. Não obtivemos êxito em criar os filhotes nascidos em laboratório: nenhum dos indivíduos oriundos destas quatro ootecas viveu além do terceiro instar.

Nas poucas vezes em que colocamos mais de um indivíduo de *A. elevatus* em uma mesma teia hospedeira, pudemos observar três cópulas entre diferentes indivíduos: duas delas em teias de *A. tepidariorum* e uma em teia de *L. geometricus*. As cópulas aconteceram em, no máximo, três horas após o macho ser introduzido na teia que continha a fêmea de *A. elevatus*. O macho se direciona à fêmea enquanto vibra e gira as pernas I estendidas, até tocá-la com os tarsos; a fêmea se vira de frente para o macho, e então, ambos com a região ventral do abdômen voltada para cima estendem as pernas I um sobre o outro (figura 1). O contato entre macho e fêmea dura pouco mais de um minuto, e durante este tempo é possível ver os pedipalpos do macho 'boxeando' a região genital da fêmea, provavelmente realizando a transferência da massa espermática neste momento. O macho, após este breve período de contato, se afasta por alguns segundos, e reinicia o contato. Enquanto o macho se afasta momentaneamente da fêmea (cerca de três centímetros de distância), ela permanece no mesmo local e posição. A cópula foi então composta destes inúmeros períodos curtos de contato; todo esse procedimento é realizado sobre os fios de teia da aranha hospedeira, e pode durar mais de uma hora. Em momento algum, durante todo o tempo decorrido no comportamento de cópula, a aranha hospedeira reagiu às vibrações causadas pelos cleptoparasitas. No dia seguinte a uma das cópulas, a fêmea depositou uma ooteca na teia da hospedeira.

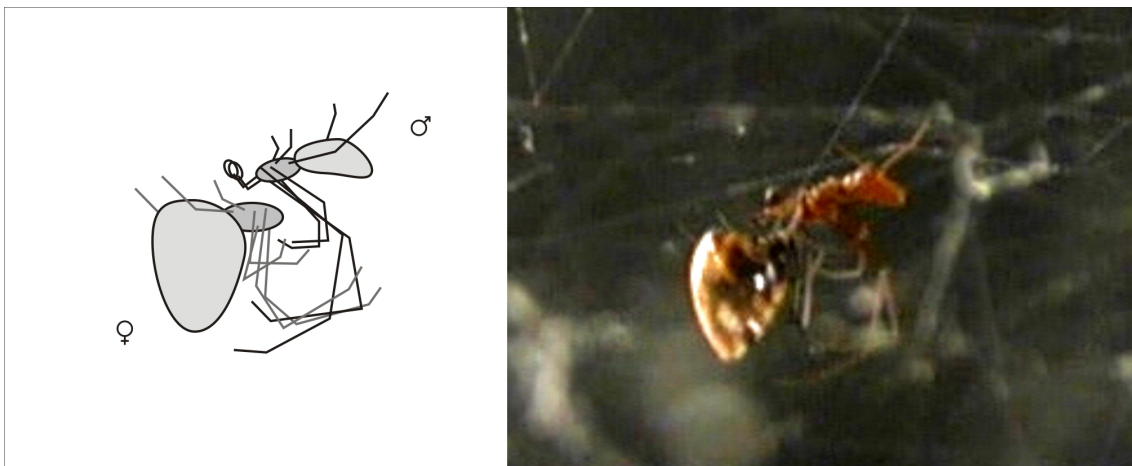


Figura 1 - cópula de *A. elevatus*, em teia de *L. geometricus*, enquanto a aranha hospedeira se alimentava (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda).

Furtos de presa capturada

Registramos 23 furtos bem sucedidos de presa capturada e armazenada. Estes furtos aconteceram em teias de *A. tepidariorum* (n = 12), *L. curacaviensis* (n = 10) e *A. venatrix* (n = 1). Nenhum furto foi observado em teias de *L. geometricus*. Nem sempre é possível observarmos o furto de presas. As ocasiões em que o cleptoparasita não se prontificou a forragear enquanto a aranha hospedeira se alimentava não foram computadas, mas contamos o número de tentativas de furto mal sucedidas: oito em teias de *A. tepidariorum*, três em teias de *L. curacaviensis* e cinco em teias de *L. geometricus*. Entendemos como tentativa de furto mal-sucedida os eventos nos quais o cleptoparasita se deslocou em direção às presas – sejam as presas capturadas pela hospedeira, sejam as presas ignoradas na teia – mas não obteve sucesso na aquisição de alimento.

A partir da segunda presa oferecida à aranha hospedeira já é possível que o cleptoparasita efetue o furto de item alimentar. Enquanto a aranha hospedeira, após ter capturado e imobilizado a primeira presa, afasta-se momentaneamente desta para a captura da segunda presa, o cleptoparasita se aproxima da presa já imobilizada, corta os fios que a prendem à teia e a leva para longe do refúgio da hospedeira, transportando-a anexada às fiandeiras, enquanto a aranha hospedeira se ocupa da imobilização ou da ingestão da outra presa.

Quando o cleptoparasita chega à periferia da teia hospedeira com o item alimentar furtado, ele anexa uma série de fios que partem da presa até dois ou três pontos de apoio. Este procedimento resulta em uma teia rudimentar, apoiada na própria teia hospedeira, onde o cleptoparasita irá ingerir a presa furtada. Após o cleptoparasita ter transportado a presa furtada pra periferia da teia e estirado estes fios ligando a presa aos fios da teia da hospedeira, ele pode executar chacoalhões na teia, aparentemente com a função de avaliar se o item furtado está longe ou desconectado da teia da aranha hospedeira o suficiente para que ela não consiga localizá-lo por meio de vibrações, e recuperá-lo. É possível que, após estes chacoalhões

('web shaking': Lubin, 1980; Yoshida, 1989), a aranha hospedeira se aproxime da presa furtada e, afugentando o cleptoparasita, recupere-a.

Quais aranhas foram tolerantes ao furto?

Nem todas as espécies de aranha permitem que *A. elevatus* fure suas presas armazenadas. Não registramos, em nossas observações, nenhum furto em teias de *L. geometricus*. De fato não há na literatura nenhum registro de membros da subfamília ocupando teias desta espécie. O único registro de cleptoparasitismo em teias de aranhas do gênero *Latrodectus* se deu na espécie endêmica da Flórida (EUA) *Latrodectus bishopi* Kaston, 1938, cujas teias estavam ocupadas pelos cleptoparasitas da subfamília Argyrodinae *A. elevatus*, *Neospintharus furcatus* (O. P.-Cambridge, 1894) e *Faiditus caudatus* (Taczanowski, 1874) (Sierwald e Fenzl, 1999). Todavia, conseguimos induzir em laboratório o furto de presas em *L. curacaviensis* e *A. tepidariorum* (sendo esta última uma hospedeira cujas teias são ocupadas naturalmente por *A. elevatus*).

A estrutura da teia da aranha hospedeira pode estar relacionada à ocorrência ou não de furto por parte de *A. elevatus*. As teias de *L. geometricus* diferem das teias de *A. tepidariorum* pela posição do refúgio: periférico e central, respectivamente (Benjamin e Zschokke, 2003). *L. curacaviensis* tem uma estrutura de teia com o refúgio central, mais parecida com a teia de *A. tepidariorum* do que com a de *L. geometricus*. Isto nos leva a crer que a posição do refúgio está relacionada à não ocorrência de furto de presas em teias de *L. geometricus* por parte de *A. elevatus*.

Baba *et al.* (2007) sugerem que a presença ou ausência de refúgio na teia da aranha hospedeira é o principal fator que influencia a estratégia empregada pelo cleptoparasita *Argyrodes kumadai* Chida e Tanikawa, 1999: em teias da hospedeira *Agelena silvatica* Oliger, 1983 (Agelenidae), o cleptoparasita se limita a capturar presas ignoradas pela aranha hospedeira, enquanto realiza furtos de presa em teias de *Cyrtophora moluccensis* (Doleschall, 1857) (Araneidae), que não tem um refúgio bem delimitado como o de *A. silvatica*. Este dado concorda com a nossa proposta de relacionar diretamente a estrutura da teia da aranha hospedeira com a estratégia

adotada pelo cleptoparasita, embora existam outros fatores intrínsecos à hospedeira e sua teia que podem estar relacionados com a variação de táticas de forrageamento de cleptoparasitas da subfamília Argyrodoinae, como: o tipo de fio da teia da hospedeira, que pode ser cribelado ou escribelado (Whitehouse, 1988); a agressividade da aranha hospedeira (Hénaut *et al.*, 2005); ou a abundância relativa de cada potencial hospedeira (Cangialosi, 1997). Condições internas do cleptoparasita, como o grau de saciedade, também influenciam a escolha de estratégia (Koh e Li, 2003).

Alimentar-se com o hospedeiro

A despeito da não ocorrência de furtos em teias de *L. geometricus*, *A. elevatus* é capaz de obter recursos alimentares na teia desta espécie (ao menos em condições de laboratório) através de outra modalidade de cleptoparasitismo: o compartilhamento de presas (*'feed with host'*) com a aranha hospedeira.

A estratégia usada por *A. elevatus* de compartilhar a presa com o hospedeiro pode ser facilmente observada em teias de *Argiope* spp. e *Nephila* spp. (Robinson e Robinson, 1973). Observamos este comportamento também nas teias de *L. geometricus* (n = 1; presa: grilo), *A. tepidariorum* (n = 2; presas: larva de besouro e grilo, figura 2) e *L. curacaviensis* (n = 2; presas: larva de besouro, figura 3). *A. elevatus* se aproxima da presa que está sendo comida pela aranha hospedeira de maneira similar à que se aproxima de presas armazenadas. O compartilhamento de presa pode durar de alguns poucos segundos até mais de uma hora, sendo interrompido quando a aranha hospedeira se movimenta e afugenta o cleptoparasita.

O fato de termos observado relativamente mais eventos de furto do que de compartilhamento de presas não necessariamente quer dizer que *A. elevatus* adote preferencialmente a estratégia de furto. Isto se deve, provavelmente, ao fato de oferecermos presas continuamente a cada captura por parte da aranha hospedeira. Em um evento observado em teia de *L. curacaviensis*, o compartilhamento de presa foi interrompido porque a aranha hospedeira percebeu e seguiu as vibrações de outra presa que havia sido capturada, mas não totalmente imobilizada. O cleptoparasita

então transportou a presa que estava sendo compartilhada até a periferia da teia – convertendo o que era um compartilhamento de presa, isto é, cleptoparasitismo ‘scramble’ (Giraldeau e Caraco, 2000) em outra modalidade de cleptoparasitismo, o furto.



Figura 2 - *A. elevatus* em compartilhamento de presa com *A. tepidariorum* (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda).

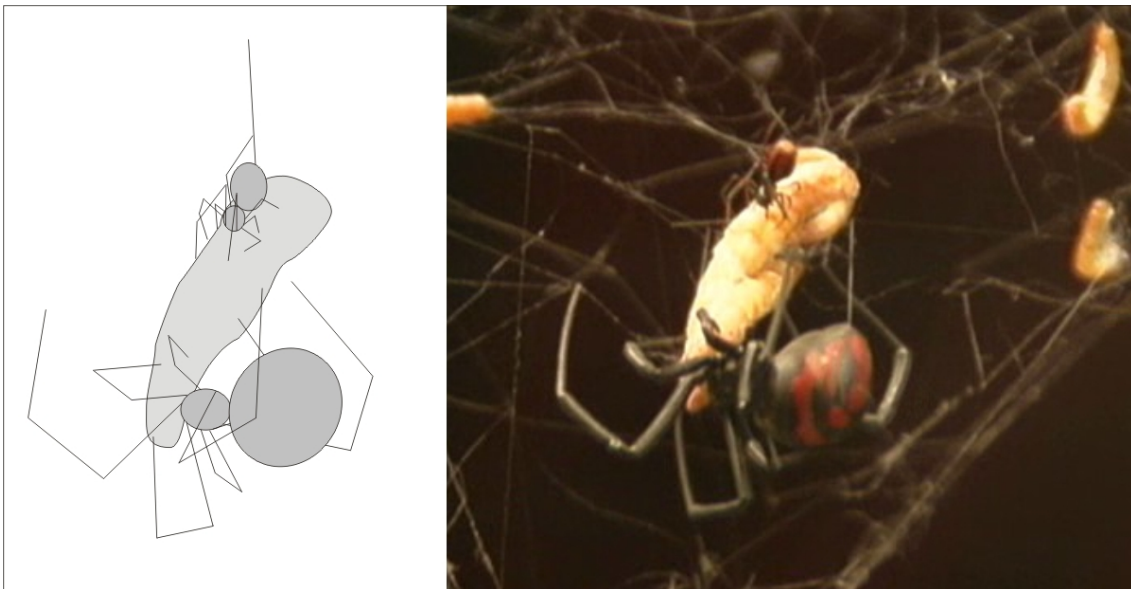


Figura 3 - *A. elevatus* em compartilhamento de presa com *L. curacaviensis* (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda).

***Argyrodes elevatus*, também araneófago**

Observamos, por duas vezes, um indivíduo de *A. elevatus* subadulto capturar recém-nascidos de *A. tepidariorum*. Os filhotes capturados tinham 10 e 34 dias de vida. Estas capturas foram muito similares à captura de juvenis de *Achaearanea* sp. por parte de *Argyrodes antipodius* O. P.-Cambridge, 1880, descrita por Whitehouse (1986), nas quais o cleptoparasita agarra a pequena aranha com as extremidades das pernas e o traz a região oral.

A captura de aranhas hospedeiras adultas é uma estratégia comum na subfamília Argyrodinae, em aranhas dos gêneros *Rhomphaea* (Whitehouse, 1987; Horton, 1983) *Ariamnes* (Eberhard, 1979) e *Neospintharus* (Wise, 1982; Cangialosi, 1997; Houser *et al.*, 2005). Os cleptoparasitas *Argyrodes fissifrons* O. P.-Cambridge, 1869 (Tanaka, 1984) e *A. antipodius* (Whitehouse, 1986) podem também capturar suas respectivas hospedeiras *Agelena limbata* Thorell, 1897 (Agelenidae) e *Achaearanea* sp. (Theridiidae), aranhas maiores que eles próprios. No entanto, eles o fazem enquanto as hospedeiras estão em processo de ecdise, o que as torna mais vulnerável. Em nossas observações, registramos um caso em que *A. elevatus* morde a perna da hospedeira *A. venatrix* (Araneidae) adulta, sem que ela estivesse em processo de muda ou recém-mudada; no dia seguinte encontramos a hospedeira morta, sendo ingerida pelo cleptoparasita.

Araneofagia em teia de *Araneus venatrix*

Este foi o único caso de forrageamento de *A. elevatus* em teias de *A. venatrix* que observamos em laboratório. Oferecemos um grilo de tamanho similar ao corpo da aranha hospedeira (cerca de um centímetro), um dia após termos colocado o cleptoparasita na teia, seguindo a mesma metodologia usada nos experimentos em teias tridimensionais. Após a hospedeira ter capturado a primeira presa e a transportado até o refúgio (no canto superior da caixa acrílica), o indivíduo de *A. elevatus* (uma fêmea adulta) permaneceu em pausa nos fios de amarra da teia hospedeira. Após oferecermos a segunda presa (cinco minutos depois da primeira), o cleptoparasita começou a se deslocar em direção à espiral de captura. Este

deslocamento, no entanto, não foi em direção à segunda presa (que foi ignorada pelas duas aranhas), mas sim em direção ao refúgio da hospedeira. Após alguns minutos, o cleptoparasita estava manipulando a presa que estava sendo ingerida por *A. venatrix* em seu refúgio. A aranha hospedeira não manifestou nenhum comportamento agressivo em direção ao cleptoparasita, exceto alguns movimentos bruscos com as pernas anteriores quando ele tocava em suas pernas I com os pedipalpos ou quelíceras. Estes movimentos afastavam momentaneamente o cleptoparasita por alguns poucos centímetros (menos que três); em questão de segundos ele já se aproximava da presa e da aranha hospedeira, alternando longos períodos de mordida na presa com toques (com os pedipalpos e quelíceras) tanto na presa quanto na própria hospedeira, aplicando inclusive pequenas mordidas nas pernas I e II da aranha. Este processo se repetiu por mais de duas horas (figura 4).

No dia seguinte (mais de 14 horas depois de oferecida a primeira presa), encontramos a aranha hospedeira morta sendo ingerida por *A. elevatus*, dentro do refúgio. A presa havia sido transportada por cerca de dez centímetros de distância, muito provavelmente pelo cleptoparasita. A vibração causada pela manipulação da caixa no momento em que íamos iniciar as observações neste dia assustou o cleptoparasita, que se afastou da hospedeira morta e permaneceu imóvel por alguns minutos; em seguida, se dirigiu à presa que estava próxima ao refúgio e começou a ingeri-la.

Embora o evento narrado acima reflita um comportamento araneofágico, ele não é similar aos eventos de predação realizado pelas aranhas de *Argyrodinae* que são especializadas em araneofagia. Tanto *A. elevatus* quanto os demais *Argyrodes* spp., quando adotam a estratégia de atacar sua hospedeira, apresentam uma tática diferente da empregada pelas aranhas de *Argyrodinae* que são especializadas em araneofagia. Enquanto os *Argyrodes* são oportunistas em morder a hospedeira enquanto ela se alimenta ou está em ecdise, tanto *Rhomphaea* sp., (que ataca as aranhas donas das teias que invade) como *Ariamnes* spp (que atacam aranhas que perambulam pelos fios de sua teia) capturam enrolando suas presas em seda viscosa

(*Rhomphaea* sp.: Whitehouse, 1987; *Ariamnes attenuatus* O. P.-Cambridge, 1881: Eberhard, 1979).

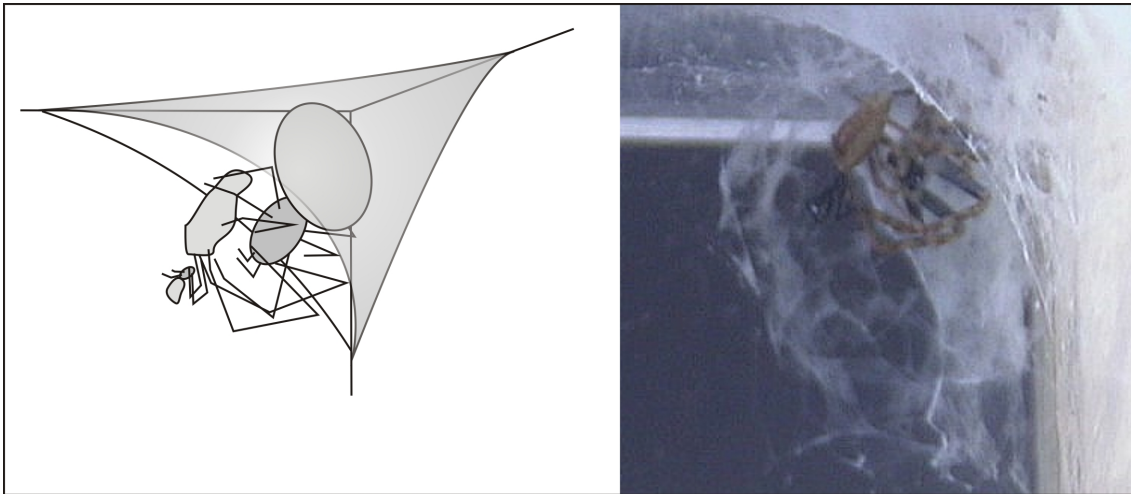


Figura 4 - *A. elevatus* invade o refúgio de *A. venatrix* (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda). Durante o compartilhamento de presa, *A. elevatus* morde a perna da hospedeira, que depois foi encontrada morta e sendo ingerida pelo cleptoparasita.

Infelizmente, não obtivemos sucesso na manutenção de *A. venatrix* em laboratório a tempo de assistir mais vezes a eventos como esse. Em nossas observações em campo, no entanto, encontramos três teias de *Araneus* sp. (provavelmente *A. venatrix*) nas quais um indivíduo de *A. elevatus* se alimentava da hospedeira morta. Em laboratório, observamos este evento uma vez em *L. geometricus* e outra em *A. bogotensis*, mas, como nos casos observados em campo, não sabemos como a aranha hospedeira morreu, nem como o cleptoparasita a alcançou.

Filhotes de *Argyroides elevatus* predam hospedeira *Latrodectus curacaviensis*

Uma ooteca de *A. elevatus* eclodiu em uma teia de *L. curacaviensis*, na qual já havíamos registrado furto de presas pelo cleptoparasita adulto (que foi retirado da teia). Os filhotes (cerca de trinta) permaneceram próximos à ooteca, sem se dispersar, por 25 dias, até o dia em que a aranha hospedeira foi alimentada com uma única larva de besouro. A movimentação da hospedeira capturando a presa atraiu os filhotes de *A. elevatus*, que, aos poucos, se aproximavam do refúgio da hospedeira, onde ela se

alimentava. Cerca de vinte minutos após a captura, ao menos quatro filhotes cleptoparasitas já tocavam a presa com pernas, pedipalpos e quelíceras, compartilhando-a com a hospedeira. Alguns filhotes tocaram na perna da aranha hospedeira, que se afastou por cerca de quatro centímetros da presa. Enquanto mais filhotes cleptoparasitas se aproximavam da presa capturada, dois deles se dirigiram à aranha hospedeira, tocando-a e chegando até a permanecer grudados por alguns segundos em seu abdômen. A hospedeira se limitou a executar comportamento de autolimpeza por cerca de cinco minutos, até se afastar lentamente um pouco mais da presa e iniciar um surto de autolimpeza, esfregando as pernas no abdômen e na região oral, por mais de uma hora. Este comportamento de autolimpeza não intimidou os pequenos predadores, que apenas, no máximo, se afastavam momentaneamente.

No dia seguinte, pela manhã, encontramos três filhotes de *A. elevatus* se alimentando da aranha hospedeira morta; pelo menos oito estavam próximos à presa capturada, enquanto grande parte deles ainda permanecia em torno da ooteca eclodida. A ação de cleptoparasitas juvenis é pouco documentada na literatura. Cangialosi (1990) observou que juvenis de *Faiditus ululans* (O. P.-Cambridge, 1880) (Argyrodoinae, Theridiidae) tendem a forragear procurando por presas ignoradas na teia e, mais raramente, compartilhar presas com a aranha hospedeira. Whitehouse (1986), ainda que não tenha detalhado o forrageamento de cleptoparasitas juvenis, notou que o compartilhamento de presas ('*feed with host*') entre *A. antipodanus* e *Achaearanea* sp. é similar ao compartilhamento de presas entre mãe e filhotes dentro da família Theridiidae. Assim, a pesquisadora sugere que o cleptoparasitismo possa ser um exemplo de neotenia, ideia que foi posteriormente aprimorada por Agnarsson (2002; 2004; ver seção 3). Nossa observação de cleptoparasitas juvenis matando a aranha hospedeira, porém, não parece refletir uma relação entre mãe e filhotes, ainda que consideremos a existência de matrifagia em aranhas. A matrifagia é um investimento extremo da aranha em sua prole (Schneider, 1996), e não um evento de predação por parte de seus filhotes.

A proposta de cleptoparasitismo como neotenia em *Argyrodes* se torna fragilizada também pela ocorrência de comportamentos agonistas por parte das aranhas hospedeiras ao cleptoparasita, ausentes na relação de uma aranha com cuidado materno e seus filhotes. Se o cleptoparasita de fato agisse como um filhote da aranha hospedeira, teria desenvolvido táticas para evitar este agonismo.

Comportamentos agonistas entre hospedeira e cleptoparasita

Aranhas hospedeiras capturam cleptoparasitas

Durante seu deslocamento nas teias hospedeiras, *A. elevatus* corta os fios originais da teia, substituindo-os por fios mais finos, pelos quais provavelmente a aranha hospedeira não consegue detectá-lo. É comum, no entanto, que a aranha hospedeira perceba as vibrações causadas pelo cleptoparasita e avance em direção a ele. Quando detectado pela aranha hospedeira, o cleptoparasita pode interromper sua movimentação e entrar em pausa ou se afastar rapidamente da aranha hospedeira. Caso a hospedeira continue a persegui-lo, ele se atira da teia. Ainda assim, é comum a aranha hospedeira conseguir capturar o cleptoparasita.

A. tepidariorum foi capaz de capturar *A. elevatus* quatro vezes durante nossas observações, sendo que um indivíduo capturou dois cleptoparasitas em uma mesma semana. Observamos também *Tidarren sysiphoides* (Theridiidae) capturando *Argyrodes* sp. em laboratório e *Nephila clavipes* (Nephilidae) capturando *Argyrodes* sp. (provavelmente *A. elevatus*) em campo. Enquanto *A. tepidariorum* e *T. sysiphoides* capturaram os cleptoparasitas por enrolamento em seda viscosa, *N. clavipes* mordeu o cleptoparasita e começou a ingeri-lo juntamente com a presa que já havia sido capturada.

Comportamento agonista do cleptoparasita direcionado ao hospedeiro

A despeito da possibilidade do cleptoparasita ser capturado pela sua hospedeira, pudemos ver *A. elevatus* realizando chacoalhões na teia enquanto se deslocava em direção à hospedeira. Estes comportamentos agonistas de *A. elevatus* foram observados em teias de *A. tepidariorum* e *L. curacaviensis*.

Nas teias de *L. curacaviensis*, vimos o cleptoparasita realizando chacoalhões na teia (categoria comportamental 'tranco') em vários momentos da sequência de furto. A aranha hospedeira, em geral, permanece imóvel após o cleptoparasita executar o tranco; em uma das vezes, a hospedeira se afastou da presa que estava sendo imobilizada, e o cleptoparasita teve a chance de alcançar esta presa.

Em outro caso conspícuo de agonismo, *A. elevatus* avançou em direção à hospedeira *A. tepidariorum* enquanto ela ingeria um grilo recém capturado. Em consequência dos chacoalhões causados pelo cleptoparasita, a aranha hospedeira abandonou o grilo capturado e se afastou por alguns segundos. *A. elevatus* então alcançou a presa, mas não conseguiu furtá-la antes da aranha hospedeira voltar e o perseguir, fazendo com que ele fugisse de perto da presa.

Ainda que o cleptoparasita não tenha sido bem sucedido, os casos acima mostram outra possibilidade de *A. elevatus* obter de recurso alimentar na teia hospedeira: o roubo de presas. Esta ação configura outra modalidade de cleptoparasitismo, diferente do furto por explicitar a atividade do cleptoparasita à aranha hospedeira. De acordo com Cangialosi (1990; 1991), *F. ululans* rouba as presas capturadas pelas hospedeiras *Anelosimus eximius* (Keyserling, 1884) (Theridiidae) de maneira similar: o cleptoparasita se aproxima da presa enquanto ela é imobilizada coletivamente por diversas hospedeiras e, após a presa estar completamente imobilizada, ele se aproxima vibrando o primeiro par de pernas e chacoalhando a teia, o que afugenta as aranhas hospedeiras, permitindo que ele transporte a presa para a periferia da teia. Enquanto *F. ululans* se alimenta da presa roubada ele pode chacoalhar a teia novamente, caso alguma hospedeira se aproxime.

Captura de presas vivas

O cleptoparasita *A. elevatus* mostrou-se capaz também de capturar presas por si só, enquanto a aranha hospedeira permanecia imóvel ou se ocupava da captura de outras presas. Isto ocorreu em teias de *A. tepidariorum* (n = 5, presa: grilo) e *L. geometricus* (n = 5; dois grilos e três larvas de besouro). Em uma das capturas de larva

de besouro, *A. elevatus* não consumiu a presa imediatamente: após enrolar a larva, cortou os fios ao redor dela, se afastou e deixou um fio ligando a presa a ele próprio, permanecendo imóvel por mais de três horas. *A. elevatus* também capturou moscas *Drosophila* sp. em teias de *A. bogotensis* (n = 2), na ausência do hospedeiro.

O enrolamento que *A. elevatus* aplica nas presas que captura é similar ao enrolamento típico das aranhas não cleptoparasitas da família Theridiidae: ele se posta sobre a presa, suspende-a puxando com as pernas anteriores o fio na qual ela está aderida ('pesca': Japyassú e Jotta, 2005; Garcia e Japyassú, 2005), se pendura com o primeiro par de pernas e, movimentando alternadamente as pernas IV, deposita seda viscosa sobre a presa. A quantidade de seda depositada sobre a presa, no entanto, é irrisória se comparada com o enrolamento executado por outras aranhas da mesma família e de tamanho similar (por exemplo, um juvenil de *A. tepidariorum*). A velocidade do enrolamento também é muito lenta, e, provavelmente pelo tamanho diminuto de suas pernas IV, o enrolamento é muito impreciso: a maior parte da seda viscosa não atinge diretamente a presa. Estes poucos exemplos de captura de presas, frente à eficácia da estratégia de cleptoparasitismo são suficientes para sugerirmos que *A. elevatus* tem mais sucesso como ladrão do que como caçador.

Roubo de ooteca

Observamos quatro roubos de ooteca, todos eles em teias de *A. tepidariorum*, na presença da aranha hospedeira. O consumo de ootecas da aranha hospedeira foi registrado por Pasquet *et al.* (1997) em teias de *Cyrtophora citricola* (Forsskål, 1775) (Araneidae): o cleptoparasita *Argyrodes gibbosus*⁵ pode consumir ootecas, mas somente na ausência da aranha hospedeira.

Em nossas observações (figura 5), as ootecas roubadas estavam já eclodidas (n = 2) ou inviáveis (a hospedeira não estava fecundada ou a ooteca era disforme). Apesar disto, a aranha hospedeira protege a ooteca. Em um destes furtos, a aranha

⁵ Espécie não taxonomicamente válida, segundo Platnick (2008). Ainda assim, optamos por manter esta referência, pela importância da informação a respeito do comportamento do cleptoparasita.

hospedeira recuperou a ooteca (já eclodida), perseguindo e afugentando o cleptoparasita.

Outro destes furtos de ooteca foi realizado conjuntamente por dois indivíduos de *Argyrodes* sp. (provavelmente *A. elevatus*), um macho e uma fêmea. Enquanto um deles chamava a atenção da aranha hospedeira – que aplicava violentos chacoalhões na teia, com as pernas anteriores, na direção dos cleptoparasitas – o outro se aproximava um pouco mais do refúgio. Isto se repetiu até que a fêmea alcançou a ooteca, cortou os fios que a prendiam na teia e a transportou para a periferia da teia. O cleptoparasita macho se aproximou também da ooteca, enquanto a aranha hospedeira permaneceu no refúgio, aparentemente procurando pela ooteca recém furtada (curiosamente, esta ooteca de *A. tepidariorum* era disforme, bem diferente das suas ootecas geralmente esféricas).

Esse furto coletivo pode ser mais eficiente que o furto realizado individualmente. Com duas ou mais fontes de vibração em sua teia, a aranha hospedeira tem menos possibilidade de evitar o furto. Enquanto ela se ocupa em afugentar um cleptoparasita, os demais cleptoparasitas podem perceber que ela não está em seu estado de alerta (assim como percebem quando a hospedeira está capturando uma segunda presa: Vollrath, 1979b) e avançarem em direção ao item alimentar.

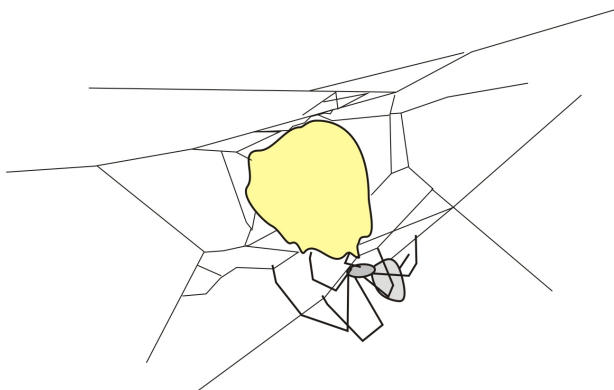


Figura 5 - *A. elevatus* em uma tentativa de furto da ooteca de *A. tepidariorum* (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda).

CONSIDERAÇÕES

Visto que os Argyrodinae cleptoparasitas ocupam geralmente teias de aranhas bem maiores que eles próprios, em especial as grandes teias de aranhas do gênero *Nephila* (Exline e Levi, 1962; Agnarsson, 2003), é provável que nem sempre a aranha invasora cause algum dano à hospedeira, capturando apenas presas ignoradas ou rejeitadas. Hénaut *et al.* (2005) sugerem que um organismo invasor que tenha uma dieta que não se sobreponha à dieta do hospedeiro deve ser chamado de ‘cleptobionte’. Afirmam ainda que, quando há opção de escolha de diferentes hospedeiros, *Faiditus globosus* (Keyserling, 1884) tem preferência a ocupar teias em que seja um ‘cleptobionte’ – e não um cleptoparasita, o que, segundo estes pesquisadores, explicaria a grande associação dos Argyrodinae com *Nephila* por todo o mundo.

Grostal e Walter (1997), no entanto, demonstraram que *A. antipodanus* é de fato um verdadeiro cleptoparasita de *Nephila plumipes* (Latreille, 1804), diminuindo significativamente o ganho de massa corporal da hospedeira quando presente. Rypstra (1981) demonstrou relação negativa entre a atividade de cleptoparasitas na teia e a taxa de captura de presas em *N. clavipes*, o que obriga a hospedeira a mudar o sítio de construção de teia mais frequentemente. Assim, ainda que não consideremos o consumo e remoção de trechos da teia hospedeira (Tso e Severinghaus, 1998; Miyashita *et al.*, 2004) e nem os eventos de predação da hospedeira ou de seus filhotes (Cangialosi, 1997; Whitehouse, 1986), já podemos falar em cleptoparasitismo. Coyle *et al.* (1991) afirmam que a interrupção da alimentação e a realização movimentos bruscos por parte do hospedeiro como consequência da atividade cleptoparasita já são suficientes para demonstrar que a interação é de cleptoparasitismo, e não de comensalismo.

Embora não permita uma análise quantitativa, a coletânea de eventos oriunda de nossas observações preliminares, além de demonstrar a grande variação do repertório comportamental de *A. elevatus*, nos faz crer que esta espécie é altamente especializada em usufruir recursos de suas hospedeiras. Pudemos constatar em *A.*

elevatus a ocorrência dos já conhecidos meios de obtenção de alimento em teias de diferentes hospedeiras, descritos para cleptoparasitas de outras espécies do gênero *Argyrodes*, tais quais: o furto de presas (Vollrath, 1979a), o compartilhamento de presas ('*feed with host*': Robinson e Robinson, 1973), a predação de filhotes da espécie hospedeira (Whitehouse, 1986).

Outras estratégias estão descritas para *Faiditus* e *Neospintharus*, gêneros filogeneticamente próximos de *Argyrodes*: a captura de presas utilizando a teia da aranha hospedeira (Larcher e Wise, 1985; Cangialosi, 1997); e o roubo de presas (Cangialosi, 1990; 1991), que podemos considerar diferente do furto pela presença de um comportamento coercivo por parte do cleptoparasita.

Além dos comportamentos acima listados, tivemos a oportunidade de ver algumas ações de *A. elevatus* que são pouco ou nunca descritas anteriormente, como o roubo de ootecas na presença da aranha hospedeira, a predação da aranha hospedeira por parte de filhotes cleptoparasitas que nasceram em sua teia, ou a atividade do cleptoparasita em teias de aranhas que normalmente não são suas hospedeiras. O ato de predação da hospedeira adulta por parte de *A. elevatus* ocorreu de uma maneira diferente da descrita tanto em outros *Argyrodes* (Tanaka, 1984; Whitehouse, 1986), que se valem da fragilidade da aranha durante a muda, quanto em espécies exclusivamente araneofágicas dos gêneros *Rhomphaea* e *Ariamnes* (Whitehouse, 1987; Eberhard, 1979), que utilizam a tática de ataque por enrolamento com seda viscosa.

Esta grande variabilidade de estratégias nos indica que *A. elevatus* é uma espécie importante para o entendimento da evolução do cleptoparasitismo em Theridiidae. Para este entendimento, no entanto, é necessário quantificarmos esta alta plasticidade comportamental e analisarmos-la em um quadro filogenético. É a isso que nos propomos fazer nas próximas seções deste texto.

SEÇÃO 2 – ARGYRODES ELEVATUS EM TEIA DE LATRODECTUS

CURACAVIENSIS: ANÁLISE QUANTITATIVA DO CLEPTOPARASITISMO

Categorização do comportamento de *Argyrodus elevatus*

Ante as diversas possibilidades de *A. elevatus* obter recursos em uma teia alheia descritas na seção anterior, fica a impressão de que qualquer forma de padronizar a observação do forrageamento deste cleptoparasita irá limitar o espectro de eventos observáveis. Entendemos que a padronização da observação, todavia, é essencial para a realização de uma análise quantitativa.

As nossas observações providas de método neste estudo compreendem 10 sessões de forrageamento de *A. elevatus* em teias de *L. curacaviensis*, registradas em vídeo e decodificadas ao computador. Foram atribuídos nomes às unidades comportamentais – ou categorias – executadas por *A. elevatus*, com base nas observações gerais e em estudos previamente publicados sobre forrageamento em aranhas. A conexão mais frequente entre as categorias é representada por etogramas (fluxogramas), que dão um panorama geral de como é o forrageamento de *A. elevatus* na teia da hospedeira.

Nesta seção apresentamos um estudo quantitativo cujo intuito é, a partir da lista de categorias detalhadamente descritas e de um fluxograma construído com base nestas categorias, darmos uma ideia mais elaborada sobre como *A. elevatus* se comporta frente à situação de furto de presa nas teias desta hospedeira. Ainda que a situação de laboratório possa não ser igual à do ambiente natural em que ocorre o furto de presas, a manipulação experimental pode evidenciar importantes aspectos do comportamento desta espécie cleptoparasita.

METODOLOGIA

Protocolo de registro em vídeo

Duas semanas antes de cada experimento, alimentamos a aranha hospedeira *L. curacaviensis* com um grilo ou larva de besouro; na semana seguinte à alimentação, destruímos sua teia. Estes procedimentos uniformizam a saciedade do animal e a idade da teia, fatores que podem influir no comportamento de captura da aranha (Garcia e Japyassú, 2005). Cada cleptoparasita a ser filmado estava há pelo menos três dias em teias de *L. geometricus*, sem alimentação proveniente de presas (não houve, no entanto, como controlar a aquisição de nutrientes provenientes do consumo de teia). Introduzimos o indivíduo de *A. elevatus* na caixa da aranha hospedeira no dia anterior ao experimento.

Eliciamos a atividade do cleptoparasita a partir da oferta de presas consecutivas à aranha hospedeira, conforme descrito na seção 1. A presas oferecidas eram larvas de tenébrio (*Tenebrio molitor*), de tamanho similar ao corpo da aranha hospedeira *L. curacaviensis* (cerca de um centímetro de comprimento). Registramos por meio de vídeo digital (mini DV) a atividade de *A. elevatus* a partir da primeira presa oferecida à aranha hospedeira. Durante cada sessão de registro em vídeo, a câmera focou o cleptoparasita durante todo o procedimento; um segundo experimentador narrou a atividade de cada aranha. Três minutos após a hospedeira ter capturado e iniciado a ingestão da presa, uma nova larva foi oferecida, e todo o processo repetido, por até seis vezes; damos a sessão por encerrada quando o cleptoparasita iniciou a ingestão da presa roubada ou compartilhada com a hospedeira. Desconsideramos as sessões nas quais o cleptoparasita não obteve êxito na aquisição de alimento, ou seja, quando não houve nem furto, nem compartilhamento de presa.

Com base em observações preliminares e na literatura, categorizamos o forrageamento de *A. elevatus* em 29 unidades comportamentais. Além destas categorias, as sequências também contêm 12 unidades comportamentais referentes à atividade da aranha hospedeira (que têm influência no comportamento do

cleptoparasita) e duas unidades que representam a intervenção do experimentador: 'oferecer nova presa' e 'mudança de fita'. A representação do ato de interromper a filmagem para a troca de fita cassete é importante para denotar que há uma lacuna de informação entre o conteúdo de cada registro, o que significa a não-continuidade da sequência naquele instante. A troca de fita, em geral, leva menos que 30 segundos.

Transcrição e decodificação das sequências

Cada experimento teve como resultado uma sequência de categorias. As dez sequências registradas em teias de *L. curacaviensis* foram transcritas para o computador. Conferimos cada uma das transcrições junto ao registro em vídeo, a fim de eliminar qualquer dúvida ou contradição entre a narração presente no áudio da filmagem, a ação observada no vídeo e as categorias transcritas.

O programa EthoSeq (Japyassú *et al.*, 2006), a partir destas sequências transcritas, é capaz de elaborar uma única matriz diádica de transição (isto é, uma matriz antecedente *versus* consequente). Assim, cada casela da matriz representa o número de ocorrências de uma díade. A diagonal desta matriz foi zerada, descartando a repetição de categorias.

Conexões entre categorias e elaboração do fluxograma

O fluxograma é uma representação gráfica das transições mais frequentes entre as categorias. Embora não represente o universo completo de possibilidades comportamentais de *A. elevatus*, o fluxograma nos proporciona uma noção bem completa de como é o furto de presas realizado por esta espécie. Optamos por dividir cada sequência comportamental em duas fases distintas: fase de detecção e fase de furto. Optamos por esta divisão pelo fato de uma mesma categoria comportamental poder ocorrer em diferentes contextos dentro de uma mesma sequência. Por exemplo, a categoria 'corte de fios' é importante tanto no deslocamento do cleptoparasita nos momentos iniciais da sequência quanto na sua movimentação depois de iniciado o furto, durante o transporte da presa furtada. Em cada um destes contextos, o 'corte de fios' se correlaciona com diferentes categorias. A fase de detecção vai do início da

sessão até que *A. elevatus* toque em alguma presa oferecida, esteja esta presa armazenada, ignorada ou mesmo sendo ingerida pela aranha hospedeira. Assim que o cleptoparasita toca a presa, tem início a fase de furto. Caso a aranha hospedeira afugente o cleptoparasita, consideramos que a sequência volta à fase de detecção.

A matriz gerada pelo EthoSeq é a base para a elaboração do fluxograma. Num primeiro momento, representamos no fluxograma apenas as transições para as quais a diferença positiva entre o valor observado e o valor esperado (estimado por meio do programa MatMan: de Vries *et al.*, 1993) foi maior que dez⁶. A tabela 1 apresenta os valores totais observados, destacando as caselas que mostraram esta diferença positiva; as tabelas 2 e 3 mostram estes valores para cada uma das fases da sequência

Dessa maneira, algumas categorias plotadas na matriz não aparecem no fluxograma; isto ocorre porque não houve díade selecionada por este método que contivesse a categoria em questão, seja como antecedente, seja como consequente. Caso a categoria seja representada apenas como antecedente ou apenas como consequente, sua representação no fluxograma é completada com a conexão de maior diferença positiva entre ocorrências observadas e esperadas, mesmo que esse valor seja menor que dez (nestes casos, representamos a conexão com um contorno vermelho ao redor do número total de ocorrências da díade). Utilizamos este recurso para evitarmos “fins de linha” no fluxograma. Adotamos este procedimento para uma matriz que continha apenas categorias referentes ao comportamento de *A. elevatus*, isto é, não estão computadas, por ora, as intervenções experimentais nem as ações da aranha hospedeira. O fluxograma foi elaborado com o auxílio do programa de acesso livre Cmap Tools (versão 4.18, disponível em <http://cmap.ihmc.us>), que organiza os campos e suas conexões em uma interface gráfica.

⁶ Encontramos esta diferença como critério testando diferentes valores. Se seleccionássemos caselas com diferença mínima de 5 entre o observado e o esperado, o fluxograma mostraria muitas conexões, o que poderia dificultar sua visualização e camuflar algumas rotas comportamentais; com a diferença mínima de 20, o fluxograma apresentaria poucas conexões, ficando pouco informativo.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Categorias comportamentais observadas no forrageamento de *Argyroides elevatus*

Sondagem rotatória

Comportamento que consiste em movimentos giratórios com as pernas anteriores estendidas (*'rotary probing'*, Whitehouse, 1986). Estes movimentos são realizados geralmente com o primeiro par de pernas, mas também é comum o uso das pernas II. As pernas opostas podem tanto girar simultaneamente como alternadamente, o ritmo e frequências são variáveis. Esta foi a categoria mais executada por *A. elevatus* durante a toda a análise, com 1727 ocorrências (de um total de 5769). Aparece relacionada com praticamente todas as demais categorias, e ocorre em todas as fases da sequência de forrageamento de *A. elevatus* – desde quando oferecemos a primeira presa à aranha hospedeira, até o momento em que o cleptoparasita consome a presa furtada, já afastado do refúgio da aranha hospedeira.

A sondagem rotatória ocorre em outros membros da subfamília Argyrodinae, como *A. antipodianus* (Whitehouse, 1986); *Faiditus ululans* (Cangialosi, 1990, 1991) *Argyroides flavipes* Rainbow, 1916 (Whitehouse e Jackson, 1998), *Ariamnes attenuatus* (Eberhard, 1979) e *Rhomphaea* sp. (Whitehouse, 1987). Embora não haja descrição deste comportamento em nenhuma outra aranha que não em Argyrodinae, ele pode ser observado no comportamento de outros membros da família Theridiidae (p. ex: *L. geometricus*, *L. curacaviensis*, observação pessoal). Nestes casos, a rotação das pernas anteriores é realizada raramente, e ocorre de maneira pontual; parece ter a função de localizar uma presa já armazenada ou um fio que possa servir de apoio para a execução de outros comportamentos (enrolamento de presa, p. ex.). Também por meio de observações pessoais, sabemos que *A. tepidariorum* executa este movimento giratório com as pernas anteriores durante a construção de teia. Apesar da ocorrência desta categoria no comportamento de aranhas não cleptoparasitas, a alta frequência

com que ocorre no repertório de *A. elevatus* em teias hospedeiras nos faz crer que se trata de um comportamento fortemente ligado ao cleptoparasitismo.

O comportamento de sondagem rotatória em *A. elevatus* apresenta todos os indícios de ser um comportamento investigativo: a movimentação das pernas estendidas, como se fossem antenas, provavelmente serve para localizar fios de suporte e captar a informação vibratória dos eventos que ocorrem na teia hospedeira. Por isso há uma forte associação deste movimento com o deslocamento, tanto positivo quanto negativo em relação ao refúgio da hospedeira. De acordo com Vollrath (1979b), *A. elevatus* pode, captando as vibrações na teia, perceber a movimentação de presas e da aranha hospedeira, e assim ajustar o comportamento de furto com o sucesso de captura por parte da hospedeira.

Detecção

Este é um comportamento utilizado não só por *A. elevatus*, mas por uma grande variedade de aranhas de teia (Araneidae: Willey *et al.*, 1992; Robinson e Olazarri, 1971; Lubin, 1980; Tetragnathidae: Yoshida, 1989; Nephilidae: Robinson e Mirick, 1971; Pholcidae: Jackson e Brassington, 1987), que consiste em movimentos com a região tarsal das pernas anteriores, no eixo longitudinal do corpo da aranha, tensionando fios da teia (Robinson, 1969).

A detecção está associada à localização dos fios nos quais a presa está aderida (Garcia e Japyassú, 2005). Em cleptoparasitas, as detecções podem fornecer sinais também sobre a localização e movimentação da aranha hospedeira (Vollrath, 1979b). Os movimentos de detecção executados por *A. elevatus* foram descritos como 'tapping' por Vollrath (1979a). Whitehouse (1986) descreve esta categoria em *A. antipodanus* sob o nome de 'pulling'. *A. flavipes*, durante interações intra-específicas, executam comportamentos similares aos que chamamos de detecção ('tapping' e 'pulling': Whitehouse e Jackson, 1998).

Tranco

Brusco chacoalhão da teia produzido pelo movimento do corpo e das pernas I e II. Geralmente citado na literatura como 'jerking' ou 'plucking', este comportamento

também é observado em diversas aranhas de teia. Confrontando diferentes descrições de ‘tranco’ e ‘detecção’, vemos que estes conceitos muitas vezes se confundem. Robinson e Olazarri (1971) e Robinson e Mirick (1971) não distinguem entre tais categorias, descrevendo ambos os movimentos sob o nome de ‘*plucking*’, tanto em *Argiope argentata* quanto em *N. clavipes*. Lubin (1980) e Yoshida (1989), observando o comportamento de *Cyrtophora* spp. (Araneidae) e *Metleucauge* spp. (Tetragnathidae), descrevem a categoria ‘*jerking*’ como um rápido puxão longitudinal dos raios com o primeiro par de pernas, e a diferenciam de ‘*web shaking*’ pela amplitude e direção do movimento: Enquanto o ‘*jerking*’ é realizado de maneira mais sutil e longitudinalmente em relação ao plano da teia, o ‘*web shaking*’ tem uma amplitude maior e direção perpendicular à teia. Willey *et al.* (1992) fazem uma breve descrição de um comportamento, similar à ‘detecção’, realizado por *Mecynogea lemniscata* (Walckenaer, 1842) (Araneidae) como um “deslocamento rápido e longitudinal dos raios da teia com o tarso das pernas I e II” e de outro comportamento, similar ao ‘tranco’, como “um movimento de solavanco de todo o corpo da aranha para chacoalhar a teia”. Apesar de diferentes, esses dois movimentos foram mantidos pelos autores na mesma categoria (‘*pluck*’), mas separados de ‘*web shake*’.

Se o ‘tranco’, em aranhas não cleptoparasitas, parece ter como função principal localizar onde a presa está aderida, em *A. elevatus* esta categoria pode ocorrer em dois contextos distintos: (i) durante um comportamento de agressão e (ii) após o furto ser realizado e a presa carregada para longe do alcance da hospedeira.

‘Tranco’ em contexto de agonismo: em pelo menos três vezes em que o ‘tranco’ foi realizado (de um total de dez ocorrências) em teia de *L. curacaviensis*, o cleptoparasita se aproximava da presa em posse da aranha hospedeira. Toda a discrição e sutileza de *A. elevatus* na teia que invade contrastam com a violência do tranco: a teia chacoalha a ponto de a hospedeira abandonar a presa e se afastar momentaneamente, quando então o cleptoparasita avança em direção à presa.

Em outra situação, em teia de *A. tepidariorum*, a aranha hospedeira se aproximou de *A. elevatus* enquanto ele capturava um grilo de tamanho similar ao seu

corpo. O cleptoparasita interrompeu o enrolamento, efetuou 'trancos' consecutivos, que afugentaram a aranha hospedeira, fazendo-a retornar ao refúgio. O cleptoparasita, após intimidar a aranha hospedeira, continuou a captura do grilo. O comportamento agonístico associado à categoria 'tranco' ocorre também no roubo de presas pelo cleptoparasita *Faiditus ululans*, que o faz direcionado às aranhas hospedeiras sociais *Anelosimus eximius* com o intuito de afastá-las da presa recém-capturada (Cangialosi, 1990). Aranhas não cleptoparasitas também apresentam tranco em contexto agressivo: tanto as hospedeiras *L. geometricus* e *A. tepidariorum*, observadas neste estudo, quanto *Nephila* spp. (Robinson e Robinson, 1973; observações pessoais) executam chacoalhões em resposta à aproximação de cleptoparasitas enquanto se alimentam.

'Tranco' após o furto ter sido efetuado: o cleptoparasita, ao se afastar do refúgio com uma presa já imobilizada pela aranha hospedeira, estira uma série de fios que ligam a presa à periferia da teia da hospedeira (ver abaixo nas categorias 'transporte' e 'estiramento'). Desta maneira, a presa permanece anexada somente a fios depositados pelo cleptoparasita, o que dificulta à hospedeira localizar e recuperar o item alimentar furtado. Curiosamente, *A. elevatus* pode executar a categoria 'tranco' após ter depositados estes fios, com o alimento já sob seu domínio, e só então iniciar a ingestão.

Esse comportamento provavelmente é uma forma do cleptoparasita testar se o local onde ele irá manusear e ingerir a presa furtada está isolado o bastante para que a hospedeira não consiga detectá-lo e recuperar a presa. É interessante notar que a aranha hospedeira responde aos chacoalhões do cleptoparasita com movimentos de sua perna I ('detecção'), mas somente em um caso (dentre sete ocorrências sob esta condição) ela foi capaz de localizar a fonte de vibrações com precisão, perseguir o cleptoparasita e recuperar o item alimentar furtado.

Deslocamento

O cleptoparasita *A. elevatus*, durante a sequência comportamental de furto, pode transitar por toda a teia hospedeira. O referencial para definirmos se o

deslocamento é positivo ou negativo é, a princípio, o refúgio da aranha hospedeira – que é onde as presas capturadas ficam armazenadas. Após o cleptoparasita ter entrado em contato com a presa e iniciar o furto, o referencial passa a ser esta presa. Caso a hospedeira persiga o parasita e recupere o item alimentar, ela volta a ser a referência de deslocamento positivo ou negativo.

O deslocamento, em ambos os sentidos, é fortemente associado com ‘sondagem rotatória’ e ‘fixação’. O deslocamento positivo difere do negativo por uma maior associação com a categoria ‘detecção’, que o sucede em 21,36% e o precede em 21,88% das ocorrências (‘detecção’ sucede o deslocamento negativo em 6,73% e o precede em 4,26 % das vezes em que ocorre).

Fixação

A aranha aproxima o abdome de um fio de sua teia, toca-o com as fiandeiras, fixando um novo fio (Garcia e Japyassú, 2005). *A. elevatus*, em seu forrageamento, constantemente mantém nas fiandeiras um fio guia anexado em um ponto da teia hospedeira, geralmente seguro por uma das pernas IV. Quando executa uma fixação, o cleptoparasita muda o ponto de ancoragem deste fio guia. É comum a fixação ocorrer após um corte de fio. Nesse caso, o cleptoparasita segura a extremidade do fio cortado com o tarso das pernas anteriores e o traz até as fiandeiras, onde o anexa ao fio que até então era o fio guia e se desloca a partir daí, com um novo ponto de ancoragem.

Fixação com rotação

Aranhas não cleptoparasitas realizam, ao chegar no refúgio ou centro da teia, com ou sem a presa, uma série de fixações enquanto giram o corpo, assumindo a postura de repouso (Robinson e Olazarri, 1971; Viera, 1994; Garcia e Japyassú, 2005). *A. elevatus*, quando o faz, efetua geralmente uma única fixação (raramente duas) enquanto faz um giro sagital de 180°, depois se deslocando em sentido contrário pelo fio que vinha trazendo até o ponto de fixação, produzindo um novo fio guia.

Fixação na presa

A aranha aproxima as fiandeiras da presa, ou dos fios que envolvem esta presa, fixando um novo fio (Garcia e Japyassú, 2005; Viera, 1986) Em *A. elevatus*, além de ocorrer antes e durante o transporte da presa, a categoria 'fixação na presa' ocorre também após o cleptoparasita se afastar da hospedeira com a presa. O cleptoparasita estira fios conectando a presa a dois ou três pontos de apoio na periferia da teia hospedeira, para só então iniciar a digestão do item furtado. Durante a digestão ele permanece com seu fio de segurança anexado à presa.

A categoria 'fixação na presa' pode acontecer em duas situações diferentes: com *A. elevatus* fixando fios em uma presa armazenada enquanto a aranha hospedeira se ocupa com a imobilização ou ingestão de outro tenébrio, ou com o cleptoparasita fixando fios na presa que está sendo ingerida pela hospedeira. Nesta situação de compartilhamento de presa o nome da categoria é acrescido das letras 'FWH' (de '*feed with host*'). O mesmo ocorre para as categorias 'toque', 'manipulação' e 'mordida'.

Corte de fios

A. elevatus corta fios com as quelíceras frequentemente durante a sequência de furto. O fio rompido pode ser simplesmente solto após ser cortado, mas, em geral, o cleptoparasita segura suas extremidades com os tarsos das pernas anteriores, e após estender lentamente estas longas pernas, o solta, evitando uma repentina diminuição da tensão da teia quando um fio é cortado (Vollrath, 1979a). Os fios finos são cortados instantaneamente com o contato das quelíceras. O corte de fios mais grossos da teia hospedeira, no entanto, pode durar alguns segundos. Nestes casos, o cleptoparasita balança o corpo de um lado pra outro em relação ao eixo longitudinal do corpo, fazendo um movimento de torção para auxiliar o rompimento do fio.

Enovelamento

Após cortar um fio, o cleptoparasita eventualmente pode segurar uma de suas extremidades com os pedipalpos e quelíceras, e, enquanto se desloca deixando um novo fio, ir acumulando seda na região oral, formando, com o fio que cortou, um pequeno novelo de seda com o auxílio das pernas III. Os novelos de seda formados por

A. elevatus durante o enovelamento podem ser ingeridos ou dispensados. Em duas ocorrências de ‘enovelamento’ observados em teia de *A. venatrix* (Araneidae) não foi possível ver a pelota de seda ser dispensada, nos fazendo supor que ela foi ingerida. O fio enovelado, nestes casos, havia sido fixado ali pelo próprio *A. elevatus* (num dos casos enquanto ele executava ‘escalada’ para se aproximar do refúgio da hospedeira, outro enquanto ele se dirigia à presa já furtada, longe do refúgio); não se tratou, portanto, de um evento de consumo de teia hospedeira, como ocorre em outras espécies de Argyrodinae (Higgins e Buskirk, 1998; Tso e Severinghaus, 1998; Miyashita *et al.*, 2004).

Cangialosi (1990; 1991) observou essa categoria durante o comportamento ‘silk clearing’, realizado por *F. ululans* em teias de *A. eximius*. Neste comportamento, *F. ululans*, ao se aproximar da presa ou enquanto se movimenta ao redor da teia barreira da colônia, remove a teia hospedeira em seu caminho, cortando fios com as quelíceras – não necessariamente ingerindo a seda, mas acumulando-a em uma pequena pelota e deixando-a na teia. O corte de fios da teia hospedeira deixa buracos ou túneis no emaranhado de fios da colônia. Enquanto se aproxima da presa, *F. ululans* pode criar vários destes túneis, que podem lhe servir como rotas de fuga.

A formação desta pequena pelota de seda também ocorre durante a construção das teias orbiculares de membros da família Araneidae no momento em que se locomove por um fio, recolhendo-o com as pernas anteriores e enovelando-o com o terceiro par de pernas (figura 6) Enquanto o fio antigo é recolhido, um novo fio é estirado, substituindo-o (Tilquin, 1942, pp. 140-141).

Em *A. elevatus*, o enovelamento também parece servir para substituição de fios. O cleptoparasita substitui fios da teia hospedeira por seus próprios fios, mais finos, pelos quais a aranha hospedeira provavelmente tem menos chance de detectá-lo. Esta substituição, no entanto, também pode ser realizada sem enovelamento – quando o cleptoparasita, ao caminhar sobre um fio, corta e solta este fio, substituindo-o pelo seu fio guia, sem a formação de uma pelota de seda.



Figura 6 - enovelamento sendo realizado por uma aranha de teia orbicular (Araneidae) durante a construção de teia. Enquanto a aranha se desloca, um novo fio (A) é estirado, substituindo o antigo (B). Com o terceiro par de pernas, a aranha enovela o fio substituído em uma pequena pelota. Adaptado de Tilquin (1942).

Transporte

A. elevatus realiza o transporte fixando um fio na presa (ou em fios junto a ela) e deslocando-se para longe do alcance da hospedeira enquanto carrega a presa diretamente nas fiandeiras. A categoria 'transporte' é determinada pela ocorrência ou não de deslocamento da presa.

Aranhas de teia podem transportar os itens alimentares tanto pelas fiandeiras quanto pelas quelíceras (p. ex.: *N. clavipes*: Robinson e Mirick, 1971). O transporte nas quelíceras não foi observado em *A. elevatus*.

Estiramento

Após o cleptoparasita fixar um fio na presa, ele pode se locomover sem que a presa se desloque, acarretando um prolongamento deste fio fixado entre ele e a presa. Este comportamento é descrito na literatura como 'estiramento', e faz parte do repertório de captura na família Theridiidae (Garcia e Japyassú, 2005; Japyassú e Jotta, 2005).

O 'estiramento' em *A. elevatus*, embora geralmente seja precedido de transporte, pode acontecer sem que haja o prévio deslocamento da presa. Este caso de estiramento ocorre, em especial, nos últimos instantes antes do cleptoparasita começar a ingerir o item furtado. Ele estira longos fios (normalmente com mais de

cinco centímetros) até a periferia da teia (é possível até atingir as paredes da caixa acrílica), onde fixa com rotação e retorna em direção à presa, caminhando sobre o fio recém-estirado. Estes fios são fixados em dois ou três pontos de apoio, mas o cleptoparasita pode ir e voltar da presa para um mesmo ponto até mais de três vezes.

Prolongamento de fio

Com a presa pendurada pelas fiandeiras, a aranha estende a perna IV, que segura o fio no qual a presa está pendurada, aumentando então a distância entre a presa enrolada e a aranha por meio da gravidade.

A. elevatus utiliza esta categoria no momento em que se distancia da hospedeira com a presa furtada. A presa pode estar já livre de fios, mas também pode estar aderida a outros fios além do que está sendo prolongado, fazendo assim uma trajetória semicircular na medida em que o cleptoparasita prolonga o fio. Nestes casos, o deslocamento realizado pela presa sempre é em direção oposta ao refúgio da hospedeira.

Rapel com a presa

O termo *rapel* se refere a uma técnica utilizada por alpinistas e espeleólogos, na qual o indivíduo fixa uma corda em um ponto do relevo e desce por esta corda até um ponto mais baixo. A categoria comportamental 'rapel' é similar ao 'prolongamento de fio', com a diferença que, no 'rapel', o cleptoparasita anexa um fio em algum ponto da teia antes do prolongamento. É este fio que será prolongado, enquanto a aranha segura com os tarsos o fio que está aderido na presa, ou a própria presa. Desta maneira, não só a presa irá se deslocar pelo efeito da gravidade, mas também o cleptoparasita junto com ela. Da mesma forma que no prolongamento, caso a presa esteja aderida em outro fio, o movimento de seu deslocamento será semicircular. Esta categoria é descrita para *A. antipodanus* como 'Tarzan swing' (Whitehouse, 1986, pp.160-161).

Pesca

Categoria que consiste na aranha trazer pra si a presa que está presa ou pendurada por um fio. Em Theridiidae, 'pesca' é um recurso utilizado para puxar a presa que está no substrato, aderida na extremidade dos fios viscosos (sapatas adesivas), até a parte superior da teia, onde esta presa então é imobilizada por enrolamento (Japyassú e Jotta, 2005; Garcia e Japyassú, 2005). Neste contexto de captura, 'pesca' ocorre também em Pholcidae (Japyassú e Macagnan, 2004). Embora *A. elevatus* também possa realizar 'pesca' na captura de pequenas presas (seção 1), esta categoria em teias de *L. curacaviensis* foi executada quando o cleptoparasita se aproximou por cima de uma presa imobilizada e armazenada pela aranha hospedeira, dando início ao furto naquele instante.

Salto

Não se trata de um pulo semelhante ao que é característico das aranhas papamoscas, mas sim de uma queda voluntária da teia hospedeira. Muitas aranhas de teia têm a estratégia de saltar de suas teias quando ameaçadas, ficando penduradas em um fio de segurança anexado à teia (p. ex.: *Micrathena* sp., observação pessoal). Quando detectado e perseguido pela aranha hospedeira, *A. elevatus* também salta, ficando ancorado pelo fio guia para posteriormente retornar à teia escalando este fio (Vollrath, 1979a, Robinson e Robinson, 1973). O cleptoparasita pode abrir mão do fio guia, cortando-o e caindo no substrato, caso a aranha hospedeira continue o perseguindo.

Escalada

Ocorre quando a aranha se desloca verticalmente subindo por um único fio. Este fio pode ser o próprio fio guia de *A. elevatus* (após ele ter saltado ou caído da teia) ou um dos fios verticais de captura da teia hospedeira. Não necessariamente o cleptoparasita deixa um fio guia enquanto escala. Ele pode ainda executar a escalada e enovelar o fio ao mesmo tempo.

Pausa

Chamamos de 'pausa' a imobilidade do cleptoparasita de duração igual ou maior que 30 segundos. As pausas podem ser muito longas, e o cleptoparasita pode ou não assumir alguma das duas típicas posturas de repouso.

Posturas de repouso

A. elevatus, quando imóvel, pode assumir duas posturas que lhe são características. Em uma delas, o cleptoparasita flexiona os quatro pares de pernas, mantendo-as junto ao abdômen (figura 7). Na outra, o cleptoparasita permanece imóvel com as pernas anteriores totalmente estendidas para frente. Quando em postura de repouso com as pernas estendidas, o cleptoparasita fica suspenso pela junção de três fios fixados por ele próprio (figura 8); esta posição de repouso é similar a que ocorre em *Rhomphaea* sp. (Whitehouse, 1987). *A. elevatus* pode permanecer em pausa sem assumir nenhuma destas posturas específicas, apenas interrompendo seu deslocamento e se mantendo na posição em que parou.

Limpeza

A aranha raspa os apêndices uns nos outros, geralmente aos pares; pode também esfregar a região tarsal dos apêndices entre as quelíceras; alternativamente, as pernas podem ser raspadas contra o abdome e fiandeiras (Robinson e Olazarri, 1971). Os surtos de limpeza de *A. elevatus* podem ser longos (de até 20 minutos), nos quais ele permanece em um ponto distante da aranha hospedeira, ou podem se resumir a um simples esfregaço do tarso na região oral em qualquer momento da sequência de furto.

Recuperação

Esta categoria designa o deslocamento da aranha em direção à presa já imobilizada por ela, após o transporte da presa para o refúgio (Garcia e Japyassú, 2005; Viera, 1994). No caso de *A. elevatus*, consideramos 'recuperação' apenas a última aproximação realizada antes da retomada de atividades com a presa furtada.

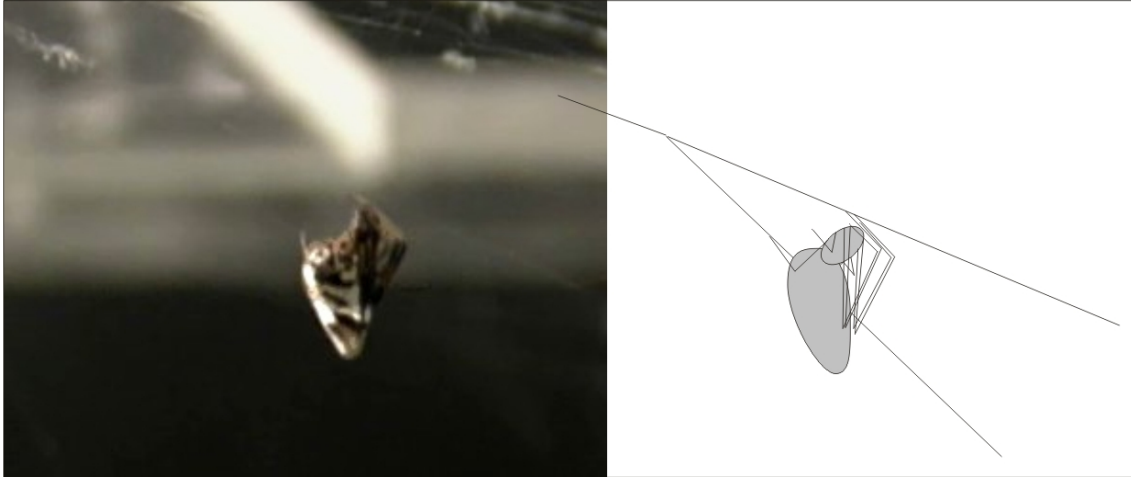


Figura 7 - *A. elevatus* em postura de repouso com as pernas dobradas sobre o abdômen (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda).

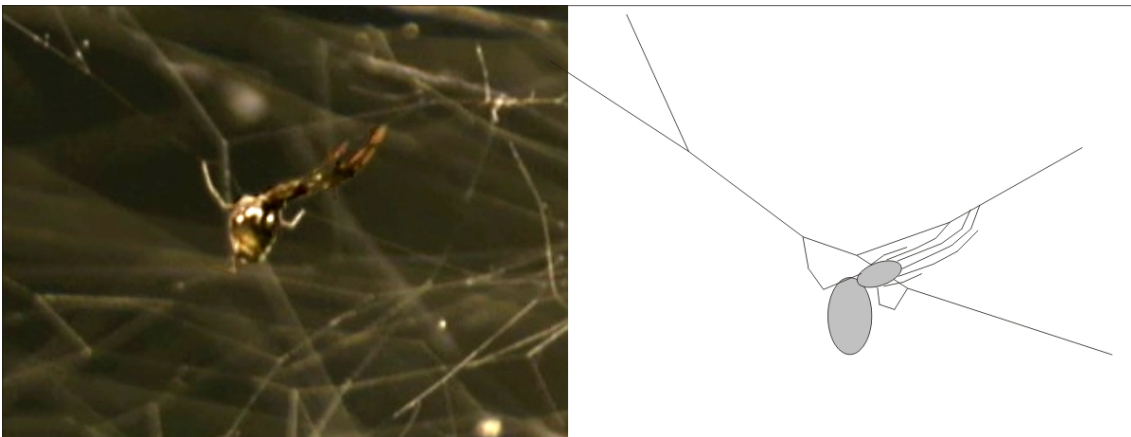


Figura 8 - *A. elevatus* em postura de repouso com as pernas estendidas (foto: M. C. Silveira; ilustração: D. D. Guarda).

Toque

A aranha simplesmente toca na presa com as extremidades das pernas I ou II. É o primeiro contato do cleptoparasita com a presa já imobilizada pela hospedeira, e é geralmente seguido de 'manipulação'. Assim como as categorias 'fixação na presa', 'manipulação' e 'mordida', 'toque' também pode acontecer no contexto de compartilhamento de presa.

Toque na aranha hospedeira

O cleptoparasita pode, eventualmente, tocar a extremidade das pernas na aranha hospedeira. Das cinco ocorrências deste evento nesta análise quantitativa, em quatro delas o ‘toque na hospedeira’ foi sucedido (não necessariamente imediatamente) de um movimento brusco da aranha hospedeira, o que obrigou o cleptoparasita a se afastar momentaneamente ou a se jogar da teia (‘salto’). O contato físico com a hospedeira também ocorre no cleptoparasita *A. antipodanus*, durante o compartilhamento de presa com a hospedeira *Eriophora pustulosa* (Walckenaer, 1842); nestes casos, a hospedeira raramente responde ao toque do cleptoparasita (Whitehouse, 1986).

Manipulação

Consiste em toques alternados e consecutivos com os palpos ou com as pernas sobre a presa (Garcia e Japyassú, 2005). A ‘manipulação’ em *A. elevatus* está fortemente conectada com as categorias ‘sondagem rotatória’, ‘corte de fio’ e ‘fixação na presa’.

Mordida

Inserção das quelíceras na presa, indicando o início da ingestão. *A. elevatus* pode morder uma presa furtada da aranha hospedeira ou compartilhar a presa com ela. Em ambos os casos, a aranha hospedeira pode detectar e perseguir o cleptoparasita, obrigando-o a interromper a mordida. Quando o cleptoparasita permaneceu por mais de cinco minutos em mordida, a sessão de filmagem foi considerada encerrada. No entanto, *A. elevatus* pode permanecer com as quelíceras inseridas na presa por até mais de duas horas.

Conexões entre categorias: fluxogramas

Os fluxogramas representam as principais conexões entre as categorias que ocorrem durante o furto de presas por parte de *A. elevatus*, em destaque nas tabelas 2 e 3. O primeiro deles (figura 9) se refere à *fase de detecção*, que ocorre quando o cleptoparasita se movimenta em direção às presas armazenadas enquanto a aranha

hospedeira captura e imobiliza novas presas. A *fase de furto* é representada pelo fluxograma da figura 10, e vai desde o momento em que *A. elevatus* tem acesso a uma presa até o fim da sequência de furto, quando o cleptoparasita inicia a ingestão da presa, seja esta presa furtada e transportada para longe do refúgio da aranha hospedeira ou ainda nas quelíceras da aranha hospedeira (compartilhamento de presa).

Fase de detecção

A sequência geralmente tem início com *A. elevatus* em pausa, com ou sem adotar alguma de suas típicas posturas de repouso. Assim que *L. curacaviensis* parte para capturar a primeira presa oferecida, o cleptoparasita inicia seu deslocamento na teia hospedeira. Esta movimentação é permeada por movimentos circulares das pernas I e II ('sondagem rotatória'), cortes e fixações de novos fios. A alta frequência da categoria 'sondagem rotatória' e a sua correlação com as demais categorias ficam evidentes no fluxograma referente à fase de detecção (figura 9). Nesta fase também fica clara a distinção entre os deslocamentos positivo e negativo: o deslocamento positivo (em relação ao refúgio da hospedeira, onde estão as presas armazenadas) difere do negativo por ser mais frequentemente intercalado pelas categorias 'detecção' e 'corte de fio'. Ambos os deslocamentos podem ser relacionados à categoria 'enovelamento'. A pelota de seda formada durante o enovelamento pode ser ingerida, mas em geral é dispensada pelo cleptoparasita, com o auxílio das pernas I. A fase de detecção pode durar de 25 minutos a até mais de uma hora.

Fase de furto

Quando o cleptoparasita tem acesso a alguma presa, tem início a fase de furto. Este acesso à presa pode ocorrer de três maneiras distintas: (i) tocando uma presa armazenada enquanto a aranha hospedeira ingere ou manipula outra presa; (ii) tocando a mesma presa que está sendo ingerida pela hospedeira; ou ainda, (iii) executando o comportamento de 'pesca' da presa armazenada, isto é, puxando, de cima para baixo, os fios nas quais a presa está pendurada. As conexões entre a categoria 'pesca' e as demais categorias não são expressivas (a categoria pesca

ocorreu apenas duas vezes em toda a análise), tampouco necessárias para a conectividade do conjunto; no entanto, optamos por representá-la no fluxograma para indicar esta possível forma de princípio da fase de furto.

Quando transporta uma presa furtada para longe da aranha hospedeira, o cleptoparasita em seguida executa um procedimento característico, que consiste em fixar fios na presa, estirar estes fios horizontalmente, fixá-los na extremidade da teia (nos fios de amarra da teia hospedeira ou na parede da caixa) e retornar à presa. São estirados, em média, 11 fios ($10,78 + 7,21$, $N = 9$), distribuídos em dois ou três pontos de apoio; estes fios formam um suporte no qual *A. elevatus* ingere a presa sem ser percebido pela aranha hospedeira.

A fase de furto pode terminar com o cleptoparasita ingerindo a presa furtada ou compartilhando a mesma presa que a aranha hospedeira. Estas duas situações determinam o fim de toda a sequência A fase de furto, no entanto, pode ser interrompida caso *A. elevatus* seja forçado a interromper o contato com a presa por consequência da ação da aranha hospedeira. Neste caso, entendemos que a sequência comportamental do cleptoparasita entra novamente na fase de detecção.

Fluxogramas de *Faiditus ululans* e *Argyrodes elevatus*

Poucos estudos publicados sobre o comportamento de cleptoparasitas apresentaram fluxogramas. Whitehouse (1986) apresenta um fluxograma da captura de moscas por parte de *A. antipodanus*; Cangialosi (1997) apresenta um fluxograma que descrevendo o fluxo do cleptoparasita *Neospintharus trigonum* (Hentz, 1850) pelas teias que ocupa. Talvez o fluxograma que mais se assemelhe ao que foi apresentado neste volume (e que, portanto, pode ser comparado a este) foi publicado por Karen Cangialosi (1990) para a espécie *Faiditus ululans*. Este fluxograma, aqui apresentado na figura 11, descreve a sequência de comportamentos utilizados por fêmeas desta espécie durante o furto de presas em teias da aranha hospedeira *Anelosimus eximius*.

O fluxograma de furto presas por *F. ululans* é mais simplificado que o de *A. elevatus*, e não apresenta a frequência das conexões entre as categorias; ainda assim, podemos notar algumas similaridades entre o comportamento das duas espécies. Por exemplo, a aproximação inicial é relacionada com cortes de fio e movimentos similares a 'sondagem rotatória' (em *F. ululans*, 'leg wave' ou 'rotary probe'). Após alcançar a presa, ambos os cleptoparasitas cortam fios ao seu redor e fixam fios nela, para então transportá-la à periferia da teia, aonde irão ingeri-la.

Outra similaridade entre os fluxogramas dessas duas espécies é a possibilidade dos cleptoparasitas, após terem alcançado a presa, serem afugentados pela aranha hospedeira e se afastarem, reiniciando a tentativa de furto a partir de uma nova aproximação. O cleptoparasita *F. ululans*, por sua vez, executa alguns comportamentos que não são frequentes em *A. elevatus*, como por exemplo, o 'tranco' ('shake web'). Cabe lembrar que o cleptoparasita *F. ululans* rouba ostensivamente o alimento de suas hospedeiras, afugentando-as de perto da presa recém capturada, enquanto *A. elevatus* remove furtivamente a presa. Esta diferença pode explicar o porquê do 'tranco' ocorrer relacionado com outras categorias comportamentais no fluxograma de *F. ululans* e não no de *A. elevatus*.

Tabela 2 - conexões entre as categorias comportamentais na fase de detecção das dez seqüências de furto de *A. elevatus*. O símbolo '#' se refere ao início ou final de cada seqüência. As caselas em amarelo representam as caselas nas quais a diferença positiva entre o valor absoluto e o valor esperado foi maior que 10; as caselas em vermelho representam conexões que foram inseridas para evitar 'fins de linha' no fluxograma.

	#	escalada	cortefio	deslocamento -	deslocamento +	deteccão	enovela	FASE DE FURTO	fixação	fix c/ rotação	salto	limpeza	mudanca	pausa	postura de rep	sondagem rot	toque na hosp	tranco	TOTAL
#	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	2	4	0	0	10
escalada	0	0	0	1	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
cortefio	1	0	0	16	28	62	6	0	31	21	0	6	0	2	0	149	0	0	322
deslocamento -	0	2	16	0	1	22	43	0	18	14	1	2	0	0	0	178	0	0	297
deslocamento +	3	0	31	2	0	161	70	7	37	11	1	1	0	0	0	398	1	0	723
deteccão	1	0	77	27	165	0	11	0	31	16	0	7	1	13	0	302	0	2	653
enovela	0	0	19	5	8	13	0	0	12	4	0	6	0	1	1	89	0	0	158
FASE DE FURTO	0	0	1	6	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	12
fixação	0	0	36	41	90	24	2	0	0	0	0	3	0	0	0	95	0	0	291
fix c/ rotação	0	1	23	32	40	17	0	0	0	0	0	2	0	0	0	40	0	0	155
salto	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
limpeza	0	0	3	2	1	5	1	0	5	1	0	0	0	2	2	22	0	0	44
mudanca	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3
pausa	0	0	0	0	4	8	0	0	3	2	0	3	1	0	11	58	0	0	90
postura de rep	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	10	0	5	0	0	18
sondagem rot	5	0	116	164	385	338	20	5	152	85	0	12	1	58	2	0	3	4	1350
toque na hosp	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	4
tranco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	6
TOTAL	10	6	322	297	723	653	158	12	291	155	4	44	3	90	18	1350	4	6	4146

Tabela 3 - conexões entre as categorias comportamentais na fase de furto das dez seqüências de *A. elevatus*. O símbolo ‘#’ se refere ao final de cada seqüência; o início desta fase é representado pela transição com a fase de detecção. As caselas em amarelo representam as caselas nas quais a diferença positiva entre o valor absoluto e o valor esperado foi maior que 10; as caselas em vermelho representam conexões que foram inseridas para evitar ‘fins de linha’ no fluxograma.

#	#	escalada	corteio	deslocamento -	deslocamento +	detecção	enovela	enrola	estiramento	FASE DE DETECÇÃO	fixação	fix na presa	fix na presaFWH	fix c/ rotação	salto	limpeza	manipFWH	manipulação	mordida	mordidaFWH	pesca	postura de rep	prolongamento	rapel	recuperação	sondagem rotatória	toque na hosp	toque	toqueFWH	tranco	transporte	TOTAL
escalada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
corteio	0	0	0	2	4	5	0	0	4	0	31	1	7	0	0	3	31	0	0	0	0	0	3	0	3	78	0	1	1	0	15	192
deslocamento -	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	30
deslocamento +	0	0	8	0	0	5	3	0	0	1	4	0	0	0	0	4	3	0	0	1	0	0	0	0	0	23	0	1	0	1	0	54
detecção	0	0	3	2	5	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	9	0	0	0	1	2	1	28
enovelamento	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6	0	0	0	0	0	11
enrolamento	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
estiramento	0	0	7	0	0	1	6	0	0	0	3	0	0	38	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	37	0	0	0	0	2	97
FASE DE DETECÇÃO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	12	7	0	0	21	
fixação	0	0	6	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	4	10	0	0	0	1	0	41	
fix na presa	0	0	43	0	0	0	0	0	12	1	1	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	2	1	1	54	0	0	0	0	25	152
fix na presaFWH	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
fix c/ rotação	0	1	3	1	22	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	48	9	0	0	0	0	1	90
salto	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
limpeza	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	4
manipFWH	0	0	3	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	24
manipulação	0	0	41	0	0	0	1	0	1	3	55	0	0	0	1	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	85	0	0	0	0	2	213
mordida	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	29
mordidaFWH	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18
pesca	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
postura de rep	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3
prolongamento	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	4	15
rapel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	4
recuperação	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	66	0	0	0	0	0	0	0	2	0	13	0	0	0	0	82
sondagem rotatória	0	0	63	13	12	15	1	0	12	2	16	58	0	25	0	1	2	61	5	0	0	2	1	0	18	0	1	6	1	0	63	378
toque na hosp	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
toque	0	0	2	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	33
toqueFWH	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	10
tranco	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4
transporte	0	0	8	0	1	0	0	0	65	0	3	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	1	7	0	0	21	0	0	0	0	0	114
TOTAL	10	2	192	30	54	28	11	1	97	11	41	152	2	90	1	4	24	213	29	18	2	3	15	4	82	378	1	33	10	4	114	1656

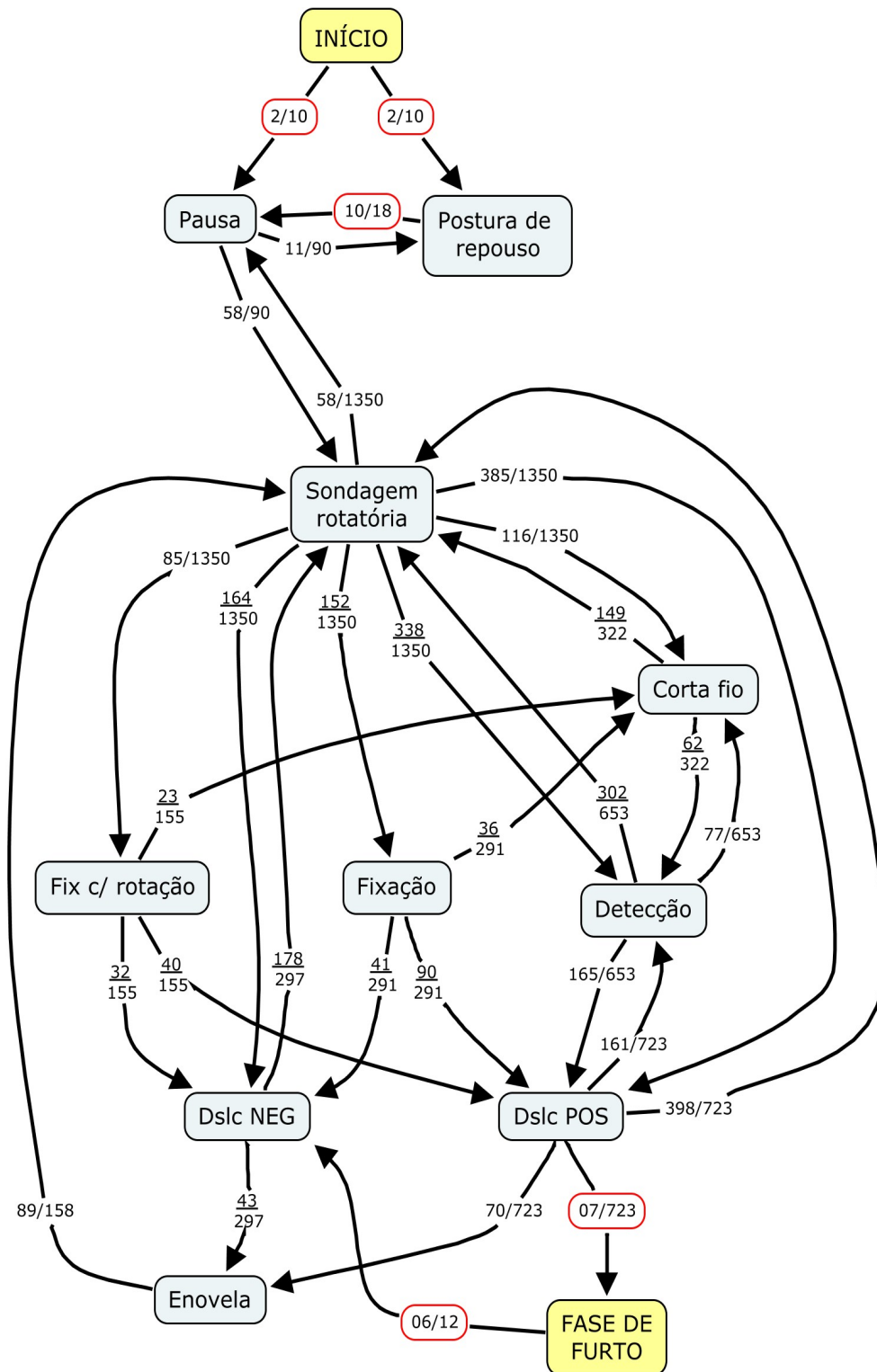


Figura 9 - representação gráfica das conexões entre categorias comportamentais realizadas por A. *elevatus* durante a fase de detecção. Cada conexão mostra o número de ocorrências da díade que a seta representa sobre o número de ocorrências da primeira categoria.

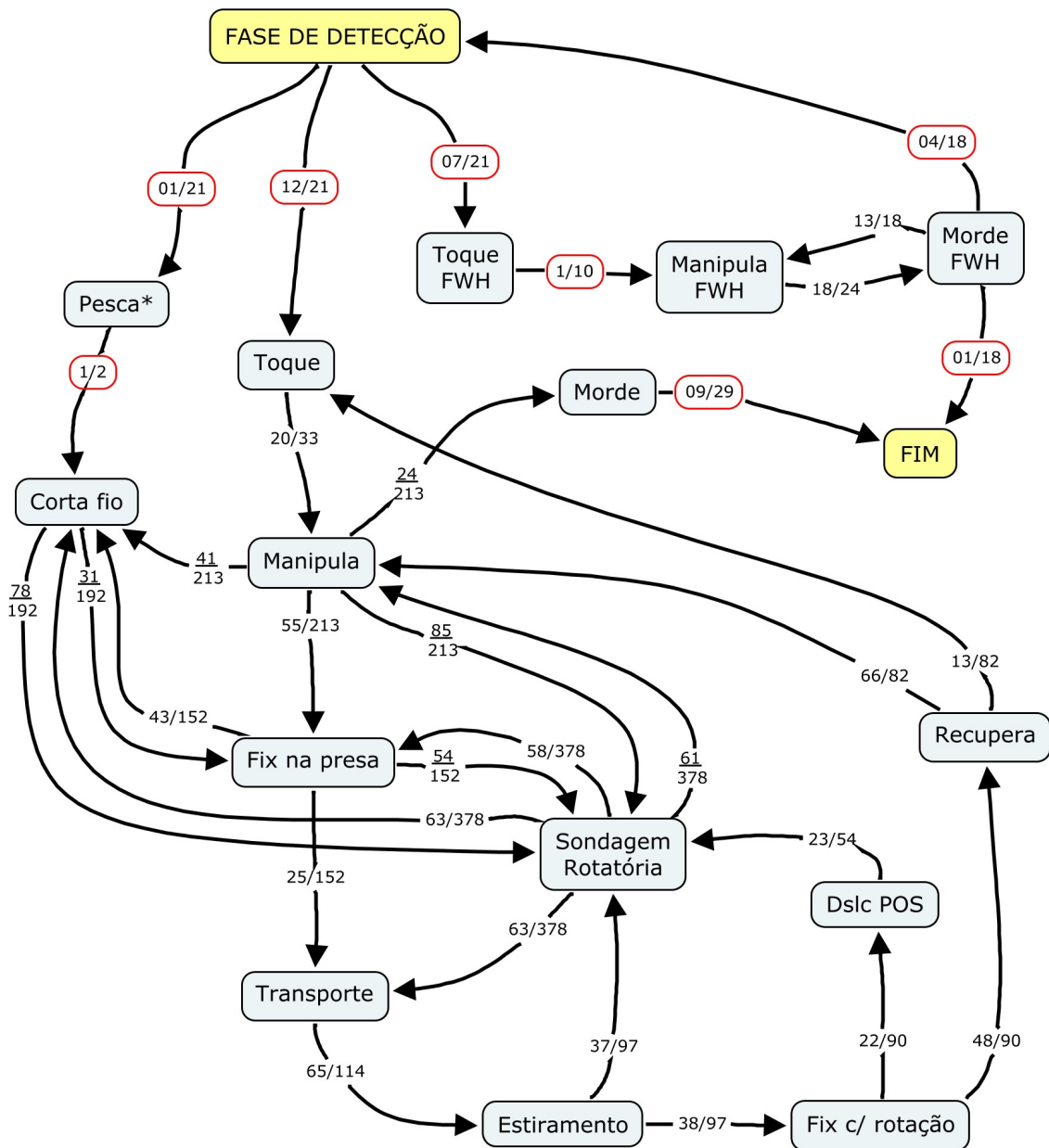


Figura 10 - representação gráfica das conexões entre categorias comportamentais realizadas por *A. elevatus* durante a fase de furto. A categoria 'pesca', embora sem um número expressivo de ocorrências, é representada aqui para demonstrar uma das três formas possíveis de início desta fase. As categorias com a extensão FWH ('*feed with host*') indicam que a ação do cleptoparasita se dá sobre uma presa que está sendo ingerida pela aranha hospedeira.

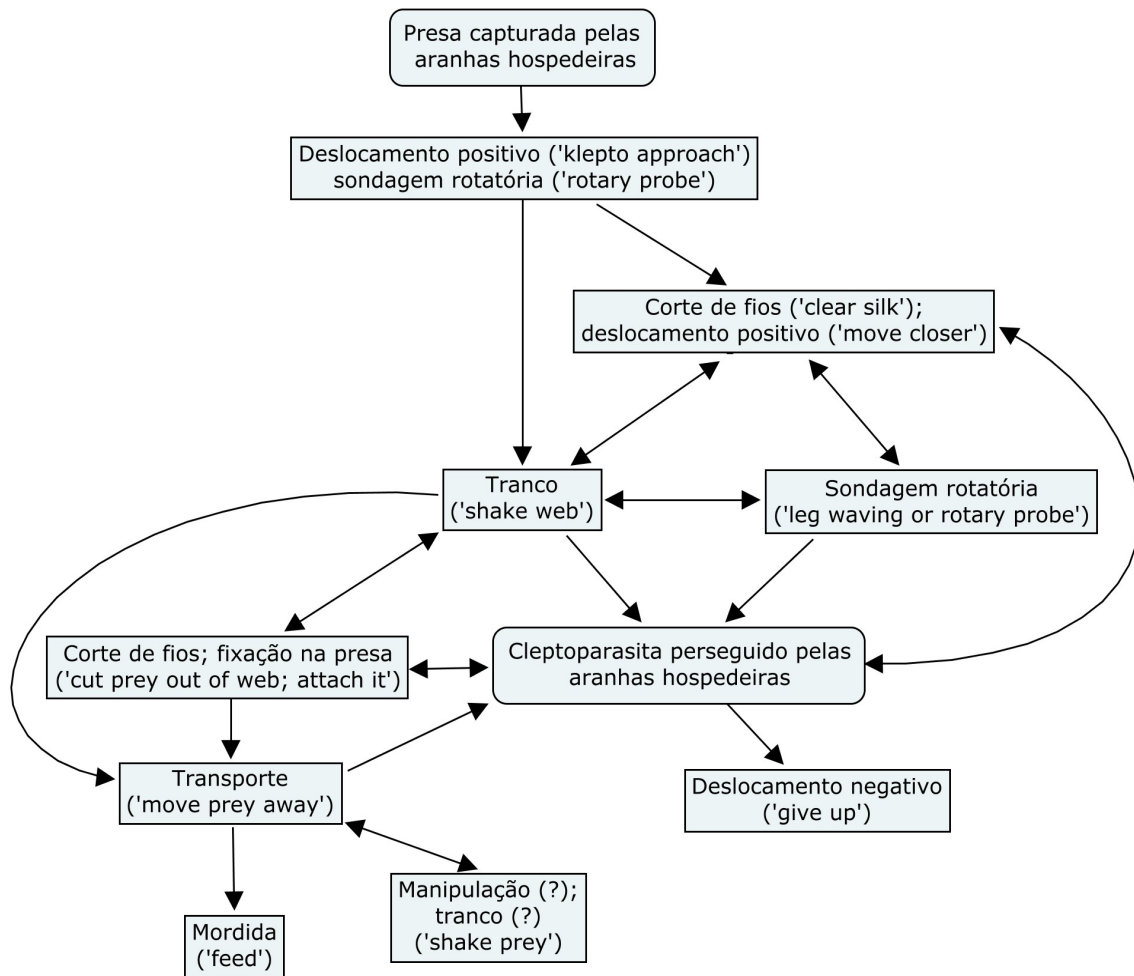


Figura 11 - fluxograma do comportamento de roubo de presas por *F. ululans* em teias de *A. eximius*, adaptado de Cangialosi (1990, p. 354). Entre parênteses, os nomes das categorias comportamentais como apresentadas pela autora.

CONSIDERAÇÕES

A categorização do comportamento e a análise das conexões entre as categorias podem refletir de maneira esclarecedora alguns aspectos comportamentais típicos de *A. elevatus* durante o furto de presas na teia de suas hospedeiras. O fluxograma explicita, por exemplo, a importância relativa da categoria 'sondagem rotatória'. Dadas a alta frequência com que ocorre e a grande quantidade de categorias com as quais está correlacionada, esta categoria toma a posição central na representação gráfica, com diversas setas de mão dupla conectando-a com as demais unidades, em ambas as fases da sequência

Também podemos notar, a partir do fluxograma, detalhes de alguns comportamentos importantes, como a movimentação realizada pelo cleptoparasita antes de alcançar a presa, ou o procedimento adotado por ele após ter furtado o item alimentar. Este último, que consiste na fixação de fios que irão formar uma pequena teia rudimentar onde o cleptoparasita irá desfrutar do item furtado, é expresso pela sequência de categorias:

'manipula' → 'fixação na presa' → 'transporte' → 'estiramento' →

→ fixação com rotação → 'recuperação' → 'toque' → 'manipula'

Estes pequenos trechos dentro da sequência podem representar padrões típicos da espécie; desta forma, podemos realizar uma comparação destas sequências com sequências realizadas por outras espécies, sob uma ótica evolutiva. Este é o objetivo da próxima seção.

SEÇÃO 3: IMPLICAÇÕES EVOLUTIVAS SOBRE O CLEPTOPARASITISMO EM *ARGYRODES ELEVATUS*

Hipóteses evolutivas sobre o cleptoparasitismo em Argyrodinae

É surpreendente a grande plasticidade comportamental observada no forrageamento de *A. elevatus*, principalmente quando consideramos o fato de que os membros da família Theridiidae têm um comportamento de caça estereotipado em relação às demais aranhas de teia (Japyassú e Caires, 2008). Como visto nas seções anteriores, são diversas as formas de aquisição de alimento por parte do cleptoparasita, tais como: (i) compartilhar presa com a aranha hospedeira; (ii) furtar presas até três vezes maiores que si próprio; (iii) capturar filhotes da aranha hospedeira em início de dispersão; (iv) furtar ootecas da aranha hospedeira; (v) ingerir o corpo da hospedeira morta; (vi) invadir o refúgio da aranha hospedeira e mordê-la, sem ser capturado, e (vii) capturar presas vivas utilizando a teia da aranha hospedeira, por meio de enrolamento de captura (com seda viscosa), de maneira similar à típica captura de presas de Theridiidae.

Essa gama de comportamentos inusitados chamou a atenção de aracnólogos de diversas partes do mundo, intrigados com a habilidade apresentada por *A. elevatus* e outros membros da subfamília Argyrodinae de invadir teias alheias (Whitehouse *et al.*, 2002). Pouco se sabe, no entanto, como poderiam ter evoluído estas táticas diferenciadas em Argyrodinae. Até hoje, a literatura concentra duas diferentes abordagens que investigam a evolução do cleptoparasitismo neste grupo.

1. Cleptoparasitismo e araneofagia

A subfamília Argyrodinae, além de conter espécies cleptoparasitas, apresenta ainda espécies araneofágicas, isto é, espécies cujos indivíduos invadem teias e se alimentam das aranhas hospedeiras. Esta estratégia ocorre nos gêneros *Rhomphaea* (Whitehouse, 1987; Horton, 1983), *Ariamnes* (Eberhard, 1979) e *Neospintharus* (Cangialosi, 1997). Enquanto *Rhomphaea* spp. e *Ariamnes* spp. parecem ser

exclusivamente predadores de aranhas (Whitehouse *et al.*, 2002), *Neospintharus trigonum* pode variar seu comportamento entre cleptoparasita ou araneófago, de acordo com o tipo de hospedeiro (Cangialosi, 1997; Houser *et al.*, 2005). Isto sugere que (i) que esta subfamília é adaptada para a invasão e ocupação (facultativa ou obrigatória) de teias hospedeiras (Whitehouse *et al.*, 2002) e que (ii) o cleptoparasitismo e a araneofagia podem ter uma mesma origem evolutiva (Trail, 1980; Whitehouse, 1987; Whitehouse *et al.*, 2002; Agnarsson, 2002).

É recorrente a ideia de as estratégias de cleptoparasitismo e araneofagia em Argyrodinae sejam homólogas, tendo derivado uma da outra. Trail (1980), observando o comportamento de *Rhomphaea fictilium* (Hentz, 1850), *Neospintharus baboquivari* (Exline e Levi, 1962) e *Faiditus subdolos* (O. P.-Cambridge, 1898), sugeriu que as habilidades cleptoparasíticas de invadir uma teia estranha e decodificar as vibrações causadas pela aranha hospedeira podem ter permitido que, ao longo da evolução, algumas destas invasoras desenvolvessem a capacidade de araneofagia. Vollrath (1984 *apud* Whitehouse *et al.*, 2002) propôs, em contrapartida, que pode ter havido um ancestral comum araneófago que invadia a teia de suas presas e que, posteriormente, teria se adaptado ao hábito cleptoparasita.

Whitehouse (1987), ao observar o ataque de *Rhomphaea* spp., traz uma nova hipótese: as especializações do cleptoparasitismo e da araneofagia teriam ocorrido por caminhos evolutivos distintos. Agnarsson (2004), com base na filogenia por ele apresentada, propõe que as aranhas especializadas em uma ou outra estratégia teriam se originado de aranhas generalistas que apresentariam os dois comportamentos, como as atuais *Neospintharus* spp. Nenhuma das hipóteses citadas, no entanto, foi totalmente refutada, dada a falta de informação a respeito destes comportamentos.

2. Cuidado materno como precursor de cleptoparasitismo e socialidade

A família Theridiidae apresenta espécies subsociais e quasissociais, distribuídas nos gêneros *Anelosimus*, *Achaearanea* e *Theridion* (Agnarsson *et al.*, 2006; Avilés, 1997). Muitos autores atribuem o cuidado materno estendido como base para a evolução do comportamento social (Avilés, 1997; Kullman, 1972, entre outros). Eles

afirmam que retenção da tolerância a coespecíficos e a supressão da dispersão dos filhotes – isto é, aumento do tempo relativo da convivência entre mãe e filhotes – levaria, ao longo da evolução, à subsocialidade; a quasissocialidade derivaria então do convívio continuado entre gerações. Em suma, a quasissocialidade teria como origem a subsocialidade, e ambas são frutos de um cuidado materno estendido (Agnarsson *et al.*, 2006).

Agnarsson (2002, 2004) constatou que a subfamília Argyrodinae é grupo irmão do clado onde ocorrem aranhas quasissociais e subsociais da família Theridiidae. Constatou ainda que o gênero *Anelosimus* (que, junto com *Achaearanea* e *Theridion*, concentra as aranhas desta família que apresentam socialidade) se encontra imediatamente ao lado de Argyrodinae no cladograma da família Theridiidae (figura 12). Baseado nesta contiguidade filogenética entre socialidade e cleptoparasitismo, Agnarsson propõe que um conjunto de transições comportamentais ancestrais permitiu a evolução e diversificação destes modos de vida. Estas transições seriam a retenção da tolerância ao compartilhamento de teia até a vida adulta (que em geral só é observada em juvenis) e a extensão do cuidado maternal. Assim, o cleptoparasitismo seria uma exaptação da tolerância juvenil, aplicada em um contexto no qual o indivíduo com quem se compartilha o recurso alimentar não é mais sua mãe e, sim, uma aranha de outra espécie.

Plasticidade e evolução comportamental

Embora se tenham questionado as propostas de homologias comportamentais (Atz, 1970), muitos autores insistiram que estes caracteres são tão ou mais confiáveis que qualquer outra classe de caracteres (Greene, 1994; Wenzel, 1992; de Queiroz e Wimberger, 1993; de Pinna, 1997). Atualmente o comportamento animal é bem aceito como uma rica fonte de dados para análises cladísticas, dado o crescente número de estudos que incluem caracteres comportamentais em seus conjuntos de dados (Coddington, 1990; Hormiga *et al.*, 1995; Scharff e Coddington, 1997; Griswold *et al.*, 1998; Agnarsson, 2004; Kuntner, 2006; Kuntner *et al.*, 2008), alguns deles inclusive se valendo preferencialmente destes caracteres em detrimento de caracteres

morfológicos e moleculares (Eberhard, 1982; Stuart e Currie, 2001; Noll, 2002). Assim sendo, é possível reconstruirmos a história evolutiva dos caracteres comportamentais através da otimização em um cladograma, da mesma maneira com que se faz essa reconstrução para caracteres de qualquer outra classe.

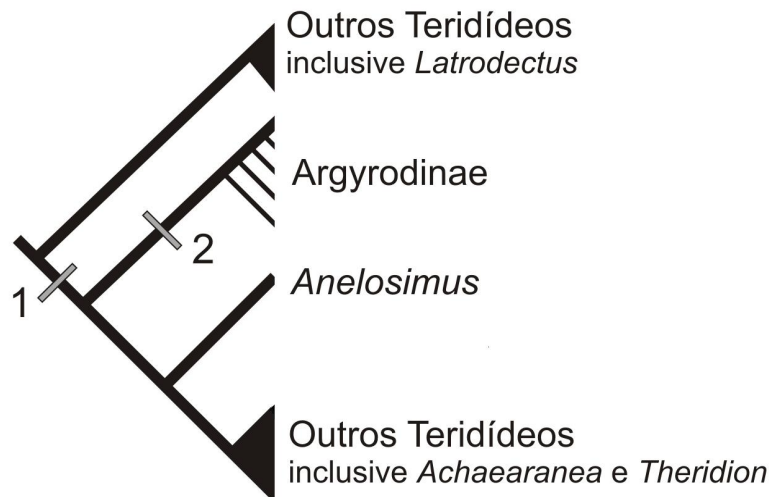


Figura 12 - representação parcial da filogenia da família Theridiidae (adaptado de Agnarsson, 2002). A subfamília Argyrodinae está adjacente ao gênero Anelosimus. Os gêneros Anelosimus, Achaearanea, e Theridion contêm espécies sociais. O ponto '1' indica a origem da dispersão tardia dos filhotes e da retenção da tolerância ao compartilhamento de teia no adulto, expressões da extensão do cuidado materno; o ponto '2' indica a mudança do compartilhamento de teia intra-específico para o interespecífico (surgimento do cleptoparasitismo e araneofagia).

Há, porém, muito que se avançar na discussão sobre o uso de caracteres comportamentais. Embora bem difundida, a aplicação do comportamento em abordagens evolutivas, na grande maioria das vezes, não leva em consideração um importante aspecto do comportamento, que é a sua plasticidade – justamente o fator que, segundo Atz (1970), faz com que sejam inviáveis as propostas de homologias comportamentais. Em geral, quando um autor usa caracteres comportamentais em sua filogenia, ele busca os comportamentos estereotipados, ou os padrões fixos de ação. Assim, este autor se limita a plotar em sua matriz apenas as unidades comportamentais (categorias), que são os elementos estereotipados (comparáveis visualmente entre diferentes táxons), deixando de lado a conexão entre estas

unidades, que é onde há maior potencial para a expressão da plasticidade comportamental.

O presente estudo tem como foco a evolução não só de unidades comportamentais, mas também das conexões entre estas unidades; a discussão a respeito destas conexões enquanto caracteres para a reconstrução filogenética, no entanto, não interfere diretamente em nossa análise, visto que não usaremos estas conexões para construir uma árvore filogenética, mas sim iremos otimizar as categorias e suas conexões em uma árvore proposta na literatura.

Apresentamos, nesta seção, uma análise do comportamento do cleptoparasita *A. elevatus* sob uma ótica evolutiva, propondo um conjunto de homologias entre unidades comportamentais e as transições entre tais unidades. Desta forma, iremos não só apontar possíveis homologias entre as categorias comportamentais (isto é, os elementos estereotipados), mas buscamos entender também como evoluíram as conexões entre estas categorias. Dadas a inconclusividade das hipóteses propostas acerca evolução do cleptoparasitismo em Argyrodinae e a viabilidade de reconstrução da história evolutiva de caracteres comportamentais (Wenzel 1992; de Queiroz e Wimberger, 1993; de Pinna, 1997), procuraremos entender a evolução do cleptoparasitismo dentro de Theridiidae a partir da análise comparativa do forrageamento em aranhas cleptoparasitas e não cleptoparasitas desta família. Inicialmente, as unidades comportamentais apresentadas pelo cleptoparasita serão examinadas juntamente com as categorias presentes em outras espécies de Orbiculariae frente a um quadro filogenético. Esta análise nos mostrará quais elementos estereotipados se enquadram como autapomorfias ou simplesiomorfias de *A. elevatus* em relação às demais espécies não cleptoparasitas. A partir desta informação, será possível verificarmos como estas categorias comportamentais exclusivas de *A. elevatus* se inserem nas sequências típicas do forrageamento dos membros da família Theridiidae, ou seja, como elas evoluíram a partir das rotinas de caça presentes nos ancestrais desta família.

METODOLOGIA

A partir das sequências comportamentais obtidas através dos experimentos descritos na seção anterior, comparamos as categorias comportamentais empregadas pelo cleptoparasita (utilizadas na construção do fluxograma – seção 2) com as categorias comportamentais observadas no forrageamento de seis aranhas não cleptoparasitas. As sequências de categorias mais prováveis observadas em *A. elevatus* foram comparadas com as sequências comportamentais de três membros da família Theridiidae.

Comparação entre categorias de diferentes espécies

As categorias comportamentais empregadas por *A. elevatus* durante as dez sequências de furto registradas neste estudo foram comparadas com as categorias observadas em vinte sequências de captura de cada uma das aranhas não cleptoparasitas: *Zosis geniculata* (Olivier, 1789) (Uloboridae), *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767) (Nephilidae), *Metazygia rogenhoferi* (Keyserling, 1878) (Araneidae), *Theridion evexum* Keyserling, 1884, *L. geometricus* e *A. tepidariorum* (Theridiidae). Os dados que dizem respeito a essas aranhas não cleptoparasitas serviram como base para publicações e/ou dissertações (Corrêa, 2001; Garcia e Japyassú, 2005; Japyassú e Caires, 2008; Silveira e Japyassú, em prep.); todos estes trabalhos, ao descrevem a sequência predatória das aranhas estudadas, buscaram descrições das categorias comportamentais publicadas na literatura, e tiveram a parte experimental executada sob uma metodologia similar. Para fins de comparação, utilizamos deste conjunto de dados apenas as sequências de captura em que foi oferecido o mesmo tipo de presa (larva do besouro *Tenebrio molitor*, de tamanho similar ao corpo da aranha).

Cabe aqui salientar que a diferença entre o número de sequências observadas em *A. elevatus* ($n = 10$) e em cada uma das espécies não cleptoparasitas ($n = 20$) é suprida pelo número de transições entre categorias apresentado por cada espécie. O número total de transições nas espécies não cleptoparasitas não passa um terço das 5769 transições observadas nas dez sequências comportamentais de *A. elevatus*: 1506

em *T. evexum*, 1091 em *L. geometricus* e 812 em *A. tepidariorum*. Estes números indicam que apenas duas sequências de furto seriam suficientes para realizarmos esta análise comparativa (com três pares de sequências determinadas por sorteio, obtivemos 1436, 1244 e 1164 transições). No entanto, com apenas dois registros de furto, a grande variabilidade comportamental de *A. elevatus* certamente ficaria subamostrada.

Ao iniciarmos essa comparação, encontramos alguns desacordos entre as descrições das categorias. Algumas categorias comportamentais similares apresentavam nomenclaturas diferentes entre os táxons estudados, e por isso houve um trabalho de uniformização desta nomenclatura. Após esta uniformização e a verificação da ocorrência das categorias em cada espécie, pôde ser realizada uma otimização de cada uma delas em um cladograma, visto que a relação de parentesco entre estas espécies é bem consolidada na literatura (Griswold *et al.*, 1998; Agnarsson, 2004; Kuntner *et al.*, 2008). Realizamos esta otimização (figura 13) através do programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2008). Para caracteres em ambiguidade, apresentamos a representação gráfica da resolução por *deltran*, embora ambas as possibilidades de otimização sejam discutidas posteriormente. Com esta otimização, foi possível apontarmos quais categorias estão na base da família Theridiidae; foi a partir destas categorias que fizemos a análise de rotinas comportamentais, descrita a seguir.

Conectando categorias: rotinas comportamentais

Dado que os estudos previamente realizados sobre o comportamento de caça nas aranhas não cleptoparasitas foram obtidos por uma metodologia similar à que foi utilizada no presente estudo para obtenção das sequências de furto de *A. elevatus*, pôde-se realizar uma análise comparativa das sequências comportamentais entre *A. elevatus* e as demais espécies. Aqui será apresentada a comparação entre a sequência comportamental do cleptoparasita com as sequências dos membros da família Theridiidae (*T. evexum*, *L. geometricus* e *A. tepidariorum*).

Com as categorias já revistas dentro de cada sequência, elaboramos, através do programa EthoSeq (Japyassú *et al.*, 2006), uma matriz antecedente-consequente para cada uma das espécies estudadas. A diagonal de cada matriz foi zerada, evitando assim repetições de categorias. A partir destas quatro matrizes, o EthoSeq mostra quais os conjuntos sequenciais de categorias mais prováveis, e quais destes conjuntos ocorreram em cada um dos táxons. Estes conjuntos de duas ou mais categorias representam pequenos trechos das sequências presentes no repertório da espécie, e são referidos como *rotinas comportamentais*.

A análise das rotinas foi feita sob duas diferentes abordagens. Num primeiro momento, realizamos uma única análise para as quatro espécies a partir das dezessete categorias que se encontram na base da família Theridiidae (otimização apresentada na figura 13). Isto significa que, inicialmente, obtivemos rotinas comportamentais oriundas das vinte sequências de captura de cada espécie não cleptoparasita mais as dez sequências de furto de *A. elevatus* com apenas estas dezessete categorias, suprimindo, por ora, as demais. Com este tipo de análise, consideramos que cada rotina obtida é tratada como um caráter de estados 'presente' ou 'ausente', e o número total de rotinas presentes em cada terminal reflete a plasticidade de cada espécie. O intuito de se realizar esta análise usando somente as categorias basais de Theridiidae é de verificarmos se há de fato uma maior plasticidade na espécie cleptoparasita sem que sejam incluídas as categorias antropomórficas, o que indicaria que o possível aumento da plasticidade comportamental em *A. elevatus* não é decorrente apenas da inserção de novas categorias em seu repertório comportamental; assim, buscamos compreender se o aumento de plasticidade em *Argyrodes* é apenas fruto da existência de novas categorias comportamentais (típicas do cleptoparasitismo), ou se a evolução do cleptoparasitismo implica em uma mudança mais profunda da própria organização entre as categorias comportamentais pré-existentes.

Posteriormente, uma análise foi realizada individualmente para *A. elevatus*, incluindo suas categorias exclusivas (em relação aos demais membros de Theridiidae). Esta inclusão revela um conjunto próprio de rotinas para esta espécie, baseado nas

conexões entre as categorias observadas nas sequências de furto. Considerando que as categorias autapomórficas surgem nas rotinas como modificações das rotinas basais, estas rotinas modificadas de *A. elevatus* seriam um estado derivado de uma rotina basal (sem a inserção da categoria autapomórfica). Diferentemente da análise anterior, esta análise trata as rotinas não como caracteres, mas como estados de um mesmo caráter, e consiste em verificar se as rotinas que contém as categorias autapomórficas de *A. elevatus* são modificações das rotinas obtidas com as dezessete categorias basais de Theridiidae, listadas anteriormente.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Comparando categorias

Antes da otimização das diferentes categorias comportamentais em Orbiculariae e da análise comparativa das sequências comportamentais das espécies de Theridiidae, foi necessária uma uniformização da nomenclatura destas categorias. Por exemplo, a categoria ‘mordida’, nos estudos com *T. evexum* (Garcia e Japyassú, 2005) e *A. tepidariorum* (R. A. Caires, dados não publicados) é dividida em ‘mordida longa’ e ‘mordida curta’, enquanto nossa categorização não seguiu esta divisão. Renomeamos a ‘mordida longa’ simplesmente como ‘mordida’, e fundimos ‘mordida curta’ com ‘manipulação’ – já que a descrição da categoria ‘manipulação’ inclui toques consecutivos na presa com os palpos (Viera, 1986) e pequenas mordidas com as quelíceras (Robinson e Olazarri, 1971). Outro exemplo: a categoria ‘escalada’, realizada por *A. elevatus* (presente estudo) foi revista, caso a caso, e alterada para deslocamento positivo ou negativo. Esta alteração foi necessária, pois, nos estudos anteriores (Garcia e Japyassú, 2005; Corrêa, 2005) os observadores não distinguiram se o deslocamento da aranha foi ou não por um único fio vertical. As demais alterações foram as seguintes:

- O ‘enrolamento de captura’, observado nas espécies da família Theridiidae, foi considerado apenas como ‘enrolamento’. Estas duas categorias estão presentes no repertório das aranhas não

cleptoparasitas de Theridiidae e diferem apenas pelo tipo de seda utilizada durante o enrolamento da presa: enquanto no ‘enrolamento de captura’ a aranha utiliza seda viscosa, no enrolamento simples ela utiliza seda seca. Em *A. elevatus*, no entanto, não foi possível observar com clareza o uso de seda viscosa;

- A ‘aproximação’ é equivalente a ‘deslocamento positivo’; ‘retorno’ é aqui tratado como sinônimo de ‘deslocamento negativo’. Em *A. elevatus*, o deslocamento é considerado negativo quando o cleptoparasita se afasta do refúgio da aranha hospedeira – ou da presa, no caso de já ter iniciado o furto. Nas aranhas não cleptoparasitas, a categoria retorno representa um deslocamento negativo em relação à presa;
- A categoria ‘localização’, que ocorre em *L. geometricus* durante a captura de larva de tenébrio, é similar à ‘detecção’, que também ocorre nesta espécie (Corrêa, 2001). A única diferença entre estas categorias é o momento da captura no qual elas ocorrem: ‘detecção’ acontece no início da sequência, enquanto ‘localização’ ocorre quando a aranha tensiona os fios em direção à presa já imobilizada. Na presente análise não houve esta distinção, portanto ‘localização’ é considerada como ‘detecção’;
- A categoria ‘recolhe’, descrita para *L. geometricus* (Corrêa, 2001), é equivalente a ‘postura de repouso’ (presente estudo); como não houve, nas outras espécies, uma categoria que designasse a postura de repouso nos indivíduos observados, a presente análise não inclui nem ‘postura de repouso’, nem ‘recolhe’;
- As categorias ‘toque’, ‘mordida’, ‘manipulação’ e ‘fixação na presa’ não foram consideradas como unidades diferentes quando ocorreram em contexto de compartilhamento de presa, isto é: não estão incluídos ‘toqueFWH’, ‘mordidaFWH’, ‘manipulaçãoFWH’ nem ‘fixação na presaFWH’. Embora este estudo tenha como alvo as categorias

exclusivas do cleptoparasita, suas ações que são diretamente relacionadas com a presença de uma aranha hospedeira não são comparáveis com os comportamentos de aranhas sem essa interferência;

- ‘toque no hospedeiro’ e ‘salto’ foram excluídas pelo mesmo critério apresentado acima: são categorias que envolvem a aranha hospedeira ou são eliciadas por ela, o que obviamente não ocorre nas espécies não cleptoparasitas.

Estas alterações limitam em 27 o número de categorias comportamentais que ocorrem no conjunto dos táxons; destas 27, 23 ocorrem na família Theridiidae. A ocorrência de cada categoria nas espécies está representada na tabela 4.

Distribuição das categorias comportamentais na filogenia

A otimização das 27 categorias na filogenia (figura 13) apontou que 17 delas estão presentes na base da família Theridiidae. Três delas aparecem exclusivamente em *A. elevatus*: ‘enovelamento’ (caráter 6), ‘rapel’ (caráter 18) e ‘sondagem rotatória’ (caráter 23). Destas, apenas a categoria ‘rapel’ não foi descrita anteriormente em outro gênero que não *Argyrodes* (tendo sido descrita anteriormente apenas em *A. antipodianus* como ‘*Tarzan swing*’: Whitehouse, 1986).

A. elevatus apresenta ainda duas categorias que não ocorrem nos demais membros de Theridiidae, mas que são similesiomorfias observadas também em terminais mais basais. São elas: ‘prolongamento de fio’ (caráter 17, também observado em *N. clavipes*) e ‘tranco’ (caráter 25). Esta última está na base de Orbiculariae, mas não foi observada em nenhum outro membro da família Theridiidae; podemos então considerar a ocorrência desta categoria em contexto de captura como um ressurgimento em *A. elevatus* ou como um caráter perdido independentemente em *L. geometricus* e *A. tepidariorum* + *T. evexum*. Na figura 13, esta ambiguidade para a categoria ‘tranco’ (caráter 25) é resolvida de maneira que se preservasse a homologia primária (*sensu* de Pinna, 1991), o que favorece a segunda opção; no entanto, achamos mais plausível a suposição de que o ‘tranco’, em contexto de forrageamento,

é um ressurgimento para Argyrodinae. Embora tenhamos representado a outra possibilidade, cremos que os demais membros não cleptoparasitas de Theridiidae também não efetuam 'tranco' durante a captura; assim, a topologia obtida pode ser mudada se inserirmos mais terminais entre *L. geometricus* e *A. elevatus*.

A literatura registra a categoria 'tranco' no forrageamento de outras espécies de Argyrodinae, como *F. ululans* (Cangialosi, 1990) e *A. flavipes* (Whitehouse e Jackson, 1998); podemos, então, extrapolar este ressurgimento para toda a subfamília. Esta categoria, curiosamente, ocorre em momentos que parecem estar mais ligados à interação entre cleptoparasita e hospedeira do que propriamente ao forrageamento. Tanto em *A. elevatus* (presente estudo) como em *F. ululans* (Cangialosi, 1990), o 'tranco' pode ocorrer direcionado à aranha hospedeira, fazendo com que ela se afaste da presa, ou então após a presa ter sido furtada ou roubada, talvez para o cleptoparasita avaliar se a aranha hospedeira ainda pode percebê-lo por meio de vibrações. O 'tranco' em aranhas não cleptoparasitas é realizado em uma situação de localização de presas na teia (Robinson e Olazarri, 1971; Robinson e Mirick, 1971; Lubin, 1980; Yoshida, 1989; Willey *et al.*, 1992).

Tabela 4 - categorias comportamentais nas espécies analisadas. 0 = ausência; 1 = presença.

	1 - aproximação	2 - arranque	3 - balanço	4 - corte fio	5 - detecção	6 - enovelamento	7 - enrolamento	8 - estiramento	9 - fixação	10 - fix presa	11 - fix rotação	12 - limpeza	13 - manipulação	14 - mordida	15 - pausa	16 - pesca	17 - prolongamento	18 - rapel	19 - recuperação	20 - repara	21 - retorno (desloc negativo)	22 - salivar	23 - sondagem rotatória	24 - toque	25 - tranco	26 - transporte (fandéiras)	27 - transporte nas quelíceras	
<i>Argyrodes elevatus</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0		
<i>Achaearenea tepidariorum</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Theridion evexum</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Latrodectus geometricus</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Metazygia rogenhoferi</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Nephila clavipes</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Zosis geniculata</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0

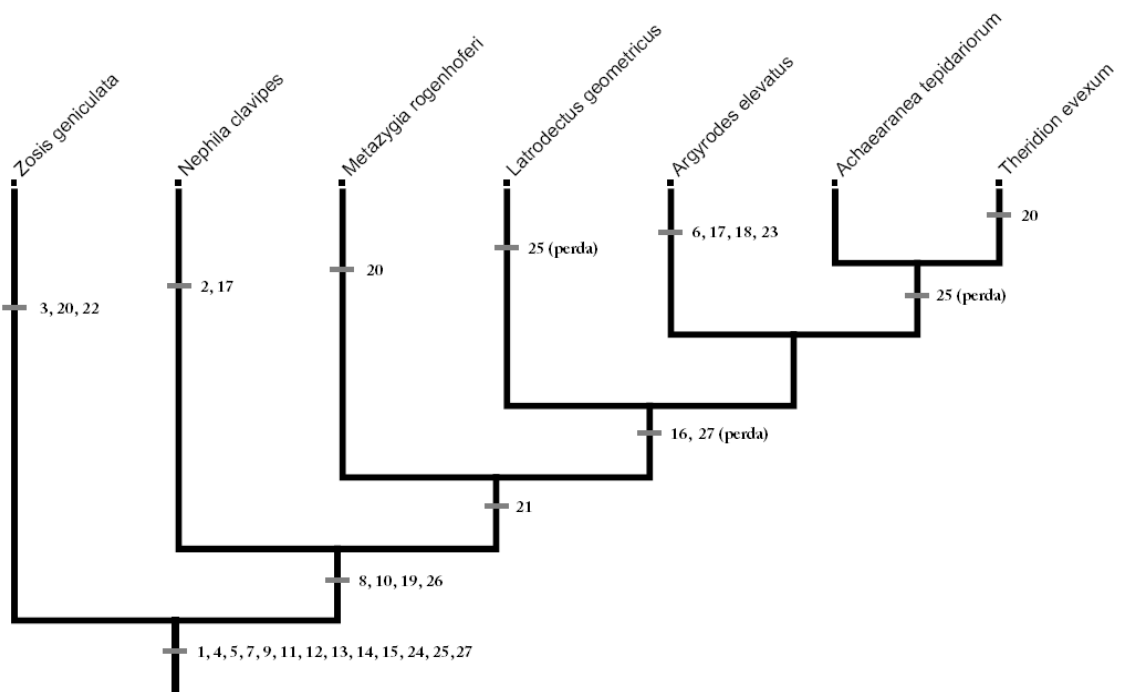


Figura 13 - distribuição das categorias comportamentais observadas no forrageamento de sete espécies do clado Orbiculariae. O caso no qual a otimização apresentou ambiguidade (caráter 25), esta foi resolvida por *deltran*. 1: 'aproximação'; 2: 'arranque'; 3: 'balanço'; 4: 'corte de fio'; 5: 'detecção'; 6: 'enovelamento'; 7: 'enrolamento'; 8: 'estiramento'; 9: 'fixação'; 10: 'fixação na presa'; 11: 'fixação com rotação'; 12: 'limpeza'; 13: 'manipulação'; 14: 'mordida'; 15: 'pausa'; 16: 'pesca'; 17: 'prolongamento'; 18: 'rapel'; 19: 'recuperação'; 20: 'repara'; 21: 'retorno' (deslocamento negativo); 22: 'salivar'; 23: 'sondagem rotatória'; 24: 'toque'; 25: 'tranco'; 26: 'transporte'; 27: 'transporte nas quelíceras'.

A importância do contexto no comportamento

Não é novidade que o comportamento de um indivíduo varia de acordo com o contexto em que ele ocorre. Ao menos em aranhas, M. H. Robinson foi um dos pioneiros na manipulação de fatores exógenos, ao descrever o comportamento predatório de diversas aranhas de teia frente a tipos variados de presa (*Argiope argentata*: Robinson, 1969; Robinson e Olazarri, 1971; *Deinopis longipes* F. O. P.-Cambridge, 1902: Robinson e Robinson, 1971; *Nephila* spp.: Robinson e Mirick, 1971; Robinson e Robinson, 1973). Posteriormente, outros pesquisadores adotaram este procedimento para descrever as respostas comportamentais de aranhas frente a diferentes presas, expressando estas respostas na forma de fluxogramas ou etogramas (Lubin, 1980; Viera, 1994; Yoshida, 1989; Willey *et al.*, 1992). Penna-Gonçalves *et al.* (2008), em um estudo inovador, simularam um contexto inusitado para aranhas orbitelas, e observaram categorias comportamentais que não ocorreriam nestas espécies sem essa manipulação. Estes estudos nos demonstram que diferentes situações para o indivíduo resultam em diferentes conjuntos de unidades comportamentais. Para um estudo comparativo, portanto, é importante que especifiquemos qual o contexto em que as categorias (ou o conjunto de categorias) estão presentes ou ausentes em cada espécie.

Assim, ainda que algumas das categorias exclusivas para *A. elevatus* ocorram em outras espécies não cleptoparasitas em outro contexto, ainda as consideramos como autapomorfias desta espécie, já que são exclusivas de *Argyrodes* no contexto predatório. É o caso da categoria ‘tranco’: a ação de chacoalhar a teia pode ocorrer nos demais membros de Theridiidae como resposta agonística à interferência, por exemplo, do próprio cleptoparasita. Desta forma, temos que a categoria ‘tranco’ – em contexto de captura – foi perdida em Theridiidae e ressurgiu em Argyrodinae.

Podemos trazer essa discussão também para a categoria ‘sondagem rotatória’: por meio de observações pessoais, sabemos que *A. tepidariorum* e *L. curacaviensis* são capazes de executar o movimento rotatório com as pernas anteriores durante a construção de teia. Podemos, então, sugerir que *A. elevatus* (e os demais Argyrodinae) ‘importaram’ esta unidade comportamental do contexto de construção de teia para o

forrageamento. No entanto, as espécies estudadas de *Latrodectus* (Theridiidae) também executam esta categoria em um momento específico da captura (quando chegam ao seu refúgio com uma presa recém capturada, antes de reiniciar o enrolamento). A princípio, isto nos impede de afirmar que esta categoria foi uma inovação no forrageamento das aranhas cleptoparasitas. Neste caso, o que se diferencia nesta unidade comportamental nos cleptoparasitas (pelo menos em *A. elevatus*) é a frequência com que esta categoria ocorre: em cada quatro categorias executadas por *A. elevatus*, uma é 'sondagem rotatória'. Mesmo que não haja uma estimativa da frequência desta categoria no forrageamento das espécies não cleptoparasitas, o fato dela ocorrer isoladamente em momentos pontuais nestas espécies (inclusive tendo sido despercebida por outros observadores: Corrêa, 2001) nos possibilita afirmar que houve uma mudança evolutiva em *A. elevatus* que envolve, no mínimo, a frequência desta categoria. Podemos supor que, por estar em um ambiente alheio, o cleptoparasita aja constantemente fazendo um reconhecimento na teia da hospedeira, similarmente a uma aranha que constrói sua própria teia em um novo sítio, ou uma aranha que procura por fios de sua teia que lhe sirvam como apoio para executar uma ação específica (enrolar a presa).

Rotinas como caracteres

A análise a partir das 17 categorias presentes na base de Theridiidae apontou 1495 rotinas nas quatro espécies, das quais apenas 84 rotinas são comuns aos quatro Theridiidae; 384 são exclusivas de *A. elevatus*; 162 são exclusivas para *A. tepidariorum*; 162 também para *T. evexum*, e 176 para *L. geometricus*. O clado *Theridion* + *Achaearanea* apresentou 95 rotinas, e o grupo não natural *Latrodectus* + *Theridion* + *Achaearanea* (Theridiidae exceto *Argyrodes elevatus*) 94 rotinas exclusivas.

Cada rotina comportamental apontada como mais provável para cada táxon pode ser tratada como um caráter de estados 'presente' e 'ausente'. Assim, quando dizemos que foram apontadas 84 rotinas para as quatro espécies, estamos também afirmando que estas 84 rotinas são caracteres em estado 'presente' na base do clado formado por estes quatro terminais. Esta análise, no entanto, não revela o número

total de rotinas presentes na base do clado, pois não estão computadas as rotinas que podem ter sido perdidas nos terminais mais distais.

As rotinas exclusivas de uma espécie são consideradas autapomorfias deste terminal; assim, o número de rotinas exclusivas é significativo *per se* ao demonstrar numericamente a maior plasticidade de *A. elevatus* em relação aos demais membros da família Theridiidae (figura 14), tendo em vista que um maior número de prováveis conexões entre categorias representa uma maior diversidade comportamental.

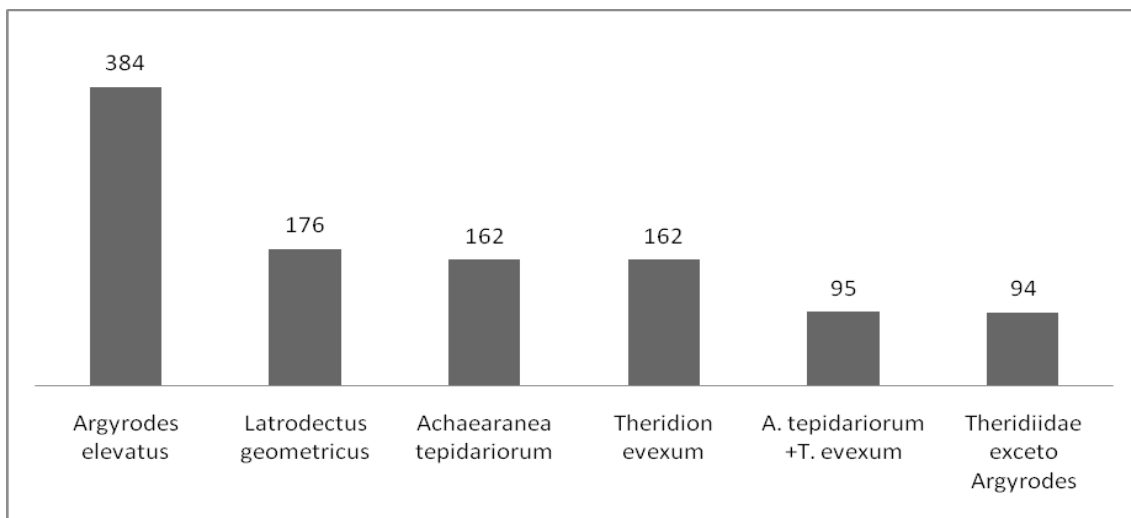


Figura 14 - quantidade absoluta de rotinas comportamentais mais prováveis exclusivas para cada um dos grupos (autapomorfias), apontada pelo programa EthoSeq, a partir das 17 categorias que estão presentes na base da família Theridiidae.

Rotinas como estados

A abordagem acima usa codificação redutiva para as rotinas comportamentais, isto é, leva em consideração a presença ou a ausência das rotinas em cada táxon. Assim, ela não permite ver a transformação das rotinas umas nas outras durante a evolução. A partir de agora, o conjunto de rotinas comportamentais será abordado sob outra ótica: a de que cada uma das rotinas pode ser considerada uma transformação de outra. Nesse caso, uma rotina que sofre a inserção de uma categoria comportamental é homóloga à sua forma anterior, como o são os estados de um mesmo caráter. Podemos então supor que as rotinas comportamentais que têm uma categoria exclusiva a um terminal são derivações das rotinas basais, ou, direcionando a

questão para os nossos fins, podemos supor que as rotinas de *A. elevatus* que possuem as categorias 'tranco', 'enovelamento', 'rapel', 'prolongamento de fio' e 'sondagem rotatória' possam ser modificações das rotinas que estão na base de Theridiidae. Assim, investigamos duas possibilidades de transformação das rotinas em *A. elevatus*: (i): das rotinas que contém as categorias apomórficas serem modificações das 94 rotinas que não ocorrem em *A. elevatus* (categorias exclusivas a Theridiidae exceto *Argyrodes*), ou (ii) destas rotinas serem modificações das 84 rotinas que são comuns a todas as quatro espécies de Theridiidae. No primeiro caso, se constatadas essas modificações, consideraríamos que as rotinas basais ausentes em *A. elevatus* teriam sido substituídas pelas rotinas autapomórficas. A segunda possibilidade de modificação nos indicaria que as rotinas exclusivas de *A. elevatus* seriam acrescentadas ao repertório desta espécie sem a substituição das rotinas basais.

Realizamos, então, uma análise de rotinas somente para as sequências de *A. elevatus*, incluindo as 17 categorias basais de Theridiidae mais as cinco categorias que são inovações desta espécie ('sondagem rotatória', 'rapel', 'tranco', 'enovelamento' e 'prolongamento de fio'). Esta análise apontou 795 rotinas, Destas 795 rotinas, 460 contêm a categoria 'sondagem rotatória'. Inicialmente, presumimos que dentro destas 460 rotinas encontraríamos as 94 rotinas que não foram apontadas para *A. elevatus* na análise anterior (Theridiidae exceto *Argyrodes*) modificadas com a inserção desta categoria, o que nos indicaria possíveis homologias entre as rotinas que não estão presentes em *A. elevatus* com as rotinas dos demais gêneros de Theridiidae. Por exemplo, dadas a categorias hipotéticas A e B: se AB é apontada como uma rotina comportamental de Theridiidae exceto *Argyrodes*, nossa hipótese inicial seria que a rotina AB apareceria modificada em *A. elevatus*, com a inserção das categorias exclusivas do cleptoparasita (como a própria 'sondagem rotatória', representada neste exemplo por 'x'), portanto com as seguintes possibilidades: xAB, AxB, ABx; ou ainda: xAxB, AxBx, ou xAxBx. Estas supostas rotinas seriam homólogas à rotina AB, embora topologicamente diferentes.

Essa situação, no entanto, não ocorreu. Nenhuma das 94 rotinas oriundas da análise geral de Theridiidae que não foram apontadas para *A. elevatus* se apresentou

com este tipo de modificação (inserção da categoria 'sondagem rotatória') dentro das 460 rotinas que continham esta categoria exclusiva do cleptoparasita. Realizamos o mesmo procedimento para as outras quatro categorias apomórficas de *A. elevatus* ('rapel', 'enovelamento', 'tranco' e 'prolongamento de fio'). O resultado foi o mesmo: nenhuma rotina apresentou modificação na forma de inserção de alguma destas categorias. Isso reformula a nossa hipótese inicial. Se antes supúnhamos que as rotinas comportamentais que continham a categoria 'sondagem rotatória' substituíram as rotinas que não a continham, esta hipótese não foi confirmada a partir do momento em que a análise descrita acima não apontou estas substituições. Nosso passo seguinte consistiu em procurarmos novamente essas inserções, desta vez nas rotinas que foram apontadas para todos os membros de Theridiidae, inclusive *A. elevatus*. Das 84 rotinas basais em Theridiidae comuns às quatro espécies, 44 delas aparecem modificadas com uma ou mais inserções da categoria 'sondagem rotatória' dentro das 460 rotinas comportamentais de *A. elevatus* que contêm esta categoria. Estas modificações podem acontecer de diversas formas (como no exemplo, AxB, xAB, ABx), isto é, uma mesma rotina basal pode se apresentar como mais de uma rotina modificada em *A. elevatus*. Por isso, estas 44 rotinas basais geraram 84 rotinas com a inserção de 'sondagem rotatória'.

CONSIDERAÇÕES

As hipóteses propostas até então para explicar a evolução do cleptoparasitismo em Theridiidae, ainda que indiretamente façam referências à variabilidade comportamental de Argyrodinae, não levam em conta o fato de este grupo ter um repertório de estratégias de forrageamento tão vasto (no qual o mesmo indivíduo pode tomar diferentes decisões e executar diferentes ações) e, ao mesmo tempo, pertencer a uma família com comportamento de caça marcadamente estereotipado (Japyassú e Caires, 2008). Cremos que, ao buscar o entendimento de como esta grande plasticidade surgiu a partir de um ancestral comum com espécies de forrageamento estereotipado, contribuiremos com uma nova proposição acerca da evolução do cleptoparasitismo em Argyrodinae.

A análise que apresentamos na seção 3 demonstra que *A. elevatus* apresenta categorias comportamentais em seu forrageamento que são inovações não só dentro da família Theridiidae, mas também dentro do clado Orbiculariae. Algumas destas inovações podem ser extrapoladas a outros cleptoparasitas da subfamília Argyrodinae, como a categoria ‘rapel’, descrita na literatura para *A. antipodianus* (Whitehouse, 1986), que pode ser de fato um comportamento autapomórfico para o gênero *Argyrodes*.

A ‘sondagem rotatória’ é uma categoria comportamental que pode ser observada em espécies de outros grupos, em outros contextos que não o de furto ou captura de presas (p. 35). Contudo, estamos nos referindo à esta situação específica; este aspecto do forrageamento é que está em questão. Enfim, a ‘sondagem rotatória’ em contexto de aquisição de alimento⁷ pode ser considerada uma autapomorfia de *A. elevatus*.

⁷ Não poderíamos dizer que o contexto específico é o de forrageamento. O contexto de forrageamento é mais amplo que a captura ou o furto de presas. Em aranhas de teia, o forrageamento inclui as ações da aranha desde a escolha do sítio de construção da armadilha até a ingestão e digestão da presa. Por isso a importância de especificarmos a qual momento do forrageamento estamos nos referindo.

As rotinas comportamentais representam as conexões sequenciais mais frequentes entre as categorias. Uma espécie mais plástica, portanto, apresenta um número maior de rotinas, já que apresenta também mais possibilidades de conexões entre as unidades comportamentais. Sob esta ótica, era esperado que *A. elevatus*, por sua alta plasticidade, apresentasse uma quantidade maior de rotinas que as espécies de Theridiidae mesmo sem incluirmos suas categorias autapomórficas, e foi exatamente isto que observamos.

Ao incluirmos as categorias exclusivas de *A. elevatus* na análise, constatamos que as rotinas que incluem estas categorias exclusivas não substituíram as rotinas basais que não as continham, e sim foram acrescentadas ao repertório desta espécie. Isto quer dizer que estas categorias autapomórficas foram adicionadas a um repertório comportamental ancestral e surgiram juntamente com novas possibilidades de conexões entre as categorias basais.

SEÇÃO 4: CONSIDERAÇÕES FINAIS

As hipóteses evolutivas sobre cleptoparasitismo: nossas contribuições

Whitehouse *et al.* (2002) sintetizaram, em um simpósio, as propostas dos principais estudiosos do cleptoparasitismo em Argyrodinae (cujas espécies, até então, compunham o gênero *Argyrodes*). As hipóteses compiladas sobre a evolução do cleptoparasitismo e da araneofagia neste grupo, naquela ocasião, não contavam ainda com propostas mais consistentes de relação filogenética entre os táxons. Estas propostas viriam a ser publicadas dois anos mais tarde, já acompanhadas de inferências sobre a evolução do cleptoparasitismo em Argyrodinae (Arnedo *et al.* 2004; Agnarsson 2004).

Cleptoparasitismo e cuidado materno

A proposta filogenética de Agnarsson (2004) traz comentários sobre a hipótese que relaciona a extensão temporal do cuidado materno como um elemento comum entre espécies cleptoparasitas e espécies sociais na família Theridiidae (Agnarsson, 2002). Esta hipótese sugere a origem evolutiva do cleptoparasitismo a partir da tolerância entre coespecíficos via cuidado materno estendido, que em um dado momento se tornaria interespecífico (pp. 59-60, seção 3).

Essa proposta, no entanto, torna-se frágil ante a ocorrência de cuidado materno em gêneros mais basais dentro de Theridiidae. A partir de observações pessoais, sabemos que *L. curacaviensis* cuidam de suas ootecas, e que os filhotes de *L. geometricus* permanecem junto ao refúgio da aranha mãe pelo menos até a primeira muda. Há ainda, na literatura, registro de subsocialidade dentro do gênero *Latrodectus* (Bertani *et al.*, 2008). Se partirmos do princípio que o cuidado materno estendido (e a consequente subsocialidade) em *Latrodectus* e nos demais Theridiidae sejam homólogas, a hipótese de uma origem comum para a socialidade e o cleptoparasitismo em Theridiidae torna-se menos robusta. Além disso, se de fato os cleptoparasitas se aproveitassem da tolerância por parte da aranha hospedeira e induzissem respostas

maternas instintivas em suas hospedeiras, só seria possível haver cleptoparasitismo em teias de aranhas que têm cuidado materno (o que não é o caso de várias hospedeiras de *Argyrodes* spp., tais como *A. venatrix* e *N. clavipes*). Finalmente, se supusermos que o cleptoparasitismo tenha de fato origem no aumento da tolerância entre as mães e filhotes que cohabitam uma mesma teia (como propõe Ingi Agnarsson), podemos entender que os cleptoparasitas estariam mimetizando um filhote de sua hospedeira. Desta forma, não seria esperada a ocorrência de comportamentos agonísticos das aranhas hospedeiras direcionados ao cleptoparasita da maneira que observamos (p. 25, seção 1).

Cleptoparasitismo e plasticidade comportamental

Arnedo *et al.* (2004, p. 242) ressaltam que seus resultados não concordam com as propostas de que o cleptoparasitismo e araneofagia tenham se originado um do outro, dada a otimização destas estratégias na árvore que obtiveram para a família Theridiidae por meio de caracteres moleculares. Agnarsson (2004) aponta que estes dois hábitos estariam presentes na base de Argyrodinae, e demonstra que a técnica de caça utilizada na araneofagia (o ataque com seda viscosa) é sinapomórfica para o clado *Rhomphaea* mais *Ariamnes*. Pode-se então dizer que os gêneros *Rhomphaea* e *Ariamnes* se especializaram na araneofagia, enquanto *Argyrodes*, *Neospintharus* e *Faiditus* mantiveram a variabilidade em seu repertório comportamental (figura 15).

Assim, na base do cladograma de Argyrodinae temos um surgimento abrupto de plasticidade comportamental na aquisição de alimento (ponto 1, figura 15), onde o ancestral comum aos membros deste grupo apresentava tanto cleptoparasitismo quanto araneofagia. Este surgimento abrupto de plasticidade pode ser atribuído à capacidade do ancestral comum a estes gêneros executar sequencialmente comportamentos relacionados a diferentes contextos. No ramo mais distal (*Rhomphaea* mais *Ariamnes*), de acordo com Agnarsson (2004), teria surgido a técnica de araneofagia que consiste no enrolamento com seda viscosa; no entanto, aranhas destes dois gêneros teriam perdido a plasticidade comportamental no forrageamento, se tornando especialistas em capturar outras aranhas. O ponto 2 (figura 15) representa

esta especialização. Por fim, nossas observações podem acrescentar a este quadro a capacidade de *A. elevatus* morder e preda a aranha hospedeira enquanto ela se alimenta, sem que ela seja jovem ou esteja em processo de muda. Esta capacidade de araneofagia representaria uma forma de aquisição de recurso alimentar nova dentro do grupo, o que implica em um aumento na já grande plasticidade existente na base da subfamília (ponto 3, figura 15).

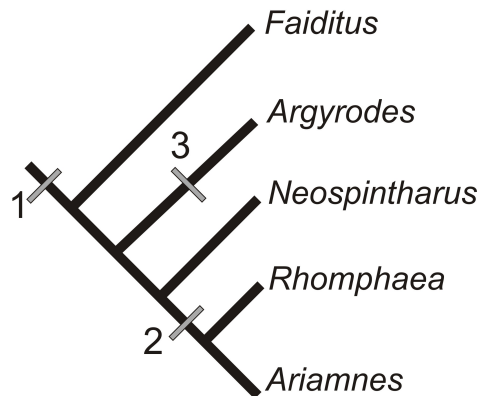


Figura 15 - representação da relação filogenética entre os gêneros da subfamília Argyrodinae, de acordo com Agnarsson (2004). O ponto '1' representa um aumento abrupto de plasticidade comportamental no forrageamento; o ponto '2' representa a diminuição desta plasticidade e a especialização da araneofagia por ataque com seda viscosa. O ponto '3' indica o surgimento do ataque por mordida do cleptoparasita em aranhas hospedeiras que não estejam necessariamente em processo de muda.

Como explicar o aumento da plasticidade comportamental de *Argyrodes elevatus*?

As três seções deste texto exploraram a alta plasticidade comportamental no forrageamento de *A. elevatus*. Na seção 1, mostramos que esta variabilidade comportamental é facilmente observável, seja em campo ou em laboratório, seja espontaneamente ou eliciada. Na seção 2, quantificamos esta plasticidade e expressamos graficamente o forrageamento do cleptoparasita na forma de um fluxograma. Além das conexões mais frequentes entre as categorias, o fluxograma nos revela a importância da categoria comportamental mais conspícua de *A. elevatus* –

‘sondagem rotatória’ – durante o deslocamento do cleptoparasita na teia de sua hospedeira.

O aumento da plasticidade comportamental de *A. elevatus*, como demonstramos na seção 3, pode ser atribuído tanto à adição de categorias comportamentais autapomórficas ao repertório ancestral quanto o surgimento de novas possibilidades de conexões entre as categorias basais. Os dados provenientes da literatura sugerem que esta grande variedade de comportamentos não é exclusiva de *A. elevatus*, mas é uma característica da subfamília Argyroquinae (Whitehouse *et al.*, 2002; Agnarsson, 2004; Gonzaga, 2007).

Neste estudo, estendemos essa comparação para além desta subfamília, fazendo uma análise comparativa do cleptoparasitismo de *A. elevatus* com relação à caça em espécies não cleptoparasitas (seção 3). Constatamos que, (i) a despeito das inovações comportamentais dentro da família Theridiidae, *A. elevatus* mantém o repertório de rotinas típico desta família, e (ii) suas categorias autapomórficas (em contexto de forrageamento) ocorrem em espécies não cleptoparasitas – porém, em outros contextos, como vimos na seção 3. Isto nos leva a crer que *A. elevatus*, durante o furto de presas, desempenha ações que não estão ligadas apenas ao forrageamento, mas que também estariam correlacionadas a diferentes contextos que ocorrem simultaneamente, enquanto aranhas não cleptoparasitas da família Theridiidae (e de outras famílias) se submetem a estas situações em momentos distintos.

Não é difícil imaginarmos essa mistura de contextos acontecendo durante a ação de *A. elevatus* enquanto ele se desloca em direção ao refúgio da aranha hospedeira que acabou de capturar uma presa. Inicialmente, a motivação do cleptoparasita é ligada a forrageamento – como qualquer aranha não cleptoparasita que inicia uma captura. O deslocamento do cleptoparasita, no entanto, é diferente de uma aranha que se desloca em sua própria teia. A princípio, a teia da aranha hospedeira representa para o cleptoparasita um ambiente desconhecido, pelo qual ele se desloca lentamente e executando comportamentos aparentemente investigativos, como a ‘sondagem rotatória’. E, no caso de uma investida da aranha hospedeira em sua direção, o cleptoparasita executa categorias relacionadas a comportamentos

agonísticos (como o ‘tranco’ direcionado à aranha hospedeira, ou o ‘salto’ como ação evasiva). Podemos, portanto, associar a grande plasticidade apresentada por *A. elevatus* à simultaneidade de situações que ocorre neste momento específico de seu forrageamento; simultaneidade que em aranhas não cleptoparasitas não ocorre normalmente.

Percebemos então que a ocorrência de elementos comportamentais típicos de outros contextos no cleptoparasitismo pode ser decorrente do fato de *A. elevatus*, em seu forrageamento, estar exposto a contextos diversos, nos quais se misturam estímulos de diferentes naturezas. No entanto, só a exposição a estímulos variados não explica o comportamento de um cleptoparasita. Por exemplo, em um exercício mental, se forçássemos uma aranha orbitela a invadir uma teia de outra espécie, seria improvável que ela executasse comportamentos cleptoparasíticos.

Podemos então considerar que o diferencial do cleptoparasita *A. elevatus* em relação às aranhas não cleptoparasitas é a capacidade de se adequar a diferentes situações de maneira concomitante. Esta capacidade de misturar repertórios demonstra uma maior capacidade cognitiva de *A. elevatus* frente a aranhas de teia não cleptoparasitas.

‘Brawn’ versus ‘brain’ – os cleptoparasitas são mais inteligentes?

Ao menos em aves, é demonstrado que os indivíduos cleptoparasitas têm capacidade cognitiva maior que os não cleptoparasitas. Morand-Ferron *et al.* (2007), em sua revisão sobre o cleptoparasitismo em aves, avaliam duas diferentes hipóteses que podem explicar a maneira pela qual os cleptoparasitas tiram vantagens de seus hospedeiros: as hipóteses ‘brawn’ e ‘brain’ (‘músculos’ e ‘cérebro’). A hipótese ‘brawn’ é baseada no fato do cleptoparasitismo em aves muitas vezes ser descrito como um roubo ostensivo (no qual o cleptoparasita pode ameaçar a vítima ou usar de fato a força física para obrigar o hospedeiro a abandonar sua presa), e propõe que os cleptoparasitas apresentem mais massa muscular que seus hospedeiros. A segunda (‘brain’) considera o conjunto de habilidades relacionadas aos componentes táticos do

comportamento que podem favorecer o cleptoparasita, e afirma que cleptoparasitas teriam capacidade cognitiva maior que de seus hospedeiros.

A partir da massa corporal média e do tamanho residual médio do cérebro de famílias de aves que apresentam espécies cleptoparasitas e comparando-as com famílias em que não ocorre este comportamento, Morand-Ferron *et al.* (2007) descobrem que os cleptoparasitas podem ter cérebros maiores que não cleptoparasitas, sem que haja diferença significativa entre a massa corporal média entre estes dois grupos. Isto os leva a concluir que o cleptoparasitismo não requer maior porte físico (*'brawn'*), mas sim maior capacidade cognitiva e maior flexibilidade comportamental – decorrentes de um cérebro relativamente maior. Este eventual acréscimo na capacidade cognitiva seria necessário para a execução de uma série de tarefas inerentes ao cleptoparasitismo, tais como: (i) selecionar hospedeiros apropriados, (ii) iniciar o ataque por um ângulo e distância adequados, (iii) usar um *'timing'* apropriado, (iv) prever com precisão o comportamento do hospedeiro, (v) evitar ser detectado e (vi) ter em vista a possibilidade de executar respostas evasivas ou agressivas a uma possível ação agressiva do hospedeiro.

No caso de *A. elevatus*, dado que a hipótese *'brawn'* não se aplicaria – em função de seu tamanho relativamente pequeno frente às aranhas hospedeiras, a hipótese *'brain'* se tornaria mais robusta. Ainda que não tenhamos dados morfométricos sobre o sistema nervoso de *A. elevatus*, sua alta plasticidade comportamental pode ser associada a uma maior habilidade de processar informação sensorial e tomar decisões – e, portanto, a uma maior capacidade cognitiva.

Causas imediatas do aumento da capacidade cognitiva de *Argyrodes elevatus*: um modelo para a cognição cleptoparasita

Observando o modo como os animais incorporam informação acerca do ambiente, processam esta informação e executam um comportamento adequado, pesquisadores da cognição animal vêm propondo que a mente animal contém uma variedade de módulos ou domínios cognitivos adaptativamente especializados (Shettleworth, 1998, p. 566). Utilizando a analogia formulada por Leda Cosmides e

John Tobby (Mithen, 2002)⁸, a mente pode ser comparada a um ‘canivete suíço’: um instrumento único que pode contar com diferentes ferramentas (módulos) para fins específicos. Embora esta ideia tenha sido lançada por estudiosos da cognição humana, o conceito de modularidade vem sido usado em estudos comparativos entre diferentes táxons (p. ex.: Sovrano *et al.*, 2002; 2003).

Sherry & Shacter (1987) afirmam que diferentes módulos cognitivos (referidos por eles como ‘sistemas de memória’) têm diferentes regras de operação, frente a requerimentos ambientais para tipos funcionalmente incompatíveis de processamento de informação. Temos, assim, uma nova maneira de encarar os diferentes contextos aos quais uma aranha pode ser exposta (aquisição de alimento, situação de agonismo, construção de teia, corte nupcial, etc). O conjunto de ações realizadas dentro de cada um destes contextos seria coordenado por um módulo cognitivo específico, com características próprias que se adéquam às necessidades da aranha naquela situação.

Assim, propomos que o conjunto de categorias comportamentais utilizadas por uma aranha durante um comportamento específico (p. ex. construção da teia) faz parte do módulo cognitivo específico para aquele comportamento (figura 16, A).

De maneira bem simplificada, o módulo cognitivo para a construção de teia, por exemplo, incluiria as habilidades da aranha para percepção sobre o espaço onde a teia será construída (informação sensorial sobre o ambiente), processamento desta informação sensorial e subsequente execução dos comportamentos apropriados. Como já descrito, *A. elevatus* é capaz de executar categorias comportamentais típicas de um determinado contexto em outro. É o caso das categorias ‘sondagem rotatória’ e ‘tranco’, que estão presentes no contexto de aquisição de alimento de *A. elevatus*, mas que em demais membros de Theridiidae ocorrem em diferentes contextos: o ‘tranco’ em contexto de agonismo, e ‘sondagem rotatória’, pelo menos em *A. tepidariorum* e *L.*

⁸ “Cosmides e Tobby tratam a mente como tratamos qualquer órgão do corpo – é um mecanismo evoluído, construído e ajustado em resposta às pressões seletivas enfrentadas por nossa espécie durante a evolução.” (...) “como consequência disso, Cosmides e Tobby argumentam que a mente é um canivete suíço com um grande número de lâminas altamente especializadas; em outras palavras, é composta de módulos mentais múltiplos”. (Steven Mithen, 2002, p. 68).

curacaviensis (observações pessoais), em contexto de construção de teia (exploração de ambiente). Podemos então dizer que a grande inovação apresentada por *A. elevatus* é a capacidade de romper – ou minimizar – a incomunicabilidade entre seus diferentes módulos cognitivos de respostas comportamentais a estímulos específicos (figura 16, B).

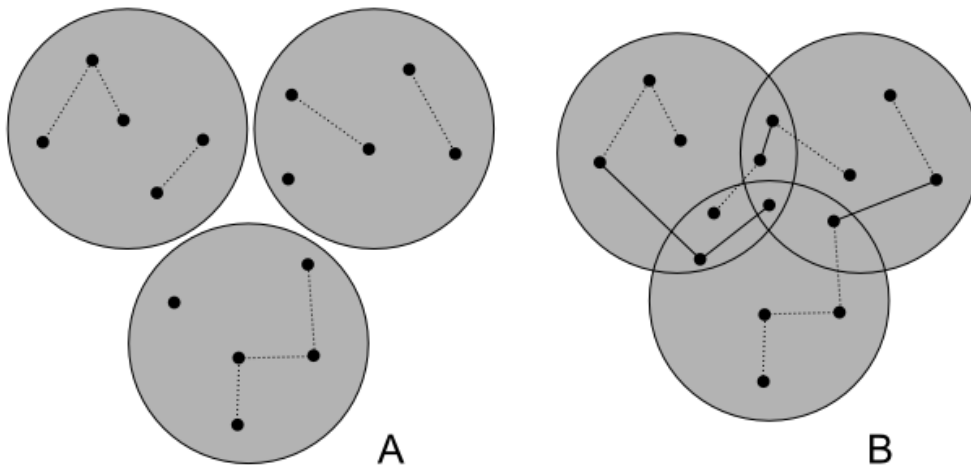


Figura 16 - Representação gráfica de uma possível evolução da modularização comportamental em *A. elevatus*. Em (A), as categorias comportamentais (representadas por pontos pretos) se conectam com maior probabilidade a outras, formando as rotinas (linhas pontilhadas) dentro de cada um dos módulos cognitivos (círculos). Em *A. elevatus* (B), haveria um rompimento da incomunicabilidade entre os diferentes módulos, o que acarreta em mais possibilidades de conexões entre as categorias e, conseqüentemente, em novas rotinas comportamentais (linhas contínuas).

Esse modelo aqui proposto, embora ainda não tenha sido testado, é capaz de demonstrar que a alta variabilidade comportamental e a alta capacidade cognitiva de *A. elevatus* pode ter evoluído sem que isto esteja diretamente ligado a um aumento na massa neuronal ou no número de células nervosas, o que acarretaria em um grande custo energético para esta espécie. Segundo este modelo, a evolução do cleptoparasitismo demandaria principalmente novas conexões entre módulos pré-existentes. Ainda que os módulos cognitivos sejam hipotéticos, as categorias comportamentais observadas são reais. Os domínios cognitivos propostos refletem apenas separações básicas no repertório de aranhas e até mesmo de outros animais

(tais como agonismo, caça, etc) e, portanto, podem ser delineados com mais precisão, o que pode dar mais confiabilidade ao modelo.

O teste deste modelo de cognição e de evolução da cognição envolve o estudo mais detalhado do comportamento desta e de outras espécies de aranhas cleptoparasitas e não cleptoparasitas. A anatomia e a morfometria comparada do sistema nervoso central destas aranhas seria também complementar a este estudo, pois poderíamos contar com a informação do tamanho relativo do cérebro em cada espécie. A continuidade deste estudo pode ser uma boa contribuição para a ainda precoce interação entre as ciências comportamentais, as neurociências e a evolução.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, P. (1987). On classifying interactions between populations. *Oecologia* **73** (2): 272-281.
- Agnarsson, I. (2002). Sharing a web-on the relation of sociality and kleptoparasitism in theridiid spiders (Theridiidae, Araneae). *Journal of Arachnology* **30**: 181-188.
- Agnarsson, I. (2003). Spider webs as habitat patches: the distribution of kleptoparasites (*Argyrodes*, Theridiidae) among host webs (*Nephila*, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* **31** (3): 344-349.
- Agnarsson, I. (2004). Morphological phylogeny of cobweb spiders and their relatives (Araneae, Araneoidea, Theridiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **141** (4): 447-626.
- Agnarsson, I., Aviles, L., Coddington, J., & Maddison, W. (2006). Sociality in theridiid spiders: repeated origins of an evolutionary dead end. *Evolution* **60** (11): 2342-2351.
- Agnarsson, I., Coddington, J., & Knoflach, B. (2007). Morphology and evolution of cobweb spider male genitalia (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* **35** (2): 334-395.
- Allaby, M. (1994). *The concise Oxford dictionary of ecology*. Oxford University Press, New York.
- Arnedo, M., Coddington, J., Agnarsson, I., & Gillespie, R. (2004). From a comb to a tree: phylogenetic relationships of the comb-footed spiders (Araneae, Theridiidae) inferred from nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31** (1): 225-245.
- Atz, J. W. 1970: The application of the idea of homology to behaviour. In: *Development and evolution of behaviour: essays in the memory of T. C. Schneirla*. L. Aronson, E. Tobach, D. Lehrman e E. H. Rosenblatt (eds.), 53-74. Freeman, San Francisco.
- Avilés, L. 1997: Causes and consequences of cooperation and permanent sociality in spiders. In: *The evolution of social behaviour in insects and arachnids*. J. Choe e B. Crespi (eds), 476-498. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baba, Y. G., Walters, R. J., & Miyashita, T. (2007). Host-dependent differences in prey acquisition between populations of a kleptoparasitic spider *Argyrodes kumadai* (Araneae: Theridiidae). *Ecological Entomology* **32** (1): 38-44.
- Benjamin, S. P., & Zschokke, S. (2003). Webs of theridiid spiders: construction, structure and evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* **78** (3): 293-305.
- Bertani, R., Fukushima, C., & Martins, R. (2008). Sociable widow spiders? Evidence of subsociality in *Latrodectus Walckenaer, 1805* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Ethology* **26** (2): 299-302.

- Bogusch, P., Kratochvíl, L., & Straka, J. (2006). Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: Sphecodes) are species-specialist at the individual level. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60** (3): 422-429.
- Brockmann, H., & Barnard, C. (1979). Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour* **27**: 487-514.
- Cangialosi, K. (1990). Life cycle and behavior of the kleptoparasitic spider, *Argyrodes ululans* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* **18** (3): 347-358.
- Cangialosi, K. (1991). Attack strategies of a spider kleptoparasite: Effects of prey availability and host colony size. *Animal Behaviour* **41** (4): 639-647.
- Cangialosi, K. (1997). Foraging versatility and the influence of host availability in *Argyrodes Trigonum* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* **25** (2): 182-193.
- Coddington, J. A. (1990). Cladistics and spider classification: araneomorph phylogeny and the monophyly of orbweavers (Araneae: Araneomorphae, Orbiculariae). *Acta Zoologica Fennica* **190**: 75-87.
- Corrêa, J. P. (2001). Forrageamento em *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae): plasticidade e aspectos comparativos. 47p. Monografia de Bacharelado. Universidade de Santo Amaro - São Paulo.
- Coyle, F., & Meigs, T. (1989). Two new species of kleptoparasitic *Mysmenopsis* (Araneae, Mysmenidae) from Jamaica. *Journal of Arachnology* **17** (1): 59-70.
- Coyle, F., O'Shields, T., & Perlmutter, D. (1991). Observations on the behavior of the kleptoparasitic spider, *Mysmenopsis furtiva* (Araneae, Mysmenidae). *Journal of Arachnology* **19** (1): 62-66.
- Crespi, B., & Abbot, P. (1999). The behavioral ecology and evolution of kleptoparasitism in Australian gall thrips. *Florida Entomologist* **82**: 147-164.
- de Pinna, M. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**: 367-394.
- de Pinna, M. (1997). Behavioral characters in phylogeny reconstruction. *Anais de Etologia* **15**: 109-124.
- de Queiroz, A., & Wimberger, P. (1993). The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* **47**: 46-60.
- de Vries, H., Netto, W. J., & Hanegraaf, P. L. H. (1993). Matman: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour* **125** (3-4): 157-175.

- Eberhard, W. (1979). *Argyrodes attenuatus* (Theridiidae): A web that is not a snare. *Psyche: A Journal of Entomology* **86** (4): 407-414.
- Eberhard, W. (1982). Behavioral characters for the higher classification of orb-weaving spiders. *Evolution* **36** (5): 1067-1095.
- Elgar, M. (1993). Inter-specific associations involving spiders: kleptoparasitism, mimicry and mutualism. *Memoirs of the Queensland Museum* **33**(2): 411-430.
- Exline, H., & Levi, H. (1962). American spiders of the genus *Argyrodes* (Araneae, Theridiidae). (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **127** (2): 75-202.
- Fragoso, H. C. (1988). *Lições de Direito Penal*. Parte Especial, 10ª Ed. Vol. I. Forense, Rio de Janeiro.
- Free, J. (1955). The behaviour of robber honeybees. *Behaviour* **7** (2/3): 233-240.
- Garcia, C., & Japyassú, H. (2005). Estereotípi e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* Keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica* **5**: 27-43.
- Giraldeau, L., & Caraco, T. (2000). *Social foraging theory*: Princeton University Press, Princeton.
- Gonzaga, M. O. (2007). Araneofagia e cleptoparasitismo. In *Ecologia e Comportamento de Aranhas*. M. O. Gonzaga, A. J. Santos & H. F. Japyassú (eds.), 239-255). Interciência, Rio de Janeiro.
- Greene, H. (1994). Homology and behavioral repertoires. *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*: 369–391.
- Griswold, C., & Meikle-Griswold, T. (1987). *Archaeodictyna ulova*, new species (Araneae: Dictynidae), a remarkable kleptoparasite of groupliving eresid spiders *Stegodyphus* spp., (Araneae: Eresidae). *American Museum Novitates* 2897: 1-11.
- Griswold, C. E., Coddington, J. A., Hormiga, G., & Scharff, N. (1998). Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* **123**(1): 1-99.
- Grostal, P., & Walter, D. (1997). Kleptoparasites or commensals? Effects of *Argyrodes antipodanus* (Araneae: Theridiidae) on *Nephila plumipes* (Araneae: Tetragnathidae). *Oecologia* **111**(4): 570-574.
- Hénaut, Y., Delme, J., Legal, L., & Williams, T. (2005). Host selection by a kleptobiotic spider. *Naturwissenschaften* **92** (2): 95-99.
- Higgins, L., & Buskirk, R. (1998). Spider-web kleptoparasites as a model for studying producer-consumer interactions. *Behavioral Ecology* **9** (4): 384-387.

- Hormiga, G., Eberhard, W., & Coddington, J. (1995). Web-construction behavior in Australian Phonognatha and phylogeny of nephiline and tetragnathid spiders (Araneae: Tetragnathidae). *Australian Journal of Zoology* **43**: 313-364.
- Horton, C. (1983). Predators of two orb-web spiders (Araneae: Araneidae). *Journal of Arachnology* **11** (3): 447-449.
- Houser, J., Jennings, D., & Jakob, E. (2005). Predation by *Argyrodes trigonum* on *Linyphia triangularis*, an invasive sheet-web weaver in coastal Maine. *Journal of Arachnology* **33** (1): 193-195.
- Iyengar, E. (2008a). Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. *Biological Journal of the Linnean Society* **93** (4): 745-762.
- Iyengar, E. (2008b). Suspension feeding and kleptoparasitism within the genus *Trichotropis* (Gastropoda: Capulidae). *Journal of Molluscan Studies* **74** (1): 55.
- Jackson, R., & Blest, A. (1982). The biology of *Portia fimbriata*, a web-building jumping spider (Araneae, Salticidae) from Queensland: utilization of webs and predatory versatility. *Journal of Zoology* **196** (2): 255-293.
- Jackson, R. (1985). The biology of *Simaetha paetula* and *S. thoracica*, web-building jumping spiders (Araneae, Salticidae) from Queensland: co-habitation with social spiders, utilization of silk, predatory behaviour and intraspecific interactions. *Journal of Zoology (B)*. **1** (1): 175-210.
- Jackson, R. (1987). The biology of *Olios* spp., huntsman spiders (Araneae, Sparassidae) from Queensland and Sri Lanka: predatory behaviour and cohabitation with social spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society* **7** (5): 133-136.
- Jackson, R., & Brassington, R. (1987). The biology of *Pholcus phalangioides* (Araneae, Pholcidae): predatory versatility, araneophagy and aggressive mimicry. *Journal of Zoology* **211** (2): 227-238.
- Japyassú, H., & Macagnan, C. (2004). Fishing for prey: the evolution of a new predatory tactic among spiders (Araneae, Pholcidae). *Revista de Etologia* **6** (2): 79-94.
- Japyassú, H., & Jotta, E. (2005). Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina* Levi 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. *Biota Neotropica* **5**: 53-67.

- Japyassú, H., Alberts, C., Izar, P., & Sato, T. (2006). EthoSeq: A tool for phylogenetic analysis and data mining in behavioral sequences. *Behavior Research Methods* **38** (4): 549-556.
- Japyassú, H., & Caires, R. (2008). Hunting tactics in a cobweb spider (Araneae: Theridiidae) and the evolution of behavioral plasticity. *Journal of Insect Behavior* **21** (4): 258-284.
- Kaston, B. (1965). Some little known aspects of spider behavior. *American Midland Naturalist* **73**: 336-356.
- Koh, T., & Li, D. (2003). State-dependent prey type preferences of a kleptoparasitic spider *Argyrodes flavescens* (Araneae: Theridiidae). *Journal of Zoology* **260** (03): 227-233.
- Kullmann, E. (1972). Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). *Integrative and Comparative Biology* **12** (3): 419-426.
- Kuntner, M. (2006). Phylogenetic systematics of the Gondwanan nephilid spider lineage Clit-aetrinae (Araneae, Nephilidae). *Zoologica Scripta* **35** (1): 19-62.
- Kuntner, M., Coddington, J., & Hormiga, G. (2008). Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics* **24** (2): 147-217.
- Larcher, S., & Wise, D. (1985). Experimental studies of the interactions between a web-invading spider and two host species. *Journal of Arachnology* **13** (1): 43-59.
- Lubin, Y. (1980). The predatory behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). *Journal of Arachnology* **8**: 159-185.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2008). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.5. Online em: <http://mesquiteproject.org>.
- Marchi, P., & Melo, G. (2006). Revisão taxonômica das espécies brasileiras de abelhas do gênero *Lestrimelitta* Friese (Hymenoptera, Apidae, Meliponina). *Revista Brasileira de Entomologia* **50** (1): 6-30.
- Mithen, S. (2002). A pré-história da mente: uma busca das origens da arte, da religião e da ciência. Editora UNESP, São Paulo.
- Miyashita, T., Maezono, Y., & Shimazaki, A. (2004). Silk feeding as an alternative foraging tactic in a kleptoparasitic spider under seasonally changing environments. *Journal of Zoology* **262** (3): 225-229.
- Morand-Ferron, J., Sol, D., & Lefebvre, L. (2007). Food stealing in birds: brain or brawn? *Animal Behaviour* **74** (6): 1725-1734.

- Morissette, S., & Himmelman, J. (2000). Subtidal food thieves: interactions of four invertebrate kleptoparasites with the sea star *Leptasterias polaris*. *Animal Behaviour* **60** (4): 531-543.
- Noll, F. (2002). Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with special reference to social behavior. *Cladistics* **18** (2): 137-153.
- Pasquet, A., Leborgne, R., & Cantarella, T. (1997). Opportunistic egg feeding in the kleptoparasitic spider *Argyrodes gibbosus*. *Ethology* **103** (2): 160-170.
- Penna-Gonçalves, V., Garcia, C., & Japyassú, H. (2008). Homology in a context dependent predatory behavior in spiders (Araneae). *Journal of Arachnology* **36** (2): 352-359.
- Platnick, N. (2008). The world spider catalog, version 8.5. Online em: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html>.
- Pompeu, M., & Silveira, F. (2005). Reaction of *Melipona rufiventris* Lepeletier to citral and against an attack by the cleptobiotic bee *Lestrimelitta limao* (Smith) (Hymenoptera: Apidae: Meliponina). *Brazilian Journal of Biology* **65** (1): 189-191.
- Ramirez, M., & Platnick, N. (1999). On *Sofanapis antillanca* (Araneae, Anapidae) as a kleptoparasite of austrochiline spiders (Araneae, Austrochilidae). *Journal of Arachnology* **27**: 547-549.
- Robinson, M. (1969). Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). *Integrative and Comparative Biology* **9** (1): 161-173.
- Robinson, M., & Olazarri, J. (1971). Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius):(Araneae: Araneidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **65**: 1-36.
- Robinson, M., & Mirick, H. (1971). The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Psyche* **78** (3): 123-139.
- Robinson, M., & Robinson, B. (1971). The predatory behavior of the ogre-faced spider *Dinopis longipes* F. Cambridge (Araneae: Dinopidae). *American Midland Naturalist* **85** (1): 85-96.
- Robinson, M., & Robinson, B. (1973). Ecology and behavior of the giant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Smithsonian Contributions to Zoology* **149**: 1-76
- Rozen Jr, J. (1991). Evolution of kleptoparasitism in anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera: Apoidea). *American museum novitates* **3029**: 1-36.
- Rypstra, A. (1981). The effect of kleptoparasitism on prey consumption and web relocation in a Peruvian population of the spider *Nephila clavipes*. *Oikos* **37** (2): 179-182.

- Sakagami, S., Roubik, D., & Zucchi, R. (1993). Ethology of the robber stingless bee, *Lestrimelitta limao* (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology* **21** (2): 237-277.
- Scharff, N., & Coddington, J. (1997). A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **120** (4): 355-434.
- Schneider, J. (1996). Differential mortality and relative maternal investment in different life stages in *Stegodyphus lineatus* (Araneae, Eresidae). *Journal of Arachnology* **24** (2): 148-154.
- Sherry, D., & Schacter, D. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review* **94** (4): 439-454.
- Shettleworth, S. (1998). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press, Oxford.
- Sierwald, P., & Fenzl, T. (1999). *Argyrodes* in webs of the Floridian red widow spider (Araneae: Theridiidae). *Florida Entomologist* **82** (2): 359-361.
- Sovrano, V., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2002). Modularity and spatial reorientation in a simple mind: encoding of geometric and nongeometric properties of a spatial environment by fish. *Cognition* **85** (2): 51-59.
- Sovrano, V., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2003). Modularity as a fish (*Xenotoca eiseni*) views it: Conjoining geometric and nongeometric information for spatial reorientation. *Journal of Experimental Psychology - Animal Behavior Processes* **29** (3): 199-209.
- Struhsaker, T. (1969). Notes on the spiders *Uloborus mundior* (Chamberlin & Ivie) and *Nephila clavipes* (Linnaeus) in Panama. *The American Midland Naturalist* **82** (2): 611-613.
- Stuart, A., & Currie, D. (2001). Using caddisfly (Trichoptera) case-building behaviour in higher level phylogeny reconstruction. *Canadian Journal of Zoology* **79** (10): 1842-1854.
- Tanaka, K. (1984). Rate of predation by a kleptoparasitic spider, *Argyrodes fissifrons*, upon a large host spider, *Agelena limbata*. *Journal of Arachnology* **12** (3): 363-367.
- Tilquin, A. (1942). *La Toile Géométrique des Araignées*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Trail, D. (1980). Predation by *Argyrodes* (Theridiidae) on solitary and communal spiders. *Psyche: A Journal of Entomology* **87** (3-4): 349-356.
- Tso, I., & Severinghaus, L. (1998). Silk stealing by *Argyrodes lanyuensis* (Araneae: Theridiidae): a unique form of kleptoparasitism. *Animal Behaviour* **56** (1): 219-225.

- Viera, C. (1986). Comportamiento de captura de *Metepeira* sp. A (Araneae, Araneidae) sobre *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae) en condiciones experimentales. *Aracnologia* **6**: 1-8.
- Viera, C. (1994). Análisis del comportamiento de predator de *Metepeira seditiosa* (Keyserling) (Araneae, Araneidae) en condiciones experimentales. *Suplementos de Aracnologia - Montevideo* **8**: 1-9.
- Vollrath, F. (1978). A close relationship between two spiders (Arachnida, Araneidae): *Curimagua bayano* synecious on a *Diplura* species. *Psyche: A Journal of Entomology* **85** (4): 347-354.
- Vollrath, F. (1979a). Behaviour of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Araneae, Theridiidae). *Animal Behaviour* **27** (2): 515-521.
- Vollrath, F. (1979b). Vibrations: their signal function for a spider kleptoparasite. *Science* **205** (4411): 1149-1151.
- Wenzel, J. (1992). Behavioral homology and phylogeny. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **23** (1): 361-381.
- Whitehouse, M. (1986). The foraging behaviours of *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae), a kleptoparasitic spider from New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* **13** (2): 151-168.
- Whitehouse, M. (1987). Spider eat spider: The predatory behavior of *Rhomphaea* sp. from New Zealand. *Journal of Arachnology* **15**: 355-362.
- Whitehouse, M. (1988). Factors influencing specificity and choice of host in *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Journal of Arachnology* **16** (3): 349-355.
- Whitehouse, M., & Jackson, R. (1998). Predatory behaviour and parental care in *Argyrodes flavipes*, a social spider from Queensland. *Journal of Zoology* **244** (01): 95-105.
- Whitehouse, M., Agnarsson, I., Miyashita, T., Smith, D., Cangialosi, K., & Masumoto, T. (2002). *Argyrodes*: phylogeny, sociality and interspecific interactions – a report on the *Argyrodes* symposium, Badplaas 2001. *The Journal of Arachnology* **30**: 238-245.
- Wickler, W., & Seibt, U. (1988). Two species of *Stegodyphus* spiders as solitary parasites in social *S. dumicola* colonies (Araneida, Eresidae). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* **30**: 311-317.
- Willey, M., Johnson, M., & Adler, P. (1992). Predatory behavior of the basilica spider, *Mecynogea lemniscata* (Araneae, Araneidae). *Psyche: A Journal of Entomology* **99** (2-3): 153-168.

- Wise, D. (1982). Predation by a commensal spider, *Argyrodes trigonum*, upon its host: an experimental study. *Journal of Arachnology* **10**: 111-116.
- Yeates, D., & Greathead, D. (1997). The evolutionary pattern of host use in the Bombyliidae (Diptera): a diverse family of parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society* **60** (2): 149-185.
- Yoshida, M. (1989). Predatory behavior of three Japanese species of *Metleucauge* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* **17** (1): 15-25.

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](#)