



Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação – MCTI
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA
Programa de Pós-graduação em Entomologia – PPG-ENT
Divisão do Curso de Entomologia – DCE

**Influência de informações químicas interespecíficas no
comportamento de predadores intraguilda (Araneae:
Lycosidae: *Trochosa* spp. C.L. Koch 1847) em resposta à
assimetria de tamanho e ao estado alimentar**

Michael Wanderlei da Silva

Manaus, Amazonas, Brasil

Agosto de 2013

MICHAEL WANDERLEI DA SILVA

**Influência de informações químicas interespecíficas no
comportamento de predadores intraguildd (Araneae:
Lycosidae: *Trochosa* spp. C.L. Koch 1847) em resposta à
assimetria de tamanho e ao estado alimentar**

Orientadora: Dra. Elizabeth Franklin Chilson

Coorientador: Dr. Thierry Ray Jehlen Gasnier

Dissertação apresentada ao PPG-
ENT/INPA como parte dos requisitos
para a obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, com ênfase em
Entomologia.

Manaus, Amazonas, Brasil

Agosto de 2013

S586 Silva, Michael Wanderlei da
Influência de informações químicas interespecíficas no comportamento de predadores intraguilda (Araneae: Lycosidae: *Trochosa* spp. C. L. Koch 1847) em resposta à assimetria de tamanho e ao estado alimentar / Michael Wanderlei da Silva. --- Manaus : [s.n], 2013.
xii, 51 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2013.

Orientadora : Elizabeth Franklin Chilson

Coorientador : Thierry Ray Jehlen Gasnier

Área de concentração : Entomologia

1. Aranhas. 2. Aranhas – Assimetria de tamanho. 3. Aranhas – Estado alimentar. 4. Aranhas-lobo. 5. Aleloquímicos. 6. Comportamento. I. Título.

CDD 19. ed. 595.44

Sinopse:

Estudamos os comportamentos de preferência e evasão de sítios advindos de estímulos químicos interespecíficos entre duas aranhas-lobo coocorrentes sob a influência de diferentes padrões de assimetria de tamanho e estado alimentar. Avaliamos as razões e as implicações destes comportamentos sobre a coexistência destes predadores intraguilda.

Palavras chave: licosídeos, aleloquímicos, forrageamento, risco de predação, porte, fome, saciedade, coexistência.

AGRADECIMENTOS

Expresso minha sincera gratidão:

- À minha família, especialmente aos meus pais, Francisco da Silva e Doralice da Silva: por proverem um imprescindível suporte físico e psicológico, especialmente, pela importante concessão de espaço para que este trabalho pudesse ser realizado. E, pelo grande zelo e apoio que me permitiram ter ciência de minha nova condição física, possibilitando a continuação e a conclusão deste trabalho.

- À minha orientadora, Elizabeth Chilson: pela admissão como orientadora. Pela grande contribuição no meu desenvolvimento como pesquisador, especialmente no que diz respeito à comunicação científica. Pela compreensão e disposição para me auxiliar de acordo com minha limitação de locomoção e com minha recém-adquirida condição de insanidade corporal, principalmente em meu período de maior aflição. Por todas as dádivas de oportunidade. Por todo o suporte físico. E, por todas as relevantes recomendações e outras contribuições que possibilitaram a realização deste trabalho.

- Ao meu coorientador, Thierry Gasnier: pela admissão como coorientador. Pelo grande desenvolvimento de minha formação como pesquisador, especialmente acerca de minha compreensão sobre ciência e estatística. Pela importante indulgência acerca de minhas limitações de locomoção e de minha nova e inesperada condição de insanidade física, possibilitando a continuação e a conclusão desta pesquisa com menos aflições. E, por todas as importantes recomendações na elaboração e execução deste trabalho.

- À minha namorada, Jéssica Souza: por me proporcionar iniciação ao conhecimento sobre as aranhas-lobo. Pelo auxílio na captura em campo e na manutenção em laboratório do material biológico. Pela grande colaboração na realização das coletas de aleloquímicos e ensaios. Pelas discussões sobre aracnologia, que aumentaram minha motivação sobre o estudo do escopo geral desta pesquisa. Pelas relevantes recomendações e auxílios na elaboração do manuscrito e das figuras esquemáticas. Pela concessão das fotos das morfoespécies e pela contribuição na diagramação das mesmas. Por todo suporte psicológico e físico que me permitiu superar com menos aflição meu episódio intenso de insalubridade. Pela assistência recorrente, que possibilitou meu desenvolvimento linguístico ânglico. Finalmente, mas não somente, por me estar a representar um componente estrutural vital fundamental, a gerar sanidade mental e desenvolvimento cognitivo mútuo e contínuo, especialmente durante esta fase tão importante, que é o período de mestrado.

- Ao meu amigo Fábio Bastos: pelo grande auxílio na compra e instalação do sistema automatizado de iluminação.

- De modo geral, aos meus amigos Diego Albuquerque e Pedro Pequeno: pela contribuição com artigos e livros acadêmicos, e, pelas recomendações para a aula de qualificação. E, de modo particular, ao Pedro: pelo imprescindível auxílio no componente estatístico do trabalho e pelas recomendações na escritura.

- De modo geral, às minhas amigas Diana Brito, Carolina Maia e Vivian Dutra: pelas recomendações para a apresentação da qualificação. E, de modo particular, à Diana: pelas relevantes sugestões textuais.

- Aos meus amigos Diego Albuquerque, Luciana Viana e Mariana Trindade: pelas considerações finais no manuscrito.

- À Erika Portela: pela indicação do conhecimento acadêmico sobre o escopo deste trabalho. Pelas recomendações sobre a criação de *Palembus dermestoides*. E, pelas sugestões na redação.

- De modo geral, aos professores Jorge Souza e Márcio Oliveira: pelas sugestões para a apresentação da qualificação e pelos importantes questionamentos sobre a pesquisa. E, de modo particular, ao professor Jorge, pela visão geral sobre a escritura do projeto e pela disponibilidade em sanar questionamentos estatísticos.

- De modo geral, aos professores Thaís Carvalho, Fabrício Baccaro, Igor Kaefer, Nair Aguiar e Neusa Hamada: pela disposição em compor a banca avaliadora de minha defesa presencial pública. E, de modo particular, à Thaís, ao Fabrício e ao Igor: pelas relevantes recomendações e considerações sobre a dissertação e a defesa presencial.

- Aos professores José Wellington, Neusa Hamada, Nair Aguiar, Márcio Oliveira e Gislene Carvalho-Zilse, pela disposição em compor a banca avaliadora de minha aula de qualificação.

- À Ana Tourinho e ao Sidclay Dias, pelo acolhimento e iniciação ao conhecimento sobre aracnídeos.

- Aos meus amigos de mestrado, Adriano de Oliveira, Willians Porto, Maiara Gonçalves, Tamires Vieira, Fábio Oliveira, Marília Gualberto, Thyago Vidovix, Suzane Velasques e Hígor Rodrigues: por todas as discussões e auxílios diretos e indiretos que contribuíram para meu desenvolvimento como pesquisador.

- Ao professor José Rafael e aos amigos Adriano de Oliveira, Cristiano Sávio, Mariana Trindade e Diego Albuquerque: pela importante solidariedade em campo.

- A todos os professores que participaram da minha formação neste mestrado.

- Ao CNPq: pelo auxílio financeiro.

- E, finalmente, a todos que contribuíram direta ou indiretamente para o desenvolvimento desta pesquisa, e, que, por desventura, não tenham sido, aqui, lembrados.

“E suplanta com determinação aquele que, frente às próprias limitações, não se assente como pusilânime, mas se admite na ocasião, convertendo restrição em adaptação.”

Schneider, M.W.

RESUMO

A detecção indireta de presas e predadores através de aleloquímicos pode ter uma importante influência na coexistência de aranhas errantes que incorrem em mútua predação intraguilda, como licosídeos. Entretanto, aspectos desta interação foram estudados apenas em poucas espécies de aranhas-lobo. A detecção de aleloquímicos permite a avaliação entre o risco de predação e o benefício da presença de presas, o que pode gerar comportamentos de preferência e evasão de sítios nestas aranhas. O risco de predação entre um par de aranhas, frequentemente, está relacionado à assimetria de tamanho e ao estado alimentar, de modo que o sucesso de predação aumenta quanto maior e mais faminta for uma aranha em relação à outra. Determinamos a influência da assimetria de tamanho e do estado alimentar sobre o comportamento de preferência ou evasão de sítios, orientado pela captação mútua de aleloquímicos, em aranhas-lobo que podem se envolver em predação intraguilda simétrica: *Trochosa* sp. 1 (de menor porte) e *Trochosa* sp. 3 (de maior porte). Cada morfoespécie foi submetida a diferentes condições de assimetria de tamanho entre a receptora e a emissora de aleloquímicos, e, de estado alimentar da receptora (20 réplicas/tratamento): menor/faminta, menor/saciada, maior/faminta, e, maior/saciada. Todas as aranhas foram mantidas em laboratório, sob fotoperíodo de 12 h claro/12 h escuro, por no mínimo sete dias antes de serem utilizadas em um ensaio. A coleta de aleloquímicos foi realizada através do confinamento de cada aranha doadora a um recipiente com a superfície inferior forrada com papel filtro, por 48 horas. Os ensaios consistiram da alocação de aranhas a arenas que possuíam substrato de papel filtro com e sem aleloquímicos na mesma proporção. Para cada aranha, foi determinada a proporção da ocorrência da receptora sobre os sítios com aleloquímicos em 42 registros, um a cada 10 minutos, de 19 h às 02 h. Todos os ensaios foram realizados sob iluminação vermelha branda. Baseado na proporção média das ocorrências sobre os aleloquímicos, *Trochosa* sp. 1 preferiu sítios com aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 quando era menor/faminta e maior/saciada, enquanto que *Trochosa* sp. 3 preferiu os sítios contendo aleloquímicos de *Trochosa* sp. 1 em quase todas as condições, exceto quando era maior/saciada. Para ambas, não houve evasão. A assimetria de tamanho e o estado alimentar influenciaram no comportamento de preferência de sítios por estímulos químicos em *Trochosa* sp. 1, mas não em *Trochosa* sp. 3. *Trochosa* sp. 1 discriminou o tamanho relativo de *Trochosa* sp. 3 a partir da detecção de seus aleloquímicos. Em estado de fome, *Trochosa* sp. 1 preferiu sítios que continham aleloquímicos de aranhas maiores, desconsiderando o risco de predação, o que não ocorreu quando estava saciada. Acreditamos que a diferença de resposta comportamental fruto da detecção de aleloquímicos entre *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 seja resultado de uma distinta pressão de predação entre elas, advinda da diferença de porte entre as morfoespécies. Pelo nosso conhecimento, este é o primeiro registro de percepção quimiotáctil interespecífica para aranhas-lobo de clima tropical.

ABSTRACT

Influence of interspecific chemical information on the behavior of intraguild predators (Araneae: Lycosidae: *Trochosa* spp. CL Koch, 1847) in response to the size asymmetry and feeding status

The indirect detection of prey and predators by allelochemicals may have an important influence on the coexistence of wandering spiders that incur mutual intraguild predation like lycosids. However, aspects of this interaction have been studied only in a few wolf spiders' species. The detection of allelochemicals allows evaluation between the predation risk and the benefits of prey availability, which can generate behaviors of preference and avoidance of patches in these spiders. The risk of predation between a pair of spiders often is related to the size asymmetry and feeding status, such that successful predation increases the larger and hungrier is one of the spiders in relation to another. We determined the influence of size asymmetry and feeding status on the behavior of preference or avoidance of patches, guided by mutual perception of allelochemicals in wolf spiders that can engage in symmetric intraguild predation: *Trochosa* sp. 1 (the smaller) and *Trochosa* sp. 3 (the larger). Each morphospecies was subjected to different conditions of size asymmetry between the receiver and the emitter of allelochemicals, and of feeding status of the receiver (20 replicate/treatment): smaller/hungry, smaller/satiated, larger/hungry and larger/satiated. All spiders were kept in the laboratory under a 12 h light/12 h dark photoperiod for at least seven days before being used in an assay. The collection of allelochemicals was performed confining each emitter spider in a recipient whose bottom was covered with filter paper for 48 hours. The essays consisted of allocating the spiders to arenas that had two sides with filter paper substrate, one with and another without allelochemicals, at the same proportion. For each spider, it was determined the proportion of occurrence of the receiver on the patches with allelochemicals in 42 records, one every 10 minutes, from 19 h to 02 h. All essays were performed under soft red lighting. Based on the mean proportion of the occurrences on patches with allelochemicals, *Trochosa* sp. 1 preferred patches with allelochemicals of *Trochosa* sp. 3 as smaller/hungry and larger/satiated, while *Trochosa* sp. 3 preferred patches with allelochemicals of *Trochosa* sp. 1 in almost all conditions, excluding when it was larger/satiated. For both, there was no avoidance behavior. The size asymmetry and the feeding status influenced the behavior of preference of sites by chemical stimuli in *Trochosa* sp. 1 but such factors had no influence on *Trochosa* sp. 3. *Trochosa* sp. 1 recognized the relative size of *Trochosa* sp. 3 by detection of its allelochemicals. When hungry, *Trochosa* sp. 1 preferred sites containing allelochemicals from larger spiders, ignoring the predation risk, which did not occur when it was satiated. We believe that the differences in behavioral responses during chemical orientation between *Trochosa* sp. 1 and *Trochosa* sp. 3 resulted from a distinct predation pressure between them, raised by the difference in their absolute size. As far as we know, this is the first record of interspecific chemotactile perception for tropical climate wolf spiders.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	XII
1. INTRODUÇÃO.....	14
2. OBJETIVOS.....	18
2.1. Objetivo geral.....	18
2.2. Objetivos específicos.....	18
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3.1. Área de coleta.....	19
3.2. Morfoespécies de licosídeos.....	20
3.3. Coleta e manutenção do material biológico.....	22
3.4. Configuração dos tratamentos.....	23
3.5. Coleta de aleloquímicos e adequação para ensaios.....	26
3.6. Ensaios.....	28
3.7. Análise estatística.....	30
4. RESULTADOS.....	32
5. DISCUSSÃO.....	36
5.1. Reconhecimento de aleloquímicos em Lycosidae.....	36
5.2. Comportamento antipredatório de evasão e coexistência.....	37
5.3. Efeito da assimetria de tamanho e do estado alimentar em <i>Trochosa</i> sp. 1.....	38

5.4. Diferentes respostas comportamentais entre morfoespécie dominante e morfoespécie subordinada.....	41
5.5. Preferência de sítios por <i>Trochosa</i> sp. 3 e aleloquímicos.....	42
6. CONCLUSÕES.....	43
REFERÊNCIAS.....	45

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Área do minicampos universitário da UFAM que contém ambientes de vegetação rasteira onde habitam as morfoespécies de *Trochosa* spp. em foco. Os pontos A e B são as áreas de coleta que possuem cerca de 26.000 m² e 4.455 m², respectivamente (Google Earth 2012)..... 20
- Figura 2.** Vista ventral do prossoma de um licosídeo, onde é possível constatar trocânteres sulcados (A). E, vista frontal do prossoma de uma aranha-lobo, onde é possível observar a disposição dos olhos em 4-2-2 (B), bem como a maior dimensão dos olhos medianos posteriores em relação aos outros (Brescovit *et al.* 2007. Modificado)..... 21
- Figura 3.** Vistas dorsal e ventral de *Trochosa* sp. 1 (A e B, respectivamente) e de *Trochosa* sp. 3 (C e D, respectivamente). Em destaque: linhas marginais interrompidas na faixa central do dorso do prossoma de *Trochosa* sp. 1 (a), e contínuas em *Trochosa* sp. 3 (c); esterno marrom escuro em *Trochosa* sp. 1 (b), e, bege em *Trochosa* sp. 3 (d). Fotografias: Souza, J.R. – UFAM..... 21
- Figura 4.** Representação dos tratamentos, onde *Trochosa* sp. 1 (T1) é submetida a aleloquímicos (A) de *Trochosa* sp. 3 (T3), e, vice-versa. Os blocos A, B, C e D correspondem aos agrupamentos de tratamentos onde houve, em cada tratamento subsequente de um mesmo bloco, a inversão entre as aranhas doadoras e receptoras. O tamanho relativo da receptora em relação à assimetria de tamanho entre ela e a doadora é representado pelas legendas: m – para menores, e, M – para maiores. O estado alimentar a que as receptoras foram submetidas é representado pelas legendas: S – para saciadas, e, F – para famintas. Como exemplo, a representação do primeiro tratamento, dada por: A-(T3) => m-F(T1), significa que os aleloquímicos emitidos por *Trochosa* sp. 3 foram expostos a aranhas receptoras *Trochosa* sp. 1, as quais estavam famintas e eram 30 a 40% menores do que as aranhas emissoras..... 25
- Figura 5.** Vista lateral de uma aranha (Araneae). É possível visualizar a divisão do corpo em prossoma (ou cefalotórax) e opistossoma (ou abdome), bem como o clipeo e o pedicelo, os quais delimitam o prossoma longitudinalmente (Foelix 2011. Modificado)..... 26
- Figura 6.** Representação da coleta de aleloquímicos. Em branco, o papel filtro semicircular, e, em cinza, a área sem papel filtro..... 28

- Figura 7.** Arena onde foram realizados os ensaios. Observa-se a divisão em dois lados contendo papéis filtro (um contendo aleloquímicos e outro livre dos mesmos), e, uma área neutra circular, sem papel filtro, na posição central (em cinza). Entre os papéis filtro, também havia uma pequena área de divisão neutra (também, em cinza)..... 29
- Figura 8.** Licosídeo esquemático, no qual é possível observar os pedipalpos entre os primeiros apêndices locomotores (Foelix 2011. Modificado)..... 30
- Figura 9.** Proporções da presença sobre sítios com aleloquímicos (eixo Y) para os tratamentos (eixo X) a que foram submetidas as aranhas *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3. Os pontos pretos se referem às médias das proporções de cada tratamento. Os valores das médias se encontram acima das unidades amostrais de cada tratamento. Uma linha horizontal corta a metade do eixo Y (proporção = 0,5), da qual, dependendo do efeito significativo dos fatores impostos em cada tratamento, a tendência se distancia positivamente ou negativamente (para o comportamento de preferência ou evasão, respectivamente). Acerca do *boxplot*: o limite inferior da caixa marca o primeiro quartil; a linha que corta a metade da caixa marca a mediana; o limite superior da caixa marca o terceiro quartil, e, as unidades amostrais fora da delimitação das hastes que se originam da parte inferior e superior da caixa são consideradas divergentes (*outliers*). * = resultado significativo pelo teste *t* bicaudal de uma amostra..... 34
- Figura 10.** Tendências das proporções da presença sobre sítios com aleloquímicos (eixo Y) de acordo com as categorias de assimetria de tamanho (eixo X) e de estado alimentar (pontos pretos representando as aranhas saciadas, e, brancos as famintas). O modelo linear internalizado ao gráfico é representado pelas retas que ligam as tendências entre as duas categorias de assimetria de tamanho (menor e maior) na mesma condição alimentar. As retas contínuas associam as tendências das aranhas saciadas, enquanto que as retas pontilhadas associam as tendências das aranhas famintas. A oposição significativa na inclinação entre as retas em *Trochosa* sp. 1 denota a presença de interação inversa entre os fatores (Tabela 2). * = interação significativa entre a assimetria de tamanho e o estado alimentar pela regressão logística..... 35

1. INTRODUÇÃO

A predação intraguilda é uma interação intra e interespecífica comum entre aracnídeos (Polis e McCormick 1987; Wise 1993). Entre aranhas errantes generalistas, há maior possibilidade da ocorrência de predação intraguilda simétrica (Hodge 1999; Rubbo *et al.* 2001; Balfour *et al.* 2003; Rego *et al.* 2005), *i.e.*, um mesmo indivíduo pode ser tanto um predador, quanto uma presa, dependendo do risco de predação entre os envolvidos (Polis *et al.* 1989). Apesar de aranhas errantes tenderem a consumir presas menores (Nentwig e Wissel 1986), o risco de predação entre um par de aranhas errantes não está relacionado exclusivamente à assimetria de tamanho entre os envolvidos, em vez disto, há uma relação conjunta entre a assimetria de tamanho e o estado alimentar dos mesmos (Samu *et al.* 1999; Wise 2006; Petersen *et al.* 2010). Aranhas errantes (Aldrich e Barros 1995; Punzo 1997; Punzo e Kukoyi 1997; Krell e Krämer 1998; Clark *et al.* 2000; Rubbo *et al.* 2001; Hoefler *et al.* 2002), assim como muitos outros artrópodes (Dicke e Grostal 2001; Storm e Lima 2010), podem captar informações químicas emitidas por potenciais presas e predadores, utilizando-as como orientação durante o forrageio. Esta habilidade é importante entre predadores intraguilda, uma vez que permite a manifestação de preferência ou evasão de sítios através de uma avaliação entre o risco de predação – pela detecção indireta de predadores (Punzo 1997; Wilder e Rypstra 2004) – e uma maior disponibilidade alimentar – pela detecção indireta de presas (Persons e Rypstra 2000; Dicke e Grostal 2001).

As aranhas-lobo (Lycosidae) fazem parte da guilda de aranhas errantes do solo e da vegetação rasteira (Uetz *et al.* 1999; Gonzaga *et al.* 2007) e, frequentemente, envolvem-se em predação intraguilda simétrica, tanto com vertebrados (Rubbo *et al.* 2001), como com outras aranhas-lobo (Wise 1993; Balfour *et al.* 2003; Wise 2006). Durante o forrageio de licosídeos, a captação de informações químicas parece possuir uma importante influência em relações predador-presa (Punzo 1997; Punzo e Kukoyi 1997; Persons *et al.* 2001; Persons e Rypstra, 2001; Barnes *et al.* 2002; Persons *et al.* 2002; Wilder e

Rypstra 2004; Bell *et al.* 2006), entretanto, estas evidências se referem, sobretudo, a poucas espécies de aranhas-lobo de clima temperado (Punzo 1997; Punzo e Kukoyi 1997; Persons e Rypstra 2000; Persons e Rypstra 2001; Punzo e Preshkar 2002; Roberts e Uetz 2004), e, ainda não se sabe se isto pode ser generalizado para aranhas-lobo de clima tropical.

As informações químicas interespecíficas que desencadeiam um comportamento e/ou uma mudança fisiológica no receptor, permitindo a detecção indireta de presas e predadores, são denominadas aleloquímicos (Dicke e Sabelis 1988). A detecção de aleloquímicos em aranhas-lobo pode determinar uma resposta comportamental predatória, representada pelo direcionamento e aumento do tempo de permanência aos/nos sítios vantajosos (Persons e Rypstra 2000), ou uma resposta comportamental antipredatória, representada pela fuga e diminuição da locomoção e do tempo de permanência dos/nos ambientes perigosos (Persons e Rypstra 2001; Wilder e Rypstra 2004).

Diversos fatores podem influenciar na manifestação ou não de comportamento predatório, ou antipredatório, oriundo da captação de aleloquímicos, em aranhas-lobo (experiência prévia desvantajosa - Punzo 1997; dieta proximal do receptor - Persons e Rypstra 2000; tamanho do emissor - Persons e Rypstra 2001; dieta proximal do emissor - Persons *et al.* 2001; idade do aleloquímico - Barnes *et al.* 2002; aleloquímicos emitidos por predador, mesmo que não haja proximidade evolutiva entre ele e a presa - Wilder e Rypstra 2004; contato do aleloquímico com a água - Wilder *et al.* 2005; estado alimentar do emissor - Bell *et al.* 2006). Dentre eles, está o tamanho relativo do emissor do aleloquímico, que determina um aumento da intensidade do comportamento antipredatório quanto maior for o emissor (Persons e Rypstra 2001). Isto ocorre, pois o risco de predação aumenta em interações com aranhas de maior porte, independentemente do estado de desenvolvimento (Samu *et al.* 1999; Bell *et al.* 2006; Wise 2006). De acordo com Persons e Rypstra (2001), esta resposta comportamental antipredatória, em função da captação de aleloquímicos de aranhas maiores, ocorre através de um reconhecimento do tamanho relativo do emissor baseado na quantidade de aleloquímicos depositados no substrato. Por outro lado, o estado de privação alimentar do emissor também pode determinar proporcionalmente a

manifestação de comportamento antipredatório no receptor, independentemente da quantidade de aleloquímicos depositada, o que indica uma detecção qualitativa dos aleloquímicos (Bell *et al.* 2006). Este indicativo de periculosidade baseado na fome do emissor provavelmente está relacionado ao aumento da agressividade que aranhas-lobo adquirem quando se encontram em estado de privação alimentar, o que significa que o risco de predação varia de acordo com o estado alimentar destas aranhas (Samu *et al.* 1999; Bell *et al.* 2006; Petersen *et al.* 2010). Entretanto, ainda não é conhecido o comportamento predatório ou antipredatório de licosídeos, pela captação de aleloquímicos, a partir da influência de diferentes estados alimentares do receptor, frente a diferentes riscos de predação baseados na assimetria de tamanho entre o emissor e o receptor.

Em Manaus, Amazonas, Brasil, há duas morfoespécies de Lycosidae do gênero *Trochosa* que coexistem em áreas verdes urbanas com gramado, denominadas: *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3, de acordo com como foram morfotipadas (Souza, J.R. – UFAM. Dados não publicados). Apesar dos adultos de *Trochosa* sp. 1 possuírem porte menor em relação aos adultos de *Trochosa* sp. 3, ambas podem incorrer em mútua predação entre seus estágios de desenvolvimento. Além disso, há uma parcial sobreposição no uso do hábitat entre elas, com uma pequena tendência acerca de *Trochosa* sp. 1 sobre o nicho espacial de *Trochosa* sp. 3, mas sem que haja o oposto (Silva, M.W. – INPA. Observação pessoal). Por estas razões, é possível que *Trochosa* sp. 3 esteja em seu nicho fundamental, enquanto que *Trochosa* sp. 1 esteja em um nicho subótimo, o que significaria que *Trochosa* sp. 3 constitui uma morfoespécie dominante para a morfoespécie subordinada *Trochosa* sp. 1. Esta situação pode determinar diferentes pressões de predação entre elas, e, é provável que isto possa refletir em diferenças nas respostas a estímulos químicos uma da outra sobre condições particulares, como sobre a condição de notável assimetria de tamanho entre o emissor e o receptor de aleloquímicos – quando o emissor pode ser maior ou menor do que o receptor –, e, sobre o estado alimentar do receptor – quando este pode estar saciado ou em estado de privação alimentar.

Desta forma, realizamos um projeto experimental cujas previsões dos comportamentos a partir da exposição recíproca a aleloquímicos entre *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 foram as seguintes:

- (1) ambas são influenciadas pelo reconhecimento de aleloquímicos, manifestando comportamento de preferência ou de evasão de sítios, ou ambos.
- (2) a influência da assimetria de tamanho e do estado alimentar sobre os comportamentos de preferência ou evasão de sítios pela captação de aleloquímicos é diferente entre as morfoespécies, sendo menos acentuada ou ausente em *Trochosa* sp. 3 – em virtude de seu provável *status* de espécie dominante, por possuir porte maior –, e, presente e mais acentuada em *Trochosa* sp. 1 – em virtude de seu provável *status* de espécie subordinada, por possuir porte menor.
- (3) há comportamento antipredatório, representado pela evasão dos locais com aleloquímicos, quando a receptora for menor do que a doadora e estiver saciada – o que representa o maior custo do encontro com aranhas de maior porte quando não há a busca de supressão da fome –, principalmente em *Trochosa* sp. 1.
- (4) há comportamento predatório, representado pela preferência pelos locais com aleloquímicos, nas seguintes condições: quando a receptora for menor que a doadora e estiver faminta – o que configura o maior custo da fome sobre o risco de predação vinculado à assimetria de tamanho –, e, quando a receptora for maior que a doadora, estando faminta ou saciada.

OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

- Determinar a influência de aleloquímicos no comportamento orientado pela assimetria de tamanho e pelo estado alimentar em duas morfoespécies de aranhas-lobo propensas a realizar mútua predação intraguilda: *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3, e, avaliar as implicações destes comportamentos sobre a coexistência destas aranhas.

2.2. Objetivos específicos

- Averiguar a capacidade, tanto em *Trochosa* sp. 1 quanto em *Trochosa* sp. 3, de reconhecer aleloquímicos uma da outra através de respostas comportamentais indicativas deste reconhecimento: a manifestação de preferência ou de evasão de sítios.

- Determinar a influência da assimetria de tamanho e do estado alimentar sobre a resposta comportamental de preferência e/ou evasão de sítios em *Trochosa* sp. 1 a partir da captação de aleloquímicos originados de *Trochosa* sp. 3.

- Determinar a influência da assimetria de tamanho e do estado alimentar sobre a resposta comportamental de preferência e/ou evasão de sítios em *Trochosa* sp. 3 a partir da captação de aleloquímicos originados de *Trochosa* sp. 1.

- Avaliar a diferença do custo entre o risco de predação baseado no tamanho e a privação alimentar a partir dos comportamentos de preferência e/ou de evasão de sítios oriundos da captação mútua de aleloquímicos entre *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de coleta

A Universidade Federal do Amazonas (UFAM - 03°04'34"S, 59°57'30"W) está localizada na cidade de Manaus e está internalizada em um dos maiores fragmentos florestais de área urbana do Brasil, o qual possui cerca de 5,7 milhões de metros quadrados (Rocha *et al.* 2004). Sua composição inclui a presença de florestas de terra firme, florestas de crescimento secundário, campinas, campinaranas e áreas desmatadas (Coutinho 1994). Na área do minicampus da UFAM, encontram-se grandes porções de gramado onde ocorrem as aranhas-lobo *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 (Figura 1).



Figura 1

Área do minicampus universitário da UFAM que contém ambientes de vegetação rasteira onde habitam as morfoespécies de *Trochosa* spp. em foco. Os pontos A e B são as áreas de coleta que possuem cerca de 26.000 m² e 4.455 m², respectivamente (Google Earth 2012).

3.2. Morfoespécies de licosídeos

Licosídeos são aranhas cosmopolitas, labdognatas (Araneomorphae), escribeladas e normalmente errantes (Jocqué e Dippenaar-Schoeman 2006). Possuem trocânteres sulcados (Figura 2A) e seus olhos (Figura 2B) são dispostos em três fileiras, no padrão 4-2-2 (Jocqué e Dippenaar-Schoeman 2006). Algumas espécies podem construir tocas, onde podem passar a maior parte de suas vidas (Dolejš *et al.* 2008; Dolejš *et al.* 2010), e, geralmente, ocorrem em ambientes de vegetação rasteira (Jocqué e Alderweireldt 2005). As fêmeas de aranhas-lobo carregam a ooteca fixada às fiandeiras, e, ao nascerem, os filhotes se dirigem ao abdome da mãe, lá permanecendo por alguns dias ou semanas antes de se dispersarem (Rovner *et al.* 1973; Jocqué e Dippenaar-Schoeman 2006).

As morfoespécies de aranhas-lobo *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 foram morfotipadas em um estudo paralelo relativo à assembleia de Lycosidae da mesma área de coleta deste estudo, onde há a ocorrência de mais 4 licosídeos (Souza, J.R. – UFAM. Dados não publicados). *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 possuem uma faixa clara longitudinal na área dorso-central do prossoma, em cuja porção anterior há um par de linhas escuras longitudinais marginalmente localizadas, as quais são interrompidas em *Trochosa* sp. 1 (Figura 3A) e contínuas em *Trochosa* sp. 3 (Figura 3C). Em vista ventral, *Trochosa* sp. 1 possui esterno com porção central marrom escura (Figura 3B), enquanto *Trochosa* sp. 3 possui esterno completamente bege (Figura 3D). Considerando o comprimento do prossoma (Jakob *et al.* 1996; Fairbairn 2007), *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 possuem assimetria de tamanho máxima de aproximadamente 50% entre fêmeas adultas, de forma que *Trochosa* sp. 3 representa a maior morfoespécie. Tratam-se de aranhas pequenas, cujo comprimento do prossoma das fêmeas adultas pode possuir, aproximadamente, de 4 a 5 mm em *Trochosa* sp. 1, e, de 5 a 7,5 mm em *Trochosa* sp. 3 (Silva, M.W. – INPA. Observação pessoal).

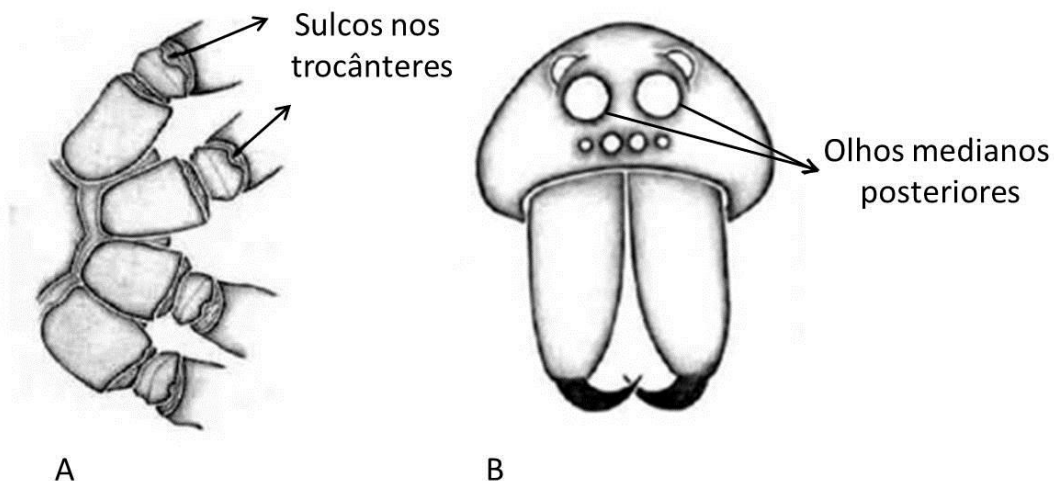


Figura 2

Vista ventral de um licosídeo, onde é possível constatar as pernas com trocânteres sulcados (A). E, vista frontal do prossoma de uma aranha-lobo, onde é possível observar a disposição dos olhos em 4-2-2 (B), bem como a maior dimensão dos olhos medianos posteriores em relação aos outros (Brescovit *et al.* 2007. Modificado).

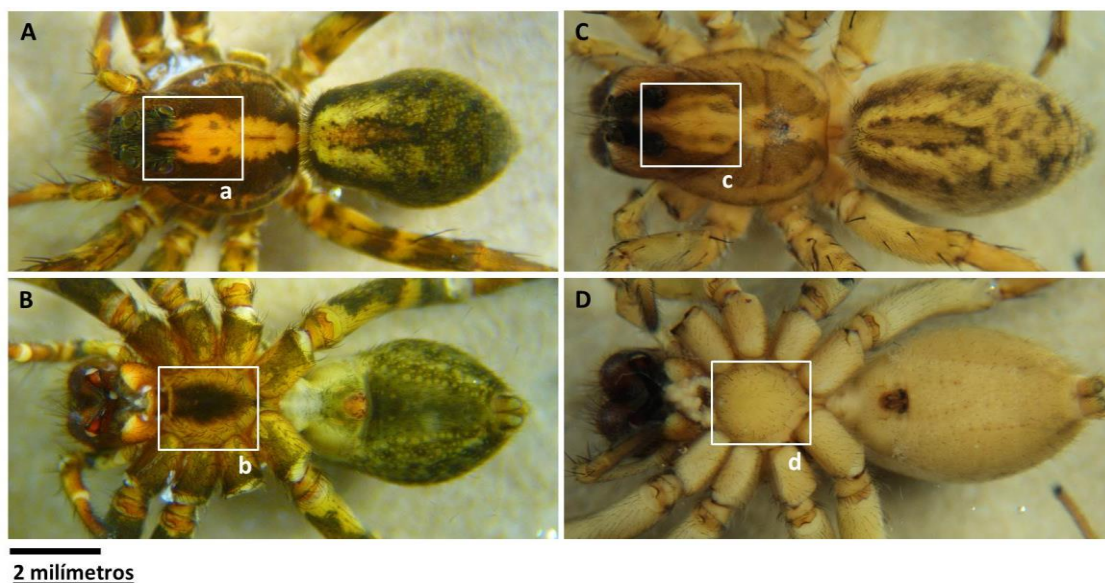


Figura 3

Vistas dorsal e ventral de *Trochosa* sp. 1 (A e B, respectivamente) e de *Trochosa* sp. 3 (C e D, respectivamente). Em destaque: linhas marginais interrompidas na faixa clara do dorso do prossoma de *Trochosa* sp. 1 (a), e contínuas em *Trochosa* sp. 3 (c); esterno marrom escuro em *Trochosa* sp. 1 (b), e, bege em *Trochosa* sp. 3 (d). Fotografias: Souza, J.R. – UFAM.

Trochosa sp. 1 não possui o hábito de construir tocas, enquanto que *Trochosa* sp. 3 o possui (Silva, M.W. – INPA. e Souza, J.R. – UFAM. Observação pessoal). No local onde foram coletadas, a ocorrência de *Trochosa* sp. 1 está concentrada no limite entre o gramado e a floresta, onde, neste caso, há uma vegetação com gramado maior e mais fechado, enquanto que a ocorrência de *Trochosa* sp. 3 está concentrada no ambiente de gramado mais central, onde há uma grama menor e mais aberta (Souza, J.R. – UFAM. Dados não publicados). Constatamos que *Trochosa* sp. 1 fazia incursões esporádicas à área de gramado mais central – hábitat de *Trochosa* sp. 3 –, contudo, o inverso não foi constatado (Silva, M.W. – INPA. e Souza, J.R. – UFAM. Observação pessoal).

3.3. Coleta e manutenção do material biológico

Foram coletados jovens, subadultos e fêmeas adultas de *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 de uma mesma população localizada em áreas verdes urbanas de gramado da UFAM. A escolha por fêmeas ocorreu como forma de padronização. Todas as aranhas foram coletadas ativamente, com a utilização de recipientes de vidro de 2 cm de diâmetro e 9 cm de altura, tamanho suficiente para a coleta de imaturos e adultos de ambas as morfoespécies. Todas as coletas foram realizadas das 19 h às 22 h. Isto ocorreu para maximizar o número de indivíduos coletados, uma vez que o período noturno, supostamente, corresponde ao período de maior atividade destas aranhas (Souza, J.R. – UFAM. Observação pessoal). Com a utilização de lanternas, as aranhas foram localizadas através da luz refletida por uma camada presente nos olhos de licosídeos, denominada *tapetum* (Benson e Suter 2013). Exemplos representativos das morfoespécies deste trabalho foram depositados na coleção de invertebrados do INPA como material testemunho.

Todas as aranhas coletadas foram mantidas em cativeiro, em recipientes de plástico transparente de 12 cm de diâmetro na base e 10 cm de altura. Elas foram alimentadas com água *ad libitum* (Persons e Rypstra 2001) e com duas a

três larvas de *Palembus dermestoides* (Coleoptera: Tenebrionidae) por semana, de acordo com o seu tamanho. Estas larvas foram escolhidas como alimento padrão, pois foram usadas satisfatoriamente na alimentação de outros licosídeos por Souza, J.R. – UFAM (comunicação pessoal).

A fim de evitar que o estresse da coleta e a mudança de hábitat interferissem em seu comportamento na ocasião dos ensaios, as aranhas foram mantidas em cativeiro por, pelo menos, uma semana antes de terem sido utilizadas em um ensaio experimental. Os recipientes em que foram mantidas foram vedados o suficiente para haver alta retenção de umidade, uma vez que, para estas aranhas, uma condição de baixa umidade pode ser rapidamente fatal (Silva, M.W. – INPA. Observação pessoal). A limpeza de todos os recipientes foi realizada a cada 10 dias. A temperatura foi mantida constante em torno de 29 ± 2 °C, e, houve fotoperíodo de 12 horas. O fotoperíodo foi obtido através da utilização de um sistema de iluminação automatizado, o qual determinava a presença de luz branca entre 06 h e 18 h, e, ausência de luz entre 18 h e 06 h.

3.4. Configuração dos tratamentos

Foram realizados oito tratamentos (1 - 8) em quatro blocos (A - D). Cada bloco representou um par de tratamentos, onde as aranhas receptoras e doadoras de um tratamento passaram a ser, respectivamente, as doadoras e receptoras no tratamento subsequente. Nos quatro primeiros tratamentos (1, 2, 3 e 4), *Trochosa* sp. 1 foi a receptora de aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3; enquanto que, nos quatro últimos tratamentos (5, 6, 7 e 8), *Trochosa* sp. 3 foi a receptora de aleloquímicos de *Trochosa* sp. 1. Todas as aranhas doadoras estavam saciadas, e, houve assimetria de tamanho entre a doadora e a receptora em todos os tratamentos. Isto significa que, se uma aranha receptora era a menor, logicamente, a doadora era a maior, e, vice-versa. Os tratamentos foram configurados da seguinte forma (Figura 4):

- Bloco A: (Tratamento 1 - m-F) - submissão de *Trochosa* sp. 1 menores (m) e famintas (F) a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 3; (Tratamento 6 - M-F) - submissão de *Trochosa* sp. 3 maiores (M) e famintas a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 1.
- Bloco B: (Tratamento 2 - M-F) - submissão de *Trochosa* sp. 1 maiores e famintas a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 3; (Tratamento 5 - m-F) - submissão de *Trochosa* sp. 3 menores e famintas a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 1.
- Bloco C: (Tratamento 3 - m-S) - submissão de *Trochosa* sp. 1 menores e saciadas (S) a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 3; (Tratamento 8 - M-S) - submissão de *Trochosa* sp. 3 maiores e saciadas a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 1.
- Bloco D: (Tratamento 4 - M-S) - submissão de *Trochosa* sp. 1 maiores e saciadas a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 3; (Tratamento 7 - m-S) - submissão de *Trochosa* sp. 3 menores e saciadas a aleloquímicos provenientes de *Trochosa* sp. 1.

Embora o uso de 15 aranhas receptoras para cada tratamento tenha sido considerado suficiente em trabalhos similares (Persons e Rypstra 2000; Persons e Rypstra 2001; Persons *et al.* 2002), foram usadas 20 aranhas receptoras (Persons e Uetz 1996; Bell *et al.* 2006) a fim de obtermos maior poder nas análises. Cada aranha receptora foi pareada com uma doadora diferente. Desta forma, com oito tratamentos realizados, foram utilizadas 160 aranhas, sendo 40 para cada bloco, porquanto as participantes como provedoras de aleloquímicos passaram a ser as receptoras em cada tratamento subsequente de um mesmo bloco.

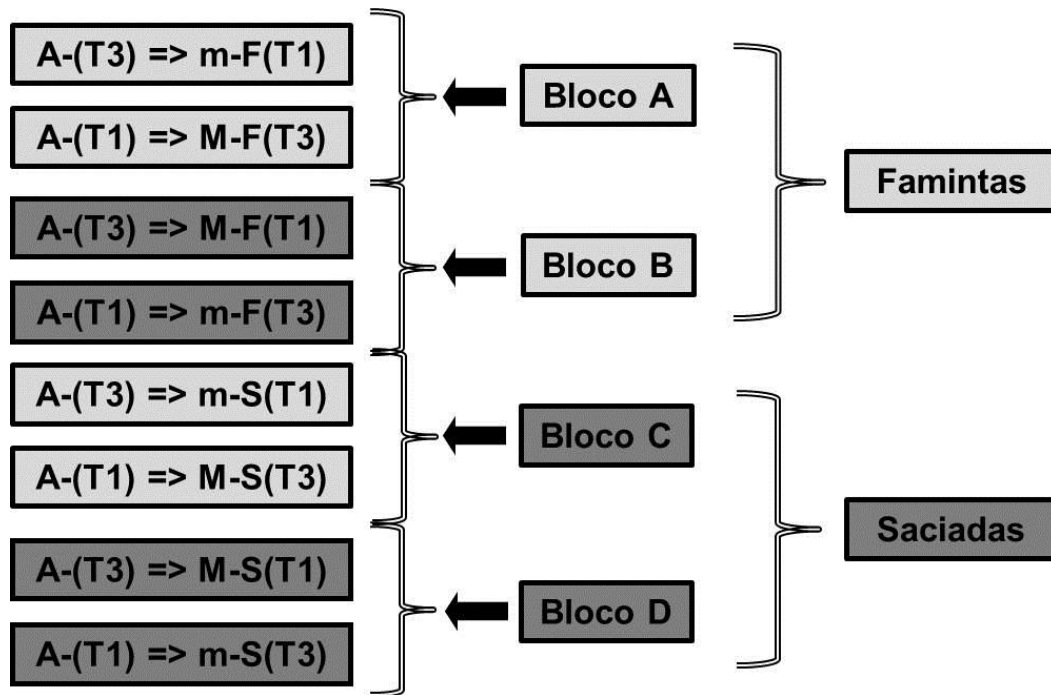


Figura 4

Representação dos tratamentos, onde *Trochosa* sp. 1 (T1) é submetida a aleloquímicos (A) de *Trochosa* sp. 3 (T3), e, vice-versa. Os blocos A, B, C e D correspondem aos agrupamentos de tratamentos onde houve, em cada tratamento subsequente de um mesmo bloco, a inversão entre as aranhas doadoras e receptoras. O tamanho relativo da receptora em relação à assimetria de tamanho entre ela e a doadora é representado pelas legendas: m – para menores, e, M – para maiores. O estado alimentar a que as receptoras foram submetidas é representado pelas legendas: S – para saciadas, e, F – para famintas. Como exemplo, a representação do primeiro tratamento, dada por: A-(T3) => m-F(T1), significa que os aleloquímicos emitidos por *Trochosa* sp. 3 foram expostos a aranhas receptoras *Trochosa* sp. 1, as quais estavam famintas e eram 30 a 40% menores do que as aranhas emissoras.

A assimetria de tamanho entre a receptora e a doadora de aleloquímicos – *i.e.*, se uma era menor ou maior do que a outra – foi padronizado de acordo com a amplitude de 30 a 40%, considerando o comprimento do prossoma (Mestre e Gasnier 2008), do clipeo ao início do pedicelo (Figura 5). Para que os pareamentos fossem realizados com maior precisão, os comprimentos do prossoma de todas as aranhas foram medidos com a utilização de papel milimetrado, tanto na ocasião de chegada ao laboratório, quanto nas ocasiões em que haviam realizado ecdise. O uso do comprimento do prossoma é adequado em virtude da constância de sua dimensão em cada estágio; o que

não ocorre com o opistossoma, o qual varia de tamanho de acordo com o grau de alimentação (Foelix 2011); desta forma, é ordinariamente considerado que o tamanho do prossoma corresponde de maneira eficaz ao tamanho de aranhas (Jakob *et al.* 1996; Fairbairn 2007).

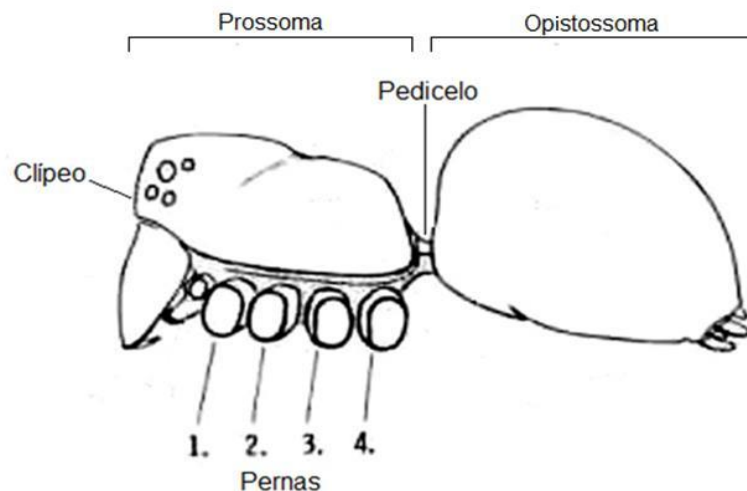


Figura 5

Vista lateral de uma aranha (Araneae). É possível visualizar a divisão do corpo em prossoma (ou cefalotórax) e opistossoma (ou abdome), bem como o clípeo e o pedicelo, os quais delimitam o prossoma longitudinalmente (Foelix 2011. Modificado).

3.5. Coleta de aleloquímicos e adequação para ensaios

A natureza dos indícios quimiotácteis (aleloquímicos) de aranhas são, basicamente, os resquícios de seda e excrementos depositados no substrato (Persons e Rypstra 2001). A coleta destes aleloquímicos foi realizada de forma padronizada. Cada aranha doadora foi saciada através da disponibilização *ad libitum* de larvas de *P. dermestoides* por 24 horas. Após esse período, cada aranha era confinada em um recipiente que possuía sua superfície inferior forrada com um papel filtro cortado em semicírculo, de modo que havia uma pequena área sem papel filtro onde um algodão embebido em água era

posicionado, proporcionando à aranha água *ad libitum* (Figura 6). Este confinamento durava 48 horas (Persons e Rypstra 2000). Após este período, cada papel filtro com os indícios quimiotácteis era alocado imediatamente a arenas – recipientes plásticos utilizados nos ensaios – para serem utilizados uma única vez em um ensaio. Esta diligência ocorreu porque o aumento do tempo de exposição ao ar pode ocasionar o comprometimento da percepção dos aleloquímicos pelas aranhas (Barnes *et al.* 2002; Culley *et al.* 2010). Cada papel filtro foi posicionado de modo que cerca da metade da arena correspondia a um sítio repleto de aleloquímicos. A escolha do lado que continha as informações quimiotácteis foi realizada de forma aleatória para cada uma das arenas. A área livre de aleloquímicos, representada pela outra metade da superfície da arena, também continha papel filtro de mesmas dimensões, como padronização do substrato, a fim de evitar a preferência baseada em sua textura. Para evitar qualquer influência de resquícios de informações quimiotácteis em ensaios posteriores, antes do início e após o término de cada ensaio, todas as arenas foram lavadas com água (Persons *et al.* 2002; Wilder *et al.* 2005) e esterilizadas com álcool 70% (Roberts e Uetz 2004). A secagem foi realizada com papel toalha e ao ar livre por 24 horas, em ambiente com umidade reduzida, que promovia a evaporação total de ambos.

Houve padronização para o nível de fome e saciedade das aranhas receptoras. Uma vez que, em Lycosidae, não há consequências da inanição durante uma privação alimentar de 28 dias (Samu *et al.* 1999), o nível de fome foi padronizado em 10 dias, tempo dentro da amplitude segura. Quanto à saciedade, ela foi padronizada tal como foi para as aranhas provedoras de aleloquímicos: com a disponibilização *ad libitum* de larvas de *P. dermestoides* por 24 horas.

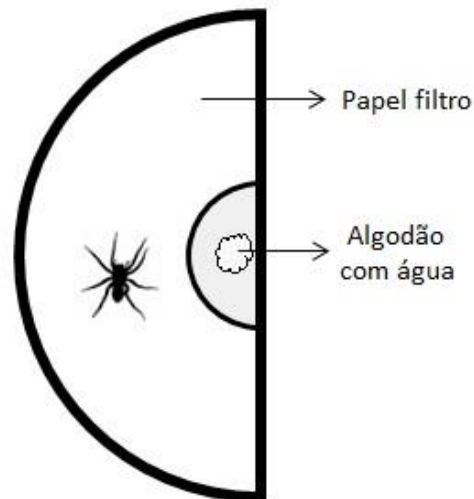


Figura 6

Representação da coleta de aleloquímicos. Em branco, o papel filtro semicircular, e, em cinza, a área sem papel filtro.

3.6. Ensaios

Para a realização de um ensaio, cada aranha receptora era alocada a uma arena de 17 cm de diâmetro da base e 8 cm de altura. Esta arena possuía um lado repleto de aleloquímicos e outro livre dos mesmos na mesma proporção. O lado livre de aleloquímicos constituía o controle. A possível interferência visual do ambiente externo à arena, baseada em uma predileção da aranha por algum lado mais atrativo, foi eliminada, uma vez que todas as arenas eram foscas. Na parte central da arena se localizava uma área neutra, a qual possuía 5 cm de diâmetro e em cujo substrato não havia papel filtro. Antes do início de cada ensaio, cada aranha foi submetida a cinco minutos de aclimação (Wilder e Rypstra 2004) nesta área neutra (Figura 7) através do confinamento da mesma por meio de um recipiente translúcido. Isto atenuava o estresse da manipulação durante a alocação e evitava que ela seguisse diretamente ao lado em que primeiro estava direcionada ao cair no substrato; *i.e.*, mitigava a possível influência de uma alteração comportamental no início dos ensaios.

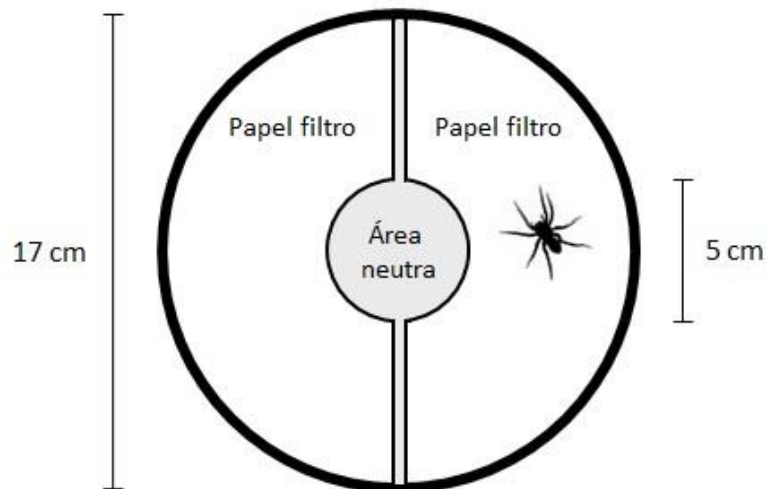


Figura 7

Arena onde foram realizados os ensaios. Observa-se a divisão em dois lados contendo papéis filtro (um contendo aleloquímicos e outro livre dos mesmos), e, uma área neutra circular, sem papel filtro, na posição central (em cinza). Entre os papéis filtro, também havia uma pequena área de divisão neutra (também, em cinza).

Após a aclimação, as aranhas foram liberadas a se locomover livremente. A cada dez minutos, foram anotados os locais ocupados pelas aranhas, *i.e.*, se cada aranha estava presente ou no lado controle, ou no lado contendo aleloquímicos ou em áreas neutras. A ocorrência das aranhas em alguma das áreas foi determinada de acordo com a prevalência dos primeiros apêndices locomotores mais os pedipalpos (Figura 8), uma vez que a maior quantidade dos mais importantes receptores quimiotácteis das aranhas está localizada nos tarsos das primeiras pernas, inclusive, havendo receptores nos tarsos dos pedipalpos (Foelix 2011). Quando a posição das aranhas era de difícil determinação, *i.e.*, quando não havia conspícua prevalência dos apêndices locomotores mais os pedipalpos em quaisquer das áreas (lados com e sem aleloquímicos), também era considerada ocorrência em área neutra.

Todos os ensaios foram realizados sob fraca iluminação vermelha, uma vez que a visão de aranhas-lobo é ineficaz para a captação desta parte do

espectro de luz visível, e, conseqüentemente, para o forrageamento sob a mesma (DeVoe *et al.* 1969; DeVoe 1972; Foelix 2011). Os ensaios foram realizados no período noturno: iniciavam às 19 h e terminavam às 02 h, o que totalizava 7 horas ininterruptas para cada ensaio e 42 averiguações de local para cada tratamento.

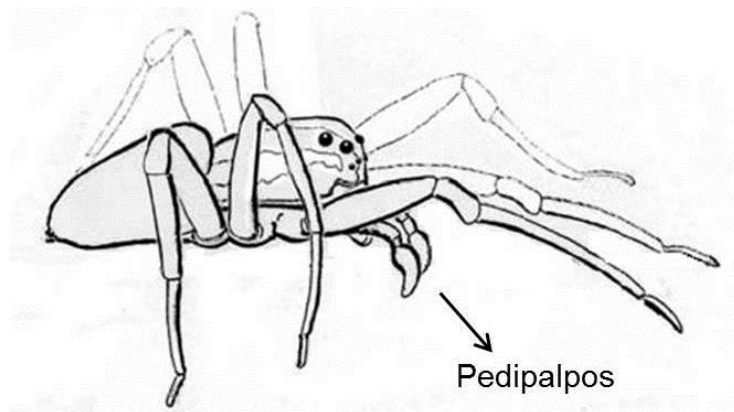


Figura 8

Licosídeo esquemático, no qual é possível observar os pedipalpos entre os primeiros apêndices locomotores (Foelix 2011. Modificado).

3.7. Análise estatística

Os dados referentes ao posicionamento em áreas neutras foram excluídos das análises. Assim, para cada tratamento, os eventos registrados a cada dez minutos representavam uma sequência de eventos ambivalentes que configuram uma distribuição de Bernoulli (Presença x Ausência). Neste caso, os dois possíveis resultados para cada um dos eventos de Bernoulli podem ser figurados da seguinte maneira:

P = Presença sobre o sítio que contém aleloquímicos.

A = Ausência do sítio que contém aleloquímicos.

Para cada uma das 20 aranhas de cada tratamento, obtivemos a proporção da presença sobre o sítio que continha aleloquímicos (que

representava cerca da metade da arena) a partir do quociente da soma de P sobre o número de eventos de Bernoulli (EB) do respectivo tratamento ($EB = 42$, em tratamentos onde não houve exclusão de dados). Isto implica em um experimento com distribuição binomial (Zuur *et al.* 2009).

Para cada tratamento, foi realizado um teste t bicaudal de uma amostra para verificarmos se a tendência das proporções foi significativamente diferente (maiores ou menores) do que 0,5. Em tratamentos com resultados significativos cuja média das Proporções da Presença sobre os Aleloquímicos (PPAs) era maior do que 0,5, consideramos que esta tendência representava um comportamento de preferência; já, em resultados significativos cuja média das PPAs era menor do que 0,5, consideramos que esta tendência representava um comportamento de evasão.

Para as condições impostas nos tratamentos: os fatores relativos à (1) assimetria de tamanho (onde a receptora foi menor ou maior que a doadora), e, ao (2) estado alimentar (quando a receptora esteve faminta ou saciada), testamos a presença de efeito independente e de interação entre eles. Uma presença de efeito independente, seja para a assimetria de tamanho, seja para o estado alimentar, suporta a admissão de que o efeito do fator em questão existe, e, que a detecção deste efeito independe do efeito do outro fator. Já, a presença de interação entre os fatores suporta a admissão de que o efeito de ambos os fatores existem, e, que o efeito de qualquer dos fatores ocorre em função do efeito do outro fator. Tanto a presença de efeito independente quanto a presença de interação entre os fatores – no estabelecimento de comportamentos de preferência ou evasão – foram testados através de um Modelo Linear Generalizado (MLG) apropriado para análises de proporções com variáveis independentes categóricas e distribuição binomial, denominado regressão logística (Zuur *et al.* 2009; Warton e Hui 2011). Como houve superdispersão pela utilização do MLG com distribuição binomial, foi necessário corrigir os erros padrões através de um modelo quasi-MLG. O nível de significância para todas as análises foi: $\alpha = 0,05$. A plataforma computacional R (R Core Development Team 2012) foi utilizada para a realização dos testes e para a plotagem dos gráficos.

4. RESULTADOS

Trochosa sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 possuíram a média das Proporções da Presença sobre os Aleloquímicos (PPAs) acima de 0,5 em todas as condições de estado alimentar e assimetria de tamanho impostas nos tratamentos (Figura 9). Isto é, não houve evidência de evasão do local da arena onde havia aleloquímicos para qualquer tratamento. Dos quatro tratamentos onde *Trochosa* sp. 1 foi a receptora de aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3, houve preferência pelo lado contendo aleloquímicos em dois deles (média das PPAs $> 0,5$ com testes t com $P < 0,05$): (1) quando estavam famintas e eram as menores, e, (2) quando estavam saciadas e eram as maiores (Tabela 1). Já, em relação à *Trochosa* sp. 3, dos quatro tratamentos onde foi a receptora de aleloquímicos de *Trochosa* sp. 1, houve preferência pelo lado contendo aleloquímicos em três deles (média das PPAs $> 0,5$ com testes t com $P < 0,05$): (1) quando estavam famintas e eram as menores, (2) quando estavam famintas e eram as maiores, e, (3) quando estavam saciadas e eram as menores (Tabela 1).

Em *Trochosa* sp. 1, houve efeito independente (regressão logística: $P < 0,05$) para a assimetria de tamanho e para o estado alimentar (Tabela 2), além de uma interação inversa (regressão logística: $P < 0,05$) entre estes fatores (Tabela 2). Deste modo, de acordo com as tendências observadas para *Trochosa* sp. 1 enquanto estavam famintas (Figura 10), a possibilidade de que permanecessem em locais contendo aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 aumentou quando elas eram as menores, em relação a quando eram as maiores (regressão logística: $P < 0,05$). Já, quando *Trochosa* sp. 1 estava saciada (Figura 10), a possibilidade de que permanecessem em locais contendo aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 aumentou quando elas eram as maiores, em relação a quando eram as menores (regressão logística: $P < 0,05$).

Para *Trochosa* sp. 3, não houve interação entre a assimetria de tamanho e o estado alimentar, nem efeito independente para quaisquer dos fatores impostos nos tratamentos (Tabela 2).

Tabela 1

Testes *t* bicaudais para a averiguação de preferência (média > 0,5 com $P < 0,05$) ou evasão (média < 0,5 com $P < 0,05$) do local contendo aleloquímicos em cada tratamento a que foram submetidas as aranhas receptoras, em função do estado alimentar (faminta ou saciada) e da assimetria de tamanho (menor ou maior) em relação às doadoras (Figura 9). Todos os tratamentos possuíram 20 unidades amostrais.

Tratamentos	<i>Trochosa</i> sp. 1			Tratamentos	<i>Trochosa</i> sp. 3		
	Média	<i>t</i>	<i>P</i>		Média	<i>t</i>	<i>P</i>
1 - m-F	0,720	4,789	< 0,05	5 - m-F	0,638	3,264	< 0,05
2 - M-F	0,568	1,556	0,136	6 - M-F	0,600	2,811	< 0,05
3 - m-S	0,577	1,244	0,229	7 - m-S	0,660	3,165	< 0,05
4 - M-S	0,678	4,363	< 0,05	8 - M-S	0,553	1,318	0,203

m = Aranhas receptoras 30 a 40% menores que as doadoras; M = Aranhas receptoras 30 a 40% maiores que as doadoras; S = Aranhas receptoras saciadas; e, F = Aranhas receptoras famintas. Resultados significativos ($P < 0,05$) em negrito.

Tabela 2

Regressão logística para a averiguação de efeito independente e de interação entre os fatores impostos nos tratamentos aos quais *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 foram submetidas: assimetria de tamanho e estado alimentar. Nos resultados significativos ($P < 0,05$) para um fator isolado, admite-se efeito independente para o fator em questão; já, com um valor significativo de *P* para os fatores em conjunto, admite-se interação entre eles (Figura 10).

Fatores	<i>Trochosa</i> sp. 1			<i>Trochosa</i> sp. 3		
	Coeficiente	<i>t</i>	<i>P</i>	Coeficiente	<i>t</i>	<i>P</i>
Assimetria de tamanho	-0,6803	4,215	< 0,05	-0,1518	-0,591	0,556
Estado alimentar	-0,6475	-2,232	< 0,05	0,0926	0,355	0,724
Assimetria de tamanho X Estado alimentar	1,1168	-2,123	< 0,05	-0,2824	-0,778	0,439

Resultados significativos ($P < 0,05$) em negrito.

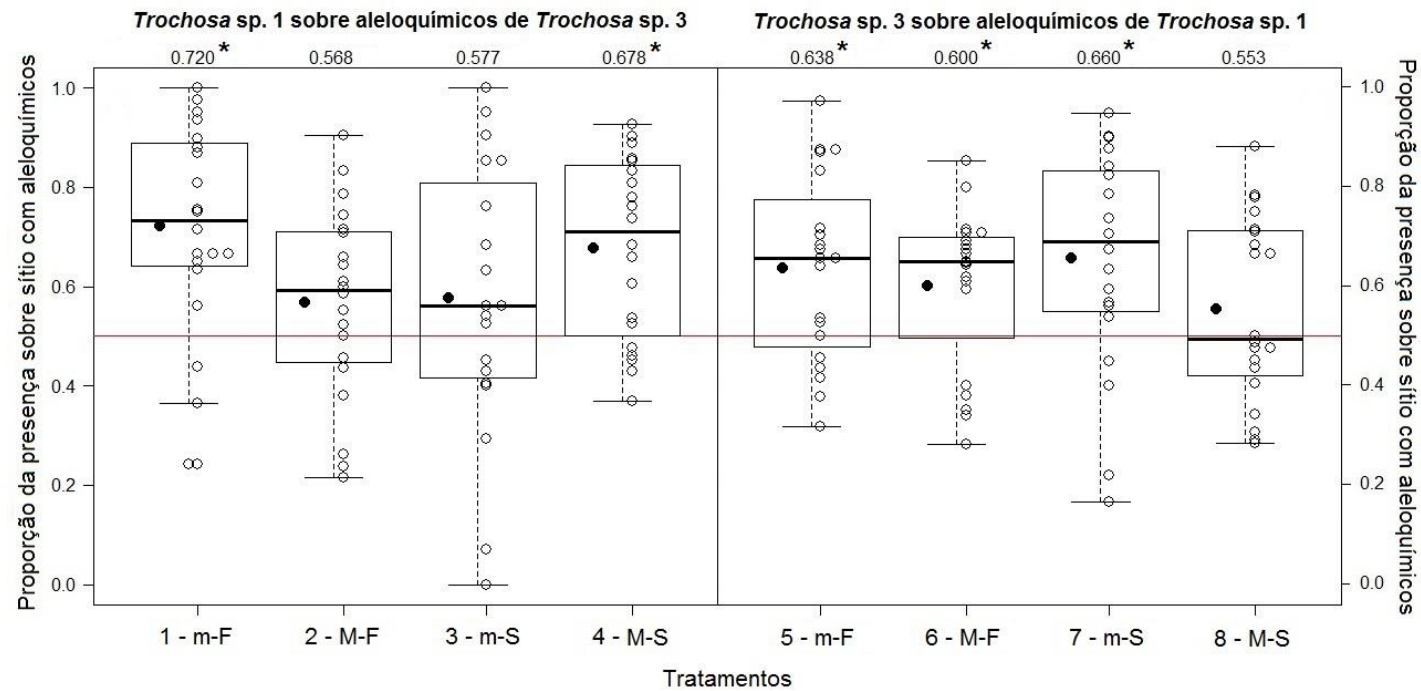


Figura 9

Proporções da presença sobre sítios com aleloquímicos (eixo Y) para os tratamentos (eixo X) a que foram submetidas as aranhas *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3. Os pontos pretos se referem às médias das proporções de cada tratamento. Os valores das médias se encontram acima das unidades amostrais de cada tratamento. Uma linha horizontal corta a metade do eixo Y (proporção = 0,5), da qual, dependendo do efeito significativo dos fatores impostos em cada tratamento, a tendência se distancia positivamente ou negativamente (para o comportamento de preferência ou evasão, respectivamente). Acerca do *boxplot*: o limite inferior da caixa marca o primeiro quartil, a linha que corta a metade da caixa marca a mediana, o limite superior da caixa marca o terceiro quartil, e, as unidades amostrais fora da delimitação das hastes que se originam da parte inferior e superior da caixa são consideradas divergentes (*outliers*). * = resultado significativo pelo teste *t* bicaudal de uma amostra.

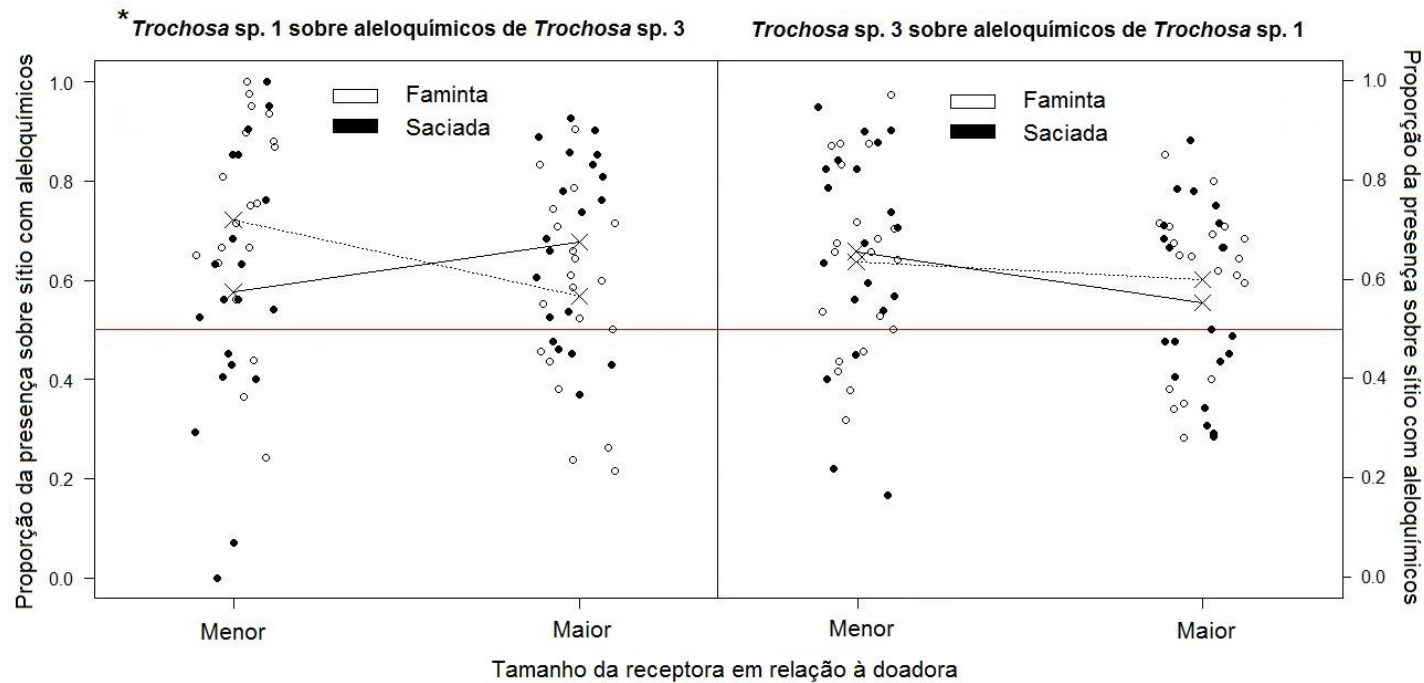


Figura 10

Tendências das proporções da presença sobre sítios com aleloquímicos (eixo Y) de acordo com as categorias de assimetria de tamanho (eixo X) e de estado alimentar (pontos pretos representando as aranhas saciadas, e, brancos as famintas). O modelo linear internalizado ao gráfico é representado pelas retas que ligam as tendências entre as duas categorias de assimetria de tamanho (menor e maior) na mesma condição alimentar. As retas contínuas associam as tendências das aranhas saciadas, enquanto que as retas pontilhadas associam as tendências das aranhas famintas. A oposição significativa na inclinação entre as retas em *Trochosa* sp. 1 denota a presença de interação inversa entre os fatores (Tabela 2). * = interação significativa entre a assimetria de tamanho e o estado alimentar pela regressão logística.

5. DISCUSSÃO

5.1. Reconhecimento de aleloquímicos em Lycosidae

Trochosa sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 reconheceram os aleloquímicos uma da outra, uma vez que houve evidência de preferência pelo sítio contendo indícios quimiotácteis para ambas as morfoespécies. Pelo nosso conhecimento, em aranhas-lobo, esta influência de informações químicas interespecíficas através do tato foi demonstrada apenas em poucas espécies de clima temperado (Punzo 1997; Punzo e Kukoyi 1997; Persons e Rypstra 2000; Persons e Rypstra 2001; Punzo e Preshkar 2002; Roberts e Uetz 2004). Em regiões de clima tropical, especialmente onde há clima equatorial (onde foram coletados os morfotipos deste trabalho), a frequência de chuvas é maior do que em regiões de clima temperado. Ao entrar em contato com a água, aleloquímicos presentes no substrato são degradados, o que compromete significativamente sua detecção em Lycosidae (Wilder *et al.* 2005). Isto poderia determinar um maior desenvolvimento de outros canais sensoriais, como uma eficaz percepção vibratória e visual (Persons e Uetz 1997), ou, até, uma detecção de aleloquímicos aerotransportados (Schonewolf *et al.* 2006), em detrimento da utilização de indícios químicos por contato. Mesmo assim, estas morfoespécies são hábeis em discriminar sítios através de estímulos quimiotácteis. É possível que os aleloquímicos destas morfoespécies sejam como feromônios de alguns licosídeos tropicais terrestres, cuja atividade não é comprometida pela água (Lizotte e Rovner 1989), tal como ocorre em aranhas aquáticas da família Pisauridae (Roland e Rovner 1983), uma família evolutivamente próxima à Lycosidae (Jocqué e Dippenaar-Schoeman 2006). Até onde sabemos, este é o primeiro registro da habilidade de detecção de aleloquímicos por contato para espécies de licosídeos de clima tropical.

Além disto, Lycosidae, junto com Salticidae, pertence a um grupo de famílias de aranhas que possui uma visão mais sofisticada e, por isto, para elas, este é frequentemente o canal sensorial mais importante acerca das

decisões comportamentais durante o forrageio (Persons e Uetz 1997; Foelix 2011). Em Salticidae, a habilidade em manifestar comportamentos de forrageamento orientados por estímulos químicos ocorre, sobretudo, em especialistas (Clark *et al.* 2000), e, tende a diminuir sua ocorrência em generalistas (Hoeffler *et al.* 2002). Aranhas, especialmente as errantes como Salticidae e Lycosidae, tendem a ser generalistas (Wise 1993). Tanto *Trochosa* sp. 1, quanto *Trochosa* sp. 3, são licosídeos errantes e generalistas (Souza, J.R. – UFAM. Dados não publicados), e, mesmo assim, possuem esta aptidão de detecção de aleloquímicos bem desenvolvida.

Por estes argumentos, sugerimos que a habilidade em reconhecer indícios quimiotácteis interespecíficos seja um caráter generalizado para Lycosidae.

5.2. Comportamento de evasão e coexistência

Tanto para *Trochosa* sp. 1, como para *Trochosa* sp. 3, não foi observada evidência de evasão dos sítios que possuíam aleloquímicos, como visto em outros licosídeos (Punzo 1997; Persons *et al.* 2002; Bell *et al.* 2006). Esta ausência de evasão pode significar que, nestas morfoespécies, não há uma interação predador-presa crítica o suficiente para a fixação, por seleção natural, deste caráter. Entretanto, uma vez que (1) há uma tendência maior de invasão de *Trochosa* sp. 1 sobre o hábitat de *Trochosa* sp. 3 (seção 3.2.), e, (2) há uma possibilidade maior de que *Trochosa* sp. 1 seja a presa em decorrência de seu menor tamanho, a pressão de predação deve ser mais intensa sobre *Trochosa* sp. 1. Por isto, a ausência de comportamento antipredatório de evasão de sítios pela captação de aleloquímicos, de acordo com o risco de predação, pode ser desfavorável para estas morfoespécies, sobretudo, para *Trochosa* sp. 1. Entretanto, a coexistência destas aranhas pode ser favorecida considerando dois argumentos. Primeiro: o uso de vários canais sensoriais (visual, mecânico e químico), tanto de forma sequencial quanto de forma simultânea, é um fator importante para uma percepção mais completa sobre o

ambiente, de modo a permitir que ações ocorram em intensidade conveniente à situação (Uetz e Roberts 2002; Partan e Marler 2005; Rypstra *et al.* 2009). Isto pode levar a comportamentos que minimizam a taxa de captura por predadores, tal como a diminuição da taxa de locomoção das presas (Wilder e Rypstra 2004). Segundo: em interações de predação intraguilda simétrica, espécies subordinadas tendem a diferir no uso do espaço em relação à espécie dominante (Polis e McCormick 1987). Apesar de isto determinar uma custosa diminuição do nicho fundamental da espécie subordinada, também deve haver o benefício da amenização da pressão de predação sobre a mesma, que pode contribuir para a coexistência dos envolvidos (Polis e McCormick 1987; Morin 2011), inclusive, quando se trata de aranhas (Wise 1993).

5.3. Efeito da assimetria de tamanho e do estado alimentar em *Trochosa* sp. 1

As tendências de ocorrência de *Trochosa* sp. 1 sobre locais com indícios quimiotácteis de *Trochosa* sp. 3 possuíram intensidades significativamente distintas sob as condições de assimetria de tamanho e estado alimentar. Estas diferenças de intensidade são sugestivas de interpretação do contexto predador-presa por *Trochosa* sp. 1, havendo tanto a interpretação dos aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 como indícios de uma potencial presa, quanto como indícios de um potencial predador. Acerca da interpretação como indícios de predador, é possível que a tendência de neutralidade observada, no lugar da evasão, tenha ocorrido em razão de uma baixa fixação evolutiva deste caráter na espécie. Por outro lado, o caráter comportamental relacionado à interpretação como indícios de presas parece estar bastante evolutivamente fixado, uma vez que houve preferência. Assim, a partir da percepção de seus indícios quimiotácteis, *Trochosa* sp. 1 adequa seu comportamento de acordo com o tamanho relativo de *Trochosa* sp. 3, modificando-o em função de seu estado alimentar. É provável que este reconhecimento do tamanho relativo ocorra em função da quantidade de aleloquímicos depositados no substrato, tal

como foi demonstrado em uma aranha-lobo de clima temperado (Persons e Rypstra 2001), onde, para ela, houve adequação da intensidade do comportamento antipredatório de acordo com o tamanho do predador emissor de aleloquímicos, presumivelmente, por uma associação entre o risco baseado no tamanho e a quantidade de excrementos e seda produzidos por aranhas de diferentes tamanhos. Uma situação de reconhecimento por quantidade pode gerar uma superestimação do risco (Kats e Dill 1998), com consequente desperdício de energia e perdas de oportunidade de forrageamento (Persons *et al.* 2002; Wilder & Rypstra 2004). De fato, Persons e Rypstra (2001) reportaram uma superestimação de risco, pois *Pardosa milvina* (Lycosidae) foi inapta em discriminar entre aleloquímicos produzidos por várias aranhas menores – as quais não representavam maior perigo – e produzidos por aranhas de tamanho semelhante – as quais representavam maior perigo –, manifestando o mesmo comportamento antipredatório nas duas situações. Por outro lado, aranhas-lobo também podem se comportar a partir de uma percepção qualitativa dos aleloquímicos, independentemente da quantidade depositada (Persons *et al.* 2001; Bell *et al.* 2006). Todavia, uma vez que, para Lycosidae, até onde conhecemos há somente evidência de detecção quantitativa de aleloquímicos no que diz respeito à detecção de tamanho, é bastante provável que este tenha sido o mecanismo utilizado por *Trochosa* sp. 1.

Acerca de *Trochosa* sp. 1 menores sobre sítios com aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3, a sua possibilidade de ocorrência foi significativamente maior quando estavam famintas do que quando estavam saciadas. É possível que, em campo, esta tendência determine um envolvimento menor em encontros de alto custo (com predadores maiores) quando estão saciadas do que quando estão em estresse alimentar. Além disso, ainda que esta tendência de diminuição de encontros com potenciais predadores de maior porte não tenha sido tão intensa quanto uma eficaz evasão, como visto em outros licosídeos (Punzo 1997; Persons *et al.* 2002), a tendência observada pode diminuir o risco de predação pelo decréscimo da assiduidade de encontros entre *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 em relação a quando *Trochosa* sp. 1 era menor e estava faminta, já que aranhas, geralmente, não se encontram saciadas na natureza (Wise e Wagner 1992; Wise 1993).

A preferência de *Trochosa* sp. 1 menores famintas por sítios com aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 significa que a privação alimentar é mais crítica do que o risco que o encontro com predadores de maior porte implica para uma espécie subordinada, considerando a capacidade de *Trochosa* sp. 1 em discriminar o tamanho relativo a partir de indícios quimiotácteis. Este comportamento de alto risco, ainda assim, é uma situação que também pode ser favorável ao considerarmos o seguinte. Primeiro: a privação alimentar determina um aumento da agressividade e do sucesso na predação, até, de outras aranhas de massa ligeiramente maior, bem como o aumento da resistência a ataques de predadores de igual ou maior porte (Petersen *et al.* 2010). Segundo: Lycosidae são aranhas errantes cujos ancestrais próximos eram aranhas construtoras de teias, de tal maneira que os licosídeos recentes ainda compartilham caracteres semelhantes com os últimos (Jocqué e Alderweireldt 2005). Apesar de muito pouco frequente, a captura de presas de maior porte, pelo seu conteúdo nutricional, parece ser um requerimento essencial para o aumento da eficácia biológica de aranhas construtoras de teias (Venner e Casas 2005), o que, presumivelmente, também pode ser verdadeiro para licosídeos. Neste caso, como *Trochosa* sp. 1 famintas e maiores possuíram uma tendência significativamente menor de permanecer em locais com indícios químicos de *Trochosa* sp. 3 do que quando eram famintas e menores, e, na situação de saciedade houve uma tendência oposta, parece que o estresse alimentar promove a preferência por sítios com presas de maior porte. Ou seja, apesar do grande risco para as aranhas menores, esta tendência, ainda assim, pode ser vantajosa e contribuir para a sobrevivência, e consequente coexistência, de predadores intraguilda com assimetria de tamanho notável. Desta forma, hipotetizamos que os aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3, quando captados por *Trochosa* sp. 1 menores e famintas, podem se tratar de cairomônios, uma vez que geram um comportamento predatório que pode ser considerado como evolutivamente favorável à receptora, mas não à emissora.

5.4. Diferentes respostas comportamentais entre morfoespécie dominante e morfoespécie subordinada

Diferentemente do observado para *Trochosa* sp. 1, não houve evidências significativas do efeito da assimetria de tamanho e do estado alimentar nas respostas comportamentais a partir da captação de aleloquímicos em *Trochosa* sp. 3. Esta diferença de influência interespecífica pode estar evolutivamente relacionada a diferentes pressões de predação entre elas. Isto pode ser gerado pela diferença de tamanho entre os adultos, o que deve determinar uma pressão de predação mais intensa sobre *Trochosa* sp. 1 (morfoespécie menor), uma vez que ela seria submetida a esta pressão em todos os seus estágios de desenvolvimento. Além disso, esta diferença de pressão também pode ser gerada por diferenças no uso do espaço entre as morfoespécies, o que, novamente, deve determinar uma pressão de predação mais intensa sobre *Trochosa* sp. 1, pois há uma maior tendência de exploração do hábitat de *Trochosa* sp. 3 por *Trochosa* sp. 1 e falta desta tendência para o oposto (Silva, M.W. – INPA. Observação pessoal). Neste caso, esta maior pressão em *Trochosa* sp. 1 deve implicar em uma maior exposição a indícios quimiotácteis de *Trochosa* sp. 3. Uma maior exposição a estímulos químicos entre predador e presa pode causar um aumento na intensidade da resposta comportamental fruto de sua detecção (Oram e Spitze 2013), sobretudo, se houver experiência prévia desvantajosa (Punzo 1997). Isto pode explicar tanto a sensibilidade de *Trochosa* sp. 1 quanto a falta de sensibilidade de *Trochosa* sp. 3 aos referidos fatores pela captação de aleloquímicos uma da outra.

Por outro lado, este resultado não significa que *Trochosa* sp. 3 não seja capaz de ser influenciada pela assimetria de tamanho e pelo estado alimentar. O impacto da relação predador-presa em sistemas ecológicos onde pode haver predação intraguilda, como esse, depende muito das peculiaridades morfológicas, fisiológicas e comportamentais das espécies envolvidas, mas, sobretudo, depende de como essas peculiaridades repercutem umas nas outras (Rudolf e Armstrong 2008). Desta forma, é possível que *Trochosa* sp. 3 responda a estes fatores ao captar aleloquímicos de alguma espécie que se

envolva mais intensamente em uma relação mútua de predação com ela, já que um maior envolvimento poderia trazer maior pressão sobre ela.

5.5. Preferência de sítios por *Trochosa* sp. 3 e aleloquímicos

Trochosa sp. 3 reconheceu os aleloquímicos de *Trochosa* sp. 1, de modo a manifestar preferência, na maioria dos tratamentos, pelos sítios que os continham. Isto é uma evidência de que *Trochosa* sp. 3 possui uma tendência a ser atraída por indícios quimiotácteis de *Trochosa* sp. 1, considerando-os apenas como indícios de presas, sem interpretação de risco baseado em um reconhecimento do tamanho, o que leva a uma situação que pode ser desvantajosa: a preferência pelos indícios químicos de *Trochosa* sp.1 na situação onde *Trochosa* sp. 3 era a menor e estava saciada (Tratamento 7 – Figura 9). Isto pode ser um reflexo da baixa pressão de predação de *Trochosa* sp. 1 sobre *Trochosa* sp. 3. *Trochosa* sp. 1 maiores e saciadas também preferiram sítios com aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 (Tratamento 4 – Figura 9). Uma vez que licosídeos tendem a consolidar predação ainda que em estado de saciedade (Persons 1999; Maupin e Riechert 2001), assumimos que esta situação se trata de um comportamento predatório de ambas as partes, e, como não há fome em nenhum dos lados, a aranha de maior porte deverá sair em vantagem na relação predador-presa. Ou seja, o aleloquímico de *Trochosa* sp 1, para as receptoras *Trochosa* sp. 3 menores e saciadas, pode se tratar de um alomônio, uma vez que esta tendência provavelmente promoverá um evento desfavorável a *Trochosa* sp. 3.

6. CONCLUSÕES

Encontramos as seguintes evidências acerca da reação de *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 em resposta aos aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 e *Trochosa* sp. 1, respectivamente:

(1) – *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 reconhecem mutuamente seus aleloquímicos através do contato com os mesmos. Esta capacidade de responder a estímulos quimiotácteis interespecíficos parece ser um caráter generalizado às aranhas-lobo, uma vez que ambas as morfoespécies deste estudo vivem em um local com maior frequência de chuvas, o que desfavorece o uso de indícios quimiotácteis, e, por elas serem aranhas generalistas, o que poderia determinar uma menor pressão evolutiva para um mútuo reconhecimento específico, tanto como presas, como, conseqüentemente, como predadoras.

(2) – *Trochosa* sp. 1 e *Trochosa* sp. 3 não manifestam comportamento antipredatório de evasão de sítios em resposta aos aleloquímicos uma da outra, mesmo em situações de maior risco, representado pelo reconhecimento de aleloquímicos de uma aranha de maior porte. Isto pode advir da eficiência do uso da multimodalidade de canais sensoriais e da utilização parcialmente sobreposta do hábitat em predadores intraguilida cocorrentes.

(3) – A assimetria de tamanho e o estado alimentar são fatores que, em conjunto ou independentemente um do outro, influenciam na resposta comportamental de *Trochosa* sp. 1 através do reconhecimento dos aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3. A presença desta influência pode ser reflexo de uma maior pressão de predação sobre a espécie subordinada, e, pode contribuir para a coexistência de predadores que incorrem em predação mútua.

(4) – A assimetria de tamanho e o estado alimentar são fatores que, em conjunto ou independentemente um do outro, não influenciam na resposta comportamental de *Trochosa* sp. 3 através do reconhecimento dos aleloquímicos de *Trochosa* sp. 1. Isto pode ser reflexo da baixa pressão de

predação existente sobre uma espécie dominante, uma vez que isto pode determinar um decréscimo de requerimentos adaptativos.

(5) – *Trochosa* sp. 1, é capaz de discriminar o tamanho relativo de *Trochosa* sp. 3, interpretando seus aleloquímicos tanto como indícios de um potencial predador, quanto – e de maneira mais acentuada – como indícios de uma potencial presa, o que deve ser um caráter comportamental favorável à coexistência de predadores intraguilda com notável assimetria de tamanho entre adultos.

(6) – A necessidade de supressão da fome, em *Trochosa* sp. 1, é crítica o bastante para desencadear um comportamento predatório de alto risco, representado pela preferência por sítios contendo aleloquímicos de *Trochosa* sp. 3 de maior porte, o que pode, ainda assim, ser um caráter comportamental favorável à sobrevivência de espécies subordinadas de menor porte.

REFERÊNCIAS

- Aldrich, J.R.; Barros, T.M. 1995. Chemical attraction of male crab spiders (Araneae, Thomisidae) and kleptoparasitic flies (Diptera, Milichiidae and Chloropidae). *Journal of Arachnology*, 23(3): 212-214.
- Balfour, R.A.; Buddle, C.M.; Rypstra, A.L.; Walker, S.E.; Marshall, S.D. 2003. Ontogenetic shifts in competitive interactions and intra-guild predation between two wolf spider species. *Ecological Entomology*, 28(1): 25-30.
- Barnes, M.C.; Persons, M.H.; Rypstra, A.L. 2002. The effect of predator chemical cue age on antipredator behavior in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Insect Behavior*, 15(2): 269-281.
- Bell, R.D.; Rypstra, A.L.; Persons, M.H. 2006. The effect of predator hunger on chemically mediated antipredator responses and survival in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Ethology*, 112(9): 903-910.
- Brescovit, A.D.; Rheims, C.A.; Bonaldo, A.B. 2007. *Araneomorphae, chave de identificação para famílias de aranhas brasileiras*. São Paulo, SP, Brasil: Instituto Butantan.
- Clark, R.J.; Jackson, R.R.; Cutler, B. 2000. Chemical cues from ants influence predatory behavior in *Habrocestum pulex*, an ant-eating jumping spider (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology*, 28(3): 309-318.
- Coutinho, E. 1994. *Carta da vegetação da área do Campus Universitário*. Folha 2. Manaus, Brasil: Universidade do Amazonas.
- Culley, T.; Wiley, J.E.; Persons, M.H. 2010. Proximate cues governing egg sac discrimination and recognition in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 38(2): 387-390.
- DeVoe, R.D. 1972. Dual sensitivities of cells in wolf spider eyes at ultraviolet and visible wavelengths of light. *The Journal of general physiology*, 59(3): 247-269.

- DeVoe, R.D.; Small, R.J.; Zvargulis, J.E. 1969. Spectral sensitivities of wolf spider eyes. *The Journal of general physiology*, 54(1): 1-32.
- Dicke, M.; Grostal, P. 2001. Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32:1-23.
- Dicke, M.; Sabelis, M.W. 1988. Infochemical terminology: should it be based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds. *Functional Ecology*, 2: 131-139.
- Dolejš, P.; Kubcová, L.; Buchar, J. 2008. Subterrestrial life of *Arctosa lutetiana* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 36(1): 202-203.
- Dolejš, P.; Kubcová, L.; Buchar, J. 2010. Courtship, mating, and cocoon maintenance of *Tricca lutetiana* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 38(3): 504-510.
- Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U.; Székely, T. 2007. *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford. 266 pp.
- Foelix, R.F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford University Press, New York, NY, USA. 419 pp.
- Gonzaga, M.O.; Santos, A.J.; Japyassú, H.F. 2007. *Ecologia e comportamento de aranhas*. Interciência, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 400 pp.
- Google Earth. Disponível em: <<http://www.google.com/earth/index.html>>. Acesso: 25/04/2012.
- Hodge, M.A. 1999. The implications of intraguild predation for the role of spiders in biological control. *Journal of Arachnology*, 351-362.
- Hoefler, C.D.; Taylor, M.; Jakob, E.M. 2002. Chemosensory response to prey in *Phidippus audax* (Araneae, Salticidae) and *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 30(1): 155-158.

- Jakob, E.M.; Marshall, S.D.; Uetz, G.M. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*, 77: 61-67.
- Jocqué, R.; Alderweireldt, M. 2005. Lycosidae: the grassland spiders. *Acta Zoologica Bulgarica*, 1: 125-130.
- Jocqué, R.; Dippenaar-Schoeman, A.S. 2006. *Spider families of the world*. Musée royal de l'Afrique central, Tervuren, Bélgica, 336 pp.
- Kats, L.B.; Dill, L.M. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5(3): 361-394.
- Krell, F.T.; Krämer, F. 1998. Chemical attraction of crab spiders (Araneae, Thomisidae) to a flower fragrance component. *Journal of Arachnology*, 26(1): 117-119.
- Lizotte, R.; Rovner, J.S. 1989. Water-resistant sex pheromones in lycosid spiders from a tropical wet forest. *Journal of Arachnology*, 17(1): 122-125.
- Maupin, J.L.; Riechert, S.E. 2001. Superfluous killing in spiders: a consequence of adaptation to food-limited environments? *Behavioral Ecology*, 12(5): 569-576.
- Mestre, L.A.M.; Gasnier, T.R. 2008. Populações de aranhas errantes do gênero *Ctenus* em fragmentos florestais na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 38(1): 159-164.
- Morin, P.J. 2011. *Community ecology*. Wiley-Blackwell, New Brunswick, New Jersey, USA, 407 pp.
- Nentwig, W.; Wissel, C. 1986. A comparison of prey lengths among spiders. *Oecologia*, 68(4): 595-600.
- Oram, E.; Spitze, K. 2013. Depth selection by *Daphnia pulex* in response to *Chaoborus* kairomone. *Freshwater Biology*, 58(2): 409-415.
- Partan, S.R.; Marler, P. 2005. Issues in the classification of multimodal communication signals. *American Naturalist*, 166: 231-245.

- Persons, M.H. 1999. Hunger effects on foraging responses to perceptual cues in immature and adult wolf spiders (Lycosidae). *Animal Behaviour*, 57(1): 81-88.
- Persons, M.H.; Rypstra, A.L. 2000. Preference for chemical cues associated with recent prey in the wolf spider *Hogna helluo* (Araneae: Lycosidae). *Ethology*, 106: 27-35.
- Persons, M.H.; Rypstra, A.L. 2001. Wolf spiders show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *Journal of Chemical Ecology*, 27(12): 2493-2504.
- Persons, M. H.; Uetz, G. W. 1996. Wolf spiders vary patch residence time in the presence of chemical cues from prey (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 24(1), 76-79.
- Persons, M.H.; Uetz, G.W. 1997. Presampling sensory information and prey density assessment by wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology*, 9(4): 360-366.
- Persons, M.H.; Walker, S.E.; Rypstra, A.L. 2002. Fitness costs and benefits of antipredator behavior mediated by chemotactile cues in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology*, 13: 386-392.
- Persons, M.H.; Walker, S.E.; Rypstra, A.L.; Marshall S.D. 2001. Wolf spider predator avoidance tactics and survival in the presence of diet-associated predator cues (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour*, 61: 43-61.
- Petersen, A.; Nielsen, K.T.; Christensen, C.B.; Toft, S. 2010. The advantage of starving: success in cannibalistic encounters among wolf spiders. *Behavioral Ecology*, 21: 1112-1117.
- Polis, G.A.; McCormick, S.J. 1987. Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, 68(2): 332-343.
- Polis, G.A.; Myers, C.A.; Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 297-330.

- Punzo, F. 1997. Leg autotomy and avoidance behavior in response to a predator in the wolf spider, *Schizocosa avida* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 25(2): 202-205.
- Punzo, F.; Kukoyi, O. 1997. The effects of prey chemical cues on patch residence time in the wolf spider *Trochosa parthenus* (Chamberlin) (Lycosidae) and the lynx spider *Oxyopes salticus* Hentz (Oxyopidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10(9): 323-326.
- Punzo, F.; Preshkar, C. 2002. Environmental chemical cues associated with prey and subsequent prey preference in the wolf spider *Hogna carolinensis* Hentz (Araneae, Lycosidae). *Journal of environmental biology/Academy of Environmental Biology, India*, 23(4): 341.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rego, F.N.; Venticinque, E.M.; Brescovit, A.D. 2005. Densidades de aranhas errantes (Ctenidae e Sparassidae, Araneae) em uma floresta fragmentada. *Biota Neotropica*, 5(1A): 45-52.
- Roberts, J.A.; Uetz, G.W. 2004. Species-specificity of chemical signals: silk source affects discrimination in a wolf spider (Araneae: Lycosidae). *Journal of insect behavior*, 17(4): 477-491.
- Rocha, L.C.D.; Lorosa, N.E.S.; Franco, A.M.R. 2004. Feeding preference of the sand flies *Lutzomyia umbratilis* and *L. spathotrichia* (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) in an urban forest patch in the city of Manaus, Amazonas, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 99(6): 571-574.
- Roland, C.; Rovner, J.S. 1983. Chemical and vibratory communication in the aquatic pisaurid spider *Dolomedes triton*. *Journal of Arachnology*, 11(1): 77-85.
- Rovner, J.S.; Higashi, G.A.; Foelix, R.F. 1973. Maternal behavior in wolf spiders: the role of abdominal hairs. *Science*, 182(4117): 1153-1155.

- Rudolf, V.H.; Armstrong, J. 2008. Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia*, 157(4): 675-86.
- Rubbo, M.J.; Townsend, Jr, V.R.; Smyers, S.D.; Jaeger, R.G. 2001. The potential for invertebrate vertebrate intraguild predation: the predatory relationship between wolf spiders (*Gladicosa pulchra*) and ground skinks (*Scincella lateralis*). *Canadian journal of zoology*, 79(8): 1465-1471.
- Rypstra, A.L.; Schlosser, A.M.; Sutton, P.L.; Persons, M.H. 2009. Multimodal signaling: the relative importance of chemical and visual cues from females to the behaviour of male wolf spiders (Lycosidae). *Animal Behaviour*, 77: 937-947.
- Samu, F.; Toft, S.; Kiss, B. 1999. Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 349-354.
- Schonewolf, K.W.; Bell, R.D.; Rypstra, A.L.; Persons, M.H. 2006. Field evidence of an airborne enemy-avoidance kairomone in wolf spiders. *Journal of chemical ecology*, 32(7): 1565-1576.
- Storm, J.J.; Lima, S.L. 2010. Mothers forewarn offspring about predators: a transgenerational maternal effect on behavior. *The American Naturalist*, 175(3): 382-390.
- Uetz, G.W.; Halaj, J.; Cady, A.B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*, 27: 270-280.
- Uetz, G.W.; Roberts, J.A. 2002. Multisensory cues and multimodal communication in spiders: insights from video/audio playback studies. *Brain Behavior and Evolution*, 59: 222-230.
- Venner, S.; Casas, J. 2005. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1572): 1587-1592.
- Warton, D.I.; Hui, F.K. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1): 3-10.

- Wilder, S.M.; DeVito, J.; Persons, M.H.; Rypstra, A.L. 2005. The effects of moisture and heat on the efficacy of chemical cues used in predator detection by the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 33: 857-861.
- Wilder, S.M.; Rypstra, A.L. 2004. Chemical cues from an introduced predator (Mantodea, Mantidae) reduce the movement and foraging of a native wolf spider (Araneae, Lycosidae) in the laboratory. *Environmental Entomology*, 33(4): 1032-1036.
- Wise, D.H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University. New York, NY, USA, 328 pp.
- Wise, D.H. 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annual Review of Entomology*, 51: 441-465.
- Wise, D.H.; Wagner, J.D. 1992. Evidence of exploitative competition among young stages of the wolf spider *Schizocosa ocreata*. *Oecologia*, 91(1): 7-13.
- Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.; Saveliev, A.A.; Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, 574 pp.