



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

BRENDA KELLY SOUZA SANTIAGO

**INTERAÇÕES ENTRE VESPAS PARASITÓIDES / PREDADORES E
ARANHAS CONSTRUTORAS DE TEIAS TRIDIMENSIONAIS
(THERIDIIDAE) NA SERRA DO JAPI, JUNDIAÍ, SÃO PAULO**

CAMPINAS

2022

BRENDA KELLY SOUZA SANTIAGO

**INTERAÇÕES ENTRE VESPAS PARASITOIDES / PREDADORES E
ARANHAS CONSTRUTORAS DE TEIAS TRIDIMENSIONAIS
(THERIDIIDAE) NA SERRA DO JAPI, JUNDIAÍ, SÃO PAULO**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas como parte dos requisitos
exigidos para a obtenção do Título de
Mestra em Biologia Animal na área de
concentração Biodiversidade Animal

Orientador: João Vasconcellos Neto

Co-orientador: Dr. Yuri Fanchini Messas

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À VERSÃO
FINAL DA DISSERTAÇÃO DEFENDIDA PELA ALUNA
BRENDA KELLY SOUZA SANTIAGO E ORIENTADA
PELO PROF. JOÃO VASCONCELLOS NETO.

CAMPINAS

(2022)

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

So89i Souza-Santiago, Brenda Kelly, 1997-
Interações entre vespas parasitoides/predadores e aranhas construtoras de teias tridimensionais (Theridiidae) na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo / Brenda Kelly Souza Santiago. – Campinas, SP : [s.n.], 2022.

Orientador: João Vasconcellos Neto.
Coorientador: Yuri Fanchini Messas.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia. 2. Animais - Comportamento. I. Vasconcellos-Neto, João, 1952-. II. Messas, Yuri Fanchini, 1989-. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Interactions between parasitoid/predator wasps and three-dimensional web-building spiders (Theridiidae) in Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo

Palavras-chave em inglês:

Ecology

Animal behavior

Área de concentração: Biodiversidade Animal

Titulação: Mestra em Biologia Animal

Banca examinadora:

João Vasconcellos Neto [Orientador]

Camila Rabelo Oliveira Leal

Martin Francisco Pareja Piaggio

Data de defesa: 13-09-2022

Programa de Pós-Graduação: Biologia Animal

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0001-9571-365X>

- Currículo Lattes do autor: <http://lattes.cnpq.br/5687163262327907>

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof.(a) Dr.(a). João Vasconcellos Neto

Prof.(a). Dr.(a). Martin Francisco Pareja Piaggio

Prof.(a) Dr(a). Camila Rabelo Oliveira Leal

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontra-se no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa de Biologia Animal de Universidade Estadual de Campinas/Instituto de Biologia.

Dedico essa dissertação aos meus pais, avós, amigos e principalmente aos meus orientadores, João e Yuri, os quais estiveram sempre ao meu lado me apoiando e confiando, durante a realização do trabalho, dedico ainda a todas as aranhas da Serra do Japi, pois sem elas, este trabalho não seria possível.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Marilene e Clewilson,

Por todo apoio que me deram, desde o momento em que recebi o resultado para realizar minha pós-graduação na UNICAMP. Por me ajudarem com toda a mudança e por todos os conselhos.

Ao meu orientador João Vasconcellos Neto,

Uma pessoa incrível, que me ajudou deste o primeiro momento em que cheguei na UNICAMP, por me passar todos os incríveis conhecimentos e apoio em todos os momentos na realização da minha pesquisa e em todos os trabalhos.

Ao meu co-orientador, Yuri Fanchini Messas,

Por todo apoio durante minhas pesquisas e por toda a paciência durante todas as reuniões e por sempre estar disponível para tirar todas as minhas dúvidas quando precisei. Obrigada por continuar comigo durante meu doutorado.

Ao Diego Galvão de Pádua,

Pelo grande apoio e disponibilidade na identificação das vespas parasitoides.

Ao Adalberto dos Santos,

Pela pronta identificação das aranhas que compõem todo meu trabalho.

Aos funcionários da Base Ecológica da Serra do Japi,

Pelo apoio durante a realização do estudo.

Aos colegas de laboratório, em especial Beatriz Helena,

Por todas as conversas, amizade e todos os campos juntas. Já temos grandes histórias que merecem ser contadas no futuro.

À CAPES,

Pela bolsa de estudo e apoio durante os dois anos de mestrado.

A minha tia Heleunice Santiago e sua filha Bruna Santiago,

Por sempre estarem do meu lado em todas as minhas decisões e sempre me receberem em sua casa nos melhores e piores momentos.

Ao Caio,

Aquele amigo que você sente que já se tornou o seu irmão. Foi assim com a gente, todos os risos, comemorações e conversas que tivemos fez você se tornar uma das pessoas mais importantes da minha vida.

Ao meu primo Júlio Cezar e sua esposa Carla Jung,

Por sempre estarem disponíveis para me receber em sua casa e por me ajudarem a me adaptar as mudanças de uma nova cidade e um novo estado e por disponibilizarem seu tempo sempre que precisei.

Ao meu primo Ediberto,

Por tudo, exatamente tudo, ensinamentos, conversas, conselhos e principalmente por sua amizade. Muito Obrigada!

A Letícia Leandro,

Por ser minha melhor amiga e me apoiar em todas as minhas decisões durante todos os anos de amizade que existe entre a gente.

A Lilian Santiago e Julie Erica,

Por se tornarem meu ponto de apoio nos anos finais da graduação e por se tornarem duas das pessoas mais importantes da minha vida, pois sem vocês nada teria sido possível. Por estarem comigo em um dos momentos mais incríveis da minha vida e por estarem ao lado dos meus pais durante minha despedida. Amo vocês.

A minha grande amiga Aline Vieira,

Pela nossa conexão que iniciou de uma forma tão tranquila e incrível durante um dos nossos muitos campos na Serra do Japi, por todas as conversas e loucuras que realizamos juntas. Você foi uma das pessoas mais incríveis que já apareceram na minha vida.

Aos meus dois grandes amigos Alex e Israel,

Por nossa amizade, conversas e todas as alegrias que vivenciamos juntos. Muito obrigada por estarem ao meu lado em todas as minhas decisões, por todos os abraços e beijos que me ajudaram em todos os momentos.

Aos meus amigos, Jeff, Gustavo, Samuel, André Passos, Marcos Medeiros, Aline

Grandes amigos, sempre presentes na minha vida, me apoiando, me fazendo rir e por todos os momentos maravilhosos juntos.

A Luana Almeida,

Ex-professora e grande amiga, por todas as conversas e conselhos incríveis e por comemorar comigo todas as conquistas. Sinto muito orgulho de ter sido sua aluna.

A minha grande amiga Raquel,

Que me ajudou na adaptação e por todas as conversas e momentos de café que tivemos juntas. Por se tornar na minha vida, uma das pessoas mais importantes que já imaginei.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação Superior de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

“Não há, aqui, altruísmo, apenas a exploração egoísta por parte de cada indivíduo, de todos os outros indivíduos.”

Richard Dawkins

“Você vai encontrar muitos inimigos em seu caminho, mas também vai encontrar amigos, poucos, mas verdadeiros.”

Alvo Dumbledore

RESUMO

A distribuição das aranhas na natureza está diretamente relacionada a fatores bióticos, como inimigos naturais e disponibilidade de alimento, e abióticos, como temperatura e precipitação. A família Theridiidae é um dos grupos mais diversos entre as aranhas e ocupa diversos tipos de habitats, principalmente associadas à vegetação arbustiva e arbórea. Estas aranhas apresentam uma série de estratégias anti-predatórias, incluindo a construção de refúgios e o cuidado materno prolongado. Apesar disso, teridídeos são frequentemente atacados por vespas, que podem atuar como predadoras ou parasitoides das aranhas ou de seus ovos até aranhas adultas. Nosso objetivo foi investigar as diferentes interações que ocorrem entre vespas que utilizam diferentes estratégias de ataque e aranhas da família Theridiidae em um remanescente de Mata Atlântica do sudeste brasileiro, combinando estudos sobre história natural, comportamento, seleção de hospedeiros e ecologia populacional. Encontramos sete novas interações nas quais aranhas teridídeas dos gêneros (*Theridion*, *Cryptachaea* e *Chryso*) são consumidas por vespas ectoparasitoides cenobiontes (*Zatypota* e *Flacopimpla*), parasitoides de ovos (*Baeus*) e predadoras de ovos (*Tromatobia*). No estudo sobre seleção de hospedeiros, observamos que a vespa *Zatypota* sp. pode parasitar cerca de 10% da população da aranha *Cryptachaea* sp. Mostramos que os ataques ocorrem frequentemente em fêmeas de tamanhos pequenos e descrevemos o comportamento incomum em que o filhote recém emergido ataca a larva que está parasitando a mãe. Finalmente, mostramos que uma população da aranha *Chryso compressa* apresenta picos sucessivos em seus diferentes estágios de desenvolvimento, provavelmente relacionados às variações climáticas ao longo do ano e à presença de inimigos naturais. Essa espécie apresenta cuidado materno estendido, cuidando dos filhotes desde a oviposição (janeiro) até o estágio jovens (junho). Apesar disso, ovissacos de *C. compressa* são atacados pela vespa predadora de ovos *Tromatobia* sp. Neste sentido, descrevemos mais um

comportamento incomum em aranhas, em que a fêmea adulta mantém o cuidado materno dos ovissacos que contém casulos de vespas predadoras em seu interior.

ABSTRACT

The distribution of spiders in nature is directly related to biotic factors, such as natural enemies and food availability, and abiotic factors, such as temperature and precipitation. The family Theridiidae is one of the most diverse groups of spiders and inhabits several habitat types, mainly associated with shrub and arboreal vegetation. These spiders display several antipredatory strategies, including building refuges and extended maternal care. Despite this, theridiids are often attacked by wasps, which can act as predators or parasitoids on spiders or their eggs. Our objective was to investigate the different interactions that occur between wasps that use different attack strategies and spiders of the Theridiidae family in a remnant of Atlantic Forest located in southeastern Brazil, combining studies on natural history, behavior, host selection and population ecology. We found seven new interactions in which theridiid spiders belonging to *Theridion*, *Cryptachaea* and *Chryso* genera are consumed by koinobiont ectoparasitoid wasps (*Zatypota* and *Flacopimpla*), parasitoids of eggs (*Baeus*) and egg predators (*Tromatobia*). In the study on host selection, we observed that the wasp *Zatypota* sp. can parasitize about 10% of a *Cryptachaea* sp. population. We showed that attacks are frequent in small-sized females and described the unusual behavior in which a spiderling attacks the larva that is parasitizing the mother spider. Finally, we demonstrate that a population of the spider *Chryso compressa* presents successive peaks in its different stages of development, probably related to climatic variations throughout the year and the presence of natural enemies. This species presents extended maternal care, taking care of the offspring from oviposition (January) to the juvenile stage (June). Despite this, egg sacs of *C. compressa* are attacked by the egg-predating wasp *Tromatobia* sp. In this sense, we describe yet another unusual behavior in spiders, in which the adult female maintains the maternal care of the ovissacs with predatory wasp cocoons inside.

SUMÁRIO

RESUMO	10
ABSTRACT	12
INTRODUÇÃO GERAL	14
SEÇÃO I: Descrição de novas interações envolvendo vespas polinsfictíneas e aranhas da família Theridiidae na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo – Brasil.....	23
SEÇÃO II: Vespas polinsfictíneas selecionam seus hospedeiros? Um estudo de caso envolvendo aranhas arborícolas construtoras de teias tridimensionais.....	42
SEÇÃO III: Interação entre <i>Chrysso compressa</i> (Keyserling 1884) e vespas predadoras de ovos na Serra do Japi, Jundiá - SP: uma abordagem populacional e fenológica.....	53
CONCLUSÃO GERAL	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	75
ANEXO I – Declaração de Bioética e/ou de Biossegurança.....	91
ANEXO II – Declaração de Direitos Autorais.....	92

INTRODUÇÃO GERAL

Os estudos sobre interações bióticas são fundamentais para que possamos entender as estruturas de comunidades biológicas, bem como as direções dos fluxos de energia ao longo de cadeias alimentares (Ricklefs 2010). Interações entre organismos podem ser classificadas de acordo com o efeito que cada espécie exerce sobre outra, podendo resultar em efeitos neutros, positivos ou negativos para uma ou ambas as espécies envolvidas (Kuebbing & Nuñez 2015). Nas interações do tipo consumidor-recurso (e.g., predador-presa, herbívoro-planta e parasita-hospedeiro) as populações de consumidores são beneficiadas e aumentam em densidade, enquanto as populações-recurso diminuem (Ricklefs 2010). Os predadores, por exemplo, nutrem-se ao capturar e consumir suas presas, as quais são removidas de suas populações (Ricklefs 2010). Por outro lado, organismos parasitas utilizam nutrientes de hospedeiros para sobreviver e reproduzir, sem necessariamente causar a morte de seus hospedeiros (Askew 1971). Em contrapartida, organismos parasitoides necessariamente levam seus hospedeiros à morte em algum estágio do desenvolvimento (Godfray 1994). Em um contexto econômico e aplicado, espécies de predadores e parasitoides podem ser utilizadas como agentes de controle biológico de pragas agrícolas, maximizando a eficiência de plantações e diminuindo a necessidade de uso de agrotóxicos (Giunti et al. 2015).

Estes organismos tem sido extensivamente usados em estudos ecológicos ao longo dos últimos anos principalmente devido ao fato de algumas espécies serem capazes de induzir alterações comportamentais nos hospedeiros (Godfray 1994, Eberhard 2000 a, b). Os mecanismos que levam a essas alterações ainda não estão bem definidas, embora seja conhecido que os novos comportamentos dos hospedeiros comumente beneficiam os parasitoides ao diminuir o risco de morte por inimigos naturais (Gonzaga et al. 2017). Desta forma, ainda é

grande a demanda por novos estudos com foco em entender as interações entre organismos parasitoide-hospedeiros, particularmente os que envolvem manipulações comportamentais.

A Ordem Araneae é o sétimo grupo com maior número de espécies dentre os artrópodes e conta com mais de 50 mil espécies descritas, distribuídas em 132 famílias (World Spider Catalog 2022). Devido à grande capacidade de adaptação, as aranhas estão presentes em praticamente todos os ambientes terrestres, desde ilhas árticas até as regiões secas dos desertos (Turnbull 1973, Foelix 2010). Aranhas são essencialmente carnívoras e atuam como importantes predadores de diversos grupos de invertebrados (e.g., insetos, isópodes, milípedes e até mesmo as próprias aranhas; Foelix 2010), bem como de vertebrados, como peixes (Foelix 2010), anuros (Almeida et al. 2010), lagartos (Koski et al. 2013), pássaros (Bilising 1920) e morcegos (Nyffeler & Knörnschild 2013). Diversas aranhas vivem em ambientes estreitamente limitados por condições abióticas, como altitude, temperatura, umidade, ventos e intensidade luminosa (Heiling 1999, Chatzaki et al. 2005, Gonzaga et al. 2006) e por fatores bióticos, como o tipo de vegetação, disponibilidade de presas, competidores e inimigos naturais (Romero & Vasconcellos-Neto 2005 a, b, Foelix 2010). Entre os principais inimigos naturais das aranhas se destacam as próprias aranhas (Jackson 1992), aves, anuros, lagartos, himenópteros caçadores (Pompilidae e Sphecidae; Blackledge & Wenzel 2001) e parasitoides (Pimplinae; Gauld & Dubois 2006).

Vespas icneumonídeas pertencentes ao grupo de gêneros *Polysphincta* (vespas polisfinctíneas) são cosmopolitas e conhecidas por agirem exclusivamente como ectoparasitoides cenobiontes de aranhas (Gauld & Dubois 2006). O termo cenobionte indica que os hospedeiros, embora parasitados, continuam suas atividades normalmente enquanto são lentamente consumidos pela larva do parasitoide (Gauld & Dubois 2006). Além disso, as interações que ocorrem entre vespas parasitoides e aranhas são notavelmente estreitas e frequentemente espécie-específicas, embora os registros indiquem que há vespas (e.g., *Zatypota*

solanoi Gauld, 1991) que utilizam diversas espécies de aranhas congênicas e simpátricas como hospedeiras (Gonzaga et al. 2017). Em contrapartida, outros subgrupos de vespas polisfinctíneas (*Schizopyga*, *Tromatobia* e *Zaglyptus*) atacam espécies de aranhas com comportamento cursorial, outras espécies, por exemplo, dos subgrupos *Acrodactyla* e *Polysphincta* utilizam aranhas que constroem teias aéreas como principais hospedeiros (Matsumoto 2016). A região Neotropical concentra a maior diversidade de vespas polisfinctíneas parasitoides de aranhas construtoras de teias orbiculares (Araneidae e Tetragnathidae; Gonzaga et al. 2017). Essas vespas pertencem ao grupo de gêneros *Polysphincta* (Ichneumonidae) e incluem espécies dos gêneros *Polysphincta*, *Hymenoepimecis* e *Acrotaphus* (Gauld & Dubois 2006, Gonzaga et al. 2017). Em contrapartida, espécies do gênero *Zatypota* Forster, 1869 (Ichneumonidae) atacam principalmente aranhas da família Theridiidae, que constroem teias tridimensionais (Gonzaga et al. 2017). A descrição de novas interações entre aranhas e vespas parasitoides em diferentes regiões geográficas tem sido particularmente importante para a compreensão da filogenia destes grupos (Matsumoto 2016).

A maioria das aranhas coloca seus ovos em estruturas complexas chamadas ovissacos (Turnbull 1973), utilizadas particularmente para proteger os ovos ou filhotes contra estresse térmico (Schaefer 1976; Hieber 1985), parasitas e predadores (Austin 1985; Hieber & Uetz, 1990; Hieber 1992; Foelix, 2010). No entanto, essa barreira de proteção pode ser quebrada, tornando os ovos das aranhas expostos aos ataques de inimigos naturais (Austin, 1985; Auten, 1925). Vespas ichneumonídeas Pimplinae (e.g., *Gelis*, *Hemiteles*, *Tromatobia*, *Zaglyptus*), Scelionidae e Chalcidoidea, além de Diptera e Mantispidae, podem atuar como predadores ou parasitoides de ovos (Austin 1984, 1985). Os predadores podem consumir boa parte ou até mesmo toda a massa de ovos das aranhas para completar o desenvolvimento larval, já os parasitoides (e.g., Scelionidae e Encyrtidae, Askew 1971) utilizam um único ovo para completar seu desenvolvimento dentro do ovissaco (Austin, 1985). As larvas desses

parasitoides se desenvolvem dentro do ovo e por isso são classificados como endoparasitoides. Depois de consumir o ovo e empuparem, os adultos emergem do ovissaco ao mesmo tempo que as aranhas spiderlings (Austin 1984, Valerio 1971).

Vespas polifíctneas apresentam duas habilidades particulares que tem atraído a atenção de ecólogos e biólogos evolucionistas. A primeira dessas habilidades trata-se da imobilização dos hospedeiros que ocorre quando a vespa injeta um veneno anestésico na aranha, minimizando os riscos para o parasitoide durante o ataque e a oviposição (Kloss et al. 2017). Quando o efeito do veneno paralisante cessa, as aranhas parasitadas continuam uma vida normal, assim como as não parasitadas, enquanto isso o parasitoide em estado imaturo continua seu desenvolvimento normalmente. Quando atinge o terceiro e último instar, a larva apresenta a habilidade de alterar o comportamento de construção da teia de seus hospedeiros causando a morte da aranha, e logo após consome sua hemolinfa descartando o que restou do hospedeiro morto e em seguida construindo o casulo (Eberhard 2000 a, b, Gonzaga et al. 2010). A indução da construção de teias como estruturas modificadas, geralmente mais resistentes do que a teia normal, confere proteção ao casulo e reduz os riscos associados à interceptação de presas pela teia (Eberhard 2000 a, 2001, Matsumoto & Konishi 2007). Estudos anteriores sobre a manipulação comportamental dos hospedeiros induzida por vespas parasitoides, também trazem registros sobre a alteração de comportamento do hospedeiro também na mudança de um habitat para outro, o aumento da taxa de consumo de alimentos, o cuidado a prole do parasitoide pelo hospedeiro (Wickler 1976, Godfray 1994, McLachlan 1999, Eberhard 2000 a, Groaman et al. 2008, Matsumoto 2009, Sobczak et al. 2009, Gonzaga et al. 2010, Korenko & Pekár 2011).

A primeira descrição detalhada de manipulação comportamental de aranha construtora de teia orbicular induzida pela larva de uma vespa parasitoide foi feita por Eberhard (2000 a, 2000 b, 2001). Ele relatou que, antes de matar a aranha hospedeira, a larva da vespa *Hymenoepimecis argyraphaga* Gauld, 2000 (Ichneumonidae) manipula o comportamento da

aranha *Leucauge argyra* Walckenaer, 1841 (Tetragnathidae) induzindo-a a construir uma teia modificada, servindo de suporte e proteção para o casulo da vespa (Eberhard 2000 a, 2000 b, 2001). Esse padrão de comportamento de construção de uma estrutura modificada sugere que os efeitos causados na aranha hospedeira podem depender da concentração dessa substância liberada durante o desenvolvimento da larva, que é transferida de forma gradual e degradada podendo ser desativada caso a larva seja removida do hospedeiro (Eberhard 2000 a, b, Gonzaga et al. 2010).

Eberhard (2000 a, b) acreditava que a manipulação comportamental poderia ser induzida quimicamente por meio da liberação de uma substância psicotrópica injetada pela larva do himenóptero na aranha durante seu desenvolvimento. Entretanto, estudos recentes demonstraram que o mecanismo responsável pela alteração de comportamento envolve a liberação substâncias ecdisteroides (precursores químicos do hormônio de muda), o que induz as aranhas a construírem teias semelhantes às teias construídas durante a pré-ecdise (Kloss et al. 2017, Eberhard & Gonzaga 2019). Eberhard (2010) também apresentou novos casos de modificação comportamental na construção de teia em aranhas tecelãs de teias tridimensionais, que construíam teias de maneira não estereotipada, sugerindo que a larva provavelmente manipula a aranha em níveis mais elevados. Apesar da grande diversidade do grupo, e dos primeiros registros comportamentais serem antigos e da existência de complexas interações parasita-hospedeiro, como a manipulação comportamental (Eberhard 2001), novas interações do grupo com aranhas da família Theridiidae vêm sendo registradas atualmente em regiões neotropicais.

Mesmo quando as comunidades parecem mais estáveis, atributos como densidade, natalidade, estrutura etária são componentes importantes das populações que estão sempre em fluxo, uma vez que as espécies se ajustam constantemente às estações, forças físicas e umas às outras (Vargas e Rodriguez 2008). O estudo das mudanças no número relativo de organismos

em populações e dos fatores que explicam essas mudanças é chamado de dinâmica populacional (Vargas e Rodriguez 2008). Dessa forma, estudos de história natural trazem informações importantes e examinam aspectos de variações na densidade, proporção sexual tamanho dos indivíduos e tipos de recursos explorados e como esses fatores se associam às variações ambientais moldando o ciclo desses indivíduos e fornecendo informações necessárias que ajudam a entender a diversidade de comportamentos e a dinâmica das interações entre as aranhas e seus inimigos naturais (Kohler 2002).

Além disso, diversos estudos indicam que fatores climáticos, estrutura de habitat e predação têm uma maior influência na estabilidade das populações. Em algumas espécies de aves, por exemplo, as mudanças no clima podem ter efeitos no sucesso reprodutivo e na sobrevivência dos adultos (Wolf et al. 2009; Sandvik et al. 2012). Turnbull (1966) e Wise (1993) sugeriram que em aranhas, a disponibilidade e diversidade de presas foram descritas como fatores críticos que impulsionam a flutuação populacional, apresentando forte influência no sucesso reprodutivo (Riechert & Gillespie 1986). No entanto, em aranhas errantes, os fatores ambientais demonstraram ter uma influência maior na abundância de indivíduos do que a disponibilidade de presas (Conley 1985; Rana et al. 2016; Villanueva-Bonilla e Vasconcellos-Neto 2016). Por exemplo, variáveis climáticas também podem afetar o ciclo de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (Vlijm & Kessler-Geschiere 1967) alterando o período reprodutivo (Rossa-Feres et al. 2000) e as atividades de forrageio diurno e noturno (Crouch & Lubin 2000). Além disso, a estrutura do habitat também desempenha um papel importante na regulação das populações (Romero e Vasconcellos-Neto, 2005 a). Em regiões temperadas, por exemplo, diversos estudos documentaram uma relação positiva entre a disponibilidade de presas e a abundância da população de aranhas (por exemplo, Turnbull 1964; Olive 1981; Halaj et al. 1998; Horváth et al. 2005). Para regiões tropicais, Romero & Vasconcellos-Neto (2003)

sugeriram que além das variáveis climáticas, a disponibilidade de presas também influencia a densidade populacional de aranhas.

A família Theridiidae Sundevall 1833 é a principal família de aranhas construtoras de teias espaciais tridimensionais (Dias et al., 2009; Cardoso et al., 2011) e a quarta maior família de aranhas em número de espécies (~ 2537 descritas até o momento; World Spider Catalog 2022). As aranhas dessa família (aranhas teridídeas) ocorrem nos ambientes dos mais diversificados onde trabalham na construção de teias irregulares e abrigos de proteção, geralmente em folhas verdes ou secas, detritos e restos de presas. São aranhas geralmente muito pequenas, normalmente não ultrapassando 15 mm de comprimento, pertencendo ao grupo das aranhas escribeladas e entelegíneas, dotadas de oito olhos e pernas sem espinhos. Um dos caracteres diagnósticos da família é a presença de um pente de cerdas no tarso da perna quatro.

A Mata Atlântica brasileira abriga alta diversidade de espécies de aranhas teridídeas (Fig. 1), as quais constroem suas teias e abrigos em diferentes habitats, usualmente associadas à vegetação. Enquanto algumas espécies ocorrem em vegetação arbustiva, utilizando folhas enroladas na vegetação para construção do refúgio, outras são encontradas próximas a serrapilheira ou até mesmo presas a troncos de árvores, camufladas em detritos. As aranhas do presente estudo constroem refúgios utilizando folhas e detritos que normalmente estão envoltas por camadas de seda. Apesar dos esforços para evitar inimigos naturais, os registros de ataques por predadores/parasitoides continuam crescendo, principalmente nos períodos mais quentes e chuvosos. A presente dissertação teve como objetivo principal o estudo da ecologia das interações entre vespas e aranhas utilizando-se por meio da (1) descrição de novas interações entre aranhas teridídeas e vespas que atuam como inimigos naturais (ectoparasitoides cenobiontes, endoparasitoides de ovos e predadoras de ovos), (2) estudo da seleção de aranhas hospedeiras por vespas parasitoides e (3) investigação sobre o comportamento e estudos populacionais de uma aranha teridídeas que apresenta cuidado materno estendido.



Figura 1. Algumas espécies de aranhas da família Theridiidae encontradas na Serra do Japi – Jundiá (SP).

Objetivos gerais e específicos

Este projeto teve como objetivo investigar as interações que podem ocorrer entre aranhas teridiídeas e vespas parasitoides e predadoras na Floresta Atlântica do sudeste brasileiro a partir de uma abordagem de história natural, comportamental e ecológica. A dissertação está dividida em três seções, cujos objetivos específicos são apresentados a seguir:

Seção I. Este estudo teve como objetivo descrever novas interações entre aranhas da família Theridiidae e vespas ectoparasitoides cenobiontes, endoparasitoides e predadores. Além disso, realizamos registros de história natural e adicionamos dados sobre a biologia (desenvolvimento do parasitoide sobre as aranhas hospedeiras) de cada interação encontrada.

Seção II. Nosso objetivo neste segundo estudo foi investigar se vespas parasitoides escolhem seus hospedeiros através do tamanho em uma espécie de aranha arborícola da Serra do Japi, além de registrar e descrever o comportamento incomum em que uma aranha recém-emergida do ovissaco sobe sobre o abdome da mãe e ataca a larva do parasitoide, tentando removê-la.

Seção III. Nesta última seção o objetivo foi descrever a flutuação populacional e a fenologia de *Chryso compressa* Keyserling, 1884 na Serra do Japi, bem como avaliar a presença de vespas predadoras de ovos e correlacionar os dados fenológicos com a presença de vespas icneumonídeas predadoras de ovos na Serra do Japi. Além disso, entender como esses inimigos naturais podem afetar a população de *C. compressa*.

SEÇÃO I: Descrição de novas interações envolvendo vespas polinsfictíneas e aranhas da família Theridiidae na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo – Brasil.

RESUMO

Vespas da subfamília Pimplinae usam aranhas como recurso alimentar durante o estágio larval. Dentro desse grupo, diferentes espécies podem atuar como ectoparasitoides cenobiontes, endoparasitoides ou predadores de ovos de aranhas pertencentes a diversas famílias. Embora a descrição de novas interações seja cada vez mais frequente, especialmente na região Neotropical, a biologia da maioria das interações entre vespas e aranhas que ocorrem na natureza ainda é desconhecida. O objetivo desse estudo foi descrever tais interações em um remanente de Mata Atlântica do sudeste brasileiro, particularmente das vespas que atuam como inimigos naturais de aranhas Theridiidae, construtoras de teias tridimensionais. Realizamos busca visual por aranhas e ovissacos na vegetação arbustiva e arbórea da Serra do Japi, Jundiaí (SP) e registros fotográficos em laboratório para obtenção de dados sobre a biologia das interações. Encontramos cinco novas interações envolvendo aranhas teridídeas dos gêneros *Cryptachaea* e *Theridion* cujos indivíduos adultos ou ovos são atacados por vespas parasitoides dos gêneros *Zatypota*, *Flacopimpla*, e predadora do gênero *Tromatobia* (Ichneumonidae). Além disso, a espécie *Theridion calcynathun* apresentava um ovissaco contendo vespas endoparasitoides do gênero *Baeus* (Scelionidae). Todas as interações foram registradas principalmente durante o período quente e chuvoso, o que provavelmente aumenta a disponibilidade de alimento e conseqüentemente aumenta também as frequências de parasitismo e predação. No presente estudo, apresentamos novas interações, onde provavelmente tanto as vespas, bem como espécies da aranha *Cryptachaea* são espécies novas, além disso, acompanhamos o desenvolvimento dos parasitoides sobre os hospedeiros, e apesar de não haver informações sobre manipulação comportamental, em duas das novas interações, as aranhas construíram teias aéreas que possibilitou que a larva ficasse suspensa e completasse seu desenvolvimento.

INTRODUÇÃO

Vespas representam um dos principais grupos de invertebrados que atuam como inimigos naturais de aranhas (Gonzaga et al. 2017). Diversas famílias de vespas incluem espécies parasitoides ou predadoras, (e.g., Diapriidae, Encyrtidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ichneumonidae, Pompilidae, Pteromalidae, Scelionidae, Signiphoridae, Sphecidae), que apresentam o hábito de utilizar os ovos ou as próprias aranhas como alimento (Gauld & Dubois 2006). Algumas espécies de vespas icneumonídeas parasitoides passam parte de sua vida utilizando o hospedeiro como recurso alimentar, vivendo nesses organismos enquanto completam seu desenvolvimento (Quicke 1997, Gonzaga et al. 2007). A maioria desses insetos, mata seus hospedeiros no fim do estágio larval, enquanto os adultos consomem outros recursos, como flores e néctar (Gonzaga et al. 2007). Vespas parasitoides que pertencem a subfamília Pimplinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) compreende cerca de 1500 espécies de insetos holometábolos, a maioria atuando como ectoparasitoides de aranhas adultas ou subadultas ou endoparasitoides de ovos de aranhas (Dubois et al. 2002; Gauld & Dubois 2006). Entre os insetos associados diretamente com os ovissacos de aranhas, a maioria das espécies atua como predadores de ovos, enquanto poucas são endoparasitoides verdadeiros (Austin 1985). Masner (1976), mostrou que espécies dos gêneros *Apobaeus*, *Baeus*, *Idris* e *Odontacolus*, pertencentes à tribo *Baeni* (Scelionidae), se comportam estritamente como endoparasitoides de ovissacos de aranhas.

Há diversos estudos relacionado a evolução dos grupos de parasitoides (Gauld 2000, Gauld & Dubois 2006) e história natural das espécies envolvidas (Gonzaga & Sobczak 2007, Matsumoto & Konishi 2007, Weng & Barrantes 2007, Matsumoto 2009, Sobczak et al. 2009, Takasuka et al. 2009, Gonzaga et al. 2010, Gonzaga & Sobczak 2011, Takasuka & Matsumoto 2011). Cada espécie de vespa parasitoide geralmente ataca uma ou algumas espécies de aranhas relacionadas, limitando-se a poucos grupos de hospedeiros, dependendo do hábitat utilizado,

do tamanho do hospedeiro e características morfológicas das aranhas disponíveis no ambiente (Gauld et al. 1998, Hanson & Gauld 2006, Gonzaga et al. 2007). Na região Neotropical, por exemplo, os principais parasitoides de aranhas construtoras de teias orbiculares (Araneidae e Tetragnathidae) são vespas icneumonídeas que pertencem aos gêneros *Polysphincta*, *Hymenoepimecis* e *Acrotaphus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) (Gonzaga et al. 2017). Por outro lado, espécies do gênero *Zatypota* (Ichneumonidae) são especializadas em atacar aranhas da família Theridiidae, que constroem teias tridimensionais (Gonzaga et al. 2017). A descrição de novas interações em diferentes regiões geográficas tem sido extremamente importante para a compreensão da filogenia de diversos grupos de parasitoides (Matsumoto 2016).

As vespas parasitoides utilizam diversas estratégias para imobilizar e manipular o comportamento de seus hospedeiros. Gonzaga & Sobczak (2007), por exemplo, demonstraram que fêmeas de *Hymenoepimecis veranii* Loffredo & Pentead-Dias, 2009 inserem o seu ovipositor na boca e provavelmente atinge o sistema nervoso da aranha hospedeira. Em seguida, inspecionam o abdome da aranha procurando por um local adequado para colocar o ovo, além de verificar se há a presença de ovos de outras vespas parasitoides. Já a manipulação de comportamento do hospedeiro ocorre antes de os parasitoides empuparem e geralmente protegem o casulo de fatores externos (Eberhard 2000 a, b, Gonzaga & Sobczak 2007, Gonzaga et al. 2010).

Embora exista a hipótese de que a construção de teias tridimensionais seja resultado da pressão adaptativa exercida por vespas (Blackledge et al. 2003), sabe-se que diversas aranhas construtoras de teias tridimensionais (e.g., Theridiidae) são atacadas por vespas. O primeiro caso de manipulação comportamental envolvendo aranhas teridídeas e vespas parasitoides foi descrito por Weng & Barrantes (2007), quando observaram que fêmeas da espécie *Theridion evexum* Keyserling, 1884 parasitadas por *Zatypota* sp. reforçam a proteção ao casulo acrescentando fios de seda adicionais aumentando assim a proteção do casulo contra

precipitações. Logo após, Eberhard (2010) descreveu um novo tipo de manipulação comportamental envolvendo o gênero *Zatypota* e duas espécies de aranhas do gênero *Anelosimus* Simon, 1891. Ele observou 17 teias das espécies *A. octavius* Agnarsson, 2006 e *A. studiosus* Hentz, 1850 apresentavam casulos de *Z. solanoi* Gauld, 1991. Os casulos que estavam na maioria das teias eram semelhantes, apresentando uma densa mancha de linhas horizontais no centro do emaranhado com disposição radial, uma área aberta abaixo da mancha central e uma extensão da folha externa envolvendo toda a teia. Além disso, Eberhard (2010) também notou que o comportamento de construção de teias modificadas, que geralmente são mais resistentes do que a teia normal, confere proteção ao casulo e reduz os riscos associados à intercepção de presas pela teia (Eberhard 2000 a, 2001, Matsumoto & Konishi 2007).

Nosso objetivo foi descrever novas interações entre vespas e aranhas teridídeas na Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Esperamos vespas ectoparasitoides cenobiontes ataquem aranhas em estágios mais avançados de desenvolvimento (juvenis a adultos), enquanto o ataque de endoparasitoides e predadores ocorra nos ovos. Esperamos também que a frequência de parasitismo seja alta nos períodos mais quentes e chuvosos do ano, quando há alta disponibilidade de alimento (insetos) e, conseqüentemente, maior densidade de aranhas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Desenvolvemos o estudo em uma área de proteção ambiental localizada na Serra do Japi, no município de Jundiaí (São Paulo) - Brasil (Fig. 1). A área apresenta clima sazonal, invernos frios e secos entre junho e setembro, e com verões quentes e chuvosos entre dezembro e março e as temperaturas médias mensais variam de 13.5 °C em julho a 20.3 °C em janeiro (Pinto 1992). A Serra do Japi apresenta gradiente altitudinal que variam entre 700 e 1300 m e

contém diferentes fitofisionomias, com predominância de floresta mesófila semi-decidual (Leitão-Filho 1992). A Serra do Japi é uma das maiores florestas contínuas do estado de São Paulo, bem como um dos poucos remanescentes de Mata Atlântica brasileira, sendo considerada uma área prioritária de conservação. Realizamos nosso estudo em altitudes intermediárias da Serra (~ 1000 m), onde é encontrada alta densidade populacional de aranhas teridídeas tanto na vegetação arbustiva e herbácea presentes da borda de estradas de terra, quanto em troncos de árvores no interior da floresta (Santiago obs. pess.).

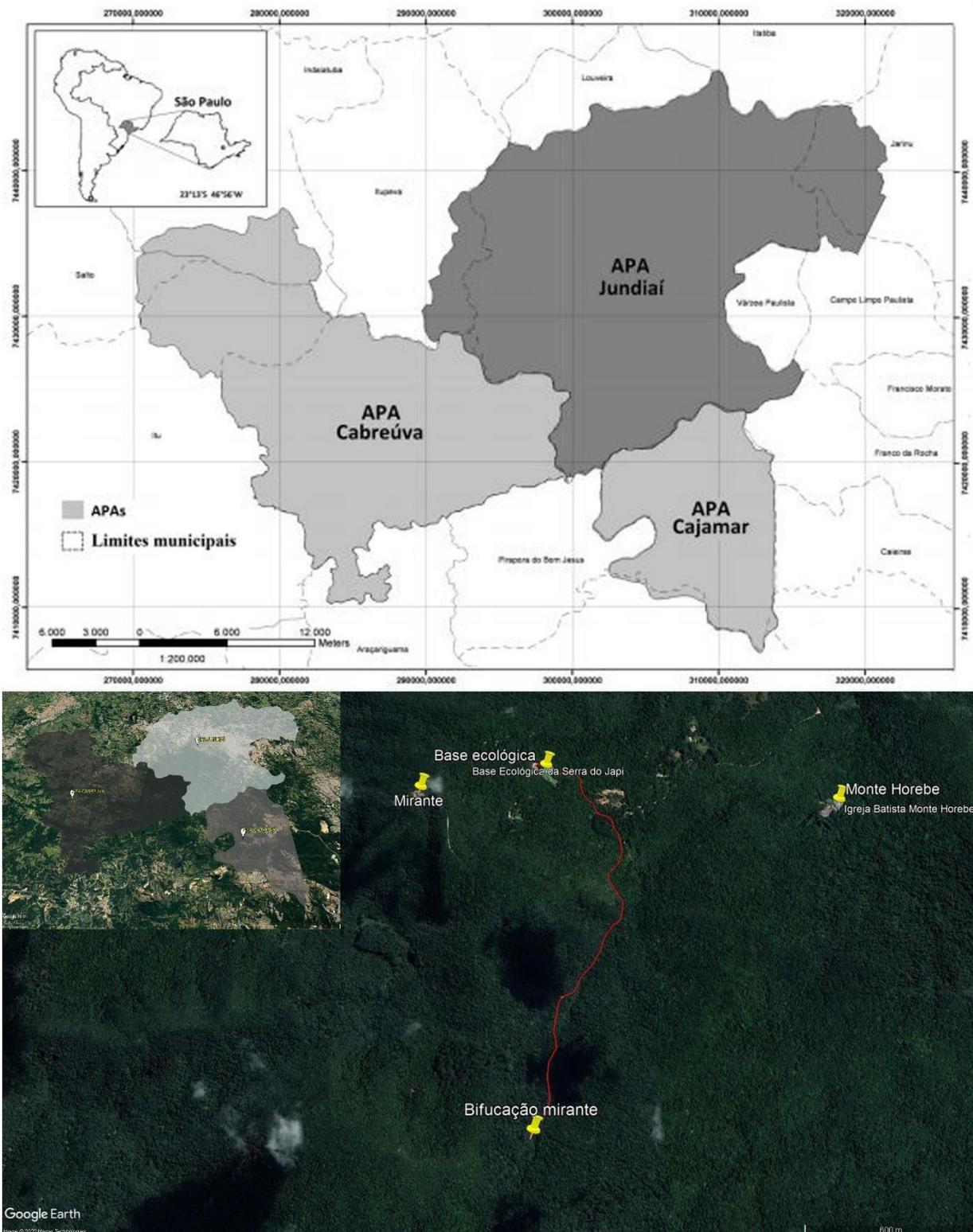


Fig 1. A) Localização da Serra do Japi no Estado de São Paulo e a área limite das Áreas de Proteção Ambiental (Jundiá, Cajamar e Cabreúva), com destaque para a APA de Jundiá, onde foi realizado o estudo. Modificado de: Atlas das Unidades de Conservação Ambiental do Estado

de São Paulo/SP – CPLA (2000). **B)** Marcação da trilha onde foi realizado o estudo durante o período de dois anos.

Coleta de dados

Realizamos mensalmente buscas visuais por aranhas teridídeas parasitadas em duas áreas próximas à Base Ecológica da Serra do Japi. Em uma das áreas, onde há predominância de vegetação arbustiva e herbácea (Fig. 2 A), procuramos por aranhas ao longo de 3 km nas bordas de trilhas e estradas. Já na segunda área, localizada a cerca de 2 km da Base Ecológica e conhecida como Monte Horebe, ocorrem jabuticabeiras *Plinia cauliflora* Kausel, 1956 (Fig. 2B), espécie vegetal conhecida por ser habitat de diversas espécies de aranhas teridídeas (Villanueva-Bonilla et al. 2021). Realizamos a busca visual durante o período diurno, quando as aranhas se encontram em repouso dentro de refúgios construídos com folhas secas caídas ou presas no tronco das árvores. Para cada refúgio encontrado, abrimos a folha para avaliar a presença de aranhas contendo larvas de parasitoides e ovissacos que possivelmente pudessem conter parasitoides ou predadores de ovos. Coletamos as aranhas parasitadas e os ovissacos e as mantivemos em laboratório dentro de potes contendo água e algodão embebido em uma solução proteica. Utilizamos a câmera DSLR modelo EOS Canon T3 acoplada a uma objetiva macro com distância focal de 100 mm para registrar as aranhas parasitadas em laboratório. Desta forma, fotografamos diariamente as aranhas coletadas para obter registros sobre o tempo de desenvolvimento dos parasitoides sobre seus hospedeiros, bem como detalhes dos casulos e dos parasitoides adultos. Fixamos as vespas adultas em *ependorfs* contendo álcool 70% e as enviamos para o taxonomista Diego Galvão de Pádua (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA) a fim de obter as identificações em nível mais específico possível. Além disso, enviamos as aranhas hospedeiras para identificação pelo taxonomista Adalberto José dos Santos (Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG).

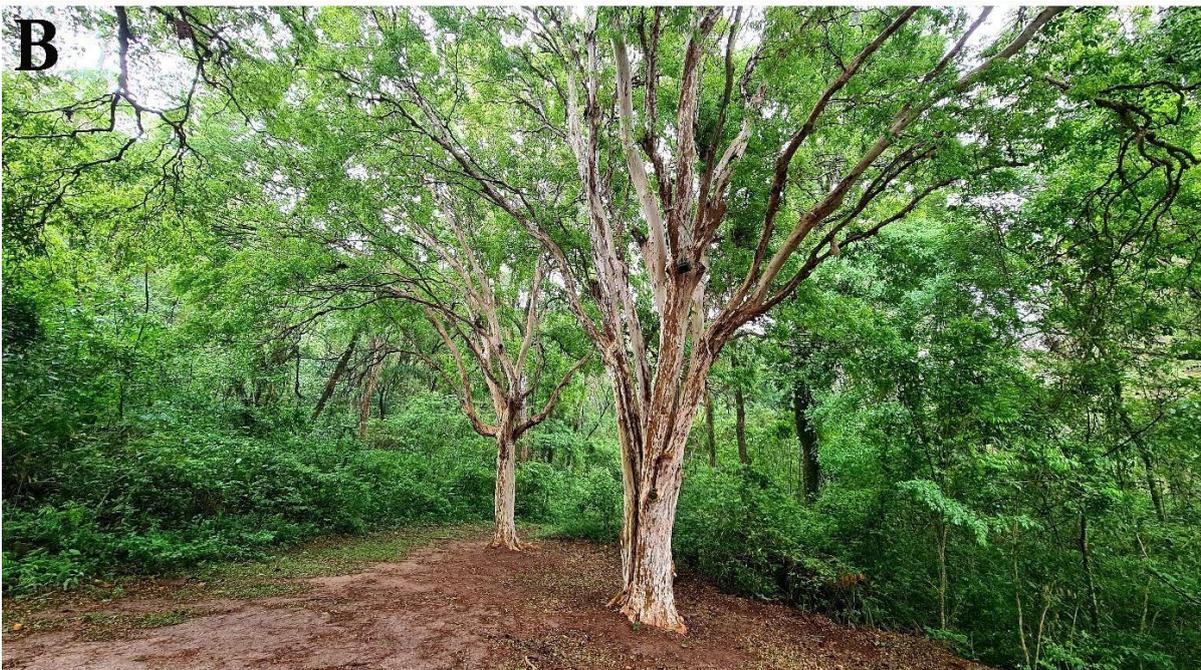


Figura 2. A) Área de estudo próximo a Base Ecológica com vegetação arbustiva. B) Segunda área de estudo, cerca de 2 km da Base Ecológica (Monte Horebe)

RESULTADOS

Encontramos um total de cinco interações aranha-vespa, três delas envolvendo aranhas teridídeas *Cryptachaea* e *Theridion* parasitadas por vespas ectoparasitoides cenobiontes dos gêneros *Zatypota* e *Flacopimpla* (Ichneumonidae), uma envolvendo a vespa predadora de ovos *Tromatobia* sp. (Ichneumonidae) e outra envolvendo vespas parasitoides de ovos do gênero *Baeus* (Scelionidae). Foram um total de quatro aranhas encontradas na vegetação em algum tipo de interação com as vespas. Três dessas aranhas, apresentavam larvas de ectoparasitoides em seu abdomen, entre essas três a aranha *Theridion calcynathum* continha um ovissaco que apresentava indivíduos endoparasitoides e outra aranha da espécie *Theridion bisignatum* continha um ovissaco com resquícios de predação. As aranhas *Cryptachaea*, assim como os três gêneros de vespas parasitoides, são grupos que ainda necessitam de revisões taxonômicas e, desta forma, não obtivemos suas identificações em nível de espécie.

Interação entre a aranha *Theridion calcynatum* Holmberg, 1876 e as vespas *Zatypota* sp. e *Baeus* sp.

Observamos indivíduos da aranha *Theridion calcynatum* Holmberg, 1876 (Theridiidae) na vegetação arbustiva presente nas trilhas da floresta. As aranhas vivem dentro de refúgios construídos a partir de duas folhas verdes unidas com fios de seda, sob o qual a aranha repousa em contato com as superfícies abaxiais das folhas. O refúgio é utilizado pelas aranhas como estrutura protetiva provavelmente contra predadores visualmente orientados e chuva, bem como sítio de reprodução. Encontramos duas fêmeas adultas, uma em julho e outra em setembro de 2021, contendo larvas de ectoparasitoides cenobiontes do gênero *Zatypota* em seus abdômes. Entretanto, o parasitoide encontrado em setembro morreu sobre o abdome da aranha. A larva de *Zatypota* sp. que completou seu desenvolvimento estava aderida à região postero-dorsal do abdome da aranha e se encontrava em primeiro ínstar (Fig. 3 A). Após cinco dias, a larva atingiu

o segundo ínstar (Fig. 3 B) e, dois dias depois, o terceiro e último estágio de desenvolvimento larval (Fig. 3 C). Antes do parasitoide matar seu hospedeiro e consumir a hemolinfa e os tecidos (Fig. 3 D), a aranha construiu uma teia tridimensional com um adensamento de fios ao redor da larva do parasitoide. A larva se manteve suspensa na teia, com alguns fios conectados aos tubérculos presentes na região dorsal do corpo da larva, mantendo-a fixa à teia. Após descartar os restos corpóreos da aranha, a larva iniciou a construção do casulo às 14:30 horas, processo que durou aproximadamente cinco horas. Nove dias depois, uma fêmea adulta de *Zatypota* sp. emergiu do casulo (Fig. 3 E).

Coletamos um ovissaco de coloração branca e formato arredondado junto com a aranha parasitada o qual o parasitoide concluiu o ciclo de desenvolvimento. Enquanto a larva de *Zatypota* estava em seu terceiro instar, observamos alteração na coloração do ovissaco da aranha, de branco para amarelo claro com pequenos pontos pretos entre a trama de fios (Fig 3. C). Dezoito dias após a obtenção da vespa adulta de *Zatypota* sp., emergiram do ovissaco os filhotes de *T. calcynathum* Holmberg, 1876, bem como 30 fêmeas adultas da vespa parasitoide de ovos *Baeus* sp. (Fig. 3 F).

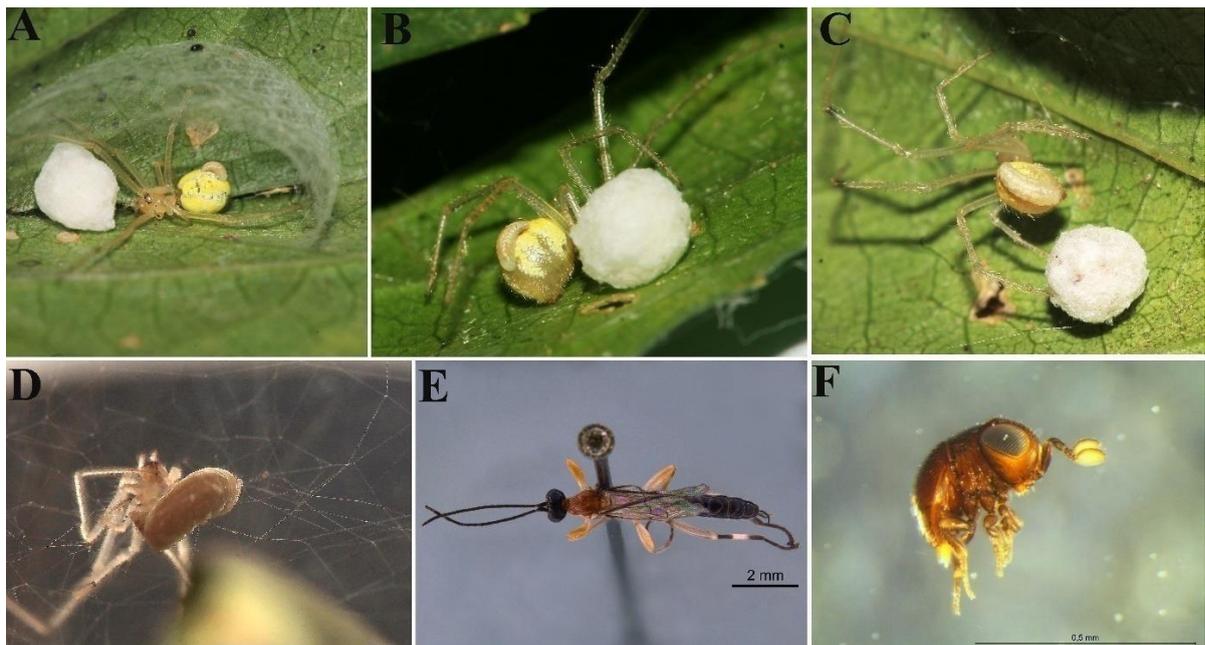


Fig. 3. **A)** *T. calcynathum* parasitada por *Zatypota* sp. **B)** Larva de *Zatypota* sp. em segundo ínstar. **C)** Larva de *Zatypota* sp. em terceiro ínstar e ovissaco de *T. calcynathum* parasitada por *Baeus* sp. **D)** Larva de *Zatypota* sp. se alimentando e *T. calcynathum* e teia modificada. **E)** Fêmea adulta de *Zatypota* sp. **F)** Fêmea adulta de *Baeus* sp. encontrada no ovissaco de *T. calcynathum*. Fotos: Brenda Santiago, Yuri Messas e Diego Galvão

Interação entre a aranha *Cryptachaea* sp. e a vespa *Zatypota* sp.

Encontramos uma fêmea adulta de *Cryptachaea* sp. na região do Monte Horebe, dentro de um refúgio localizado entre as cascas de um tronco de jabuticabeira. A aranha estava parasitada por uma larva de terceiro instar de *Zatypota* sp. (Fig. 4 A), a qual já continha os tubérculos na região dorsal e encontrava-se aderida à região dorsolateral do abdome da aranha. Após três dias, a aranha iniciou a construção de uma teia tridimensional composta por um emaranhado de fios aparentemente mais densa que a teia construída pelas aranhas não parasitadas. A teia construída pela aranha continha um adensamento de fios ao redor da larva do parasitoide, semelhante a teia construída pela aranha da interação acima. Alguns fios se conectavam aos tubérculos na região dorsal da larva, mantendo-a suspensa na teia. Logo após matar a aranha, a larva consumiu sua hemolinfa e tecidos e descartou o corpo (Fig. 4 B, C). Em seguida, a larva iniciou a construção do casulo, que se manteve conectado por alguns fios da teia modificada que se prendiam ao redor do casulo. O processo de construção do casulo teve início às 20:05 horas e se estendeu por cerca de 12 horas (Fig. 4 D). Nove dias após a construção do casulo, observamos a presença do mecônio durante o período diurno e uma fêmea adulta de *Zatypota* sp. (Fig. 4 E) emergiu do casulo no período noturno.

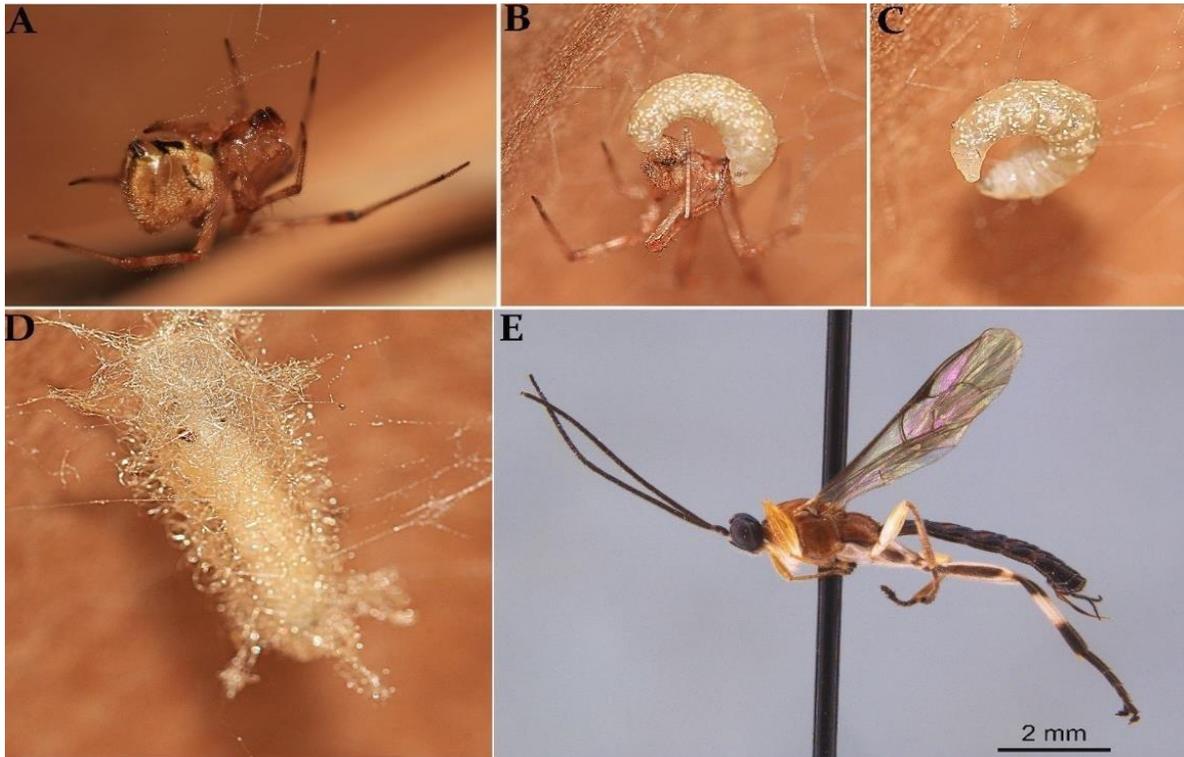


Fig. 4. A) *Cryptachaea* sp. parasitada por *Zatypota* sp. B) Larva de *Zatypota* sp. alimentando da aranha. C) Larva de *Zatypota* sp. fixada na teia modificada. D) Casulo de *Zatypota* sp. E) Fêmea adulta de *Zatypota* sp. Fotos: Brenda Santiago e Diego Galvão.

Interação entre a aranha *Cryptachaea* sp. e a vespa *Flacopimpla* sp.

Encontramos um macho subadulto de *Cryptachaea* sp. dentro de uma folha seca envolta por fios de seda e fixada na casca lisa de um tronco de árvore localizada na região do Monte Horebe. A aranha continha uma larva de *Flacopimpla* sp. em 2º ínstar aderida à região anterodorsal do abdome (Fig. 5 A). Após cinco dias, a larva atingiu o terceiro estágio larval e, ao contrário das outras interações da seção I, que as aranhas construíram uma teia tridimensional, onde a larva do parasitoide ficou suspensa, nesta interação, no entanto, não houve a construção de uma teia aérea. A aranha hospedeira se manteve escondida em uma pequena dobra no ápice da folha e alguns fios conectavam as duas extremidades da folha, formando uma espécie de refúgio, onde a larva de manteve concentrada até matar a aranha e iniciar a construção do casulo. Após quatro dias, a larva matou a aranha, descartando o

corpo do hospedeiro e construiu o casulo que se conectava à folha através de um adensamento de fios na superfície e nas extremidades da folha. O procedimento de construção do casulo teve início às 7 horas e levou um dia inteiro (Fig. 5 B). O casulo de *Flacopimpla* sp. possui coloração esbranquiçada, apresenta formato alongado com uma trama de fios pouco densa que permite a visualização do parasitoide que está dentro do casulo. Nove dias depois, um macho adulto de *Flacopimpla* sp. emergiu do casulo (Fig. 5 C, D).

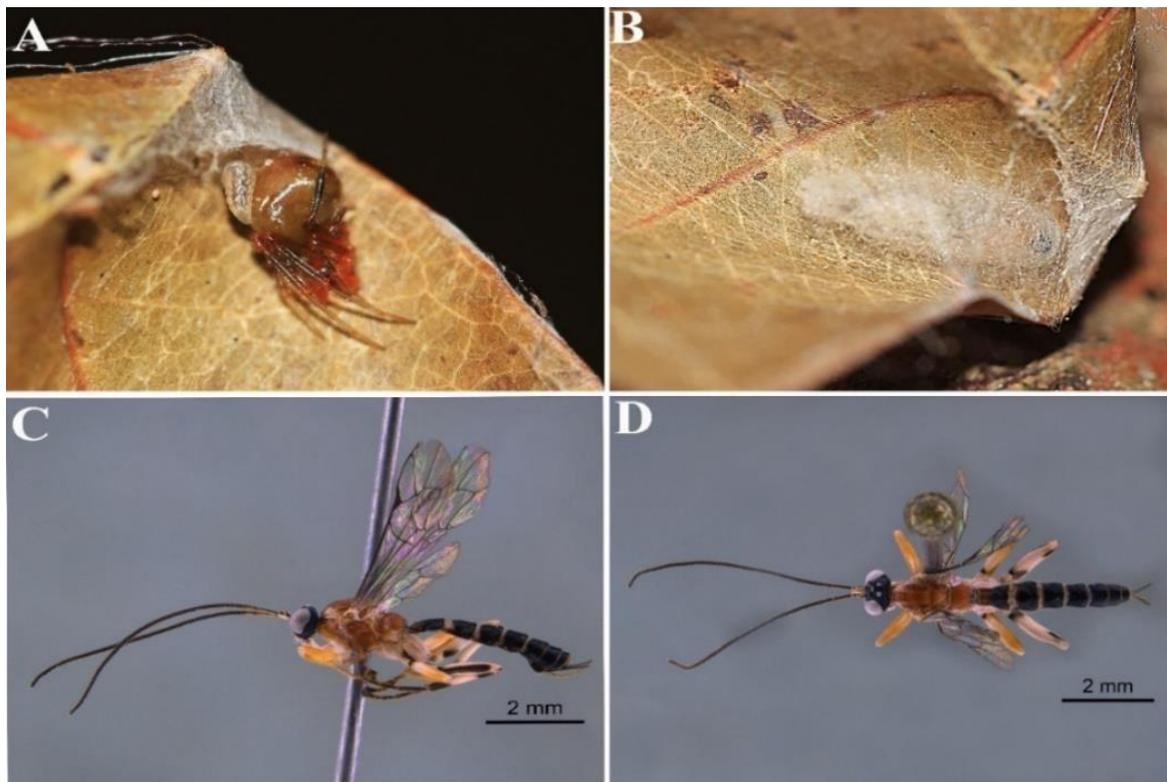


Fig. 5. A) *Cryptachaea* sp. parasitada por *Flacopimpla* sp. B) Casulo de *Flacopimpla* sp. aderido a folha. C) Visão lateral de fêmea adulta de *Flacopimpla* sp. D) Visão dorsal de fêmea adulta de *Flacopimpla* sp. Fotos: Brenda Santiago e Diego Galvão.

Interação entre a aranha *Theridion bisignatum* Mello-Leitão, 1945 e a vespa *Tromatobia* sp.

Encontramos uma fêmea adulta de *T. bisignatum* Mello-Leitão, 1945 com seu ovissaco dentro de um refúgio construído com duas folhas verdes conectadas, onde a aranha se mantinha escondida na região abaxial dessas folhas. Normalmente, os ovissacos do gênero *Theridion* apresentam formato arredondado e coloração esbranquiçada. No entanto, esta

aranha estava cuidando de um ovissaco completamente diferente, de coloração acinzentada, formato alongado definido por estruturas ovais internas aderidas umas nas outras, e resquícios dos fios de seda que formavam o ovissaco original (Fig. 6 A). A aranha aparentemente não distinguiu a diferença, pois apresentava claramente o comportamento de proteção do casulo (cuidado materno, Fig. 6 A). Retiramos a aranha e fixamos em álcool 70% onze dias após a coleta em campo e mantivemos apenas o casulo. Após 68 dias em laboratório sem que a vespa adulta emergisse, enviamos o ovissaco para um taxonomista, que cuidadosamente abriu o casulo, retirou a pupa morta, e identificou a vespa como pertencente ao gênero de vespas predadoras *Tromatobia* (Fig. 6 B). As larvas desse predador se alimentaram de toda a massa de ovos antes de construírem os casulos.

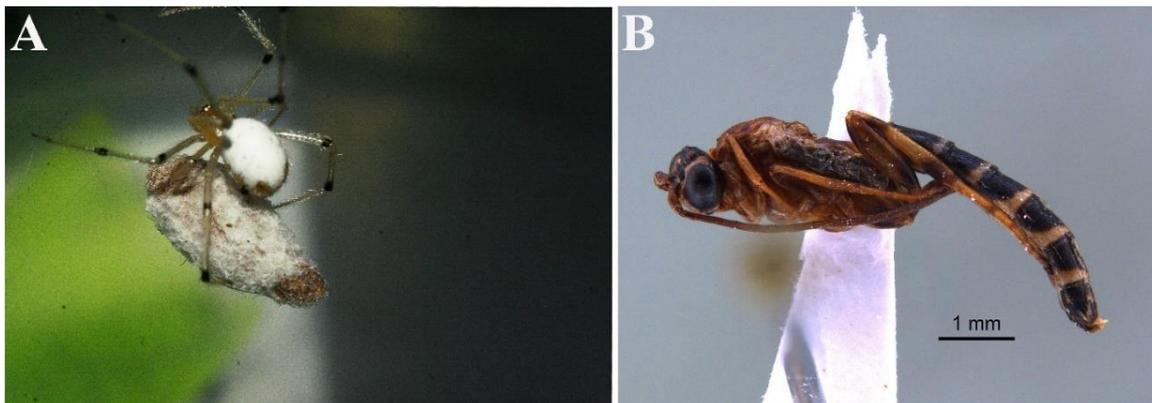


Fig. 6. A) *T. bisignatum* com casulo de *Tromatobia* sp. **B)** Pupa de *Tromatobia* sp. morta. Fotos: Brenda Santiago e Diego Galvão.

DISCUSSÃO

Nosso estudo adiciona à literatura cinco novas interações simpátricas envolvendo aranhas teridídeas e vespas que se utilizam de diferentes estratégias para o consumo de seus hospedeiros. Todas as aranhas foram encontradas em locais relativamente próximos uns aos outros, dentro de uma área cujas interações aranha-vespa têm sido extensivamente estudadas ao longo dos últimos 15 anos (ver Eberhard 2000 a, b, 2001, Weng & Barrantes 2007, Sobczak et al. 2009, Sobczak et al. 2012, Messas et al. 2014). Isso indica que o número de interações é

subamostrado e que mais esforços de coleta em diferentes biomas são necessários para auxiliar a compreensão da complexa rede de interações envolvendo aranhas e vespas que atuam como inimigas naturais. Além disso, com exceção das aranhas *Theridion*, todas as outras aranhas e vespas não puderam ser identificadas até o nível de espécie, pois pertencem a grupos com taxonomia ainda pouco estudada. Estudos taxonômicos sobre estes gêneros são altamente desejáveis, visto que é possível que parte das espécies ainda não seja descrita e as interações despertam interesse do ponto de vista ecológico e evolutivo.

O gênero *Theridion* Walckenaer, 1805 é composto atualmente por 585 espécies (World Spider Catalog 2022) e possui uma diversa distribuição, principalmente em regiões de zona temperada (Nielsen 1923, 1932 a, b, Bristowe 1958). Não se tem muitas informações na literatura sobre o hábitat do gênero, no entanto *T. calcynathum* Holmberg, 1876 e *T. bisignatum* Mello-Leitão, 1945 foram encontradas na vegetação arbustiva utilizando preferencialmente folhas verdes para a construção de seus refúgios. Em contrapartida, o gênero *Cryptachaea* possui atualmente 83 espécies descritas, sendo aproximadamente 57 descritas para trópicos (World Spider Catalog 2022). Observamos que os indivíduos de *Cryptachaea* sp. estavam aderidos a folhas secas presas aos troncos de árvores, porém ainda são escassas as informações sobre a biologia do gênero. Prado & Baptista (2021) encontraram diversas espécies de teridídeos, como *Cryptachaea digitus* Buckup & Marques, 2006 e *C. jequirituba* Levi, 1963, aderidas a folhas ou galhos na vegetação. Estas aranhas utilizam folhas dobradas como refúgio, um comportamento semelhante dos indivíduos encontrados na Serra do Japi. Além disso, eles também sugeriram que a diversidade de habitats para as espécies da família Theridiidae aumenta a exploração de diferentes espaços que ocorrem na mesma área. A escolha de habitat de *T. calcynathum*, *T. bisignatum* e *Cryptachaea* sp. para a construção de seus refúgios é provavelmente um mecanismo de defesa contra predação, servindo também como local onde algumas espécies cuidam da prole (ver Seção III). No entanto, a construção de refúgios também

gera consequências positivas para o parasitoide, que precisam das aranhas hospedeiras vivas para sobreviver. Além disso, as larvas dos parasitoides podem utilizar o próprio refúgio como local protetivo para a construção do casulo.

Aspectos do desenvolvimento e crescimento do hospedeiro parasitado também apresentam consequências importantes e diretas para o desenvolvimento das larvas do parasitoide (Fritz 1982). O parasitoide injeta substâncias como venenos e hormônios que têm a capacidade de regular o desenvolvimento, alterando a fisiologia do hospedeiro e assegurando que seu ciclo de vida não será interrompido (Vinson 1975). As larvas, por exemplo, podem liberar ecdisteroides que têm função direta na construção da teia modificada e manipulação de comportamento (Eberhard & Gonzaga 2019). Witt (1971) e Eberhard (2000 b, 2001) sugeriram que às teias modificadas de algumas espécies de aranhas parasitadas eram semelhantes às teias construídas durante a ecdise da aranha, e existe a hipótese que possivelmente os compostos manipuladores liberados pela larva são precursores dos hormônios da muda (Eberhard & Gonzaga 2019). *Theridion calcynathum* Holmberg, 1876 e *Cryptachaea* sp., parasitadas por *Zatypota* spp., construíram tramas de fios emaranhados aparentemente mais densas do que as teias usuais das espécies, estruturas que são utilizadas como teias para a sustentação da larva de terceiro ínstar (por meio dos tubérculos dorsais) e do casulo. No entanto, não testamos se houve alguma manipulação de comportamento na aranha por parte do parasitoide. Porém, Weng & Barrantes (2007) descreveram estrutura de teia de casulo semelhante em fêmeas de *Theridion evexum* Keyserling, 1884 parasitadas por *Zatypota* sp., as quais reforçam a teia com fios de seda adicionais, aumentando a proteção do casulo contra fatores abióticos. Ao contrário de *Theridion calcynathum* Holmberg, 1876, a aranha *Cryptachaea* sp. parasitada por *Facopimpla* sp. não construiu uma estrutura modificada. Isso pode acontecer pois a manipulação de comportamento não está somente relacionada à construção de estruturas para sustentar e proteger o casulo, mas pode incluir também mudanças de hábitat, consumo de alimento e cuidados com a prole do

parasitoide (Wickler 1976; Godfray 1994; McLachlan 1999; Eberhard 2000 a, b; Grosman et al. 2008; Matsumoto 2009; Sobczak et al. 2009). Korenko & Pékar (2011), por exemplo, ao estudar *Theridion varians* Hahn, 1833 parasitada por *Z. percontatoria* Muller, 1776, demonstraram que a estrutura construída pelo hospedeiro era semelhante a uma cúpula esférica fechada que se manteve ao redor do local de descanso da teia, local também onde o parasitoide se manteve durante o estágio de pupa. A manipulação de comportamento está ligada a proteção do casulo contra diversos fatores bióticos e abióticos. No entanto, outros comportamentos também podem ser gerados durante a manipulação por parte do indivíduo parasitoide.

Em *Cryptachaea* sp. e *Theridion calcynatum* Holmberg, 1876, parasitadas por *Zatypota* sp. e *Flacopimpla* sp., apresentam larvas em posições diferentes. Em *T. calcynatum* a larva estava localizada na região dorsal posterior do abdome da aranha, em *Cryptachaea* sp. parasitada por *Zatypota* sp., a larva estava localizada na região lateral do corpo da aranha, enquanto o indivíduo parasitado por *Flacopimpla* sp. estava na região dorsal anterior do corpo da aranha. Estudos que mencionam a posição a larva do parasitoide no abdome de aranhas hospedeiras já haviam sido descritos. Por exemplo, Kloss et al. (2016), observaram que *P. janzeni* Gauld, 1991, após inspecionar o corpo de *C. morretes* Levi, 1999, inseriu seu ovipositor no abdome da aranha, depositando o ovo na região anterior dorsal do corpo da aranha. Fincke et al. (1990) em um estudo realizado no Panamá, também demonstrou que *H. robertsae* Gauld, 1991, ao parasitar indivíduos da espécie *T. clavipes* Linnaeus, 1767, deposita os ovos na região lateral do abdome das aranhas. Essa escolha por um local adequado provavelmente está relacionada ao tamanho da aranha e com isso haverá consequências para a prole do parasitoide, caso a aranha hospedeira consiga retirar a larva do abdome.

Os casulos atuam como estruturas importantes para o desenvolvimento larval do parasitoide, por esse motivo quando a aranha é induzida a construir uma estrutura modificada é com o intuito de conferir proteção e suporte ao casulo da vespa contras fatores bióticos (e.g.,

inimigos naturais) e abióticos (e.g., vento e chuva). Os casulos podem apresentar diferentes tamanhos, cores ou formas, variando de acordo com a espécie de cada parasitoide. Os casulos observados neste estudo apresentam diversas diferenças, por exemplo, os casulos construídos pelas larvas de *Zatypota* sp., apresentam especificamente uma coloração amarelada e fios densos que formavam uma estrutura cilíndrica e que envolveu toda a larva do parasitoide. A larva utilizou os ganchos dos tubérculos da região dorsal para se fixar na teia modificada e realizou movimentos com a cabeça acrescentando fios de seda partindo da região posterior do corpo até a anterior. Características do casulo de *Zatypota* sp., foram semelhantes ao casulo apresentado no estudo realizado por Sobczak et al. (2019), na interação entre *Theridion* sp. e *Zatypota riverai* Gauld, 1991, no estado do Ceará. Na interação entre *Cryptachaea* sp. e *Flacompimpla* sp. o casulo apresentou coloração esbranquiçada com formato cilíndrico, com fios densos ao redor da larva do parasitoide. Essas características são semelhantes ao casulo registrado no estudo realizado por Sobczak et al. (2017), no casulo da vespa *Flacopimpla varelae* Gauld, 1991 na interação com *Achaeraneae tingo* Levi, 1963 registrada também na Serra do Japi, em Jundiá. Na interação entre *Theridion bisignatum* e o predador *Tromatobia* sp., o casulo apresentou coloração acinzentada e formato semicilíndrico. Observamos que, após consumir toda a massa de ovos de *T. bisignatum*, o predador construiu seu casulo, substituindo o saco de ovos da aranha que tem formato e cor diferente e, além disso, o casulo se manteve aos cuidados da aranha que estava a todo momento segurando casulo, soltando-o somente para se alimentar. Esse comportamento de proteção direta ao casulo também foi registrado na interação que ocorreu entre *Tromatobia* sp. e *Chryso compressa* (ver seção III). Nessa interação, os predadores consumiram toda a massa de ovos e construíram casulos posicionados um ao lado do outro, se mantendo sob os cuidados de *C. compressa*. Um registro semelhante foi feito por Sobczak et al. (2012), que encontraram indivíduos de *Tromatobia* sp. predando ovos de *Araneus omnicolor* Keyserling, 1893 na Serra do Japi. A suspensão do casulo reduz o

contato com o substrato, se tratando de um comportamento de defesa bastante utilizado entre os animais (Zitani & Shaw 2002). Para muitas espécies de aranhas, manter seus ovissacos suspensos é uma importante estratégia contra diversos predadores generalistas (Turnbull 1973). Em nosso estudo, a essa estratégia utilizada por *T. bisignatum* não foi eficiente contra o ataque de *Tromatobia* sp. Até onde vai nosso conhecimento, não há registros na literatura de aranhas exibindo algum tipo de cuidado materno com casulos de predadores, e recomendamos estudos futuros que testem a hipótese de que o casulo de *Tromatobia* sp. apresenta algum tipo de camuflagem (e.g., química e tátil) que mantenha a aranha com esse comportamento de cuidado. O fato de as vespas dessa interação não terem emergido dos casulos após a retirada das aranhas sugere que a presença das fêmeas adultas possa ser importante para a sobrevivência das vespas, visto que o mesmo ocorreu para um dos casulos protegidos por *C. compressa* quando a aranha foi retirada (Seção III). Essa é mais uma hipótese a ser investigada futuramente, podendo ajudar a entender a complexa rede de interações e comportamentos envolvendo aranhas e vespas.

SEÇÃO II: Vespas polifíctneas selecionam seus hospedeiros? Um estudo de caso envolvendo aranhas arborícolas construtoras de teias tridimensionais

RESUMO

Estudos sobre interações entre vespas polifíctneas e aranhas construtoras de teias indicam que no momento do ataque do parasitoide na aranha hospedeira, provavelmente haja uma seleção por um hospedeiro ideal. Essa escolha de hospedeiro por tamanho pode ocorrer, pois aranhas maiores também possuem maiores chances de conferir uma grande quantidade de biomassa para a larva do parasitoide durante seu desenvolvimento. No entanto, a seleção por aranhas maiores pode também gerar um risco de ataque para as vespas para, causando um conflito na interação. *Chryptachaea* sp., é uma aranha pequena, e possui hábito arborícola, tecendo suas teias tridimensionais preferencialmente em espécies vegetais arbóreas cujos troncos contém fissuras e cascas rugosas utilizando restos de presas e detritos para camuflar seu refúgio. Apesar disso, *Chryptachaea* sp. foi encontrada na Serra do Japi parasitada por *Zatypota* sp. também em uma nova interação. Dessa forma, nosso objetivo neste estudo foi descrever a interação entre a vespa *Zatypota* sp. e a aranha arborícola *Chryptachaea* sp. e investigar como se dá a seleção de hospedeiros nesta espécie, incluindo dados comportamentais e de história natural. No estudo sobre seleção de hospedeiros, observamos que 9.35% da população da aranha *Cryptachaea* sp. estava parasitada, porém a maioria dos ataques ocorreu em aranhas com tamanho menor que as aranhas não parasitadas. Descrevemos também um comportamento diferente, onde um filhote sobe no abdome da mãe e tenta retirar a larva do parasitoide, demonstrando mais um comportamento incomum na interação.

INTRODUÇÃO

A maioria dos registros de parasitismo entre aranhas e vespas parasitoides está concentrada na região Neotropical (Gonzaga et al. 2017). Apesar disto, a maior parte dos trabalhos realizados sobre o assunto são descritivos e não contém informações sobre aspectos ecológicos das interações, ainda assim, diversos estudos se concentram em desvendar os mecanismos e a evolução dessa associação, (ver Gonzaga & Sobczak 2007; Matsumoto 2009; Sobczak et al. 2009; Eberhard 2010; Gonzaga & Sobczak 2011; Korenko & Pekár 2011; Korenko et al. 2015; Sobczak et al. 2014; Takasuka et al. 2015). Embora exista especificidade nas interações entre vespas polinficínneas e aranhas tecelãs, os ataques aos hospedeiros geralmente não ocorrem de forma aleatória. Usualmente as interações são espécie-específicas e em alguns casos existe seleção de hospedeiros por gênero e tamanho. Gonzaga et al. (2010, 2017) discutiram que a seleção de aranhas com tamanho intermediário ocorre devido ao fato de indivíduos pequenos não proverem biomassa suficiente para o desenvolvimento da larva do parasitoide, ao mesmo tempo em que aranhas grandes representam risco para a vespa adulta no momento do ataque. Em contrapartida, Sobczak et al. (2017) relataram em seu estudo que a vespa *Eruga unilabiana* Pádua & Sobczak, (Ichneumonidae) seleciona fêmeas grandes de *Dubiaranea* sp. (Linyphiidae). A vespa icneumonídea *Hymenoepimecis bicolor* Brullé, 1846, por exemplo, parasita com maior frequência fêmeas de tamanho intermediário da aranha *Trichonephila clavipes* Linnaeus, 1767 (Araneidae). A seleção de fêmeas nesta espécie ocorre pois, *T. clavipes* apresenta dimorfismo sexual e os machos são significativamente menores que as fêmeas. A seleção de indivíduos grandes é propensa a ocorrer quando o tamanho das vespas adultas é grande em relação ao tamanho das aranhas fêmeas adultas. Desta forma, a seleção das maiores aranhas representa um certo risco para as vespas e ao mesmo tempo maximiza o suprimento de alimento para as larvas, representando uma demanda conflitante.

Apesar disto, as taxas de parasitismo por vespas polifíctinas são pouco estudadas. Algumas informações para espécies tropicais sugerem que as taxas de parasitismo variam entre diferentes espécies, populações e até mesmo anos (Fincke et al. 1990, Eberhard 2000 a, b, Weng & Barrantes 2007). Os dados apresentados nesses estudos sugerem que cada espécie de vespa polifíctina ataca uma ou algumas espécies de aranhas relacionadas (Gauld et al. 1998, Hanson & Gauld 2006), sendo assim, o ciclo de vida e o tamanho da população das diferentes espécies de parasitoides acabam se ajustando à biologia e às mudanças no tamanho da população de seus hospedeiros (Barrantes et al. 2008). O tamanho do hospedeiro ou estágio de desenvolvimento muda durante o ano, sendo assim, a escolha de hospedeiro adequado é fundamental para entender a relação parasitoide-hospedeiro na interação. Algumas espécies de parasitoides, por exemplo, atacam os hospedeiros em um único estágio de desenvolvimento ou tamanho (Henry et al. 2006).

A maior parte dos estudos sobre seleção de hospedeiros é restrita a poucas observações, sendo necessário um grande conjunto de dados para determinar se há preferência por tamanhos de hospedeiros e/ou espécies de aranhas usadas para a deposição de ovos (Gonzaga et al. 2017). Henry et al. (2009), por exemplo, demonstraram que parasitoides menores possuem benefícios maiores, quando selecionam hospedeiros de tamanho menor, evitando uma maior chance de ataque. Apesar das aranhas de teia serem caçadores habilidosos, podendo facilmente superar as capacidades de manuseio de parasitoides menores que elas, ainda assim estas aranhas podem vir a se tornar possíveis hospedeiros (Gentry & Dyer 2002; Henry et al. 2006). As habilidades de defesa normalmente aumentam com a idade e tamanho dos possíveis hospedeiros. Nesse caso, as fêmeas de parasitoides devem fazer uma escolha entre o aumento do tempo de manuseio e o risco de lesões na tentativa de oviposição em hospedeiros maiores e mais perigosos (Gerling et al. 1990). Apesar das dificuldades com a falta de informação, para alguns é possível reconhecer que as vespas selecionam ativamente intervalos de hospedeiros. Diversos

autores argumentaram que a variedade de tamanhos de hospedeiros usados pelas polisfíctíneas é provavelmente determinada por seu próprio tamanho corporal (especificamente, pela relação entre o tamanho da vespa e da aranha), comportamentos de ataque e características do veneno e exigências nutricionais de suas larvas em desenvolvimento. Além disso, espécies hospedeiras distintas (e ínstares distintos dentro das espécies) podem ter composições nutricionais particulares e a seleção do hospedeiro pode ser influenciada pelo equilíbrio de lipídios e proteínas disponíveis. Esta última hipótese, no entanto, ainda precisa ser testada em estudos posteriores (Gonzaga et al. 2017). Em geral, a relação trófica entre polisfíctíneas e aranhas é claramente especializada, esperando-se que as relações parasitoide-hospedeiro sejam estreitas (Shaw & Aeschlimann 1994). Apesar de conhecido há muitos anos, o significado geral da seleção de hospedeiros por vespas polisfíctíneas recebeu apenas atenção esporádica e permanece amplamente desvalorizado como um aspecto-chave das interações entre vespas e aranhas. Neste sentido, nosso objetivo foi descrever a interação entre a vespa *Zatypota* sp. e a aranha arborícola *Chryptachaea* sp. e investigar como se há uma seleção de hospedeiros na interação que ocorre entre *Chryptachaea* sp. e *Zatypota* sp. espécie, incluindo registros comportamentais do filhote tentando retirar a larva do parasitoide do abdômen da mãe.

MATERIAL E MÉTODOS

Área e espécie de estudo

Realizamos o estudo em uma área próxima à Base Ecológica da Serra do Japi (Jundiaí, São Paulo), aproximadamente a 950 m de altitude. Esta região apresenta maior densidade de árvores com troncos espessos contendo cascas rugosas e presença de musgos, líquens e concavidades quando comparada com as regiões mais altas da Serra (Messas et al. 2014). Desta forma, a alta complexidade estrutural dos troncos presentes em nossa área de estudo é ideal

para o estabelecimento de aranhas da família Theridiidae, que necessitam de diversos pontos de ancoragem no tronco para construir suas teias tridimensionais (Villanueva-Bonilla et al. 2021).

Teridídeos arborícolas do gênero *Chryptachaea* são os mais abundantes em determinadas espécies vegetais (e.g., *Croton floribundus* Spreng, Euphorbiaceae) na Serra do Japi, com ao menos seis espécies que podem ocorrer em simpatria em cada tronco de árvore (Villanueva-Bonilla et al. 2021). Desta forma, o grupo é um ótimo modelo para investigações sobre ecologia (e.g., coexistência e partilha de recursos em aranhas). Embora o gênero seja altamente diverso, com aproximadamente 100 espécies válidas até o momento (World Spider Catalog 2022), os registros de parasitismo por vespas polisfíctíneas na região Neotropical são restritos apenas a breves menções de dados ainda não publicados (Gonzaga et al. 2017). Nossa espécie de estudo, *Chryptachaea* sp., é uma aranha pequena (comprimento de até 1.5 mm quando adulta), com hábito obrigatoriamente arborícola, e tece suas teias tridimensionais preferencialmente em espécies vegetais arbóreas cujos troncos contêm fissuras e cascas rugosas.

Interação aranha-vespa

Utilizamos uma câmera fotográfica digital Canon EOS 5D Mark II acoplada a objetivas macro de ampliação 1:1 (distância focal 105 mm) e 5:1 (distância focal 65 mm) para registrar em detalhes as aranhas parasitadas, as teias normais e modificadas, bem como para obter dados sobre a história natural e os comportamentos da aranha e da larva do parasitoide.

Realizamos busca visual por aranhas em tronco de árvores e, para cada indivíduo encontrado, registramos a presença ou ausência de larvas de himenópteros parasitoides. Utilizamos estes dados para calcular a frequência de parasitismo (razão entre o número de

aranhas parasitadas pelo número total de aranhas encontradas). Coletamos todas as aranhas encontradas e as levamos para o laboratório, onde pesamos cada indivíduo utilizando a balança de precisão Lotec Q-500L2210, com quatro casas decimais. Para verificar se existe seleção de hospedeiros por tamanho, classificamos as aranhas em classes de tamanho de acordo com seus pesos e comparamos as frequências de parasitismo entre aranhas parasitadas e não parasitadas. Para isto, realizamos o teste G usando o software R (R Core Team 2022).

RESULTADOS

História natural e comportamento

Encontramos todos os indivíduos de *Chryptachaea* sp. (N = 107) associados a *Pinus elliotii* Engelm. (Pinaceae) (Fig. 1 A). As aranhas constroem estruturas protetivas utilizando detritos, pedaços de folhas secas e restos de presas, as quais são utilizadas tanto como refúgio quanto como local de deposição dos ovissacos. Os refúgios são alocados no centro da teia, apresentam coloração semelhante à da casca da árvore e a abertura do refúgio é sempre voltada para o tronco (Fig. 1 B). Após matar a aranha parasitada, a larva da vespa *Zatypota* sp. se desloca para o centro da teia e constrói um casulo de formato filiforme e coloração clara (Fig. 1 C).

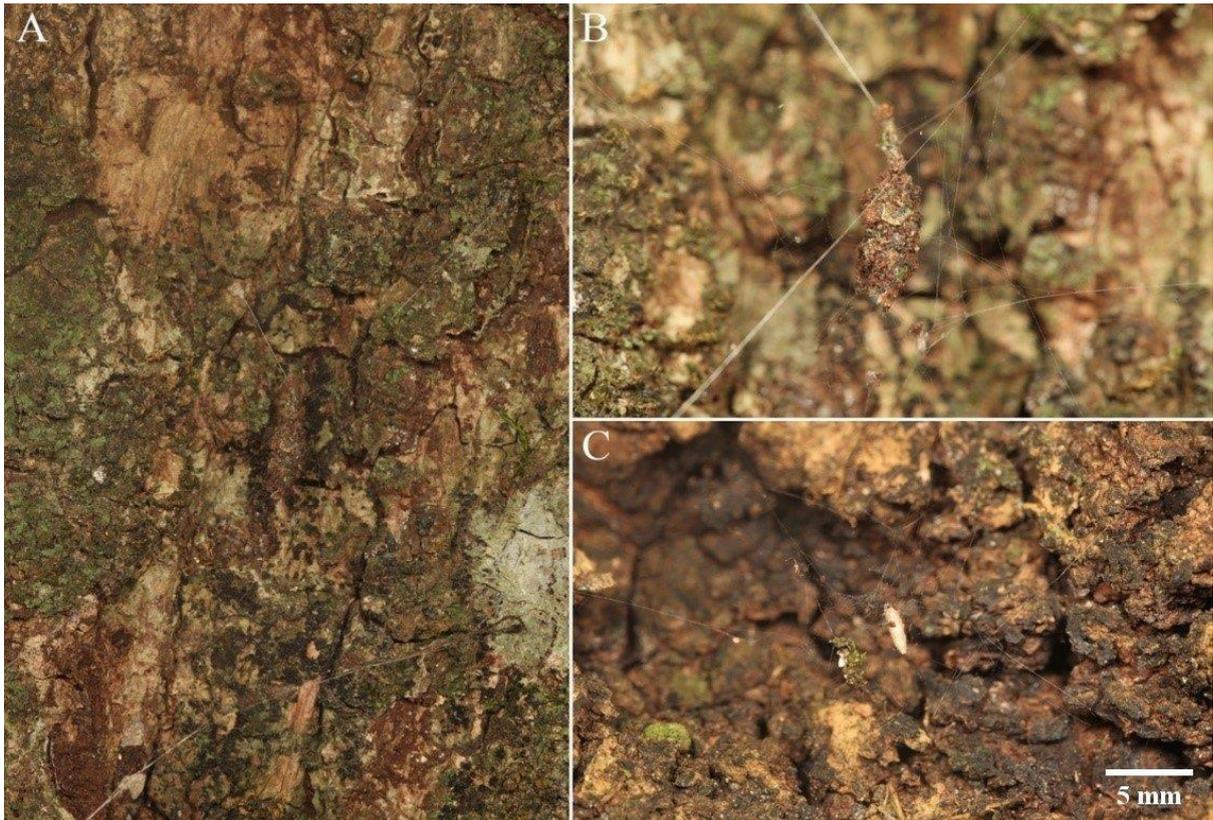


Fig. 1. **A)** Teia normal da aranha arborícola *Chryptachaea* sp. em tronco de *Pinus elliottii* contendo refúgio no centro. **B)** Detalhe do refúgio. **C)** Teia de casulo de *Chryptachaea* sp. contendo em seu centro um casulo de *Zatypota* sp.

Coletamos uma fêmea adulta parasitada juntamente com o refúgio contendo o ovissaco em seu interior. Provisionamos a aranha em um pote de plástico transparente contendo algodão embebido em água e alimentamos a aranha diariamente com moscas *Drosophila melanogaster*. Enquanto estávamos fotografando a aranha em laboratório (Fig. 2 A, B), os filhotes *spiderlings* (segundo instar) começaram a emergir do ovissaco e um deles, repentinamente, subiu no abdome da mãe próximo ao local onde estava a larva. Durante cerca de cinco minutos o filhote usou o aparelho bucal para se prender à larva e a força das pernas para puxar a larva para longe da mãe (Fig. 2 C, D). Por diversas vezes ($N = 6$) a larva se despreendeu da aranha hospedeira, mas sempre voltava a se fixar na aranha. Apesar de não obter êxito em remover o parasitoide da mãe, a larva não completou seu ciclo no hospedeiro, morrendo após três dias.

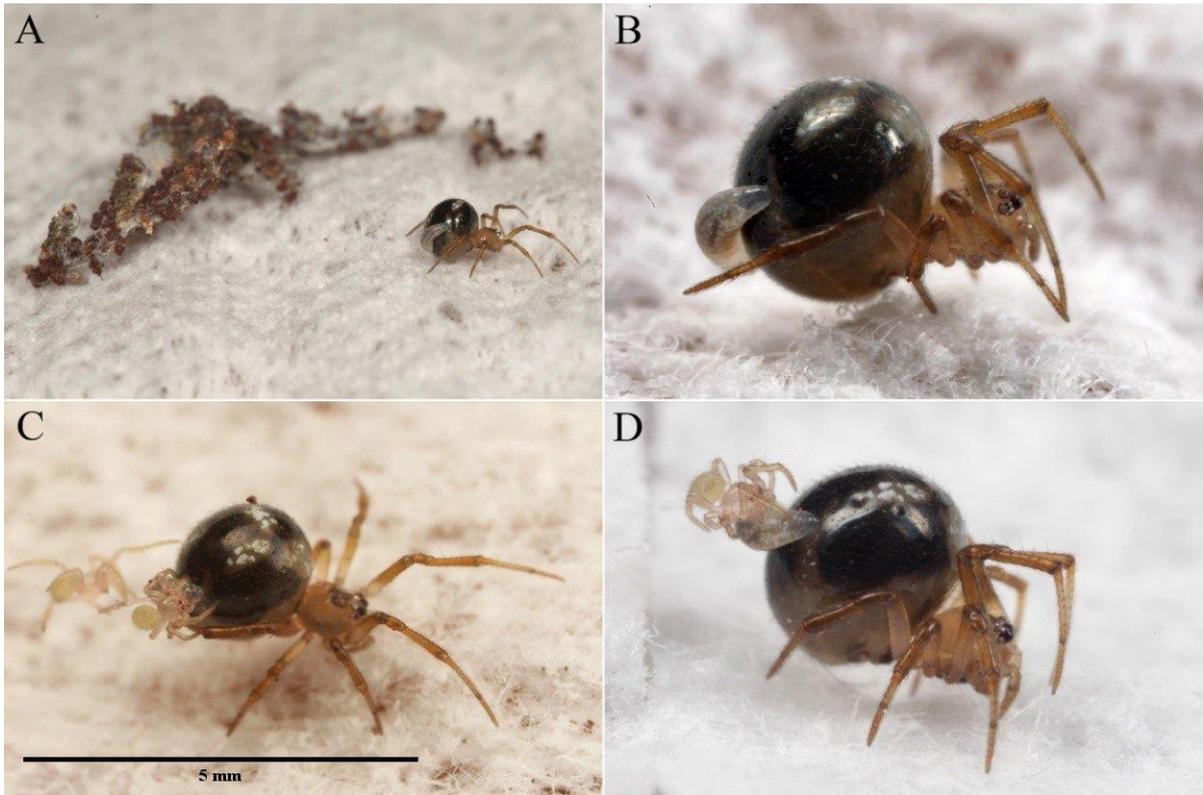


Fig. 2. *Chryptachaea* sp. parasitada por *Zatypota* sp., (A) fêmea adulta e refúgio contendo ovissaco em seu interior, (B) detalhe da aranha contendo larva na região posterior do abdome, (C) filhote de segundo instar (*spiderling* recém emergido do ovissaco) usando as pernas e (D) as quelíceras para atacar a larva do parasitoide. Fotos: Yuri Fanchini Messas.

Frequência de parasitismo e seleção de hospedeiros

A frequência de parasitismo foi de 9.35%, com 10 aranhas parasitadas por *Zatypota* sp. de um total de 107 indivíduos encontrados. Todas as aranhas parasitadas das quais pudemos identificar o sexo (N = 8) eram fêmeas subadultas ou adultas. Classificamos as aranhas em seis classes de tamanho de acordo com seus pesos. Aranhas pequenas tinham de 0.1 a 1.99 mg, intermediárias de 2 a 3.99 mg e as grandes, mais do que 4 mg. Não houve diferença significativa entre a biomassa média de aranhas parasitadas (1.9 ± 0.7 mg, N = 10) e não parasitadas (1.7 ± 1.4 mg, N = 97). Entretanto, todos os ataques ocorreram em aranhas pequenas (de 0.1 a 1.99 mg) e de peso intermediário (2 a 2.99 mg) (Fig. 3).

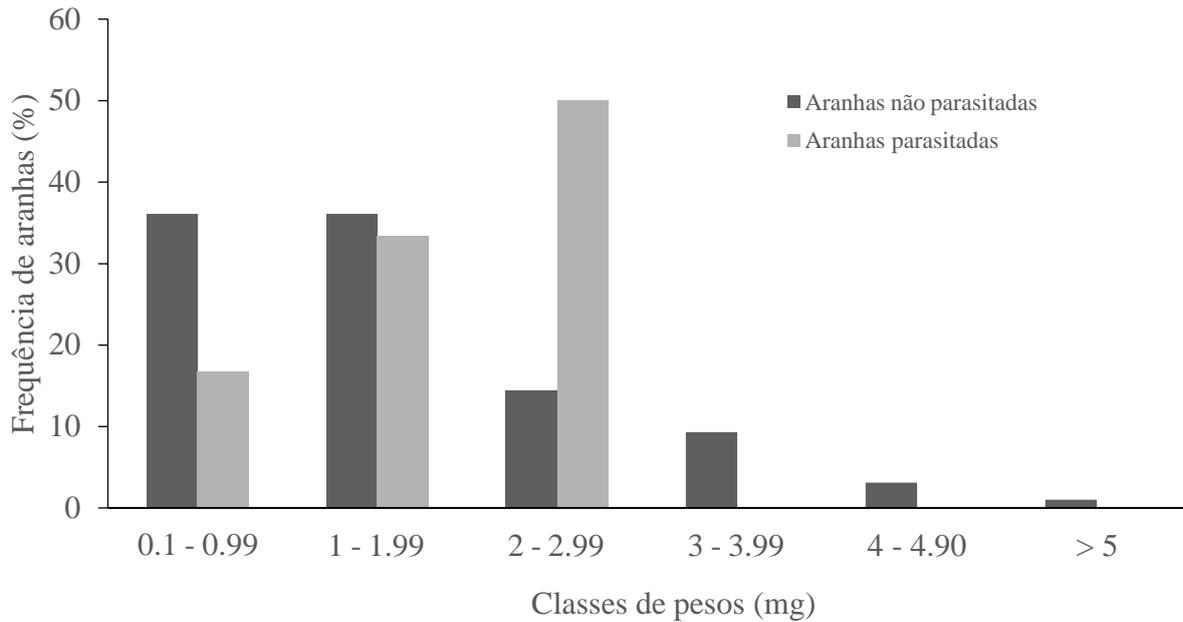


Fig. 3. Frequências de aranhas *Chryptachaea* sp., por classes de tamanho (biomassa em miligramas), atacadas pela vespa *Zatypota* sp. na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo (Brasil).

DISCUSSÃO

Até onde vai nosso conhecimento, este é o primeiro registro tanto da interação entre *Chryptachaea* sp. e *Zatypota* sp., quanto do comportamento de uma aranha recém emergida tentando remover o parasitoide da aranha mãe. O cuidado interespecífico em aranhas geralmente envolve cuidados parentais, que podem ser estendidos em algumas espécies de teridídeos (e.g., *Chryso* spp., ver Seção III) e incluir matrifagia (Dias et al. 2021). Nossa observação comportamental é um indício de que aranhas grandes, além de possivelmente representarem perigo à vespa, podem receber proteção extra dos filhotes. Esta hipótese é altamente promissora e merece estudos futuros, podendo auxiliar no entendimento de como se dá a seleção de hospedeiros por parasitoides. Hipóteses alternativas levam em consideração os tamanhos das vespas e das aranhas. Usualmente há maior frequência de ataque em fêmeas do que em machos. Isso ocorre, pois em espécies com dimorfismo sexual, fêmeas geralmente são muito maiores do que os machos e, conseqüentemente, fornecem maior biomassa para as larvas dos parasitoides. Em interações cujas aranhas adultas são maiores do que as vespas (e.g.,

Triconephila clavipes Linnaeus, 1767 e *Hymenoepimecis bicolor* Brullé, 1846), o sucesso no parasitismo é otimizado em hospedeiros de tamanho intermediário, que provém biomassa suficiente para o desenvolvimento das larvas e ao mesmo tempo não oferecem risco às vespas adultas no momento do ataque (Fincke et al. 1990; Gonzaga & Sobczak 2007). Em contrapartida, quando as vespas são maiores mesmo comparadas com as aranhas adultas da espécie hospedeira (e.g., *Acrotaphus chedelae* Gauld, 1991 parasitando *Eustala pérfida* Mello-Leitão, 1947), há maior eficiência de parasitismo em aranhas maiores (e.g., Messas 2014). Os estudos sobre seleção de hospedeiros por vespas polisfíctíneas ainda são incipientes, e estudos futuros também devem levar em consideração a dinâmica da interação ao longo do tempo, com a ocorrência de ajustes fenológicos entre as populações das vespas e de seus hospedeiros.

A frequência de parasitismo de vespas polisfíctíneas em aranhas é altamente variável. Gonzaga & Sobczak (2007), por exemplo, mostraram por meio de um estudo também realizado na Serra do Japi, que a vespa *Hymenoepimecis veranii* Loffredo & Penteado-Dias, 2009 pode ocasionar mortalidade de aproximadamente 40% da população da aranha *Araneus omnicolor* Keyserling, 1893. Em contrapartida, a vespa *Acrotaphus chedelae* Gauld, 1991 parasita menos de 0.5% da população da aranha arborícola *Eustala perfida*, que também é uma espécie arborícola e vive em simpatria com nossa espécie de estudo (Messas 2014, Messas et al. dados não publicados). Ao contrário de *Cryptachaea* sp., *E. perfida* constroi teias orbiculares e apresenta coloração críptica semelhante a musgos e líquens, adotando posição de repouso sobre as cascas das árvores (Messas et al. 2014). Desta forma, acreditamos que a frequência de parasitismo deve variar de acordo com a biologia e história natural dos hospedeiros (e.g., construção de refúgios e coloração), além da habilidade das vespas em detectar as aranhas, seja visualmente ou por meio de pistas químicas e táteis.

Tanto a interação descrita aqui, como as encontradas na Seção I, reforçam a hipótese de que vespas *Zatypota* são especializadas em atacar aranhas construtoras de teias tridimensionais

da família Theridiidae (ver Matsumoto & Takasuka 2010, Korenko & Pekár 2011). A posição do ovo e da larva nos hospedeiros é usualmente a mesma, na superfície dorsal do abdome, seja posterior, lateral ou anterior (Matsumoto & Takasuka 2010). A escolha da região de oviposição é importante para a sobrevivência do parasitoide e ocorre em um local de difícil acesso para o caso de a aranha tentar retirar o parasitoide (Fincke 1990, Eberhard 2000 a). Ainda assim, eventualmente as aranhas podem utilizar as pernas para matar e remover a larva da vespa (Messas, obs. pess.), e ainda não há estudos que mostrem qual posição da larva (anterior, lateral ou posterior) na região dorsal da aranha maximiza a sobrevivência do parasitoide. Além disso, observamos que *Chryptachaea* sp. construiu uma teia de casulo com aparente adensamento no número de fios. O casulo é posicionado no centro da teia, o que difere do comportamento de larvas de outras espécies (e.g., *Hymenoepimecis veranii* Lofredo & Penteado Dias, 2009), em que o casulo é construído pela larva dentro do refúgio das aranhas (Sobczak et al. 2014). Apesar disso, não temos registros suficientes para afirmar se a vespa modifica o comportamento de construção de teia de seu hospedeiro. De fato, o conhecimento sobre as modificações comportamentais induzidas por parasitoides em aranhas é concentrado em aranhas orbitelas, que quando parasitadas são induzidas a construir teias tridimensionais em detrimento das teias normais bidimensionais (Gonzaga et al. 2017). Entender como são as alterações na arquitetura das teias de casulo induzidas por vespas polisfinctíneas em aranhas teridídeas, que originalmente constroem teias tridimensionais, ainda é um grande desafio e merece estudos futuros.

SEÇÃO III: Interação vespa-aranha e cuidado materno estendido em *Chryso compressa* (Araneae, Theridiidae) sob uma abordagem populacional

RESUMO

Vespas predadoras e parasitoides são importantes inimigos naturais de aranhas e a plasticidade de estratégias envolvidas nestas interações as tornam altamente atrativas para estudos ecológicos e comportamentais. Enquanto vespas parasitoides podem manipular o comportamento das aranhas hospedeiras, vespas predadoras de ovos podem quebrar algumas barreiras criadas pelas aranhas, como a proteção de ovos por ovissacos e o cuidado materno estendido. O objetivo deste estudo é investigar o cuidado materno estendido apresentado pela aranha teridídea *Chryso compressa*, por meio de estudos populacionais e de interações com vespas predadoras de ovos. Realizamos busca visual por indivíduos de *C. compressa* pelo período de um ano na Serra do Japi, Jundiaí (São Paulo) e descrevemos a flutuação populacional, bem como a fenologia da espécie. *Chryso compressa* Keyserling, 1884 apresenta fenologia bem definida ao longo do ano, com picos bem definidos e sucessivos dos diferentes estágios de desenvolvimento. A espécie é protândrica e as fêmeas apresentam cuidado materno estendido, protegendo os filhotes até o estágio jovem dos filhotes. O pico de aranhas coincidiu com o de indivíduos jovens e com a estação seco do ano, período em que as aranhas juvenis deixam o refúgio das mães e constroem suas próprias teias nas superfícies adaxiais de folhas na vegetação. Em contrapartida, as aranhas jovens estiveram protegidas sob a superfície abaxial de folhas, nos refúgios das mães, no período chuvoso. O ataque de vespas predadoras ocorreu apenas nos períodos do ano em que os ovissacos estavam presentes. As fêmeas adultas mantiveram o comportamento de cuidado materno mesmo após os ovissacos adquirirem a coloração e o formato dos casulos das vespas. Nosso estudo revela novos aspectos sobre as interações entre aranhas e vespas ao trazer uma abordagem temporal e explorar o incomum comportamento de cuidado materno estendido em aranhas.

INTRODUÇÃO

As aranhas são consideradas um importante táxon em redes tróficas terrestres, pois ao mesmo tempo em que consomem milhões de toneladas de presas anualmente (Nyffeler & Birkhofer 2017), fazem parte da dieta de uma série de organismos vertebrados e invertebrados (Blackledge & Wenzel 2001, Foelix 2010, Helsdingen 2011). Dentre os inimigos naturais, os himenópteros têm recebido especial atenção de ecólogos evolucionistas devido à plasticidade de comportamentos envolvidos nas interações com as aranhas (Jiménez 1987, Gonzaga et al., 2017). Vespas predadoras, por exemplo, podem completar o ciclo de vida se alimentando da massa de ovos, dentro dos ovissacos das aranhas (e.g., Chalcidoidea e Ichneumonidae) (Austin 1985, Villanueva-Bonilla et al. 2016) ou provisionar ninhos feitos de barro com aranhas adultas (e.g., Sphecidae e Crabronidae) (Moura et al. 2019). Vespas parasitoides dos gêneros *Apoabeus*, *Baeus* e *Idris* (Scelionidae) completam seu desenvolvimento no interior dos ovos das aranhas (Masner 1976). Por outro lado, espécies parasitoides que pertencem ao grupo de gêneros *Polysphincta* (Hymenoptera: Ichneumonidae), como por exemplo, os gêneros *Zatypota*, *Hymenoepimecis* e *Acrotaphus*, são exclusivamente ectoparasitoides cenobiontes de aranhas construtoras de teias (Gauld & Dubois 2006). Estes parasitoides apresentam a habilidade de modificar o comportamento das aranhas hospedeiras, induzindo a construção de teias que servem de sustentação para o casulo da vespa (Eberhard 2000 a, b). A descrição de novas interações entre aranhas e vespas em diferentes regiões geográficas tem sido extremamente importante para a compreensão da filogenia destes grupos como um todo (Matsumoto 2016).

As interações entre vespas e aranhas são notavelmente estreitas e frequentemente espécie-específicas, embora existam registros de vespas (e.g., *Zatypota solanoi* Gauld, 1991, Ichneumonidae) que utilizam diversas espécies de aranhas congênicas e simpátricas como hospedeiras (Gonzaga et al. 2017). Enquanto determinados subgrupos de vespas polisfíctíneas (*Schizopyga*, *Tromatobia* e *Zaglyptus*) atacam majoritariamente aranhas cursoriais, algumas

espécies dos subgrupos *Acrodactyla*, *Polysphincta* e *Tromatobia* especializaram-se na utilização de hospedeiros que constroem teias aéreas (Matsumoto 2016). Na região Neotropical, por exemplo, os principais parasitoides de aranhas construtoras de teias orbiculares (Araneidae e Tetragnathidae) são vespas icneumonídeas pertencentes aos gêneros *Polysphincta*, *Hymenoepimecis* e *Acrotaphus* (Gonzaga et al. 2017). Por outro lado, espécies de *Zatypota* (Ichneumonidae) geralmente atacam aranhas que constroem teias tridimensionais (Gonzaga et al. 2017). Além da especificidade dessas interações, é comum a existência de seleção de hospedeiros por sexo e tamanho. A vespa icneumonídea *Hymenoepimecis bicolor* Brullé, 1846 (Ichneumonidae), por exemplo, seleciona como hospedeiras aranhas fêmeas de *Triconephila clavipes* Linnaeus, 1767 (Araneidae) com tamanhos intermediários (Gonzaga et al. 2010). Esta seleção ocorre provavelmente pois aranhas pequenas não fornecem biomassa suficiente para o desenvolvimento da larva do parasitoide, enquanto aranhas grandes representam perigo para as vespas adultas no momento do ataque (Gonzaga et al. 2010). Em contrapartida, Messas et al. (2017 a) mostraram que *Hymenoepimecis japi* Sobczak, Loffredo & Penteado-Dias & Gonzaga, 2009 seleciona as maiores fêmeas da aranha *Mecynogea biggiba* Simon, 1903, visto que nesta interação mesmo as maiores aranhas da população são pequenas quando comparadas com o tamanho do parasitoide. Os autores ressaltaram a importância de novos estudos para compreender como se dá a seleção de aranhas hospedeiras por vespas parasitoides.

A família Theridiidae é um dos grupos mais diversos de aranhas (3241 descritas até o momento, World Spider Catalog 2022) e possui uma série de estratégias anti-predatórias. Dentre estas estratégias estão a construção de teias tridimensionais, de ovissacos complexos utilizados para a proteção dos ovos (Hieber 1992), bem como de refúgios feitos com folhas, detritos ou restos de presas. Algumas espécies podem ainda apresentar cuidado materno estendido, com aumento significativo da sobrevivência de filhotes. Apesar disto, algumas vezes essas barreiras podem ser quebradas e os ovos ou as aranhas ficam expostos ao ataque de

inimigos naturais (Austin 1985, Auten 1925). Vespas pertencentes aos gêneros *Baeus* e de *Zatypota*, por exemplo, são organismos especializados em parasitar aranhas Theridiidae (Lóiacono & Margaría 2004, Matsumoto 2016). Apesar de existirem diversos casos descritos de interações entre vespas e aranhas teridídeas, as interações registradas são raras e os estudos descritivos. Dessa forma, investigações sobre a ecologia destas interações são altamente recomendáveis.

A Mata Atlântica do sudeste brasileiro abriga uma alta diversidade de espécies de aranhas teridídeas, as quais geralmente constroem suas teias em arbustos, folhas secas próximas à serrapilheira ou em troncos de árvores. Além disto, essa área é onde está concentrada grande parte das interações entre vespas e aranhas descritas até o momento em território brasileiro (Gonzaga et al. 2017). Espécies como *Chrysso compressa* (Keyserling, 1884), por exemplo, ocorrem na Mata Atlântica e representam bons modelos de estudo. Aranhas adultas de *C. compressa* constroem teias irregulares sob refúgios em arbustos, normalmente utilizando duas folhas unidas que as permitem se esconder sob a superfície abaxial das folhas, comportamento que supostamente diminui a chance de encontro das aranhas por inimigos naturais. Além disto, *C. compressa* apresenta cuidado materno estendido (Santiago obs. pess.), embora a ecologia e o comportamento de cuidado da prole ainda sejam pouco estudados (Yoshida 1993).

Estudos sobre a flutuação populacional têm como objetivo principal, investigar as mudanças que ocorrem no número de indivíduos dentro de uma determinada população, ao longo do tempo (Solomon 1980; Vargas & Rodriguez 2008). Dessa forma, a densidade das populações de aranhas são determinados por diversas variáveis que provocam mudanças na estrutura etária, proporção sexual e até mesmo, no tamanho dos indivíduos (Elias et al. 2011) O termo fenologia refere-se à estrutura de idade de uma população ao longo do tempo (Peck 1999) e aranhas podem apresentar quatro padrões fenológicos determinados pelo período reprodutivo da população e pico de abundância de machos adultos (Tretzel 1954; Paquin &

Dupérré 2001), sendo eles: euricrônico, quando adultos ocorrem o ano todo e não há sazonalidade definida; estenocrônico, quando a espécie possui apenas um ciclo reprodutivo ao longo do ano, com sazonalidade bem definidos, *winter-mature*, com reprodução em temperaturas baixas e diplocrônico, quando a abundância de adultos na população atinge o pico duas vezes por ano, resultando em dois períodos reprodutivos por ano. Estudos que correlacionem as fenologias de aranhas com as de suas vespas predadoras e/ou parasitoides ainda são escassos e importantes para se entender como se dão estas interações ao longo do tempo. O objetivo deste estudo foi descrever a flutuação populacional e a fenologia de *C. compressa* na Serra do Japi, correlacionando as variações temporais na abundância e na estrutura etária das aranhas com variáveis climáticas, bem como com a presença de vespas predadoras de ovos encontradas nos ovissacos das aranhas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo na região próxima à Base Ecológica da Serra do Japi localizada no município de Jundiá (São Paulo). O clima é sazonal, com temperatura média mensal variando de 13.5 °C em julho a 20.3 °C em janeiro. Os meses mais secos são os de junho a setembro (Pinto 1992). A vegetação local é caracterizada por uma floresta mesófila semi-decidual, com altura do dossel variando entre 10 e 15 m, e uma vegetação rasteira muito densa contendo espécies de plantas específicas (Leitão-Filho 1992). Além disso, a Serra do Japi possui gradiente altitudinal, com altitudes variando entre 700 e 1300 m, elevada riqueza de espécies e diversidade de habitats (Rodrigues 1986).

Flutuação populacional

Para estudar a dinâmica populacional (variação da densidade de indivíduos ao longo do tempo) de *C. compressa*, realizamos inspeções mensais durante o período de uma ano (abril de 2021 a março de 2022), nas quais realizamos busca visual por aranhas na vegetação arbustiva das bordas de trilhas e estradas ao longo de um transecto de 3 km. Optamos por procurar pelas aranhas no período diurno, quando os indivíduos são fáceis de serem encontrados em repouso dentro de refúgios construídos com folhas. Registramos o número total de aranhas encontradas mensalmente em campo. Entretanto, aranhas em estágio inicial de desenvolvimento são abundantes nos refúgios construídos pelas mães e, dessa forma, realizamos a contagem em laboratório. Para isto, fotografamos os refúgios utilizando uma câmera DSLR Canon T3 acoplada a uma objetiva macro com distância focal de 100 mm e obtivemos o número de aranhas recém-emergidas (*spiderlings*) e jovens por meio do software ImageJ.

Fenologia

Para caracterizar a fenologia (variação na estrutura etária das aranhas ao longo do tempo), classificamos todos os indivíduos registrados nas amostragens mensais em instares e, posteriormente, nos seguintes estágios de desenvolvimento: *spiderling* (2º ínstar), jovem (3º e 4º ínstars), juvenil (5º e 6º ínstars), 4) sub adulto (7º ínstar) e 5) adulto (8º ínstar). A classificação em estágios de desenvolvimento levou em consideração a ausência de exúvias no abrigo (para *spiderlings*), a presença de exúvias e o tamanho dos indivíduos (para jovens e juvenis) e a presença de genitália em formação e esclerotizada, para subadultos e adultos, respectivamente. Também registramos o sexo dos indivíduos (fêmeas e machos subadultos e adultos) e a presença de cópulas e ovissacos como indicativo do período reprodutivo da espécie.

Inimigos naturais

Para verificar se existem e quais são os inimigos naturais de *C. compressa*, avaliamos se aranhas encontradas nas amostragens mensais continham larvas de ectoparasitoides cenobiontes, bem como se os ovissacos tinham indícios de ataques (mudança de coloração ou de formato) de vespas predadoras de ovos. Coletamos todos os ovissacos atacados pelos predadores e os mantivemos em laboratório, junto com as fêmeas adultas, em potes de plásticos contendo uma solução líquida nutritiva e um algodão embebido em água. Registramos dados comportamentais sobre o cuidado materno dos ovissacos contendo predadores e fixamos as vespas adultas em álcool 70 % para posterior identificação (indivíduos enviados para o taxonomista Diego Galvão - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia).

Análises Estatísticas

Obtivemos dados de temperatura e precipitação entre abril de 2021 e março de 2022 por meio da Estação Experimental de Jundiaí (CIIAGRO – Jundiaí ETEC), localizada a 710 m de altitude e distante aproximadamente 8 km da área de estudo. Ajustamos os dados de temperatura para a área de estudo subtraindo 0.6°C a cada 100 m de elevação dos dados originais (Ogden & Powell 1979). A partir destas variáveis, realizamos testes de estatística circular usando o software Oriana 3 (Kovach Computing Services, UK) para verificar se existem picos temporais de (1) temperatura e precipitação, (1) abundância total de aranhas, (3) abundância de cada estágio de desenvolvimento de *C. compressa*, (4) abundância de machos e fêmeas subadultos e adultos (de acordo com Romero & Vasconcellos-Neto 2005, Villanueva-Bonilla & Vasconcellos-Neto 2016, Messas et al. 2017 b, Villanueva-Bonilla et al. 2018). Essa análise plota os dados mensais em um gráfico circular, cada mês correspondendo a um ângulo de 30°. Após confirmar a normalidade dos dados por meio do teste de normalidade de Von Mises, nós

acessamos se existe distribuição não aleatória dos dados por meio do teste de uniformidade de Rayleigh (Morellato et al. 2010). Desta forma, foi possível testar a hipótese nula (os dados são distribuídos aleatoriamente ao redor do círculo) versus a hipótese alternativa, de que os dados não apresentam distribuição aleatória ao longo do ano. O vetor médio aponta para a direção (mês) em que os dados estão possivelmente concentrados, e seu comprimento (de 0 a 1) revela a magnitude da concentração. Cada barra do gráfico representa o número de aranhas encontradas a cada mês.

RESULTADOS

Flutuação populacional

O padrão climático da Serra do Japi no período de estudo foi bem definido, sendo que a primavera e o verão apresentaram os maiores valores de temperatura e precipitação, enquanto o outono e o inverno foram as estações mais frias e secas (Fig. 1, Tab. 1). O número médio mensal de aranhas ao longo do período de estudo foi de 193 ± 267 , variando de 14 indivíduos em janeiro de 2022 a 862 em abril de 2021 (Figs. 2, 3). A abundância de aranhas não foi uniforme ao longo do ano e apresentou um pico significativo em abril ($r = 0.685$, $p < 0.001$; Figs. 2, 3; Tab 1), coincidindo com o início do período de baixas temperaturas e precipitações. A abundância de aranhas diminuiu drasticamente entre abril e maio e a tendência de queda do número de indivíduos se manteve lenta e gradual entre maio e janeiro. Finalmente, o número de aranhas voltou a aumentar em fevereiro e março.

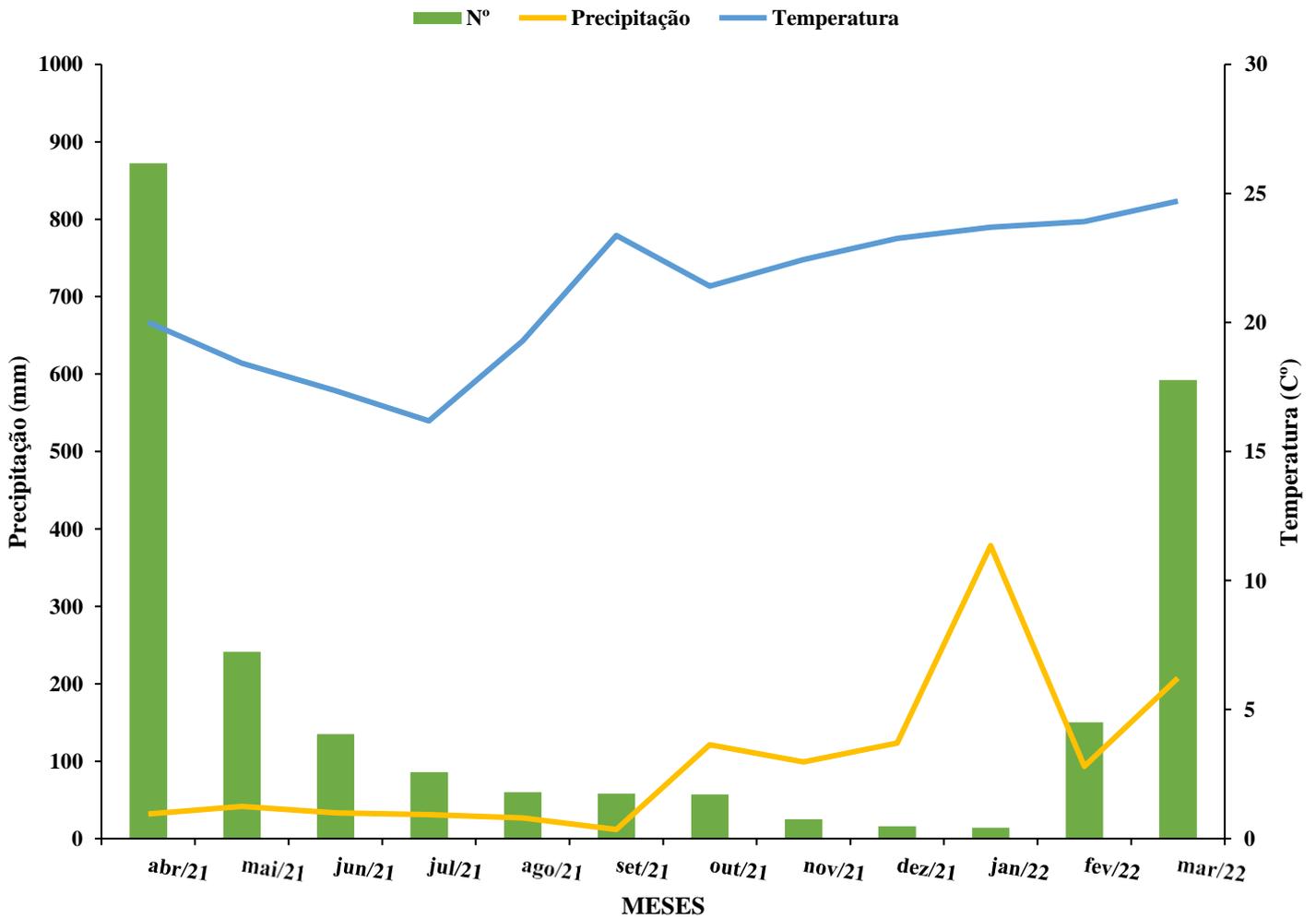
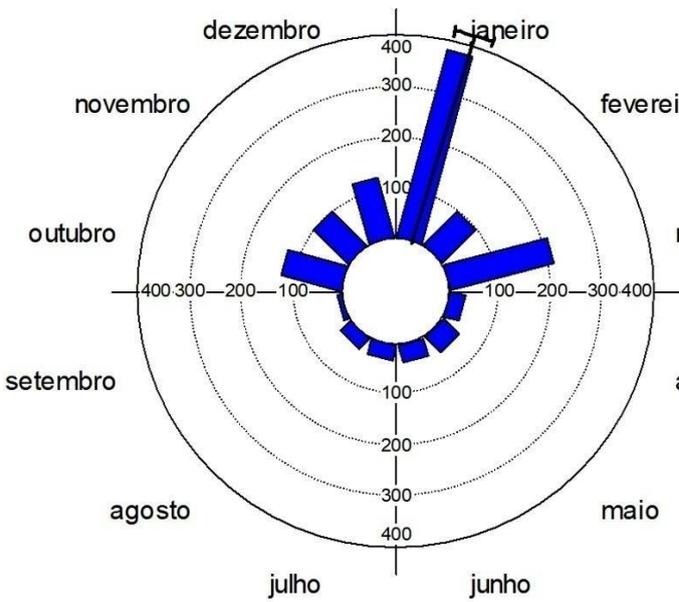


Fig 1. Variação do número de indivíduos de *Chrysso compressa* e dos valores de precipitação e temperatura, no período de abril de 2021 a março de 2022, na Serra do Japi, Jundiá – São Paulo (Brasil).

Precipitação



Temperatura



Abundância

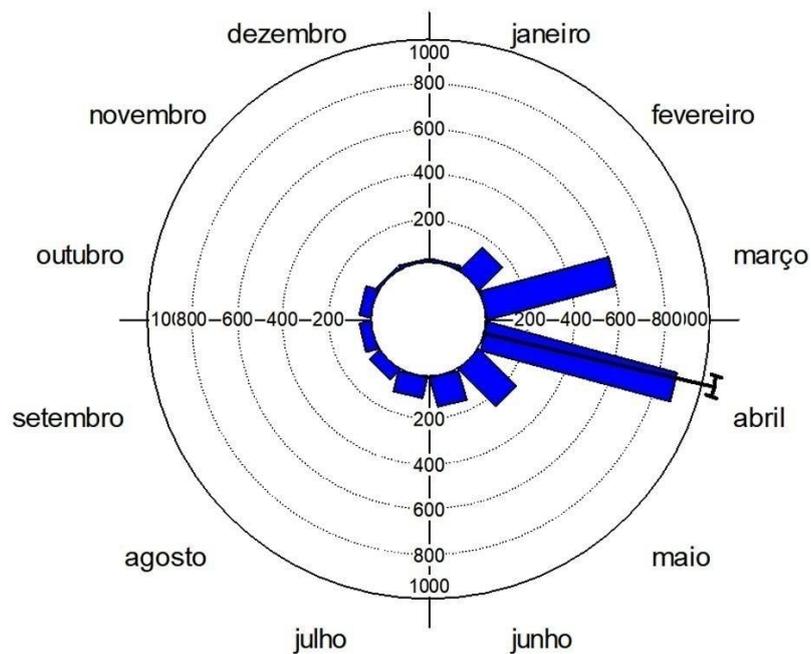


Fig 3. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de picos na abundância total da aranha *Chrysso compressa*, temperatura e precipitação, no período de abril de 2021 a março de 2022, na Serra do Japi, Jundiaí – São Paulo (Brasil).

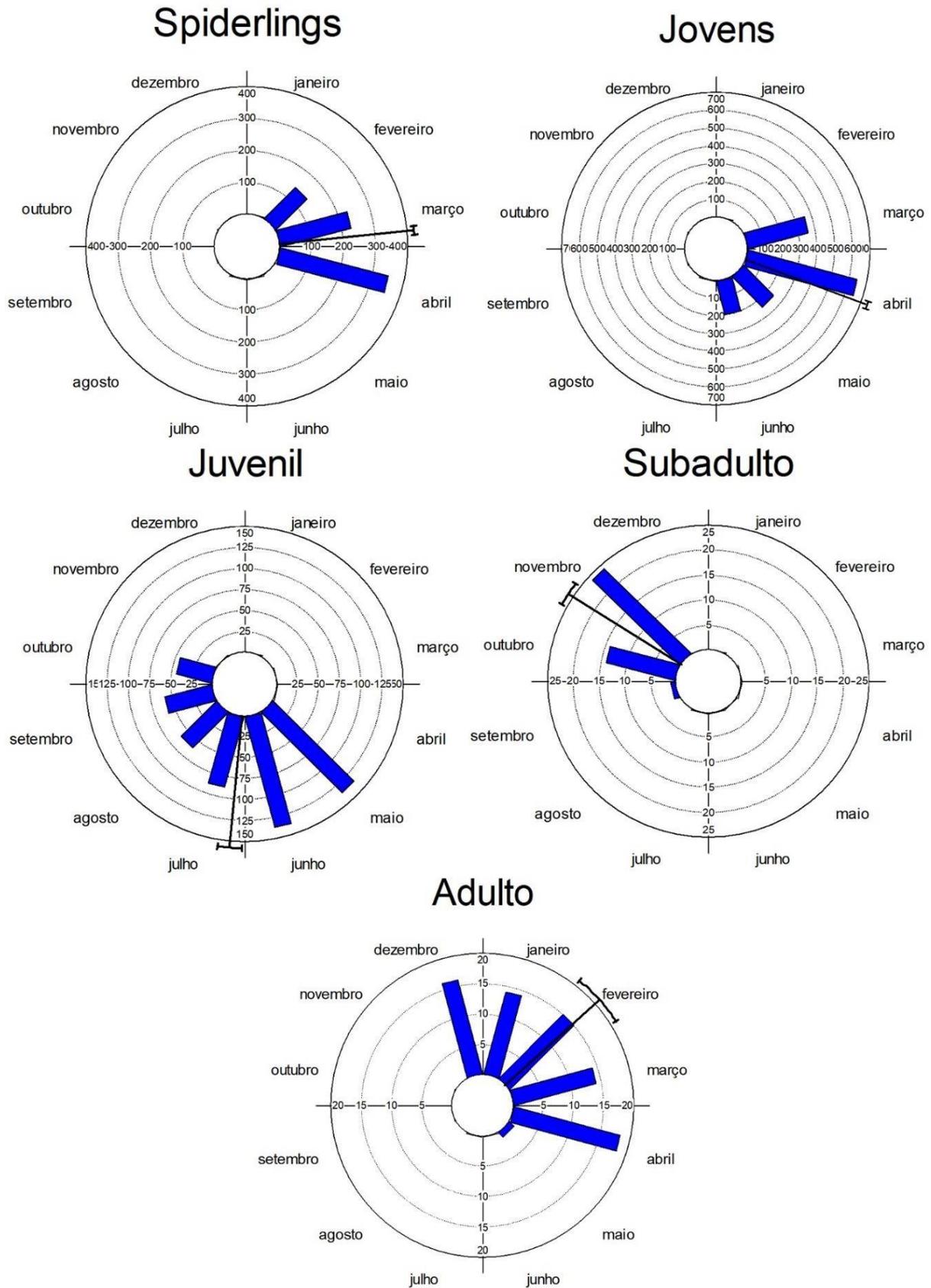


Figura 4. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de picos na abundância de indivíduos spiderlings, jovens, juvenis, subadultos e adultos da aranha *Chrysso compressa*, no período de abril de 2021 a março de 2022, na Serra do Japi, Jundiá – São Paulo (Brasil)

Tabela 1. Estatística circular para a abundância total de aranhas, variáveis climáticas (temperatura e precipitação) e fenologia das diferentes classes de desenvolvimento da aranha *Chryso compressa* (Theridiidae) na Serra do Japi, Jundiaí (São Paulo, Brasil), de abril de 2021 a março de 2022.

	Abundância	Temperatura	Precipitação	Spiderling	Jovem	Juvenil	Subadulto	Adulto
Número de registros	2317	252	1199	704	1424	518	39	80
Vetor Médio (μ)	103,142°	6,052°	16,824°	84,276°	110,112°	185,246°	302,878°	46,001°
Mês	abril	janeiro	janeiro	março	abril	julho	novembro	fevereiro
Comprimento do vetor médio (r)	0,685	0,083	0,514	0,931	0,89	0,695	0,972	0,724
95% Intervalo de confiança (-/+ para μ)	101,108° 105,177°	306,17° 65,933°	12,68° 20,968°	82,682° 85,87°	108,678° 111,545°	181,036° 189,455°	298,559° 307,198°	35,968° 56,034°
Teste de Rayleigh (Z)	1088.258	1.753	316.395	610.842	1128.138	250.362	36.813	41.929
Teste de Rayleigh (p)	< 0.001	0,173	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Fenologia

De forma geral, a aranha *C. compressa* apresentou fenologia bem definida, com picos sucessivos dos estágios de desenvolvimento ao longo do ano (Fig. 4, Tab. 1). O pico de indivíduos adultos ocorreu em fevereiro ($r = 0.73$, $p < 0.001$), seguido pelos picos de aranhas spiderlings em março ($r = 0.931$, $p < 0.001$), jovens em abril ($r = 0.89$, $p < 0.001$), juvenis em julho ($r = 0.695$, $p < 0.001$) e subadultos em novembro ($r = 0.972$, $p < 0.001$). Ao todo encontramos 82 indivíduos subadultos e adultos de *C. compressa*, os quais tiveram seus sexos registrados. A razão sexual foi enviesada para fêmeas, com proporção de quatro fêmeas para cada macho. Observamos picos sucessivos de machos subadultos (outubro; $r = 0.995$, $p < 0.001$), fêmeas subadultas (novembro; $r = 0.978$, $p < 0.001$), machos adultos (dezembro; $r = 0.978$, $p < 0.001$) e fêmeas adultas (abril; $r = 0.768$, $p < 0.001$), indicando a ocorrência de protandria (Fig. 6, Tab. 2). Encontramos fêmeas e machos adultos em refúgios próximos entre outubro e dezembro, indicando que o período reprodutivo ocorre no início dos períodos chuvosos. Registramos um total de 22 ovissacos distribuídos nos meses de janeiro ($N = 6$), fevereiro ($N = 10$) e março ($N = 4$), abril ($N = 1$) e maio ($N = 1$). Fêmea adultas com filhotes

recém eclodidos (spiderlings) ocorreram em fevereiro (N = 2), março (N = 6) e abril (N = 4). Indivíduos jovens (3º e 4º instares) se mantiveram nos abrigos com a presença das mães em março (N = 5) e abril (N = 14). Registramos abrigos apenas com indivíduos jovens, sem a presença da mãe, em abril de 2021 (N = 1) e março de 2022 (N = 3) (Fig. 4).

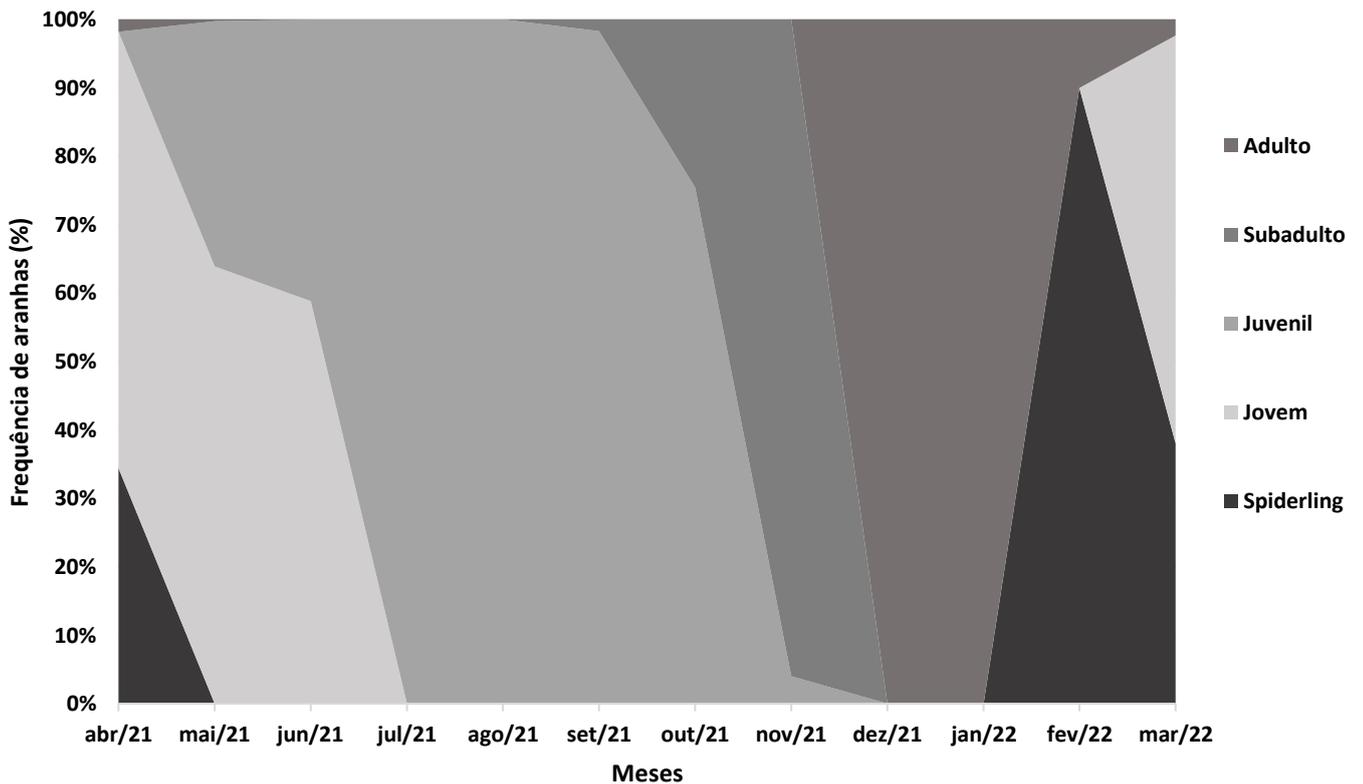


Figura 5. Estrutura de idade (fenologia), por estágios de desenvolvimento, da população da aranha *Chrysso compressa* no período de abril de 2021 a março de 2022, na Serra do Japi, Jundiaí – São Paulo (Brasil).

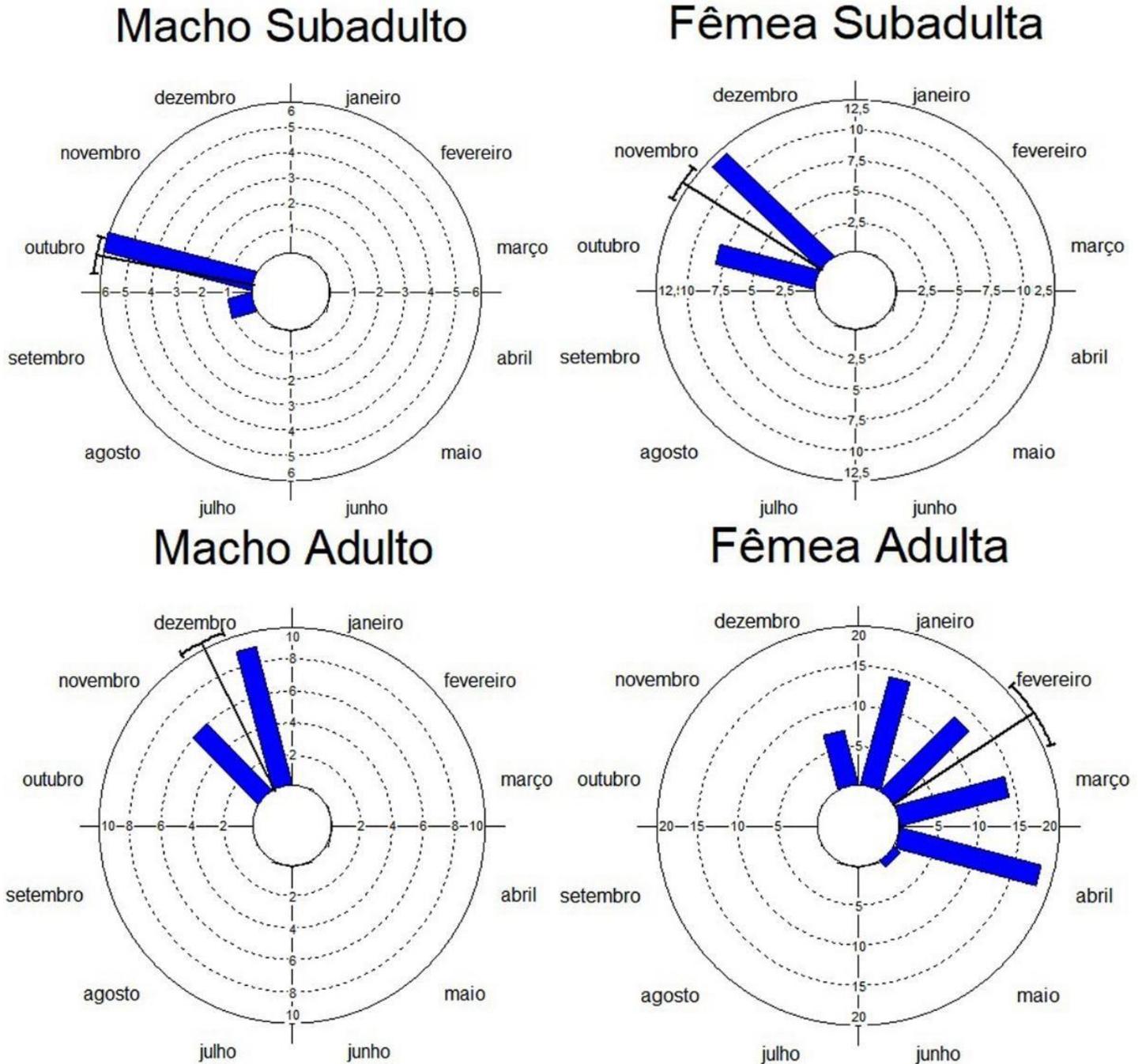


Figura 6. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de picos fenológicos em machos subadultos, fêmeas subadultas, machos adultos e fêmeas adultas de *Chryso compressa*, no período de abril de 2021 a março de 2022 na Serra do Japi, Jundiá – São Paulo (Brasil).

Tabela 2. Estatística circular para fenologia de indivíduos machos e fêmeas subadultos e adultos da aranha *Chrysso compressa* (Theridiidae) na Serra do Japi, Jundiá (São Paulo, Brasil), de abril de 2021 a março de 2022.

	Macho subadulto	Fêmea subadulto	Macho adulto	Fêmea adulta
Número de registros	7	20	15	67
Vetor Médio (μ)	280,835°	303,068°	333,068°	56,947°
Mês	outubro	novembro	Dezembro	fevereiro
Comprimento do vetor médio (r)	0,995	0,978	0,978	0,768
95% Intervalo de confiança (-/+) para μ	275,307° 286,362°	297,825° 308,31°	326,339° 339,796°	47,077° 66,816°
Teste de Rayleigh (Z)	6.927	19.147	14,36	39.487
Teste de Rayleigh (p)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

O período de maior abundância de aranhas (março-abril) coincidiu com o recrutamento de spiderlings e com o início do período de baixas temperaturas e precipitações. Nesta fase os filhotes ainda estão sob cuidado materno, refugiados sob a superfície abaxial de refúgios construídos a partir de duas folhas dobradas pela mãe (Fig. 7 A, B). As aranhas dispersam dos refúgios das fêmeas adultas assim que atingem o estágio juvenil, em maio, e se deslocam para a vegetação arbustiva localizada nas bordas das trilhas. Cada aranha juvenil constrói seu refúgio utilizando apenas uma folha, sobre a qual tece fios de seda que conectam as extremidades da folha e formam uma estrutura protetiva (Fig. 7 C, D). Nesta fase de desenvolvimento, as aranhas permanecem expostas sobre a superfície adaxial da folha, com a parte ventral do corpo voltada para cima. A presença de indivíduos juvenis coincidiu com o período de baixa precipitação. Nesta época do ano (a partir de maio) a abundância de *C. compressa* começa a diminuir, porém o baixo índice de precipitação torna possível as aranhas repousarem na superfície adaxial das folhas sem sofrerem danos causados por chuvas fortes. Nos meses de outubro a janeiro ocorreu aumento na precipitação, com pico no mês de janeiro. Neste período, as aranhas subadultas e

adultas já se encontravam protegidas da chuva, visto que nestes estágios de desenvolvimento as aranhas constroem os refúgios utilizando duas folhas e se abrigam sob as folhas. Em fevereiro o número de aranhas começa a aumentar, período em que as fêmeas adultas já se encontram em seus refúgios com ovissacos ou com filhotes recém-emergidos.

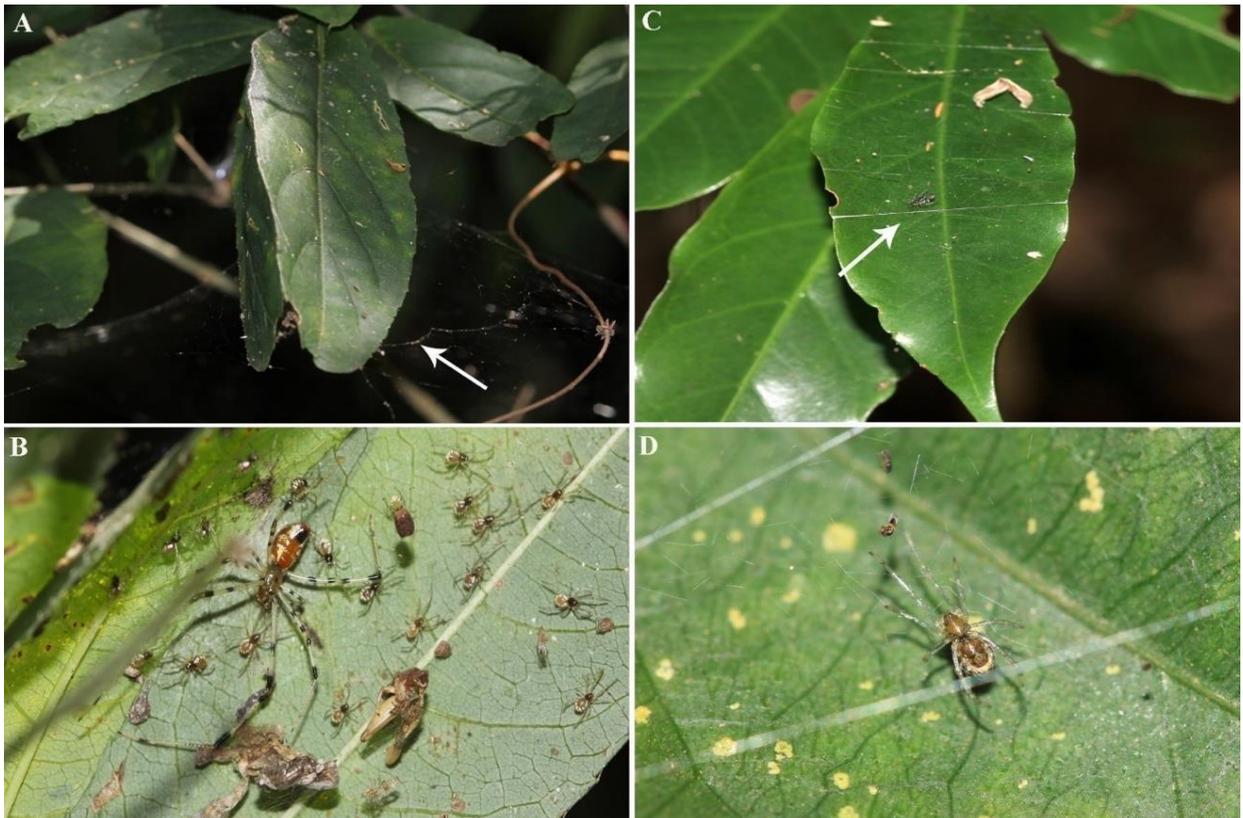


Figura 7. **A)** Refúgio de *C. compressa* construído na região abaxial da folha **B)** Fêmea adulta de *C. compressa* em refúgio com filhotes jovens (3° e 4° instar) **C)** Refúgio de jovem de *C. compressa* (3° e 4° instar), construído na parte adaxial da folha **D)** Filhote de *C. compressa* em seu refúgio após a dispersão. Fotos: Brenda Santiago.

Inimigos naturais

Embora não tenhamos encontrado aranhas parasitadas por vespas ectoparasitoides cenobiontes durante o período de estudo, cinco dos 22 ovissacos analisados foram atacados por vespas predadoras de ovos, correspondendo a 22.7% de taxa de predação. Os ataques destes predadores ocorrem em um período específico do ano, restritos aos meses de janeiro, fevereiro e março, correspondendo ao período quente, chuvoso e logo após a oviposição dos ovos pelas

fêmeas adultas. Os ovissacos sadios apresentam coloração clara, formato arredondado e estão usualmente sob cuidado materno, protegidas contra inimigos naturais logo abaixo do corpo da mãe (Fig. 8 A). Já os ovissacos atacados adquirem ao longo do tempo o formato (estruturas ovais aderidas umas nas outras) e a coloração (acinzentada) dos casulos da vespa predadora (Fig. 8 B). O comportamento de proteção do casulo, entretanto, não mudou mesmo após os predadores já terem se alimentado de toda a massa de ovos e construído seus casulos (Fig. 8 C). Obtivemos em laboratório nove vespas adultas, sendo que três ovissacos continham duas vespas, e um continha três (Fig. 8 D).

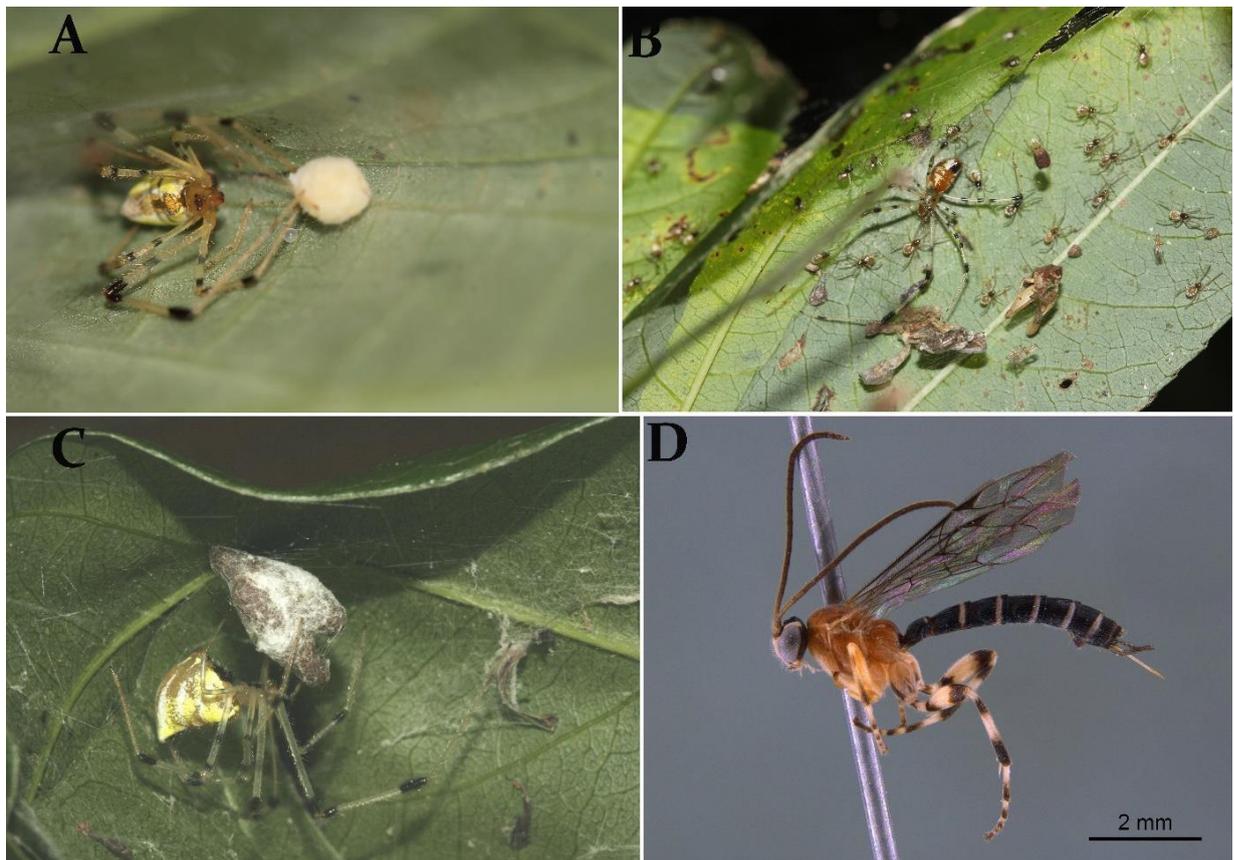


Figura 8. A) Fêmea adulta de *C. compressa* exibindo cuidado materno com o saco de ovos. B) Fêmea adulta de *C. compressa* exibindo cuidado materno com filhotes jovens no refúgio. C) Fêmea adulta de *C. compressa* exibindo cuidado materno com casulos de *Tromatobia* sp. D) Visão lateral de fêmea adulta de *Tromatobia* sp. Fotos: Brenda Santiago e João Vasconcellos Neto.

DISCUSSÃO

Demonstramos com nosso estudo a população de *C. compressa* não se distribui de maneira aleatória ao longo do ano, apresentando picos sucessivos e bem definidos nos diferentes estágios de desenvolvimento. Houve um aumento considerável no número de indivíduos durante os meses de abril e maio, coincidindo com o início do inverno, e durante esse período indivíduos jovens ainda se encontram juntos de suas mães e juvenis dispersam para construir seus próprios refúgios na vegetação, utilizando a superfície adaxial de uma única folha. O número de indivíduos diminui gradativamente ao longo do ano, apresentando uma taxa ainda menor durante os meses de setembro a dezembro, quando ocorre o pico de aranhas subadultas. Neste estágio de desenvolvimento, as aranhas utilizam duas folhas para a construção do refúgio e se mantêm protegidas na região abaxial das folhas. Além disso, machos e fêmeas foram encontrados próximos um ao outro, o que indicou que o período reprodutivo ocorre de dezembro a janeiro. Em janeiro, período com ausência de machos adultos, as fêmeas são encontradas cuidando de seus ovissacos dentro dos refúgios. Próximo ao período reprodutivo, a razão sexual é enviesada para fêmeas e o baixo número de machos encontrados pode estar relacionado ao fato de que estes deixam seus refúgios e movem-se pela vegetação à procura dos refúgios das fêmeas. A subamostragem de machos durante o período reprodutivo também foi reportada em estudos prévios envolvendo outras espécies de aranhas simpátricas (e.g., Messas et al. 2017).

A população de *C. compressa* apresentou apenas um ciclo reprodutivo ao longo do ano. Em aranhas, o pico de machos indica a proximidade da estação reprodutiva (ver Tretzel 1954; Aitchison 1984; Paquin e Dupérré 2001); além disso, a presença de fêmeas e machos adultos em refúgios próximos no verão sugere que *C. compressa* apresenta um padrão fenológico estenocrônico de verão (Tretzel 1954). Além da família Theridiidae, outras famílias de aranhas tecelãs (Filistatidae, Oecobiidae e Pholcidae) e não tecelãs (Scytodidae, Lycosidae e Salticidae)

apresentam o mesmo padrão fenológico, principalmente em regiões temperadas (Chatzaki et al. 1998). Na Serra do Japi, este padrão foi registrado por Villanueva-Bonilla et al. (2016) para a espécie *Selenops cocheleti* Simon, 1880 (Selenopidae), com pico de machos adultos em fevereiro. Machos adultos podem estar presentes até três meses em espécies estenocrônicas que ocorrem em locais com climas sazonais (Hendrickx & Maelfait 2003; Viera et al. 2007), o que é suportado pelo nosso estudo, visto que o primeiro indivíduo macho sendo registrado no mês de setembro.

As fêmeas de *C. compressa* apresentaram cuidado materno por cerca de cinco meses, desde a eclosão dos ovos, passando pela construção de ovissacos, até o estágio juvenil dos filhotes. O cuidado materno ocorre em diversas espécies de diferentes grupos de aranhas, como em *Aysha piassaguera* Brescovit, 1992 (Araneae: Anyphaenidae), cujas fêmeas controem ninhos dobrando folhas de gramíneas e cuidam dos ovissacos até o momento da eclosão dos ovos (Zanatta et al. 2016). Entretanto, o cuidado materno prolongado é restrito a poucos grupos de aranhas. Em *Aglaoctenus lagotis* Holmberg, 1876, as fêmeas carregam seus ovissacos usando o último par pernas e, após a eclosão dos ovos, os filhotes migram para a região dorsal do corpo da mãe, onde são alimentados por regurgitação (Stefani et al. 2011). Outras espécies do gênero *Chryso* também são conhecidas por exibirem cuidado materno prolongado (e.g., *C. venusta*, Yoshida 1993; *C. nigriceps*, Miller & Agnarsson 2005) (O. P. – Cambridge, 1882). Entretanto, até onde vai nosso conhecimento, nosso estudo é o primeiro que detalha aspectos da ecologia e do comportamento de cuidado materno em *C. compressa*. Segundo Agnarsson (2004), evidências do cuidado materno neste gênero, mesmo que escassas, ajudam a corroborar hipóteses de que o cuidado materno precede comportamentos de socialidade ao longo do tempo evolutivo.

Apesar dos esforços das fêmeas de *C. compressa*, mais de 20% dos ovos que estavam sob os cuidados materno foram predados por *Tromatobia* sp. Diferente de vespas parasitoides

de ovos (e.g., *Baeus* spp.), que atacam individualmente os ovos das aranhas, as larvas de *Tromatobia* sp. consomem toda a massa de ovos e, desta forma, causam maior impacto na população das aranhas. Anteriormente, Sobczak et al. (2012) encontraram treze ovissacos da aranha orbitela *Araneus omnicolor* (Keyserling, 1893) predados por uma espécie de *Tromatobia* também não identificada. Os ovissacos de *C. compressa* predados continham entre um e três predadores. Em contrapartida, Nielsen (1923) relatou que vespas desse gênero podem depositar até 14 ovos por ovissaco. Jiménez (1987) observou entre seis e nove indivíduos de *Tromatobia blancoi* Gauld, 1991 em cada ovissaco de *Araneus thaddeus* Hentz, 1847.

O comportamento da fêmea de *C. compressa* cuidando do ovissaco contendo casulos da vespa predadora é pouco conhecido no grupo das aranhas. A manipulação comportamental de hospedeiros induzidas por vespas parasitoides é amplamente conhecida (Eberhard 2000, Gonzaga et al. 2017). Entretanto, nestes casos a larva da vespa geralmente altera o comportamento do hospedeiro, induzindo a aranha parasitada a construir teias modificadas que são utilizadas pelas larvas para a construção do casulo. Essas estruturas modificadas resultam em proteção e, conseqüentemente, maior sobrevivência dos parasitoides. Casos de manipulação comportamental também ocorrem em outros artrópodes, como por exemplo, lagartas parasitadas da família Geometridae, cujos indivíduos parasitados tornam-se agressivos contra predadores ou induzem a construção de barreiras de seda que evitam a presença de hiperparasitoides (Grosman et al. 2008). De acordo com Gonzaga et al. (2020), esses mecanismos de manipulação ocorrem em benefício a uma diminuição do risco de morte do parasitoide ou predador durante a fase de pupa. Em *C. compressa*, entretanto, não há alteração de comportamento, visto que a aranha mantém seu cuidado materno, mantendo-se fixa sobre o ovissaco e protegendo-o como se não estivesse atacado. Embora exista evidente alteração morfológica no casulo, possivelmente a vespa utilize mecanismos de disfarce (e.g., camuflagem

química ou tátil) que enganem a aranha. Essa hipótese e estudos sobre a eficiência do cuidado de predadores exercido por aranhas são temas altamente desejáveis para investigações futuras.

De fato, revelamos por meio de nosso estudo como a população de *C. compressa* pode ser moldada por fatores bióticos (e.g., fenologia da espécie e presença de inimigos naturais). Além disso, observamos que aspectos da dinâmica populacional (e.g., fenologia e flutuação do número de indivíduos ao longo do tempo) parecem estar correlacionados com as variações climáticas de temperatura e precipitação. Outros estudos também já relataram correlações entre o clima e flutuação populacional de aranhas em regiões tropicais (Rossa-Feres et al. 2000; Romero & Vasconcellos-Neto 2003, 2005) e temperadas (Merrett 1967; Pickavance 2001), indicando que estas variáveis podem influenciar fortemente a fenologia das espécies. A presença de picos bem definidos dos diferentes estágios de desenvolvimento em *C. compressa*, coincidindo com as estações climáticas e aparentemente moldadas pela temperatura e precipitação corroboram estes estudos prévios com outras aranhas. Entretanto, ainda são necessários estudos adicionais para entender a magnitude dos efeitos destes fatores bióticos e abióticos sobre a população de *C. compressa*.

CONCLUSÃO GERAL

As interações entre vespas e aranhas tem atraído cada vez mais a atenção de pesquisadores, possibilitando estudos integrados de diferentes áreas (e.g., taxonomia, ecologia, comportamento e genética sob perspectivas evolutivas), e fazem parte de uma intrincada e complexa rede de interações. Desta forma, novos registros e dados sobre a ecologia destas interações são altamente desejáveis.

Essa dissertação adiciona à literatura sete novas interações envolvendo vespas parasitoides e aranhas de uma mesma família. Cabe ressaltar que todas as interações foram encontradas em um pequeno trecho de Mata Atlântica localizado próximo à base Ecológica da Serra do Japi em Jundiá (SP). Esta mesma área é provavelmente o local com maior número de registros de interações entre aranhas e vespas parasitoides do Brasil e tem sido extensivamente investigada há 15 anos por diferentes pesquisadores. Mesmo assim, em apenas dois anos, em meio à pandemia, encontramos um número considerável de novas interações. Isso demonstra que o esforço de pesquisa sobre este tema ainda é incipiente e muito promissor, possibilitando uma infinidade de investigações biológicas sob diferentes aspectos ecológicos e comportamentais. Por fim, espero que essa dissertação sirva como inspiração para jovens biólogos que tenham vontade de iniciar seus estudos sobre a ecologia de aranhas e, principalmente, sobre interações ecológicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, S. C.; Messas, Y. F.; Cicchi, P. J. 2010. Predation on newly metamorphosed toad *Rhinella ornata* (Anura: Bufonidae) by the spider, *Lycosa erythrognatha* (Araneae: Lycosidae). *Herpetology Notes*. 3:173–174.
- Agnarsson, I. 2004. On the relation of sociality and kleptoparasitism in theridiid spiders (Theridiidae, Araneae). *The Journal of Arachnology*. 30:181–188.
- Aitchison, C. W. 1984. Low temperature feeding by winter-active spiders. *The Journal of Arachnology*. 12:297–305.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic Insects*. Heinemann Educational: London (UK). 316 pp.
- Austin, A. D. 1984. The fecundity, development and host relationships of *Ceratobaeus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae) parasites of spider eggs. *Ecological Entomology*. 9:125–138.
- Austin, A. D. 1985. The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators with special reference to the Australian fauna. *Journal of Natural History*. 43:2691–2699.
- Auten, M. 1925. Insects associated with spider nests. *Annals of the Entomological Society of America*. 18: 240–250.
- Barrantes, G.; Eberhard, W. G.; Weng, J. L. 2008. Seasonal patterns of parasitism of the tropical spiders *Theridion evexum* (Araneae, Theridiidae) and *Allocyclosa bifurca* (Araneae, Araneidae) by the wasps *Zatypota petronae* and *Polysphincta gutfreundi* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Review Biological Tropical*. 56:749–754.

- Bilising, S. W. 1920. Quantitative studies in the food on spiders. *The Ohio Journal of Science*. 20:215–260.
- Blackledge, T. A.; Wenzel, J.W. 2001. Silk mediated defense by an orb web spider against predatory mud-dauber wasps. *Behaviour*. 138:155–171.
- Blackledge, T. A.; Coddington, J. A.; Gillespie, R. G. 2003. Are three-dimensional spider webs defensive adaptations? *Ecology Letters*. 6:13–18.
- Bristowe, W. S. 1958. *The world of spiders*. Collins: London.
- Buckup, E. H.; Marques, M. A. L.; Ott, R. 2006. Três espécies novas de *Achaearanea* (Araneae, Theridiidae) do Brasil ocorrentes em serapilheira. *Iheringia, Série Zoologia*. 96:61–64.
- Cardoso, P.; Pekár, S.; Jocque, R., Coddington, J. A. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE*. 6:e21710.
- Chatzaki, M.; Lymberakis, P.; Markakis, G.; Mylonas, M. 2005. The distribution of ground spiders (Araneae, Gnaphosidae) along the altitudinal gradient of Crete, Greece: Species richness, activity and altitudinal range. *Journal of Biogeography*. 32: 813–831.
- Conley, M. R. 1985. Predation versus resource limitation in survival of adult burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Oecologia*. 67:71–75.
- Crouch, T. E.; Lubin, Y. 2000. Effects of climate and prey availability on foraging in a social spider, *Stegodyphus mimosarum* (Araneae, Eresidae). *The Journal of Arachnology*. 28:158–168.
- De Sordi, S. J. 1996. Ecologia de populações da aranha *Porrmosa lagotis* (Lycosidae) nas Reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Jundiá (SP). [Dissertação] Mestrado em Ecologia. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.

- Dias, M. D. F. R., Rios, V. P., Vasconcellos-Neto, J., Viera, C. 2021. Matricidy in five species of the genus *Anelosimus* (Araneae: Theridiidae). *Behaviour*. 159: 377–384.
- Dias, S. C.; Carvalho, L. S.; Bonaldo, A. B.; Brescovit, A. D. 2009. Refining the establishment of guilds in Neotropical spiders (Arachnida: Araneae). *Journal of Natural History*. 44:219–239.
- Dubois, J.; Rollard, C.; Villemant, C.; Gauld, I. D. 2002. The phylogenetic position of parasitoids of spiders within Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae). In: Samu, F. Szinetár, C. S. (eds.) *Proceedings of the 20th European Colloquium of Arachnology*, Budapest, Hungria: Plant Protection Institute and Berzsenyi College Press. pp. 27–35.
- Eberhard, W. G. 2000 a. The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research*. 9: 220–240.
- Eberhard, W. G. 2000 b. Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*. 406: 255–256.
- Eberhard, W. G. 2001. Under the influence: webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepicemis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *The Journal of Arachnology*. 29:354–366.
- Eberhard, W.G. 2010. Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. *Animal Behaviour*. 79:375–383.
- Eberhard, W. G; Gonzaga, M. O. 2019. Evidence that *Polysphincta*-group wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) use ecdysteroids to manipulate the web-construction behaviour of their spider hosts. *Biological Journal of the Linnean Society*. 127: 429–471.

- Elias, D. O.; Andrade, M. C. B.; Kasumovic, M. M. 2011. Dynamic population structure and the evolution of spider mating systems. In: Casas J (ed.). *Advances in Insect Physiology*. Academic Press: Burlington. pp. 65–114.
- Fincke, O. M.; Higgins, L.; Rojas, E. 1990. Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *The Journal of Arachnology*. 18:321–329.
- Foelix, R. F. 2010. *Biology of Spiders*. Third Edition. Oxford University Press: Oxford (NJ). 432 pp.
- Fritz, R. S. 1982. Selection for host behavior modification by insect parasitoids. *Evolution*. 36:283–288.
- Gauld, I. D.; Ugalde, J. A. G.; Hanson, P. 1998. Guía de los Pimplinae de Costa Rica (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Revista de Biología Tropical*. 46:1–189.
- Gauld, I. D. 2000. The re-definition of *Pimpline* genus *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) with a description of a plesiomorphic new Costa Rica species. *Journal of Hymenoptera Research*. 9:213–219.
- Gauld, I. D.; Dubois, J. 2006. Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology*. 31:529–564.
- Gentry, G. L.; Dyer, L. A. 2002. On the conditional nature of neotropical caterpillar defenses against their enemies. *Ecology*. 83:3108–3119.
- Gerling, D.; Roitberg, B. D.; Mackauer, M. 1990. Intraspecific defense of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* – influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera, Aphelinidae). *Journal of Insect Behavior*. 3: 501–514.

- Giunti, G.; Canale, A.; Messing, R. H.; Donati, E.; Stefanini, C.; Michaud, J. P.; Benelli, G. 2015. Parasitoid learning: current knowledge and implications for biological control. *Biological Control*. 90:208–219.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press: Princeton (NJ). 473 pp.
- Gonzaga, M. O.; Leiner, N. O.; Santos, A. J. 2006. On the stick cobwebs of two theridiid spiders (Araneae: Theridiidae). *Journal of Natural History*. 40:293–306.
- Gonzaga, M. O.; Sobczak, J. F. 2007. Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae: Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften*. 94:223–227.
- Gonzaga, M. O.; Sobczak, J. F.; Penteado-Dias, A. M.; Eberhard, W. G. 2010. Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* e *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethology Ecology & Evolution*. 22:151–165.
- Gonzaga, M. O.; Sobczak, J. F. 2011. Behavioral manipulation of the orb-weaver spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) by *Acrotaphus chedelae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomology Science*. 14:220–223.
- Gonzaga, M. O.; Kloss, T. G.; Sobczak, J. F. 2017. Host behavioural manipulation of spiders by ichneumonid wasps. In: Viera, C; Gonzaga, M. O. (eds.) *Behaviour and ecology of spiders: contributions from the neotropical region*. Springer: New York (US). pp. 417–434.
- Gonzaga, M. O.; Quero Jr, A.; Moura, R. R.; Nascimento, A. L.; Meira, F. A.; Pitilin, R. B.; Xavier, G. M. 2020. Ecologia e comportamento de aranhas. In: Vasconcelos, H. L. (ed.).

Ecologia e conservação dos cerrados, campos e florestas do Triângulo Mineiro e Sudeste de Goiás. 1 ed. Regência e Arte: Uberlândia. pp. 221-242.

Groaman, A. H.; Janssen, A.; De Brito, E. F.; Cordeiro, E. G.; Colares, F.; Fonseca, J. O.; Lima, E. R.; Pallini, A.; Sabelis, W. 2008. Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. PLoS ONE. 3:e2276.

Halaj, J.; Ross, D. W.; Moldenke, A. R. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. The Journal of Arachnology. 26:203–220.

Hanson, P. E.; Gauld, I. D. 2006. Hymenoptera de la Región Neotropical. American Entomological Institute, Gainesville, Florida, USA.

Helsdingen, P. J. V. 2011. Spiders in a hostile world (Arachnoidea, Araneae). Arachnological Communications. 40:55–64.

Hendrickx, F.; Maelfait, J. P. 2003. Life cycle, reproductive patterns and their year-to-year variation in a field population of the wolf spider *Pirata piraticus* (Araneae, Lycosidae). The Journal of Arachnology. 31:331–339.

Henry, L. M.; Roitberg, B. D.; Gillespi, D. R. 2006. Covariance of phenotypically plastic traits induces an adaptive shift in host selection behaviour. Proceedings of the Royal Society B. 273:2893–2899.

Henry, L. M.; Ma BO; Roitberg, B. D. 2009. Size mediated adaptive foraging: a host-selection strategy for insect parasitoids. Oecologia. 161:433–445.

Heiling, A. M.; 1999. Why do nocturnal orb-web spiders (Araneidae) search for light? Behavioral Ecology & Sociobiology. 46:43–49.

- Hieber, C. S. 1985. The "insulation" layer in the cocoons of *Argiopeaurantia* (Araneidae: Araneae). *Journal of Thermal Biology*. 10:171–175.
- Hieber, C. S.; Uetz, G. W. 1990. Colony size and parasitoid load in two species of colonial *Metepeira* spiders from Mexico (Araneae: Araneidae). *Oecologia*. 82:145–150.
- Hieber, C. S. 1992. Spider cocoons and their suspension systems as barriers to generalist and specialist predators. *Oecologia*. 91:530–535.
- Horváth, R.; Lengyel, S.; Szinetár, C.; Jakab, L. 2005. The effect of prey availability on spider assemblages on European black pine (*Pinus nigra*) bark: spatial patterns and guild structure. *Canadian Journal of Zoology*. 83:324–335.
- Jackson, R. R. 1992. Eight-legged tricksters. Spiders that specialize in catching other spiders. *Bio Science*. 42:590–598.
- Jiménez, M. L. 1987. Relaciones biológicas entre arañas y avispas. *Folia Entomologica Mexicana*. 73:173–183.
- Kloss, T. G.; Gonzaga, M. O.; Roxinol, J. A. M.; Sperber, C. F. 2016. Attack Behavior of Two Wasp Species of the *Polysphincta* Genus Group (Hymenoptera, Ichneumonidae) on their Orb-Weaver Spider Hosts (Araneae, Araneidae). *Journal of Insect Behavior*. 29:315–324.
- Kloss, T. G.; Gonzaga, M. O.; de Oliveira, L. L.; Sperber, C. F. 2017. Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. *PLoS ONE*. 12:e0171336.
- Kohler, R. E. 2002. Landscapes and labscapes: exploring the lab-field border in biology. Second edition. University of Chicago Press: Chicago (IL).

- Korenko, S.; Pekár, S. 2011. A parasitoid wasp induces overwintering behavior in its spider host. *PLoS ONE*. 6:e24628.
- Korenko, S.; Korenková, B.; Satrapová, J. 2015. Modification of *Tetragnatha montana* (Araneae: Tetragnathidae) web architecture induced by larva of the parasitoid *Acrodactyla quadrisculpta* (Hymenoptera: Ichneumonidae, *Polysphincta* genus-group). *Zoological Studies*. 54:40.
- Koski, D. A.; Koski, A. P. V.; Merçon, L.; Messas, Y. F. 2013. *Hemidactylus mabouia* (Tropical House Gecko). Predation. *Herpetological Review*. 44:509.
- Kuebbing, S. E.; Nuñez, M. A. 2015. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology*. 21:926–934.
- Leitão-Filho, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: Morellato LPC, editor. *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil*. UNICAMP/FAPESP: Campinas (SP). pp. 40–62.
- Lóiacono, M. S.; Margaría, C. B. 2004. Las especies del género *Baeus* (Hymenoptera: Scelionidae) endoparasitoides de ootecas de arañas en la región neotropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 20:83–90.
- Masner, L. 1976. Revisionary notes and keys to world genera of Scelionidae (Hymenoptera: Proctotrupeoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 67:1–87.
- Matsumoto, R.; Konishi, K. 2007. Life histories of two ichneumonid parasitoids of *Cyclosa octotuberculata* (Araneae): *Reclinervellus tuberculatus* (Uchida) and its new sympatric congener (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Entomological Science*. 10:267–278.

- Matsumoto, R. 2009. “Veils” Against predators: modified web structure of a host spider induced by an Ichneumonidae parasitoid, *Brachyzopus nikoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior*. 22:39–48.
- Matsumoto, R., Takasuka, K. 2010. A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Zootaxa*. 2522:1-43.
- Matsumoto, R. 2016. Molecular phylogeny and systematics of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Systematic Entomology*. 41:854–864.
- McLachlan, A. 1999. Parasites promote mating success: the case of a midge and a mite. *Animal Behavior*. 57:1199–1205.
- Messas, Y. F.; Souza, H. S.; Gonzaga, M. O.; Vasconcellos-Neto, J. 2014. Spatial distribution and substrate selection by the orb-weaver spider *Eustala perfida* Mello-Leitão 1947, (Araneae: Araneidae). *Journal of Natural History*. 48:2645–2660.
- Messas, Y. F. 2014. História natural e ecologia populacional de *Eustala perfida* Mello-Leitão, 1947 (Araneae, Araneidae) na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo – Brasil. [Dissertação] Mestrado em Biologia Animal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Messas, Y. F.; Sobczak, J. F.; Vasconcellos-Neto, J. 2017 a. An alternative host of *Hymenoepimecis japi* (Hymenoptera, Ichneumonidae) on a novel family (Araneae, Araneidae), with notes on behavioral manipulations. *Journal of Hymenoptera Research*. 60:111–118.
- Messas, Y. F.; Souza, H. S.; Gonzaga, M. O.; Vasconcellos-Neto, J. 2017 b. Population dynamics of the bark-dwelling spider *Eustala perfida* Mello-Leitão, 1947 (Araneidae). *Journal of Natural History*. 51:2661– 2679.

- Miller, J.; Agnarsson, I. 2005. A redescription of *Chryso nigriceps* (Araneae, Theridiidae) with evidence for maternal care. *The Journal of Arachnology*. 33:711–714.
- Morellato, L. P. C.; Alberti, L. F.; Hudson, I. L. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. Pp. 357–371. In: Hudson, I. L.; Keatley, M. (eds.). *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*. Springer: Netherlands.
- Moura, R. R.; Pitilin, R. B.; Buschini, M. L. 2019. Specialisation in prey capture drives coexistence among sympatric spider-hunting wasps. *Ecological Entomology*. 44:639–647.
- Nielsen, E. 1923. Contributions to the life history of the Pimpline spider parasites (*Polysphincta*, *Zaglyptus*, *Tromatobia*) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomologiske Meddelelser*. 14:10–205.
- Nielsen, E. 1932 a. The biology of spiders 1: 1–248. Levin & Munksgaard, Copenhagen.
- Nielsen, E. 1932 b. The biology of spiders 2: 1–725. Levin & Munksgaard, Copenhagen.
- Nyffeler, M.; Knörnschild, M. 2013. Bat predation by spiders. *PLoS ONE*. 8:e58120.
- Nyffeler, M.; Birkhofer, K. 2017. An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. *The Science of Nature*. 104: 1–12.
- Ogden, J.; Powell, J. A. 1979. A quantitative description of the forest vegetation on an altitudinal gradient in the Mount Field National Park, Tasmania, and a discussion of its history and dynamics. *Australian Journal of Ecology*. 4:293–325.
- Olive, C. 1981. Optimal phenology and body-size of orb-weaving spiders: foraging constrains. *Oecologia*. 49:83–87.

- Paquin, P.; Dupérré, N. 2001. On the distribution and phenology of *Argyrodes fictilium* (Araneae, Theridiidae) at its Northern limit of North America. *The Journal of Arachnology*. 29:238–243.
- Peck, D. C. 1999. Seasonal fluctuations and phenology of *Prosapia spittlebugs* (Homoptera: Cercopidae) in upland pastures of Costa Rica. *Environmental Entomology*. 28:372–386.
- Pickavance, J. R. 2001. Life-cycles of four species of *Pardosa* (Araneae, Lycosidae) from the Island of Newfoundland, Canada. *The Journal of Arachnology*. 29:367–377.
- Pinto, H. S. 1992. Clima da Serra do Japi. In: Morellato LPC (ed.). *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil*. UNICAMP/FAPESP: Campinas (SP). pp. 30–38.
- Prado, A. W.; Baptista, R. L. C. 2021. Diversity and composition of the spider fauna in a semideciduous Atlantic forest area in Rio de Janeiro state, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. doi:10.1080/01650521.2021.1993674.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. First edition. London: Chapman & Hall. 470p.
- Rana, M. A.; Shabnam, M.; Rana, N.; Sultana, T.; Sultana, S.; Kanwal, S.; Ahmad, I. 2016. Population dynamics of ground dwelling spider genera among mustard crop. *Journal Biodiversity of Environmental Sciences*. 8:114–123.
- Ricklefs, R. E. 2010. Interações de espécies. In: *A Economia da Natureza*. 6ed. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro. pp. 255–307.
- Riechert, S. E.; Gillespie, R. G. 1986. Habitat choice and utilization in the web-building spiders. In: Shear, W. A (ed.). *Spiders: Webs, Behavior, and Evolution*. Stanford University Press: Stanford. pp. 23–48.

- Rodrigues, R. R. 1986. Levantamento Florístico e Fitossociológico das Matas da Serra do Japi, Jundiá, SP. [Dissertação] Mestrado em Biologia Animal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Romero, G. Q.; Vasconcellos-Neto, J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). *The Journal of Arachnology*. 31:297–304.
- Romero, G. Q.; Vasconcellos-Neto, J. 2005 a. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in south-east Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 28:171–178.
- Romero, G. Q.; Vasconcellos-Neto, J. 2005 b. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). *Journal of Ecology*. 74:12–21.
- Rossa-Feres, D. D. C.; Romero, G. Q.; Gonçalves-de-Freitas, E.; Feres, R. J. F. 2000. Reproductive behavior and seasonal occurrence of *Psecas viridipurpureus* (Salticidae, Araneae). *Revista Brasileira de Biologia*. 60:221–228.
- Sandvik, H.; Erikstad, E.; Sæther, B. E. 2012. Climate affects seabird population dynamics both via reproduction and adult survival. *Marine Ecology - Progress Series*. 454:273–284.
- Schaefer, M. 1976. An analysis of diapause and resistance in the egg stage of *Floronia bucculenta* (Araneae: Linyphiidae). *Oecologia*. 25:155–174.
- Shaw, M. R.; Aeschlimann, J. P. 1994. Host ranges of parasitoids (Hymenoptera: Braconidae and Ichneumonidae) reared from *Epermenia chaerophyllella* (Goeze) (Lepidoptera: Epermeniidae) in Britain, with description of a new species of *Triclistus* (Ichneumonidae). *Journal of Natural History*. 28:619–629.

- Sobczak, J. F.; Loffredo, A. P. S.; Pentead-Dias, A. M.; Gonzaga, M. O. 2009. Two new species of *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Pimplinae) with notes on their spider hosts and behavior manipulation. *Journal of Natural History* 43:2691–2699.
- Sobczak, J. F.; Loffredo, A. P. S.; Sobczak, J. C. M. S. M. 2012. First record of egg sac predation of the wasp *Tromatobia* sp. Foster, 1869 (Hymenoptera: Ichneumonidae) upon *Araneus omnicolor* (Keyserling, 1893) (Araneae: Araneidae). *Revista Ibérica de Aracnología*. 20:113–115.
- Sobczak, J. F., Sobczak, J. C M. S. M.; Messas, Y. F.; Souza, H. S.; Vasconcellos-Neto J. 2014. A new record of a host-parasitoid interaction: *Hymenoepimecis veranii* Lofredo & Pentead-Dias, 2009 (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitizing *Araneus orgaos* Levi, 1991 (Araneae: Araneidae). *Journal Insect Behavioral*. 27:753–758.
- Sobczak, J. F.; Villanueva-Bonilla, G. A.; Pádua, D. G. D.; Messas, Y. F. 2017. The wasp *Flacopimpla varelae* Gauld (Ichneumonidae: Pimplinae), parasitoid of the spider *Achaearanea tingo* Levi (Theridiidae: Theridiinae), with description of the male wasp. *Zootaxa*. 4365:594 –599.
- Sobczak, J. F.; Arruda, I. D. P.; Pádua, D. G.; Villanueva-Bonilla, G. A. 2019. Parasitism in *Theridion* sp. (Araneae: Theridiidae) by *Zatypota riverai* Gauld, 1991 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *The Journal of Arachnology* 47:266–270.
- Solomon, M. E. 1980. Dinâmica de populações São Paulo (Brasil). Editora Pedagógica e Universitária Ltda-EPU: São Paulo.
- Stefani, V.; Del-Claro, K.; Silva, L. A.; Guimarães, B.; Tizo-Pedroso, E. 2011. Mating behaviour and maternal care in the tropical savanna funnel-web spider *Aglaoctenus lagotis* Holmberg (Araneae: Lycosidae). *Journal of Natural History*. 45:1119–1129.

- Takasuka, K.; Matsumoto, R.; Ohbayashi, N. 2009. Oviposition behavior of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae), an ectoparasitoid of *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae). *Entomological Science*. 12:232–237.
- Takasuka, K.; Matsumoto, R. 2011. Lying on the dorsum: unique host-attacking behaviour of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of Ethology*. 29:203–207.
- Takasuka, K.; Yasui, T.; Ishigami, T.; Nakata, K.; Matsumoto, R.; Ikeda, K.; Maeto, K. 2015. Host manipulation by an ichneumonid spider-ectoparasitoid that takes advantage of preprogrammed web building behaviours for its cocoon protection. *Journal of Experimental Biology*. 218:2326–233.
- Tretzel, E. V. 1954. Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. 42:634–691.
- Turnbull, A. L. 1964. The search for prey by a web-building spider *Achaearanea tepidariorum* (C.L. Koch) (Araneae, Theridiidae). *Canadian Entomology*. 96:568–579.
- Turnbull, A. L. 1966. A population of spiders and their potential prey in an overgrazed pasture in eastern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*. 44:557–583.
- Turnbull, A. L. 1973. Ecology of the true Spiders (Araneomorphae). *Annual Review of Entomology*. 18:305–384.
- Valerio, C. E. 1971. Parasitismo en huevos de araña *Achaearanea tepidariorum* (Koch) (Aranea: Theridiidae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 18:99–106.
- Vargas, R.; Rodríguez, S. 2008. Dinámica de poblaciones. In: Ripa, R., Larral, P. (eds.) *Manejo de plagas en paltos y cítricos*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, INIA, Ministerio de Agricultura. Chile: Centro Regional de Investigación La Cruz. pp. 99–101.

- Viera, C.; Costa, F. G.; Ghione, S.; Benamú-Pino, M. A. 2007. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Araneae, Theridiidae) from Uruguay. *Studies Neotropical Fauna and Environment*. 42:145–153.
- Villanueva-Bonilla, G. A.; Vasconcellos-Neto, J. 2016. Population dynamics and phenology of the wall crab spider *Selenops cocheleti* Simon, 1880 (Araneae: Selenopidae) in Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 51:215–230.
- Villanueva-Bonilla, G. A.; Onody, H. C.; Santos, B. F.; Vasconcellos-Neto, J. 2016. First record of egg sac predation on a wall crab spider Selenopidae (Araneae) by the wasp *Camera lunavenatrix* sp. n. (Ichneumonidae, Cryptinae). *Journal of Hymenoptera Research*. 49:65–79.
- Villanueva-Bonilla, G. A.; Safuan-Naide, S.; Vasconcellos-Neto, J. 2018. Population dynamics and phenology of two congeneric and sympatric lynx spiders *Peucetia rubrolineata* Keyserling, 1877 and *Peucetia flava* Keyserling, 1877 (Oxyopidae). *Journal of Natural History*. 52:361–376.
- Villanueva-Bonilla, G. A., Messas, Y. F., Souza, H. S., Gonzaga, M. O., Brescovit, A. D., Vasconcellos-Neto, J. 2021. Trunk structural complexity determines the diversity of bark-dwelling spiders in a tropical forest. *Ethology Ecology & Evolution*. 33: 108–124.
- Vlijm, L.; Kessler-Geschiere, A. M. 1967. The Phenology and Habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Animal Ecology*. 36:31–56.
- Vinson, S. B. 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts, p. 14-18. In: P. W. Price (ed.), *Evolutionary strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum Press, N. Y.

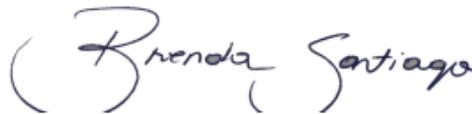
- Weng, J. L.; Barrantes, G. 2007. Natural history and larval behavior of the parasitoid *Zatypota petronae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Hymenoptera Research*. 16:326–335.
- Wickler, W. 1976. Evolution-oriented ethology, kin selection, and altruistic parasites. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 42: 200–214.
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press: Cambridge (UK). 328 pp.
- Witt, P. N. 1971. Drugs alter web-building of spiders: a review and evaluation. *Behaviour Science*. 16:98–113.
- Wolf, S. G.; Sydeman, W. J., Hipfner, J. M., Abraham, C. L.; Tershy, B. R.; Croll, D. A. 2009. Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's auklet. *Ecology*. 90:742–753.
- World Spider Catalog. 2022. *World Spider Catalog*. Version 23.5. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on 24/07/2022. doi: 10.24436/2.
- Yoshida, H. 1993. East Asian Species of the Genus *Chryso* (Araneae: Theridiidae). *Acta Arachnologica*. 42:27–34.
- Zanatta, M. F. 2016. História natural, seleção de folhas e locais para nidificação e efeito do cuidado materno em *Aysha piassaguera* Brescovit, 1992 (Araneae: Anyphaenidae) na Serra do Japi, Jundiá - SP, Brasil. [Dissertação] Mestrado em Biologia Animal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Zitani, N. M.; Shaw, S. R. 2002. From meteors to death stars: variations on a silk thread (Hymenoptera: Braconidae: Meteorinae). *American Entomologist*. 48:228–23.

ANEXOS

DECLARAÇÃO DE BIOÉTICA

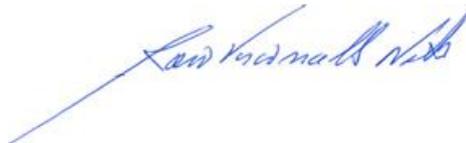
Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Dissertação de Mestrado, intitulada “INTERAÇÕES ENTRE VESPAS PARASITÓIDES / PREDADORES E ARANHAS CONSTRUTORAS DE TEIAS TRIDIMENSIONAIS (THERIDIIDAE) NA SERRA DO JAPI, JUNDIAÍ, SÃO PAULO”, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura:



Nome do(a) aluno(a): BRENDA KELLY SOUZA SANTIAGO

Assinatura:

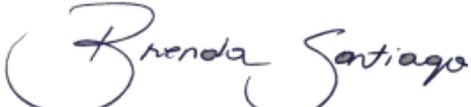


Nome do(a) orientador(a): JOÃO VASCONCELLOS NETO

Data: 26/09/202

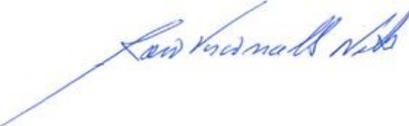
Declaração de direitos autorais

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada INTERAÇÕES ENTRE VESPAS PARASITOIDES / PREDADORES E ARANHAS CONSTRUTORAS DE TEIAS TRIDIMENSIONAIS (THERIDIIDAE) NA SERRA DO JAPI, JUNDIAÍ, SÃO PAULO , não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora. Campinas,

Assinatura : 

Nome do(a) autor(a): Brenda Kelly Souza Santiago

RG n.º 2007935124-1

Assinatura : 

Nome do(a) orientador(a): João Vasconcellos Neto

RG n.º 6.014. 723-4