

Coexistência Entre Predadores: Estratificação Vertical de Teias em Duas Espécies de Aranhas Congenéricas (Araneae: Theridiidae)

DANIEL DA ROCHA SILVEIRA¹ E HILTON FERREIRA JAPYASSÚ²

¹Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

²Instituto Butantan

Espécies congêneres e simpátricas apresentam grande probabilidade de sobreposição em vários aspectos de seu nicho, e portanto são um bom objeto para o estudo de estratégias de coexistência. Estudamos duas espécies do gênero *Achaearaneae* nas margens de um córrego na Reserva CUASO, Cidade Universitária, USP - São Paulo, avaliando a densidade populacional, o ritmo de atividade, parâmetros da teia, a distribuição vertical dos indivíduos e dados de morfometria corporal. Os resultados mostram uma estratificação vertical entre as espécies, ficando a menor delas (*A. spn*) ao nível do solo e a maior (*A. cinnabarina*) um pouco acima. Não há sobreposição de tamanho corporal entre as espécies, o que provavelmente leva a uma redução na competição por recursos alimentares. Novos estudos são necessários para se avaliar a existência e a natureza da competição entre tais espécies, e para estimar o quanto as diferenciações parciais de nicho facilitam a coexistência entre elas.

Descritores: Teias. Predadores. Aranhas. Achaearaneae.

Coexistence of predators: vertical distribution of the webs of two congeneric species of spiders. Due to the high probability of niche superposition, sympatric and congeneric species are a good model to the study of coexistence strategies. We studied two *Achaearaneae* species (*A. cinnabarina* and *A. spn*) living along a water stream at CUASO reserve, University of São Paulo, Brazil. We evaluated population density, activity rhythm, web parameters, vertical distribution and body morphometry. Our results show a vertical stratification between the species, the smallest one (*A. spn*) choosing the lower places, in contact with the litter. A clear cut size distinction between these species may facilitate coexistence, helping to reduce dietary superposition. Studies are necessary in order to evaluate the existence and nature of the competition between these species. Also it is unclear how much the niche differentiations observed between these species help them to coexist in the same area.

Index terms: Webs. Predators. Spiders. Achaearaneae.

A competição entre os organismos é um tema central tanto na ecologia quanto nas teorias evolutivas, e sua existência afeta tanto coespecíficos (Griffith & Poulsen, 1993) quanto heteroespecíficos (Hairston, 1980). Entre as aranhas, no entanto, sua importância na estruturação de comunidades ou na dinâmica de populações tem sido questionada, com base

principalmente na escassez de dados empíricos que corroborem tal influência (revisão em Wise, 1993, pp. 58-65; mas veja Spiller, 1984a, 1984b).

Agradecemos às professoras Erica Buckup e Maria Aparecida Marques, que gentilmente identificaram os exemplares. Agradecemos também à professora Marico Meguro por facilitar o acesso à reserva do CUASO, e a dois revisores anônimos, por suas críticas e sugestões. A realização deste trabalho contou com um auxílio à pesquisa da FAPESP para Hilton Ferreira Japyassú, processo núm.99/04442-9. Agradecemos especialmente a César Ades pela acolhida em seu laboratório.

Daniel da Rocha Silveira, Instituto de Biociências, USP. Rua do Matão, travessa 14, 321. São Paulo - SP. Hilton Japyassú, Laboratório de Artrópodes, Instituto Butantan. Av. Vital Brazil 1500. São Paulo - SP. 05503-900; e-mail: japyassu@butantan.gov.br

Parece claro que o papel da competição deve ser tanto maior quanto mais ampla a sobreposição entre os recursos utilizados pelos organismos que competem, o que deve ser tão mais frequente quanto mais próximos filogeneticamente forem tais competidores (v. p.ex., Begon, Harper, Townsend, 1996, pp. 211-214 e ss.; Uetz, 1977). Tretzel (1955) considera a competição interespecífica como a principal causa do isolamento ecológico entre espécies proximamente relacionadas, sugerindo que diferenças no período reprodutivo, na utilização horizontal do habitat e nos períodos de atividades sejam as adaptações mais comuns que permitam a coexistência competitiva entre aranhas.

Neste trabalho investigamos o uso do habitat por duas espécies de *Achaearaneae* (Araneae, Theridiidae) muito abundantes na mata. As teias de ambas as espécies apresentam as estruturas típicas das teias na família theridiidae: fios âncora, que partem do lençol superior e/ou refúgio e se fixam no substrato inferior, e sapatas adesivas na base de tais fios (Fig. 1). Na natureza, ambas as espécies constroem seu refúgio dentro de folhas secas enroladas (como na Fig. 1B). A teia de *A. cinnabarina* apresenta um lençol elaborado, tridimensional, da periferia do qual partem os fios âncora (Fig. 1A); já *A. spn* não possui tal lençol, e os fios âncora partem diretamente da borda inferior do refúgio.

As espécies são congêneras e ocorrem precisamente no mesmo ambiente (preferencialmente nas bordas de um córrego, no extrato herbáceo), de modo que existe grande possibilidade de competição por recursos entre ambas. O estudo pretende ser uma primeira abordagem à questão da competição entre tais espécies, avaliando apenas as possibilidades de sobreposição de nicho entre elas no que diz respeito ao uso do espaço.

A família Theridiidae é composta por aproximadamente 140 gêneros, dos quais a maioria é pouco conhecida. Sua principal característica diagnóstica é a presença de um “pente” de pêlos no tarso da perna quatro, mas mesmo esta característica pode estar ausente em alguns gêneros (p.ex., *Argyrodes*, veja Levi &

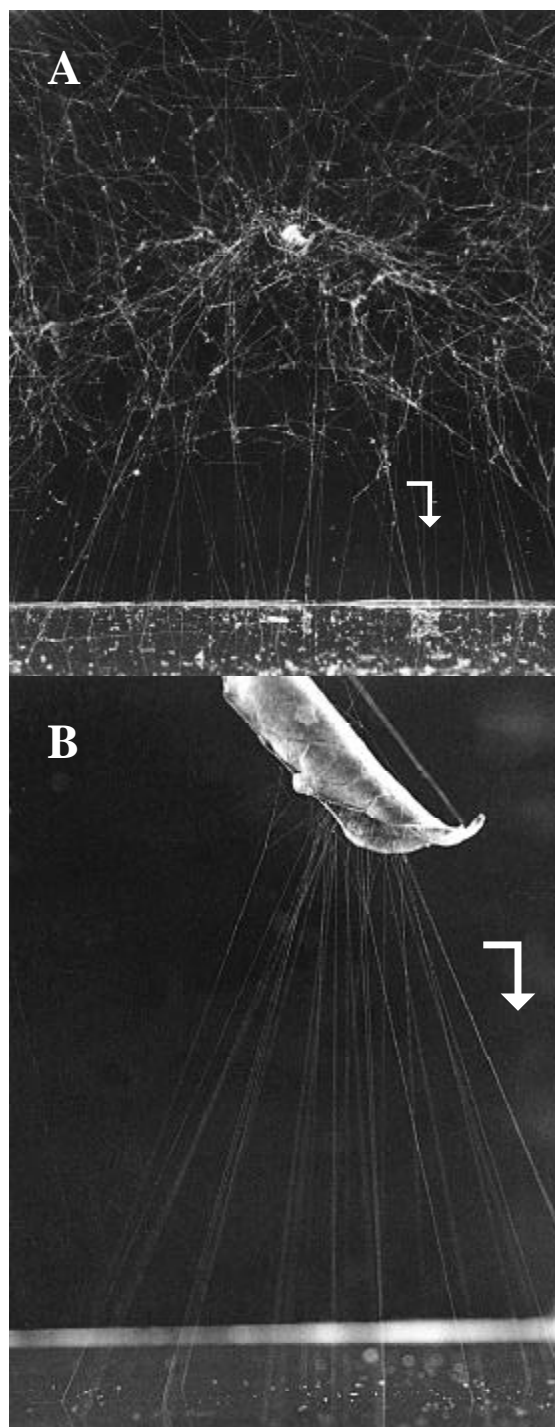


Figura 1. A. Teia de *Achaearaneae cinnabarina* com a aranha no centro do lençol) e B. teia de *A. spn*, em caixas acrílicas no laboratório. As setas apontam para um fio âncora. Na base dos fios âncoras se encontra uma delicada faixa com gotículas adesivas (sapatai), pouco visível, através da qual a aranha captura presas cursoriais.

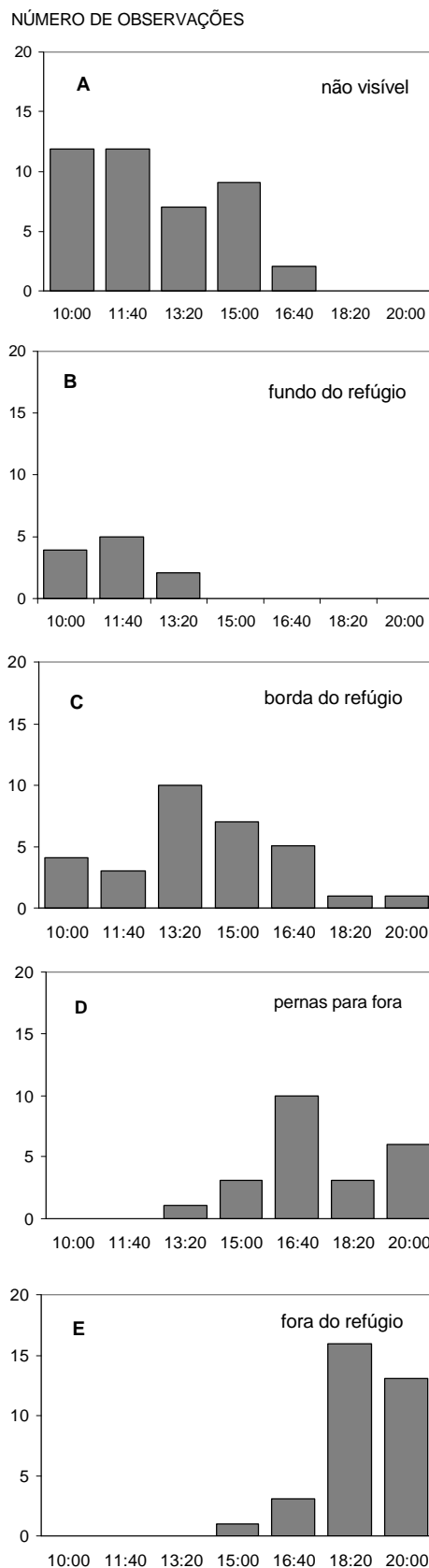
Levi, 1962). Sua teia é geralmente composta por uma malha tridimensional irregular da qual partem fios que se fixam ao substrato e que possuem gotículas adesivas em sua porção terminal (sapata adesiva). A aranha se aloja em meio à malha irregular de fios, muitas vezes dentro de um refúgio composto por uma folha curvada, ou ornado com restos de plantas e/ou presas; este refúgio é sustentado por um ou mais fios reforçados que o prendem superiormente a um suporte. Os fios com gotículas adesivas em sua extremidade e presos ao substrato inferior (ou a estruturas periféricas) se rompem quando uma presa se prende a eles, permitindo que a aranha puxe seu alimento em direção ao refúgio. Sua alimentação é composta principalmente por artrópodes cursoriais que aderem à porção viscosa da armadilha (Foelix, 1996).

Métodos

O estudo foi desenvolvido na reserva Cidade Universitária Armando de Salles Oliveira (CUASO), no campus da USP, na cidade de São Paulo-SP, Brasil. Esta reserva ocupa uma área de 102.100 m², quase totalmente coberta por floresta subtropical, a qual está localizada em uma depressão do terreno, com altitude variando entre 735 e 765m (Rossi, 1994). No fundo deste vale se origina uma nascente, fonte de um córrego de fluxo variável que margeia a área estudada. As populações de *A. cinnabarina* e *A. spn*, localizadas às margens desse córrego, foram analisadas em três principais aspectos: período de atividade, parâmetros da teia e morfometria dos indivíduos.

Para a coleta dos dados referentes ao período de atividade foram registradas a postura e a atividade de 10 espécimes de *A. cinnabarina*. As posturas foram classificadas em 5 categorias: (1) no fundo do refúgio, (2) na borda do refúgio, (3) com pernas para fora do refúgio, (4) fora do refúgio e (5) não visível. Os episódios de atividade eram descritos *ad libitum*. Para o registro do ritmo de atividade o dia foi dividi-

Figura 2. Posições de *A. cinnabarina* (não visível, no fundo do refúgio, na borda do refúgio, com pernas para fora e fora do refúgio), às 10:00, 11:40, 13:20, 15:00, 16:40, 18:20 e 20:00 horas.



do em 7 períodos de 100min cada, iniciando às 10h e terminando às 21:40h; cada indivíduo foi observado (ao longo de um intervalo de 10min) duas vezes em cada um dos sete períodos, totalizando 1400min de coleta de dados. O registro das atividades se deu entre agosto e novembro de 1999.

Os dados referentes às medidas de teia em ambas as espécies foram obtidos a partir de indivíduos presentes em um transecto de 30x10m, também à margem do córrego. Todos os jovens e adultos com teia (n= 148) encontrados nesta área foram coletados. Ainda no campo medimos a altura da teia (distância refúgio-solo), a distância do refúgio ao substrato/superfície de detecção (aqui denominada 'tamanho da teia'), o tamanho do refúgio e a distância do refúgio ao suporte superior. Os espécimes eram então coletados e medidos sob microscópio estereoscópico (comprimento do cefalotórax e da tibia-patela).

Em uma segunda área à beira do córrego (20x10m) fizemos uma contagem do total de indivíduos, a fim de estimar a densidade relativa destas espécies. Os indivíduos foram coletados e trazidos ao laboratório para identificação e mensuração. Exemplares testemunho dos espécimes estudados encontram-se depositados na coleção do Laboratório de Artrópodes, Instituto Butantan, São Paulo (IBSP31984 a IBSP31995).

Para as análises de correlação e de alometria as medidas da teia e do corpo das aranhas foram logaritimizadas; o intercepto e/ou a inclinação de duas retas foram considerados iguais quando o intervalo de confiança (95%) para a estimativa destes parâmetros se sobrepunha nestas duas retas. Nas análises restantes optou-se por testes não paramétricos em função de a variância não ser homogênea entre os grupos.

Resultados

O período de atividade de *A. cinnabarina* se inicia ao escurecer. Durante a manhã, *A. cinnabarina* se mantém dentro do refúgio

(Fig.2a, b), saindo somente para capturar um eventual inseto que fique preso em sua teia. Por volta das 14:00h ela começa a se posicionar na borda do refúgio (Fig.2c). A partir do momento em que começa a escurecer (por volta das 18:00h) observa-se que a aranha se posiciona com as pernas para fora do refúgio (Fig. 2d) ou mesmo totalmente fora deste (Fig.2e).

As teias de ambas as espécies apresentam as estruturas típicas das teias na família theridiidae: fios âncora, que partem do lençol superior e/ou refúgio e se fixam no substrato inferior, e sapatas adesivas na base de tais fios (Fig. 1). Na natureza, ambas as espécies constroem seu refúgio dentro de folhas secas enroladas (como na Fig. 1b). A teia de *A. cinnabarina* apresenta um lençol elaborado, tridimensional, da periferia do qual partem os fios âncora (Fig. 1a); já *A. spn* não possui tal lençol, e os fios âncora partem diretamente da borda inferior do refúgio.

De um modo geral as duas espécies apresentam teias juvenis muito semelhantes, que se diferenciam progressivamente à medida que as aranhas se tornam adultas. Enquanto aranhas juvenis de ambas as espécies constroem teias semelhantes no que se refere ao tamanho da teia ($U=123,5$; $n=34$; $p=0,642$), do refúgio ($U=117$; $n=34$; $p=0,487$), e à distância entre o suporte superior e o refúgio ($U=122$; $n=34$; $p=0,604$), as teias dos adultos diferem significativamente em tais parâmetros (tamanho da teia: $U=944,5$; $n=114$; $p<0,001$; tamanho do refúgio: $U=1266,5$; $n=114$; $p=0,044$; distância suporte superior-refúgio: $U=1252$; $n=114$; $p=0,036$). Dessa forma, quando comparadas às teias de *A. spn*, as teias dos adultos de *A. cinnabarina* são maiores e com um refúgio não apenas maior como também mais distante de seu suporte superior. A altura da teia (distância do refúgio ao solo) é a única variável de teia na qual as espécies diferem tanto na fase juvenil ($U=34$; $n=34$; $p<0,001$) quanto na adulta ($U=524$; $n=114$; $p<0,001$): *A. cinnabarina* constrói suas teias sempre em locais mais elevados (altura média de 20cm) que *A. spn* (10cm).

O tamanho da teia (*Achaearanea spn.*: $r=-0,154$; $N=80$; $p>0,05$; *Achaearanea cinnabarina*: $r=0,096$; $n=66$; $p>0,05$) sua altura (*Achaearanea*

Estratificação Vertical de Teias em Duas Espécies de Aranhas

spn.: $r=0,139$; $n=80$; $p>0,05$; *A. cinnabarina*: $r=-0,111$; $n=66$; $p>0,05$) e a distância refúgio/suporte-superior (*Achaearanea* spn.: $r=0,007$; $n=80$; $p>0,05$; *A. cinnabarina*: $r=0,019$; $n=66$; $p>0,05$) não se correlacionam significativamente com o crescimento da aranha, permanecendo constantes ao longo do desenvolvimento em ambas as espécies (veja valor do intercepto na Tab. 1). Há grande variabilidade nestas variáveis ao longo de todo o desenvolvimento.

O tamanho do refúgio é a única variável da teia que se correlaciona ao tamanho das aranhas (*Achaearanea* spn.: $r=0,339$; $n=80$;

$p<0,01$; *Achaearanea cinnabarina*: $r=0,286$; $n=66$; $p<0,05$), e o faz de forma linear (Tab. 1). Proporcionalmente ao tamanho da aranha, os refúgios de *A. spn* são maiores que os de *A. cinnabarina* durante todo o desenvolvimento (o valor do intercepto é maior para *A. spn*), apesar de serem fisicamente menores.

Os maiores refúgios de *A. spn* são também os mais altos: há uma correlação significativa ($r=0,315$; $n=81$; $p=0,004$), linear e positiva [$\text{Log}(r)=0,29 + 0,26\text{Log}(hT)$; $p<0,01$ para ambos os coeficientes da equação], entre o tamanho do refúgio (r) e sua altura (distância em

Tabela 1. Regressões lineares entre as variáveis medidas e o comprimento da tibia-patela. Variáveis que aumentam significativamente com o tamanho da aranha estão em itálico. A estatística t dos coeficientes estimados é apresentada. As medidas foram logaritmizadas antes da análise. Interceptos não significativos foram excluídos do cálculo dos parâmetros da regressão (“tamanho do refúgio” em *A. cinnabarina*). ** $p<0,01$.

			coeficientes			
			B	SE	t	
<i>A. spn</i>	tamanho do refúgio	intercepto	0,291	0,078	3,728**	
		inclinação	1,101	0,344	3,205**	
	altura da teia	intercepto	0,79	0,1	7,86**	
		inclinação	0,55	0,442	1,245**	
	distância refúgio-suporte sup.	intercepto	0,54	0,08	6,748**	
		inclinação	2,29E-02	0,352	0,065**	
	tamanho da teia	intercepto	0,82	0,082	9,951**	
		inclinação	-0,502	0,362	-1,386**	
	largura do cefalotórax	intercepto	-0,165	0,012	-13,74**	
		inclinação	0,648	0,053	12,248**	
	comprimento do cefalotórax	intercepto	-7,65E-02	0,01	-7,847**	
		inclinação	0,614	0,043	14,323**	
	<i>A. cinnabarina</i>	tamanho do refúgio	inclinação	1,145	0,054	21,293**
		altura da teia	intercepto	1,401	0,174	8,072**
inclinação			-0,291	0,325	-0,896**	
distância refúgio-suporte sup.		intercepto	0,599	0,217	2,766**	
		inclinação	6,20E-02	0,406	0,153**	
tamanho da teia		intercepto	0,71	0,173	4,103**	
		inclinação	0,251	0,324	0,775**	
largura do cefalotórax		intercepto	-0,247	0,022	-11,291**	
		inclinação	0,766	0,041	18,718**	
comprimento do cefalotórax		intercepto	-9,07E-02	0,024	-3,839**	
		inclinação	0,682	0,044	15,423**	

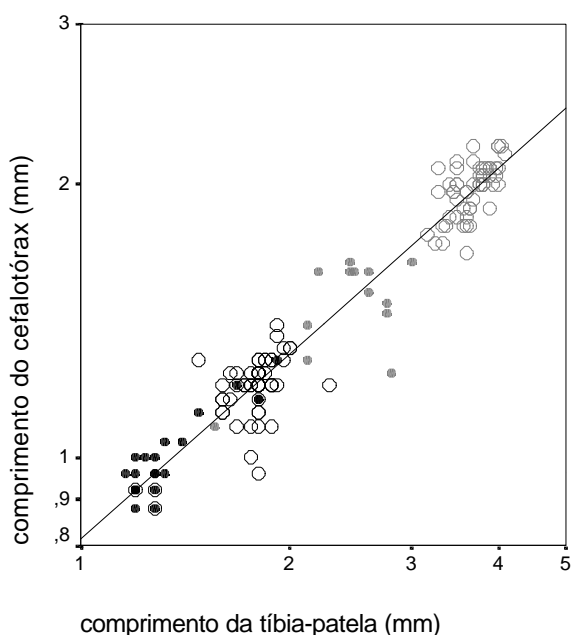


Figura 3. *A. cinnabarina* (cinza) e *A. spn* (preto) apresentam a mesma correlação linear entre o comprimento do cefalotórax e o da tibia-patela, com alometria negativa [pernas crescem mais que corpo: Compr.Cefalot = $-0,09 + 0,7(\text{tpl})$; $P < 0,01$ para ambos os coeficientes da reta].

relação ao solo - hT). Esta é a única correlação significativa entre quaisquer das variáveis de teia, em ambas as espécies.

As duas espécies apresentam diferença significativa de tamanho corporal (*Achaearanea* spn.: $U = 4$; $n = 34$; $p < 0,001$; *Achaearanea cinnabarina*: $U = 0$; $n = 114$; $p < 0,001$), sendo *A. spn* a menor delas; apenas os maiores adultos de *A. spn* podem ser confundidos em termos de tamanho com os menores juvenis de *A. cinnabarina* (Fig. 3). Tal diferença de tamanho não implica em diferenças de alometria, uma vez que nas duas espécies o intercepto e a inclinação da reta (que correlaciona o tamanho do cefalotórax ao da tibia-patela) são similares, havendo grande sobreposição entre os intervalos de confiança (tanto para o intercepto quanto para a inclinação, Tab. 1), o que nos levou a estimar uma regressão única para ambas as espécies (Fig. 3).

Foram encontrados 496 indivíduos durante a varredura feita na área de 200m^2 . Destes, 156 pertenciam à espécie *A. cinnabarina* ($0,78$ indivíduos/ m^2) e 340 eram *A. spn* ($1,7$ indivíduos/ m^2).

Foram encontrados 496 indivíduos durante a varredura feita na área de 200m^2 . Destes, 156 pertenciam à espécie *A. cinnabarina* ($0,78$ indivíduos/ m^2) e 340 eram *A. spn* ($1,7$ indivíduos/ m^2).

Discussão

Morfometria comparada e evolução da teia

Diferentemente das aranhas de teia orbicular, onde o tamanho da aranha se correlaciona fortemente com aspectos da teia (veja p.ex., Heiling & Herberstein, 1998; Japyassú & Ades, 1998 e outras referências neste trabalho), nas aranhas estudadas tais correlações praticamente não ocorrem (exceção feita ao tamanho do refúgio). As medidas das partes constituintes da teia, como o refúgio e a região de captura, também não se correlacionam entre si em nenhuma das espécies. Esta ausência de correlações não surpreende, sendo mesmo uma característica das teias de theridiídeos (mas veja Venticinque & Fowler, 1998), e sugere que tal teia é composta por partes que são independentes entre si. De fato, a teia dos theridiídeos é composta basicamente por um lençol irregular (onde a aranha permanece a maior parte do tempo, às vezes construindo aí um refúgio) e por fios de captura que partem desta faixa e se fixam ao substrato (Fig. 1); estas duas partes da teia são independentes entre si tanto do ponto de vista de sua construção quanto em termos funcionais. Do ponto de vista da construção, os theridiídeos a fazem em três etapas, colocando inicialmente fios estruturais, os quais são interconectados na etapa seguinte, formando o lençol superior tridimensional, e finalmente são construídos os fios âncora, com as sapatas adesivas em sua base (Benjamin & Zschokke, 2001). Dessa forma, as duas principais partes da teia (lençol e fios âncora) são independentes temporalmente (durante a construção) e espacial-

mente (uma não é construída sobre a outra, como entre os tecedores de teia orbicular). Do ponto de vista funcional, o lençol tem função de sustentação da armadilha como um todo e de proteção à aranha, enquanto que os fios âncora estão ligados à detecção/captura de presas.

Toda esta independência torna a teia dos theridiídeos muito diferente das teias orbiculares, nas quais os vários elementos se organizam de uma maneira muito mais interdependente. A evolução das teias dos theridiídeos a partir das teias orbiculares parece requerer o rompimento ou a atenuação de várias das relações de dependência entre seus elementos constituintes. Tais considerações vão ao encontro da hipótese de Griswold, Coddington, Hormiga, e Scharff (1998), segundo a qual seriam necessários dois passos para a evolução destas teias, ambos envolvendo uma desestruturação do padrão orbicular: (1) a perda da organização radial das teias orbiculares, gerando a teia dos linyphiídeos (com um lençol reticulado e horizontal), e (2) a desorganização deste lençol, que passa a ser uma estrutura irregular e tridimensional, acrescida de fios âncora para a captura.

Coexistência entre as espécies e partição de nicho

Na literatura araneológica há um certo consenso de que o alimento é um fator limitante para as aranhas (Miyashita, 1991; veja revisão em Wise, 1993, pp. 25-38). Nestas condições, se considerarmos que *A. cinnabarina* e *A. spn* são simpátricas e sintópicas, que apresentam teias muito semelhantes, adaptadas à captura de um mesmo tipo de presa (artrópodes cursoriais), e construídas a poucos centímetros umas das outras, é surpreendente que tais predadores sejam abundantes em uma mesma área. Um fator que poderia explicar este dado seria a existência de uma diferenciação entre as espécies em aspectos do nicho ecológico, o que reduziria a competição entre elas, permitindo assim sua coexistência.

A diferenciação de nicho mais evidente entre estas espécies é a estratificação vertical das armadilhas: a espécie maior e menos abundante (*A. cinnabarina*) ocupa, em média, suportes mais elevados. No entanto esta estratificação não

é completa, havendo uma sobreposição na distribuição das espécies, que co-ocorrem em uma faixa de altura intermediária (entre 10 e 20cm).

Uma segunda diferença entre as espécies diz respeito ao tamanho das aranhas (Fig. 3) que, por se correlacionar ao tamanho de suas presas (Rypstra, 1990), poderia levar a uma diferenciação dietária entre as espécies. No entanto, as aranhas são predadores oportunistas e podem ajustar seu comportamento de modo a capturar presas dentro de uma faixa de tamanho relativamente ampla (Japyassú & Viera, 2002), de modo que, levando-se em conta a pequena diferença de tamanho corporal observada no presente trabalho, as duas espécies devem ainda apresentar uma grande sobreposição dietária.

Nossos dados não permitem inferências sobre a existência de competição entre estas espécies, seja competição por recursos (presas, microlocais) ou por interferência (sensu Begon et al., 1996, p. 215). A importância da competição na estruturação de comunidades de aranhas de teia parece ser reduzida (Wise, 1993, pp. 57-140), e uma possível explicação para este fenômeno seria a de que tais aranhas defendem um território maior que a própria teia, o que impediria que a população chegasse a uma densidade tal que permitisse a competição pelos recursos alimentares (Riechert, 1978, 1982). Não temos informações sobre a territorialidade nas espécies do presente estudo, e não podemos avaliar no momento o quanto que as diferenciações parciais de nicho que verificamos facilitam a coexistência entre elas. Para se testar estas hipóteses seriam necessários outros estudos, que envolvessem manipulações experimentais de campo (veja p.ex. Horton & Wise, 1983), ou mesmo análises comparativas mais amplas (veja p.ex., Gimenez, Ferrarezzi, & Taddei, 1996), fundamentadas sobre uma filogenia bem estabelecida.

Referências

- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1996). *Ecology: Individuals, populations and communities* (3rd ed.). Oxford: Blackwell Science.
- Benjamin, S. P., & Zschokke, S. (2001). Web building

- behavior of *Steatoda triangulosa* (Theridiidae). In *Abstracts of the XV International Congress of Arachnology* (p.19). Badplaas, South Africa.
- Foelix, R. F. (1996). *Biology of spiders*. Oxford: Oxford University Press.
- Gimenez, E. A., Ferrarezzi, H., & Taddei, V. A. (1996). Lingual morphology and cladistic analysis of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera:Phyllostomatidae). *Journal of Comparative Biology*, 1, 41-64.
- Griffith, D. M., & Poulson, T. M. (1993). Mechanisms and consequences of intraspecific competition in a carabid cave beetle. *Ecology*, 74, 1373-1383.
- Griswold, C. E., Coddington, J. A., Hormiga, G., & Scharff, N. (1998). Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 123, 1-99.
- Hairston, N. G. (1980). The exponential test of an analysis of field distributions: Competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, 61, 817-826.
- Heiling, A. M., & Herberstein, M. E. (1998). The web of *Nuctenea sclopetaria* (Araneae: Araneidae): Relationship between body size and web design. *Journal of Arachnology*, 26, 91-96.
- Horton, C. C., & Wise, D. H. (1983). The experimental analysis of competition among two syntopic species of orb-web spiders (Araneae: Araneidae). *Ecology*, 64, 929-944.
- Japyassú, H. F., & Ades, C. (1998). From complete to semi-orb webs: Developmental transitions in the development of the web of *Nephilengys cruentata* (Araneae, Tetragnathidae). *Behaviour*, 135, 931-956.
- Japyassú, H. F., & Viera, C. (2002). Predatory plasticity in *Nephilengys cruentata* (Araneae: Tetragnathidae): Relevance for phylogeny reconstruction. *Behaviour*, 139:529-544.
- Levi, H. W., & Levi, L. R. (1962). The genera of the spider family Theridiidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 127, 1-71.
- Miyashita, T. (1991). Direct evidence of food limitation for growth rate and body size in the spider *Nephila clavata*. *Acta Arachnologica* 40, 17-21.
- Riechert, S. E. (1978). Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Symposia of the Zoological Society of London*, 42, 211-222.
- Riechert, S. E. (1982). Spider interaction strategies: Communication vs. coercion. In P. N Witt & J. S. Rovner (Eds.), *Spider communication: Mechanisms and ecological significance* (pp. 281-315). Princeton: Princeton University Press.
- Rossi, L. (1994). A flora arbórea-arbustiva da mata da reserva da Cidade Universitária "Armando Salles de Oliveira" (São Paulo, Brasil). *Boletim di Instituto de Botânica*, 91-99.
- Rypstra, A. L. (1990). Prey capture and feeding efficiency os social and solitary spiders: A comparison. *Acta Zoologica Fennica*, 190, 339-343.
- Spiller, D. A. (1984a). Competition between two spider species: Experimental field study. *Ecology*, 65, 909-919.
- Spiller, D. A. (1984b). Seasonal reversal of competitive advantage between two spider species. *Oecologia*, 64, 322-331.
- Uetz, G. W. (1977). Coexistence in a guild of wandering spiders. *Journal of Animal Ecology*, 46, 531-542.
- Venticinque, E. M., & Fowler, H. G. (1998). Sheet-web regularity: Fixed isometric relationships in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Ciência e Cultura*, 50 (5), 371-373.
- Wise, D. H. (1993). *Spiders in ecological webs*. Cambridge: Cambridge University Press.

Recebido em 17 de agosto de 2000

Revisão recebida em 13 de junho de 2002

Aceito em 5 de julho de 2002