

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E BIOLOGIA EVOLUTIVA

Leonardo Palloni Accetti Resende

**COMPORTAMENTO E INTERAÇÕES ECOLÓGICAS ENTRE
PREDADORES TERRESTRES NO MEIO HIPÓGEO DE
PRESIDENTE OLEGÁRIO- MG**

Orientação: Prof^a Dra. Maria Elina Bichuette

São Carlos- SP

Março de 2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E BIOLOGIA EVOLUTIVA



Leonardo Palloni Accetti Resende

**COMPORTAMENTO E INTERAÇÕES ECOLÓGICAS ENTRE PREDADORES
TERRESTRES NO MEIO HIPÓGEO DE PRESIDENTE OLEGÁRIO- MG**

Dissertação apresentada ao Programa de Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^ª Dra. Maria Elina Bichuette

São Carlos- SP

Março de 2015

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

R433ci Resende, Leonardo Palloni Accetti.
Comportamento e interações ecológicas entre predadores terrestres no meio hipógeo de Presidente Olegário- MG / Leonardo Palloni Accetti Resende. -- São Carlos : UFSCar, 2015.
101 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2015.

1. Ecologia animal. 2. Competição (Biologia). 3. Habitat (Ecologia). 4. Cavernas. 5. Animais - comportamento. I. Título.

CDD: 591.5 (20^a)



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Leonardo Palloni Accetti Resende, realizada em 06/03/2015:

Maria Elina Bichuette

Profa. Dra. Maria Elina Bichuette
UFSCar

Luciano E. Lopes

Prof. Dr. Luciano Elshor Lopes
UFSCar

Rodrigo H. Willemart

Prof. Dr. Rodrigo Hirata Willemart
USP

Dedico este trabalho a todos aqueles que se preocupam com a preservação do
Patrimônio Espeleológico Brasileiro.

AGRADECIMENTOS:

Agradeço à minha orientadora Prof^a Dra. Maria Elina Bichuette, por sua amizade e paciência, por ter me dado essa oportunidade me acolhendo em seu laboratório, pela orientação extremamente eficiente e ensinamentos a respeito dos valores éticos da vida acadêmica, que levarei comigo por toda a vida.

Agradeço aos taxonomistas a quem devo as identificações das espécies de predadores que coletamos nas cavernas, são eles Amazonas Chagas Junior da Universidade Federal do Mato Grosso por identificar os quilópodes, Antônio Brescovit do Instituto Butantan pelas identificações das aranhas Ctenidae, Diego M. Von Schimonski por identificar os pseudoescorpiões, Everton N. L. Rodrigues da Universidade do Vale do Rio Sinos por identificar as Theridiidae, Theridiosomatidae, Lyniphidae e outras pequenas araneomorfas, Hélcio Gil Santana do Instituto Fiocruz por identificar os hemípteros reduviideos, Leonardo Souza Carvalho da Universidade Federal de Goiás por identificar as aranhas Pholcidae e Ricardo Pinto da Rocha e Marcos R. Hara da Universidade de São Paulo por identificarem os opilhões.

Ao Luciano Elsinor Lopes, Marcelo Nivert Schlindwein e José Paulo Leite Guadanucci, membros da banca de Qualificação, pelas análises críticas que fizeram sobre o trabalho, contribuindo em seu aprimoramento estrutural e teórico.

Agradeço ao Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME) por fornecerem as informações e mapas a respeito da localização e acesso às cavernas de Presidente Olegário. A Ericson C. Igual, nosso grande amigo Ovo, a Irene A. Ribeiro, Jessica S. Gallo, Gabriella F. Damasceno, Tamires Zepon e Luiz A. Joaquim pela ajuda no trabalho de campo. Aos gentis moradores de Presidente Olegário, Sr. José F. de

Carvalho, Sr. Geraldo e Dna. Mariluci, Sr. José S. da Silva, Sr. Antônio C. da Mota e Sra. Maria D. da Mota, Sr. Adão A. Duarte, Roldão R. Pereira, Antônio C. Oliveira e Efigênia C. Ribeiro pela calorosa hospitalidade e acesso às fazendas. À Sra. Celma M. P. de Camargo e ao Sr. Jair F. de Sales pela hospedagem.

Agradeço ao órgão de fomento Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida a mim (132404/2013-3) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) pela infraestrutura fornecida para realização do trabalho e aprendizagem durante a realização das disciplinas do curso. Ao ICMBio pela licença de coleta (nº 28992-7).

Um agradecimento especial aos meus amigos do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) Alana, Bruno, Camile, Diego, Eletra, Gabrielle, Ives, Jéssica, Jonas, Marcio, Pedro, Rafael e Tamires, pela grande amizade, companheirismo e ajuda na construção desse trabalho.

Agradeço especialmente aos meus pais Ligia e Bosco a quem não devo apenas a minha existência, mas também toda a atenção, carinho e sabedoria que me dedicaram ao longo de todos esses anos, me mostrando os caminhos da vida, sempre presentes tanto nos momentos de alegria e festa, como nos de tristeza e dificuldades. São eles em grande parte, responsáveis por quem sou e também por minhas conquistas. Aos meus irmãos Thamíris e Fernando e meus avós Esther e Odair por sempre estarem ao meu lado, prontos para me socorrer quando fosse necessário e por trazerem sempre muitas alegrias à minha vida.

Finalmente, um agradecimento especial à minha amiga Tamires que realizou junto comigo este trabalho, minha grande companheira de aventuras! Cuja

companhia sempre alegre e atenciosa ajudou a tornar cada momento de nossas viagens ao campo um momento mais especial e marcante em minha vida. Grande saudade eu sentirei de sua companhia e das músicas que ela cantava para mim tornando os dias de trabalho nas cavernas ainda mais agradáveis!

SUMÁRIO

1 RESUMO GERAL	1
2 GENERAL ABSTRACT	3
3 INTRODUÇÃO GERAL	5
3.1 <i>O ambiente subterrâneo</i>	5
3.2 <i>Predação e Competição Interespecífica</i>	8
3.3 <i>O Nicho Ecológico</i>	9
3.4 <i>Predadores Terrestres em Cavernas Neotropicais</i>	10
3.5 <i>Objetivos</i>	11
4 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
5 CAPÍTULO UM: <i>Compartilhando o espaço: coexistência entre predadores terrestres em cavernas Neotropicais</i>	18
Resumo	19
Abstract	20
Introdução	21
Materiais e Métodos	24
Área de estudo	24
Observações em ambiente natural	24
Testes em laboratório	25
Análise dos dados	26
Resultados	27
Riqueza de predadores	28
Observações em ambiente natural	28
Análise de Correspondência Canônica (CCA)	28
Testes em laboratório	30
Discussão	31

Agradecimentos	36
Referências	37
Tabelas	43
Legendas das Figuras	47
Apêndice 1	48
Apêndice 2	51
Figuras	54
6 CAPÍTULO DOIS: Comportamento espacial e temporal de Opiliones e Araneomorphas (Arachnida) em habitats de cavernas da região Neotropical	61
Resumo	62
Abstract	63
Introdução	64
Materiais e Métodos	66
<i>Captura dos organismos e manutenção em laboratório</i>	<i>66</i>
<i>Amostragem comportamental</i>	<i>67</i>
<i>Análise dos dados</i>	<i>68</i>
Resultados	69
<i>Repertório comportamental de Mitogoniella taquara</i>	<i>69</i>
<i>Repertório comportamental de Eusarcus hastatus</i>	<i>70</i>
<i>Repertório comportamental de Loxosceles similis</i>	<i>71</i>
<i>Repertório comportamental de Isoctenus sp. e Enoploctenus cyclothorax</i>	<i>72</i>
<i>Comparações entre opiliões e aranhas</i>	<i>73</i>
Discussão	74
Agradecimentos	77
Referências	78
Tabelas	84

Legendas das Figuras	93
Figuras	94
7 CONSIDERAÇÕES FINAIS	99

1- RESUMO GERAL

O ambiente subterrâneo é único em suas características, possuindo uma baixa amplitude térmica, elevada umidade relativa do ar, áreas com ausência total e permanente de luz e dependência da superfície em relação a seus recursos alimentares. Tal conjunto de características promove condições ecológicas diferenciadas que influenciam e modificam as estruturas populacionais e interações ecológicas dos organismos que nele habitam, gerando comunidades distintas e únicas em diversidade e estrutura. A presente dissertação é resultado de dois anos de trabalho realizados em um sistema de cavernas muito peculiar localizado no município de Presidente Olegário, Noroeste de Minas Gerais. Neste sistema, monitoramos sete cavidades (Lapa Vereda da Palha, Lapa da Fazenda São Bernardo, Lapa Zé de Sidinei, Lapa Arco da Lapa, Lapa do Moacir, Toca do Charco e Gruta da Juruva), no intuito de responder às seguintes perguntas: Qual a diversidade de predadores terrestres que ocorre nessas cavernas? A distribuição desses predadores nas cavernas é aleatória ou respeita algum padrão associado às pressões competitivas e/ou de predação? Como esses predadores se comportam? Seu comportamento revela algo a respeito da sua relação com o meio subterrâneo? Para responder a essas perguntas, realizamos cinco visitas às cavernas, nas quais coletamos exemplares da fauna através de busca ativa manual. Além disso realizamos observações da história natural desses organismos em campo e observações e testes foram executados em laboratório. Encontramos uma grande diversidade de predadores terrestres, cerca de 79 espécies pertencentes a Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Scorpiones, Heteroptera, Scolopendromorpha, Geophilomorpha e Lithobiomorpha, sendo as aranhas dominantes tanto em riqueza como em abundância. Apesar da riqueza faunística a distribuição espacial destes

predadores no interior das cavernas não mostrou indícios fortes de componentes de competição. Além disso, os testes laboratoriais demonstraram que entre elas ocorre mais comumente a coexistência e compartilhamento do espaço do que conflitos e predação. O comportamento distinto destes animais, na forma como eles utilizam o espaço, no forrageio e em como elas se relacionam com membros da própria espécie foram considerados importantes fatores de segregação de nicho, que tornam estas espécies “isoladas” ecologicamente umas das outras, provavelmente reduzindo a pressão competitiva. Explicações baseadas na estrutura e características ecológicas particulares das cavernas estudadas também são apontadas como fatores determinantes na redução da pressão competitiva permitindo a coexistência de número tão grande de espécies. Além disso, observamos que os opiliões possuem repertório comportamental mais rico que as aranhas, sendo mais ativos, interagindo com coespecíficos e utilizando uma parcela maior do tempo deslocando-se pelo espaço. Porém comparando os comportamentos dessas espécies com de espécies epígeas correlatas, observamos que não há diferença significativa entre elas, a hipótese que explica tal ausência de diferença é a de que esta é causada por serem os comportamentos observados típicos dos grupos aos quais as espécies pertencem e que portanto a ocorrência destes em cavernas, tanto como troglófilos (*Eusarcus hastatus*, *Loxosceles similis*, *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothotax*) como troglóxenos (*Mitogoniella taquara*) não deve ser interpretada como um fator de pressão sobre a expressão comportamental nestes e, provavelmente seja sim uma exaptação importante no estabelecimento de populações dessas espécies.

2- GENERAL ABSTRACT

The subterranean environment has a set of unique ecological characteristics, like the low thermic variation, high relative humidity of the air, areas with permanent and total absence of light and the dependence of food input of the surface. Those characteristics promote distinguish ecological conditions that drive and modify the population structure and the ecological interactions of the organisms that live in the subterranean realm, generating communities unique in diversity and structure. This dissertation is the result of two years of work in a peculiar cave system located on Presidente Olegário municipality, Northwest of Minas Gerais state. We monitored seven cavities (Lapa Vereda da Palha, Lapa da Fazenda São Bernardo, Lapa Zé de Sidinei, Lapa Arco da Lapa, Lapa do Moacir, Toca do Charco e Gruta da Juruva), with the intention of answered the following questions: What is the diversity of terrestrial predators that occurs in these caves? Is the distribution of these predators in these caves random or standardized by competitive and/or predation pressures? How these predators behave? Is their behavior telling us something about their relation with the subterranean environment? To do this, we realized five field works in that caves, where we collected the invertebrate fauna using the manual active search and Winkler extractors. Beyond that we realized field observations of the natural history and laboratory tests of five species of predators that was selected for it. We found a marvelous diversity of predators (79 species belonging to Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Scorpiones, Heteroptera, Scolopendromorpha, Geophilomorpha e Lithobiomorpha). The spiders was the most diverse and abundant of them all. Despite of all that huge variety of species, their spatial distribution inside the caves was not related with hard competition among them. The laboratorial tests show that their often coexist and share the space instead of fight and prey each

other. Each one of the five species selected for the tests uses the space, foraging and interact with conspecifics in a different way, then we consider that behavior differentiation an important factor of niche segregation that reduces the competition pressures. Finally, we consider the structure and ecological features of each cave another factor that can contribute to the reduction of competition pressures and allowed these caves to sustain this high number of species. Beyond that, we observed that harvestman have a richer behavioral repertoire than the spiders, they are more active, interacting with conspecifics and they spend more time moving through space. However, when we compared the behaviors of these species with their epigeal relatives, we observed that there is no significant difference among them. We hypothesize that lack of difference is caused by the fact that the observed behaviors are typical for their taxonomic groups, thus their occurrence in the caves as troglodytes (*Eusarcus hastatus*, *Loxosceles similis*, *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothotax*) or as troglaxenes (*Mitogoniella taquara*) couldn't be interpreted as a factor of pressure on their expressed behaviors, probably being instead an important adaptation for the establishment of the populations of these species.

3- INTRODUÇÃO GERAL

3.1- O Ambiente Subterrâneo

O ambiente subterrâneo ou hipógeo consiste no conjunto de espaços e fissuras interconectados do subsolo que podem variar em tamanho da escala de milímetros até centenas de metros (Culver e Pipan 2009). Tais espaços podem se formar em vários tipos de rocha, principalmente naquelas solúveis em água, assim como em bancos de sedimentos (sedimentos clásticos) (Juberthie 2000). Esses espaços podem ser preenchidos por ar ou água e apresentar uma série de características ambientais únicas, como a ausência permanente de luz, baixa amplitude térmica, umidade relativa do ar tendendo à saturação e a dependência dos recursos alimentares do ambiente superficial ou epígeo (Juberthie 2000, Culver e Pipan 2009).

Os habitats terrestres no meio hipógeo são aqueles preenchidos por ar, abrangendo as cavernas, fissuras, fendas, tocas, minas (habitat hipógeo artificial) e a zona limítrofe entre o ambiente hipógeo e o solo (Camacho 1992).

Assim, as cavernas representam apenas um dentre muitos habitats que compõe o meio subterrâneo, sendo por definição aquelas cavidades cujas dimensões sejam suficientes para que o homem possa penetra-las (Juberthie e Decu 1994, Palmer 2007). As cavernas podem se formar em qualquer tipo de rocha, seja por processos de dissolução química, seja por processos físicos tais como erosão mecânica, resfriamento de lava vulcânica e derretimento de canais no interior de galerias (Palmer 2007).

São chamadas de carste as regiões onde predominam os processos de dissolução química na formação das cavidades e fissuras das rochas (Palmer 2007,

Culver e Pipan 2009). Mais comumente, as cavernas que se formam por dissolução química, se encontram em rochas calcárias (dolomitos, calcários e mármore), devido a ação da água que flui nas rachaduras e fissuras pré-existentes nas rochas, geralmente estando conectadas a outros ambientes subterrâneos, constituindo o que é chamado de sistema espeleológico (Palmer 2007)

O ambiente subterrâneo apresenta uma mudança gradual em suas condições ambientais de acordo com a distância com os contatos com o meio epígeo, sendo comum dividi-lo em três zonas: a zona de entrada, onde há influência da luz e do clima da superfície, a zona de penumbra onde não ocorre incidência direta da luz solar e a zona afótica, onde há ausência total e permanente da luz e pouca influência do clima da superfície (Poulson e White 1969, Howart 1979).

Devido a essas características particulares, são restritos os táxons capazes de colonizá-lo (Bichuette e Trajano 2003). Os táxons capazes de se estabelecer são aqueles cujas características lhes facilitem tal colonização, tais como a higrofilia, hábitos noturnos e crípticos, orientação não visual e dieta generalista (Cullingford 1962).

Há diversas classificações propostas para os organismos subterrâneos baseadas em seu grau de associação e dependência com o meio hipógeo. A classificação até hoje mais utilizada é a proposta por Schiner (1854), modificada por Racovitza (1907). Esta classificação apresenta três categorias ecológico-evolutivas, sendo os troglógenos aqueles que com frequência são encontrados no meio hipógeo mas que necessitam retornar à superfície periodicamente para completar parte de seu ciclo de vida, os troglófilos são aqueles chamados de cavernícolas facultativos, pois podem sobreviver tanto dentro quanto fora das mesmas e os

troglóbios são os cavernícolas obrigatórios, organismos cujas populações encontram-se restritas ao meio hipógeo, podendo muitas vezes apresentar características morfológicas, fisiológicas e comportamentais únicas relacionadas ao hábito de vida subterrâneo chamadas de troglomorfismos (Cullingford 1962).

A ausência de luz no meio hipógeo implica na ausência de organismos fotossintetizantes, que por sua vez implica na hipótese da restrição alimentar para os organismos subterrâneos (Poulson 2012). A única fonte primária de energia para comunidades subterrâneas provém da atividade quimiossintetizante de bactérias sulfurosas, porém esta fonte autóctone de energia é quantitativamente importante apenas para algumas poucas cavernas (Hüppop 2012). Sendo então a maior parcela dos recursos energéticos disponíveis proveniente da superfície, sendo trazidos pelo vento, chuva, enxurradas e por animais acidentais ou troglógenos (Poulson 2012).

Tal ausência de produtores primários também reduz as cadeias tróficas subterrâneas aos níveis de consumidores secundários, sendo estes predadores e/ou detritívoros (Gibert e Deharveng 2002). Estes organismos apresentam por sua vez uma série de adaptações fisiológicas e comportamentais que lhes permitem sobreviver nessas condições de baixo conteúdo e qualidade alimentar (Hüppop 2012).

Dentre tais adaptações, há o alongamento das antenas, pernas, nadadeiras, cerdas e barbilhões, promovendo conseqüentemente um aumento no número de quimio e mecanoreceptores, tornando-os mais eficientes em buscar alimento e potenciais parceiros reprodutivos na escuridão (Hüppop 2012). Além dessas modificações morfológicas, os organismos adaptados ao meio hipógeo

apresentam modificações no comportamento de forrageamento e metabolismo mais lento comparado com seus parentes epígeos (Hüppop 2012).

3.2- Predação e Competição Interespecífica

A predação consiste no consumo de um organismo (presa) por outro organismo (predador) quando a primeira está viva ao ser atacada (Begon et al. 2006). Os predadores podem ser classificados taxonomicamente, como carnívoros (consumidores de animais), herbívoros (consumidores de plantas) e onívoros (consumidores de plantas e animais) ou funcionalmente, como predadores verdadeiros, pastadores, parasitoides e parasitas (Begon et al. 2006).

Sendo os predadores verdadeiros aqueles que matam suas presas e as consomem por inteiro, consumindo uma grande variedade de presas ao longo da vida. Os pastadores são os predadores que ao atacarem uma presa não as consomem por inteiro, mantendo-as vivas após se alimentarem, consumindo ao longo da vida uma grande variedade de presas (Begon et al. 2006).

Há uma relação de dinâmica populacional entre predadores e suas presas, já que ao consumirem as presas os predadores estão reduzindo suas populações enquanto promovem o crescimento de suas próprias. Essa relação inversamente proporcional de crescimento e redução das populações vem sendo estudada desde o trabalho de MacLulich (1937). O funcionamento dessas oscilações populacionais de predadores e presas foi explicado através dos modelos matemáticos de Lotka-Volterra (Volterra 1926, Lotka 1932) para predadores verdadeiros e de Nicholson-Bailay (Nicholson e Bailay 1935) para parasitoides.

Na competição interespecífica as espécies competidoras sofrem redução em suas taxas de crescimento populacional, associada a reduções na fecundidade

e nas taxas de sobrevivência dos indivíduos (Gause 1934, 1935, Milne 1961). A competição interespecífica apresenta como consequência final o princípio da exclusão competitiva, que consiste na eliminação da espécie menos competitiva pela espécie melhor competidora (Gause 1934, 1935).

A competição interespecífica pode ocorrer por interferência ou por uso de recurso (Gause 1934, 1935, Milne 1961). Na competição por interferência as espécies envolvidas interagem diretamente entre si, exibindo comportamentos de intimidação e quando necessário de luta (Connell 1961, Park 1954, Miller 1967, Schuck-Paim 2007). Na competição por uso de recurso as espécies competidoras não interagem diretamente entre si, mas competem na eficiência com a qual cada uma explora um recurso de uso comum (Clapham 1973, Tilman et al. 1981).

3.3- O Nicho Ecológico

Espécies competidoras, devem ter tolerâncias a condições ambientais semelhantes, ou seja, devem ser capazes de colonizar os mesmos ambientes e ter também necessidades similares (Gause 1934, 1935, Milne 1961). As condições ambientais toleradas por uma espécie somadas aos recursos de que esta espécie necessita para sobreviver constituem as dimensões de seu nicho ecológico (Hutchinson's 1957, 1978). Assim, por consequência, espécies competidoras devem apresentar nichos ecológicos semelhantes, que apresentem certo nível de sobreposição em suas dimensões (Abrams 1986).

Tais premissas da competição levaram ao desenvolvimento das teorias da Diferenciação de Nicho e Limite de Similaridade (MacArthur e Levis 1967, May 1973, 1974, Abrams 1983), que explicam a coexistência entre as espécies através de derivações da equação logística de crescimento populacional de Lotka-Volterra

(Abrams 1983, Schoener 1989). Esses modelos de competição e coexistência entre espécies foram utilizados por David C. Culver em uma série de artigos que caracterizam os únicos trabalhos sobre competição interespecífica para organismos cavernícolas (Culver 1970a, 1970b, Culver 1971a, 1971b, Culver 1973, Culver 1975).

3.4- Predadores Terrestres em Cavernas Neotropicais

No Neotrópico os organismos considerados predadores verdadeiros *sensu* Begon et al. (2006), que ocorrem em cavernas, são representados pelos aracnídeos, Araneae, Scorpiones, Pseudoscorpiones, Opiliones e Amblypygi, pelos insetos Heteroptera e Coleoptera e pelos quilópodes, Scolopendromorpha, Geophilomorpha e Lithobiomorpha (Culver e Shear 2012, Reddell 2012, Trajano e Gnaspini 1991). Apesar de alguns autores sugerirem que há uma tendência nos organismos subterrâneos de serem generalistas em sua dieta (Gibert e Deharveng 2002, Hüppop 2012, Poulson 2012), os aracnídeos como aranhas e escorpiões, os heterópteros reduviídeos e os diversos grupos de quilópodes permanecem como predadores restritos nesse ambiente, sendo geralmente predadores de topo de cadeia (Culver e Shear 2012, Reddell 2012, Trajano e Gnaspini 1991).

Nos trabalhos apresentados nessa dissertação, buscamos entender como a comunidade de predadores terrestres em um sistema de cavernas localizado no município de Presidente Olgário, Minas Gerais, está organizado no espaço, como eles interagem entre si e conhecer mais detalhadamente o repertório comportamental de algumas espécies selecionadas, para verificarmos como estas utilizam o espaço e o tempo disponível fora do contexto reprodutivo.

3.5- Objetivos

Os objetivos desse trabalho foram os seguintes:

- 1- Determinar a riqueza de espécies de predadores terrestres.
- 2- Determinar a ocupação de microhabitats por esses predadores, incluindo sua preferência por substratos específicos.
- 3- Verificar se há competição interespecífica entre os predadores.
- 4- Descrever o repertório comportamental de algumas espécies de predadores, para investigar as diferenças que ocorrem entre elas no uso do espaço e do tempo disponíveis fora de um contexto reprodutivo.

4- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMS, P. 1983. The theory of limiting similarity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 14, p. 359- 376.

ABRAMS, P. 1986. Character displacement and niche shift analyzed using consumer –resource models of competition. **Theoretical Population Biology**, v. 29, p. 107-160.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. 2006. Ecology, from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, Ed. 4. pg. 759.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. 2003. Epigean and subterranean ichthyofauna from the São Domingos Kast area, Upper Tocantins River Basin, central, Brazil. **Journal of Fish Biology**, British Isles, v. 63, p. 1100- 1121.

CAMACHO, A. I. 1992. A classification of the aquatic and terrestrial subterranean environment and their associated fauna. In: CAMACHO, A. I. (ed) The natural history of biospeleology. Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales pp 61-103.

CLAPHAM, W. B. 1973. Natural Ecosystems. Collier–Macmillan, New York.

CONNELL, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. **Ecology**, v. 42, p. 710–723.

CULLINGFORD, C. H. D. 1962. Cave fauna and flora. In: CULLINGFORD, C. H. D. (ed) British Caving, an introduction to speleology. Routledge and Kegan Paul: London. Ed. 2. pp. 347-389.

CULVER, D. C. 1970a. Analysis of simple cave communities I: Caves as islands. **Evolution**, v. 24, p. 463-474.

CULVER, D. C. 1970b. Analysis of simple cave communities: niche separation and species packing. **Ecology**, v. 51, p. 949-958.

CULVER, D. C. 1971a. Caves as archipelagoes. **National Speleological Society**, v. 33, p. 97-100.

CULVER, D. C. 1971b. Analysis of simple cave communities: Control of abundance. **The American Midland Naturalist Journal**, v. 85, p. 173-187.

CULVER, D. C. 1973. Competition in spatially heterogeneous systems: An analysis of simple cave communities. **Ecology**, v. 54, p. 102-110.

CULVER, D. C. 1975. Interaction between competition and predation in cave stream communities. **International Journal of Speleology**, v. 7, p. 229- 245.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. 2009. The biology of caves and other subterranean habitats. Oxford University Press; Oxford (UK). p. 256.

CULVER, D. C.; SHEAR, W. A. 2012. Myriapods. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed) Encyclopedia of caves. Elsevier USA, pp 538-541.

GAUSE, G. F. 1934. The Struggle for Existence. Williams & Wilkins, Baltimore (reprinted 1964 by Hafner, New York). GAUSE, G. F. 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. **Journal of Experimental Biology**, v. 12, p. 44-48.

GIBERT, J.; DEHARVENG, L. 2002. Subterranean ecosystems: A truncated functional biodiversity. **BioScience**, v. 56, p. 473-481.

HOWARTH, F. V. 1979. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. **Evolution**. Oklahoma, v.34, n. 2, p. 394-406.

HÜPPOP, K. 2012. Adaptation to low food. In: WHITE, W.B.; CULVER, D. C. (ed) Encyclopedia of caves. Elsevier USA pp 1-9.

HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. ColdSpring Harbor Symposia on Quantitative Biology, v. 22, p. 415-427.

HUTCHINSON, G. E. 1978. An introduction to population ecology. Yale University Press. New Harven, Connecticut.

JUBERTHIE, C.; DECU, V. 1994. Structure et diversité du domaine souterrain: particularités des habitats et adaptations des espèces. In: Juberthie, C.; Decu, V. (Eds.), Encyclopaedia Biospeleologica. Tome I. Moulis-Bucarest: Société de Biospéologie, p. 5-22.

JUBERTHIE, C., 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world, In: Wilkens, H., Culver D. C. & Humphreys, W. F. (ed) Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems. Elsevier, Amsterdam. pp. 17-39.

LOTKA, A. J. 1932 The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, v. 22, p. 461– 469.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **The American Naturalist** v. 101, p. 377-385.

MACLULICK, D. A. 1937. Fluctuations in numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). University of Toronto Studies, Biology Series, v. 43, p.1–136.

MAY, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

MAY, R. M. 1974. On the theory of niche overlap. **Theoretical Population Biology**. v. 5, p. 297- 332.

MILLER, G. T. Jr. 1988. Environmental Science, 2nd edn. Wadsworth, Belmont.

MILNE, A. 1961. Definition of competition among animals. **Symposia of the Society for Experimental Biology** v.15, p. 40-61.

NICHOLSON, A. J.; BAILEY, V. A. 1935. The balance of animal populations. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 3, p. 551–598.

PALMER, A. N. 2007. Cave geology. Dayton: Cave Books, p. 454.

PARK, T. 1954. Experimental studies of interspecific competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. **Physiological Zoology**, v. 27, p.177–238.

POULSON, T. L. 2012. Food sources. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed) Encyclopedia of caves. Elsevier USA pp. 323-334.

POULSON, T. L.; WHITE, W. B. 1969. The cave environment. **Science**. Washington/Cambridge, v. 3897, n. 165, p. 971-980.

RACOVITZA, E. G. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Experimentale et Générale Biospéologica** 1 4(4): 291-300.

REDDELL, J. R. 2012. Spider and related groups. In WHITE, W. B.; CULVER, D. C. Encyclopedia of Caves. Elsevier. Ed. 2. p. 786- 797.

SCHINER, J.R. 1854. Fauna der Adelsberg. Lueger und Magdalener-Grotte. Die Grotten und Hohlen von Adelsberg Lueg Planina und Laas Ed A Schmidl, Wien, Braunmuller.

SCHOENER, T. W. 1989. The ecological niche. In: CHERRETT, J. M. (ed)

SCHUCK-PAIM, C. 2007. Agressão e territorialidade. In: GONZAGA, M. O.;

SANTOS, A. J.; JAPYASSÚ, H. F. (ed) Ecologia e comportamento de aranhas. Editora Interciência, Rio de Janeiro pp. 165-183.

TILMAN, D., MATTSON, M. & LANGER, S. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. **Limnology and Oceanography**, v. 26, p. 1020–1033.

TRAJANO, E.; GNASPINI, E. P. 1991. Notes on the food webs in caves of southeastern Brazil. **Mémoires de Biospéologie**, Moulis, v. 8, p. 75–79.

VOLTERRA, V. 1926. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931. In: R.N. Chapman, **Animal Ecology**. McGraw Hill, New York.)

ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Ed. 3. Prentice Hall, New Jersey.

CAPÍTULO I

COMPARTILHANDO O ESPAÇO: COEXISTÊNCIA ENTRE PREDADORES TERRESTRES EM CAVERNAS NEOTROPICAIS

Leonardo Palloni Accetti Resende

Maria Elina Bichuette

5- CAPÍTULO UM

Running head: *Coexistence among terrestrial predators in caves*

RESEARCH ARTICLE

Compartilhando o espaço: coexistência entre predadores terrestres em cavernas Neotropicais

Sharing the space: coexistence among terrestrial predators in Neotropical caves

^{a*}L.P.A. Resende and ^aM.E. Bichuette

^aLaboratório de Estudos Subterrâneos, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil

Received _____; accepted _____

Acknowledgements

We thank to Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), for providing us the maps and the information about the location and access to the caves. To Igual, E. C., Ribeiro, I. A., Gallo, J. S., Damasceno, G. F., Zepon, T. and Joaquim, L. A. for their help in the field work. To the specialists Brescovit, A. D., Santana, H. G., Junior, A. C., Pinto-da-Rocha, R., Hara, M. R., Schimonski, D. M., Carvalho, L. S and Rodrigues, E. N. S. for species identification. To Carvalho, J. F., Sr. Geraldo and Mariluci, DaSilva, J. S., DaMota, A. C., DaMota, M. D., Duarte, A. A., Pereira, R. R., Oliveira, A. C. and Ribeiro, E. C. for friendliness and for giving us free access for the caves and farms. To Camargo, C. M. P. and Sales, J. F. for lodging. To Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) for infrastructure to develop this work and Instituto Chico Mendes da Conservação da Biodiversidade (ICMBio) for the collecting permit (nº 132404/2013-3).

Funding

This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico- CNPq [132404/2013-3], [303715/2011-1].

Coexistence among terrestrial predators in caves

Resumo

Por constituir-se basicamente nos espaços e fendas presentes no interior das rochas que se encontram na subsuperfície o meio subterrâneo apresenta uma série de características únicas, tais como uma baixa amplitude térmica, elevada umidade relativa do ar, áreas com ausência total e permanente de luz e dependência de recursos energéticos dos ecossistemas da superfície. Tais características promovem condições ecológicas diferenciadas que proporcionam a existência de comunidades únicas em diversidade e estrutura. Neste estudo, monitoramos sete cavernas no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil, com o propósito de conhecer a sua riqueza de espécies, de entender como elas estão distribuídas nos microhabitats do interior das mesmas e se esta distribuição está sendo influenciada por competição e/ou predação. Realizamos cinco campanhas às cavernas, cada caverna foi dividida em bases de amostragem, nessas bases coletamos exemplares da fauna através de busca ativa manual, os animais foram fixados em álcool 70% para identificação. Realizamos uma análise de correspondência canônica para verificarmos a distribuição espacial e preferência por substratos das espécies. Selecionamos cinco delas para realizar testes de interações agonísticas em laboratório. Encontramos uma grande riqueza de predadores, cerca de 79 espécies distribuídas em 22 famílias de aranhas, cinco famílias de pseudoescorpiões, três famílias de quilópodes, duas famílias de opiliões e uma família de escorpião e heteróptera. As aranhas foram as mais ricas e abundantes. Registramos indícios de competição entre alguns pares de espécies, porém de maneira geral a ocupação de microhabitats pela comunidade de predadores no interior das cavernas parece não estar relacionada à competição entre as espécies. Os testes laboratoriais reforçam nossas observações nas cavernas, pois na maioria dos pareamentos as espécies apenas compartilharam o espaço ao invés de lutarem ou predarem umas as outras.

Palavras chave: competição; predação; segregação de nicho; distribuição espacial; ambiente subterrâneo

Abstract

The subterranean environment has a set of unique characteristics, such as the low thermic variation, high relative humidity of the air, areas with total absence of light and the tendency to depend of the food input from the surface. Such characteristics promote distinct ecological conditions that provide the existence of singular communities. On this study, we monitored seven caves in the Presidente Olegário municipality, Minas Gerais state, Southeast Brazil, with the purpose of knowing about their richness of predators species, to understand how they are distributed in the microhabitats of the caves and if this distribution is influenced by competition and/or predation. We carried out five visits to the caves, each one of them was divided in sampling bases, on these bases, we collected fauna through manual active search. The collected animals were fixed in alcohol 70% for posterior identification. We develop a canonical correspondence analysis to verify the spatial distribution and the substrate preference of the species. We select five of those species to develop agonistic interaction tests on laboratory. We found a great richness of predators, about 79 species distributed in 22 families of spiders, five families of pseudoscorpions, three families of chilopods, two families of opilionids and one of scorpion and heteropterans. The spiders were the most richness and abundant. We record evidences of competition among some pairs of species, however in a general manner the occupation of microhabitats by the predator's community in the interior of the caves seems to be not related with competition among them. The laboratorial tests support ours observations in the field, because in most of the pairings the species only share the space instead of fight or predate each other.

Key words: competition; predation; niche segregation; spatial distribution; subterranean environment

Introdução

O ambiente subterrâneo ou hipógeo é definido como o conjunto de espaços e fissuras interconectados do subsolo que podem variar em tamanho da escala de milímetros até centenas de metros (Culver & Pipan 2009). Tais espaços podem estar preenchidos por ar ou água e apresentar uma série de características ambientais únicas, como a ausência permanente de luz, baixa amplitude térmica, umidade relativa do ar tendendo à saturação e escassez alimentar (Juberthie 2000, Culver & Pipan 2009).

Os habitats terrestres no meio hipógeo são aqueles preenchidos por ar, abrangendo as cavernas, fissuras, fendas, tocas, minas (habitat hipógeo artificial) e a zona limítrofe entre o ambiente hipógeo e o solo (Camacho 1992). Há uma zonação do ambiente subterrâneo relacionada com a distância em relação aos contatos com o meio epígeo (superfície): a zona de entrada, onde há influência da luz e do clima do exterior, a zona de penumbra, onde não ocorre incidência direta de luz solar e a zona afótica, onde há ausência permanente de luz e pouca influência do clima da superfície (Poulson & White 1969, Howarth 1979).

A classificação dos organismos subterrâneos proposta por Schiner (1854) modificada por Racovitza (1907), baseia-se no grau de associação e dependência desses organismos com o meio hipógeo, sendo até hoje a mais utilizada. Nela há três categorias ecológico – evolutivas: troglótenos, encontrados com frequência no meio hipógeo, mas que devem retornar à superfície para obter recursos necessários para completar seu ciclo de vida; os troglófilos, capazes de completar seu ciclo de vida tanto no meio hipógeo, como no epígeo e os troglóbios, restritos ao ambiente subterrâneo.

A ausência de organismos fotossintetizantes nas zonas mais profundas e escuras das cavernas, produz condições de escassez alimentar, nas quais os animais que ali vivem dependem principalmente de recursos energéticos alóctones, trazidos pelo vento, chuva ou por animais acidentais ou troglóxenos (Poulson 2012). A ausência de produtores primários, também reduz as cadeias tróficas subterrâneas aos níveis de consumidores secundários, sendo estes predadores e/ou detritívoros (Gibert & Deharveng 2002).

Esta diversidade reduzida, em relação aos ambientes epígeos e teias alimentares com apenas dois ou três níveis tróficos, tornam as comunidades cavernícolas mais simples e ótimos laboratórios naturais para estudos ecológicos (Poulson & White 1969, Culver 1982-2012).

No Brasil inexistem trabalhos com foco em interações ecológicas em cavernas, havendo apenas poucos trabalhos apresentando observações de predação e propostas de teias alimentares (Trajano & Gnaspini 1991, Gnaspini 1992, Ferreira & Martins 1999, Gnaspini & Trajano 2000, Souza-Silva & Ferreira 2014). Além disso, a maioria dos trabalhos com foco em competição foi desenvolvido com comunidades aquáticas em zonas temperadas, (Culver 1970a, 1970b, Culver 1971a, 1971b, Culver 1973, Culver 1975, Kane & Poulson 1976, Sket 1977, Howarth 1983, Culver 1994, Lavoie et al. 2007, Culver & Pipan 2009) sendo as comunidades terrestres negligenciadas e a abordagem mais utilizada nestes estudos é a populacional, em que o crescimento de duas populações que interagem entre si é observado quando estas populações estão em contato uma com a outra, e quando este contato é impedido através de manipulação experimental (Gause 1934-1935, Connell 1961, Tilman 1977, Damgaard 2008).

Em cavernas Neotropicais os invertebrados considerados predadores terrestres verdadeiros (*sensu* Begon et al. 2006) são representados pelos aracnídeos, tais como Araneae; Scorpiones; Pseudoscorpiones; Opiliones e Amblypygi, por insetos, tais como Heteroptera e Coleoptera e pelos quilópodes, tais como Scolopendromorpha; Geophilomorpha; Scutigleromorpha e Lithobiomorpha (Trajano & Gnaspini 1991, Culver & Shear 2012, Reddell 2012).

Apesar de alguns autores sugerirem que há uma tendência nos organismos subterrâneos de maneira geral de serem generalistas em sua dieta (Gibert & Deharveng 2002, Hüppop 2012, Poulson 2012), aracnídeos como aranhas e escorpiões, heterópteros reduvídeos e diversos grupos de quilópodes permanecem como predadores restritos nesse ambiente, sendo geralmente predadores de topo de cadeia (Culver & Shear 2012, Reddell 2012).

A presença de mais de uma espécie ocupando o mesmo nível trófico em um ambiente limitado em espaço e em recursos alimentares, sugere a ocorrência de competição interespecífica, definida como a utilização de um recurso comum por duas ou mais espécies distintas, com a consequente redução no crescimento populacional das mesmas (Gause 1934-1935, Milne 1961, Culver 2012).

No presente estudo investigamos a comunidade de predadores terrestres de um sistema de cavernas para determinarmos sua riqueza de espécies e verificarmos se a ocupação de microhabitats por essas espécies é aleatória ou se há padrões associados com a influência de competição interespecífica e/ou predação. Além disso, realizamos testes de interação em laboratório para verificarmos a presença de componentes comportamentais agonísticos entre as espécies, que caracterizam a presença de competição por interferência.

Materiais e Métodos

Área de estudo

Realizamos cinco campanhas (setembro 2013 a setembro de 2014) em sete cavernas (Tabela 1) localizadas ao longo de uma lente de calcário com aproximadamente 20 Km de extensão no município de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil (Figura 1 a- b). Com altitude média de 900 metros e clima predominantemente tropical sub-quente e semi-úmido com até cinco meses de seca anual (abril a agosto) (Nimer 1989). Segundo Ab' Saber (1977) o município está inserido no Domínio morfoclimático dos Cerrados. O carste da região constitui-se em afloramentos contínuos de calcário pertencentes ao Grupo Bambuí, que compreende uma estratigrafia horizontal de calcário datada do Proterozóico superior (Informações disponibilizadas pelo grupo Pierre Martin de Espeleologia/GPME, anos de 2009 e 2011).

Observações no ambiente natural

Para realizar as observações dividimos cada caverna em bases de amostragem (Tabela 1), em cada base, fizemos sessões de observação (com duração entre 20 e 40 min. dependendo do tamanho da base, sempre em dois observadores), em que anotávamos a localização do indivíduo observado, incluindo o tipo de substrato na qual ele se encontrava (Figura 2 a- d); estimávamos seu estágio de desenvolvimento e definíamos uma categoria comportamental para o mesmo (e.g.: estacionário, locomovendo-se e/ou alimentando-se). Durante as observações medíamos a temperatura e a umidade relativa do ar de cada uma das bases usando um termohigrômetro digital, a fim de obtermos o gradiente das variáveis entre as mesmas. Fizemos todas as observações ao longo da fase diurna,

entre o período matutino e vespertino. Os indivíduos das espécies observadas foram posteriormente coletados e fixados em álcool 70% para identificação.

Testes em laboratório

Selecionamos cinco espécies cujo tamanho corpóreo fosse suficiente para observações acuradas em campo, cuja abundância fosse relativamente elevada e que ocorressem em pelo menos mais de uma caverna (Tabela 2). Escolhemos estas cinco espécies como modelo para os testes de comportamento agonístico.

Em cada uma das cinco campanhas trouxemos para o laboratório cinco indivíduos de cada uma das cinco espécies selecionadas, exceto os opiliões que não foram coletados na segunda campanha e uma espécie de Ctenidae não coletada na quarta campanha (Tabela 2). Estes foram acondicionados em potes de plástico de 200 ml ou em caixas de isopor, com algodão umedecido e transportados em bolsas térmicas. No laboratório, os mesmos foram colocados em terrários feitos com substratos trazidos das cavernas e mantidos sob condições controladas de temperatura e umidade, além de escuridão permanente (Figura 3 a- b). As aranhas foram alimentadas com pequenos grilos e os opiliões com larvas liofilizadas de quironomídeos (dípteros), uma vez por semana.

O teste de interações agonísticas consistiu em colocarmos indivíduos da mesma espécie e de espécies distintas no mesmo terrário (Figura 3 c- d), os indivíduos coespecíficos selecionados para os pareamentos possuíam tamanhos corpóreos similares. Fizemos as observações durante dois períodos distintos: um período curto (oito horas de amostragem) e um período longo (72 horas de amostragem). Os animais pareados foram observados em intervalos de uma hora

durante o teste de curto prazo e em intervalos de 12 horas durante o teste de longo prazo. Caso um indivíduo fosse predado o experimento era encerrado.

Análise dos dados

Realizamos a Análise de Correspondência Canônica (CCA) (Ter Braak 1986) com base nas observações realizadas em campo, para verificarmos se há segregação de ocupação de microhabitats entre as espécies nas cavernas. Usamos o mesmo teste para avaliarmos a ocorrência de preferência por substratos específicos. Este teste foi aplicado para os dados de abundância de toda a comunidade de predadores, e para as cinco espécies modelo separadamente. Sobre a CCA foi aplicado o teste de permutação de *Monte Carlo* que calcula a significância da relação entre os vetores das variáveis e os eixos da ordenação.

Para que a CCA pudesse ser calculada, dividimos cada base de amostragem de acordo com o número de substratos definido para elas, a cada categoria de substrato foi atribuído um valor numérico respeitando um gradiente de quantidade de matéria orgânica encontrada em cada categoria (Tabela 3). Além disso, inserimos a zonação das cavernas como uma variável ambiental adicional, também atribuindo um valor numérico para cada zona de acordo com o gradiente de luminosidade (Tabela 3). As abundâncias dos predadores foram então relacionadas com as categorias de substratos encontradas em cada uma das bases de amostragem, a fim de detectarmos a preferência por substrato de cada uma delas.

Foi calculada a porcentagem de eventos de predação e interações agonísticas que ocorreram entre as espécies pareadas nos testes de comportamento agonístico. Comparamos as frequências de ocorrência de

comportamentos agonísticos entre as espécies através do teste de *Kruskal-Wallis* complementado pelo teste de *Mann-Whitney* (Zar 1996).

Todos os testes foram realizados no programa PAST 3.02 (Hammer et al. 2001).

Resultados

Riqueza de predadores

Encontramos uma grande riqueza de predadores, cerca de 79 espécies, sendo 55 de aranhas (54 Araneomorphae e 1 Mygalomorphae) distribuídas em 22 famílias, oito de pseudoescorpiões distribuídas em cinco famílias, cinco de opiliões em duas famílias, cinco de quilópodes em três famílias, cinco de heterópteros em uma família e uma de escorpião, a lista completa encontra-se no Apêndice 1.

Outros trabalhos de levantamento da fauna subterrânea em outras áreas cársticas do Brasil em que foram realizadas réplicas de amostragem e sistematização dos métodos de coleta demonstraram também grande riqueza nas comunidades de predadores terrestres (Gallão & Bichuette 2015 - 64 espécies em cavernas areníticas na região da Serra do Espinhaço, Bahia; Simões 2013 – 166 espécies em cavernas calcárias da região de São Domingos, Bahia). Demonstrando que em geral as cavernas brasileiras sustentam comunidades muito ricas de predadores terrestres.

As aranhas foram dominantes tanto no número de espécies (73%), como em abundância (76%), sendo a espécie mais abundante a Ctenidae *Enoploctenus cyclotorax* (Bertkau, 1880) com 135 indivíduos observados e fixados (14% do total de indivíduos).

Observações em ambiente natural

Observamos muitas espécies de aranhas construindo suas teias nas cavidades e reentrâncias das paredes, principalmente as pertencentes às famílias Pholcidae, Theridiidae e Theridiosomatidae.

As grandes Ctenidae: *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclotorax*, foram avistadas em grande número expostas nas paredes, na maioria das vezes imóveis, com suas pernas estendidas em típica postura de repouso, mas avistamos também esses animais se alimentando (principalmente de grilos), e se locomovendo, movendo-se de um ponto de caça para outro. Uma terceira espécie dessa família, *Ancylometes concolor* (Perty, 1833), foi avistada somente próxima a corpos d'água e em abundância muito menor (apenas quatro indivíduos).

A aranha Theridiidae *Nesticodes rufipes* (Lucas, 1846) foi avistada unicamente sobre manchas de guano de morcego hematófago, outra espécie de Theridiidae, *Cryptachea parana* (Levi, 1963), também foi avistada sobre tais manchas, porém não avistamos em nenhuma ocasião estas espécies compartilhando uma mesma mancha.

Os opiliões *Mitogoniella taquara* DaSilva e Gnaspini, 2010 e *Discocyrtus* sp. foram avistados frequentemente sobre substratos parietais, na maior parte das vezes entocados sobre rochas ou nas fendas e frestas das paredes, a espécie *Eusarcus hastatus* Sorensen, 1884, mais associada com detritos vegetais, foi avistada frequentemente forrageando sob troncos podres.

Análises de correspondência canônica (CCA)

Os resultados da CCA para as bases de amostragem e para a comunidade de predadores são apresentados nos diagramas de ordenação nas Figuras 4 e 5 respectivamente. Os autovalores para os dois primeiros eixos da ordenação foram

respectivamente 0,406 e 0,280, com o primeiro eixo explicando 44,16% da variância total dos dados e o segundo eixo explicando 30,5%.

Todas as variáveis exceto o substrato tiveram uma maior correlação com o eixo 2 (Temperatura: Eixo 2= -0,294; Umidade: Eixo 2= 0,455, Zona: Eixo 2= -0,514 e Substrato: Eixo 1= 0,712). O teste de permutação de *Monte Carlo* mostrou que as correlações entre os vetores das variáveis ambientais e os eixos da ordenação foram significativas ($p= 0,001$ para os eixos 1, 2 e 3).

A ordenação das bases de amostragem (Figura 4) apresenta os gradientes das variáveis ambientais das cavidades amostradas, sendo os padrões de distribuição das bases ao longo dos gradientes nos eixos a representação dos padrões naturais das cavernas, já que elas foram amostradas por inteiro. No eixo 2 observamos um gradiente de temperatura da parte inferior para a superior do diagrama, sendo as bases inferiores as mais quentes e as superiores as mais frias. O gradiente da umidade relativa do ar é oposto, sendo as bases superiores são as mais úmidas e as inferiores as mais secas. O eixo 2 ainda demonstra um gradiente de luminosidade, na qual as bases mais iluminadas aparecem na parte inferior do diagrama e as bases afóticas aparecem na parte superior. Nota-se que a grande maioria das bases aglomera-se no centro do gráfico, indicando que estas possuem temperaturas e umidades relativas amenas e próximas, além de estarem incluídas na Zona de Penumbra (ZP), onde a luminosidade é intermediária.

O eixo 1 (Figura 4) descreve o gradiente das bases em relação ao conteúdo orgânico dos substratos. Nas quais as bases à esquerda possuem pouca matéria orgânica, parede e substrato inconsolidado, (Figura 2 a- b) e as bases à direita são ricas em matéria orgânica, guano e folhiço (Figura 2 c- d).

O diagrama de ordenação das espécies (Figura 5) mostra um padrão semelhante ao apresentado para as bases de amostragem, na qual a maior parte das espécies encontra-se ao redor do centro do gráfico. Isso sugere que a maioria das espécies encontra-se em Zona de Penumbra, em condições intermediárias de temperatura e umidade e que elas ocorrem principalmente sobre substratos parietais.

Uma descrição mais detalhada da distribuição dos táxons em relação aos substratos e zonas pode ser vista na tabela do Apêndice 2.

Os resultados da CCA para as cinco espécies modelo são apresentados no diagrama de ordenação (Figura 6). Os autovalores para os dois primeiros eixos da ordenação foram respectivamente 0,131 e 0,028, com o primeiro eixo explicando 81,4% da variância total dos dados e o segundo eixo explicando 17,8%.

Nessa análise as correlações entre os vetores das variáveis ambientais e os eixos da ordenação não foram significativas (*Monte Carlo*- $p > 0,05$). Apesar disso, é possível afirmar que as três espécies de aranhas e o opilião *Mitogoniella taquara* estão associadas aos substratos parietais e o opilião *Eusarcus hastatus*, está associado aos substratos orgânicos (Apêndice 2). Além disso, dentre todas as cinco espécies, *Enoploctenus cyclothorax* e *Mitogoniella taquara* são as que apresentam nichos mais próximos, com preferência por substratos e condições ambientais mais semelhantes, sendo provável que ocupem microhabitats semelhantes nas cavernas.

Testes em laboratório

Não observamos componentes agonísticos ou ritualizados entre as espécies (Tabela 4). O único registro de comportamento agonístico que observamos ocorreu entre *Mitogoniella taquara* e *Enoploctenus cyclothorax*, em que o opilião se aproximou da aranha com seus pedipalpos erguidos e pernas posicionadas para

trás, em seguida ele esticou parcialmente as pernas lançando o corpo para frente golpeando com seus pedipalpos o cefalotórax da aranha, que rapidamente se deslocou para longe do opilião.

Ocasões de predação e canibalismo foram comuns (Tabela 4), houve canibalismo entre as *Enoploctenus cyclothorax* em 75% dos pareamentos, assim como para *Isoctenus* sp. Para as *Loxosceles similis* Moenkhaus, 1898 100% dos pareamentos resultaram em canibalismo. Não observamos canibalismo entre os opiliões.

Com relação à predação observamos que os opiliões não são um item preferido na dieta das grandes aranhas (*Enoploctenus cyclothorax* e *Isoctenus* sp.) pois não observamos nenhum evento de predação. Em contrapartida, *Loxosceles similis* apresentou habilidade de se alimentar de *Eusarcus hastatus*, tendo havido predação em 25% dos pareamentos entre essas duas espécies. Não houve predação entre as espécies de opiliões.

As aranhas *Isoctenus* sp. predaram *Loxosceles similis* em 25% dos pareamentos, e *Enoploctenus cyclothorax* predaram *Loxosceles similis* em 20%.

O teste de *Kruskal-Wallis* aplicado para comparar as ocorrências de comportamento agonístico entre os pareamentos mostrou que há diferença significativa entre eles ($p < 0.05$). O teste de *Mann-Whitney* mostrou que esta diferença ocorre entre as aranhas e os opiliões, devido ao canibalismo presente nas primeiras que não ocorreu entre os últimos.

Discussão

Os principais estudos que comprovam a existência de competição em comunidades subterrâneas (Culver, 1970a; 1970b; Culver, 1971a; 1971b; Culver, 1973; Culver, 1975) foram desenvolvidos em comunidades aquáticas em zonas

temperadas. Nesse ambiente em particular a competição foi comprovada através da segregação espacial entre as populações envolvidas (crustáceos das ordens Isopoda e Amphipoda), que caracteriza a presença de exclusão competitiva.

Tendo sido observado tanto em ambiente natural, como em observações em laboratório, o princípio da exclusão competitiva uma vez demonstrato denota o fato de que no meio aquático, nas cavernas estudadas nesses trabalhos, os recursos espaciais e energéticos são limitantes para as populações de crustáceos que estão em interação.

Sendo esse modelo de competição o único existente para comunidades subterrâneas o utilizamos como modelo para interpretar nossas observações na comunidade de predadores das cavernas de Presidente Olegário.

Não corroboramos com esse modelo, pois as populações dos predadores terrestres não se mostraram segregadas, pelo contrário a distribuição das espécies se sobrepõe mostrando um fenômeno de compartilhamento de espaço, com preferência por substratos e ocupação de microhabitats semelhantes, cenário oposto ao esperado para uma comunidade regida pela competição segundo o modelo proposto por Culver.

Isso pode ser explicado pelas características das cavernas monitoradas neste estudo. Elas apresentam feições abertas, com muitas vias de acesso ao meio epígeo, essas aberturas permitem a entrada de grande quantidade de matéria orgânica, principalmente folhiço, promovendo uma condição de abundância de recursos alimentares. Além disso, há presença de grande quantidade de raízes penetrantes, tornando possível a existência de animais consumidores primários, tais como hemípteros da família Cixiidae (Stone et al. 2012).

Tal condição de abundância de alimento deve promover a coexistência da grande riqueza de predadores terrestres nessas cavernas. Já que quando os recursos não são limitantes, não há competição ou ela é fraca demais para provocar consequências ecológicas tão drásticas quanto a exclusão competitiva e segregação espacial (Tilman 1982, Wilson & Tilman 1993, Kadmon 1995).

Além das características ambientais das cavernas estudadas e do padrão não segregado de ocupação de habitats pela comunidade de predadores terrestres, a ausência de comportamento agonístico entre as cinco espécies modelo nos testes laboratoriais reforça a hipótese de que a competição não é um fator determinante na comunidade. Devido ao fato de que comportamentos agonísticos geralmente são indicadores da ocorrência de competição por interferência (Schuck-Paim 2007).

Entretanto, apesar de termos determinado que a competição não é um fator ecológico determinante na ocupação de habitats pelos predadores terrestres nas cavernas estudadas, encontramos casos em que há indícios de competição entre algumas espécies.

A segregação espacial observada entre as aranhas Ctenidae de Presidente Olegário (*Enoploctenus cyclothorax*, *Isoctenus* sp. e *Ancylometes concolor*) deve estar relacionada ao fato de que as duas primeiras são muito abundantes em todas as cavernas. Aparentemente a ocupação de um habitat distinto por *Ancylometes concolor*, por exemplo, possibilitaria sua coexistência nas mesmas cavernas que suas concorrentes mais abundantes. A associação entre *A. concolor* e corpos d'água é conhecida para outras localidades tanto epígeas quanto subterrâneas sendo provavelmente uma associação histórico-evolutiva da espécie (Höfer & Brescovit 2000). Tal diferenciação de nicho, com consequente ocupação de habitats

distintos é neste caso o fator ecológico que torna possível a coexistência destas espécies (MacArthur & Levins 1967, Pianka 1974, Abrams 1983).

A segregação espacial encontrada entre as Theridiidae *Nesticodes rufipes* e *Cryptachea parana* que utilizam manchas de guano de hematófagos para construir suas teias, representa uma associação já conhecida entre essa família de aranhas e o guano (Gnasparini-Netto 1989, Ferreira & Pompeu 1997, Ferreira & Martins 1998), porém este é o primeiro registro da existência de competição entre espécies, o que possivelmente ocasionou esta segregação.

Se espera que quanto mais próximas filogeneticamente, mais intensa se torne a competição entre espécies (Abrams 1983, Begon et al. 2006), os teridiídeos são diferenciados entre os demais Orbiculariae (aranhas de teia orbicular) devido ao seu número limitado de estratégias de caça e de construção de teias (Silveira & Japyassú 2001, Japyassú & Caires 2008). As condições de similaridade nas técnicas de caça e no tipo de presa disponível para elas no ambiente subterrâneo, limitada principalmente a dípteros drosofilídeos, deve promover competição por alimento.

Estas duas espécies foram encontradas em um salão onde há uma grande colônia de morcegos hematófagos (*Desmodus rotundus* Geoffroy 1810) onde há uma mancha de guano grande o suficiente para que não haja competição por espaço tendo em consideração o tamanho pequeno das populações. Assim, as duas espécies têm preferência em construir suas teias em porções de guano fresco da mancha que ainda estão desocupadas.

A ocorrência de predação entre as grandes aranhas Ctenidae foi rara devido ao fato de serem elas predadoras de topo de cadeia, embora em estudo realizado

por Pellegatti-Franco (2004), *Ctenus fasciatus* (Mello-Leitão, 1943) pode preda *Enoploctenus cyclothorax*, sendo o inverso extremamente raro. O canibalismo por outro lado é muito comum nas duas espécies, tendo sido um fenômeno observado com frequência tanto no estudo de Pellegatti-Franco (2004), como nas observações feitas em ambiente natural e em laboratório no presente estudo.

As aranhas do gênero *Loxosceles* apresentam uma grande variedade de itens alimentares em sua dieta, dentre os quais predadores como pseudoscorpíões, opiliões e outras aranhas além de insetos como ortópteros, dípteros e lepidópteros e até crustáceos como isópodes (Souza-Silva & Ferreira 2014). Assim tais aranhas exercem pressão de predação sobre várias outras espécies de artrópodes, inclusive outros predadores.

A forte tendência ao canibalismo apresentada por essas espécies de aranhas (tanto os ctenídeos como a *Loxosceles*), indicam uma menor fragilidade aos períodos de escassez alimentar, pois em épocas secas, quando várias espécies de presas, herbívoras e detritívoras se tornam muito raras, os coespecíficos passam a ser um recurso alimentar importante.

Os opiliões parecem não apresentar tal capacidade, sendo os únicos registros de canibalismo feitos para para o opilião *Goniosoma spelaeum* (Mello-Leitão, 1932) que foi observado alimentando-se de coespecíficos mortos (Santos & Gnaspini 2002). Entretanto possuem uma dieta mais generalista, alimentando-se de matéria orgânica animal e vegetal em decomposição (Acosta & Machado 2007).

Apresentando um comportamento detritívoro os opiliões podem atravessar fases de escassez de presas sem apresentarem comportamento canibal.

Estudos populacionais de goniosomatíneos como os de Machado et al. (2000), assim como o estudo de Pellegatti-Franco (2004) sobre aranhas Ctenidae,

assinalam a presença de predação das segundas sobre os primeiros, embora todos afirmem que tais eventos são raros.

Um trabalho recente de predação de aranhas Ctenidae sobre opiliões realizado por Souza e Willemart (2011) demonstrou que estas não são predadoras eficientes de opiliões, devido a sua incapacidade de penetrar com suas quelíceras no espesso exoesqueleto dos adultos.

Nós corroboramos com esses resultados, sugerindo que apesar de aranhas predarem os opiliões, estes não constituem um item preferencial em suas dietas, sendo provavelmente um recurso adicional em condições de privação alimentar.

Enfim, apresentamos duas hipóteses complementares que explicam os padrões observados, a primeira de que a grande quantidade de alimento existente nas cavernas permitiria a coexistência dos predadores ao reduzir a competição por uso de recurso entre elas, e a segunda de que a ausência de comportamentos agonísticos entre as espécies implicaria na ausência de competição por interferência entre as mesmas. Concluindo que apesar da grande diversidade de predadores terrestres, há coexistência ao invés de competição entre elas no interior das cavernas de Presidente Olegário.

Agradecimentos

Nós agradecemos ao Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), por providenciarem para nós os mapas e informações sobre a localização e acesso às cavernas. Ao Igual, E. C., Ribeiro, I. A., Gallo, J. S., Damasceno, G. F., Zepon, T. e Joaquim, L. A. pela ajuda no trabalho de campo. Aos taxonomistas Brescovit, A. D., Santana, H. G., Junior, A. C., Pinto-da-Rocha, R., Hara, M. R., Shimonski, D. M., Carvalho, L. S e Rodrigues, E. N. S. pela identificação das espécies. A Carvalho, J. F., Sr. Geraldo e Dna. Mariluci, DaSilva, J. S., DaMota, A. C., DaMota, M. D., Duarte, A. A., Pereira, R. R., Oliveira, A. C. and Ribeiro, E. C. pela hospitalidade e por nos darem livre acesso em suas propriedades. A Camargo, C. M. P. e Sales, J. F. pela hospedagem em Presidente Olegário. Ao

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas concedidas (132404/2013-3, 303715/2011-1), ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) pela infraestrutura dada para realização do trabalho e ao Instituto Chico Mendes da Conservação da Biodiversidade (ICMbio) pela licença de coleta (nº 132404/2013-3).

Referências bibliográficas

Abrams P. 1983. The theory of limiting similarity. *Ann Rev Ecol Syst*, 14: 359- 376.

Ab'Saber NA. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul: Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 52: 1- 22.

Acosta LE, Machado G. 2007. Diet e foraging. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G. (eds) *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Cambridge, Harvard University Press.

Begon M, Tounsend CR, Harper JL. 2006. The nature of predation. In: Begon M, Tounsend CR, Harper JL. (eds) *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing Ed 4 USA pp 266- 297.

Camacho AI. 1992. A classification of the aquatic and terrestrial subterranean environment and their associated fauna. In: Camacho AI (ed) *The natural history of biospeleology*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales pp 61-103.

Culver DC. 1970a. Analysis of simple cave communities I: Caves as islands. *Evolution* 24: 463-474.

Culver DC. 1970 b. Analysis of simple cave communities: niche separation and species packing. *Ecology* 51: 949-958.

Culver DC. 1971a. Caves as archipelagoes. *Natl Spel Soc* 33: 97-100.

Culver DC. 1971b. Analysis of simple cave communities: Control of abundance. *Am Midl Nat* 85: 173-187.

- Culver DC. 1973. Competition in spatially heterogeneous systems: An analysis of simple cave communities. *Ecology* 54: 102-110.
- Culver DC. 1975. Interaction between competition and predation in cave stream communities. *Int J Speleol* 7: 229- 245.
- Culver DC. 1982. *Cave life: Evolution and ecology*. Cambridge MA Harvard University Press.
- Culver DC. 1994. Species interactions. In: Gibert G, Danielopol DL, Stanford JA (eds) *Groundwater ecology* San Diego Academic Press.
- Culver DC, Pipan T. 2009. *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press Oxford UK.
- Culver DC. 2012. Species interactions. In: White WB, Culver DC (ed) *Encyclopedia of caves*. Elsevier USA pp 743-747.
- Culver DC, Shear WA. 2012. Myriapods. In: White WB, Culver DC (ed) *Encyclopedia of caves*. Elsevier USA pp 538-541.
- Damgaard C. 2008. On the need for manipulating density on competition experiments. *Func Ecol* 22: 931-933.
- Ferreira RL, Pompeu OS. 1997. Fatores que influenciam a riqueza e a diversidade da fauna associada a depósitos de guano na gruta Taboa, Sete Lagoas, Minas Gerais, Brasil. *O Carste* 2: 30-33.
- Ferreira RL, Martins RP. 1998. Diversity and distribution of spiders associated with bat guano in Morrinho cave (Bahia State, Brazil). *Divers Distrib* 4: 235-241.
- Ferreira RL, Martins RP. 1999. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. *Trop Zoo* 12: 231-252.

Gallão JE, Bichuette ME. 2015. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brasil. *An Acad Bras Cienc* 87: 209-2017.

Gause GF. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins Baltimore reprinted 1964 by Hafner New York.

Gause GF. 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. *J Exp Biol* 12: 44-48.

Gibert J, Deharveng L. 2002. Subterranean ecosystems: A truncated functional biodiversity. *BioScience* 56: 473-481.

Gnaspini-Netto P. 1989. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil. Primeira aproximação. *Revta Brasil Entomol* 33: 183-192.

Gnaspini P. 1992. Bat guano ecosystems. A new classification and some consideration, with special references to Neotropical data. *Mem Biospeol* 19: 135-138.

Gnaspini P, Trajano E. 2000. Guano communities in tropical caves. In: Wilkens H, Culver DC, Humphreys WF. (eds) *Ecosystems of the world 30: Subterranean ecosystems*. Elsevier Amsterdam.

GPME, Grupo Pierre Martin de Espeleologia. 2009. Boletim Eletrônico Teto Baixo- Ano I, Número 1. Disponível na internet em: <<http://www.gpme.org.br/periodicos/20-teto-baixo>>. Acesso em 4 de outubro de 2014.

GPME, Grupo Pierre Martin de Espeleologia. 2011. Boletim Eletrônico Teto Baixo- Ano II, Número 2. Disponível na internet em: <<http://www.gpme.org.br/periodicos/20-teto-baixo>>. Acesso em 4 de outubro de 2014.

Hamer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Packcaje for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electron* 4: pp 9.

- Höfer H, Brescovit AD. 2000. A revision of the Neotropical spider genus *Ancylometes* Bertkau (Araneae: Pisauridae). *Insect Syst Evol* 31: 323-360.
- Howarth FV. 1979. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. *Evolution* 34: 394-406.
- Howarth FG. 1983. Ecology of cave arthropods. *Annu Rev Entomol* 28: 365-389.
- Huppopp K. 2012. Adaptation to low food. In: White WB, Culver DC (ed) *Encyclopedia of caves*. Elsevier USA pp 1-9.
- Juberthie C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: Wilkens H, Culver DC, Humphreys WF (eds) *Ecosystems of the World* 30. Subterranean Ecosystems Elsevier Amsterdam pp 17-39.
- Japyassú HF, Caires RA. 2008. Hunting tactics in a cubweb spider (Araneae-Theridiidae) and the evolution of behavior plasticity. *J Insect Behav* 21: 258-284.
- Kadmon R (1995) Plant competition along soil moisture gradient: A field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *J Ecol* 83: 253-262.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am Nat* 101: 377-385.
- Machado G, Raimundo RLG, Oliveira PS. 2000. Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behavior in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *J Nat Hist* 34: 587-596.
- Milne A. 1961. Definition of competition among animals. *Soc Exp Biol Symp* 15: 40-61.
- Nimer E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística Rio de Janeiro-RJ.

- Osses F, Nazareth TM, Machado G. 2008. Activity pattern of the Neotropical harvestman *Neosadocus maximus* (Opiliones, Gonyleptidae): sexual and temporal variations. *J Arachnol* 36: 518-526.
- Pellegatti-Franco F. 2004. Biologia e ecologia populacional de *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão e *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkau) em cavernas do Alto Ribeira, Iporanga, SP (Araneae: Ctenidae). Tese Universidade de São Paulo pp 136.
- Pianka ER. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc Nat Acad Sci* 71: 2141-2145.
- Poulson TL, White WB. 1969. The cave environment. *Science* 165: 971-980.
- Poulson TL. 2012. Food sources. In: White WB, Culver DC (ed) *Encyclopedia of caves*. Elsevier USA pp 323-334.
- Racovitza EG. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch Zoo exp et gén Biospéologica* 1 4(4): 291-300.
- Reddell JR. 2012. Spiders and related groups. In: White WB, Culver DC (ed) *Encyclopedia of caves*. Elsevier USA pp 786-797.
- Schiner JR. 1854. Fauna der Adelsberg. Lueger und Magdalener-Grotte. Die Grotten und Hohlen von Adelsberg Lueg Planina und Laas Ed A Schmidl, Wien, Braunmuller.
- Schuck-Paim C. 2007. Agressão e territorialidade. In: Gonzaga MO, Santos AJ, Japyassú HF (eds) *Ecologia e comportamento de aranhas*. Editora Interciência, Rio de Janeiro pp. 165-183.
- Silveira DR, Japyassú HF. 2001. Coexistência entre predadores: Extratificação vertical de teias em duas espécies de aranhas congênicas (Araneae: Theridiidae). *Revi Etol* V. 3, N. 2, pp. 137-144.

Sket B. 1977. Gegenseitige Beeinflussung der Wasserpollution und des Hohlenmilieus. Proceedings of the 6th International Congress of Speleology, Olomouc CSSR 4: 253-262.

Souza-Silva M, Ferreira RL. 2014. *Loxosceles* spiders (Araneae: Sicariidae) preying on invertebrates in Brazilian caves. Spel Not 6: 27-32.

Souza ES, Willemart, RH. 2011. Harvest-ironman: heavy armature, and not its defensive secretions, protects a harvestman against a spider. Anim Behav 81: 127-133.

Stone FD, Howarth FG, Hoch H, Asche M. 2012. Root communities in lava tubes. In: White WB, Culver DC. (ed) Encyclopedia of caves. Elsevier USA pp 658-664.

Ter Braak CJF. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct analysis. Ecology 67: 1167- 1179.

Tilman D. 1977. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. Ecology 58: 338-348.

Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press Princeton NJ.

Trajano E, Gnaspini P. 1991. Notes on the food webs in caves from southeastern Brazil. Serie documents - Laboratoire souterrain du C.N.R.S, Moulis 18: pp 75-79.

Zar JH. 1996. Biostatistical analysis. Ed 3 Prentice Hall New Jersey.

Tabela 1. Localização geográfica, características ambientais, bases de amostragem e esforço amostral definidos para as sete cavernas monitoradas pelo estudo em Presidente Olegário, Minas Gerais. Legenda: N° B.A= Número de bases de amostragem.

Cavernas	Coordenadas Geográficas	Projeção Horizontal (m)	Zona Afótica	Guano	Raízes Penetrantes	N° B.A	Esforço Amostral
Lapa Vereda da Palha	S 18° 15' 18.77"/ W 46° 07' 33.63"	2500	X	X		6	6 h
Lapa da Fazenda São Bernardo	S 18° 16' 36.83"/ W 46° 06' 45.52"	2000	X		X	5	6 h
Gruta da Juruva	S 18° 19' 19.20"/ W 46° 04' 52.90"	1103	X	X		4	3 h
Lapa Zé de Sidinei	S 18° 05' 62.48"/ W 46° 05' 40.64"	650	X	X		3	4 h
Lapa Arco da Lapa	S 18° 12' 31.3"/ W 46° 08' 53.3"	500	X	X	X	4	5 h
Lapa do Moacir	S 18° 11' 09.68"/ W 46° 09' 34.50"	200		X	X	2	2 h
Toca do Charco	S 18° 11' 05.64"/ W 46° 09' 39.31"	80			X	1	1 h

Tabela 2. Espécies de predadores terrestres das cavernas de Presidente Olegário, Minas Gerais, selecionadas para realização de experimentos de comportamento agonístico em laboratório. Legenda: VP= Lapa Vereda da Palha; SB= Lapa da Fazenda São Bernardo; ZS= Lapa Zé de Sidinei; AL= Lapa Arco da Lapa; LM= Lapa do Moacir; TC= Toca do Charco e GJ= Gruta da Juruva; N= Número de indivíduos coletados; Cat Eco Evo= Categorias ecológico-evolutivas; Trf= Troglófilo; Trx= Troglógeno; Subs= Substrato; P= Parede; S= Solo; ar= Areia e ser= Serrapilheira.

ESPÉCIES TESTE	OCORRÊNCIA								N	Cat. Eco- Evo	SUBS
	VP	SB	ZS	AL	LM	TC	GJ				
ARANEAE											
<i>Enoploctenus cyclothorax</i> (Bertkal, 1880)	X	X	X	X	X	X	X	X	25	Trf	P
<i>Isoctenus</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X		20	Trf	P
<i>Loxosceles similis</i> Moenkhaus, 1898	X			X				X	25	Trf	P/S (ar)
OPILIONES											
<i>Eusarcus hastatus</i> Sorensen, 1884		X					X		20	Trf	S (ser)
<i>Mitogoniella taquara</i> DaSilva & Gnaspini, 2010	X	X		X					20	Trx	P

Tabela 3. Valores numéricos e gradientes atribuídos às categorias de substrato e zonação presentes nas cavernas estudadas em Presidente Olegário, Minas Gerais para realização da Análise de Correspondência Canônica (CCA). Legenda: Cat Subs= Categorias de Substrato; P= Parede; Subs Inco= Substrato Inconsolidado; S-are+arg= Solo com areia e argila; Subs Inco + M.O= Substrato Inconsolidado e matéria orgânica; S-are+arg+M.O= Solo com areia, argila e matéria orgânica; Serp= Serrapilheira; G= Guano; Val Num= Valor numérico; Grad= Gradiente; S-M.O= Sem matéria orgânica; C-M.O= Com matéria orgânica; M.O= Matéria orgânica pura; Ent= Entrada; Pen= Penumbra e Afo= Afótica; L= Luminosidade intensa; PL= Pouca luminosidade e SL= Sem luz.

Cat Subs	Val Num	Grad	Zona	Grad	Val Num
P	1	S-M.O			
Subs Inco	2	S-M.O	Ent	L	1
S- are + arg	3	S-M.O			
Subs Inco + M.O	4	C-M.O	Pen	PL	2
S- are + arg + M.O	5	C-M.O			
Serp	6	M.O	Afo	SL	3
G	7	M.O			

Tabela 4. Teste de interações agonísticas entre as cinco espécies de predadores terrestres selecionadas para a realização de experimentos de comportamento agonístico em laboratório. As porcentagens indicam a proporção entre os testes em que ocorreram comportamento agonístico e ou predação e aqueles em que estes não foram registrados. Legenda: Comp Ag= Comportamentos Agonísticos; Agr= Agressão; Sub= Submissão; Pred/Can= Predação/ Canibalismo e Evi/Coex= Evitação/ Coexistência.

Pareamentos	Comp Ag			
	Agr	Sub	Pred/ Can	Evi/Coex
<i>Isoctenus</i> sp. X <i>Isoctenus</i> sp.	0%	0%	75%	25%
<i>Isoctenus</i> sp. X <i>E. cyclothorax</i>	0%	0%	0%	100%
<i>Isoctenus</i> sp. X <i>L. similis</i>	0%	0%	25%	75%
<i>Isoctenus</i> sp. X <i>E. hastatus</i>	0%	0%	0%	100%
<i>Isoctenus</i> sp. X <i>M. taquara</i>	0%	0%	0%	100%
<i>E. cyclothorax</i> X <i>E. cyclothorax</i>	0%	0%	75%	25%
<i>E. cyclothorax</i> X <i>L. similis</i>	0%	0%	20%	80%
<i>E. cyclothorax</i> X <i>E. hastatus</i>	0%	0%	0%	100%
<i>E. cyclothorax</i> X <i>M. taquara</i>	20%	0%	0%	80%
<i>L. similis</i> X <i>L. similis</i>	0%	0%	100%	0%
<i>L. similis</i> X <i>E. hastatus</i>	0%	0%	25%	75%
<i>L. similis</i> X <i>M. taquara</i>	0%	0%	0%	100%
<i>E. hastatus</i> X <i>E. hastatus</i>	0%	0%	0%	100%
<i>E. hastatus</i> X <i>M. taquara</i>	0%	0%	0%	100%
<i>M. taquara</i> X <i>M. taquara</i>	0%	0%	0%	100%

Figura 1. A- Região Neotropical com a localização do Brasil e estado de Minas Gerais. B- Estado de Minas Gerais e da Unidade Geomorfológica do Bambuí, com a localização do município de Presidente Olegário. C- Município de Presidente Olegário com as localizações das cavernas amostradas sobre a lente de calcário. Legenda: TC:LM= Toca do Charco e Lapa do Moacir; AL= Lapa Arco da Lapa; VP= Lapa Vereda da Palha; SB= Lapa da Fazenda São Bernardo; ZS= Lapa Zé de Sidinei e GJ= Gruta da Juruva.

Figura 2. Categorias de substratos utilizadas nas observações e no desenvolvimento da CCA. A- Parede; B- Substrato Inconsolidado + Areia + Cascalho; C- Guano e D- Folhizo + Detritos Vegetais.

Figura 3. A/B- Terrários montados com substratos trazidos das cavernas para manutenção dos indivíduos em laboratório. C/D- Terrário usado para realização dos testes de interações agonísticas.

Figura 4. Diagrama de ordenação das bases de amostragem produzido pela análise de correspondência canônica. As bases estão representadas por símbolos e as variáveis ambientais pelos vetores. Legenda: * = Lapa Vereda da Palha; □ = Lapa Zé de Sidinei; ◇ = Lapa da Fazenda São Bernardo; ○ = Lapa Arco da Lapa; x = Toca do Charco; * = Gruta da Juruva + = Lapa do Moacir; UR = Umidade relativa do ar; Temp = Temperatura; Subs = Substrato.

Figura 5. Diagrama de ordenação das espécies produzido pela análise de correspondência canônica. Legenda: E. has = *Eusarcus hastatus*; E cav = *Eusarcus cavernicola*; M taq = *Mitogoniella taquara*; Disc sp. = *Discocyrtus* sp.; Zal sp. = Zalmoxidae; Ana sp. = Anapidae; Ara sp.1-sp.6 = Araneidae sp.1-sp.6; M mela = *Mangora melanocephala*; Cap sp.1-sp.2 = Caponiidae sp.1-sp.2; A. conc = *Ancylometes concolor*; E cyc = *Enoploctenus cyclothorax*; Iso sp. = *Isoctenus* sp.; Dein sp. = Deinopidae; Hahniidae sp. = Hahniidae; Lyn sp. = Lyniphidae; Mer sp. = *Mermessus* sp.; S par = *Scolecurea parilis*; Sme sp. = *Smermisia* sp.; V sim = *Vesicapalpus simplex*; Neph sp. = *Nephila clavipes*; Oon sp.1-sp.3 = Oonopidae sp.1-sp.3; Pho spp = Pholcidae; Meta sp. = *Metagonia* sp.; M aff tan = *Mesabolivar aff tandilicus*; M aff tog = *Mesabolivar aff togatus*; M sp. n. = *Mesabolivar* sp. n.; Sal sp.1-sp.4 = Salticidae sp.1-sp.4; Scy sp. = *Scytodes* sp.; Seg sp. = Segestriidae; Sel sp. = Selenopidae; Lox sp. = *Loxosceles similis*; Sym sp. = Symphytognathidae; Tetr sp.1-sp.2 = Tetragnathidae sp.1-sp.2; Cryp sp. = *Cryptachea* sp.; C par = *Cryptachea parana*; D sant = *Dipoena santaritadopassaquatrensis*; N ruf = *Nesticodes rufipes*; T aff ebus = *Thymoites aff ebus*; Plat sp. = *Plato* sp.; Ther sp. = *Theridiosoma* sp.; Ulo sp.1-sp.3 = Uloboriidae sp.1-sp.3; Atem sp. = Atemnidae; Chei sp. = Cheiridiidae; Spela sp. = *Spelaeochernes* sp.; Cht sp.1-sp.4 = Chtoniidae sp.1-sp.4; Geo sp. = *Geogarypos* sp.; Tit sp. = *Tityus* sp.; Geopha sp. = Geophilomorpha; Geophi sp. = Geophilidae sp.; Lamy sp. = *Lamynectes* sp.; Scol sp. = Scolopendromorpha; Cryps sp. = *Cryptops* sp.; E mou = *Emesa mourei*; Plo sp. = *Ploiaria* sp.; P aff cav = *Ploiara aff carvalhoi*; Phas sp. = *Phasmatochoris* sp. e Z zik = *Zelurus zikani*; UR = Umidade relativa do ar; Temp = Temperatura; Subs = Substrato. Os números indicam as morfoespécies.

Figura 6. Diagrama de ordenação das cinco espécies modelo produzido pela análise de correspondência canônica. Legenda: UR = Umidade relativa do ar; Temp = Temperatura; Subs = Substrato.

Apêndice 1

Lista das espécies de predadores terrestres encontradas nas cavernas de Presidente Olegário, Minas Gerais. Legenda: Arach= Arachnida; Chil= Chilopoda; Insec= Insecta; Aran= Araneae; Opil= Opiliones; Pseud= Pseudoscorpiones; Scor= Scorpiones; Geo= Geophilomorpha; Lith= Lithobiomorpha; Scol= Scolopendromorpha; Hem= Hemiptera; Arneo= Araneomorpha; Myg= Mygalomorpha; Lan= Laniatores; Ana= Anapidae; Ara= Araneidae; Cap= Caponiidae; Cten= Ctenidae; Dein= Deinopidae; Hah= Hahniidae; Liny= Linyphidae; Neph= Nephilidae; Oon= Oonopidae; Palp= Palpimanidae; Phol= Pholcidae; Sal= Salticidae; Scyt= Scytodidae; Seg= Segestriidae; Sel= Selenopidae; Sic= Sicariidae; Sym= Symphytognathidae; Tetr= Tetragnathidae; Ther= Theridiidae; Theri= Theridiosomatidae; Therp= Theraphosidae; Ulo= Uloboridae; Gon= Gonyleptidae; Zal= Zalmoxidae; Atem= Atemnidae; Chei= Cheiridiidae; Cher= Chernetidae; Cht= Chtoniidae; Geog= Geogarypidae; Buth= Buthyidae; Geop= Geophillidae; Hen= Henicopodidae; Crypt= Cryptopidae; Red= Reduviidae; VP= Lapa Vereda da Palha; SB= Lapa da Fazenda São Bernardo; ZS= Lapa Zé de Sidinei; AL= Lapa Arco da Lapa; LM= Lapa do Moacir; GJ= Gruta da Juruva e TC= Toca do Charco.

Ordem	Sub.Ord	Família	Espécie/ Morfotipo	VP	FB	ZS	AL	LM	GJ	TC	N
Aran	Arneo	Ana	Anapidae sp. 1	0	2	0	1	0	0	0	3
		Araneidae sp. 1	0	0	0	1	0	1	0	2	
			<i>Alpaida</i> sp.	0	0	1	1	0	0	0	2
			<i>Araneus</i> sp. 1	0	0	0	1	1	0	0	2
		Ara	<i>Araneus</i> sp. 2	0	0	0	4	0	0	0	4
			<i>Araneus</i> sp. 3	0	0	0	1	0	0	0	1
			<i>Cyclosa</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	1
			<i>Eustala</i> sp.	16	3	3	3	2	0	0	27
			<i>Mangora melanocephala</i> (Taczanowski, 1874)	0	1	0	1	0	0	0	2
		Cap	<i>Nops</i> sp.	0	2	0	2	0	0	0	4
			<i>Ancylometes concolor</i> (Perty, 1833)	1	1	1	0	0	0	1	4
		Cten	<i>Enoploctenus cyclothorax</i> (Bertkau 1880)	20	57	8	32	6	12	0	135
			<i>Isoctenus</i> sp.	8	18	14	2	4	2	5	53
		Dein	<i>Deinops</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	1
		Hah	Hahniidae sp.	0	6	0	0	1	0	6	13
			Linyphidae sp.	0	0	0	1	0	0	0	1
			<i>Mermessus</i> sp.	4	2	0	0	0	0	0	6
		Liny	<i>Smermisia</i> sp.	0	2	0	2	0	0	0	4
			<i>Scolecurea parilis</i> Millidge, 1991	0	0	0	16	0	0	0	16
			<i>Vesicapalpus simplex</i> Millidge, 1991	0	1	0	0	0	0	0	1
Neph	<i>Nephila clavipes</i> MacLeay, 1834	1	0	0	1	0	0	0	2		
	<i>Cynetomorpha</i> sp. 1	0	1	0	0	1	0	0	2		
Oon	<i>Cynetomorpha</i> sp. 2	0	0	2	0	0	0	0	2		
	<i>Neotrops</i> sp.	2	1	0	1	0	1	0	5		
	<i>Triapris stenops</i>	0	3	0	0	0	0	0	3		
Palp	<i>Fernandesina</i> sp.	0	2	0	0	0	0	0	2		

		Pholcidae spp.	5	12	3	11	9	5	5	50
		<i>Mesabolivar</i> aff. <i>tandilicus</i> (Mello-Leitao, 1940)	0	0	0	27	13	0	23	63
	Phol	<i>Mesabolivar</i> aff. <i>togatus</i> (Keyserling, 1891)	12	3	9	1	0	0	0	25
		<i>Mesabolivar</i> sp. n.	8	18	5	0	0	0	0	31
		<i>Metagonia</i> sp.	0	6	0	0	0	0	0	6
		Salticidae sp. 1	3	18	3	1	0	0	2	27
		Salticidae sp. 2	3	0	0	0	0	0	2	5
	Sal	Salticidae sp. 3	0	0	0	0	2	0	0	2
		Salticidae sp. 4	0	0	0	0	2	0	1	3
		<i>Corythalia</i> sp.	0	2	0	0	0	0	0	2
	Scyt	<i>Scytodes fusca</i> Walckenaer, 1837	0	0	1	0	0	0	0	1
		<i>Scytodes</i> aff. <i>eleonora</i> e Rheims & Brescovit, 2001	0	8	0	0	0	0	3	11
	Seg	<i>Ariadna</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	3
	Sel	<i>Selenops</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	1
	Sic	<i>Loxosceles similis</i> Moenkhaus, 1898	6	0	0	45	0	13	0	64
	Sym	Symphytognathidae sp.	1	0	0	1	0	0	0	2
	Tetr	Tetragnathidae sp. 1	4	1	0	0	0	0	0	5
		Tetragnathidae sp. 2	2	0	0	0	0	0	0	2
		<i>Cryptachaea</i> sp.	2	1	0	0	0	0	0	3
		<i>Cryptachaea parana</i> (Levi, 1963)	9	7	0	0	1	1	5	23
	Ther	<i>Dipoena santaritadopassaquatensis</i> Rodrigues, 2013	0	0	0	1	0	0	0	1
		<i>Nesticodes rufipes</i> (Lucas, 1846)	2	0	0	0	0	0	0	2
		<i>Thymoites</i> aff. <i>ebus</i> Levi, 1964	0	1	0	0	0	0	0	1
	Theri	<i>Plato</i> sp.	13	4	16	5	0	0	0	38
		<i>Theridiosoma</i> sp.	13	5	0	3	6	0	0	27
		<i>Migramops</i> sp.	0	2	0	0	0	0	0	2
	Ulo	<i>Uloborus</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	1
		<i>Zozis</i> sp.	0	2	0	2	0	0	0	4
	Myg	Therp	aff. <i>Catanduba</i> sp.	0	1	0	0	0	0	1
	Opil	Lan	<i>Discocyrtus</i> sp.	0	7	3	0	0	0	10
		Gon	<i>Eusarcus cavernicola</i> Hara & Pinto-Da-Rocha, 2010	3	1	4	0	0	0	8
			<i>Eusarcus hastatus</i> Sorensen, 1884	0	15	0	0	0	1	20
			<i>Mitogoniella taquara</i> DaSilva & Gnaspini, 2010	2	9	0	16	0	0	27
		Zal	Zalmoxidae sp.	0	2	0	0	0	0	2
	Pseud	Atem	Atemnidae sp.	0	1	0	2	0	0	3
		Chei	Cheiridiidae sp.	1	1	0	17	0	7	26
		Cher	<i>Spelaeochernes</i> sp.	6	2	18	14	0	0	41
		Cht	Chtoniidae sp. 1	0	3	0	0	0	0	3
			Chtoniidae sp. 2	2	0	0	0	0	0	2
			Chtoniidae sp. 3	0	0	0	0	1	0	1
			Chtoniidae sp. 4	0	0	1	0	0	0	1

	Geog	<i>Geogarypus</i> sp.	0	7	0	0	0	0	0	9
Scor	Buth	<i>Tityus</i> sp.	1	0	1	0	0	0	0	2
Geo		<i>Geophilomorpha</i> sp.	0	9	0	0	0	0	0	9
	Geop	<i>Geophilidae</i> sp.	0	3	0	0	0	0	0	3
Lith	Hen	<i>Lamyctes</i> sp.	0	0	10	0	1	0	0	11
Scol		<i>Scolopendromorpha</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	1
	Crypt	<i>Cryptops</i> sp. 1	0	1	0	0	0	0	0	1
Hem		<i>Emesa mourei</i> Wygodzinsky, 1945	0	0	0	2	0	0	0	2
	Red	<i>Ploiaria</i> sp.	7	6	0	6	0	0	0	19
		<i>Ploiaria</i> aff. <i>carvalhoi</i> Wygodzinsky, 1966	0	0	0	0	0	0	1	1
		<i>Phasmatorcoris</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	1
		<i>Zelurus zikani</i> (Costa Lima, 1940)	5	1	9	4	0	0	1	20
									Total	927

Apêndice 2

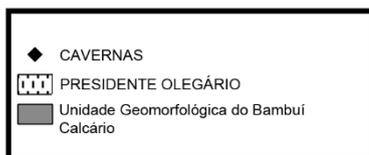
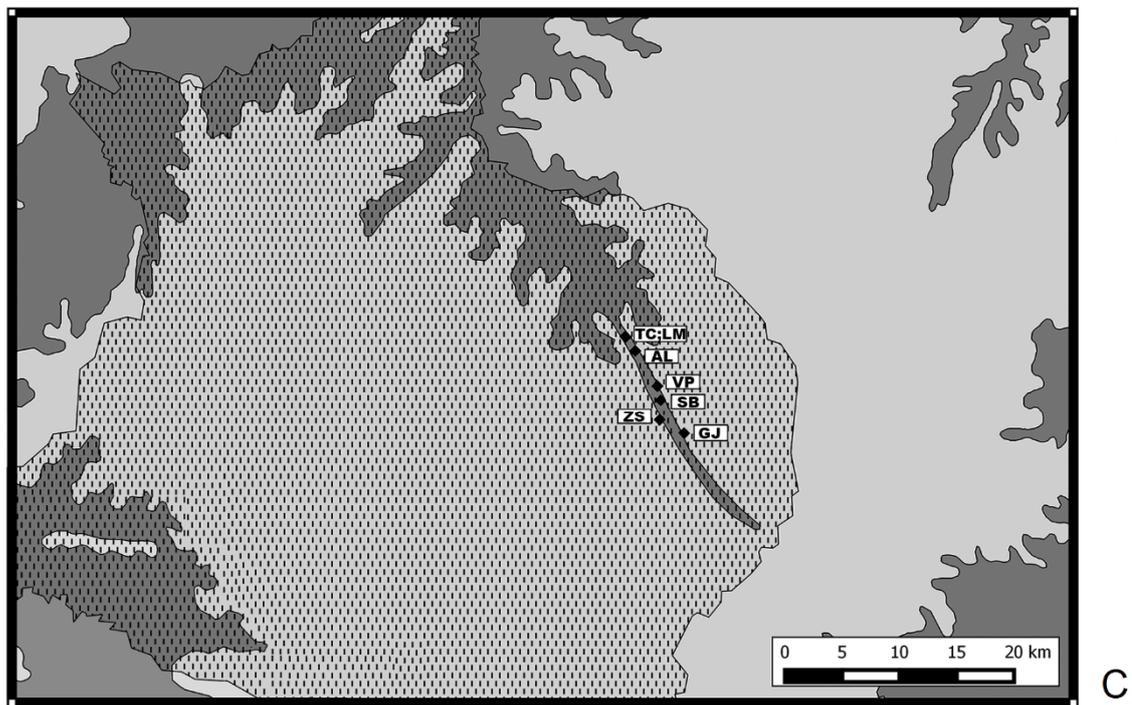
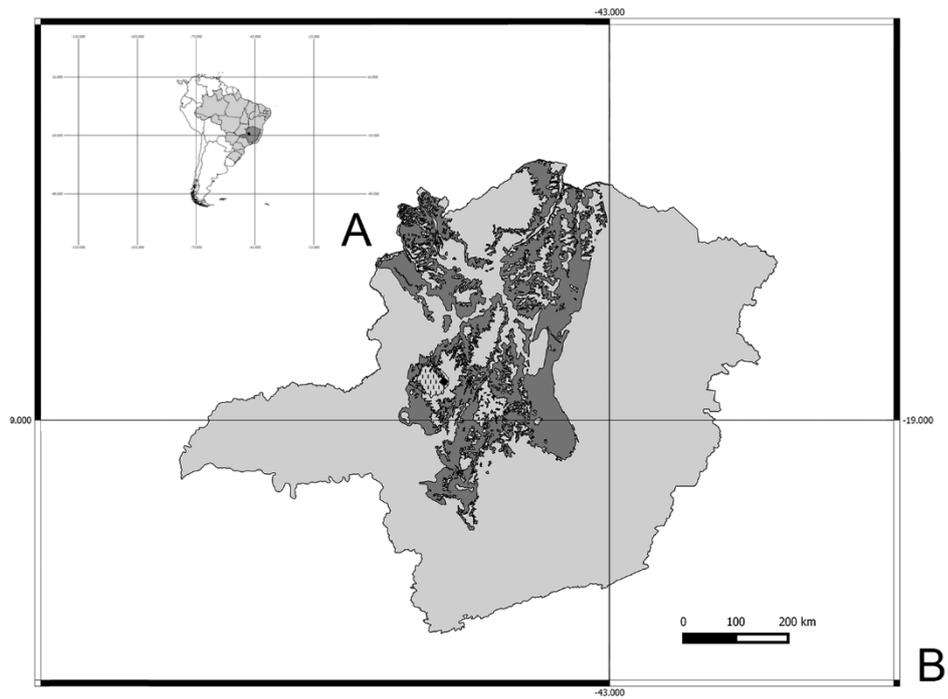
Lista das espécies de predadores terrestres encontrados nas cavernas de Presidente Olegário, Minas Gerais, demonstrando os substratos e as zonas das cavernas onde as mesmas foram coletadas com mais frequência. Legenda: Ara= Araneae; Opi= Opiliones; Pse= Pseudoscorpiones; Geo= Geophilomorpha; Lit= Lithobiomorpha; Sco= Scolopendromorpha; Red= Reduviidae; P= Parede; S= Solo; F= Folhiço; G= Guano; ZE= Zona de Entrada; ZP= Zona de Penumbra e ZA= Zona Afótica.

Ordem	Espécie/ Morfotipo	Substrato				Zonação		
		P	S	F	G	ZE	ZP	ZA
	Anapidae sp. 1			X		X	X	X
	Araneidae sp. 1	X				X		
	<i>Alpaida</i> sp.	X				X		
	<i>Araneus</i> sp. 1	X				X	X	X
	<i>Araneus</i> sp. 2	X				X	X	
	<i>Araneus</i> sp. 3	X				X	X	
	<i>Cyclosa</i> sp.	X				X	X	
	<i>Eustala</i> sp.	X				X	X	
	<i>Mangora melanocephala</i> (Taczanowski, 1874)	X				X	X	
	<i>Nops</i> sp.	X				X	X	
	<i>Ancylometes concolor</i> (Perty, 1833)		X				X	
	<i>Enoploctenus cyclothorax</i> (Bertkau 1880)		X				X	
	<i>Isoctenus</i> sp.		X				X	X
	<i>Deinops</i> sp.	X				X	X	X
	Hahniidae sp.	X					X	X
Ara	Linyphidae sp.	X				X		
	<i>Mermessus</i> sp.			X		X	X	
	<i>Smermisia</i> sp.			X		X	X	
	<i>Scolecuroa parilis</i> Millidge, 1991			X		X	X	
	<i>Vesicapalpus simplex</i> Millidge, 1991			X		X	X	
	<i>Nephila clavipes</i> MacLeay, 1834			X			X	
	<i>Cynetomorpha</i> sp. 1			X				X
	<i>Cynetomorpha</i> sp. 2	X				X		
	<i>Neotrops</i> sp.			X			X	
	<i>Triapris stenops</i>			X			X	
	<i>Fernandesina</i> sp.			X			X	
	Pholcidae spp.	X				X	X	
	<i>Mesabolivar</i> aff. <i>tandilicus</i> (Mello-Leitao, 1940)	X				X	X	
	<i>Mesabolivar</i> aff. <i>togatus</i> (Keyserling, 1891)	X				X	X	
	<i>Mesabolivar</i> sp. n.	X				X	X	
	<i>Metagonia</i> sp.	X				X	X	

	Salticidae sp. 1	X				X		
	Salticidae sp. 2	X				X		
	Salticidae sp. 3	X				X		
	Salticidae sp. 4	X				X		
	<i>Corythalia</i> sp.	X				X		
	<i>Scytodes fusca</i> Walckenaer, 1837	X		X		X	X	
	<i>Scytodes</i> aff. <i>eleonorae</i> Rheims & Brescovit, 2001	X				X	X	
	<i>Ariadna</i> sp.		X			X		
	<i>Selenops</i> sp.	X	X				X	X
	<i>Loxosceles similis</i> Moenkhaus, 1898	X					X	X
	Symphytognathidae sp.			X			X	
	Tetragnathidae sp. 1			X			X	
	Tetragnathidae sp. 2			X			X	
	<i>Cryptachaea</i> sp.	X					X	X
	<i>Cryptachaea parana</i> (Levi, 1963)	X		X	X		X	X
	<i>Dipoena santaritadopassaquatrensis</i> Rodrigues, 2013						X	
	<i>Nesticodes rufipes</i> (Lucas, 1846)				X		X	X
	<i>Thymoites</i> aff. <i>ebus</i> Levi, 1964	X					X	X
	<i>Plato</i> sp.	X						X
	<i>Theridiosoma</i> sp.	X					X	X
	<i>Migramops</i> sp.	X				X	X	
	<i>Uloborus</i> sp.	X				X	X	
	<i>Zozis</i> sp.	X				X	X	
	aff. <i>Catanduba</i> sp.		X					X
	<i>Discocyrtus</i> sp.	X				X	X	
	<i>Eusarcus cavernicola</i> Hara & Pinto-Da-Rocha, 2010	X						X
Opi	<i>Eusarcus hastatus</i> Sorensen, 1884			X			X	
	<i>Mitogoniella taquara</i> DaSilva & Gnaspini, 2010	X				X	X	
	Zalmoxidae sp.			X			X	X
	Atemnidae sp.	X		X			X	
	Cheiridiidae sp.				X		X	
	<i>Spelaeochernes</i> sp.	X	X	X	X		X	
Pse	Chtoniidae sp. 1			X			X	
	Chtoniidae sp. 2			X			X	
	Chtoniidae sp. 3			X			X	
	Chtoniidae sp. 4			X				X
	<i>Geogarypus</i> sp.	X					X	
Sco	<i>Tityus</i> sp.	X						X
Geo	Geophilomorpha sp.		X		X	X		
	Geophilidae sp.		X		X	X		
Lit	<i>Lamyctes</i> sp.			X			X	
Sco	Scolopendromorpha sp.		X		X	X		
	<i>Cryptops</i> sp. 1		X		X	X		
Red	<i>Emesa mourei</i> Wygodzinsky, 1945	X					X	
	<i>Ploiaria</i> sp.	X		X			X	

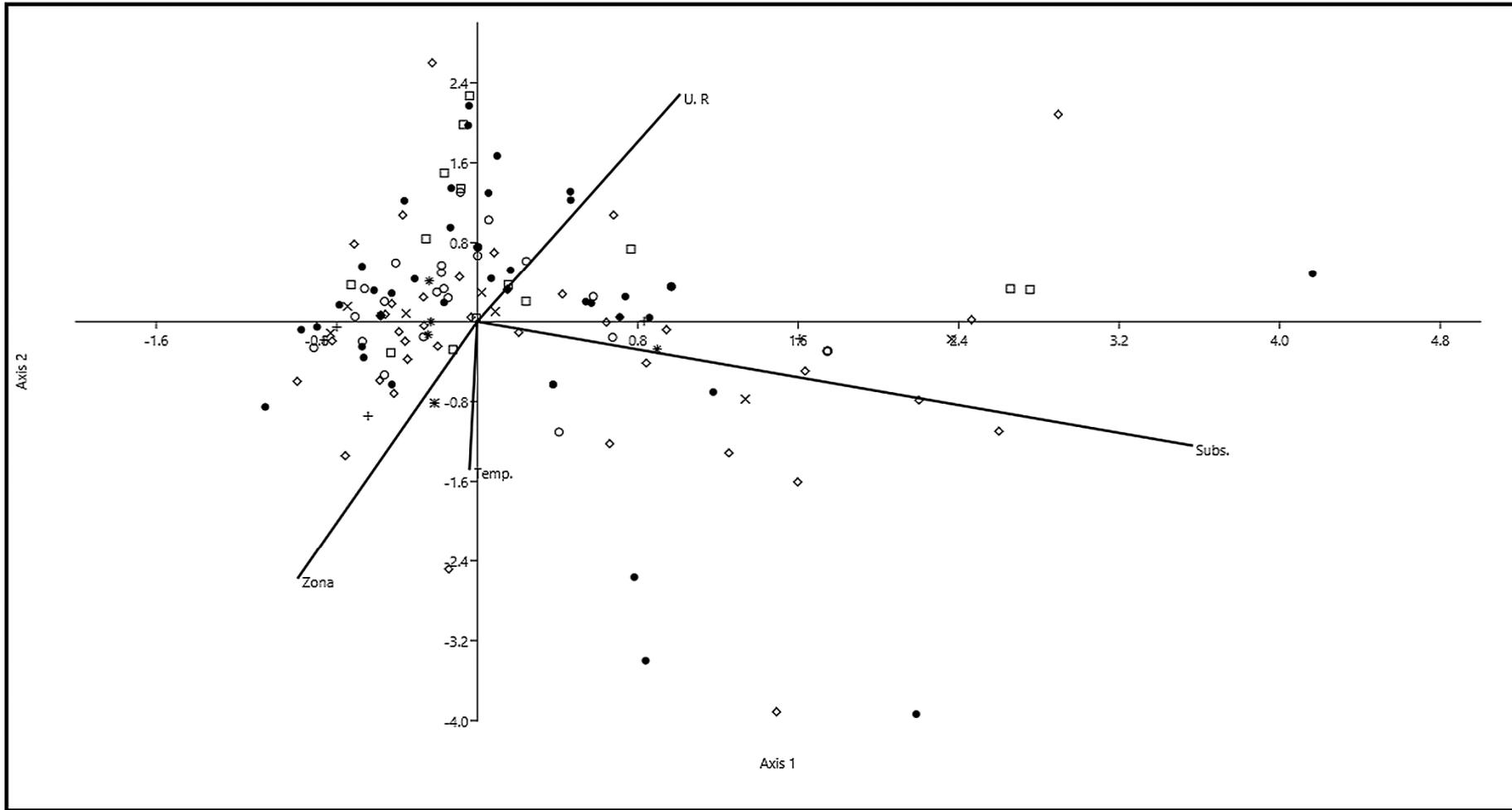
<i>Ploiaria</i> aff. <i>carvalhoi</i> Wygodzinsky, 1966	X	X	X	
<i>Phasmatorcoris</i> sp.	X		X	
<i>Zelurus zikani</i> (Costa Lima, 1940)	X		X	X

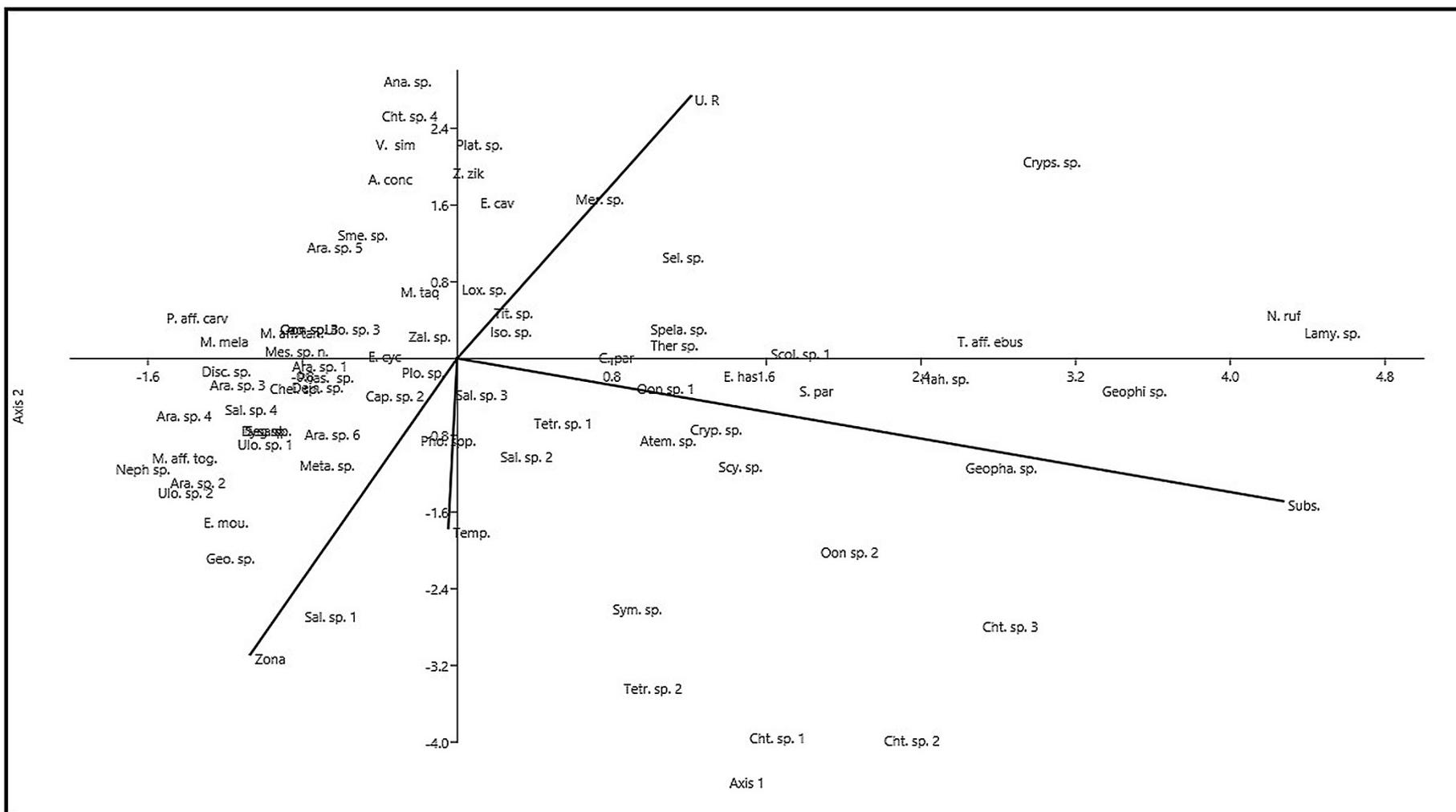
Figuras

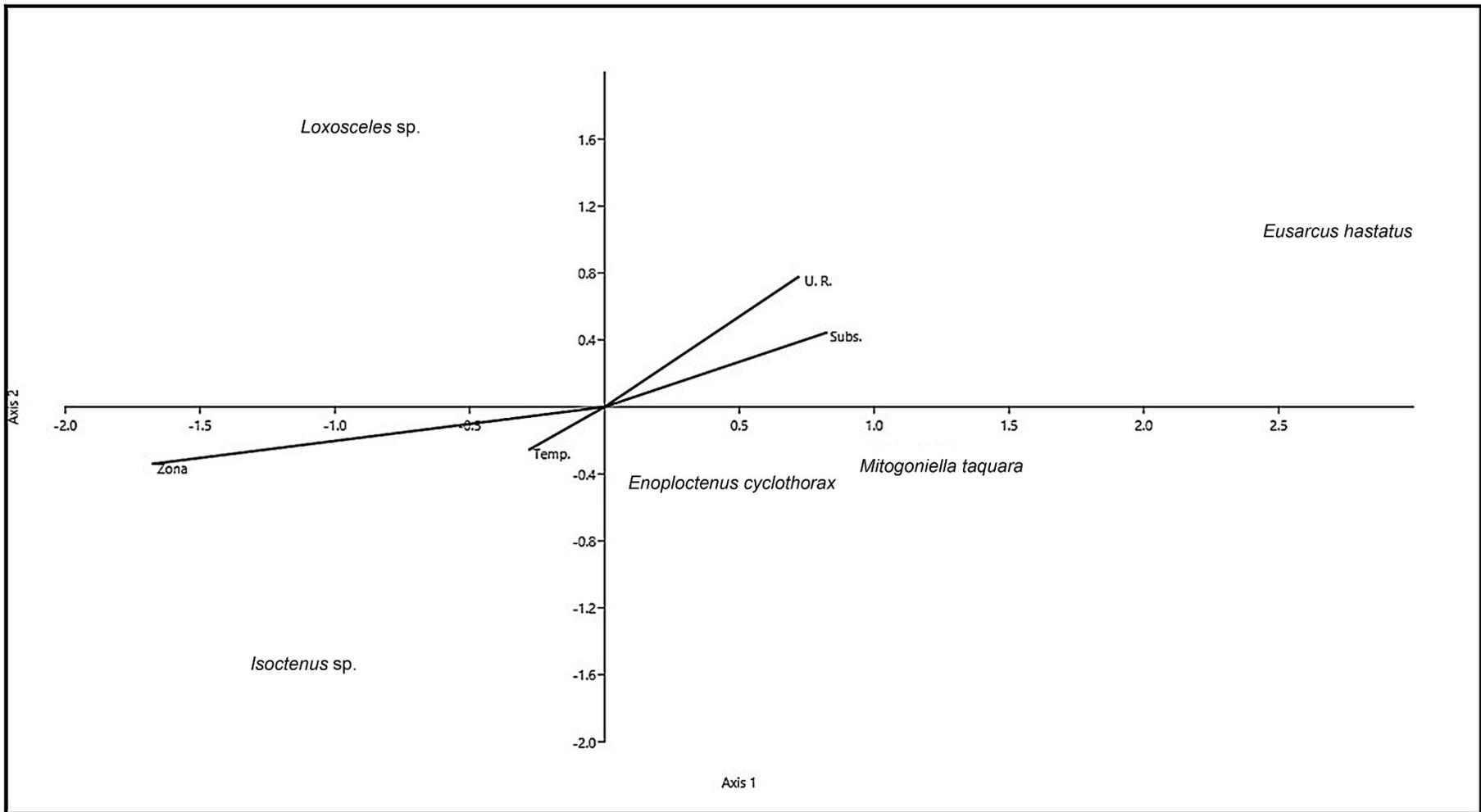












CAPÍTULO II

COMPORTAMENTO ESPACIAL E TEMPORAL DE OPILIONES E ARANEOMORPHAS (ARACHNIDA) EM HABITATS DE CAVERNAS DA REGIÃO NEOTROPICAL

Leonardo Palloni Accetti Resende

Maria Elina Bichuette

Artigo submetido ao periódico: Journal of Insect Behavior

6- CAPÍTULO DOIS

Leonardo Palloni Accetti Resende*¹

Maria Elina Bichuette*

Comportamento espacial e temporal de Opiliones e Araneomorphae (Arachnida) em habitats de cavernas da região Neotropical

Spatial and temporal behavior of Opiliones and Araneomorphae (Arachnida) in cave habitats from Neotropical region

*Laboratório de Estudos Subterrâneos, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva

DEBE- Universidade Federal de São Carlos- UFSCar, Via Washington Luíz, Km 235- Jardim Guanabara, São Carlos- SP, CP: 676, 13565-905, Brasil.

¹e-mail: leonardoresende.bioespeleo@gmail.com

¹Fone: +55 (16) 3351-8798/ +55 (16) 3306-6546

Resumo

O meio subterrâneo, definido como os espaços interconectados do subsolo, apresenta características ecológicas diferenciadas das encontradas na superfície, tais como ausência permanente de luz, umidade relativa do ar tendendo à saturação e tendência a estabilidade climática e escassez de recursos alimentares. Os aracnídeos são importantes representantes da fauna que habita o meio subterrâneo sendo as aranhas e os opiliões representativos dentre eles. Realizamos observações em campo e em laboratório de cinco espécies de aracnídeos, duas de opiliões e três de aranhas, para descrevermos seus repertórios comportamentais e verificarmos quais as diferenças na utilização espacial e temporal excluindo o contexto reprodutivo. Verificamos ainda se tais comportamentos estão relacionados com sua ocorrência no meio subterrâneo. Realizamos 80 horas de amostragens comportamentais através do método de *Fixed interval time point sampling* e construímos etogramas. Observamos que os opiliões possuem repertório comportamental mais rico que as aranhas, sendo mais ativos, interagindo com coespecíficos e utilizando uma parcela maior do tempo deslocando-se pelo espaço. Os comportamentos observados são típicos dos grupos aos quais estas espécies pertencem e, portanto, a ocorrência destes em cavernas, tanto como troglófilos (*Eusarcus hastatus*, *Loxosceles similis*, *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothotax*) quanto como troglóxenos (*Mitogoniella taquara*) não deve ser interpretada como um fator de pressão sobre a expressão comportamental nestes e, provavelmente representa uma exaptação dessas espécies no estabelecimento de populações nos habitats subterrâneos.

Palavras chave: Espaço, tempo, aracnídeos, hábito gregário, exaptação

Abstract

The subterranean environment, defined as the interconnected voids of the subsurface, presents a set of differentiated ecological characteristics from those found on the surface, such as the permanent absence of light, high relative humidity of the air and tendency to climate stability and food scarcity. The arachnids are an important representants of the subterranean fauna, being the spiders and opilionids representatives among them. We performed field and laboratory observations on five arachnid species, three of spiders and two of opilionids, to describe their behavioral repertoires and to verify the differences among them in space and time utilization, out of a reproductive context. Beyond that, we verify if their behaviors were related to their occurrence on subterranean environment. We developed 80 hours of behavioral sampling utilizing *Fixed interval time point sampling* method to constructed ethograms. We observed that opilionids have a richer behavioral repertory than the spiders, being more active, interacting with con-specifics and utilizing more time walking through space. The observed behaviors are tipics from the groups that these species belonging to, therefore their occurrence in caves as troglphilous (*Eusarcus hastatus*, *Loxosceles similis*, *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothotax*) or as troglloxenes (*Mitogoniella taquara*) couldn't be interpreted as pressure factor on the expression of their behaviors, being probably a representation of exaptation of them to their stablishment on the subterranean environment instead.

Key words: Space, time, arachnids, gregarious habit, exaptation

Introdução

O meio subterrâneo consiste no conjunto de espaços conectados do subsolo, apresentando tamanhos muito variados, indo da escala de milímetros, para dezenas de metros, nos quais os seres humanos podem ter acesso (Juberthie e Decu 1994, Palmer 2007). Tais espaços formados na rocha maciça, principalmente nos tipos de rocha solúveis em água, ou em sedimentos clásticos, podem ser preenchidos por ar ou água (Juberthie 2000).

Todas essas condições específicas do meio hipógeo resultam em um regime seletivo bastante diferenciado, no qual apenas organismos que possuem atividade noturna, que não são dependentes da visão para orientação, que apresentem dieta generalista e grande tolerância à umidade (higrofilia), têm maior probabilidade de colonizar com sucesso e então estabelecer populações autossuficientes (Cullingford 1962). Todos estes estados de caráter chamadas de exaptações são adaptações ao hábitat de procedência dos organismos, que acabam sendo vantajosas no novo habitat (Gould e Vrba 1982, Arnold 1994, Galan 2000).

Segundo Schiner-Racovitza (1907) os organismos que vivem no meio hipógeo podem ser classificados em troglógenos, aqueles que com frequência são encontrados no meio hipógeo mas que necessitam retornar à superfície para completar seu ciclo de vida, troglófilos, capazes de sobreviver tanto dentro quanto fora do meio subterrâneo e em troglóbios que são os organismos restritamente subterrâneos.

Com representantes pertencendo a todas as três categorias, os aracnídeos são integrantes importantes da fauna subterrânea, tanto que nove dentre as 11 ordens modernas desses animais apresentam representantes cavernícolas e apenas as ordens Solifugae e Uropygi não possuem espécies troglóbias conhecidas (Reddell 2012).

A ordem Opiliones é representada na fauna subterrânea da região Neotropical principalmente pela família Gonyleptidae (34 espécies). No Brasil as subfamílias

Goniosomatinae com oito espécies e Pachylinae com 18 espécies são as mais comumente encontradas (Pinto-da-Rocha 1995, Trajano e Bichuette 2010).

Algumas espécies de opiliões Goniosomatinae vem sendo regularmente registrados para cavernas de Minas Gerais: *Mitogoniella taquara* DaSilva e Gnaspini, 2010, sempre associado a cavernas, *Mitogoniella indistincta* Mello-Leitão, 1936 e *Mitogoniella mucuri* Ázara et al., 2013 (DaSilva e Gnaspini, 2010, Ázara et al. 2013); *Serracutisoma spelaum* (Mello-Leitão, 1932) e *Acutisoma longipes* Roewer, 1913 para cavernas de São Paulo. Estas últimas constituindo típicos troglóxenos (Gnaspini 1995, 1996, Gnaspini e Cavalheiro 1998, Santos e Gnaspini 2002, Gnaspini et al. 2003).

Outro gênero de opiliões associado a cavernas em todo o território brasileiro é *Eusarcus*, porém, estes paquilíneos são geralmente classificados como troglófilos (Trajano e Bichuette 2010). A espécie estudada no presente trabalho é *Eusarcus hastatus* Sorensen 1884, até então conhecida apenas em sua localidade-tipo no município de Januária, norte do estado de Minas Gerais (Abrigo Zé Bedeu) (Hara 2005).

As aranhas são os aracnídeos mais comuns e diversos encontrados em cavernas no mundo todo, sendo conhecidos milhares de espécies, desde troglóxenos até troglóbias (Reddell 2012). Das 54 famílias com registro na região Neotropical, 33 ocorrem em cavernas (Trajano e Bichuette 2010).

A mais comum das aranhas encontradas em cavernas brasileiras e utilizada neste trabalho, é a troglófila *Loxosceles similis* Moenkhaus, 1898 (Sicariidae). Trata-se de um gênero sinantrópico de aranhas sedentárias que fazem teias do tipo lençol em bancos de sedimentos próximos das paredes (Trajano e Bichuette 2010). Essas aranhas possuem uma grande variedade de itens alimentares em sua dieta, dentre os quais pseudoscorpídeos, opiliões e outras aranhas. Insetos tais como ortópteros, dípteros, lepidópteros e até crustáceos como

isópodes também são itens alimentares de aranhas *Loxosceles* (Trajano e Gnaspini 1991, Souza-Silva e Ferreira 2014).

Um grupo de aranhas comum em cavernas brasileiras e também contemplada nesse trabalho é a família Ctenidae, principalmente os gêneros *Isoctenus* Bertkal 1880 e *Enoploctenus* Simon 1897. Elas são aranhas errantes, predadoras de topo de cadeia, classificadas como troglófilas (*Isoctenus*) e troglógenas (*Enoploctenus*) (Pellegatti-Franco 2004). Entretanto para esta última há casos em que se comportam como populações troglófilas.

Apresentamos uma descrição do repertório comportamental de exploração espacial e temporal em um contexto não reprodutivo de cinco espécies de aracnídeos das cavernas de Presidente Olegário (*Mitogoniella taquara*, *Eusarcus hastatus*, *Loxosceles similis*, *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkal, 1880), comparando-os quanto à variedade e frequência de seus comportamentos. Além de verificarmos se estas variáveis comportamentais estão associadas com a ocupação do ambiente subterrâneo ou são estados de caracteres já presentes nos grupos estudados, ou seja, exaptações *sensu* Arnold (1994).

Materiais e Métodos

Captura dos organismos e manutenção em laboratório

Utilizamos cinco espécies de aracnídeos de cavernas de Presidente Olegário, Minas Gerais, para realizarmos os estudos comportamentais em laboratório: o opilião *Mitogoniella taquara* (Goniosomatinae), um troglógeno, o opilião *Eusarcus hastatus* (Pachylinae), um troglófilo, a aranha *Loxosceles similis* (Sicariidae), um gênero conhecido como troglófilo (Trajano e Bichuette 2010) e os ctenídeos *Isoctenus* sp., determinado como troglófilo segundo Trajano e Gnaspini-Netto (1991a), Pinto-da-Rocha (1995) e Pellegatti-Franco (2004) e *Enoploctenus cyclothorax* determinada como troglófila para as cavernas de Presidente

Olegário, não corroborando com as determinações como troglóxena existente na maioria dos estudos (Trajano e Gnaspini-Netto 1991a, Pinto-da-Rocha 1995 e Pellegatti-Franco 2004) (Figura 1).

Estas espécies representam organismos amplamente distribuídos nas cavernas brasileiras, possuem tamanhos que os tornam facilmente observáveis em campo e abundâncias elevadas em relação às de outras espécies de opiliões e aranhas que ocorrem nas mesmas cavernas.

Capturamos cinco indivíduos de cada espécie em cada uma das cinco campanhas realizadas às cavernas do município de Presidente Olegário, Minas Gerais, com exceção de *Mitogoniella taquara* e *Eusarcus hastatus* que não foram capturados na segunda campanha e *Isoctenus* sp. que não foi capturada na quarta campanha (Tabela 1).

Os animais capturados foram acondicionados em potes plásticos de 200 ml ou em caixas de isopor, com algodão umedecido. No laboratório, os mesmos foram colocados em terrários feitos com substratos trazidos das cavernas e mantidos sob condições controladas de temperatura, umidade e escuridão (Figura 2), de acordo com o medido no ambiente natural. As aranhas foram alimentadas com pequenos grilos e os opiliões com larvas liofilizadas de quironomídeos (dípteros), uma vez por semana.

Amostragem comportamental

Cada caverna foi dividida em bases de amostragem (Tabela 1). Nestas, realizamos sessões de observação seguindo o método *ad libitum* (*sensu* Altimann 1973). Através dessas observações compilamos as categorias e atos comportamentais das espécies, relacionados com a atividade locomotora, de exploração espacial e de interações com coespecíficos, utilizando como base a descrição das categorias e atos comportamentais de Elpino-Campus et al. (2001).

A amostragem quantitativa do comportamento foi desenvolvida em laboratório com dados de 80 horas de amostragem, seguindo a metodologia de “*Fixed interval time point sampling*” *sensu* Martin e Bateson (1993), através dos quais confeccionamos os etogramas. Os testes foram repetidos com os animais provenientes de cada campanha.

A fim de diferenciarmos os indivíduos, marcamos cada um deles com tinta para aeromodelismo (Figura 3). As amostragens comportamentais foram feitas diariamente, durante um período de duas horas que eram selecionadas aleatoriamente dentro de um intervalo compreendido entre as 7:00 e 23:00 horas, as horas já amostradas eram retiradas do sorteio no dia posterior (Figura 3).

Durante a amostragem, selecionávamos três indivíduos de cada espécie e registrávamos seus atos comportamentais em intervalos de um minuto. Ao final de cada amostragem coletávamos 120 atos comportamentais. Quando os animais selecionados não eram visíveis no terrário, anotávamos como não observado. Fizemos todas as observações usando uma lanterna de cabeça com luz vermelha (625- 740 nm), pois esta causa a menor interferência possível sobre o comportamento dos mesmos (Figura 3).

É importante salientar que os comportamentos presentes nos etogramas que não possuam números referentes às vezes em que foram observados, são aqueles cujo registro foi feito durante a amostragem em campo quando se estava construindo o repertório comportamental da espécie, mas que não foram vistos durante as amostragens quantitativas realizadas em laboratório.

Análise dos dados

As frequências comportamentais obtidas pelas observações realizadas em laboratório foram submetidas ao teste de normalidade de *Shapiro-Wilk* para verificarmos se a distribuição de frequências dos comportamentos observados está dentro de uma distribuição

normal (Zar 1996). Utilizamos a análise não-paramétrica de variância de *Kruskal-Wallis* para testar se havia diferença significativa nas frequências dos comportamentos entre as espécies nos casos em que as variâncias foram desiguais, quando estas se apresentaram uniformes foi aplicado o teste de variância ANOVA (Zar 1996). Para os comportamentos onde houve diferenças significativas, aplicamos o teste de *Mann-Whitney* para verificarmos entre quais espécies havia ocorrido essa diferença (Zar 1996). Todos os testes foram realizados no programa PAST 3.02 (Hammer et al. 2001).

Resultados

Repertório comportamental de *Mitogoniella taquara* DaSilva & Gnaspini, 2010

Utilizamos 20 indivíduos de *Mitogoniella taquara* em 80 horas de amostragem (Tabela 2).

Identificamos 29 atos comportamentais (ac) distribuídos por cinco categorias, sendo: *Interações Sociais* (cinco ac), *Limpeza Corporal* (cinco ac), *Exploração* (10 ac), *Alimentação* (cinco ac) e *Repouso* (quatro ac), (Tabela 2). Dentre os 20 indivíduos observados apenas dois eram machos, não pudemos comparar estatisticamente os comportamentos entre os sexos. O comportamento mais executado pela espécie em cativeiro foi o repouso, perfazendo 65,6% dos comportamentos observados (Figura 4), sendo o repouso em grupo (quando as pernas estão entrecruzadas entre os indivíduos) o mais comum (Figura 5a).

Mitogoniella taquara também apresentou grande atividade exploratória, com cerca de 10 comportamentos distintos perfazendo 26,3% dos comportamentos observados (Figura 4), porém o mais comum foi o de permanecer imóvel com as longas pernas II estendidas para cima e para os lados movendo-se bem lentamente, perfazendo 76% do comportamento exploratório. Em relação à categoria de *Limpeza Corporal*, dos nove atos observados cinco

deles envolviam as pernas II, nos quais estas eram esfregadas sobre as demais pernas e sobre o corpo e então passadas entre as quelíceras.

Não foram observados comportamentos agonísticos entre os indivíduos. As interações sociais que observamos restringiram-se a toques mútuos com as pernas II. Os comportamentos relacionados à alimentação também foram pouco registrados, tendo sido observados em duas ocasiões, nas quais os indivíduos carregavam o alimento do frasco onde este se encontrava para um refúgio onde os mesmos se alimentavam.

Repertório comportamental de *Eusarcus hastatus* Sorensen, 1884

Utilizamos 20 indivíduos, sendo 16 fêmeas e quatro machos, de *Eusarcus hastatus* em 80 horas de amostragem (Tabela 3).

Observamos os mesmos 29 atos comportamentais observados para *Mitogoniella taquara*, distribuídos pelas mesmas cinco categorias: *Interações Sociais* (cinco ac), *Limpeza Corporal* (cinco ac), *Exploração* (10 ac), *Alimentação* (cinco ac) e *Repouso* (quatro ac), as descrições completas dos comportamentos estão na Tabela 3. Há também um padrão de distribuição das frequências comportamentais muito semelhante. Eles permaneceram a maior parte do tempo em repouso, cerca de 70% das observações, sendo também o repouso em grupo o mais comum, porém neste caso *Eusarcus hastatus* prefere permanecer entocado debaixo de pedras ou de fragmentos de madeira, ao contrário de *Mitogoniella taquara* que ficam normalmente expostos em posição vertical ou de ponta-cabeça.

Nesta espécie também há grande atividade exploratória, cerca de 23,4% das observações (Figura 5b) entretanto a distribuição de frequências entre os diferentes tipos de comportamentos exploratórios é mais uniforme do que a observada em *Mitogoniella taquara* (Tabelas 2-3).

Observamos duas ocasiões de comportamento agonístico, quando duas fêmeas brigaram por alimento: uma delas capturou o alimento do frasco e o carregou até um refúgio quando a outra fêmea aproximou-se e com um movimento rápido dos pedipalpos agarrou parte deste iniciando um “cabo de guerra” onde ambas puxavam o alimento para lados opostos, até que o mesmo se partiu e ambas as fêmeas seguiram seus caminhos com um fragmento do mesmo nos pedipalpos.

Interações sociais não agonísticas ocorreram em 87,5% das vezes em que dois ou mais indivíduos se aproximaram uns dos outros e interagiram. Nessas interações os indivíduos envolvidos trocavam toques mútuos com as pernas II.

Repertório comportamental de *Loxosceles similis* Moenkhaus, 1898

Utilizamos 25 indivíduos, sendo 19 fêmeas e seis machos, de *Loxosceles similis* em 80 horas de amostragem (Tabela 4).

O repertório comportamental de *Loxosceles similis* foi mais reduzido do que aquele obtido para os opiliões (Tabela 4). Apenas 10 atos comportamentais distintos distribuídos em cinco categorias comportamentais foram registrados: *Limpeza Corporal* (dois ac), *Exploração* (um ac), *Alimentação* (três ac), *Repouso* (dois ac) e *Manipulação da Seda* (dois ac).

Corroborando com a constatação de que essas aranhas são predadoras sedentárias, elas permaneceram em posição de repouso, corpo rente ao chão com as pernas recolhidas próximas ao corpo (Figura 5c), em cerca de 90% do tempo.

A categoria *Interação Social* não foi observada para essas aranhas pois é sabido que o canibalismo é muito comum nessa espécie, sendo assim, evitamos expor as aranhas em contato umas com as outras. Em contrapartida, para esta espécie há uma categoria

comportamental exclusiva que consiste na *Manipulação da Seda*, sendo observados dois atos comportamentais complexos (Tabela 4).

As aranhas *Loxosceles similis* constroem teias do tipo lençol sobre o substrato em que se fixam (Trajano e Bichuette 2010), estas teias são construídas em camadas, ficando cada vez mais densas ao longo do tempo. Elas primeiro tocam o substrato com as fiandeiras, expelindo fios de seda que se aderem sobre ele, então elas esticam os fios erguendo o abdome e posicionam os fios sobre o substrato esfregando as pernas IV sobre eles, fixando-os com os tarsos. Ao mesmo tempo em que executam estes movimentos, que se repetem sequencialmente de três até cinco vezes, ela fricciona os pedipalpos um no outro em movimentos rítmicos que podem ser mais lentos ou mais rápidos. Não conseguimos detectar o propósito desses movimentos durante a manipulação da teia.

O outro comportamento associado à teia que pode ser distinguido consiste no uso das pernas III para esfregar o substrato, provavelmente para verificar falhas na estrutura da teia que são corrigidos tão logo detectados.

Além disso, é digno de nota que alguns indivíduos de *Loxosceles similis* apresentaram um comportamento de *Exploração* definido como estereotipado, proporcionado possivelmente apenas pelo fato de estarem em cativeiro. Tal comportamento, o qual visualizamos 21 vezes ao longo das observações, consistia na escalada das paredes do terrário, escorregando nela e na tentativa frenética de subir novamente com rápidos movimentos das pernas. Não observamos este comportamento em ambiente natural.

Repertório comportamental de *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkal, 1880)

Utilizamos respectivamente 20 e 25 indivíduos de *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothorax* em 80 horas de amostragem (Tabelas 5 e 6).

As grandes aranhas Ctenidae apresentaram um repertório comportamental muito semelhante (Tabelas 5 e 6), e um padrão de frequências em seus comportamentos também muito similar (Figura 4), sendo as diferenças nos números totais apenas causados pelo fato de que *Isoctenus* sp. foi amostrada apenas quatro vezes e não cinco, devido a não terem sido capturados indivíduos dessa espécie durante a quarta campanha.

Elas apresentaram o mesmo número de atos comportamentais que a aranha *Loxosceles similis*, sendo 10 atos comportamentais distribuídos por quatro categorias: *Limpeza Corporal* (três ac), *Exploração* (dois ac), *Alimentação* (três ac) e *Repouso* (dois ac). Entretanto em uma análise mais detalhada, o repertório comportamental das duas espécies de Ctenidae é mais simples que o da aranha *Loxosceles similis*, principalmente devido à ausência de comportamentos relacionados a manipulação de seda.

Elas permaneceram em repouso (corpo erguido com as pernas ligeiramente dobradas em *Isoctenus* sp. e corpo sobre o substrato com as pernas totalmente esticadas em *Enoploctenus cyclothorax*) durante 89% e 92% do tempo, respectivamente.

Ambas exploraram o ambiente em proporções iguais entre 2 e 3% do tempo de observação (Figura 5d). Nos comportamentos de *Limpeza Corporal*, a função das pernas II nos opiliões é atribuída aos pedipalpos que são usados para esfregar toda a superfície ventral do corpo e a parte anterior do cefalotórax.

Comparação entre opiliões e aranhas

A aplicação do teste de normalidade de *Shapiro-Wilk* mostrou que todas as frequências dos comportamentos apresentam distribuição normal ($p < 0.05$ para todas as categorias comportamentais). Aplicamos o teste de variância não paramétrico de *Kruskal-Wallis* para as categorias de *Interações Sociais* ($p = 0.766$) não havendo diferença significativa, *Alimentação* ($p = 0.300$), sem diferença significativa e *Repouso* ($p = 4.05^{-5}$) onde

houve uma diferença significativa e ANOVA para as categorias *Limpeza Corporal* ($p=0.587$), sem diferença significativa e *Exploração* ($p= 1.8^{-4}$) com diferença significativa. Aplicamos o teste para a categoria *Interações Sociais* apenas entre os opiliões, já que esta não ocorre entre as aranhas. A categoria *Manipulação da seda* não incluímos nas análises por ser um comportamento típico de *Loxosceles similis*.

Aplicamos o teste de *Mann-Whitney* para as categorias cujas diferenças foram significativas, identificando entre quais espécies houve essa diferença. Os valores de p obtidos pela análise estão listados na Tabela 7. Em resumo o que verificamos é que os opiliões apresentam uma maior atividade de *Exploração* espacial em relação a todas as espécies de aranhas ($p < 0.05$), e que as aranhas passam mais tempo em *Repouso* do que ambas as espécies de opiliões ($p < 0.05$).

Discussão

As semelhanças comportamentais observadas entre os opiliões *Mitogoniella taquara* e *Eusarcus hastatus*, apresentam os comportamentos que são típicos da ordem Opiliones, estando relacionadas então com seu parentesco. Estes pertencem à família Gonyleptidae que segundo trabalhos recentes de filogenia constitui-se em um grupo monofilético (Caetano e Machado 2013, Pinto-da-Rocha et al. 2014). Além disso, comparando os repertórios comportamentais destas com o de outras espécies de gonileptídeos conhecidos, há notória semelhança em seus padrões comportamentais (Capocasale e Bruno-Trezza 1964, Acosta et al. 1993, 1995, Elpino-Campos et al. 2001, Osses et al. 2008).

Observamos também semelhanças nos padrões comportamentais para os ctenídeos (*Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothorax*). Entretanto, não há trabalhos descritivos detalhados do comportamento das aranhas dessa família. Há estudos sobre a história natural e/ou populacional de algumas espécies, sendo possível verificar a existência de muitas

semelhanças nos comportamentos registrados em relação à ocupação espacial, deslocamento e reação à incidência de luz (Almeida et al. 2000, Folly-Ramos et al. 2002, Pellegatti-Franco 2004, Willemart e Kaneto 2004).

Comparando-se as espécies de opiliões e de aranhas, observamos que os primeiros possuem um repertório comportamental mais rico do que o as últimas. Atribuímos esta diferença a duas características da história de vida desses animais que são fundamentalmente distintas: as estratégias de forrageamento e o hábito de vida gregário dos opiliões e solitário das aranhas.

Os opiliões possuem uma dieta mais rica do que as aranhas, podendo se alimentar de organismos vivos ou de matéria orgânica em decomposição, tanto animal como vegetal (Acosta e Machado 2007). Estas duas categorias de itens alimentares exigem duas estratégias distintas de forrageamento. Na busca por animais vivos os opiliões se comportam como predadores de emboscada, permanecendo imóveis com as pernas II esticadas e movendo-se lentamente aguardando a passagem de uma presa (Machado et al. 2000, Santos e Gnaspini 2002, Willemart et al. 2007, Osses et al. 2008). Porém quando buscam por matéria orgânica em decomposição, eles desempenham um comportamento de forrageio ativo (exploração do ambiente), deslocando-se enquanto agitam as pernas II no ar e tocam o substrato com elas (Santos e Gnaspini 2002, Willemart et al. 2007). Nesse ato comportamental, a quimiorrecepção por parte das pernas II apresenta uma função fundamental (Acosta e Machado 2007, Willemart et al. 2007).

Assim, de maneira geral, os opiliões apresentam um comportamento de forrageamento e de captura de presas distinto daqueles apresentados por outros grupos de aracnídeos, relacionados com suas capacidades sensoriais diferenciadas (ausência de tricobótrias, presença de *sensilla chaetica*) e dieta mais generalista (Willemart et al. 2007, Willemart et al. 2009).

Em contrapartida as aranhas são caçadoras restritas, alimentando-se exclusivamente de presas vivas, exceto para *Loxosceles reclusa* Gertsch e Mulaik 1940 que também se alimentam de insetos mortos (Cramer 2008). As *Loxosceles similis* são descritas como sedentárias construtoras de teia de lençol e as aranhas da família Ctenidae (*Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothorax*) são descritas como predadoras de emboscada (Uetz et al. 1999). Tais estratégias são consideradas mais simples que as de forrageamento ativo, pois enquanto os caçadores de emboscada apenas aguardam imóveis pela passagem de uma presa, direcionando seus esforços apenas para captura-las, os caçadores ativos necessitam encontrá-las, persegui-las e subjuga-las, logo apresentam um repertório comportamental de forrageamento mais rico (Romero e Vasconcelos-Neto 2007).

Além de diferirem em suas estratégias de forrageamento, os opiliões apresentam comportamento social gregário, as quais podem ser formadas por espécies distintas (Machado et al. 2000, Willton et al. 2004, Chelini et al. 2011), enquanto que as aranhas de forma geral, salvo por algumas poucas espécies gregárias, restringem suas interações sociais com indivíduos da mesma espécie aos períodos reprodutivos (Gonzaga 2007). O hábito de formar grupos coesos promove uma amplitude e maior complexidade comportamental, pois a vida em grupos amplia a troca de informações e promove a evolução de sistemas de sinais de comunicação (Dunbar 1992, Machado et al. 2002).

Porém, ao compararmos os comportamentos destas espécies com o que é conhecido para espécies epígeas, verificamos que há uma notória semelhança entre os mesmos (Capocasale e Bruno-Trezza 1964, Acosta et al. 1993, 1995, Almeida et al. 2000, Elpino-Campos et al. 2001, Folly-Ramos et al. 2002, Pellegatti-Franco 2004, Willemart e Kaneto 2004, Osses et al. 2008). A hipótese que explica tal semelhança é a de que os repertórios comportamentais das espécies estudadas são típicos dos grupos aos quais as mesmas pertencem e, portanto, não devem ser interpretados como resultado de um regime seletivo

diferenciado sobre a expressão comportamental dessas espécies, mas sim como prováveis exaptações. Tais exaptações são estados de caracteres presentes em populações epígeas que são vantajosos em um novo regime seletivo, como o subterrâneo, ou seja, plesiomorfias que acabam sendo vantajosas (valor adaptativo mais alto) às populações dessas espécies no novo ambiente, permitindo sua colonização, estabelecimento e ocupação (Gould e Vrba 1982, Arnold 1994, Galan 2000).

Assim a ocorrência delas em cavernas, tanto como troglófilas (*Eusarcus hastatus*, *Loxosceles similis*, *Isoctenus* sp. e *Enoploctenus cyclothotax*) quanto como troglógenas (*Mitogoniella taquara*) não determina a presença de comportamentos distintos.

Conclusões

O repertório comportamental de exploração espacial dos opiliões é mais rico que o das aranhas, e os mesmos gastam mais tempo em atividade de deslocamento do que as últimas, além de apresentarem uma categoria comportamental de *Interação Social* com coespecíficos fora de um contexto reprodutivo. A hipótese que explica esta maior diversidade comportamental fundamenta-se nas estratégias de forrageamento ativo e no hábito gregário dos opiliões.

A ausência de distinção significativa entre os comportamentos das espécies cavernícolas estudadas com espécies correlatas epígeas é explicada pela hipótese de que tais comportamentos são possíveis exaptações, que não determinam a presença de comportamentos distintos.

Agradecimentos

Nós agradecemos ao Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), por fornecerem os mapas e informações a respeito da localização e acesso às cavernas. A Igual, E. C., Ribeiro, I. A., Gallo, J. S., Damasceno, G. F., Zepon, T. and Joaquim, L. A. pela ajuda nos trabalhos de campo. A Carvalho, J. F., Geraldo and Mariluci, DaSilva, J. S., DaMota, A. C., DaMota, M.

D., Duarte, A. A., Pereira, R. R., Oliveira, A. C. e Ribeiro, E. C. pela hospitalidade e por nos permitir acesso a suas propriedades. A Camargo, C. M. P. e Sales, J. F. pela hospedagem. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas consedidas (132404/2013-3; 303715/2011-1), ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) pela infraestrutura para desenvolvermos este trabalho e ao Instituto Chico Mendes da Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela licença de coleta (nº 132404/2013-3).

Referências

- Acosta LE, Poretti TI, Mascarelli PE (1993) The defensive secretions of *Pachyloidellus goliath* (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Bonn Zool Beitr* 44:19–31.
- Acosta LE, Pereyra FE, Pizzi RA (1995) Field observations on *Pachyloidellus goliath* (Opiliones, Gonyleptidae) in Pampa de Achala, province of Cordoba, Argentina. *Bull Br Arachnol Soc* 10: 23–28.
- Acosta LE, Machado G (2007) Diet and Foraging. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (ed) *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Cambridge, Harvard University Press, pp 14–61.
- Almeida CE, Ramos EF, Gouvêa E, Carmo-Silva M, Costa J (2000) Natural history of *Ctenus medius* Keyserling, 1891 (Araneae, Ctenidae) i: observations on habitats and the development of chromatic patterns. *Rev Brasil Biol* 60: 503-509.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–265.
- Arnold SJ (1994) Constraints on phenotypic evolution. In: Real LA (ed.) *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp 258-278.

- Ázara LN, DaSilva MB, Ferreira RL (2013) Description of *Mitogoniella mucuri* sp. nov. (Opiliones: Gonyleptidae) and considerations on polymorphic traits in the genus and Gonyleptidae. *Zootaxa* 1: 069-081.
- Caetano DS, Machado G (2013) The ecological tale of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) evolution: phylogeny of a Neotropical lineage of armoured harvestmen using ecological, behavioural and chemical characters. *Cladistics* 29: 589–609.
- Capocasale R, Bruno-Trezza LB (1964) Biología de *Acanthopachylus aculeatus* (Kirby, 1819), (Opiliones: Pachylinae). *Rev Soc Urug Entomol* 6: 19–32.
- Chelini MC, Willemart RH, Gnaspini P (2011) Caves as a Winter Refuge by a Neotropical Harvestman (Arachnida, Opiliones). *J Insect Behav* 24: 393–398.
- Cramer KL (2008) Are brown recluse spiders, *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae) scavengers? The influence of predator satiation, prey size, and prey quality. *J Arachnol* 36: 140–144.
- Curtis DJ, Machado G (2007) Ecology. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G, (ed) *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Cambridge, Harvard University Press, pp 280-308.
- DaSilva MB, Gnaspini P (2009) A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with cladistic analysis and biogeographical notes. *Invert Syst* 23: 530–624.
- Dunbar RIM (1992) Neocortex size as a constrain on group size in primates. *J Hum Evol* 22: 469-493.
- Elpino-Campos A, Pereira W, Del-Claro K, Machado G (2001) Behavioral repertory and notes on natural history of the neotropical harvestman *Discocyrtus oliverioi* (Opiliones: Gonyleptidae). *Bull Br Arachnol Soc* 12: 44–150.

- Fisher ML (2008) Descrição do comportamento agonístico de *Loxosceles laeta*, *L. hirsuta* e *L. intermedia* (Araneae: Sicariidae). Rev Brasil Zool 25: 579-586.
- Folly-Ramos E, Almeida CE, Carmo-Silva M, Costa J (2002) Natural history of *Ctenus medius* Keyserling, 1891 (Araneae, Ctenidae) ii: life cycle and aspects of reproductive behavior under laboratory conditions. Braz J Biol 62: 787-793.
- Galan C (2000) Biodiveridad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco. Sociedad de Ciencias Arazandi: San Sebastián, p 48.
- Gnaspini P (1995) Reproduction and postembryonic development of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from southeastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). Invert Repr Devel 28: 137-151.
- Gnaspini P (1996) Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from southeastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). J Zool Lond 239: 417-435.
- Gnaspini P, Cavalheiro AJ (1998) Chemical and behavioral defenses of a neotropical harvestman: *Goniosoma spelaeum* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). J Arachnol 26: 81-90.
- Gnaspini P, Santos FH, Hoenen SM (2003) The occurrence of different phase angles between contrasting seasons in the activity patterns of the cave harvestman *Goniosoma spelaeum* (Arachnida, Opiliones). Biol Rhyt Res 34: 31-49.
- Gould SJ, Vrba ES (1982) Exaptation- A missing term in the science of form. Paleobiology 8 (1): 4-15.
- Gonzaga, MO (2007) Socialidade e cuidado parental. In: Gonzaga MO, Santos A J, Japyassú HF (ed) Ecologia e comportamento das aranhas. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp 185-208.

Hamer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Packcaje for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electron* 4: pp 9.

Hara MR (2005) Revisão sistemática e análise filogenética do gênero *Eusarcus* Perty 1833 (Arachnida, Opiliones, Laniaores). Tese Universidade de São Paulo pp 224.

Juberthie C, Decu V (1994) Structure et diversité du domaine souterrain: particularités des habitats et adaptations des espèces. In: Juberthie C, Decu V (ed) *Encyclopaedia Biospeologica*. Tome I. Moulis-Bucarest: Société de Biospéologie, pp 5-22.

Juberthie C (2000) The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: Wilkens H, Culver DC, Humphreys WF (ed) *Ecosystems of the World* 30. *Subterranean Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, pp 17-39.

Machado G, Raimundo RLG, Oliveira PS (2000) Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *J Nat Hist* 34: 587-596.

Martin P, Bateson P (1993) *Measuring Behaviour: an Introductory Guide*. 2 ed, Cambridge University Press, New York.

Osses F, Nazareth TM, Machado G (2008) Activity pattern of the Neotropical harvestman *Neosadocus maximus* (Opiliones, Gonyleptidae): sexual and temporal variations. *J Arachnol* 36: 518-526.

Palmer AN (2007) *Cave geology*. Cave Books, pp 454.

Parks J, Kristensen C (2006) Observations on *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae) feeding on short-horned grasshoppers. *J Arachnol* 34: 221–226.

- Pellegatti-Franco F (2004) Biologia e ecologia populacional de *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão e *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkau) em cavernas do Alto Ribeira, Iporanga, SP (Araneae: Ctenidae). Tese Universidade de São Paulo pp 136.
- Pinto-da-Rocha R (1993) Invertebrados cavernícolas da porção meridional da província espeleológica do vale do Ribeira, Sul do Brasil. Rev Brasil Zool 10: 229-255.
- Pinto-da-Rocha R (1995) Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). Pap Avulsos de Zool 39: 61-173.
- Pinto-da-Rocha R, Bragagnolo C, Marques FPL, Junior MA (2014) Phylogeny of harvestmen family Gonyleptidae inferred from a multilocus approach (Arachnida: Opiliones). Cladistics 30: 519–539.
- Platnick NI (2009) The world spider catalog, version 10.0. American Museum of Natural History. Online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>.
- Racovitza EG (1907) Essai sur les problèmes biospéologiques. Arch Zoo exp et gén Biospéologica 14: 291-300.
- Reddell JR (2012) Spiders and related groups. In: White WB, Culver DC (ed) Encyclopedia of caves. Elsevier USA pp 786-797.
- Romero GQ, Vasconcelos-Neto J (2007) Aranhas sobre plantas: do comportamento de forrageamento às associações específicas. In: Gonzaga MO, Santos AJ, Japyassú HF (ed) Ecologia e comportamento das aranhas. Editora Interciência, Rio de Janeiro, 67-87.
- Santos FH, Gnaspini P (2002) Notes on the foraging behavior of the Brazilian cave harvestman *Goniosoma spelaeum* (Opiliones, Gonyleptidae). J Arachnol 30: 177-180.
- Souza-Silva M, Ferreira RL (2014) *Loxosceles* spiders (Araneae: Sicariidae) preying on invertebrates in Brazilian caves. Spel Not 6: 27-32.

- Stropa AA (2008) Social encounters between male brown spiders, *Loxosceles gaucho* (Araneae, Sicariidae). J Arachnol 35: 493–498.
- Trajano E, Gnaspini P (1991a) Notes on the food webs in caves from southeastern Brazil. Serie documents - Laboratoire souterrain du C.N.R.S, Moulis 18: pp 75-79.
- Trajano E, Bichuette ME (2010) Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. Sub Biol 7: 1-16.
- Uetz GW, Halaj J, Cady AB (1999) Guildstructure of spiders in major crops. J Arachnol 27: 270-280.
- Willemart RH, Kaneto GE (2004) On the Natural history of the Neotropical spider *Enoploctenus cyclothorax* (Araneae, Ctenidae). Bull Br Arachnol Soc 13: 53-59.
- Willemart RH, DeAndrade, MCC, Gnaspini P (2007) An ethological approach to a SEM survey on sensory structures and tegumental gland openings of two Neotropical harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). It J Zool 74: 39- 54.
- Willemart RH, Farine JP, Gnaspini P (2009) Sensory biology of Phalangida harvestmen (Arachnida, Opiliones): a review, with new morphological data on 18 species. Act Zool 90: 209- 227.
- Wilton P, Elpino-Campos A, Del-Claro K (2004) Behavioral repertory of the Neotropical harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae). J Arachnol 32: 22–30.
- Zar JH (1996) Biostatistical analysis. 3 ed Prentice Hall New Jersey.

Tabela 1. Espécies de aracnídeos das cavernas de Presidente Olegário, Minas Gerais, selecionadas para realização das observações comportamentais em laboratório, suas respectivas ocorrências por caverna, número de indivíduos trazidos para o cativeiro e categoria ecológico-evolutiva em que se encontram. O número de bases de amostragem realizadas por caverna também é mostrado. Legenda: VP= Lapa Vereda da Palha; SB= Lapa da Fazenda São Bernardo; ZS= Lapa Zé de Sidinei; AL= Lapa Arco da Lapa; LM= Lapa do Moacir; TC= Toca do Charco e GJ= Gruta da Juruva; N= Número de indivíduos capturados; Cat Eco Evo= Categorias ecológico-evolutivas; Trf= Troglófilo; Trx= Troglógeno.

ESPÉCIES TESTE		BASES DE AMOSTRAGEM							N	Cat. Eco-Evo
		VP	SB	ZS	AL	LM	TC	GJ		
		6	5	3	4	2	1	4		
		OCORRÊNCIA							N	Cat. Eco-Evo
		VP	SB	ZS	AL	LM	TC	GJ		
ARANEAE										
	<i>Enoploctenus cyclothorax</i> (Bertkal, 1880)	X	X	X	X	X	X	X	25	Trf
	<i>Isoctenus</i> sp.	X	X	X	X	X	X		20	Trf
	<i>Loxosceles similis</i> Moenkhaus, 1898	X			X			X	25	Trf
OPILIONES										
	<i>Eusarcus hastatus</i> Sorensen, 1884		X				X		20	Trf
	<i>Mitogoniella taquara</i> DaSilva & Gnaspini, 2010	X	X		X				20	Trx

Tabela 2. Repertório comportamental e frequência de cada ato comportamental do opilião *Mitogoniella taquara* DaSilva & Gnaspini, 2010, 80 horas de observação. N=20 indivíduos (18 fêmeas e dois machos). Freq= Frequência.

<i>Mitogoniella taquara</i> DaSilva & Gnaspini, 2010		
Atos Comportamentais		
	Descrição	Freq.
Interações Sociais		
Brigando por alimento	Qualquer comportamento agressivo- atacando com os pedipalpos ou batendo com as pernas I e II- dirigido a um indivíduo que possui alimento.	
Atacando com os pedipalpos	Aproximação a um indivíduo- que não esteja portando alimento- e lançando seus pedipalpos sobre este.	
Macho tocando outro macho	Contato físico não agressivo entre dois machos que envolve toques com as pernas I e II.	
Fêmea tocando outra fêmea	Contato físico não agressivo entre duas fêmeas que envolve toques com as pernas I e II.	17
Fêmea tocando macho ou vice-versa	Contato físico não agressivo entre macho e fêmeas que envolve toques com as pernas I e II.	4
Limpeza corporal		
Limpando os pedipalpos	Passando os pedipalpos entre as quelíceras e partes bucais, até a ponta do tarso.	6
Limpando as pernas	Passando as pernas I, II, III e IV entre as quelíceras e partes bucais, até a ponta do tarso.	7
Limpando as pernas III ou IV com as pernas II	Uso da perna II para esfregar a perna III e IV então passando-a entre as quelíceras.	
Limpando o ventre com as pernas II	Uso da perna II para esfregar o ventre e então passando-a entre as quelíceras.	3
Limpando o dorso com as pernas II	Uso da perna II para esfregar o dorso e então passando-a entre as quelíceras.	1
Exploração		
Caminhando com as pernas II erguidas	Caminhando com as pernas II estendidas para frente ou para trás sem tocar o substrato.	
Caminhando com as pernas II tocando o substrato	Caminhando com as pernas II estendidas para os lados ou para frente tocando o substrato.	10
Imóvel perna II para baixo	Permanecendo imóvel com as pernas II estendidas para os lados ou para trás sem tocar o substrato.	
Imóvel perna II para cima	Permanecendo imóvel com as pernas II estendidas para o lado e para cima.	101

Imóvel perna II para trás	Permanecendo imóvel com as pernas II estendidas para trás.	
Imóvel perna II tocando o substrato	Permanecendo imóvel com as pernas II tocando o substrato.	
Imóvel quelíceras beliscando o substrato	Permanecendo imóvel usando os pedipalpos para pinçar o substrato.	8
Imóvel pernas I e II tocando o substrato	Usando as pernas I e II para tocar o substrato e então limpa-las com as quelíceras.	
Mudando de posição	Movendo-se de um lado para o outro tocando o substrato com as pernas I e II.	8
Reagindo a estímulo de contato	Chacoalhando as pernas I e II movendo-se na direção oposta do estímulo.	6
Alimentação		
Alimentando-se com o corpo erguido	Manipulando matéria orgânica usando as quelíceras e os pedipalpos, inserindo-a na boca. Esse comportamento pode ser acompanhado por manter-se erguidos nas pernas ou abaixados com o ventre tocando o substrato. Quando mais de dois indivíduos estão manipulando o mesmo pedaço de alimento, eles estão compartilhando o alimento.	2
Alimentando-se com o corpo abaixado		
Caminhando carregando o alimento		
Compartilhando o alimento		
Bebendo água		
Repouso		
Repousando sozinho protegido	Ato de permanecer imóvel com as pernas encolhidas sobre o corpo e com o ventre em contato com o substrato. Enquanto repousam, os indivíduos podem estar: isolados, a no mínimo 3 cm um do outro, em grupo onde as pernas se inter cruzam. Indivíduos podem repousar protegidos (sob pedras ou galhos) ou desprotegidos (expostos).	135
Repousando sozinho desprotegido		
Repousando em grupo protegidos		
Repousando em grupo desprotegidos		

Tabela 3. Repertório comportamental e frequência de cada ato comportamental do opilião *Eusarcus hastatus* Sorensen 1884, 80 horas de observação. N=20 indivíduos (16 fêmeas e quatro machos). Freq= Frequência.

<i>Eusarcus hastatus</i> Sorensen, 1884		
Atos Comportamentais		
	Descrição	Freq
Interações Sociais		
Brigando por alimento	Qualquer comportamento agressivo- atacando com os pedipalpos ou batendo com as pernas I e II- dirigido a um indivíduo que possui alimento.	2
Atacando com os pedipalpos	Aproximação a um indivíduo- que não esteja portando alimento- e lançando seus pedipalpos sobre este.	
Macho tocando outro macho	Contato físico não agressivo entre dois machos que envolve toques com as pernas I e II.	
Fêmea tocando outra fêmea	Contato físico não agressivo entre duas fêmeas que envolve toques com as pernas I e II.	10
Fêmea tocando macho ou vice-versa	Contato físico não agressivo entre macho e fêmeas que envolve toques com as pernas I e II.	4
Limpeza corporal		
Limpando os pedipalpos	Passando os pedipalpos entre as quelíceras e partes bucais, até a ponta do tarso.	3
Limpando as pernas	Passando as pernas entre as quelíceras e partes bucais, até a ponta do tarso.	6
Limpando as pernas III ou IV com as pernas II	Uso da perna II para esfregar as pernas III e IV então passando-a entre as quelíceras.	2
Limpando o ventre com as pernas II	Uso da perna II para esfregar o ventre e então passando-a entre as quelíceras.	1
Limpando o dorso com as pernas II	Uso da perna II para esfregar o dorso e então passando-a entre as quelíceras.	1
Exploração		
Caminhando com as pernas II erguidas	Caminhando com as pernas II estendidas para frente ou para trás sem tocar o substrato.	8
Caminhando com as pernas II tocando o substrato	Caminhando com as pernas II estendidas para os lados ou para frente tocando o substrato.	17
Imóvel perna II para baixo	Permanecendo imóvel com as pernas II estendidas para os lados ou para trás sem tocar o substrato.	6
Imóvel perna II para cima	Permanecendo imóvel com as pernas II estendidas para o lado e para cima.	67

Imóvel perna II para trás	Permanecendo imóvel com as pernas II estendidas para trás.	2
Imóvel perna II tocando o substrato	Permanecendo imóvel com as pernas II tocando o substrato.	35
Imóvel quelíceras beliscando o substrato	Permanecendo imóvel usando os pedipalpos para pinçar o substrato.	
Imóvel pernas I e II tocando o substrato	Usando as pernas I e II para tocar o substrato e limpando-as com as quelíceras.	
Mudando de posição	Movendo-se de um lado para o outro tocando o substrato com as pernas I e II.	1
Evitando estímulo de contato	Chacoalhando as pernas I e II movendo-se na direção oposta do estímulo.	
Alimentação		
Alimentando-se com o corpo erguido.	Manipulando matéria orgânica usando as quelíceras e os pedipalpos, inserindo-a na boca. Esse comportamento pode ser acompanhado por manter-se erguidos nas pernas ou abaixados com o ventre tocando o substrato. Quando mais de dois indivíduos estão manipulando o mesmo pedaço de alimento, eles estão compartilhando o alimento.	9
Alimentando-se com o corpo abaixado		
Caminhando carregando o alimento		
Compartilhando o alimento		
Bebendo água		
Repouso		
Repousando sozinho protegido	Ato de permanecer imóvel com as pernas encolhidas sobre o corpo e com o ventre em contato com o substrato. Enquanto repousam, os indivíduos podem estar: isolados, a no	62
Repousando sozinho desprotegido	mínimo 3 cm um do outro, em grupo onde as pernas se inter cruzam. Indivíduos podem	56
Repousando em grupo protegidos	repousar protegidos (sob pedras ou galhos) ou desprotegidos (expostos).	290
Repousando em grupo desprotegidos		

Tabela 4. Repertório comportamental e frequência de cada ato comportamental da aranha *Loxosceles similis* Moenkhaus, 1898, 80 horas de observação. N=25 indivíduos (19 fêmeas e seis machos). Freq= Frequência.

<i>Loxosceles similis</i> Moenkhaus, 1898		
Atos Comportamentais		
	Descrição	Freq
Limpeza corporal		
Limpando os pedipalpos	Passando os pedipalpos entre as quelíceras até suas extremidades.	3
Esfregando as pernas	Esfregando as pernas uma nas outras, enquanto os pedipalpos estão se esfregando um no outro todo o tempo.	6
Exploração		
Escalando	Se movendo através do terrário e escalando as paredes.	21
Alimentação		
Alimentando-se com o corpo erguido	Manipulando matéria orgânica usando as quelíceras e os pedipalpos, inserindo-a na boca. Esse comportamento pode ser acompanhado por manter-se erguidos nas pernas ou abaixados com o ventre tocando o substrato.	25
Alimentando-se com o corpo abaixado		
Bebendo água		
Repouso		
Repousando protegido	Ato de permanecer imóvel com as pernas encolhidas sobre o corpo e com o ventre em contato com o substrato. Enquanto repousam, os indivíduos podem estar: protegidos (sob pedras ou galhos) ou desprotegidos (expostos).	59
Repousando desprotegido		843
Manipulando seda		
Construindo a teia	Movendo as pernas ritmicamente de forma alternada, esfregando os tarsos sobre o substrato. As fiandeiras são apontadas para uma direção e um fio de seda é espelido. Os pedipalpos se movem ritmicamente se esfregando.	14
Imóvel com as pernas III esfregando o substrato	Usando as pernas III para esfregar o substrato, para avaliar a estrutura da teia.	4

Tabela 5. Repertório comportamental e frequência de cada ato comportamental da aranha *Isoctenus* sp., 80 horas de observação. N=20 indivíduos (18 fêmeas e dois machos). Freq= Frequência.

<i>Isoctenus</i> sp.		
Atos Comportamentais		
	Descrição	Freq
Limpeza corporal		
Limpendo os pedipalpos	Passando os pedipalpos entre as quelíceras até suas extremidades.	1
Limpendo as pernas	Passando as pernas I, II, III e IV entre as quelíceras até a extremidade do tarço.	
Limpendo o corpo com os pedipalpos	Passando os pedipalpos nas quelíceras e depois esfregando-os no dorço, ventre e pernas.	14
Exploração		
Caminhando com as pernas I e II erguidas	Caminhando movendo as pernas I e II para cima e para frente.	14
Mudando de posição	Movendo as pernas e corpo sem sair do lugar, mas mudando de posição.	2
Alimentação		
Alimentando-se com o corpo erguido	Manipulando matéria orgânica usando as quelíceras e os pedipalpos, inserindo-a na boca. Esse comportamento pode ser acompanhado por manter-se erguidos nas pernas ou abaixados com o ventre tocando o substrato.	15
Alimentando-se com o corpo abaixado		
Bebendo água		
Repouso		
Repousando protegido	Ato de permanecer imóvel com as pernas estendidas e com o ventre em contato com o substrato, ou com o corpo mantido erguido. Enquanto repousam, os indivíduos podem estar: protegidos (sob pedras ou galhos) ou desprotegidos (expostos).	113
Repousando desprotegido		
		267

Tabela 6. Repertório comportamental e frequência de cada ato comportamental da aranha *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkau 1880), 80 horas de observação. N=25 indivíduos (todas fêmeas). Freq= Frequência.

<i>Enoploctenus cyclothorax</i> (Bertkau, 1880)		
Atos Comportamentais	Descrição	Freq
Limpeza corporal		
Limpando os pedipalpos	Passando os pedipalpos entre as quelíceras até suas extremidades.	6
Limpando as pernas	Passando as pernas I, II, III e IV entre as quelíceras até a extremidade do tarço.	15
Limpando o corpo com os pedipalpos	Passando os pedipalpos nas quelíceras e depois esfregando-os no dorço, ventre e pernas.	5
Exploração		
Caminhando com as pernas I e II erguidas	Caminhando movendo as pernas I e II para cima e para frente.	17
Mudando de posição	Movendo as pernas e corpo sem sair do lugar, mas mudando de posição.	
Alimentação		
Alimentando-se com o corpo erguido	Manipulando matéria orgânica usando as quelíceras e os pedipalpos, inserindo-a na boca. Esse comportamento pode ser acompanhado por manter-se erguidos nas pernas ou abaixados com o ventre tocando o substrato.	25
Alimentando-se com o corpo abaixado		
Bebendo água		
Repouso		
Repousando protegido	Ato de permanecer imóvel com as pernas estendidas e com o ventre em contato com o substrato, ou com o corpo mantido erguido. Enquanto repousam, os indivíduos podem estar: protegidos (sob pedras ou galhos) ou desprotegidos (expostos).	307
Repousando desprotegido		509

Tabela 7. Valores de *p* do teste de *Mann-Whitney*, mostrando entre quais espécies houve diferença significativa nas frequências comportamentais. Legenda: Cat Comp= Categorias comportamentais; Int Soc= Interações sociais; Limp Corp= Limpeza corporal; Expl= Exploração; Alim= Alimentação e Rep= Repouso.

Cat Comp	Espécies	Mann-Whitney (p)
Int Soc	Não houve diferença entre os opiliões	
Limp Corp	Não houve diferença entre as espécies	
Expl	<i>M. taquara</i> X <i>L. similis</i>	0.013
	<i>M. taquara</i> X <i>Isoctenus</i> sp.	0.012
	<i>M. taquara</i> X <i>E. cyclothorax</i>	0.018
	<i>E. hastatus</i> X <i>L. similis</i>	0.01
	<i>E. hastatus</i> X <i>Isoctenus</i> sp.	0.009
	<i>E. hastatus</i> X <i>E. cyclothorax</i>	0.014
Alim	Não houve diferença entre as espécies	
Rep	<i>M. taquara</i> X <i>E. cyclothorax</i>	0.006
	<i>E. hastatus</i> X <i>E. cyclothorax</i>	0.047
	<i>Isoctenus</i> sp. X <i>E. cyclothorax</i>	0.017
	<i>M. taquara</i> X <i>Loxosceles</i> sp.	7.7 e-3
	<i>E. hastatus</i> X <i>L. similis</i>	0.006
	<i>L. similis</i> X <i>Isoctenus</i> sp.	0.002

Figura 1. Espécies de aracnídeos selecionadas para realização das observações comportamentais em laboratório. A- *Mitogoniella taquara* DaSilva & Gnaspini, 2010, B- *Eusarcus hastatus* Sorensen, 1884, C- *Loxosceles similis* Moenkhaus, 1898, D- *Isoctenus* sp., E- *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkal, 1880).

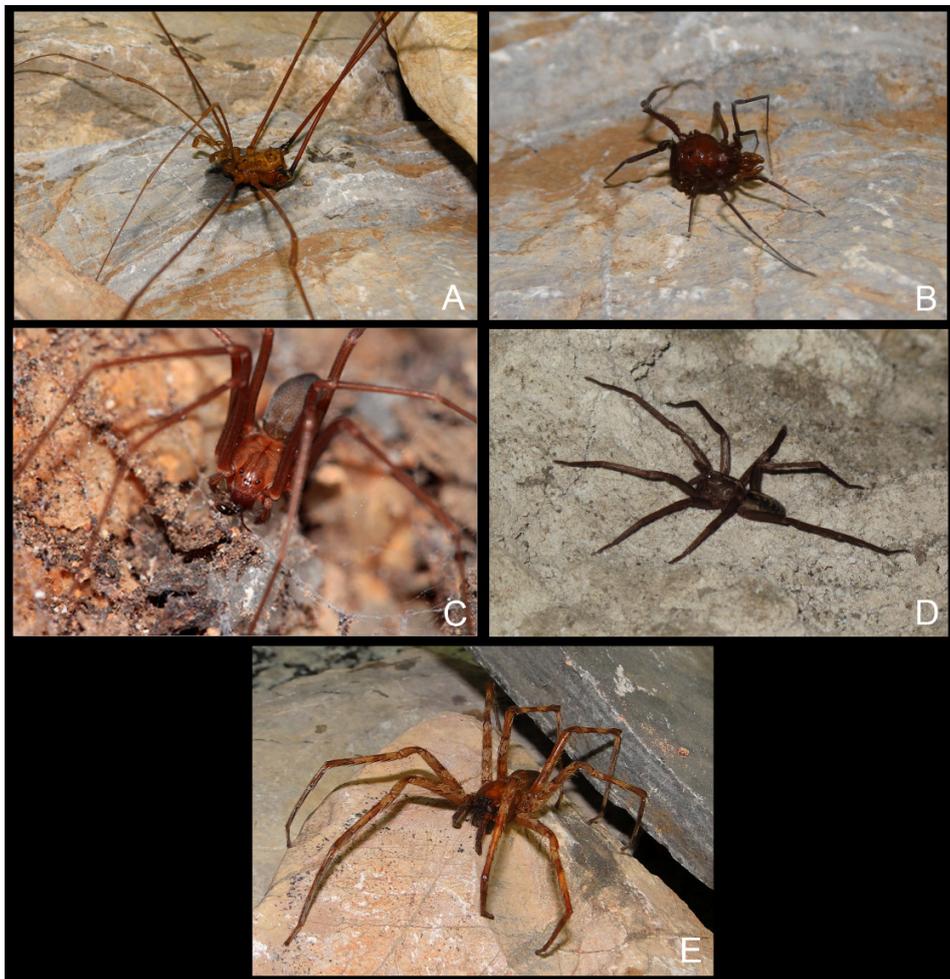
Figura 2. Terrários montados com substratos trazidos das cavernas para manutenção dos indivíduos em laboratório.

Figura 3. Desenho amostral das observações realizadas com os animais em cativeiro. Legenda: AC= atos comportamentais; mim= minutos; Ind Sort= indivíduos sorteados; H Sort= horários sorteados.

Figura 4. Diagrama de frequências das cinco categorias comportamentais para as cinco espécies estudadas. Legenda: Int Soc= Interações Sociais; Limp Corp= Limpeza corporal; Expl= Exploração; Alim= Alimentação e Rep= Repouso.

Figura 5. A- Opiliões goniosomatíneos em posição típica de repouso em agregações, com as pernas dos indivíduos sobrepostas e intercruzadas. B- Opilião *Eusarcus* em atividade de forrageamento estacionário, pernas II se movem em todas as direções no ar, enquanto o indivíduo permanece imóvel. C- Aranha *Loxosceles similis* em típica posição de repouso, com o corpo sobre o substrato e as pernas encolhidas rentes ao corpo. D- Aranha *Isoctenus* sp. em atividade de deslocamento, movendo-se de um ponto de emboscada para outro.

Figuras





6:00; 7:00; 8:00; 9:00; 10:00; 11:00; 12:00; 13:00; 14:00; 15:00; 16:00; 17:00; 18:00; 19:00; 20:00; 21:00; 22:00 e 23:00

6:00; 7:00; 8:00; 9:00; 10:00; 11:00; 12:00; 13:00; 14:00; 15:00; 16:00; 17:00; 18:00; 19:00; 20:00; 21:00; 22:00 e 23:00
H Sort



Ind Sort



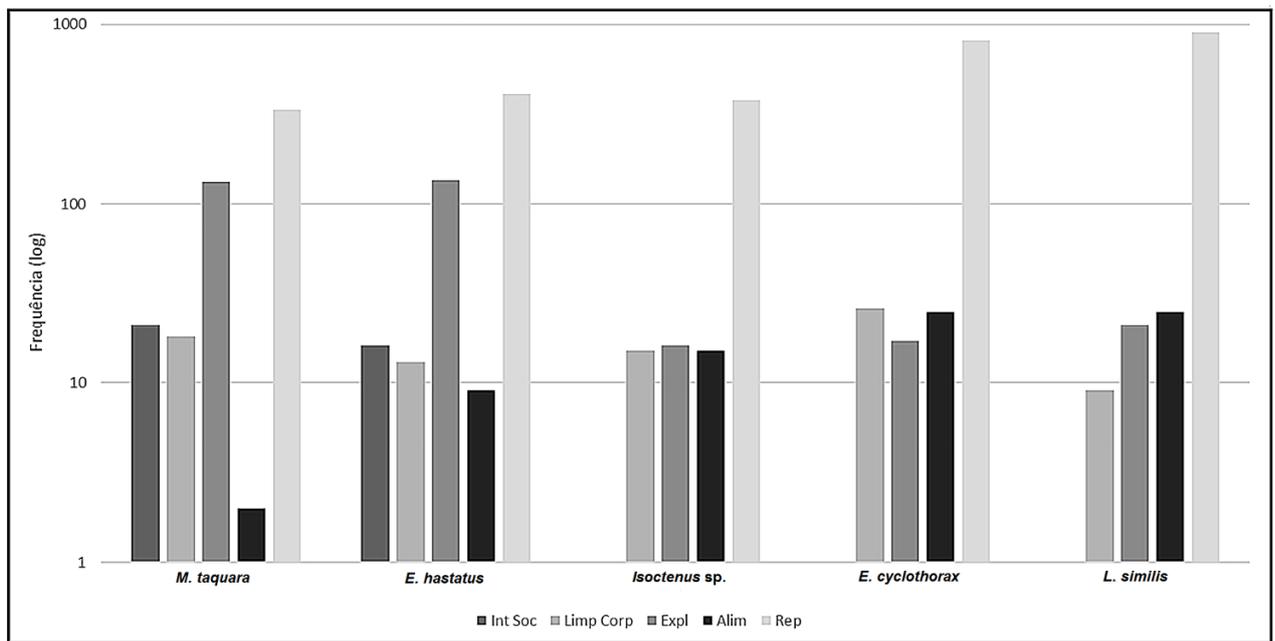
20 min/ de 1 em 1 min

20 min/ de 1 em 1 min

20 min/ de 1 em 1 min

60 AC/ H / Espécie

2 Horas de Amostragem - 120 AC





7- CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho teve em sua maior amplitude o objetivo principal de trazer mais conhecimento sobre a ecologia das comunidades de organismos que habitam as cavernas brasileiras, através do estudo das interações ecológicas e comportamento dos predadores terrestres em um sistema de cavernas no município de Presidente Olegário, estado de Minas Gerais.

Propuzemos quatro objetivos específicos para atingirmos a essa meta, o primeiro de determinar a riqueza de espécies de predadores terrestres que ocorrem nas cavernas estudadas, o segundo de determinar a ocupação de habitats desses predadores nas cavernas, incluindo sua preferência por substratos específicos, o terceiro de buscar por indícios de competição interespecífica entre esses predadores e o quarto de conhecer o repertório comportamental de algumas espécies, para investigar as diferenças que existem entre elas no uso do espaço e do tempo disponíveis fora de um contexto reprodutivo.

Assim esses quatro objetivos foram divididos entre os dois capítulos, no qual no primeiro: Compartilhando o espaço: coexistência entre predadores terrestres em cavernas Neotropicais, desdynamos as respostas para os objetivos um, dois e três e encontramos que:

- 1- Há uma imensa variedade de predadores terrestres coexistindo no interior das cavernas, sendo que nas cavidades monitoradas por esse trabalho encontramos cerca de 79 espécies.

- 2- A distribuição espacial dessas espécies no interior das cavernas não é segregada, e sim miscelânea e aleatória, demonstrando que a competição entre as espécies não é importante. Além disso, a preferência por substratos específicos também é compartilhada por várias espécies.
- 3- Segundo nossas observações em laboratório, não há componentes agonísticos significativos entre as espécies de predadores, nem mesmo sob as condições restritas do ambiente artificial. Os casos de predação observados foram mais intraespecíficos (canibalismo) do que interespecíficos.

Em seguida, para o capítulo dois: Comportamento de exploração espacial e uso do tempo por opiliões e aranhas em cavernas Neotropicais, destinamos a resposta do objetivo quatro e encontramos que:

- 1- As espécies de aracnídeos estudadas passam a maior parte do tempo em repouso, entocados ou inertes sobre o substrato, deslocando-se em raras ocasiões. Sendo essa proporção ainda maior entre as aranhas do que entre os opiliões.
- 2- Os opiliões possuem um comportamento mais rico que o das aranhas, devido às suas estratégias de forrageamento e comportamento gregário.
- 3- Os comportamentos das espécies estudadas não diferem significativamente daqueles já conhecidos para espécies epígeas correlatas, assim os comportamentos observados foram determinados como sendo exaptações, comportamentos plesiomórficos, provenientes do hábitat de origem dessas espécies que apresentaram vantagens adaptativas no processo de colonização e estabelecimento das populações dessas espécies no meio subterrâneo.

Assim, concluímos que todos os objetivos propostos para a realização desse trabalho foram atingidos, com a geração de importantes conhecimentos sobre a ecologia e comportamento dos organismos que habitam as cavernas Neotropicais.