

HISTÓRIA NATURAL DE ALGUMAS ESPÉCIES DE ARANHAS DAS FAMÍLIAS CTENIDAE E LYCOSIDAE NA RESERVA DUCKE: BASES PARA UM MODELO INTEGRADO DE COEXISTÊNCIA

Thierry R. Gasnier, Hubert Höfer, Martha Patrícia Torres-Sanchez &
Clarissa S. Azevedo

INTRODUÇÃO

Um dos objetivos do grupo que estudou aranhas no projeto “Mecanismos de manutenção da alta diversidade nos Trópicos” (ver capítulo anterior) foi reconhecer variáveis bióticas e abióticas atuando na diversidade de aranhas. Uma das linhas dentro deste objetivo foi a avaliação da coexistência de um grupo restrito de espécies da família Ctenidae que ocorrem na Reserva Ducke.

O estudo da coexistência é complexo. Por um lado, não basta encontrar uma diferença entre duas espécies (por exemplo, na dieta ou no uso do habitat) para se afirmar com segurança que essa diferença é um fator importante que contribui para a coexistência. Ainda mais difícil seria sustentar que a diferença tenha evoluído como resultado da coexistência unicamente com base em estudos descritivos. Por outro lado, a verificação experimental da importância até de um único fator pode ser muito complicada na prática, e há muitos fatores a serem considerados. Isto não significa que seja um estudo impraticável, mas que depende de abordagens complementares. Optamos por comparar aspectos diversos da biologia, avaliando como as diferenças entre espécies e as características do ambiente poderiam contribuir para a coexistência.

Acreditamos que algumas das interações entre as espécies que selecionamos sejam importantes, mais do que com a maioria das outras espécies que vivem com elas, e que é apropriado definir este grupo como uma guilda. A competição dentro de guildas pode ser alta, entretanto, nas guildas de aranhas caçadoras a interação mais importante geralmente seria antes a “predação intraguilda” (Polis, Myers & Holt, 1989) do que a competição de exploração

(Schaefer, 1972). Nesta “predação intraguilda” as aranhas errantes maiores tendem a capturar as menores, mas os jovens pequenos de espécies maiores são presas de adultos de espécies menores. É pouco provável que as interações entre estas espécies sejam simétricas, isto é, que uma espécie tenha o mesmo efeito sobre outra que esta outra sobre a primeira. Portanto, entender a coexistência neste sistema passa por levantar fatores que podem evitar uma exclusão competitiva ou por predação.

MÉTODOS

Para esta linha do projeto, estudamos apenas espécies dos gêneros *Ancylometes*, *Ctenus*, *Phoneutria*, *Centroctenus*, *Cupiennius* (Ctenidae) e *Aglaoctenus* (Lycosidade). Um número maior de gêneros tornaria a análise de coexistência complexa demais, e estes gêneros nos pareceram suficientes para abordar a diversidade de interações na temática da coexistência. A escolha dos gêneros se deu pela proximidade filogenética, por serem aranhas de médio a grande porte, conspícuas e abundantes. Outro motivo foi que a maioria delas não constrói qualquer tipo de teia de captura, e há poucos estudos sobre a coexistência de aranhas que são caçadoras errantes ou que caçam próximo de refúgios. Além disso, com exceção de *Cupiennius* (ver citações em Schuster *et al.*, 1994), havia muito pouco conhecimento da história natural destes gêneros até recentemente (Schiapelli & Gerschman 1970; Höfer *et al.*, 1994, Gasnier & Höfer, 2001; Salvestrini & Gasnier, 2001; Gasnier *et al.*, 2002; Rego *et al.* 2007; Mestre & Gasnier no prelo).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Höfer *et al.* (1994) registraram sete espécies do gênero *Ctenus* na Reserva Ducke, entretanto apenas quatro delas são abundantes. Uma das espécies descrita por estes autores como nova espécie (*C. tapereba*) foi posteriormente sinonimizada com *Centroctenus auberti* (Caporiacco) por Brescovit (1996). *Ctenus minor* nunca foi encontrada na área de estudo; a coleta do indivíduo desta espécie na Reserva Ducke provavelmente foi feita fora de nossa área de estudo, em uma área de vegetação aberta do tipo campina. A espécie *Ctenus inaja* foi descrita por Höfer *et al.* (1994) em *Ctenus*, mas a sua posição dentro deste gênero deve ser revista. Esta

espécie é morfológicamente semelhante, mas difere no padrão básico de coloração das outras espécies de *Ctenus* da Reserva Ducke, e tem um uso de habitat muito diferente. Ela geralmente está sobre troncos caídos ou em árvores vivas, e aparentemente as fêmeas tendem a estar próximas de refúgios. Talvez por viver em árvores, ou por realmente ter uma abundância baixa, é muito menos comum de ser encontrada que as outras espécies que ficam no chão. Foram encontrados três indivíduos desta espécie na “Ilha do Baixio” (Irاندوبا), cujo solo fica completamente inundado em parte do ano pelas águas do rio Solimões (T.R.G, obs. pessoal); na mesma coleta não foi encontrada nenhuma outra espécie de *Ctenus*. Um indivíduo desta espécie foi encontrado na copa de uma árvore baixa em jardim urbano em Manaus (H.H., obs. pessoal). Considerando estes fatos, e também que raramente encontramos jovens pequenos na floresta, é provável que seja uma aranha que vive principalmente nas copas das árvores e que eventualmente (ou como parte do ciclo reprodutivo) descem aos estratos mais baixos da vegetação.

As quatro espécies mais abundantes de *Ctenus* na Reserva Ducke ocorrem em toda a área de estudo, entretanto as abundâncias relativas variam entre habitats (Gasnier & Höfer, 2001). *Ctenus amphora* é a mais abundante em campinaranas, uma floresta sobre solos arenosos, mas também são relativamente comuns na floresta sobre latossolo, e ocorrem em floresta de baixio, um habitat com solos hidromórficos próximo a riachos. *Ctenus crulsi* e *C. manauara* são as espécies predominantes em áreas de floresta sobre latossolo. Elas são relativamente comuns em áreas de florestas de baixio, desde que próximo a áreas de florestas sobre latossolo, e são pouco freqüentes em campinaranas. *Ctenus villasboasi* tem uma distribuição mais homogênea, mas há indícios que sua freqüência seja maior em floresta de baixio. Uma avaliação mais detalhada de padrões de abundância reforça a relação entre abundância e o tipo de solo. Encontramos uma área de transição entre latossolo e solos arenosos que coincidiu com uma transição gradual da predominância de *C. crulsi* e *C. manauara* para predominância de *C. amphora*. Encontramos também uma pequena área na campinarana onde os solos eram um pouco mais argilosos, e foi nesta área que

encontramos mais indivíduos de *C. crulsi* e *C. manauara* na campinarana.

A abundância de *Ctenus* varia bastante no tempo, aparentemente de forma sazonal e semelhante para as quatro espécies (Gasnier & Höfer, 2001). Embora a variação temporal de abundância tenha sido estudada intensivamente durante apenas um ano, temos observado em anos seguintes que os padrões parecem se repetir, com uma forte redução da abundância no final da época chuvosa, voltando a aumentar no início da época chuvosa seguinte. A causa da variação sazonal na abundância não está clara; pode ser um efeito direto da falta ou excesso de chuvas, ou um efeito indireto das chuvas, talvez relacionado com a sazonalidade da quantidade de serapilheira. Durante a manipulação de aranhas em experimentos de predação notamos que elas são sensíveis à dessecação, mas mesmo na época seca parece haver umidade suficiente para as aranhas na floresta. Por outro lado, os jovens bem pequenos parecem frágeis, e pode haver uma significativa mortalidade devido ao encharcamento do solo durante chuvas fortes. Isto explicaria por que a abundância destas aranhas vai se reduzindo depois da metade da estação chuvosa. Entretanto, também a quantidade de serapilheira se reduz neste período, e isto poderia ter um efeito sobre a abundância de aranhas (ver capítulo anterior).

Apesar de haver uma sazonalidade na abundância, não encontramos indício de sazonalidade reprodutiva em *C. amphora*, *C. crulsi* e *C. manauara*. Provavelmente o ciclo de vida destas espécies seja inferior a um ano, de forma que a reprodução seria necessariamente contínua. Apenas em *C. villasboasi*, a maior das quatro espécies, encontramos uma estrutura populacional de tamanhos que indicava reprodução sazonal.

A dieta das quatro espécies consiste basicamente de artrópodes e outros invertebrados, como grilos, cupins, baratas, besouros, aranhas e minhocas, e, eventualmente, pequenos lagartos. Entretanto, elas diferem na frequência de consumo de operários de cupins *Syntermes* spp. Estes cupins vivem em tocas subterrâneas e saem à superfície para consumir as folhas secas da serapilheira. São cupins grandes e forrageiam em grupos, o que os tornam presas atrativas para estas aranhas, mas a captura dos operários é dificultada pelos soldados, que são bastante agressivos. Estes cupins constituem quase 50% da

dieta de *C. crulsi* e *C. manauara*, mas são menos de 10% da dieta de *C. amphora* e *C. villasboasi*. Esta diferença no consumo destes cupins se mantém quando restringimos a análise às aranhas que predaram apenas em latossolo, onde as quatro espécies tem acesso a uma alta abundância destes cupins, indicando que há uma diferença na habilidade de capturar cupins. Em um experimento com aranhas em cativeiro, verificamos que, efetivamente, *C. crulsi* captura estes cupins com maior eficiência que *C. amphora*, embora ambas tenham tamanhos semelhantes.

As formigas de correição devem ser os principais predadores de *Ctenus*. Vieira & Höfer (1994) mostraram que as aranhas deste gênero estão entre as principais presas destas formigas nas reservas do Projeto de Dinâmica Florestal de Fragmentos Biológicos, onde predomina floresta sobre latossolo, a cerca de 100km ao norte da Reserva Ducke. Estas formigas caçam em grupos de milhares de indivíduos, e podem reduzir substancialmente o número de aranhas nas áreas por onde passam. Gasnier & Höfer (2001) mostraram que a probabilidade de ataques é de 92% ao longo de 3 meses em floresta sobre latossolo, e de 21% na campinarana. Portanto, seu efeito sobre as populações de *Ctenus* deve ser bastante grande, pelo menos no primeiro habitat.

Com base nestes dados, sugerimos o seguinte modelo integrado para a coexistência dentro do gênero.

Ctenus manauara e *C. crulsi* devem ter ambas uma maior habilidade de capturar cupins *Syntermes*. Esta vantagem seria a causa da maior abundância delas em latossolos, onde estes cupins são mais abundantes. Entretanto, a predação e/ou algum fator relacionado direta ou indiretamente com a sazonalidade das chuvas poderiam estar mantendo as abundâncias destas duas espécies abaixo de um nível que permitisse que estas espécies excluíssem as outras duas. Este fator poderia ser, por exemplo, o excesso acumulado de chuvas, ou a variação sazonal na espessura da serapilheira, causada pela sazonalidade climática, que causaria uma variação sazonal na quantidade de presas e refúgios. Portanto, a existência de *C. amphora* e *C. villasboasi* em áreas de latossolo estaria dependendo de um fator que limitasse as duas primeiras. Acreditamos que a baixa frequência de *C. crulsi* e *C. manauara* em

campinarana também esteja relacionada com sua habilidade em capturar *Syntermes*. Uma vez que os *Syntermes* são pouco comuns na campinarana, os indivíduos destas espécies poderiam evitar ativamente estes locais. Na quase ausência de *C. crulsi* e *C. manauara*, as outras duas espécies, *C. amphora* e *C. villasboasi*, poderiam se multiplicar mais, devido à menor pressão de competição e predação intraguilda. Portanto, diferente da situação anterior, propomos que a abundância da espécie dominante, *C. amphora*, não teria sido o fator chave que determinou a baixa densidade das outras.

Os fatores mais importantes para a coexistência de *C. crulsi* e *C. manauara* estão menos claros. As duas diferem bastante nos tamanhos de adultos. Por ser maior, *C. crulsi* tenderia a ser superior na predação intraguilda e a excluir *C. manauara*. Além do mais, há duas espécies de *Syntermes* mais abundantes na Reserva Ducke, *S. molestus* e *S. spinosus*, sendo a última de maior porte, e que poderia ser mais difícil de ser capturada por uma aranha menor. Possivelmente, *C. manauara*, que é menor, tenha um ciclo de vida mais curto, e uma reprodução mais rápida, o que poderia possibilitar uma recolonização mais rápida após reduções populacionais das duas espécies causadas por fatores climáticos ou pela passagem de formigas de correição.

Ctenus villasboasi é a espécie do gênero com maiores adultos na Reserva Ducke, e também a que tem menor densidade de adultos. Embora os adultos não possam ser predados pelas outras espécies de *Ctenus*, o ciclo de vida deve ser mais longo e os riscos até chegar à vida adulta, maiores, inclusive pela predação dos jovens por outros *Ctenus*. Não está claro se *C. villasboasi* possui alguma característica que reduz esta pressão de predação. Há indícios de que esta espécie é mais abundante em baixios, onde a abundância das outras é menor, entretanto, se isto pode reduzir a predação por *Ctenus*, pode aumentar por *Ancylometes rufus*, como veremos adiante.

As duas espécies de *Phoneutria*, *P. fera* e *P. reidyi* estão entre as maiores aranhas da Reserva Ducke. Ambas forrageiam na vegetação quando pequenas e apenas quando já são relativamente grandes podem ser encontradas forrageando no chão, embora não deixem de forragear também na vegetação (Torres-Sanchez, 2000). Sugerimos que esta mudança comportamental ao longo do desenvolvimento pode ter

se originado como uma forma dos jovens evitarem um maior risco de predação na serapilheira da floresta, e que um dos principais predadores a serem evitados seriam as aranhas do gênero *Ctenus*, devido à sua abundância. Uma evidência disto é que o tamanho em que os jovens começam a descer ao chão é aproximadamente o tamanho dos maiores *Ctenus*, e que a partir deste tamanho eles deixam de ser predadores potenciais para se tornarem presas potenciais. Outra evidência é que encontramos frequentemente jovens de *Phoneutria* caminhando no chão em áreas inundáveis do rio Solimões, onde os *Ctenus* eram pouco abundantes. Torres-Sanchez (2000) sugere que *P. reidyi*, que é um pouco menor, necessita de palmeiras como local mais seguro de encontro entre os sexos, para evitar predação por *P. fera*, e esta seria a causa da primeira espécie ser rara em locais com poucas palmeiras. Além disso, há indícios de que *P. reidyi* tem uma reprodução sazonal, o que também pode ser uma forma de diminuir a predação pela primeira, restringindo o risco a uma única época do ano. Portanto, defendemos a hipótese que a interação entre espécies da família foi um fator chave na evolução deste gênero neotropical. Especulamos que, devido ao seu tamanho, apenas restariam os vertebrados como predadores importantes das aranhas adultas deste gênero, e esta seria a causa de sua agressividade e de seu veneno ser tão potente contra estes.

As 3 espécies do gênero *Centroctenus* são aranhas que raramente se afastam de tocas ou refúgios naturais, com exceção dos machos adultos, que são errantes. *Centroctenus auberti*, a espécie com indivíduos maiores, pode ser encontrada em tocas em troncos, mas frequentemente tem tocas que são buracos no chão, possivelmente escavados por elas mesmas. *Centroctenus ocelliventer* tem tamanho intermediário e costuma utilizar refúgios naturais entre folhas nas bases de palmeiras a caules, ou acúmulos de galhos de árvores caídas, ou em troncos, e geralmente próximo ao solo. *Centroctenus acara* é encontrada em locais semelhantes aos utilizados por *C. ocelliventer*, mas frequentemente estão em troncos, em uma posição mais alta, utilizando até mesmo frestas nos troncos como refúgios. A utilização de refúgios pode ser eficiente para evitar muitos predadores, mas, dependendo da natureza do refúgio, ineficiente contra formigas de correição, de forma que pode ser importante ter um pon-

to de fuga para subir na vegetação. Possivelmente haja uma disputa entre elas pela utilização dos melhores refúgios, entretanto, a densidade destas aranhas aparentemente não é alta o bastante para que esta interação seja um fator chave na biologia delas. Acreditamos que, com o uso de tocas, as interações com outras espécies da família podem ser relativamente pouco importantes.

Cupiennius celerrimus é a única espécie deste gênero na América do Sul. É uma espécie sedentária encontrada na vegetação baixa, geralmente em plantas pequenas com folhas grandes. Não fizemos contagens periódicas desta espécie, mas notamos que tem um ciclo reprodutivo sazonal, pois havia momentos de maior abundância de jovens e outros de maior abundância de adultos. Deve haver um baixo risco de predação por outros ctenídeos devido a este comportamento sedentário. Entretanto, os machos adultos deste gênero precisam freqüentemente se deslocar entre plantas na busca de fêmeas (Schmitt *et al.*, 1990), o que provavelmente representa um grande risco de predação por *Ctenus*. Acreditamos que esta sazonalidade pode ser uma forma de otimizar os encontros reprodutivos, diminuindo o risco de predação por restringir a época reprodutiva. Aparentemente as espécies da América Central não apresentam reprodução sazonal, o que poderia estar relacionado com uma menor abundância de *Ctenus*, mas isto ainda precisa ser investigado.

Aglaoctenus castaneus (Lycosidae) tem teia de captura do tipo lençol na vegetação; quando jovem e pequena, a aranha constrói uma teia pequena sem refúgio e que fica bem próxima ao solo (até 30 cm); à medida que cresce, aumenta gradativamente o tamanho e altura da teia (geralmente entre 0,5 e 1,5 metros), e passa a incluir um refúgio. Frequentemente utiliza palmeiras com espinhos como estrutura. É relativamente pouco abundante, sendo aparentemente mais comum nas áreas de solo arenoso que em solo argiloso. Tem reprodução sazonal, jovens pequenos foram encontrados em teias em julho de 1995 e atingiram a maturidade em outubro-novembro. Assim como para *Cupiennius*, o risco de predação de jovens e fêmeas por ctenídeos deve ser quase nulo, mas os machos precisam se deslocar para encontrar as fêmeas, e o risco deste deslocamento também poderia ser a causa da sazonalidade reprodutiva bem marcada. É a única aranha da

família encontrada na floresta, mas é interessante também notar que existem espécies errantes desta família muito semelhantes aos *Ctenus* nas áreas abertas com influência antrópica, na administração e no entorno da Reserva Ducke. Enquanto, *Ctenus* raramente se afasta mais do que poucos metros do limite da floresta, estes licosídeos nunca penetram na floresta.

Há duas espécies de *Ancylometes* (Ctenidae) na Reserva Ducke, *A. rufus* e *A. terrenus*. São aranhas grandes que caçam no solo. A primeira, como a maioria das espécies do gênero (Höfer & Brescovit, 2000), quase sempre está próxima de corpos de água, como poças e riachos. É a espécie errante predominante da floresta de baixio, mas pode ser encontrada também muito longe de riachos. Embora freqüentemente utilizem tocas como refúgio, elas se deslocam muito, ocasionalmente centenas de metros em poucos dias, tanto machos quanto fêmeas (Azevedo, 2000), e é pouco provável que utilizem a mesma toca por muito tempo. Elas podem mergulhar na água para fugir de predadores e para capturar presas. Sua dieta é mais diversa que a dieta das outras aranhas errantes, pois, além de artrópodes e minhocas, também consomem peixes e anfíbios. Aparentemente, elas migram na época de chuva para as poças de água, mas muitas retornam para próximo dos riachos quando as poças secam, provavelmente por ser mais seguro. Deve haver uma forte interação entre *A. rufus* e as espécies de *Ctenus*, pois o encontro destas espécies na serapilheira deve ser comum; de fato, fizemos vários registros de predação entre elas. O tamanho, e a utilização de corpos de água como ponto de fuga contra predadores, inclusive formigas de correição, e como local de caça, fazem que a interação seja assimétrica em favor de *A. rufus*, e possivelmente a freqüência relativamente baixa de *Ctenus* spp. em alguns pontos do baixio, especialmente próximo de riachos, seja o resultado da alta abundância desta espécie. Apenas *C. villasboasi* parece ser relativamente mais abundante no baixio, e ainda não está claro quais são os fatores que contribuem para a coexistência destas duas espécies. *Ancylometes terrenus* é relativamente rara, vive em tocas escavadas na terra, provavelmente por elas mesmas. As tocas devem ser um refúgio eficiente contra *Ctenus* spp.; os machos são grandes demais para serem consumidos por *Ctenus* spp., e provavelmente *Phoneutria*

spp. têm um densidade baixa para ter uma grande influência sobre a população desta espécie.

A coexistência dos gêneros parece estar relacionada principalmente com diferenças no uso do habitat que diminuiriam a chance de predação intra-guilda. A construção de teia por *Aglaoctenus* acima do nível do solo, o uso de tocas fixas por *Centroctenus* spp. e *Ancylometes terrenus*, o uso da vegetação por *Cupiennius*, por *Ctenus inaja* e por jovens de *Phoneutria* spp., e a proximidade a corpos de água por *Ancylometes rufus* parecem ser importantes em evitar predação em geral e predação intra-guilda em particular. Possivelmente, os principais predadores evitados com estes usos de habitat sejam as formigas de correição e os *Ctenus* spp. que forrageiam no solo, dada a sua abundância.

O modelo de coexistência destas espécies ainda está em construção. Entretanto, já é um modelo bem mais complexo do que imaginávamos a princípio, pois inclui diferenças no uso de habitat, predação intra-guilda, tamanhos de adultos e ciclos de vida, migrações sazonais entre habitats, preferências de microhabitats em épocas reprodutivas, diferenças na habilidade de capturar determinadas presas, distribuição destas presas em relação a tipos de solo, efeitos da sazonalidade climática e efeitos de predadores chaves. Qualquer modelo é uma simplificação da realidade, mas estamos ainda restritos a aspectos primários da biologia destas espécies. Autores que defendem a abordagem experimental como a forma mais segura de avaliar a coexistência de espécies reconhecem a importância de conhecimentos básicos para planejar e interpretar experimentos (e.g. Hairston, 1989 e Wise, 1993). Entretanto, é possível que a fase de levantamento de conhecimentos básicos para estudos de coexistência nos trópicos seja mais longa do que se costuma admitir.

Alguns estudos ajudariam na ampliação e testes deste modelo de coexistência, por exemplo: (a) Ocorre aumento nas populações de *C. amphora* em uma área em que *C. crulsi* e *C. manauara* são sistematicamente retiradas?; (b) Existe um padrão espacial de abundância em *C. villasboasi* e *A. rufus* que indique uma divisão no uso do habitat na floresta de baixo?; (c) *C. manauara* tem uma capacidade maior de recolonização após a passagem de formigas de correição que *C. crulsi*, e passado algum tempo a chegada da segunda espécie influi so-

bre a abundância da primeira?; (d) O tamanho dos adultos de *C. amphora* em campinarana é maior do que em florestas sobre latossolo, e o oposto ocorre com *C. crulsi*, indicando que cada uma das espécies tem um desenvolvimento melhor no habitat onde são mais abundantes? (e) Qual o fator que determina a variação sazonal na abundância de *Ctenus* spp.?; (f) Existe uma diferença nos padrões espaciais de abundância de *Centroctenus*?; (g) Quais os indícios que uma reprodução sazonal de *P. reidyi*, *Cupiennius celerrimus*, *Ctenus villasboasi* e *Aglaoctenus castaneus* poderia ser uma adaptação para reduzir o risco de predação? E, após respondidas estas, outras certamente surgirão. A importância de modelos como este está em levantar a possibilidade de interações entre diferentes fatores sobre a coexistência, em dar uma direção para testes, e em revelar fatores geralmente não considerados importantes para a coexistência. Portanto, são ferramentas importantes para a compreensão de fatores que contribuem para a alta diversidade nos trópicos.

O desenvolvimento de modelos integrados de coexistência de artrópodes, importantes para a compreensão do tema da biodiversidade, só é possível em locais onde a fauna seja relativamente bem conhecida e onde possam ser coletados dados de história natural e realizados testes de forma intensiva. Há poucos locais, como a Reserva Ducke, que oferecem estas condições em áreas tropicais. Aí está, portanto, mais um item para a lista da importância que tem esta Reserva para o estudo da Amazônia.

REFERÊNCIAS

- Azevedo, C.S. 2000. *Ecologia de Ancylometes gigas (Pickard-Cambridge, 1897) (Araneae: Pisauridae), uma aranha errante que vive próximo a corpos de água em uma floresta tropical úmida*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus. 56pp.
- Brescovit, A.D. 1996. Revisão do gênero *Centroctenus* Mello-Leitão (Araneae, Ctenidae, Cteninae). *Revta bras. Ent.*, 40(2): 301-313.
- Gasnier, T.R. 1996. *Ecologia comparada de quatro espécies de aranhas errantes do gênero Ctenus (Walckenaer) (Araneae, Ctenidae) em uma floresta na Amazônia Central: Bases para um modelo integrado de coexistência*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional

- de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Manaus. 77pp.
- Gasnier, T.R.; Höfer, H. 2001. Patterns of abundance of four species of wandering spiders (Ctenidae, *Ctenus*) in a forest in central Amazonia. *J. Arachnol.*, 29: 95-103.
- Gasnier, T.R.; Azevedo, C.S. de; Torres-Sanchez, M.P.; Höfer, H. 2002. Adult size of eight hunting spider species in Central Amazonia: Temporal variations and sexual dimorphisms. *J. Arachnol.*, 30: 146-154.
- Hairston, H.G. 1989. *Ecological Experiments: Purpose, Design, and Execution*. Cambridge Univ. New York, NY, USA. 370pp.
- Höfer, H.; Brescovit, A.D.; Gasnier, T. 1994. The wandering spiders of the genus *Ctenus* (Ctenidae, Araneae) of Reserva Ducke, a rainforest reserve in central Amazonia. *Andrias*, 13: 81-98.
- Höfer, H.; Brescovit, A.D. 2000. A revision of the Neotropical spider genus *Ancylometes* Bertkau (Araneae: Pisauridae). *Insect Syst. and Evol.*, 31: 323-360.
- Mestre, L.A.M.; Gasnier, T.R. No Prelo. Populações de aranhas errantes do gênero *Ctenus* em fragmentos florestais na Amazônia Central. *Acta Amazon.*
- Polis, G.A.; Myers, C.A.; Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 297-330.
- Rego, F.N.A.A.; Eduardo M. Venticinque, E. M.; Brescovit, A. D. 2007. Effects of forest fragmentation on four *Ctenus* spider populations (Araneae: Ctenidae) in central Amazonia, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Env.*, 42 (2): 137-144.
- Salvestrini, F.M.D.; Gasnier, T.R. 2001. Differences in the activity of juveniles, females and males of two hunting spiders of the genus *Ctenus* (Araneae, Ctenidae): active males or inactive females? *J. Arachnol.*, 29: 276-278.
- Schiapelli, R.D.; Gerschman, B.S. 1970. Consideraciones sobre el genero *Ancylometes* Bertkau 1880 (Araneae: Pisauridae). *Acta Zool. Lilloana*, 27: 155-175.
- Schmitt, A.; Schuster, M.; Barth, F.G. 1990. Daily locomotor activity patterns in three species of *Cupiennius* (Araneae, Ctenidae): The males are the wandering spiders. *J. Arachnol.*, 18: 249-255.
- Schuster, M.; Baurecht, D.; Mitter, E.; Schmitt, A.; Barth, F. 1994. Field observations on the population structure of three ctenid spider (*Cupiennius*, Araneae, Ctenidae). *J. Arachnol.*, 22: 32-38.
- Torres-Sanchez, M.P. 2000. *Padrões espaciais de abundância, ciclo reprodutivo e variação de tamanho de adultos de Phoneutria fera Perty e Phoneutria reidyi F. O. Pickard-Cambridge (Araneae, Ctenidae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazonas, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus. 86pp.
- Vieira, R.S.; Höfer H. 1994. Prey spectrum of two army ant species in central Amazonia, with special attention on their effect on spider populations. *Andrias*, 13: 189-198.
- Vieira, R.S.; Höfer H. 1998. Efeito do forrageamento de *Eciton burchelli* (Hymenoptera, Formicidae) sobre a araneofauna de liteira em uma floresta tropical de terra-firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 28: 345-351.
- Wise, D.H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge Univ. New York, NY, USA. 328pp.