Tatiana Hideko Kawamoto

Padrões bioenergéticos das aranhas de teia:
considerações sobre a unidade e a diversidade
do fenômeno

Patterns of bioenergetic of web spiders:
considerations about the unity and diversity of
the phenomenon

São Paulo

2011

Tatiana Hideko Kawamoto

Padrões bioenergéticos das aranhas de teia:
considerações sobre a unidade e a diversidade
do fenômeno

Patterns of bioenergetic of web spiders:
considerations about the unity and diversity of
the phenomenon

Versão corrigida da Tese
apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Fisiologia Geral.

Orientador: Carlos A. Navas Iannini

São Paulo

2011

Ficha Catalográfica

Kawamoto, Tatiana Hideko

Padrões bioenergéticos das aranhas de teia: considerações sobre a unidade e a diversidade do fenômeno

Número de páginas 108

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Fisiologia.

1. metabolismo energético 2. aranhas
3. respirometria I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Fisiologia Geral.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).
Orientador(a)

Dedico esta tese a todos
que se dedicam à ciência
com propósito e verdade.

21 – O Homem como aquele que mede

Talvez se pudesse reconduzir toda a origem da moralidade à enorme agitação interior que dominou a humanidade primitiva quando descobriu a medida e a avaliação, a balança e o peso. (Sabe-se que a palavra “homem” significa aquele que mede, quis se denominar segundo sua maior descoberta!)

- Essas noções o elevaram a domínios que não se poderia medir nem pesar e que primitivamente não pareciam tão inacessíveis.

O viajante e sua sombra.
Friedrich Wilhelm Nietzsche

Agradecimentos

Ao meu orientador, prof. Dr. Carlos A. Navas Iannini cujo profissionalismo acadêmico me surpreendeu, ensinou e encorajou desde o início do doutorado como um exemplo a ser seguido.

Ao professor Dr. Eduardo Novaes Ramires da Universidade Tuiuti do Paraná pelos exemplares de *Loxosceles intermedia* e *Loxosceles laeta* e conversas sobre a biologia dos animais.

Rafael Indicatti pela ajuda nas coletas, pelas identificações dos animais e pelas pranchas de fotos das espécies usadas no presente trabalho. Sem contar a amizade de todos esses anos de pós-graduação.

Fabio Machado pelas discussões e troca de ideias que enriqueceram imensamente minha formação acadêmica.

John Lighton, por me receber em sua casa, pelas dicas para melhorar os meus registros e por um jantar inusitado depois de atravessar o deserto. Robbin Turner por calorosamente receber-me em sua casa.

Professores de la U de Chile. Mauricio Canals, Claudio Veloso e Pablo Sabat, ao técnico Andrés Sazo e aos alunos do Laboratorio de Ecofisiologia Animal do Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile que me receberam com dedicação e amizade.

Aos órgãos de fomento Capes e Fapesp que financiaram a presente tese.

Ao Programa de pós-graduação em Fisiologia Geral que me possibilitou tão variados e inúmeros aprendizados.

Ao Instituto Butantan em especial aos integrantes do Laboratório de Artrópodes pelo apoio com identificações e informações sobre biologia dos animais. Em especial, ao Gustavo Perroni pela ajuda nas identificações e conversas sobre *Loxosceles*.

Colegas de pós-graduação, em especial, aos participantes das 3 últimas Comissões Organizadoras do Curso de Inverno – Tópicos em Fisiologia Comparativa.

À minha família, por ser minha referência de mundo.

Índice

Sumário

Índice.....	7
Introdução.....	8
Por que aranhas de teia?.....	12
Bioenergética.....	14
Relações Alométricas.....	21
Bioenergética de aranhas.....	22
Notas sobre respirometria.....	28
Objetivos.....	33
Materiais e Métodos.....	34
Animais.....	34
Experimento 1.....	34
Experimento 2.....	37
Respirometria.....	42
Variáveis.....	45
Análises.....	46
Experimento 1.....	48
Experimento 2.....	48
Resultados.....	49
Experimento 1.....	49
Experimento 2.....	57
Discussão.....	70
Conclusões.....	78
Resumo.....	81

Introdução

A Fisiologia é o estudo do funcionamento dos organismos. Diferente da Botânica e da Zoologia, cujas origens podem ser traçadas através dos primeiros registros de informação dos seus objetos de estudo, plantas e animais, detectar as origens do estudo do funcionamento dos animais é mais difícil. É provável que a preocupação com o funcionamento dos animais sempre esteve presente entre os zoólogos, como também nas primeiras investigações de anatomia humana e medicina. Apesar desta constante e sutil presença desde os tempos de Aristóteles, a ausência de um corpo teórico que a unificasse como área de investigação independente das demais resultou, por muito tempo, em aquisição de conhecimento esparso e disperso.

A publicação em 1628 do livro de William Harvey sobre circulação sanguínea marca a formalização dos conceitos e de um estilo próprio de pesquisa da Fisiologia ao mesmo tempo em que marca, no mesmo evento, o surgimento da medicina de caráter científico (Westerhof, 2011). A partir daí, a Fisiologia começa um período de consolidação (Westerhof, 2011) onde, ao reconhecer esta nova forma de entender o funcionamento do corpo, esforços são melhor direcionados e a área cresce e espalha-se pela Europa. Deste primeiro período de florescimento temos a organização do conhecimento fisiológico divididos por sistemas funcionais (p.e. circulatório, excretor, reprodutor, nervoso entre outros) que perdura até hoje, principalmente nas linhas de pesquisa mais próximas da medicina.

O segundo período de florescimento da fisiologia inicia-se no século XIX com a mudança na forma de abordar a fisiologia, estimulada pela proposta de *mileu interieur* de Claude Bernard. Este conceito, que seria posteriormente conhecido como homeostase, é um marco de uma das mudanças paradigmáticas dentro da fisiologia, iniciando as investigações atentas à

regulação e controle do funcionamento dos organismos. O século seguinte é de consolidação da fisiologia aliada a este novo paradigma. O fortalecimento da área é pontuado pela formação das sociedades e criação de periódicos específicos da área. Neste momento, a fisiologia consolida-se como uma área que busca compreender as funções fisiológicas ultrapassando o caráter mais descritivo, enciclopédico e médico que tinha até então (Reynolds *et al.*, 1996; Westerhof, 2011).

É em meio a este segundo período de florescimento (Westerhof, 2011), acúmulo de informação e de pesquisadores na área que é formalizada, por Krebs em 1975, uma das principais e primeiras regras norteadoras dos estudos em fisiologia animal: o Princípio de Krogh. Este princípio pode ser descrito livremente como “para cada pergunta fisiológica é prudente escolher um animal-modelo adequado para obter uma resposta mais fácil”. Esta frase consiste na formalização de um procedimento intuitivo dos fisiólogos desde o tempo de Aristóteles. O modo como é encarado por cada pesquisador está ligado: 1) às dificuldades técnicas e tecnológicas de cada época onde a solução é a escolha de um animal-modelo com as características exacerbadas (p.e. axônio gigante da lula *Loligo*) do que se deseja estudar (p.e. potencial de ação do neurônio) (Withers, 1992); 2) às laboriosas rotinas experimentais e ensaios típicos da investigação fisiológica, que limitam a quantidade de exemplares passíveis de serem estudados apropriadamente (p.e. Festing, 1994), levando à escolha de animais mais fáceis de trabalhar (Logan, 2002); 3) às questões culturais, como o tabu que envolveu a dissecação de cadáveres nos primeiros estudos de anatomia humana (Jones, 2000) e, mais recentemente, os movimentos sociais a favor do bem-estar animal (Dawkins, 1990); e 4) às questões éticas que envolvem os estudos experimentais com humanos que move o uso de animais de laboratório em pesquisas de caráter médico e farmacêutico (Hackam & Redelmeier, 2006; Worp *et al.*, 2010).

Devido ao caráter intuitivo deste princípio há, entre os pesquisadores

experimentais, controvérsias sobre seu autor, ou principal formalizador. Entretanto, parece não haver dúvidas de que o grande promulgador deste princípio na comunidade científica foi Krogh (Jorgensen, 2001). Mesmo depois das décadas de rápido avanço e mudança na forma de fazer pesquisa em fisiologia, promovido pelo acelerado avanço tecnológico iniciado no século passado, o Princípio de Krogh continua válido e essencial para nortear propostas de pesquisa em fisiologia.

À primeira vista, o Princípio de Krogh parece advogar a favor do uso preferencial de animais-modelo, ou uso de uma espécie representativa, em detrimento da diversidade que encontramos na natureza. Entretanto, esta parece ser mais uma limitação do tipo de experimentos que geralmente caracterizam a pesquisa fisiológica, do que derivada do tipo de abordagem que era defendido por Krogh. O próprio Krogh (1929), em sua apresentação no International Physiology Congress, discorre sobre a necessidade de clareza a respeito do limite das generalizações a partir de umas poucas espécies e a importância de não perder de vista a questão da diversidade durante a busca por princípios gerais (Jorgensen, 2001; Logan, 2002). Ou seja, apesar de inicialmente ser prudente eleger um animal-modelo para investigar determinado fenômeno, com o avançar da investigação esta não deve ficar restrita ao animal-modelo. Examinar o mesmo sistema em diferentes animais ajuda a entender a relação entre princípios gerais e as particularidades das respostas fisiológicas (Willmer *et al.*, 2008).

Este é o enfoque do que conhecemos hoje como Fisiologia Comparativa. Com o avançar dos estudos de Fisiologia Comparativa, fica cada vez mais evidente a interface com a ecologia e o papel do ambiente no funcionamento dos organismos. Esta constatação culmina com o que mais tarde é oficializado como Fisiologia Ecológica, área onde a biodiversidade e os ajustes fisiológicos dos organismos às diferentes restrições ambientais passam a ser o foco das investigações e questões sobre biodiversidade em meio às leis

gerais são acrescentadas ao rol de perguntas feitas pelos fisiólogos (Tracy *et al.*, 1982). Nos últimos anos a segunda frente investigativa ligada à biodiversidade vem sendo pavimentada pelos fisiólogos comparativos. A interface da fisiologia com a evolução tem construído o que ficou estabelecido como Fisiologia Evolutiva (Garland & Carter, 1994; Feder *et al.*, 2000).

Atualmente, a questão da diversidade biológica tem ultrapassado o caráter disciplinar e ganho destaque em um panorama de forte impacto social de efeitos globais e mudanças climáticas. Os fisiólogos comparativos tem se preocupado cada vez mais em entender como os diferentes animais enfrentarão as mudanças e como funcionarão os ajustes fisiológicos diante de um contexto ambiental de mudança acelerada (Navas & Otani, 2007; Chown & Gaston, 2008; Pörtner & Farrell, 2008). As respostas destas questões transitam entre a previsibilidade que seria conferida pela generalidade dos princípios e a total imprevisibilidade dada pelas particularidades adaptativas de cada grupo animal e o resultado de suas interações.

O estudo da biodiversidade também possui uma faceta pragmática da ciência onde podemos perceber o interesse no estudo do funcionamento dos animais como uma interface prolífica e inspiradora para novas tecnologias ou mesmos procedimentos médicos (Sarkar *et al.*, 2008).

Conforme exposto acima, é fácil notar a importância que a diversidade animal tem adquirido nas pesquisas em fisiologia, principalmente no que se refere à delimitação das funções fisiológicas, e na relação entre diversidade ecológica e sua correspondência com a diversidade fisiológica. Contudo, ao examinarmos os assuntos tratados em trabalhos de fisiologia é notório o uso preferencial de vertebrados, mesmo nos dados que servem de base para o enunciado de princípios gerais da fisiologia animal (Navas & Freire, 2007; Willmer *et al.*, 2008). Quando consideramos somente os invertebrados, a maior parte dos trabalhos trata dos grupos de invertebrados de importância médica ou

comercial (Navas & Freire, 2007). Ou seja, os princípios ditos gerais em fisiologia estão mais para princípios de Fisiologia dos Vertebrados do que para princípios de Fisiologia Animal, já que não abarcam nem 1% da diversidade animal existente no planeta onde cerca de 96% é de invertebrados e, mesmo entre os invertebrados, 86% consiste somente de artrópodes (Withers, 1992). Este viés é natural, tendo em vista: a origem médica dos estudos fisiológicos; a proximidade filogenética com os humanos que torna as informações obtidas mais diretamente extrapoláveis à sociedade e políticas de saúde pública; e à popularização do uso de animais de laboratório como ferramenta de investigação (Logan, 2002). Contudo, a consequência direta deste viés é a de que grupos animais com pouco impacto comercial ou médico possuem poucos estudos, restritos a raros grupos de pesquisa (Navas & Freire, 2007; Willmer *et al.*, 2008). Cobrir esta lacuna de informação é desejável tanto como forma de ampliar o alcance explicativo dos conceitos de Fisiologia Animal, como também possui um alto potencial como fonte de inspiração para gerar novas tecnologias ainda pouco exploradas (Sarkar *et al.*, 2008).

Por que aranhas de teia?

As aranhas são um bom exemplo de um grupo animal bastante diverso e pouco estudado. A ordem Araneae possui a sétima maior diversidade do planeta (Sebastian & Peter, 2009) com suas 42.473 aranhas no mundo contabilizando somente as espécies catalogadas (Platnick, 2011). Apesar da grande biodiversidade disponível para estudo, esta classe de animais é pouquíssimo estudada quanto à sua fisiologia (Navas & Freire, 2007; Willmer *et al.*, 2008). É plausível que esta pouca atenção deve-se ao baixo impacto econômico e baixo índice de acidentes letais (a classe possui apenas quatro gêneros causadores de acidentes graves segundo Foelix (2011) e mesmo para estes, a quantidade de agravamentos decorrentes de encontros com estes

animais são raros (Isbister *et al.*, 2003)), mesmo que a alta incidência de fobia específica de aranhas (Granado *et al.*, 2005) em uma parcela significativa da população ocidental remeta a uma impressão contrária.

Quando comparamos as aranhas com os insetos, principalmente quando vislumbramos os hábitos alimentares, temos a sensação de uma aparente homogeneidade. As aranhas são exclusivamente predadoras, com exceção da aranha herbívora *Bagheera kiplingi* (Meehan *et al.*, 2009), possuem glândulas de veneno, com exceção da família Uloboridae e Holarchoeidae, e usam intensivamente sedas diferentes nos mais variados aspectos de sua vida. Outro aspecto comum à todas as aranhas é o padrão de alimentação esporádico e imprevisível (Foelix, 2011). As aranhas são consideradas animais adaptados à escassez de alimento, evidente na taxa metabólica abaixo do esperado para os artrópodes terrestres de mesmo tamanho (Anderson, 1970; Wise, 1995) e no padrão de atividade econômico representado pelo forrageamento senta-e-espera (Wise, 1995).

Entretanto, quando atentamos para o fato das aranhas habitarem quase todos os tipos de ambientes presentes na Terra, para a diversidade de formas e armadilhas percebemos que a diversidade não se apresenta somente em número de espécies mas também em ecologias: habitam desertos (p.e. *Sicarius*), proximidades a corpos de água doce (p.e. *Tetragnatha*), podem ser aquáticas (p.e. *Argyroneta*), viver em zona de marés (p.e. *Paratheuma*), topos de montanhas congeladas (p.e. *Paraphysa*), superfície de lagos (p.e. *Dolomedes*), flores (p.e. *Misumena*), ou ainda, serem sociais (p.e. *Anelosimus*), sem contar com a infinidade de tipos de armadilhas das aranhas de teia (Foelix, 2011). Pensando nesta aparente contradição, Vollrath & Selden (2007) levantam a hipótese de que as aranhas de teia teriam acompanhado a diversificação de sua principal presa, os insetos. Elas teriam, assim, coevoluido com os insetos que, por sua vez, teriam coevoluido com as plantas ao longo do tempo evolutivo. Neste cenário de diversificação de presas, não é difícil notar o papel de

destaque da teia, assim como dos aspectos bioenergéticos destes animais.

Tendo estes aspectos em vista podemos dizer que, sob a ótica da fisiologia, o presente trabalho cumpre três aspectos norteadores: 1) estabelece um modelo bioenergético usando aranhas-marrom como modelo animal, conforme o Princípio de Krogh; 2) contribui para uma visão comparativa ao investigar a validade de fenômenos bioenergéticos e os limites de suas generalizações em quatro níveis de agrupamentos filogenéticos de aranhas, a saber, interespecífico, gênero, família e algumas considerações para a superfamília; e 3) possibilita a abordagem da questão da unidade na diversidade apresentada por Hochachka & Somero (2002) tendo em vista a megadiversidade do grupo.

Bioenergética

A bioenergética animal não é uma área bem delimitada e com procedimentos e protocolos fechados e estabelecidos. Longe disso, a área está mais para um conglomerado de abordagens, cada qual, ligada à forma como os diferentes pesquisadores percebem o papel da energia (*lato sensu*) na biologia dos animais. Sob a alcunha de bioenergética animal é possível encontrar desde trabalhos que abordam a questão a partir das bases bioquímicas do metabolismo energético e seus modelos de controle e regulação (Storey, 2004), passando por uma enorme variedade de abordagens (Brand *et al.*, 1991; Shen *et al.*, 2010) que inclui o tratamento do organismo intacto (Withers, 1992; Hochachka & Somero, 2002; Willmer *et al.*, 2000) até o amplo alcance encontrado na abordagem ecológica da bioenergética de populações (Humphreys, 1979; Brown *et al.*, 2004; Stegen *et al.*, 2009).

A energia é gasta pelos organismos em três maneiras distintas:

biossíntese, manutenção do corpo e trabalho externo. A biossíntese consiste na síntese de moléculas orgânicas constitutivas, a manutenção do corpo engloba os gastos energéticos com a manutenção da integridade física e reparos de tecidos necessários, e o trabalho externo refere-se à aplicação de forças mecânicas exercidas pelo organismo (Hill *et al.*, 2008). A transmissão de energia de um processo a outro não é completamente eficiente e sempre há alguma perda de energia na forma de calor. A taxa com que os organismos consomem energia para executar cada uma dessas funções é chamada de taxa metabólica (Willmer *et al.*, 2008). A taxa metabólica pode ser medida através de várias técnicas de calorimetria, sendo que a mais comum é uma técnica de calorimetria indireta inferida a partir da medição do oxigênio consumido durante a respiração aeróbia (Lighton, 2008).

A associação da taxa metabólica com o consumo de oxigênio foram consolidados com os experimentos de química termal de Lavoisier e suas técnicas de calorimetria direta e indireta (Fenby, 1987). Sabendo que os conceitos de bioenergética possuem uma forte marca dos eventos históricos que permeiam a trajetória de seu desenvolvimento conceitual, recorrerei a alguns fatos históricos que marcaram o desenvolvimento das medidas calorimétricas para compreender a origem de alguns termos e conceitos. Começo por Lavoisier e a série de estudos que permitiram a associação de conceitos da físico-química com aspectos da biologia animal.

Os estudos de bioenergética animal tem início nos estudos de ventilação pulmonar e culminam nas medidas de organismos íntegros através de calorimetria direta e indireta feitas por Lavoisier, Marie-Anne Paulze e Laplace, em meio a seus estudos sobre a natureza do fogo e do ar (Fenby, 1987; Lamprecht, 1998). Em uma destas frentes de estudo, combatem a teoria do flogisto e demonstram a existência do oxigênio e sua participação na combustão. Este é um passo fundamental para a compreensão da combustão e da respiração (Lighton, 2008). O primeiro indício de que existiria uma equivalência entre a combustão e a respiração vem da percepção de que o calor

produzido por um porquinho-da-índia e uma vela de cera de mesmo peso, medidos em uma invenção do grupo, o calorímetro de gelo, derretiam a mesma quantidade de neve (Lighton, 2008; Fenby, 1987). Usando os conceitos anteriores somados ao conceito da conservação de energia, Lavoisier propõe que a respiração é como um processo orgânico de combustão lenta de substratos energéticos e que permite o organismo acessar a energia contida nos alimentos. Estas correspondências são, posteriormente, confirmadas pela estequiometria da combustão e da respiração; pela possibilidade de inferir a energia através da quantificação do calor, e pela relação de conservação e transformação de energia suportadas e explicadas pela 1ª e 2ª Lei da Termodinâmica, respectivamente (mais detalhes em Fenby, 1987; Withers, 1992; Reynolds *et al.*, 1996; Lighton, 2008).

A compreensão do metabolismo energético como a combustão lenta de substratos energéticos desenvolveu-se com base neste histórico de descoberta da combustão inter-relacionado com o desenvolvimento da físico-química. Estes conhecimentos proporcionaram os mecanismos básicos para que a disponibilização de energia pudesse ser quantificada através da estequiometria de qualquer elemento da fórmula de combustão/respiração:

Teoricamente, pode-se medir o gasto energético correspondente a qualquer atividade do organismo. As restrições para este tipo de abordagem pode ser técnica, p.e. sensibilidade dos equipamentos e sensores, ou experimental, p.e. conseguir isolar os efeitos do funcionamento ou tecido alvo do restante do funcionamento do organismo. A técnica mais usada na obtenção de taxas metabólicas é a *respirometria*, seguida pelo uso de equações de *orçamento energético*, onde é feito um cálculo baseado no que é ingerido, descontando o que é defecado e o que é perdido na forma de calor; *água marcada*, que usa a informação da água metabólica produzida; a taxa de

batimentos cardíacos que usa a proporção da intensificação do funcionamento do sistema circulatório para atender a demanda do metabolismo energético como medida indireta da energia produzida, entre outras técnicas menos usadas (Willmer *et al.*, 2008).

As taxas metabólicas podem ser agrupadas em dois tipos principais: taxas específicas de gasto energético de comportamentos ou funcionamento de sistemas; e taxas globais de intensidade metabólica e gasto de energia. A primeira categoria usa a taxa metabólica como uma medida auxiliar para embasar algum argumento de gasto energético do fenômeno que se pretende entender. As taxas globais, descrevem o desempenho do metabolismo de um organismo como um todo permitindo inferências ecológicas e evolutivas sobre o funcionamento destes. As medidas globais de metabolismo mais comuns são o Metabolismo Basal/Padrão, Metabolismo Máximo, Escopo Metabólico e Metabolismo Diário.

O Metabolismo Basal/Padrão corresponde ao gasto energético mínimo para manutenção da vida e corresponde ao funcionamento do componente visceral do organismo (Reinhold, 1999; Hulbert & Else, 2000; Hochachka & Somero, 2002). Um animal endotermo alcança esta condição quando é colocado em normotermia (zona termoneutra, intervalo de temperatura em que não há gasto de energia para ajuste de temperatura corpórea, nem no sentido de aumentá-la nem no sentido de diminuí-la), normóxia e repouso, sem que o animal esteja digerindo alimento ou dormindo. Um animal ectotermo não possui uma zona termoneutra bem definida e, para muitos deles, descobrir como é o estado de sono já é um desafio (Kavanau, 1998; Hendricks *et al.*, 2000). Assim, para estes últimos, padroniza-se uma temperatura, geralmente ao redor de 20°C, e as medidas feitas na fase do dia em que o animal apresente menor atividade. Apesar da lista de condições experimentais a serem respeitadas para obter-se o Metabolismo Basal/Padrão, esta é a taxa metabólica mais usadas em estudos comparativos. Isto porque as condições são simples de padronizar do ponto de vista experimental, e a definição estabelece uma

condição simples de cumprir: determinar a menor taxa metabólica apresentada pelo animal em condições normais.

O Metabolismo Basal/Padrão é a taxa metabólica mais estudada da fisiologia (Lighton *et al.*, 2001). Desde o trabalho seminal de Kleiber 1932, estas medidas estão sempre acompanhadas das discussões sobre a relação alométrica usando a massa como variável de tamanho (Withers, 1992; Hochachka & Somero, 2002; Hoppeler & Weibel, 2005; Hill *et al.*, 2008; Willmer *et al.*, 2008). Além da abordagem sobre o padrão geral e do constante e intenso debate sobre o significado biológico da “Lei da Escala” (West *et al.*, 1997; Chaui-Berlinck, 2006), existe a busca pelos desvios à regra. É frequente o estudo e interpretação dos desvios da regra geral como indicativo de adaptações fisiológicas (Willmer *et al.*, 2008) tanto no sentido de intensificação como, por exemplo, no caso dos endotermos (Koteja, 2004), quanto no sentido de diminuição, como é o caso dos animais troglóbios (Kuntner *et al.*, 1999). Ou seja, o Metabolismo Basal/Padrão é frequentemente usado na tentativa de entender como a taxa metabólica é afetada pelos diferentes hábitos de vida, estilos de obtenção e gasto de energia (p.e. hábitos alimentares, estratégias de forrageamento ou reprodução), porém, esta tarefa está longe de ser simples (Willmer *et al.*, 2008). Nilsson *et al.* (2007), partindo de uma hipótese de uma diminuição do Metabolismo Basal como consequência do custo de ativação do sistema imune, não encontram aumento na taxa metabólica basal em aves com sistema imune estimulado, e Fuglei & Oritsland (1999) ao colocarem ratos de laboratório em jejum de cinco dias, apesar da expressiva perda de peso corpóreo e de diminuição significativa do metabolismo basal, não encontraram efeitos no custo de locomoção em ratos, são alguns exemplos.

O Metabolismo Máximo, geralmente referem-se ao Volume Máximo de consumo de oxigênio alcançado pelo animal em atividade forçada (V_{O_2Max}). Ela procura lidar com o limite superior de funcionamento do sistema que, por

definição, é o gasto máximo de energia alcançado pelo animal em atividade locomotora forçada e corresponde ao componente muscular aeróbio do organismo estudado (Hochachka & Somero, 2002; Willmer *et al.*, 2008). Dois fatores principais são responsáveis por este limite superior: o funcionamento da musculatura e o limite do sistema de trocas gasosas (respiratório e circulatório). Sua padronização é mais controversa do que o Metabolismo Basal/Padrão (Hill *et al.*, 2008; Willmer *et al.*, 2008). Uma grande parte da dificuldade está em estabelecer um critério único de atividade para medir o Metabolismo Máximo de modo que sirva para todos os tipos de locomoção. Por exemplo, considere a comparação de atividade máxima de uma rã com a atividade máxima de uma serpente. É difícil determinar até que ponto podemos considerar equivalentes a exaustão alcançada com os saltos ininterruptos da rã e a locomoção exaustiva de uma serpente.

Outra dificuldade está em conseguir que as medidas sejam equiparáveis metodologicamente. Por exemplo, técnicas de respirometria não detectam imediatamente a energia obtida por vias anaeróbias pois existe uma defasagem do consumo de oxigênio (há uma fase de recuperação após o uso de vias anaeróbias em que há consumo de oxigênio) e a atividade correspondente (Prestwich, 1983; Willmer *et al.*, 2008). Ainda não é possível detectar em que momento da atividade o animal está usando uma via anaeróbia e com que intensidade ela participa da reciclagem de ATP, por exemplo. Além das dificuldades de padronização já apontadas, outro fator que dificulta a padronização de taxas metabólicas máximas são alguns gargalos e pontos de controle que variam de organismo para organismo e provavelmente não são passíveis de comparações simples. Por um lado temos o limite dado pela capacidade limite de entrega de substrato energético e oxigênio para os tecidos durante a atividade (p.e. extensão e quantidade de ramificação do sistema circulatório e de superfície de troca de gases) e, por outro, a capacidade máxima de funcionamento do próprio tecido dado pela capacidade limite de ciclagem de componentes ligados metabolismo energético no nível bioquímico

(p.e. ATP, componentes do Ciclo do Ácido Cítrico - Hochachka & Somero, 2002; Speakman & Król, 2005).

Metabolismo Médio Diário (Willmer *et al.*, 2008), Metabolismo de Campo (Hochachka & Somero, 2002) e Metabolismo Sustentado são conceitos que tentam definir o gasto energético diário de um animal. Como as demais taxas metabólicas descritas acima, as diferenças de nomenclatura devem-se a diferenças nos procedimentos experimentais. O Metabolismo Médio Diário é uma medida obtida em condições de laboratório, o Metabolismo de Campo geralmente é obtido através do uso de água marcada, e o Metabolismo Sustentado é o gasto energético do animal em campo em condição de manutenção de peso constante. Estas taxas metabólicas estão mais próxima do gasto energético que um animal executa em suas atividades cotidianas e possuem significado biológico mais claro (Willmer *et al.*, 2008).

As demais taxas metabólicas presentes na literatura são ainda menos generalizáveis e passíveis de serem agrupadas em comparações de amplo espectro. Em geral, são medidas acessórias de algum outro fenômeno que se quer entender, uma caracterização do aspecto energético de algum comportamento ou condição abiótica específica não correspondente às medidas metabólicas em outras condições ou animais (Hill *et al.*, 2008; Canals *et al.*, 2011). Além do significado particular de cada uma, temos os estudos sobre a possibilidade destas taxas metabólicas estarem associadas de algum modo.

A hipótese de acoplamento das taxas metabólicas leva em consideração que as diferentes taxas metabólicas, apesar de acessarem cada qual um componente do organismo, são o resultado do mesmo aparato bioquímico para obter energia. A hipótese de acoplamento geralmente aparece associado a medidas de Metabolismo Basal/Padrão e taxas metabólicas ligadas à capacidade aeróbia dos animais (p.e. Metabolismo Máximo ou Sustentado), sendo que uma das mais conhecidas é o seu papel na evolução da endotermia

em vertebrados (Gomes *et al.*, 2004; Koteja, 2004; Willmer *et al.*, 2008). Apesar do acoplamento ser constatado nas comparações interespecíficas de alguns grupos (Reinhold, 1999; Koteja, 2004), sua generalidade permanece controversa (Fuglei & Oritsland, 1999; Chown & Nicolson, 2004; Gomes *et al.*, 2004).

Relações Alométricas

Ao pensar em taxas metabólicas pensamos logo no efeito do tamanho como um dos fatores associados ao valor obtido já que um animal maior possui mais células e tecidos, cada qual contribuindo para uma parte do consumo de oxigênio ou emissão de gás carbônico, de maneira proporcional. A proporção mais simples e intuitiva seria o aumento isométrico e linear com o tamanho, o que parece acontecer raramente (Chauí-Berlinck, 2006; Willmer *et al.*, 2008; Glazier, 2010). Essa relação não isométrica é explicada pelo compromisso do organismo com as consequências funcionais e estruturais do aumento de tamanho (Schmidt-Nielsen, 1984). Nas quantificações de taxa metabólica, por exemplo, a variação com o tamanho é medida através da massa corpórea e funciona conforme uma fórmula de potência:

$$Me=a.M^b$$

onde:

Me = metabolismo em mL/h

a = coeficiente de proporcionalidade

M = massa em gramas

b = expoente da massa corpórea

Na forma logaritmizada, a fórmula acima transforma-se na equação de uma regressão linear, $\log(Me)=\log(a)+b.\log(M)$, o que facilita as análises e comparações das curvas alométricas.

Esta fórmula de potência deriva da relação superfície/volume que restringe as trocas do meio interno do organismo com o ambiente externo. O intercepto a desta equação geralmente indica diferenças de intensidade metabólica da variável medida enquanto o expoente b apresenta a taxa em que o metabolismo varia em relação ao tamanho. O significado biológico de b é constantemente debatido e as interpretações permanecem controversas (Schmidt-Nielsen, 1984; West *et al.*, 1997; Demetrius, 2003; Hoppeler & Weibel, 2005; da Silva *et al.*, 2007; Chaui-Berlinck, 2006).

Outro aspecto cujo significado biológico também não é claro da diferença entre variabilidade intra e interespecífica do b (Withers, 1992).

Bioenergética de aranhas

O autor mais citado como referência de dados de metabolismo é John F. Anderson, em especial, seu trabalho de 1970 “Metabolic Rates of Spiders”. Este trabalho é um marco pois é o primeiro a realizar medições em grande quantidade e diversidade de aranhas. Com este estudo comparativo, Anderson (1970) obteve a primeira curva alométrica de aranhas. Anderson realiza este trabalho baseando-se na relação alométrica dos peclotermos proposta por Hemmingsen em 1960, e demonstra que as aranhas possuem taxa metabólica abaixo do esperado para os artrópodes terrestres. Este pressuposto passa, então, a permear as explicações adaptativas de aspectos ecológicos e comportamentais destes animais (Santana *et al.*, 1990; Wise, 1995, 1975) pelas décadas subsequentes e é amplamente usada como exemplo de baixo metabolismo e adaptação à escassez de recursos alimentares (Withers, 1992; Wise, 1995; Foelix, 2011). Com o avanço das técnicas respirométricas e o desenvolvimento de estratégias de medidas para pequenos artrópodes, estes conceitos tem sido reavaliados (Markezich, 1987 apud Wise, 1995; Lighton *et al.*, 2001; Lighton & Schilman, 2007; Schilman *et al.*, 2011). Em 2001, John R. B. Lighton e colaboradores questionam a validade da interpretação do baixo

metabolismo em aranhas. Argumentam que as medidas de insetos apresentam-se facilmente alteradas e intensificadas por surtos de atividade durante as medidas, tornando as medidas de insetos aparentemente mais altas. Como as curvas alométricas para os artrópodes terrestres possuem na amostra uma quantidade significativa de insetos, estas curvas estariam superestimadas. Esta imprecisão reflete a limitação dada pelas técnicas da época de Anderson e que perduraram até pouco tempo atrás onde era muito difícil acompanhar a atividade do animal durante a medida. O argumento de Lighton e colaboradores (2001) reforçam a ideia de uma regra alométrica conservada e única para os artrópodes terrestres onde as aranhas não seriam uma exceção.

Nos anos seguintes, Anderson continua trabalhando com taxas metabólicas e bioenergética (Anderson, 1974; Anderson & Prestwich, 1982; Anderson *et al.*, 1979; Anderson, 1990; Anderson, 1994; Anderson, 1996). Seus trabalhos revelam como a análise de dados de metabolismo mudou ao longo dos anos. No trabalho de 1970, Anderson apresenta os dados na forma de médias das taxas metabólicas por espécie, sem a preocupação de que pudesse haver uma variação alométrica intraespecífica. O trabalho de Anderson & Prestwich (1982) apresenta as equações alométricas intraespecífica dos dados demonstrando sua preocupação em adequar as análises para o efeito de tamanho dos animais. Em 1994, Anderson incorpora mais uma abordagem analítica dos dados de taxa metabólica, o método comparativo. Neste trabalho, ele analisa a família Theridiidae usando Contrastes Filogenéticos Independentes para controlar a dependência filogenética dos dados (Anderson, 1994). Prestwich faz, também, uma abordagem mais bioquímica do metabolismo energético (Prestwich, 1983, 2006) e associadas a medidas de taxa metabólica (Anderson & Prestwich, 1982; Anderson & Prestwich, 1985; Prestwich, 1988) confirmando a unidade dos processos bioquímicos também para as aranhas (Somero, 2000; Hochachka & Somero, 2002).

Os estudos de V_{O_2Max} em aranhas é ainda mais complicado do que com vertebrados (Anderson & Prestwich, 1985; Shillington & Peterson, 2002;

Stoltey & Shillington, 2009). Além da dificuldade experimental, no caso das aranhas a $V_{O_2\text{Max}}$ pode não possuir o significado biológico desejado devido ao possível compromisso entre locomoção e trocas gasosas necessárias à respiração (Wilson & Bullock, 1973). O esqueleto hidráulico em funcionamento pleno possivelmente precisa interromper ou diminuir o fluxo de hemolinfa entre cefalotórax e opistossoma para manter os níveis de pressão hidráulica exigida para manutenção da atividade locomotora máxima (Wilson & Bullock, 1973). Ao interromper o fluxo de hemolinfa, as trocas gasosas ocorreriam somente no opistossoma (nas aranhas só com pulmões foliáceos e nas traqueadas cujas traqueias não alcançam o cefalotórax) e a musculatura locomotora, que se localiza toda no cefalotórax, esgotaria rapidamente o seu suprimento de oxigênio (Wilson & Bullock, 1973). Supõem-se que aranhas cujas traqueias atravessassem o pedicelo em direção ao cefalotórax apresentariam menos limitações. Este modelo de limitação da atividade das aranhas devido ao compromisso entre locomoção e trocas gasosas mostrou-se equivocado segundo o trabalho de (Prestwich, 1988) porém, isto não descarta a possibilidade de haver algum efeito menos drástico de compromisso entre locomoção e trocas gasosas. Segundo Prestwich (1988), além do componente muscular e dos limites associados a ele (Prestwich, 1983), os limites de atividade máxima estão ligados à superfície de trocas gasosas disponível em cada espécie e ao limite de entrega de oxigênio e substratos energéticos nos tecidos, dado pelo sistema circulatório.

Não são só os trabalhos com aranhas (Peakall & Witt, 1976) que existem problemas com a interpretação de atividade forçada. O uso de atividade forçada (esteira) sempre apresenta valores de metabolismo superestimados em insetos, pois a atividade forçada gera medidas impregnadas de artefatos da técnica (Chown & Nicolson, 2004; Lighton & Duncan, 2002; Lighton & Feener, 1987, 1989).

A variabilidade de superfície de trocas gasosas respiratórias é outro aspecto que, provavelmente, confere uma grande variabilidade de respostas

vindas de diferentes limitações do sistema respiratório em aranhas. As aranhas possuem dois tipos de órgãos respiratórios, pulmões foliáceos e traqueias, e podem possuir somente um ou outro, ou mesmo ambos (Foelix, 2011). Os limites conferidos por cada um destes sistemas de trocas gasosas ainda está sendo estabelecido, mas é provável que as traqueias das aranhas tenham papel similar ao dos insetos, fornecendo oxigênio diretamente aos tecidos mais ativos (Opell, 1998; Schmitz & Perry, 2001; Schmitz & Perry, 2002; Lighton *et al.*, 2004). Por mais próximo que a traqueia esteja, ele nunca perfunde no tecido das aranhas, como acontece em insetos (Foelix, 2011). Isto faz com que, em última instância, seja necessário a participação do aparato circulatório na entrega de oxigênio e substratos energéticos ao tecido (Foelix, 2011). Entretanto, o sistema circulatório é menos conhecido ainda e seus mecanismos de circulação de lipídios, principal substrato energético das aranhas (Prestwich, 1983), ainda está sendo descrito (Cunningham *et al.*, 2007; Laino *et al.*, 2009). Segundo estes trabalhos, é possível que a hemocianina, molécula classicamente associada ao transporte de oxigênio para os tecidos, esteja associada também no transporte de lipídios na hemolinfa.

Poucos trabalhos tentam verificar o efeito dos estilos de forrageamento na taxa metabólica (Anderson, 1970; Anderson, 1996; Greenstone & Bennett, 1980; Shillington & Peterson, 2002). Greenstone & Bennett (1980) apresentam um trabalho comparativo em que mostram a relação entre diferentes estilos de forrageamento e Metabolismo Padrão, contudo, não encontram a baixa taxa metabólica que esperavam encontrar para *Loxosceles*, aranhas descritas na literatura como adaptadas a escassez de alimentos. Anderson (1994) usa nove espécies de uma mesma família (Theridiidae) com diferentes hábitos de vida (p.e. kleptoparasitas) e taxas de crescimento procurando entender esta mesma correlação e só encontra um menor metabolismo aparentemente associado à escassez de alimento. Anderson (1996) compara representantes de Salticidae e Thomisidae, família de aranhas reconhecidas, respectivamente, pelo seu padrão de forrageamento ativo e pelo relativo sedentarismo, e também não encontra

diferenças. Carrel & Heathcote (1976) e Bromhall (1987) apresentam um estudo comparativo usando batimentos cardíacos das aranhas como uma medida indireta de intensidade metabólica e parecem demonstrar um metabolismo mais alto em Araneidae indicando, assim, para uma explicação filogenética dessas diferenças.

Uma outra vertente que mistura o estudo do sistema respiratório e o metabolismo é feito por Schmitz e colaboradores (Schmitz, 2004; Schmitz & Perry, 2000; Schmitz & Harrison, 2004) em que os autores procuram desvendar o papel da superfície respiratória e do comportamento na intensidade metabólica, procurando correlacionar esta característica morfofuncional e os limites metabólicos dados por restrição de trocas gasosas.

Um dos poucos trabalhos focados na análise do possível acoplamento do Metabolismo Padrão e comportamentos energeticamente custosos em artrópodes é o trabalho de Reinhold (1999) com insetos. O mecanismo subjacente a esta proposta de manutenção de taxa metabólica mais intensa em insetos que exibem um comportamento excepcionalmente mais custoso seria uma estrutura de funcionamento do metabolismo energético, com mais enzimas e ciclagem de ATP intensificadas que precisam ser mantidas mesmo nos períodos de repouso do animal. O acoplamento ainda é um assunto controverso e discussões sobre o que ele realmente significa, biologicamente, ainda estão em pauta (Willmer *et al.*, 2008). Por exemplo, não é clara a necessidade de gasto energético de manutenção de estruturas que serão usadas durante a atividade do animal e, talvez, a pressão seletiva para que a taxa Metabólica Basal/Padrão seja mantida em níveis mais altos só ocorra em animais com comportamentos energeticamente extremamente custosos, como os exemplificados por Reinhold. Quando buscamos estes padrões nos estudos macrofisiológicos em insetos, eles também não são claros (Chown & Nicolson, 2004).

Os poucos trabalhos na área passam a falsa impressão de desinteresse no

problema. Mais do que desinteresse, a área sofre, há muito tempo, com a dificuldade técnica em conseguir medidas acuradas com estes animais. Peakall & Witt (1976) realizaram, a muito custo, a primeira medida de consumo de oxigênio de uma aranha construindo teia orbicular, e (Prestwich, 1977) para aranhas de teia em lençol usando uma *Sosippus janus* (Lycosidae) como animal-modelo. Lubin, já em 1986, sugere diferenças em taxas metabólicas entre aranhas com diferentes tamanhos e custo de teia cribelada. Kuntner *et al.* (1999) constata uma redução do metabolismo de aranhas de caverna (Dysderidae). O desenvolvimento das técnicas e dos analisadores de respirometria tem estimulado os estudos de metabolismo e fisiologia de aranhas na última década (Lighton *et al.*, 2001; Shillington & Peterson, 2002; Shillington, 2005; Jensen *et al.*, 2010).

Conseguir estabelecer entender os padrões de variação das taxas metabólicas e seu significado biológico possui implicações em vários níveis. Para a ecologia comportamental, cujas interpretações dos fenômenos possuem algum viés energético de performance, a bioenergética fornece os mecanismos subjacentes aos padrões comportamentais estudados (Wise, 1975; Kotiaho, 1998; Shillington & Peterson, 2002; Shillington, 2005). Para a aracnologia, torna-se uma fonte de informação complementar sobre o contexto evolutivo das aranhas, já que estas parecem ter todas as suas adaptações vinculadas à captura de presas e escassez de alimento (Wise, 1995; Foelix, 2011) ou mesmo de novas hipóteses evolutivas (Vollrath & Selden, 2007; Kawamoto *et al.*, 2011). Para a fisiologia, as aranhas podem ser um bom modelo para entender a relação entre diversidade de ajustes e unidade de regras metabólicas em artrópodes já que as aranhas possuem uma diversidade menor de hábitos de vida quando comparada aos insetos e, ao mesmo tempo, estão associadas a uma grande diversidade em estratégias de captura de presas e níveis de atividade.

Notas sobre respirometria

A presente tese é baseada em dados obtidos através de respirometria. Por conveniência e melhor compreensão do trabalho, uma explicação detalhada da técnica usada será desenvolvida a seguir.

A respirometria é uma técnica que possibilita a medição da intensidade do metabolismo energético aeróbico por unidade de tempo, conhecida comumente como taxa metabólica, de um organismo inteiro ou parte deste (Willmer *et al.*, 2008). O metabolismo energético é inferido a partir da estequiometria da equação química da combustão dos substratos energéticos, sendo medido de modo indireto através do oxigênio consumido ou do gás carbônico emitido, ou mesmo, ambos. Daí a razão de ser elencada entre as técnicas de calorimetria indireta junto com outras técnicas baseadas em batimentos cardíacos, isótopos radioativos, concentração de oxigênio no sangue entre outros (Lamprecht, 1998; Willmer *et al.*, 2008).

Em geral, o registro do oxigênio consumido é a medida preferida para inferir a taxa metabólica pois esta quantidade está mais relacionada ao calor produzido e independe do substrato energético que está sendo metabolizado. Por outro lado, o total de gás carbônico produzido é o mais recomendado para medidas de organismos de baixo metabolismo. Isto porque o sensor de gás carbônico é mais estável e embute menos ruído nos registros. Porém, a proporção de gás carbônico emitido relacionado à energia catabolizada depende diretamente do substrato energético que está sendo metabolizado. Daí a necessidade de se saber exatamente qual substrato energético está sendo metabolizado no momento da medida. Um complicante é o fato do substrato energético sendo metabolizado pelo organismo poder mudar ao longo da medida, tornando a medida de emissão de gás carbônico isoladamente, ou seja, não acompanhada da medida de consumo de oxigênio, uma medida mais

arriscada de ser executada.

O registro concomitante de consumo de oxigênio e emissão de gás carbônico permite, ainda, que saibamos o substrato energético que está sendo metabolizado, já que a variação entre a proporção de oxigênio consumido por gás carbônico emitido está diretamente ligado ao substrato energético catabolizado (Willmer *et al.*, 2008). Esta proporção de oxigênio consumido por gás carbônico emitido é conhecido como Quociente Respiratório (QR).

Os tipos de respirometria (Chauí-Berlinck & Bicudo, 2006; Lighton, 2008) mais conhecidos podem ser classificados, grosso modo, em duas: *fechada*, baseadas no registro da diminuição da pressão do ar dentro do recipiente hermeticamente fechado e de volume conhecido. Esta diminuição pode ser medida uma vez que todo o gás carbônico presente no ar de dentro da câmara e produzido pelo animal é eliminado por substâncias absorvedoras (p.e. solução de KOH) presente no fundo da câmara respirométrica. Nesta condição qualquer diminuição da pressão exercida pelo ar de dentro do recipiente será causado pela queda da pressão parcial de oxigênio ocasionado, por sua vez, pelo consumo do animal medido (mais detalhes em Lighton, 2008); e *aberta* ou de fluxo, em que um fluxo de ar passa em uma taxa constante pelo animal que consome o oxigênio e libera gás carbônico no ar. Este ar é direcionado para o sensor de oxigênio ou de gás carbônico, ou ambos.

A técnica de respirometria fechada é mais antiga do que a aberta e é, ainda hoje, frequentemente usada para medições de organismos, ou partes de organismos, de metabolismo pouco intenso e alterações mais lentas na intensidade metabólica. A respirometria aberta é uma técnica mais recente e depende diretamente da tecnologia envolvida na detecção do oxigênio ou do gás carbônico. Sua precisão é maior e permite a medição de fenômenos que alteram mais rapidamente a intensidade metabólica do organismo ao longo do tempo. Apesar de ser uma técnica mais precisa, ela é pouco aplicável para animais de baixa intensidade metabólica, como os ectotermos, e menos aplicável ainda para os de tamanho reduzido, como é o caso de boa parte das

aranhas.

Uma boa alternativa para a medição das aranhas é uma técnica mista conhecida como respirometria de fluxo intermitente (Chaui-Berlinck & Bicudo, 2006; Lighton, 2008), técnica usada no presente trabalho. Esta técnica usa tanto conceitos de respirometria fechada quanto conceitos de respirometria de fluxo. Conceitos de respirometria fechada quando faz uso de estratégia de acúmulo de consumo de oxigênio após um tempo de reclusão do animal dentro do recipiente respirométrico como forma de aumentar o sinal (quantidade de oxigênio consumido) até um nível que seja detectado pelo sensor do aparelho. Conceitos de respirometria aberta ao passar um fluxo de ar logo após esta reclusão do animal, renovando o ar e permitindo o início de um novo registro. Este fluxo renova o ar ao mesmo tempo em que, deslocando a porção de ar que antes estava no recipiente para o sensor, realiza o registro do consumo de oxigênio (FIGURA 1).

O registro do consumo de oxigênio se dá, então, no final do tempo de reclusão do animal com a retomada controlada do fluxo de ar que sai da câmara contendo o animal, em seguida passa por um tubo contendo sílica, para eliminar a umidade do ar, e ascarite, para eliminar o gás carbônico do ar, para passar, por fim, pelo sensor de oxigênio FC-10 Oxygen Analyser da Sable Systems (FIGURA 1). O ar passa pela câmara renovando o ar de dentro da câmara ao mesmo tempo que desloca ar que estava na câmara respirométrica para o analisador de oxigênio (FIGURA 1). O registro resultante de cada passagem de ar pelo recipiente respirométrico, ou simplesmente, lavagem, é uma curva de diminuição de pressão parcial de oxigênio contido na mistura de gases, já sem gás carbônico e água (FIGURA 1), que entra no aparelho até a recuperação das medidas aos níveis atmosféricos (cerca de 21%, FIGURA 2). Usando o nível atmosférico como referencia (linha de base) o consumo de oxigênio é calculado a partir da área do gráfico resultante (FIGURA 2) através do programa ExpeData da Sable Systems. Este valor obtido corresponde ao total de oxigênio consumido pelo animal na câmara durante o tempo em que

esta ficou fechada.

Após a lavagem, obtém-se um registro semelhante à FIGURA 2. Com o programa ExpeData da Sable Systems, calcula-se o valor da integral correspondente à área entre o nadir da curva e a linha de base. Este valor ainda não é o valor de consumo. Para, finalmente, obter-se o valor do consumo precisa-se aplicar a fórmula:

$$O=I.F/\Delta T$$

onde:

O = valor bruto de consumo de oxigênio em mL/min

I = integral da área do gráfico resultante do consumo de oxigênio em %;

F = fluxo de ar que passou pelo sensor durante o registro em mL/min;

ΔT = intervalo de tempo de reclusão do animal no recipiente respirométrico por min.

FIGURA 1. Esquema do equipamento de respirometria. 1. bomba de ar que gera o movimento do ar no sistema; 2. câmara de ar (diminui o efeito das oscilações de pressão atmosférica durante o registro); 3. controlador de fluxo de massa MFC-2 da Sable Systems®; 4. garrafa com água para aumentar a UR% do ar (aumenta a sobrevivência das aranhas durante a medição); 5. Multiplexer da Sable Systems®, sistema de automatização de registros respirométricos sequenciais; 6. recipientes contendo as aranhas (estas ficaram alojadas dentro de câmara climática com temperatura e umidade constantes, e ciclo 12C/12E); 7. tubo contendo sílica, para eliminar a umidade, e ascarite, para eliminar o gás carbônico; 8. sensor de oxigênio (FC-10 Oxygen Analyzer da Sable Systems®); 9. dados vindos de uma saída analógica foram decodificados com o programa ExpeData da Sable Systems®. As setas vermelhas indicam o sentido do fluxo do ar.

FIGURA 2. Registro do experimento mostrando a área correspondente ao consumo de O₂. O pontilhado mostra a linha de base, onde o oxigênio apresenta os níveis atmosféricos, o tracejado mostra o nível mais baixo de pressão parcial de O₂ atingido durante o registro, e as linhas diagonais marcam a área correspondente ao consumo de O₂ calculada pelo programa ExpeData.

Objetivos

O objetivo da presente tese é compreender a relação entre biodiversidade e a bioenergética das aranhas de teia. Para alcançar este objetivo, traçamos como objetivos específicos:

EXPERIMENTO 1 - testar a hipótese das aranhas andarilhas apresentarem taxas metabólicas mais altas que as aranhas mais sedentárias, no nível de espécie, usando como modelo animal o gênero *Loxosceles* (Araneae, Sicariidae) cujas espécies apresentam morfologia homogênea e diferenças no sedentarismo e intensidade da construção da teia. Duas abordagens serão feitas para cumprir este objetivo: 1) avaliar as taxas metabólicas associadas aos diferentes estilos de uso da teia no nível de espécie, partimos da hipótese geral de que um hábito andarilho mais intenso está associado a uma intensificação do metabolismo energético; 2) analisar os padrões de associação entre as variáveis avaliando, assim, a hipótese de acoplamento entre as taxas metabólicas (Metabolismo Padrão, Metabolismo Máximo Espontâneo e Metabolismo Diário).

EXPERIMENTO 2 - testar a manutenção de uma regra geral das taxas metabólicas, especificamente o coeficiente exponencial da equação alométrica, diante da diversidade de hábitos de vida nas taxas metabólicas no nível de gênero, família e superfamília. Usamos o grupo Orbiculariae, que representa um dos grupos de aranhas mais diversos em número de espécie, para testar esta hipótese. Partindo da hipótese de associação da taxa metabólica com a filogenia, verificar se as taxas metabólicas apresentam-se estruturada com a filogenia, ou seja, se apresentam sinal filogenético.

Materiais e Métodos

Animais

Os exemplares de cada espécie foram mantidos em regime natural de luz e temperatura. Ficaram, também, três dias sem alimentação, antes das medições, de modo a assegurar que os animais não estivessem com o metabolismo alterado por processos ligados à digestão de alimentos. Estas condições são necessárias para se obter o Metabolismo Padrão de animais ectotermos (Willmer *et al.*, 2008). Foram usadas somente fêmeas adultas de todas as espécies medidas na presente tese.

Experimento 1

Este conjunto de medições descreve as curvas metabólicas de três espécies de *Loxosceles* (FIGURA 3, *L. laeta* é muito semelhante a *L. Intermedia*). As espécies *Loxosceles intermedia* (n=10) e *Loxosceles laeta* (n=9) foram coletadas em Curitiba, Paraná, e *Loxosceles gaucho* (n=10) coletadas em São Paulo, São Paulo. Foi realizada também uma medida oportunística de 2 indivíduos de *Loxosceles anomala* vindas de Águas da Prata, São Paulo, fornecidas pelo Instituto Butantan. O consumo de oxigênio de sete aranhas do gênero *Scytodes* (*S.globula*, *S.fusca* e *S.univitatta*), grupo-irmão de *Loxosceles*, foi usado como valor de referência (grupo externo) às espécies analisadas.

FIGURA 3A-D. A-B. Scytodidae. A. *Scytodes globula* (aranha-cuspideira); B. *Scytodes univittata* (aranha-cuspideira); C-D. Sicariidae. C. *Loxosceles gaucho* (aranha-marrom); D. *Loxosceles intermedia* (aranha-marrom). Fotos: R. P. Indicatti. Escala: 2 mm.

Loxosceles é um gênero que apresentam uma grande homogeneidade estrutural, cerca de 100 espécies e distribuição mundial, que durante anos dificultaram, inclusive, os estudos taxonômicos e morfológicos dos especialistas (Binford *et al.*, 2005, 2008; Duncan *et al.*, 2010). Aliado a isto, apresenta marcadas diferenças comportamentais e de níveis de sedentarismo (Japyassú *et al.*, 2003; Saupe *et al.*, 2011; Marques-da-silva & Luciane, 2005; Parolin *et al.*, 2007; Fischer, 2007). Estas características fazem de *Loxosceles* um bom animal-modelo para avaliar os efeitos destas diferenças comportamentais e de sedentarismo nos padrões de taxas metabólicas das aranhas.

Popularmente conhecidas como aranhas-marrons, as *Loxosceles* junto com seu grupo-irmão *Sicarius*, compõem a família Sicariidae. Ambas são reconhecidas pela toxicidade de seus venenos, apesar desta última muito raramente ocasionar acidentes já que ocorre em áreas mais secas e não muito antropizadas (Canals *et al.*, 2004). Já *Loxosceles*, possui ocorrência mundial, uma grande resistência a longos jejuns (Hill *et al.*, 2008; Foelix, 2011) e habita ambientes antrópicos o que lhe confere um perfil propício para causar acidentes de importância médica e epidemiológica (Marques-da-silva & Luciane, 2005; Lozano *et al.*, 2007; Parolin *et al.*, 2007). No Brasil, três espécies de aranhas-marrom (*L. gaucho*, *L. intermedia*, *L. laeta*) causam problemas epidemiológicos no Estado do Paraná (Ramires, 1999; Lozano *et al.*, 2007). A análise destas espécies do gênero *Loxosceles* foi realizada para estabelecer os padrões de metabolismo energético em aranhas construtoras de teia.

Estudos sobre o comportamento das *Loxosceles* brasileiras (Ramires, 1999; Fischer, 2007, 2008; Fischer *et al.*, 2005; Fischer, 2003) mostram que *L. intermedia* costuma abandonar a teia com frequência e possui hábito mais generalista quanto à escolha de microlocal, enquanto *L. laeta* permanece de modo sedentário em sua teia construindo densos tapetes de seda, possui temperatura letal mais baixas do que as demais espécies, e resiste a longos períodos de inanição. *Loxosceles gaucho* apresenta padrões generalistas, tanto na escolha de microlocal quanto na construção de teia. A partir destas diferenças nos estilos de forrageamento e uso da teia, investigamos o metabolismo energético dessas aranhas de importância médica. *Loxosceles anomala*, é uma espécie com indivíduos pequenos, menores do que as demais espécies usadas no presente trabalho e parece ter comportamento semelhante a *L. intermedia* (Fisher, 2008).

Scytodes, usado como grupo externo, é popularmente conhecido como “aranhas-cuspideiras” devido à forma de captura único dentre as aranhas: cuspir uma mistura de veneno e goma que polimeriza e gruda a presa no

substrato (Foelix, 2011). O gênero com 219 espécies descritas e distribuídas por todo o planeta (Platnick, 2011).

Experimento 2

Foram amostradas 163 aranhas pertencentes a 22 gêneros de 7 famílias do clado Orbiculariae e de 2 famílias como grupo externo (TABELA 1, FIGURAS 5, 6 e 7). Filistatidae representa o grupo-externo mais próximo do clado de interesse e Amaurobiidae é um clado mais distante. Os locais de coleta estão listados no Anexo A do trabalho.

TABELA 1. Lista de espécies usadas nas análises.

Família	espécie	N
Amaurobiidae	<i>Retiro sp.</i>	10
Filistatidae	<i>Misionela mendensis</i>	14
Deinopidae	<i>Deinopsis sp.</i>	9
Uloboridae	<i>Zosis geniculata</i>	13
Uloboridae	<i>Miagrammops sp.</i>	2
Araneidae	<i>Alpaida sp.1</i>	1
Araneidae	<i>Alpaida sp.2</i>	3
Araneidae	<i>Argiope argentata</i>	2
Araneidae	<i>Araneus sp.1</i>	2
Araneidae	<i>Araneus sp.4</i>	3
Araneidae	<i>Parawixia sp.1</i>	7
Araneidae	<i>Parawixia sp.2</i>	1
Araneidae	<i>Mangora sp.</i>	12
Araneidae	<i>Verrucosa sp.</i>	6
Araneidae	<i>Gasteracantha cancriformis</i>	1
Araneidae	<i>Micrathena crassispina</i>	1
Araneidae	<i>Micrathena nigrichelis</i>	10
Nephilidae	<i>Nephila clavipes</i>	11
Tetragnathidae	<i>Leucauge sp.</i>	4
Tetragnathidae	<i>Tetragnatha sp.1</i>	19
Linyphiidae	<i>Dubiaranea sp.</i>	11
Theridiidae	<i>Cryptachaea hirta</i>	7
Theridiidae	<i>Theridion evexun</i>	6
Theridiidae	<i>Paraesteatoda tepidariorum</i>	7
Theridiidae	<i>Achaeearanea sp. 1</i>	1

Enquanto *Loxosceles* representa homogeneidade morfológica e diferenças comportamentais sutis, a superfamília Araneoidea (FIGURA 4), por sua vez, é o exemplo oposto. Reunindo 11582 espécies descritas até hoje (Platnick, 2011), sua marca é a grande diversidade em número de espécies e estratégias de caça (Foelix, 2011; Vollrath & Selden, 2007). Compartilha com o grupo-irmão cribelado e plesiomórfico, Deinopoidea, o padrão orbicular da teia, mas, diferente deste, possui um fio de captura viscoso e uma teia orbicular mais barata (Opell, 1997) que promoveu um primeiro momento de radiação adaptativa no grupo (Bond & Opell, 1998; Kawamoto & Japyassú, 2008). Os grupos mais derivados perderam progressivamente o padrão de teia orbicular e sofreram um segundo momento de radiação adaptativa com as teias tridimensionais (FIGURA 4, Eberhard *et al.*, 2008). Dentro do gênero *Tetragnatha* existe a descrição de surgimento do hábito andarilho em aranhas do Havaí (Blackledge & Gillespie, 2004; Gillespie, 2004).

FIGURA 4. Cladograma das Orbiculariae. Adaptado de Griswold *et al.* (1998, 2005). Dentro de Araneoidea há a perda do padrão de teia orbicular, parcialmente em Symphytognathoides e, totalmente, nas aranhas construtoras de teias irregulares. Filogenia reproduzida e adaptada de Griswold *et al.* (1998) e as figuras das teias de Foelix (1996). *atualizado segundo (Kuntner & Agnarsson, 2011). ** atualizado segundo (Marusik & Lehtinen, 2003).

FIGURA 5A-F. A. Amaurobiidae, *Retiro* sp.; B. Deinopidae, *Deinops* sp.; C. Filistatidae, *Misionella mendensis*; D-E. Uloboridae. D. *Miagrammops* sp.; E. *Zozis geniculata*; F. Araneidae, *Argiope argentata* (aranha-prateada). Fotos: R. P. Indicatti. Escala: 2 mm.

FIGURA 6A-F. A-D. Araneidae. *Gasteracantha cancriformis* (aranha-de-teia-orbicular); B. *Mangora* sp. sp. (aranha-de-teia-orbicular); C. *Micratena nigrichelis* (aranha-de-teia-orbicular); D. *Verrucosa* sp. (aranha-de-teia-orbicular); E-F. Tetragnathidae. E. *Leucauge* sp. (aranha-de-teia-orbicular); E. *Tetragnatha* sp. 1 (aranha-de-teia-orbicular). Fotos: R. P. Indicatti. Escala: 2 mm.

FIGURA 7A-D. A. Nephilidae, *Nephila clavipes* (aranha-de-teia-de-fios-de-ouro); B-C. Theridiidae. C. *Parasteatoda tepidariorum* (aranha-de-canto-de-parede); C. *Theridion evexun*; D. Linyphiidae, *Dubiaranea* sp. Fotos: R. P. Indicatti. Escala: 2 mm.

As aranhas deste grupo são as mais estudadas quanto à sistemática (Hormiga *et al.*, 1995; Griswold *et al.*, 1998; Kuntner *et al.*, 2008), ecologia (Eberhard, 1979; Olive, 1980; Chmiel *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2004), evolução (Craig, 1987; Craig *et al.*, 1994; Opell, 1999; Blackledge *et al.*, 2002; Blackledge *et al.*, 2009) entre outros temas (Eberhard, 1979a; Blackledge & Hayashi, 2006; Kluge *et al.*, 2008).

Respirometria

Os consumos de oxigênio foram obtidos através de respirometria intermitente (FIGURA 2). O fluxo usado foi de 150 ou 400 mL por minuto e o tempo de reclusão da aranha foi de 60 ou 120 minutos. Estes ajustes variaram conforme medidas piloto dos animais registrados, onde, animais menores e de consumo reduzido em relação às demais aranhas foram medidas com tempo de reclusão e fluxos maiores. A rotina de medição de cada indivíduo foi programado com registros a cada 1 ou 2 horas durante 5 a 7 dias, totalizando entre 96 a 120 registros por indivíduo, ou 49 a 60 registros por indivíduo na programação com intervalo de 2 horas, dentro de uma câmara climática programada em regime de 12 horas de claro e 12 horas de escuro, e temperatura constante de 25°C.

Momentos antes dos experimentos as aranhas foram pesadas e colocadas nas câmaras metabólicas (FIGURA 8). As câmaras eram conectadas ao equipamento que era, então, ligado. A partir deste momento não eram mais tocadas ficando, durante todo o experimento, isoladas na câmara climática. As primeiras 24 horas de registro foram descartadas da análise como forma de eliminar possíveis alterações do comportamento e fisiologia, decorrentes da manipulação dos animais durante a montagem do experimento.

FIGURA 8. Câmaras respirométricas usadas: a) nas medidas das espécies de aranha com teia irregular, Escala: 5 cm, b) nas medidas das aranhas construtoras de teia orbicular. Escala: 3 cm.

Como as medidas do presente trabalho estão no limite de precisão do aparelho, fez-se medidas piloto para estabelecer o intervalo entre os registros e o fluxo usado em cada registro. Verificou-se, no piloto, a amplitude da queda de pressão parcial de oxigênio captada pelo sensor (nadir) de modo que, no registro do consumo mais baixo fosse possível distinguir entre o nadir provocado pela aranha e o ruído da linha de base típico de cada sensor de oxigênio (FIGURA 9).

A amplitude do nadir pode ser aumentada com o aumento no tempo de reclusão e aumento de fluxo de ar durante o registro. Por outro lado, tem-se que o aumento no tempo de fechamento da câmara respirométrica aumenta o risco de efeitos de hipóxia e hipercapnia do animal e o aumento de fluxo de ar pode provocar atividades indesejáveis, como a locomoção do animal durante a medição. Ponderando sobre estas condições, estabeleceu-se os tempos de reclusão e os valores de fluxo que foram usados.

A longa e intensa rotina de registros sequenciais só foi possível de ser executada com o uso do equipamento de controle automatizado de direcionamento do fluxo de ar nas câmaras metabólicas, RM-8 Gas Flow Multiplexer da Sable Systems. Neste equipamento, a abertura e fechamento das câmaras é controlado por um sistema automatizado de pares de válvulas solenoides de três saídas dispostos em sequência. Cada par controla uma câmara metabólica totalizando 8 câmaras em cada Multiplexer. A automatização das medidas, que antes eram efetuadas manualmente com válvulas de três saídas, conferiu acurácia e permitiu o registro sequencial do consumo de oxigênio durante este longo período.

FIGURA 9. Para fins de comparação, a) ruído típico do registro obtido com um sensor de oxigênio; b) ruído típico do registro com um sensor de gás carbônico. Note a diferença na amplitude da oscilação. Se por um lado, o sensor de oxigênio oscila mais do que o sinal registrado pelo sensor de gás carbônico, por outro, existe a defasagem entre sinal e o fenômeno gerador de sinal maior para o sensor de gás carbônico em relação ao sensor de oxigênio. Estes são os principais critérios usados para decidir entre um sensor ou outro.

Os valores obtidos com o procedimento descrito acima são, ainda corrigidos para CNTP (Condições Normais de Temperatura e Pressão) de modo a torná-los comparáveis com os demais dados da literatura. Para realizar a correção os valores de consumo de oxigênio obtidos são multiplicados por índice de correção C calculado conforme a fórmula a seguir:

$$C = (P/760) \cdot (273,15/273,15+T)$$

onde,

C = índice de correção em atm.K

P = pressão atmosférica no local da medição em mmHg

T = temperatura da medição em graus Celsius

Depois de obtidos os registros, transformou-se os dados de integral em consumo em mL O₂ por hora. Logo em seguida, separou-se a sequência de medidas em blocos de 24 horas. Para cada bloco de 24 horas, obteve-se (FIGURA 10): os valores de consumo mínimo, correspondente ao Metabolismo Padrão (MP); consumo máximo, correspondente ao Metabolismo Máximo Espontâneo (ME); e a somatória de 24 horas de consumo de oxigênio correspondente ao Metabolismo Diário (MD) de cada bloco. A partir deste conjunto de valores repetidos de cada indivíduo, e atentos a possíveis anomalias durante as medidas, comparou-se os valores obtidos por bloco, e escolheu-se os valores por dia que mais se repetem ao longo da semana (FIGURA 10).

FIGURA 10. Indivíduo L13 (0,1642g) da amostragem de *Loxosceles laeta*. A linha tracejada mostra os valores considerados como Metabolismo Padrão (azul) e Metabolismo Máximo Espontâneo (vermelho). A área marcada com cinza corresponde ao valor considerado como Metabolismo Diário.

Variáveis

Todas as taxas metabólicas consideradas no presente trabalho são os valores mais estáveis ao longo da semana. Para isto, comparou-se os valores dia a dia, condizente com cada definição, listadas a seguir:

- Metabolismo Padrão (MP) – definido como o menor consumo diário de oxigênio do animal (linha tracejada azul da FIGURA 10).
- Metabolismo Máximo Espontâneo (ME) – definido como o maior consumo diário de oxigênio (linha tracejada vermelha da FIGURA 10) ocorrido espontaneamente, sem uso de estímulo para provocar atividade.
- Metabolismo Diário (MD) – definido como a somatória de 24 horas de consumo de oxigênio (área cinza da FIGURA 10).

Análises

Para verificar se as curvas alométricas de cada espécie e gênero eram

diferentes entre si, realizou-se análises de variância para o intercepto e a inclinação usando a massa como fator (Zar, 1996).

O experimento 2 procura lidar com a diversidade em número de espécies de Araneoidea assim, além das relações alométricas, realizou-se uma análise de Modelos Lineares Mistos (Vernables & Ripley, 1999) para comparar modelos alométricos que tratam as inclinações como fixas ou variáveis. O uso de Modelos Lineares Mistos permite estimar melhor e com intervalos de confiança mais ajustados, a influência da inclinação na estimativa da curva alométrica (Vernables & Ripley, 1999). A inclinação fixa corrobora uma regra geral de aumento na taxa metabólica conforme o aumento de tamanho, enquanto a inclinação variável e passível de ser estimada de modo independente para cada gênero corrobora uma maior plasticidade na regra de aumento da taxa metabólica.

Para esta análise foram propostos 4 modelos. O *modelo* (1) estima uma curva alométrica para a amostra toda, estimando o intercepto e a inclinação. O *modelo* (2) estima curvas alométricas considerando o efeito das medidas repetidas para cada indivíduo, estimando interceptos e inclinações. O *modelo* (3) estima curvas alométricas para cada espécie considerando a influência da espécie e das medidas repetidas dos indivíduos nas estimativas de intercepto. O *modelo* (4) estima curvas metabólicas para cada espécie considerando a influência da espécie e das medidas repetidas dos indivíduos nas estimativas de intercepto, e a influência da espécie na estimativa da inclinação, permitindo que cada espécie tenha uma relação alométrica com inclinação própria.

As estimativas dos parâmetros alométricos a e b foram estimados por Máxima Verossimilhança. O Critério de Akaike (Akaike, 1974) ou AIC foi usado para determinar o grau de ajuste de cada modelo aos dados. Para decidir entre dois modelos com AIC próximos usou-se o teste de Razão de Verossimilhança tendo como critério de escolha razões superiores a 8 (Royall, 1997). A razão de verossimilhança favorece modelos melhor ajustados e que sejam mais parcimoniosos, e que sejam menos complexos.

Verificaremos a possibilidade das taxas metabólicas apresentarem sinal filogenético com o uso de Contrastes Filogenéticos Independentes (Felsenstein, 1985). A existência de sinal filogenético demonstraria uma estruturação dos dados associada ao parentesco destes animais.

Todos os dados foram trabalhados e analisados em ambiente R versão 2.13.1 (R Development Core Team, 2011). A seguir, as análises estão sumarizadas e organizadas por experimento.

Experimento 1

1. Descrição dos parâmetros das curvas alométricas de todas as variáveis (MP, ME e MD) para as espécies;
2. Teste de diferença entre as curvas alométricas através da Análise de Variância dos parâmetros (intercepto e inclinação) das relações alométricas logaritmizadas dos gêneros;
3. Teste do acoplamento das taxas metabólicas através da correlação de Pearson dos valores de consumo de oxigênio controlados para o efeito da massa da amostra completa.

Experimento 2

1. Descrição dos parâmetros das curvas alométricas de todas as variáveis (MP, ME e MD) para os gêneros;
2. Teste do efeito do agrupamento dos dados em gênero, família e superfamília na confecção das curvas alométricas através da Análise de Variância dos parâmetros (intercepto e inclinação) das relações alométricas logaritmizadas;
3. Escolha de melhor modelo explicativo para as relações alométricas dos gêneros de Orbiculariae considerando inclinação fixa ou variável usando Modelos Lineares Mistos com o pacote lme4 (Bates *et al.*, 2011).
4. Verificar os efeitos de filogenia através das estimativas fornecidas pelos Contrastes Filogenéticos Independentes com os pacotes ape (Paradis *et al.*, 2004) e picante (Kembel *et al.*, 2010) do R.

Resultados

Experimento 1

Metabolismo Padrão

As curvas alométricas de Metabolismo Padrão estão apresentadas nas FIGURAS 11 e 12. Não há diferença significativa de inclinação na comparação dos gêneros ($F=0,04$, $p=0,84$). A diferença na inclinação da curva alométrica de *L. intermedia* percebida na FIGURA 12 não é estatisticamente distinguível das demais ($F=0,88$, $p=0,47$) e os intervalos de confiança de 95% incluem a inclinação proposta por (Lighton *et al.*, 2001) para os artrópodes terrestres. Entretanto, há uma diferença clara e significativa de intercepto entre os gêneros ($F=25,96$, $p<0,001$, FIGURA 11), mas não entre as espécies de *Loxosceles* ($F=1,64$, $p=0,18$, FIGURA 12), como era esperado caso a hipótese das diferenças de hábito de vida nestas aranhas, uso da teia e sedentarismo, implicassem em diferenças de custo de manutenção destes animais.

FIGURA 11: Curvas alométricas do Metabolismo Padrão obtidas por regressão linear dos dados agrupados por gênero. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

FIGURA 12: Curvas alométricas do Metabolismo Padrão obtidas por regressão linear dos dados agrupados espécie de *Loxosceles*. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação ao a massa, em gramas, ambos em escala log.

Todas as regressões apresentaram relação significativa com a massa das aranhas menos *L. laeta*. Provavelmente este é um artefato da amostragem pequena, e um intervalo de massa insuficiente para estimar uma inclinação estatisticamente significativa (TABELA 2).

TABELA 2. Sumário dos valores médios, desvio-padrão (amostragem), mínimo e máximo da massa corpórea em gramas, e parâmetros das curvas alométricas do Metabolismo Padrão de cada espécie de *Loxosceles* e *Scytodes*. A curva alométrica para os artrópodes terrestres proposta por Lighton *et al.* (2001) é $MP=0,174.P^{0,856}$.

gen.	espécies	massa (g)				Regressão		gl	R ²	p ($\alpha=0,05$)
		média	dp(n)	min	max	a	b			
<i>Loxosceles</i>	<i>L. gaucho</i>	0,167	0,07 (10)	0,085	0,280	0,039	0,914	8	0,84	<<0,001
	<i>L. intermedia</i>	0,174	0,03 (10)	0,121	0,222	0,140	1,620	8	0,7	0,003
	<i>L. laeta</i>	0,205	0,03 (9)	0,160	0,252	0,032	0,908	7	0,13	0,332
	<i>L. anomala</i>	0,059	0,02 (2)	0,044	0,075					
	<i>Loxosceles ssp.</i>	0,176	0,06 (31)	0,044	0,280	0,028	0,755	29	0,53	<<0,001
<i>Scytodes</i>	<i>S. fusca</i>	0,063	- (1)							
	<i>S. globula</i>	0,091	0,06 (5)	0,025	0,171					
	<i>S. univittata</i>	0,045	0,01 (2)	0,039	0,052					
	<i>Scytodes ssp.</i>	0,078	0,05(8)	0,025	0,171	0,009	0,802	5	0,69	0,021

Metabolismo Máximo Espontâneo

Os valores médios de Metabolismo Máximo Espontâneo das aranhas estão apresentadas nas FIGURAS 13 e 14. As regressões apresentaram relação significativa com a massa menos para *L. laeta* novamente (TABELA 3) e, provavelmente, pelo mesmo problema de amostragem já exposto no resultado de Metabolismo Padrão.

FIGURA 13. Curvas alométricas do Metabolismo Máximo Espontâneo obtidas por regressão linear dos dados agrupados por gênero. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

FIGURA 14. Curvas alométricas do Metabolismo Máximo Espontâneo obtidas por regressão linear dos dados agrupados por espécie de *Loxosceles*. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

Surpreendentemente, mesmo sendo uma medida em que se esperaria uma variabilidade maior de respostas já que se espera que o Metabolismo Máximo Espontâneo esteja mais associado ao comportamento dos animais, as curvas alométricas não apresentam diferenças significativas de interceptos e inclinação, nem entre gêneros ($F=0,38$, $p=0,69$ e $F=0,08$, $p=0,78$, respectivamente) nem entre as espécies de *Loxosceles* ($F=0,68$, $p=0,67$ e $F=1,08$, $p=0,38$, respectivamente). Este resultado sugere que existe uma regra endógena de gasto energético espontâneo máximo, que aparece quando animal é colocado em condição livre de estímulos que não sejam o fotoperíodo. Comandando não só o horário do dia em que o gasto energético ocorre, mas, como podemos ver no presente resultado, no valor gasto.

TABELA 3. Sumário dos valores médios, desvio-padrão (amostragem), mínimo e máximo das massas em gramas, e parâmetros das das curvas alométricas do Metabolismo Máximo Espontâneo de cada espécie de *Loxosceles* e *Scytodes*.

gen.	espécies	massa (g)				Regressão		gl	R ²	p ($\alpha=0,05$)
		média	dp(n)	min	max	a	b			
<i>Loxosceles</i>	<i>L. gaucho</i>	0,167	0,07 (10)	0,085	0,280	0,045	0,536	9	0,57	0,007
	<i>L. intermedia</i>	0,174	0,000	0,121	0,222	0,096	0,982	8	0,59	0,010
	<i>L. laeta</i>	0,205	0,000	0,160	0,252	0,070	0,708	7	0,19	0,243
	<i>L. anomala</i>	0,059	0,000	0,044	0,075					
	<i>Loxosceles ssp.</i>	0,176	0,06 (31)	0,044	0,280	0,059	0,680	30	0,66	<<0,001
<i>Scytodes</i>	<i>S. fusca</i>	0,063	- (1)							
	<i>S. globula</i>	0,091	0,000	0,025	0,171					
	<i>S. univittata</i>	0,045	0,000	0,039	0,052					
	<i>Scytodes ssp.</i>	0,078	0,05 (8)	0,025	0,171	0,057	0,633	5	0,92	<0,001

Metabolismo Diário

Os valores médios de MD de cada indivíduo são apresentados nas FIGURAS 15 e 16. As regressões apresentaram relação significativa com a massa para todas as espécies menos para *L. laeta* (TABELA 4), novamente, e, provavelmente, devido ao mesmo problema de amostragem já exposto no resultado das duas taxas metabólicas expostas acima.

Conforme medidas preliminares do início do trabalho (FIGURA 24), as semelhanças entre MD já eram esperadas para a comparação entre as espécies de *Loxosceles* ($F=0,95$, $p=0,43$; $F=0,80$, $p=0,58$, inclinação e intercepto, respectivamente), mas não se esperava que esta semelhança também acontecesse na comparação entre os gêneros onde os valores de inclinação e intercepto também são indistinguíveis estatisticamente ($F=0,04$, $p=0,84$; $F=1,12$, $p=0,34$, respectivamente). Este resultado sugere que se trata de uma característica biologicamente importante e conservada. Lembrando-se que as medidas foram realizadas com os animais isolados do ambiente natural e, provavelmente, estão funcionando mais marcadamente sob influência de ritmos endógenos, é coerente pensar que esta medida está associada a um ritmo endógeno de gasto energético.

FIGURA 15: Curvas alométricas do Metabolismo Diário obtidas por regressão linear dos dados agrupados por gênero. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

FIGURA 16. Curvas alométricas do Metabolismo Diário obtidas por regressão linear dos dados agrupados por espécie de *Loxosceles*. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

TABELA 4. Sumário dos valores médios, desvio-padrão (amostragem), mínimo e máximo dos pesos em gramas, e parâmetros das curvas alométricas do Metabolismo Diário de cada espécie de *Loxosceles* e *Scytodes*.

gen.	espécies	peso (g)				Regressão		gl	R ²	p ($\alpha=0,05$)
		média	dp(n)	min	max	a	b			
<i>Loxosceles</i>	<i>L. gaucho</i>	0,167	0,07 (10)	0,090	0,280	0,825	0,654	9	0,82	<0,001
	<i>L. intermedia</i>	0,174	0,03 (10)	0,121	0,222	1,489	0,961	8	0,52	0,019
	<i>L. laeta</i>	0,205	0,03 (9)	0,160	0,252	1,670	1,115	7	0,25	0,174
	<i>L. anomala</i>	0,059	0,02 (2)	0,044	0,075					
	<i>Loxosceles ssp.</i>	0,176	0,06 (31)	0,044	0,280	0,845	0,659	30	0,60	<<0,001
<i>Scytodes</i>	<i>S. fusca</i>	0,063	- (1)							
	<i>S. globula</i>	0,091	0,06 (5)	0,025	0,171					
	<i>S. univittata</i>	0,045	0,01 (2)	0,039	0,052					
	<i>Scytodes ssp.</i>	0,078	0,05 (8)	0,025	0,171	0,772	0,698	5	0,78	0,008

Associação entre as taxas metabólicas

As taxas foram analisadas em conjunto. O resultado do teste de correlação entre as taxas metabólicas medidas, Metabolismo Padrão (MP), Metabolismo Máximo Espontâneo (ME) e Metabolismo Diário (MD), mostram uma correlação significativa somente para as duas últimas variáveis (TABELA 5).

TABELA 5. Sumário das estatísticas das análises de correlação de Pearson, controladas para a massa como cofator, das taxas metabólicas de *Loxosceles* e *Scytodes*. N = 38.

variáveis	t	IC (2,5% – 97,5%)	correlação	p ($\alpha=0,05$)
MP e ME	-0,78	-0,43 – 0,20	-0,13	0,440
MP e MD	0,30	-0,26 – 0,36	0,05	0,765
ME e MD	5,04	0,41 – 0,80	0,64	<<0,001

Devido à diferença significativa de Metabolismo Padrão entre os

gêneros *Scytodes* e *Loxosceles*, foi realizado um teste de correlação separado para cada gênero.

TABELA 6. Sumário das estatísticas das análises de correlação de Pearson, controladas para a massa como co-fator, das taxas metabólicas de *Scytodes*. N = 7.

variaveis	t	IC (2,5% – 97,5%)	correlação	p ($\alpha=0,05$)
MP e ME	0,71	-0,58 – 0,86	0,30	0,508
MP e MD	2,06	-0,16 – 0,95	0,68	0,095
ME e MD	0,004	-0,75 – 0,75	0,002	0,997

TABELA 7. Sumário das estatísticas das análises de correlação de Pearson, controladas para a massa como co-fator, das taxas metabólicas *Loxosceles*. N = 31.

variaveis	t	IC (2,5% – 97,5%)	correlação	p ($\alpha=0,05$)
MP e ME	-1,15	-0,52 – 0,16	-0,21	0,260
MP e MD	-1,63	-0,58 – 0,07	-0,29	0,114
ME e MD	6,21	0,55 – 0,88	0,76	<<0,001

Experimento 2

Metabolismo Padrão

As curvas alométricas por espécie estão representadas na FIGURA 17 e os parâmetros das regressões lineares das variáveis apresentadas na TABELA 8.

FIGURA 17. Curvas alométricas do Metabolismo Padrão obtidas por regressão linear dos dados agrupados por gênero de Orbiculariae. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

Os valores de MP resultantes do procedimento de tomada de dados do presente trabalho apresentaram-se muito variáveis (FIGURA 18). Esta alta variabilidade dos dados de MP pode ser uma explicação para não encontrarmos com facilidade relações alométricas estatisticamente significativas (TABELA 8), deixando os resultados inconclusivos neste quesito. Os dados mostram que existe uma necessidade de um refinamento na técnica de amostragem destes valores aliado a um aumento na amostragem por espécie.

TABELA 8. Sumário dos valores médios, desvio-padrão (amostragem), mínimo e máximo da massa corpórea em gramas, e parâmetros das curvas alométricas do Metabolismo Padrão de cada gênero de Orbiculariae, a unidade é mL/h para Metabolismo Padrão e gramas para massa corpórea.

superfamília	família	gêneros	massa (g)				Regressão		gl	R ²	p ($\alpha=0,05$)
			média	dp(n)	min	max	a	b			
externo	Amaurobiidae	<i>Retiro</i>	0,014	0,004(10)	0,006	0,021	0,025	0,547	8	0,11	0,350
externo	Filistatidae	<i>Misionela</i>	0,004	0,001(14)	0,002	0,006	0,030	0,810	12	0,14	0,190
Deinopoidea	Deinopidae	<i>Deinopis</i>	0,146	0,044(9)	0,098	0,224	0,140	1,320	7	0,23	0,190
	Uloboridae	<i>Zosis</i>	0,031	0,009(13)	0,022	0,054	0,482	1,483	11	0,65	<<0,001
Araneoidea	Araneidae	<i>Alpaida</i>	0,062	0,023(4)	0,028	0,083	0,170	1,201	2	0,77	0,120
	Araneidae	<i>Araneus</i>	0,103	0,031(5)	0,077	0,155	0,111	1,150	3	0,38	0,270
	Araneidae	<i>Parawixia</i>	0,270	0,091(8)	0,108	0,370	0,240	1,805	6	0,50	0,049
	Araneidae	<i>Mangora</i>	0,032	0,008(12)	0,020	0,046	0,148	1,046	10	0,17	0,180
	Araneidae	<i>Verrucosa</i>	0,085	0,043(6)	0,044	0,166	0,156	1,135	4	0,41	0,170
	Araneidae	<i>Micratena</i>	0,047	0,031(11)	0,003	0,132	0,021	0,430	9	0,18	0,190
	Nephilidae	<i>Nephila</i>	1,300	0,388(11)	0,744	2,112	0,225	1,000	9	0,53	0,010
	Tetragnathidae	<i>Leucauge</i>	0,014	0,009(4)	0,004	0,025	0,141	0,772	2	0,47	0,320
	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha</i>	0,027	0,020(19)	0,007	0,094	0,011	0,425	17	0,14	0,120
	Lyniphiidae	<i>Dubiaranea</i>	0,006	0,005(11)	0,002	0,017	0,065	0,635	9	0,17	0,210
	Theridiidae	<i>Criptachaea</i>	0,027	0,011(7)	0,015	0,043	0,951	1,549	5	0,60	0,040
	Theridiidae	<i>Theridion</i>	0,020	0,007(6)	0,011	0,027	0,010	0,235	4	0,63	0,650
	Theridiidae	<i>Paraesteatoda</i>	0,036	0,010(7)	0,019	0,050	4,390	1,904	5	0,06	0,033

A Análise de Variância do intercepto apresenta diferença significativa quando considerado os gêneros, as famílias e a superfamília como fator ($F=3,16$, $p<<0,001$; $F=5,55$, $p<<0,001$; $F=3,57$, $p<<0,001$, respectivamente), mas não mostra diferença significativa da inclinação ($F=0,83$, $p=0,66$; $F=1,08$, $p=0,38$; $F=0,13$, $p=0,94$, respectivamente).

TABELA 9. Sumário dos modelos mostrando os coeficientes alométricos, erro-padrão, graus de liberdade (gl) e AIC estimados para cada modelo de MP.

Modelo	Coeficientes	Estimativas	Erro Padrão	gl	AIC
(1)	<i>a</i>	-2,223	0,073	3	2055,31
	<i>b</i>	0,961	0,020		
(2)	<i>a</i>	-2,286	0,157	4	1322,93
	<i>b</i>	0,933	0,043		
(3)	<i>a</i>	-2,484	0,265	5	1288,99
	<i>b</i>	0,857	0,072		
(4)	<i>a</i>	-2,784	0,274	7	1287,27
	<i>b</i>	0,801	0,086		

TABELA 10. Teste da razão de verossimilhança entre os modelos (3) e (4) de MP.

Modelo	Df	AIC	logLik	Chisq	Chi Df	Pr(>Chisq)
(3)	5	1283,247	-636,623			
(4)	7	1281,274	-633,637	5,973	2	0,050

FIGURA 18. Relações alométricas de MP com a massa corpórea. As barras mostram os intervalos de confiança de 95% das medidas repetidas por indivíduo. Os gráficos **A** mostram a representação gráfica dos efeitos fixos dos melhores modelos (3 e 4) de cada taxa metabólica, os gráficos **B** mostram a representação gráfica dos efeitos aleatórios do modelo 3, e os gráficos **C** mostram a representação gráfica dos efeitos aleatórios do modelo 4.

Filogenéticos Independentes. O teste de sinal filogenético pelo método de Contrastes Filogenéticos Independentes (função *phylosignal* do pacote *Picante* do R) não apresentou resultados significativos ($Z=-1,04$; $p=0,14$) das taxas metabólicas controladas para os efeitos de massa.

Metabolismo Máximo Espontâneo

As curvas alométricas por espécie estão representadas na FIGURA 20 e os parâmetros das regressões lineares das variáveis apresentadas na TABELA 11. Os dados com menor variabilidade nas repetições repercute em uma maior quantidade de relações alométricas significativas obtidas, mas a amostragem pequena e, ainda, um pequeno intervalo de massa corpórea usados para algumas espécies resulta em muitas relações alométricas não significativas.

A Análise de Variância do intercepto apresenta diferença significativa quando considerado os gêneros, as famílias e a superfamília como fator ($F=4,06$, $p<<0,001$; $F=5,63$, $p<<0,001$; $F=2,57$, $p=0,02$, respectivamente). Mostra diferença significativa de inclinação para família ($F=2,45$, $p=0,02$) mas não mostra diferença significativa da inclinação dos demais fatores ($F=1,31$, $p=0,20$; $F=0,43$, $p=0,73$, respectivamente).

FIGURA 20. Curvas alométricas do Metabolismo Máximo Espontâneo obtidas por regressão linear dos dados agrupados por gênero de Orbiculariae. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

A análise de Modelos Lineares Mistos mostra que o modelo (4) é o melhor modelo segundo o AIC (TABELA 12) e é corroborado pelo teste de razão de verossimilhança (TABELA 13). Ou seja as relações alométricas de ME são melhor ajustadas quando o modelo permite diferentes interceptos e inclinações (FIGURA 21).

O teste de sinal filogenético pelo método de Contrastes Filogenéticos Independentes (função phylosignal do pacote Picante do R) não apresentou resultados significativos ($Z=-0,85$; $p=0,19$) das taxas metabólicas controladas para os efeitos de massa.

TABELA 11. Sumário dos valores médios, desvio-padrão (amostragem), mínimo e máximo da massa corpórea em gramas, e parâmetros das curvas alométricas do Metabolismo Padrão de cada gênero de Orbiculariae, a unidade é mL/h para Metabolismo Máximo Espontâneo e gramas para massa corpórea.

superfamília	família	gêneros	massa (g)				Regressão		gl	R ²	p ($\alpha=0,05$)
			média	dp(n)	min	max	a	b			
externo	Amaurobiidae	<i>Retiro</i>	0,014	0,004(10)	0,006	0,021	0,069	0,500	8	0,22	0,170
externo	Filistatidae	<i>Misionela</i>	0,004	0,001(14)	0,002	0,006	0,156	0,790	12	0,4	0,016
Deinopoidea	Deinopidae	<i>Deinopsis</i>	0,146	0,044(9)	0,098	0,224	0,068	0,400	7	0,09	0,430
	Uloboridae	<i>Zosis</i>	0,031	0,009(13)	0,022	0,054	0,376	1,090	11	0,67	<<0,001
Araneoidea	Araneidae	<i>Alpaida</i>	0,062	0,023(4)	0,028	0,083	0,453	1,200	2	0,69	0,170
	Araneidae	<i>Araneus</i>	0,103	0,031(5)	0,077	0,155	0,394	1,320	3	0,54	0,160
	Araneidae	<i>Parawixia</i>	0,270	0,091(8)	0,108	0,370	0,405	1,120	6	0,52	0,040
	Araneidae	<i>Mangora</i>	0,032	0,008(12)	0,020	0,046	0,745	1,390	10	0,36	0,040
	Araneidae	<i>Verrucosa</i>	0,085	0,043(6)	0,044	0,166	0,475	1,220	4	0,45	0,150
	Araneidae	<i>Micratena</i>	0,047	0,031(11)	0,003	0,132	0,047	0,345	9	0,23	0,130
	Nephilidae	<i>Nephila</i>	1,300	0,388(11)	0,744	2,112	0,396	1,130	9	0,13	0,280
	Tetragnathidae	<i>Leucauge</i>	0,014	0,009(4)	0,004	0,025	0,186	0,670	2	0,86	0,070
	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha</i>	0,027	0,020(19)	0,007	0,094	0,015	0,120	17	0,03	0,465
	Lyniphiidae	<i>Dubiaranea</i>	0,006	0,005(11)	0,002	0,017	0,068	0,420	9	0,40	0,040
	Theridiidae	<i>Criptachaea</i>	0,027	0,011(7)	0,015	0,043	0,083	0,650	5	0,42	0,120
	Theridiidae	<i>Theridion</i>	0,020	0,007(6)	0,011	0,027	0,014	0,130	4	0,02	0,780
	Theridiidae	<i>Paraesteatoda</i>	0,036	0,010(7)	0,019	0,050	4,930	1,590	5	0,58	0,047

TABELA 12. Sumário dos modelos mostrando os coeficientes alométricos, erro-padrão, graus de liberdade (gl) e AIC estimados para cada modelo testado para ME.

Modelo	Coeficientes	Estimativas	Erro Padrão	df	AIC
(1)	<i>a</i>	-1,571	0,058	3	1459,57
	<i>b</i>	0,801	0,016		
(2)	<i>a</i>	-1,543	0,122	4	246,02
	<i>b</i>	0,799	0,033		
(3)	<i>a</i>	-1,878	0,217	5	204,32
	<i>b</i>	0,683	0,058		
(4)	<i>a</i>	-2,040	0,280	7	196,77
	<i>b</i>	0,677	0,079		

TABELA 13. Teste da razão de verossimilhança entre os modelos (3) e (4) de ME.

Modelo	Df	AIC	logLik	Chisq	Chi Df	Pr(>Chisq)
(3)	5	197,85	220,89			
(4)	7	190,39	222,66	11,45	2	0,003

FIGURA 21: Relações alométricas de ME com a massa corpórea. As barras mostram os intervalos de confiança de 95% das medidas repetidas por indivíduo. Os gráficos **A** mostram a representação gráfica dos efeitos fixos dos melhores modelos (3 e 4) de cada taxa metabólica, os gráficos **B** mostram a representação gráfica dos efeitos aleatórios do modelo 3, e os gráficos **C** mostram a representação gráfica dos efeitos aleatórios do modelo 4.

Metabolismo Diário

As curvas alométricas por espécie estão representadas na FIGURA 22 e os parâmetros das regressões lineares das variáveis apresentadas na TABELA 14. Os dados com menor variabilidade nas repetições repercute em uma maior quantidade de relações alométricas significativas obtidas, mas a amostragem pequena e, ainda, um pequeno intervalo de massa corpórea usados para algumas espécies resulta em muitas relações alométricas não significativas.

FIGURA 22. Curvas alométricas do Metabolismo Diário obtidas por regressão linear dos dados agrupados por gênero de Orbiculariae. Os dados estão mostrados como valores de consumo de oxigênio em mL por hora, variando em relação a massa, em gramas, ambos em escala log.

A Análise de Variância do intercepto apresenta diferença significativa quando considerado os gêneros, as famílias e a superfamília como fator ($F=5,38$, $p<<0,001$; $F=8,93$, $p<<0,001$; $F=2,99$, $p<<0,001$, respectivamente). A inclinação não mostra diferença significativa para nenhum dos fatores ($F=1,33$, $p=0,18$; $F=1,50$, $p=0,16$; $F=0,56$, $p=0,64$, respectivamente).

TABELA 14. Sumário dos valores médios, desvio-padrão (amostragem), mínimo e máximo da massa corpórea em gramas, e parâmetros das curvas alométricas do Metabolismo Padrão de cada gênero de Orbiculariae, a unidade é mL/h para Metabolismo Máximo Espontâneo e gramas para massa corpórea.

superfamília	família	gêneros	massa (g)				Regressão		gl	R ²	p ($\alpha=0,05$)
			médi a	dp(n)	min	max	a	b			
externo	Amaurobiidae	<i>Retiro</i>	0,014	0,004(10)	0,006	0,021	0,662	0,402	8	0,14	0,282
externo	Filistatidae	<i>Misionela</i>	0,004	0,001(14)	0,002	0,006	2,565	0,825	12	0,35	0,025
Deinopoidea	Deinopidae	<i>Deinopsis</i>	0,146	0,044(9)	0,098	0,224	2,029	0,795	7	0,25	0,167
	Uloboridae	<i>Zosis</i>	0,031	0,009(13)	0,022	0,054	7,063	1,159	11	0,69	<<0,001
Araneoidea	Araneidae	<i>Alpaida</i>	0,062	0,023(4)	0,028	0,083	5,610	1,112	2	0,73	0,145
	Araneidae	<i>Araneus</i>	0,103	0,031(5)	0,077	0,155	1,724	0,806	3	0,37	0,277
	Araneidae	<i>Parawixia</i>	0,270	0,091(8)	0,108	0,370	4,389	1,199	6	0,52	0,043
	Araneidae	<i>Mangora</i>	0,032	0,008(12)	0,020	0,046	12,116	1,259	10	0,29	0,070
	Araneidae	<i>Verrucosa</i>	0,085	0,043(6)	0,044	0,166	6,957	1,206	4	0,47	0,133
	Araneidae	<i>Micratena</i>	0,047	0,031(11)	0,003	0,132	0,896	0,406	9	0,30	0,084
	Nephilidae	<i>Nephila</i>	1,300	0,388(11)	0,744	2,112	7,770	0,909	9	0,74	<<0,001
	Tetragnathidae	<i>Leucauge</i>	0,014	0,009(4)	0,004	0,025	2,289	0,623	2	0,54	0,268
	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha</i>	0,027	0,020(19)	0,007	0,094	0,487	0,348	17	0,23	0,036
	Lyniphiidae	<i>Dubiaranea</i>	0,006	0,005(11)	0,002	0,017	1,090	0,443	9	0,27	0,100
	Theridiidae	<i>Criptachaea</i>	0,027	0,011(7)	0,015	0,043	6,168	1,047	5	0,63	0,032
	Theridiidae	<i>Theridion</i>	0,020	0,007(6)	0,011	0,027	0,228	0,126	4	0,02	0,789
	Theridiidae	<i>Paraesteatoda</i>	0,036	0,010(7)	0,019	0,050	125,312	1,807	5	0,61	0,037

TABELA 15: Sumário dos modelos mostrando os coeficientes alométricos, erro-padrão, graus de liberdade (gl) e AIC estimados para cada modelo testado para MD.

Modelo	Coeficientes	Estimativas	Erro Padrão	df	AIC
(1)	<i>a</i>	1,247	0,051	3	1356,475
	<i>b</i>	0,842	0,014		
(2)	<i>a</i>	1,181	0,113	4	-117,302
	<i>b</i>	0,815	0,031		
(3)	<i>a</i>	0,829	0,201	5	-182,050
	<i>b</i>	0,699	0,053		
(4)	<i>a</i>	0,663	0,238	7	-191,581
	<i>b</i>	0,689	0,070		

TABELA 16: Teste da razão de verossimilhança entre os modelos (3) e (4) de MD.

Modelo	Df	AIC	logLik	Chisq	Chi Df	Pr(>Chisq)
(3)	5	-188,760	99,380	13,827	2	0,001
(4)	7	-198,587	106,293

FIGURA 23: Relações alométricas de MD com a massa corpórea. As barras mostram os intervalos de confiança de 95% das medidas repetidas por indivíduo. Os gráficos **A** mostram a representação gráfica dos efeitos fixos dos melhores modelos (3 e 4) de cada taxa metabólica, os gráficos **B** mostram a representação gráfica dos efeitos aleatórios do modelo 3, e os gráficos **C** mostram a representação gráfica dos efeitos aleatórios do modelo 4.

A análise de Modelos Lineares Mistos mostra que o modelo (4) é o melhor modelo segundo o AIC (TABELA 15) e é corroborado pelo teste de razão de verossimilhança (TABELA 16). Ou seja as relações alométricas de MD são melhor ajustadas quando o modelo permite diferentes interceptos e inclinações (FIGURA 23).

O teste de sinal filogenético pelo método de Contrastes Filogenéticos Independentes (função `phylosignal` do pacote `Picante` do R) não apresentou resultados significativos ($Z=-1,08$; $p=0,13$) das taxas metabólicas controladas para os efeitos de massa.

Discussão

De modo geral, os resultados de *Loxosceles* do presente estudo corroboram a hipótese de uma regra geral para as taxas metabólicas. Ou seja, com pouco efeito das diferenças de hábitos de vida, pelo menos, naqueles de mesmo nível de sedentarismo e construção de teia das aranhas estudadas. Já os resultados da análise da diversidade com Orbiculariae apontam para diferenças significativas entre os gêneros analisados, diferenças estas, não estruturadas pela filogenia (constatado através da ausência de sinal filogenético, ver Resultados). Diferente dos dados de *Loxosceles*, as análises de diversidade apontam para coeficientes alométricos específicos de cada gênero, até mesmo para os valores de b (coeficiente exponencial da massa) cujo significado biológico é tão debatido na literatura (West *et al.*, 1997; Chaui-Berlinck, 2006; Glazier, 2010), porém, a favor da diversidade de valores de b (Hochachka *et al.*, 2003). Apesar dos resultados gerais serem semelhantes para todas as taxas metabólicas medidas, o significado destas semelhanças varia de medida para medida conforme o significado de cada taxa.

A semelhança do Metabolismo Padrão ocorre, provavelmente, porque as diferenças de comportamento são energeticamente equivalentes e não repercutem no componente visceral do animal, ou seja, não há alteração na taxa de manutenção do organismo. Reforçam a ideia de taxas metabólicas mais resistente a variação, e pouco moldáveis pelo hábito andarilho ou mais sedentário das aranhas de teia. Este resultado é oposto ao que se espera encontrar quando se usa as taxas metabólicas para corroborar alguma hipótese de diferença comportamental ou ecológica (Greenstone & Bennett, 1980; Shillington, 2005; Steiger *et al.*, 2009). Ao que parece, na ânsia por encontrar as diferenças entre os animais, muitas vezes negligenciamos a possibilidade de

diferentes comportamentos que estão sendo comparados serem, possivelmente, equivalentes no quesito energético.

A diferença, dada pela comparação do Metabolismo Padrão de *Loxosceles* com *Scytodes*, indica uma ligação maior com a estrutura, constituição e morfologia do animal, condizente com a interpretação teórica desta taxa metabólica como decorrente do componente visceral do animal (Hochachka & Somero, 2002). Este resultado reforça a hipótese de que o efeito da filogenia e/ou morfologia é mais pronunciado no Metabolismo Padrão do que as diferenças de hábito de vida. O Experimento 2, com a amostragem do clado Orbiculariae, diverso e heterogêneo, foi usado para testar o efeito filogenético e a manutenção da semelhança das relações alométricas. As análises de variância apontam para diferenças de a (coeficiente multiplicativo) nos vários níveis taxonômicos de agrupamentos dos dados, gênero, família e superfamília, mas não mostram diferenças significativa dos valores de b (coeficiente exponencial da massa) em nenhum dos níveis, o que reforçaria a hipótese de um b de uma relação alométrica geral. O resultado das análises de Modelos Lineares Mistos, não é conclusivo entre o modelo (3) e (4), provavelmente devido à grande variabilidade apresentada por estes dados. Os resultados de Análise de Variância e de Modelos Lineares Mistos do teste do Experimento 2 com Orbiculariae ponderados em conjunto, não descartam a hipótese de um b alométrico geral, muito semelhante ao proposto na literatura (Lighton *et al.*, 2001).

A ausência de um sinal filogenético dos dados de Orbiculariae e do efeito do comportamento em *Loxosceles*, sugerem que a resposta para a diversidade de taxas metabólicas está associado a algum aspecto anatômico e morfológico das aranhas. Um bom candidato é a grande diversidade de superfície de troca gasosa (p.e. 1 par de pulmões foliáceos, 2 pares de pulmões foliáceos, traqueias restritas ao opistossoma, traqueias que atravessam para o cefalotórax, traqueias que se espalham por quase todo o corpo do animal –

Opell, 1998; Foelix, 2011).

Reinhold (1999) em sua revisão sobre a associação do Metabolismo Padrão e comportamentos custosos, discute o assunto do ponto de vista evolutivo. Em sua discussão Reinhold aponta para a importância de considerar quão representativo é o Metabolismo Padrão no gasto energético diário, ou seja, qual porcentagem do gasto energético diário o Metabolismo Padrão ocupa. Considerando que o desempenho do animal estaria mais associado ao gasto energético diário, se o Metabolismo Padrão representa a maior parcela do gasto energético diário do animal, a pressão seletiva para manter estes valores será muito mais forte (Steiger *et al.*, 2009) do que a pressão seletiva sobre animais em que o Metabolismo Padrão representa uma pequena parcela do gasto energético diário, como é o caso dos animais com comportamentos de alto custo (Reinhold, 1999). Para concluir, Reinhold propõe que este contexto seria favorável ao aumento do Metabolismo Padrão nestes últimos.

Assim como as diferenças de uso da teia e sedentarismo que interpretamos como diferentes quanto ao custo energético em *Loxosceles* não são suficientes para causar diferenças em Metabolismo Padrão, o trabalho de Nilsson *et al.* (2007) com estimulação do sistema imune também indicam que mudanças, mesmo que aparentemente custosas para os organismos, podem não afetar significativamente o Metabolismo Basal/Padrão.

Aranhas da família Araneidae sempre aparecem como o limite superior da variabilidade das curvas alométricas das taxas metabólicas propostas, padrão que sempre foi interpretado como um indício de maior propensão para comportamento mais ativo nestes animais (Anderson, 1970; Carrel & Heathcote, 1976). Porém, os dados do experimento 2 não mostram os valores de Araneidae claramente acima das taxas metabólicas das demais aranhas do clado o que nos faz pensar se a origem da diferença descrita tão frequentemente na literatura, não pode ter o mesmo problema descrito por (Lighton *et al.*, 2001) para os insetos: as Araneidae podem estar

“contaminando” os valores de consumo obtidos com mais surtos de atividade durante as medidas. Como as medidas do presente trabalho foram acompanhadas por um longo intervalo de tempo e os valores obtidos, os menores de um grande sequencia de medidas, é possível que os valores aqui contidos apresentem valores mais próximos do que seria esperado para medidas do animal em repouso, como requer a definição de Metabolismo Padrão.

Era esperada uma grande variabilidade de respostas de Metabolismo Máximo Espontâneo já que esta é a taxa metabólica mais ligada ao comportamento do animal. A semelhança inesperada apresentada pelos dados de *Loxosceles* e uma análise visual da variação de consumo de oxigênio ao longo dos dias (FIGURA 24) sugerem um componente cronobiológico forte comandando esta variável. Este resultado mostra que as diferenças comportamentais testadas, sedentarismo e intensidade de construção de teia, ocorrem na distribuição do gasto energético ao longo do dia supostamente estruturada em um arcabouço cronobiológico. As análises de diversidade apresentaram um resultado inusitado: diferença de b no agrupamento dos dados por família da Análise de Variância. Este resultado sugere que há diferença do grau de atividade entre as famílias. Este é o agrupamento taxonômico mais estável e natural das aranhas e corresponde a biologia e hábitos de vida consistentes entre os seus componentes (Foelix, 2011) o que sugere que esta diferença entre ME pode estar relacionado a característica morfológicas e ecológicas próprias de cada família. A Análise de Modelos Lineares Mistos favoreceu claramente o modelo (4) mostrando uma grande variabilidade das relações alométricas, não corroborando uma relação alométrica geral e favorecendo uma discussão a favor de uma variabilidade maior de relações alométricas (Hochachka *et al.*, 2003). O teste de sinal filogenético também não foi significativo para esta taxa metabólica.

Loxosceles também apresentou consumos diários estatisticamente

indistinguíveis. Conhecendo a morfologia, anatomia e aparato sensorial das aranhas podemos deduzir que uma das principais limitações para as aranhas armazenarem alimento é o seu próprio tamanho corpóreo, dado pelos limites de extensão do exoesqueleto. Considerando, ainda, a análise visual dos dados (FIGURA 24), os dados sugerem que aranhas de tamanhos semelhantes tenham disponível o mesmo montante energético para distribuir nos diferentes aspectos de sua vida e que haja um controle central do uso diário destas reservas energéticas (Storey, 2004; Speakman & Król, 2005). Assim, estes resultados corroboram esta noção de um gasto energético diário predito pelo tamanho dos animais. É possível que desvios desta regra geral venham de exemplos de adaptações a contextos energéticos extremos e específicos, como escassez de recursos alimentares (Anderson, 1994). O resultado da Análise de Variância dos dados do Experimento 2 com *Orbiculariae* são semelhantes aos resultados do Metabolismo Padrão, diferenças significativas do coeficiente a e b estatisticamente indistinguíveis para todos os níveis de agrupamento taxonômico, enquanto que os Modelos Lineares Mistos apresentam o modelo (4), com a e b podendo variar, como os mais ajustados. Mostrando, novamente, uma grande variabilidade das relações alométricas que não corroboram com a hipótese de uma relação alométrica geral, favorecendo ainda mais uma discussão de uma variabilidade maior de relações alométricas (Hochachka *et al.*, 2003). O teste de sinal filogenético também não foi significativo para esta taxa metabólica.

Em suma, os dados sugerem que a diversidade de forrageamento existe a partir da coexistência de comportamentos energeticamente equivalentes permitidas pela plasticidade na distribuição do gasto energético ao longo do dia. Observando os padrões de distribuição do consumo de oxigênio individual ao longo dos dias de registro (Anexo B), percebe-se, em meio a ruídos e oscilações das medidas, uma variação cíclica. Quando olhamos mais de perto alguns registros mais estáveis percebe-se diferenças, mesmo que sutis, na distribuição do gasto energético ao longo do dia nas diferentes espécies de

Loxosceles (FIGURA 24). Este padrão sugere que o ajuste de gasto energético se dá, primeiramente, na distribuição deste ao longo do dia mantendo o Metabolismo Diário semelhante. As mudanças nestes valores provavelmente requerem pressões seletivas suficientemente forte e estáveis para suplantam esta tendência de estabilidade estrutural. Esta marca de pressão seletiva aparecerá, primeiramente, no componente visceral representado pelo Metabolismo Padrão, com Metabolismos Padrão mais baixos como resposta a restrição energética, ou com Metabolismos Padrão mais altos com o aumento na intensidade locomotora ou anabólica.

O resultado de acoplamento entre as taxas metabólicas mostra que somente Metabolismo Máximo Espontâneo correlaciona-se com o Metabolismo Diário. Como o gênero *Loxosceles* foi o gênero mais amostrado, efetuou-se uma análise de correlação separada por gêneros para verificar sua contribuição no resultado geral apresentado acima. O gênero *Scytodes* foi pouco amostrado pois foi usado apenas como referência para a comparação entre as espécies de *Loxosceles*. O resultado da correlação de *Scytodes* (TABELA 6) não é confiável, neste caso, e uma amostragem maior é necessária para que a análise para este gênero seja possível, entretanto, o resultado mostra que para *Loxosceles* (TABELA 7) repete a correlação entre ME e MD. A correlação significativamente positiva entre estas duas taxas metabólicas sugere que ME acompanha MD. É possível que este seja um indício de que ambos estão sob o efeito de um mesmo regulador cronobiológico de gasto energético resultando em variações simultâneas. Ou, alternativamente, que ME represente uma parte significativa do gasto energético medido em MD. A primeira hipótese necessitaria de um desenho experimental próprio para ser testado, porém, a segunda hipótese poder ser verificada retraindo os mesmos dados para que mostrem o quanto ME representa do MD.

A não correlação entre o Metabolismo Padrão e o Metabolismo Máximo

Esponâneo, indica um funcionamento, até certo ponto, independente destes componentes. Este resultado é contrário às hipóteses de acoplamento previsto pela premissa de dependência do aparato bioquímico do metabolismo energético na manutenção do componente visceral e do componente muscular esquelético do corpo. Esta hipótese não é de todo espúria, uma vez que a associação significativa entre estas duas taxas metabólicas são encontradas em animais que apresentam modo de vida de intenso gasto energético como são os mamíferos e aves (Koteja, 2004) ou mesmo artrópodes que exibem comportamentos de alto custo energético como canto de grilos ou insetos voadores (Reinhold, 1999). Porém, mesmo em endotermos que funcionam com o sistema metabólico com alto gasto de energia basal apresentam resultados em que existe ajuste de uma das taxas metabólicas mas não da outra. Por exemplo, ratos em condição fisiológica de jejum não apresenta uma queda de atividade muscular, somente do Metabolismo Basal (Fuglei & Oritsland, 1999), demonstrando que o ajuste de uma não é obrigatoriamente acompanhada pelo ajuste da outra taxa metabólica. Para ectotermos, parece não existir uma regra geral de acoplamento, apesar da associação intraespecífica ser consistente nos anuros com comportamentos ou hábitos de vida que demandam maior gasto energético (Gomes *et al.*, 2004). Em artrópodes, as evidências não são menos controversas (Chown & Nicolson, 2004), contudo, todos estes resultados parecem apontar para um limiar de comportamentos de alto gasto energético onde o acoplamento acontece.

Tendo como base nos resultados do Experimento 1, a constatação da diversidade alométrica e a ausência de um efeito filogenético no Experimento 2, percebe-se que as taxas metabólicas precisa ser analisadas em conjunto e que a análise do perfil de gasto energético distribuído ao longo do dia, pouco explorado no presente trabalho, pode fornecer respostas para as diferenças comportamentais analisadas.

FIGURA 24. Consumo de oxigênio em mL por hora e grama de três indivíduos de *Loxosceles*: *L. gaucho*, *L. intermedia* e *L. laeta*. Apesar de ser uma descrição pontual, este padrão de distribuição de gasto de energia diário e suposta manutenção de gasto diário (área cinza), sugerem que um dos primeiros níveis de ajuste e adaptação da taxa metabólica se dá na distribuição de energia gasto ao longo do dia, antecedendo os ajustes nas taxas metabólicas.

Conclusões

EXPERIMENTO 1

- 1) As taxas metabólicas, MP, ME e CD são bastante conservadas em aranhas de teia morfologicamente semelhantes com distintos graus de sedentarismo e investimento em seda.
- 2) Esta estabilidade das taxas metabólicas advoga a favor de um forte efeito de uma lei fisiológica geral mais do que de influências de hábito de vida ou comportamentais.
- 3) A única variável que apresenta diferença e, mesmo assim, somente no nível de gênero é o MP. Este resultado indica que o componente visceral é, de alguma forma, associado à diferença morfológica e/ou filogenética entre os dois gêneros.
- 4) Os valores semelhantes de MD sugerem um gasto energético diário programado. Os padrões de distribuição de consumo diário não foram apropriadamente analisados no presente trabalho mas sugerem que as diferenças de hábitos de vida e comportamentais se dão no nível de distribuição ao longo do dia deste montante de energia determinado diariamente.
- 5) A correlação significativa entre ME e MD indica uma associação entre estas duas variáveis no gênero *Loxosceles*, condizente com o perfil de distribuição de gasto energético diário. Pode significar que o gasto energético em atividade tem maior influência no MD no que diz respeito às diferenças intraespecíficas.

EXPERIMENTO 2

- 1) Quando consideramos uma biodiversidade da magnitude de Orbiculariae as relações entre morfologia, hábito de vida e filogenia ficam mais difíceis de serem diferenciadas.
- 2) As análises de variância apontam para diferenças significativas do coeficiente de proporcionalidade, a , entre as relações alométricas dos gêneros, famílias e superfamília. Somente ME das relações alométricas das famílias apresentou diferenças significativas do expoente b da massa corpórea.
- 3) Os Modelos Mistos Lineares demonstram que as estimativas que permitem a estimativas do a e b das relações alométricas diferentes em reação aos gêneros, explica melhor os dados. Isto indica que os gêneros diferem tanto em intensidade quanto na taxa de aumento do metabolismo associado ao tamanho.
- 4) Os dados não apresentaram sinal filogenético detectável pela análise, mas este resultado precisa ser confirmado por mais medidas e/ou por um experimento planejado para controlar fatores ecológicos e morfológicos.

Perspectivas

O presente trabalho procurou determinar a contribuição dos diferentes aspectos biológicos – comportamento, hábito de vida, filogenia – para a variação das taxas metabólicas, respeitando seu significado biológico. A possibilidade de efeito da morfologia surge como explicação alternativa a ser testada futuramente.

Os resultados do presente trabalho ajudam a trazer para o contexto da biologia das aranhas, conceitos de bioenergética ainda pouco explorados pelos pesquisas com estes animais. Conceitos, estes, essenciais para a compreensão de sua ecologia, comportamento e evolução.

Espera-se que o sumário de definições fisiológicas, o breve histórico das definições dos estudos de metabolismo energético, e as delimitações dos efeitos dos aspectos biológicos testados, sirvam de primeiro guia para pesquisadores que pretendam usar medidas fisiológicas para complementar trabalhos de comportamento e ecologia.

Resumo

A mecanismos fisiológicos é frequentemente usada para explicar fenômenos importantes da evolução (p.e. endotermia) e ecologia (p.e. limitações fisiológicas para ocupação de determinado microhabitat) dos vertebrados. Apesar de ser uma área promissora para fornecer explicações e mecanismo que tornam hipóteses evolutivas e ecológicas mais robustas, como já é amplamente praticado no estudo dos vertebrados, ela é raramente usada nas hipóteses elencadas para explicar a megadiversidade das aranhas de teia. Por outro lado, as leis da fisiologia são baseadas fortemente em dados de vertebrados que consistem em menos de 1% da biodiversidade existente no planeta. As aranhas são o sétimo maior táxon em número de espécies e são um bom modelo para testar a validade das regras gerais propostas para os vertebrados. Com isto em mente, o presente trabalho investigou três tipos de taxa metabólica – Metabolismo Padrão, Metabolismo Espontâneo Máximo e Metabolismo Diário – em aranhas de teia. Todas estas taxas foram obtidas através de respirometria intermitente. Em um primeiro experimento, usando como modelo *Loxosceles*, um gênero de aranhas especialmente homogêneo em sua morfologia, testou-se o efeito de sedentarismo e intensidade de construção da teia nas taxas metabólicas. Em um segundo experimento, testou-se como as taxas metabólicas se apresentariam frente a grande diversidade das aranhas do clado Orbiculariae. Os resultados mostram que: as diferenças comportamentais analisadas não afetam significativamente as taxas metabólicas; as taxas metabólicas não possuem sinal filogenético; e o melhor modelo é o que ajusta uma relação alométrica diferente para cada gênero em detrimento de um coeficiente exponencial da massa único para toda a amostra. As diferenças comportamentais de *Loxosceles* provavelmente apresentam-se na distribuição de gasto energético ao longo do dia partindo de um mesmo montante energético. Os dados de diversidade de Orbiculariae provavelmente precisam ser investigados futuramente sob o aspecto das diferenças morfológicas subjacente à diversidade do clado.

Abstract

The physiological mechanisms are often applied to explain important evolutionary adaptations (e.g. endothermy) and ecology (e.g. physiological limitations to occupy a particular microhabitat) of vertebrates. Despite the fact that it improves vertebrates ecological and evolutionary hypotheses with possible processes and mechanisms, it is scarcely used to understand the megadiversity of web spiders. On the other hand, the physiological rules are based mainly on vertebrates data, an animal group that represents less than 1% of the world biodiversity. Spiders group is the seventh most diverse taxon in terms of species number on the world and are a good model to test the validity of the general rules proposed for vertebrates. Accordingly, this study investigated three types of metabolic rate - Standard Metabolism, Maximum Spontaneous Metabolism, Daily Metabolism - on web spiders. All these rates were obtained by intermittent respirometry. In the first experiment, the *Loxosceles* model was chosen, a genus of spider with a especially homogeneous morphology, with whom we tested the differences on metabolic rates of spiders with different sedentarity and web building expenditure. In a second experiment we tested how metabolic rates would vary under the high diversity of Orbiculariae spiders clade. The results show that: behavioral differences do not affect significantly the metabolic rates examined, metabolic rates do not have any significant phylogenetic signal and the best model is the one that adjusts a separate allometric relation for each genus at the expense of an unique allometric model for the whole sample. The behavioral differences of *Loxosceles* probably could be explained by the distribution of energy expenditure throughout the day under the same amount of energy. The diversity of data of Orbiculariae clade probably need to be investigated in the future under the aspect of morphological differences underlying the diversity of the clade.

Referências Bibliográficas

- Akaike, H.** (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, **AC-19**, 716-723.
- Anderson, J.F.** (1970). Metabolic rates of spiders. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **33**, 51-72.
- Anderson, J.F.** (1990). The size of spider eggs and estimates of their energy content. *Journal of Arachnology*, **18**, 73-78.
- Anderson, J.F.** (1994). Comparative energetics of comb-footed spiders (Araneae: theridiidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **109**, 181-189.
- Anderson, J.F.** (1996). Metabolic rates of resting salticid and thomisid spiders. *Journal of Arachnology*, **24**, 129-134.
- Anderson, J.F. & Prestwich, K.N.** (1982). Respiratory gas exchange in spiders. *Physiological Zoology*, **55**, 72-90.
- Anderson, J.F., Rahn, H., & Prange, H.D.** (1979). Scaling of supportive tissue mass. *The Quarterly Review of Biology*, **54**, 139-148.
- Anderson, J.F. & Prestwich, K.N.** (1985). The physiology of exercise at and above maximal aerobic capacity in a theraphosid (tarantula) spider, *Brachypelma smithi* (F.O. Pickard-Cambridge). *Journal of Comparative Physiology B*, **155**, 529-539.
- Bates, D., Maechler, M., & Bolker, B.** (2011). lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Binford, G.J., Callahan, M.S., Bodner, M.R., Rynerson, M.R., Núñez, P. B., Ellison, C.E., & Duncan, R.P.** (2008). Phylogenetic relationships of *Loxosceles* and *Sicarius* spiders are consistent with Western Gondwanan vicariance. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 538-553.
- Binford, G.J., Cordes, M.H. J., & Wells, M.A.** (2005). Sphingomyelinase D from venoms of *Loxosceles* spiders: evolutionary insights from cDNA sequences and gene structure. *Toxicon: official journal of the International Society on Toxinology*, **45**, 547-60.
- Blackledge, T.A. & Gillespie, R.G.** (2004). Convergent evolution of behavior in an adaptive radiation of Hawaiian web-building spiders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 16228-33.
- Blackledge, T.A. & Hayashi, C.Y.** (2006). Unraveling the mechanical properties of composite silk threads spun by cribellate orb-weaving

- spiders. *The Journal of Experimental Biology*, **209**, 3131-40.
- Blackledge, T.A., Scharff, N., Coddington, J.A., Szűts, T., Wenzel, J.W., Hayashi, C.Y., & Agnarsson, I.** (2009). Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 5229-34.
- Blackledge, T.A., Coddington, J.A., & Gillespie, R.G.** (2002). Are three-dimensional spider webs defensive adaptations? *Ecology Letters*, **6**, 13-18.
- Bond, J.E. & Opell, B.D.** (1998). Testing adaptive radiation and key innovation hypotheses in spiders. *Evolution*, **52**, 403-414.
- Brand, M.D., Couture, P., Else, P.L., Withers, K.W., & Hulbert, A.J.** (1991). Evolution of energy metabolism: proton permeability of the inner membrane of liver mitochondria is greater in a mammal than in a reptile. *Biochemical Journal*, **275**, 81-86.
- Bromhall, C.** (1987). Spider heart-rates and locomotion. *Journal of Comparative Physiology B*, **157**, 451-460.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., & West, G.B.** (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771-1789.
- Canals, M., Casanueva, M.E., & Aguilera, M.** (2004). ¿Cuales son las especies de arañas peligrosas en Chile? *Revista Médica de Chile*, **132**, 773-776.
- Canals, M., Figueroa, D., Alfaro, C., Kawamoto, T., Torres-Contreras, H., Sabat, P., & Veloso, C.** (2011). Effects of diet and water supply on energy intake and water loss in a mygalomorph spider in a fluctuating environment of the central Andes. *Journal of Insect Physiology*, **57**, 1489-94.
- Carrel, J.E. & Heathcote, R.D.** (1976). Heart rate in spiders: influence of body size and foraging energetics. *Science*, **193**, 148-50.
- Chauí-Berlinck, J.G.** (2006). A critical understanding of the fractal model of metabolic scaling. *The Journal of Experimental Biology*, **209**, 3045-54.
- Chauí-Berlinck, J.G. & Bicudo, J.E.P.W.** (2006). *Respirometria: a técnica*. Livraria Santos Editora, São Paulo.
- Chmiel, K., Herberstein, M., & Elgar, M.** (2000). Web damage and feeding experience influence web site tenacity in the orb-web spider *Argiope keyserlingi* Karsch. *Animal Behaviour*, **60**, 821-826.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J.** (2008). Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of Biological Sciences of The Royal Society*, **275**, 1469-78.
- Chown, S.L. & Nicolson, S.** (2004). *Insect physiological ecology - mechanisms and patterns*. Oxford University Press, New York.

- Craig, C.L.** (1987). The significance of spider size to the diversification of spider-web architectures and spider reproductive modes. *The American naturalist*, **129**, 47-68.
- Craig, C.L., Bernard, G.D., & Coddington, J.A.** (1994). Evolutionary shifts in the spectral properties of spider silk. *Evolution*, **48**, 287-296.
- Cunningham, M., Garcia, F., & Pollero, R.J.** (2007). Arachnid lipoproteins: comparative aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology. Toxicology & Pharmacology*, **146**, 79-87.
- Dawkins, M.S.** (1990). From an animal's point of view: motivation, fitness and animal welfare. *Behavioral and Brain Sciences*, **13**, 131-161.
- Demetrius, L.** (2003). Quantum statistics and allometric scaling of organisms. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, **322**, 477-490.
- Duncan, R.P., Rynerson, M.R., Ribera, C., & Binford, G.J.** (2010). Diversity of *Loxosceles* spiders in Northwestern Africa and molecular support for cryptic species in the *Loxosceles rufesens* lineage. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 234-248.
- Eberhard, W.G.** (1979a). Persistent stickiness of cribellum silk. *Journal of Arachnology*, **8**, 283.
- Eberhard, W.G.** (1979b). Rates of eggs production by tropical spiders in the field. *Biotropica*, **11**, 292-300.
- Eberhard, W.G., Agnarsson, I., & Levi, H.W.** (2008). Web forms and the phylogeny of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae): Chaos from order. *Systematics and Biodiversity*, **6**, 415-475.
- Feder, M.E., Bennett, A. F., & Huey, R. B.** (2000). Evolutionary physiology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 315-341.
- Felsenstein, J.** (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, **125**, 1-15.
- Fenby, D.V.** (1987). Heat: Its measurement from Galileo to Lavoisier. *Change*, **59**, 91-100.
- Festing, M.F.** (1994). Reduction of animal use: experimental design and quality of experiments. *Laboratory Animals*, **28**, 212-21.
- Fischer, M.** (2003). Determination of the maximum and minimum lethal temperatures (LT50) for *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934 and *L. laeta* (Nicolet, 1849) (Araneae, Sicariidae). *Journal of Thermal Biology*, **28**, 563-570.
- Fischer, M.** (2008). Descrição do comportamento agonístico *Loxosceles laeta*, *L. hirsuta* e *L.intermedia* (Araneae: Sicariidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **25**, 579-586.
- Fischer, M.** (2007). Comportamento sexual de *Loxosceles laeta* (Nicolet) (Araneae,

- Sicariidae): influência da idade da fêmea. *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**, 865-872.
- Fischer, M. & Vasconcellos-Neto, J.** (2005). Microhabitats Occupied by *Loxosceles intermedia* and *Loxosceles laeta* (Araneae: Sicariidae) in Curitiba, Paraná, Brazil. *Journal of Medical Entomology*, **42**, 756-765.
- Foelix, R.F.** (2011). Biology of spiders. 3rd ed. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Fuglei, E. & Oritsland, N.A.** (1999). Body composition, resting and running metabolic rates, and net cost of running in rats during starvation. *Acta Physiologica Scandinavica*, **165**, 203-210.
- Garland, T. & Carter, P.A.** (1994). Evolutionary physiology. *Annual Review of Physiology*, **56**, 579-621.
- Gillespie, R.** (2004). Community assembly through adaptive radiation in hawaiian spiders. *Science*, **303**, 356-359.
- Glazier, D.S.** (2010). A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **85**, 111-38.
- Gomes, F.R., Chauí-Berlinck, J.G., Bicudo, J.E.P.W., & Navas, C.A.** (2004). Intraspecific relationships between resting and activity metabolism in anuran amphibians: influence of ecology and behavior. *Physiological and Biochemical Zoology*, **77**, 197-208.
- Granado, L.C., Peláez, F.J.R., & Garcia-Mijares, M.** (2005). Estudo no contexto brasileiro de três questionários para avaliar aracnofobia. *Avaliação Psicológica*, **4**, 125-139.
- Greenstone, M.H. & Bennett, A.F.** (1980). Foraging strategy and metabolic rate in spiders. *Ecology*, **61**, 1255-1259.
- Griswold, C.E., Coddington, J.A., Hormiga, G., & Scharff, N.** (1998). Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **123**, 1-99.
- Hackam, D.G. & Redelmeier, D.A.** (2006). Translation of research evidence from animals to humans. *The Journal of the American Medical Association*, **296**, 1731-1732.
- Hendricks, J.C., Finn, S.M., Panckeri, K.A., Chavkin, J., Williams, J.A., Sehgal, A., & Pack, A.I.** (2000). Rest in *Drosophila* is a sleep-like state. *Neuron*, **25**, 129-38.
- Hill, R.W., Wise, G.A., & Anderson, M.** (2008). Animal physiology. 2nd ed. Sinauer Associates Inc, Sunderland.
- Hochachka, P.W. & Somero, G.N.** (2002). Biochemical adaptation -

mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press, Oxford, New York.

- Hochachka, P.W., Darveau, C.A., Andrews, R.D., & Suarez, R.K.** (2003). Allometric cascade: a model for resolving body mass effects on metabolism. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, **134**, 675-691.
- Hoppeler, H. & Weibel, E.R.** (2005). Scaling functions to body size: theories and facts. *The Journal of Experimental Biology*, **208**, 1573-4.
- Hormiga, G, Eberhard, W., & Coddington, J.A.** (1995). Web-construction behavior in Australian *Phonognatha* and the phylogeny of nephiline and tetragnathid spiders (Araneae, Tetragnathidae). *Australian Journal of Zoology*, **43**, 313.
- Hulbert, A.J. & Else, P.L.** (2000). Mechanisms underlying the cost of living in animals. *Annual Review of Physiology*, **62**, 207-235.
- Humphreys, W.F.** (1979). Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 427-453.
- Isbister, G.K., Graudins, A., White, J., & Warrell, D.** (2003). Antivenom treatment in arachnidism. *Clinical Toxicology*, **41**, 291-300.
- Japyassú, H.F., Macagnan, C.R., & Knysak, I.** (2003). Eggsac recognition in *Loxosceles gaucho* (Araneae, Sicariidae) and the evolution of maternal care in spiders. *Journal of Arachnology*, **31**, 90-104.
- Jensen, K., Mayntz, D., Wang, T., Simpson, S.J., & Overgaard, J.** (2010). Metabolic consequences of feeding and fasting on nutritionally different diets in the wolf spider *Pardosa prativaga*. *Journal of insect physiology*, **56**, 1095-100.
- Jones, D.G.** (2000). Speaking for the dead: cadavers in biology and medicine Ashgate, Aldershot, Hants.
- Jorgensen, B.** (2001). August Krogh and Claude Bernard on basic principles in experimental physiology. *BioScience*, **51**, 59-61.
- Kavanau, J.L.** (1998). Vertebrates that never sleep: implications for sleep's basic function. *Brain Research Bulletin*, **46**, 269-79.
- Kawamoto, T.H., Machado, F.A., Kaneto, G.E., & Japyassu, H.F.** (2011). Resting metabolic rates of two orbweb spiders: a first approach to evolutionary success of ecribellate spiders. *Journal of Insect Physiology*, **57**, 427-432.
- Kawamoto, T.H. & Japyassú, H.F.** (2008). Tenacity and silk investment of two orb weavers: considerations about diversification of the Araneoidea. *Journal of Arachnology*, **36**, 318-424.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H.,**

- Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., & Webb, C.O.** (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Kluge, J.A., Rabotyagova, O., Leisk, G.G., & Kaplan, D.L.** (2008). Spider silks and their applications. *Trends in Biotechnology*, **26**, 244-51.
- Koteja, P.** (2004). The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*, **77**, 1043-1050.
- Kotiaho, J.S.** (1998). Sexual differences in metabolic rates of spiders. *Journal of Arachnology*, **26**, 401-404.
- Krebs, H.A.** (1975). The August Krogh Principle: "For many problems there is an animal on which it can be most conveniently studied". *The Journal of Experimental Zoology*, **194**, 221-226.
- Krogh, A.** (1929). The progress of physiology. *American Journal of Physiology*, **90**, 243-251.
- Kuntner, M. & Agnarsson, I.** (2011). Biogeography and diversification of hermit spiders on Indian Ocean islands (Nephilidae: Nephilengys). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**, 477-88.
- Kuntner, M., Coddington, J.A., & Hormiga, G.** (2008). Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*, **24**, 147-217.
- Kuntner, M., Sket, B., & Blejec, A.** (1999). A comparison of the respiratory systems in some cave and surface species of spiders (Araneae, Dysderidae). *Journal of Arachnology*, **27**, 142-148.
- Laino, A., Cunningham, M.L., García, F., & Heras, H.** (2009). First insight into the lipid uptake, storage and mobilization in arachnids: role of midgut diverticula and lipoproteins. *Journal of Insect Physiology*, **55**, 1118-24.
- Lamprecht, I.** (1998). Monitoring metabolic activities of small animals by means of microcalorimetry. *Pure and Applied Chemistry*, **70**, 695-700.
- Li, D., Lim, M.L.M., Seah, W.K., & Tay, S.L.** (2004). Prey attraction as a possible function of discoid stabilimenta of juvenile orb-spinning spiders. *Animal Behaviour*, **68**, 629-635.
- Lighton, J.R.B.** (2008). Measuring metabolic rates - a manual for scientists Oxford, New York.
- Lighton, J.R.B., Brownell, P.H., Joos, B., & Turner, R.J.** (2001). Low metabolic rate in scorpions: implications for population biomass and cannibalism. *The Journal of Experimental Biology*, **204**, 607-13.
- Lighton, J.R.B. & Schilman, P.E.** (2007). Oxygen reperfusion damage in an insect. *PloS one*, **2**, e1267.
- Lighton, J.R.B., Schilman, P.E., & Holway, D.A.** (2004). The hyperoxic

- switch: assessing respiratory water loss rates in tracheate arthropods with continuous gas exchange. *The Journal of Experimental Biology*, **207**, 4463-71.
- Logan, C.A.** (2002). Before there were standards: the role of test animals in the production of empirical generality in physiology. *Journal of the History of Biology*, **35**, 329-63.
- Lozano, T.P., Schwartz, R.S, Santos Jr., R. & Fischer, M.L.** (2007). Levantamento das espécies do gênero *Loxosceles* Heinecken & Lowe, 1832 no município de Rio Branco do Sul, Paraná . In, *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*. Caxambu, pp. 1-2.
- Lubin, Y.** (1986). Web building and prey capture in the Uloboridae. In, Shear, W. (ed), *Spiders – Webs, Behavior, and Evolution*. Stanford University Press, Stanford, California, pp. 132-171.
- Marques-da-silva, E. & Luciane, M.** (2005). Distribuição das espécies do gênero *Loxosceles* Heinecken & Lowe , 1835 (Araneae; Sicariidae) no Estado do Paraná. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **38**, 331-335.
- Marusik, Y.M. & Lehtinen, P.T.** (2003). Synaphridae Wunderlich, 1986 (Araneae: Araneoidea), a new family status, with a description of a new species from Turkmenistan. *Arthropoda Selecta*, **11**, 143-152.
- Meehan, C.J., Olson, E.J., Reudink, M.W., Kyser, T.K., & Curry, R.L.** (2009). Herbivory in a spider through exploitation of an ant-plant mutualism. *Current Biology*, **19**, R892-3.
- Navas, C.A. & Otani, L.** (2007). Physiology, environmental change, and anuran conservation. *Phyllomedusa*, **6**, 83-103.
- Navas, C.A. & Freire, C.** (2007). Comparative biochemistry and physiology in Latin America over the last decade (1997-2006). *Comparative Biochemistry and Physiology. A, Molecular & Integrative Physiology*, **147**, 577-85.
- Nilsson, J.-Å., Granbom, M., & Råberg, L.** (2007). Does the strength of an immune response reflect its energetic cost? *Journal of Avian Biology*, **38**, 488-494.
- Olive, C.W.** (1980). Foraging specialization in orb-weaving spiders. *Ecology*, **61**, 1133-1144.
- Opell, B.D.** (1999). Changes in spinning anatomy and thread stickiness associated with the origin of orb-weaving spiders. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 593-612.
- Opell, B.D.** (1997). The material cost and stickiness of capture threads and the evolution of orb-weaving spiders. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**, 443-458.

- Opell, B.D.** (1998). The respiratory complementarity of spider book lung and tracheal systems. *Journal of Morphology*, **236**, 57-64.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K.** (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289-290.
- Parolin, L.C., Bittencourt, J.S.R., Fischer, M.L., & Vieira, T.B.** (2007). Evidência de deslocamento de *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934 por *Loxosceles laeta*. In, *Anais do VIII Congresso de ecologia do Brasil*. Caxambu, pp. 2006-2007.
- Peakall, D.B. & Witt, P.N.** (1976). The energy budget of an orb web-building spider. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Physiology*, **54**, 187-190.
- Platnick, N.I.** (2011). The world spider catalog, version 12.0. *American Museum of Natural History*.
- Prestwich, K.N.** (1977). The energetics of web-building in spiders. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Physiology*, **57**, 321-326.
- Prestwich, K.N.** (2006). Anaerobic metabolism and maximal running in the scorpion *Centruroides Hentzi* (Banks) (Scorpiones, Buthidae). *Journal of Arachnology*, **34**, 351-356.
- Prestwich, K.N.** (1983). The roles of aerobic and anaerobic metabolism in active spiders. *Physiological Zoology*, **56**, 122-132.
- Prestwich, K.N.** (1988). The constraints on maximal activity in spiders. *Journal of Comparative Physiology B*, **158**, 437-447.
- Pörtner, H.O. & Farrell, A.P.** (2008). Ecology, physiology and climate change. *Science*, **322**, 690-2.
- Ramires, E.N.** (1999). Uma abordagem comparativa ao comportamento defensivo, agonístico e locomotor de três espécies de aranhas do gênero *Loxosceles* (Sicariidae). 82.
- Reinhold, K.** (1999). Energetically cost behaviour and the evolution of resting metabolic rate in insects. *Functional Ecology*, **13**, 217-224.
- Reynolds, L.A., Tansey, E.M., & Willhoft, S.V.** (1996). History of physiology. *Bmj*, **494.P**, 26P.
- Royall, R.** (1997). Statistical evidence: a likelihood paradigm. Chapman & Hall, New York.
- Santana, M., Eberhard, W.G., Bassey, G., Prestwich, K.N., & Briceno, R.D.** (1990). Low predation rates in the field by the tropical spider *Tengella radiata* (Araneae: Tengellidae). *Biotropica*, **22**, 305-309.
- Sarkar, P., Phaneendra, S., & Chakrabarti, A.** (2008). Developing engineering products using inspiration from nature. *Journal of Computing and Information Science in Engineering*, **8**, 031001.

- Saupe, E.E., Papes, M., Selden, P.A., & Vetter, R.S.** (2011). Tracking a medically important spider: climate change, ecological niche modeling, and the brown recluse (*Loxosceles reclusa*). *PloS one*, **6**, e17731.
- Scharff, N. & Coddington, J.A.** (1997). A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **120**, 355-434.
- Schilman, P.E., Waters, J.S., Harrison, J.F., & Lighton, J.R.B.** (2011). Effects of temperature on responses to anoxia and oxygen reperfusion in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of Experimental Biology*, **214**, 1271-5.
- Schmidt-Nielsen, K.** (1984). Scaling, why is animal size so important? Cambridge University Press, New York.
- Schmitz, A. & Perry, S.F.** (2001). Bimodal breathing in jumping spiders: morphometric partitioning of the lungs and tracheae in *Salticus scenicus* (Arachnida, Araneae, Salticidae). *The Journal of Experimental Biology*, **204**, 4321-34.
- Schmitz, A. & Perry, S.F.** (2000). Respiratory system of arachnids I: morphology of the respiratory system of *Salticus scenicus* and *Euophrys lanigera* (Arachnida, Araneae, Salticidae). *Arthropod Structure & Development*, **29**, 3-12.
- Schmitz, A.** (2004). Metabolic rates during rest and activity in differently tracheated spiders (Arachnida, Araneae): *Pardosa lugubris* (Lycosidae) and *Marpissa muscosa* (Salticidae). *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology*, **174**, 519-26.
- Schmitz, A. & Harrison, J.F.** (2004). Hypoxic tolerance in air-breathing invertebrates. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, **141**, 229-42.
- Schmitz, A. & Perry, S.F.** (2002). Respiratory organs in wolf spiders: morphometric analysis of lungs and tracheae in *Pardosa lugubris* (L.) (Arachnida, Araneae, Lycosidae). *Arthropod Structure & Development*, **31**, 217-30.
- Sebastian, P.A. & Peter, K.V.** (2009). *Spiders of India*. Universities Press, Himayatnagar.
- Shen, Y.Y., Liang, L., Zhu, Z.H., Zhou, W.P., Irwin, D.M., & Zhang, Y.P.** (2010). Adaptive evolution of energy metabolism genes and the origin of flight in bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 6-11.
- Shillington, C.** (2005). Inter-sexual differences in resting metabolic rates in the Texas tarantula, *Aphonopelma anax*. *Comparative Biochemistry and Physiology. A, Molecular & Integrative Physiology*, **142**, 439-445.
- Shillington, C. & Peterson, C.C.** (2002). Energy metabolism of male and

- female tarantulas (*Aphonopelma anax*) during locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, **205**, 2909-14.
- da Silva, J.K.L., Barbosa, L.A., & Silva, P.R.** (2007). Unified theory of interspecific allometric scaling. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, **40**, F953-F959.
- Somero, G.N.** (2000). Unity in diversity: a perspective on the methods, contributions, and future of comparative physiology. *Annual Review of Physiology*, **62**, 927-937.
- Speakman, J.R. & Król, E.** (2005). Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology*, **175**, 375-94.
- Stegen, J.C., Enquist, B.J., & Ferriere, R.** (2009). Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, **12**, 1001-15.
- Steiger, S.S., Kelley, J.P., Cochran, W.W., & Wikelski, M.** (2009). Low metabolism and inactive lifestyle of a tropical rain forest bird investigated via heart-rate telemetry. *Physiological and Biochemical Zoology*, **82**, 580-589.
- Stoltey, T. & Shillington, C.** (2009). Metabolic rates and movements of the male tarantula *Aphonopelma anax* during the mating season. *Canadian Journal of Zoology*, **87**, 1210-1220.
- Storey, K.B.** (2004). Functional metabolism: regulation and adaptation Storey, K. B. (ed) Wiley-Liss, New Jersey.
- R Development Core Team** (2011). R: A language and environment for statistical computing.
- Tracy, C.R., Turner, J.S., Bartholomew, G.A., Bennett, A., Billings, W.D., Chabot, B.F., Gates, D.M., Heinrich, B., Huey, R.B., Janzen, D.H., King, J.R., McClure, P.A., McNab, B.K., Miller, P.C., Nobel, P.S., Strain, B.R.** (1982). What is physiological ecology? *Bulletin of the Ecological Society of America*, **63**, 340-347.
- Vernables, W.N. & Ripley, B.D.** (1999). Modern applied statistics with S-PLUS. 3rd ed. Springer Verlag, New York.
- Vollrath, F. & Selden, P.** (2007). The role of behavior in the evolution of spiders, silks, and webs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 819-846.
- West, G.B., Brown, J.H., & Enquist, B.J.** (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**, 122-6.
- Westerhof, N.** (2011). A short history of physiology. *Acta physiologica*, **202**, 601-3.
- Willmer, P., Stone, G., & Johnston, I.** (2008). Environmental physiology of

- animals. 2nd ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Wilson, R.S. & Bullock, J.** (1973). The hydraulic interaction between prosoma and opisthosoma in *Amaurobius ferox* (Chelicerata, Araneae). *Z. Morph. Tiere*, **74**, 221-230.
- Wise, D.H.** (1975). Food limitations of the spider *Linyphia marginata*: experimental field studies. *Ecology*, **56**, 637-646.
- Wise, D.H.** (1995). Spiders in ecological webs. Cambridge University Press, Cambridge.
- Withers, P.C.** (1992). Comparative animal physiology. Saunders College, Fort Worth.
- Worp, H.B.V.D., Howells, D.W., Sena, E.S., Porritt, M.J., Rewell, S., O'Collins, V., & Macleod, M.R.** (2010). Can animal models of disease reliably inform human studies? *PLoS Medicine*, **7**, e1000245.
- Yoshida, H.** (2008). A revision of the genus *Achaeearanea* (Araneae: Theridiidae). *Acta Arachnologica*, **57**, 37-40.
- Zar, J.H.** (1996). Biostatistical analysis. 3rd ed. Prentice-Hall International, Inc, New Jersey.

Anexo A

lista das espécies usadas no presente trabalho

indivíduo	família	espécie	sexo	cidade	Estado	coleta
Sc 06	Scytodidae	Scytodes fusca	fêmea	São Paulo	São Paulo	20.08.2009
Sc 02	Scytodidae	Scytodes globula	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
Sc 03	Scytodidae	Scytodes globula	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.07.2010
Sc 07	Scytodidae	Scytodes globula	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
Sc 04	Scytodidae	Scytodes univittata	fêmea	São Paulo	São Paulo	11.04.2009
Lg 01	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.07.2010
Lg 02	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.07.2010
Lg 08	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
Lg 09	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.02.2009
Lg 10	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	19.02.2009
Lg 11	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.02.2007
Lg 14	Sicariidae	Loxosceles gaucho	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.02.2008
Li 04	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 06	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 10	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 13	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 14	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 15	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 18	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 21	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
Li 22	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	01.03.2008
Li 23	Sicariidae	Loxosceles intermedia	fêmea	Curitiba	Paraná	04.04.2009
LI 01	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 02	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 03	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 03	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 04	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 05	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 06	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 07	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 08	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 10	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 11	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 12	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 23	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
LI 24	Sicariidae	Loxosceles laeta	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.04.2009
Re 01	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 02	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 03	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 04	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 05	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 06	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 07	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 08	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 09	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Re 10	Amaurobiidae	Retiro sp	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Fi 03	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.02.2011

indivíduo	família	espécie	sexo	cidade	Estado	coleta
Fi 05	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 07	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 08	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 10	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 11	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 12	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 13	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 14	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 15	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 16	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Fi 19	Filistatidae	Misionela mendensis	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
De 05	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 06	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 07	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 08	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 09	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 10	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 11	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 12	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De 14	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
De13	Deinopidae	Deinopis sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
Ul 01	Uloboridae	Miagrammops sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	08.04.2011
Zg 02	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 03	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 04	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 05	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 06	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 07	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 08	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 09	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 10	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 11	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 12	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Zg 13	Uloboridae	Zosis geniculata	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Al 01	Araneidae	Alpaida sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ar 07	Araneidae	Alpaida sp. 2	fêmea	Boracéia	São Paulo	11.09.2010
Ar 11	Araneidae	Alpaida sp. 2	fêmea	Boracéia	São Paulo	13.09.2010
Ar 13	Araneidae	Alpaida sp. 2	fêmea	Boracéia	São Paulo	11.09.2010
Ar 02	Araneidae	Araneus sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.04.2010
Ar 02	Araneidae	Araneus sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.04.2011
Ar 03	Araneidae	Araneus sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.04.2010
Ar 09	Araneidae	Araneus sp. 4	fêmea	Boracéia	São Paulo	13.09.2010
Ar 10	Araneidae	Araneus sp. 4	fêmea	Boracéia	São Paulo	13.09.2010
Ar 12	Araneidae	Araneus sp. 4	fêmea	Boracéia	São Paulo	13.09.2010
Ar 24	Araneidae	Araneus sp. 4	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.04.2011
A01	Araneidae	Argiope argentata	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2011
A02	Araneidae	Argiope argentata	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2011
A03	Araneidae	Argiope argentata	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2011
Gr 01	Araneidae	Gasteracantha cancriformis	fêmea	São Paulo	São Paulo	25.02.2011

indivíduo	família	espécie	sexo	cidade	Estado	coleta
Ma 01	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 02	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 03	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 04	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 06	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 07	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 08	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 09	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ma 10	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
V 02	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
V 03	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
V 04	Araneidae	Mangora sp. (florestal)	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Mi 02	Araneidae	Micrathena crassispina	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Mi 03	Araneidae	Micrathena crassispina	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Mi 01	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.07.2010
Mi 04	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 05	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 07	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 08	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 09	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 11	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 12	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 13	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Mi 14	Araneidae	Micrathena nigrichelis	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.03.2011
Ar 05	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
Ar 08	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.07.2010
Ar 16	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	23.09.2010
Ar 20	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	25.02.2011
Ar 21	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	25.02.2011
Ar 22	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	02.04.2011
Ar 23	Araneidae	Parawixia sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	02.04.2011
Ar 06	Araneidae	Parawixia sp. 2	fêmea	Boracéia	São Paulo	13.09.2010
Vr 01	Araneidae	Verrucosa sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Vr 02	Araneidae	Verrucosa sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Vr 03	Araneidae	Verrucosa sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Vr 04	Araneidae	Verrucosa sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Vr 05	Araneidae	Verrucosa sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Vr 06	Araneidae	Verrucosa sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Ar 15	Tetragnathidae	Leucauge sp.	fêmea	Boracéia	São Paulo	11.09.2010
Lcu 01	Tetragnathidae	Leucauge sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
T 02	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 05	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	09.04.2009
T 06	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 10	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 11	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 12	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 13	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 14	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 15	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 16	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 17	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010

indivíduo	família	espécie	sexo	cidade	Estado	coleta
T 18	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 21	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 23	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 26	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 28	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 20	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 2	fêmea	São Paulo	São Paulo	27.08.2010
T 24	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 2	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 25	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 2	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
T 27	Tetragnathidae	Tetragnatha sp. 2	fêmea	São Paulo	São Paulo	15.08.2010
Ne 01	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	25.03.2004
Ne 02	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ne 04	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Ne 05	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	25.02.2011
Ne 07	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	02.04.2011
Ne 08	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	02.04.2011
Ne 09	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.04.2011
Ne 10	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.04.2011
Ne 11	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.04.2011
Ne 12	Nephilidae	Nephila clavipes	fêmea	São Paulo	São Paulo	10.04.2011
Th 14	Theridiidae	Achaearanea sp. 1	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Th 01	Theridiidae	Cryptachaea hirta	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Th 02	Theridiidae	Cryptachaea hirta	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Th 05	Theridiidae	Cryptachaea hirta	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Th 06	Theridiidae	Cryptachaea hirta	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Th 21	Theridiidae	Cryptachaea hirta	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011
Th 3	Theridiidae	Cryptachaea hirta	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2010
Th 22	Theridiidae	Paraesteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Th 23	Theridiidae	Paraesteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	18.04.2011
Th 13	Theridiidae	Parasteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Th 15	Theridiidae	Parasteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.02.2011
Th 16	Theridiidae	Parasteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Th 17	Theridiidae	Parasteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Th 18	Theridiidae	Parasteatoda tepidariorum	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Th 07	Theridiidae	Theridion evexun	fêmea	São Paulo	São Paulo	23.09.2010
Th 09	Theridiidae	Theridion evexun	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.10.2010
Th 10	Theridiidae	Theridion evexun	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Th 11	Theridiidae	Theridion evexun	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.11.2010
Th 12	Theridiidae	Theridion evexun	fêmea	São Paulo	São Paulo	29.01.2011
Dub 01	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.04.2010
Dub 03	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.04.2010
Dub 06	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	26.04.2010
Dub 08	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	23.09.2010
Dub 10	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.12.2010
Dub 11	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.12.2010
Dub 12	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.12.2010
Dub 13	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.12.2010
Dub 14	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	04.12.2010
Dub 15	Linyphiidae	Dubiaranea sp.	fêmea	São Paulo	São Paulo	01.03.2011

Anexo B

gráficos de consumo de oxigênio individuais de
Loxosceles* e *Scytodes

Loxosceles gaucho

Loxosceles intermedia

Loxosceles intermedia

consumo de oxigênio (mL)

Li21

Li22

Li23

Li24

tempo (horas)

Loxosceles laeta

Loxosceles laeta

Loxosceles anomala

Scytodes

Scytodes