



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ITALO DIEGO PAIVA ARRUDA

**MANIPULAÇÃO COMPORTAMENTAL DA ARANHA *Macrophyes pacoti* (Araneae:
Anyphaenidae) PELO FUNGO ARANEOPATOGÊNICO *Gibellula* sp. (Hypocreales:
Cordycipitaceae)**

FORTALEZA
2020

ITALO DIEGO PAIVA ARRUDA

MANIPULAÇÃO COMPORTAMENTAL DA ARANHA *Macrophyes pacoti* (Araneae:
Anyphaenidae) PELO FUNGO ARANEOPATOGÊNICO *Gibellula* sp. (Hypocreales:
Cordycipitaceae)

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Jober Fernando Sobczak

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- A817m Arruda, Italo Diego Paiva.
Manipulação comportamental da aranha *Macrophyes pacoti* (Araneae: Anyphaenidae) pelo fungo araneopatogênico *Gibellula* sp. (Hypocreales: Cordycipitaceae) / Italo Diego Paiva Arruda. – 2020.
27 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2020.
Orientação: Prof. Dr. Jober Fernando Sobczak.
1. Manipulação de Hospedeiros. 2. Fungos Entomopatogênicos. 3. *Torrubiella*. 4. Maciço de Baturité. I. Título.

CDD 577

ITALO DIEGO PAIVA ARRUDA

MANIPULAÇÃO COMPORTAMENTAL DA ARANHA *Macrophyes pacoti* (Araneae:
Anyphaenidae) PELO FUNGO ARANEOPATOGÊNICO *Gibellula* sp. (Hypocreales:
Cordycipitaceae)

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Jober Fernando Sobczak (Orientador)

Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira (UNILAB)

Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Christiana Mara de Assis Faria

Universidade Federal do Ceará (UFC)

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Lidiania e Arnaldo (*in memoriam*) por sempre me apoiarem e incentivarem nos meus estudos e nas minhas decisões na vida.

À minha irmã Beatriz, pelas companhias durante todos os dias e conversas sobre assuntos aleatórios em momentos de descontração.

À minha amada avó Teresa Neuma, que me apoia e incentiva em tudo o que eu faço, sempre com o maior carinho de vó que ela possui.

À minha amada avó Auri, que me deu o maior apoio e carinho durante os campos dessa pesquisa, inclusive fornecendo abrigo e alimentação para mim e toda equipe do EcoLab na sua casa na Serra de Pacoti-CE.

À minha amada e querida namorada Juliana, que sempre me apoiou e me ajudou desde quando eu ainda estava estudando para o processo seletivo do mestrado e me acompanhou em todos os momentos importantes da minha vida desde que estamos juntos.

Aos meus amigos do EcoLab, que me acompanham diversas vezes aos campos dessa pesquisa, inclusive nos dias que acampamos na floresta, nos dias que fomos à campo durante a noite e todas as vezes que juntos, um passo de cada vez, construímos essa pesquisa com muito profissionalismo, mas também com bons momentos de descontração.

Ao meu querido orientador Jober Fernando Sobczak, pela excelente orientação, por todo o apoio durante a realização dessa pesquisa, além de todos os ensinamentos e grande paciência em me ajudar na elaboração desse trabalho.

Ao querido German Villanueva-Bonilla, pela imensa paciência ao corrigir o texto e pelas valiosas sugestões que ajudaram muito no intuito de melhorar a estrutura dele.

Ao PPGERN pela oportunidade de estudar em umas das melhores universidades do Brasil, que é a Universidade Federal do Ceará – UFC.

Aos amigos do PPGERN que direta ou indiretamente me ajudaram ao longo desses 2 anos, principalmente durante as disciplinas.

Ao Sítio São Luís e seus responsáveis que sempre foram receptivos às nossas demandas e permitiram nosso acesso à área de estudo.

À FUNCAP e ao INCT Hympar Sudeste que financiaram essa pesquisa e permitiram que a mesma fosse uma realidade.

À UFC e à CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho.

RESUMO

Os parasitas possuem grande importância para o funcionamento das comunidades e ecossistemas, podendo influenciar na dinâmica populacional de seus hospedeiros, bem como agir na persistência dessas espécies nos ecossistemas, através de seus efeitos patogênicos. Dentre os fungos entomopatogênicos, existem espécies que infectam aranhas, e há indícios de que esses parasitas também podem manipular o comportamento de suas hospedeiras. No presente estudo relatamos pela primeira vez a interação entre o fungo araneopatogênico *Gibellula* sp. e a aranha *Macrophyes pacoti* (Anyphaenidae) além de investigar a manipulação comportamental da aranha pelo fungo. Também investigamos como o regime de chuvas afeta a interação entre o fungo parasita e a aranha hospedeira. A pesquisa foi realizada em uma área de mata localizada em Pacoti-CE, onde foram delimitadas cinco parcelas amostrais. Nessas parcelas, mensalmente e durante um ano, foi feita uma busca ativa das aranhas *M. pacoti* na vegetação localizada dentro da parcela. Para cada indivíduo observado, foi registrado se estava ou não infectado, o hábito da planta na qual estava a aranha, além da altura em relação ao solo. Foram registradas 2.565 aranhas, das quais 700 indivíduos estavam mortos e infectados e 1.865 indivíduos não estavam infectados. Os nossos resultados corroboraram a nossa hipótese de que o fungo induz uma segregação vertical na população de aranhas, induzindo as aranhas infectadas a ficarem em maiores alturas do que as não infectadas, sendo uma possível maneira de dispersão dos esporos dos fungos, o que possibilitaria a infecção de novas aranhas. Além disso os nossos resultados também confirmam a relação positiva entre o período de chuvas e a maior quantidade de aranhas parasitadas e a taxa de parasitismo, sugerindo que os fatores abióticos do ambiente, assim como as chuvas, exercem fortes influências na frequência das interações de parasitismo entre fungos e aranhas.

Palavras-chave: Manipulação de Hospedeiros. Fungos Entomopatogênicos. *Torrubiella*. Maciço de Baturité.

ABSTRACT

Parasites are of great importance for the functioning of communities and ecosystems, and can influence the population dynamics of their hosts, as well as act on the persistence of these species in ecosystems, through their pathogenic effects. Among entomopathogenic fungi, there are species that infect spiders, and there are indications that these parasites can also manipulate the behavior of their hosts. In the present study we report for the first time the interaction between the araneopathogenic fungus *Gibellula* sp. and the spider *Macrophyes pacoti* (Anyphaenidae) in addition to investigating the behavioral manipulation of the spider by the fungus. We also investigated how the rainfall affects the interaction between the parasitic fungus and the host spider. The research was carried out in a forest area located in Pacoti-CE, where five sample plots were delimited. In these plots, monthly and for a year, an active search of the *M. pacoti* spiders was made in the vegetation located inside the plot. For each individual observed, it was registered whether or not it was infected, the habit of the plant in which the spider was, in addition to the height in relation to the soil. 2,565 spiders were registered, of which 700 individuals were dead and infected and 1,865 individuals were not infected. Our results corroborated our hypothesis that the fungus induces vertical segregation in the spider population, inducing infected spiders to be at higher heights than uninfected ones, being a possible way of dispersing the spores of the fungi, which would allow the infection of new spiders. In addition, our results also confirm the positive relationship between the rainy season and the greater number of parasitic spiders and the parasitism rate, suggesting that the abiotic factors of the environment, as well as the rainfall, have a strong influence on the frequency of parasitism interactions between fungi and spiders.

Keywords: Host Manipulation. Entomopathogenic fungi. *Torrubiella*. Massif of Baturité.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	7
2	MATERIAL E MÉTODOS	10
2.1	Área de estudo.....	10
2.2	Interação fungo-aranha e manipulação comportamental.....	11
2.3	Frequência da interação parasítica fungo-aranha	11
2.4	Análise de dados.....	12
3	RESULTADOS	13
3.1	Interação fungo-aranha.....	13
3.2	Manipulação comportamental.....	15
3.3	Frequência da interação parasítica fungo-aranha.....	16
4	DISCUSSÃO	19
4.1	Interação fungo-aranha e manipulação comportamental.....	19
4.2	Frequência da interação parasítica fungo-aranha.....	21
5	CONCLUSÃO	23
	REFERÊNCIAS	24

1 INTRODUÇÃO

Os parasitas possuem grande importância para o funcionamento das comunidades e ecossistemas, podendo influenciar na dinâmica populacional de seus hospedeiros, bem como agir na persistência dessas espécies nos ecossistemas, através de seus efeitos patogênicos (HATCHER; DICK; DUNN, 2012; LEFÈVRE et al., 2009). Algumas espécies de parasitas possuem a habilidade de manipular o comportamento de seus hospedeiros, no intuito de obter algum benefício, a fim de completarem os seus ciclos de vida, que quase sempre são complexos com a presença de um ou mais hospedeiros intermediários (MOORE, 1984; POULIN; BRODEUR; MOORE, 1994).

Os fungos entomopatogênicos vêm se destacando enquanto grupo de parasitas que manipulam o comportamento de seus hospedeiros, tendo alguns exemplos já estudados, envolvendo moscas (ELYA et al., 2018), besouros (STEINKRAUS; HAJEK; LIEBHERR, 2017), ácaros (TRANDEM et al., 2015) e, principalmente, formigas, que são conhecidas popularmente como “formigas-zumbis” e são bons modelos para estudos envolvendo manipulação de hospedeiros (ANDERSEN et al., 2009; DE BEKKER, 2019; HUGHES et al., 2011; PONTOPPIDAN et al., 2009). As “formigas-zumbis” podem ser consideradas um dos casos mais emblemáticos de manipulação de hospedeiros por parasitas, em que os fungos do complexo gênero *Ophiocordyceps* infectam formigas da tribo Camponotini (ARAÚJO et al., 2015; ARAÚJO; HUGHES, 2016). Nesse caso, as formigas, depois de serem infectadas pelos esporos dos fungos, começam a expressar comportamentos diferentes das formigas normais (HUGHES et al., 2011). Um dos comportamentos documentados por formigas infectadas é o de abandono da colônia e descida na vegetação, de modo que elas se prendem pelas mandíbulas nas folhas, no chamado “aperto da morte”, que ocorre porque o fungo atrofia os músculos mandibulares das formigas (HUGHES et al., 2011). As formigas, ao se prenderem na vegetação, se instalam na superfície abaxial das folhas de arbustos ou árvores, local esse onde o fungo encontra melhores condições para dispersar seus esporos (ANDERSEN et al., 2009; PONTOPPIDAN et al., 2009).

Dentre os fungos entomopatogênicos, existem espécies que infectam aranhas, também chamados de fungos araneopatogênicos, e há indícios de que esses parasitas também podem manipular o comportamento de suas hospedeiras, tornando-as “aranhas-zumbi”, assim como o caso das formigas (EVANS, 2013; EVANS; SAMSON, 1987; HUGHES et al., 2016). Registros de aranhas sendo infectadas por fungos são abundantes, mas até o momento nenhum desses

estudos testou a possibilidade da manipulação comportamental das aranhas infectadas (BRESCOVIT et al., 2019; COSTA, 2014; EVANS, 2013; EVANS; SAMSON, 1987; HUGHES et al., 2016). Dentre os fungos araneopatogênicos, alguns são considerados específicos de aranhas, sendo os mais conhecidos agrupados nos gêneros *Torrubiella*, que compreende o estágio teleomórfico sexual, e *Gibellula*, que representam o estágio anamórfico assexual, ambos incluídos na família Cordycipitaceae (JOHNSON et al., 2009).

Para o Brasil, podemos citar dois trabalhos que foram executados de taxonomia de fungos em aranhas, são os trabalhos de Samson e Evans (1992) descrevendo espécies de *Gibellula* Cavara e mais recentemente Costa (2014), que encontrou 79 aranhas pertencentes a 10 famílias todas elas infectadas por nove espécies de *Gibellula*, das quais cinco eram espécies novas. Com uma abordagem mais ecológica Gonzaga, Leiner e Santos (2006) descreveram *Gibellula pulchra* parasitando a aranha *Helvibis longicauda* Keyserling, 1891 (Araneae: Theridiidae). Diversos registros foram feitos de aranhas sendo infectadas por *Gibellula*, mas em sua maioria tendo uma abordagem mais restrita a caracteres morfológicos dos fungos, com exceção do último trabalho publicado por Brescovit et al. (2019) que descreveram uma nova espécie de aranha da família Anyphaenidae, registrando também a interação entre esta espécie e o fungo araneopatogênico *Gibellula* sp. (ROTH; VAN VOOREN, 2016; SAVIĆ et al., 2016; SELÇUK; HÜSEYİN; GAFF AROĞLU, 2004).

A família Anyphaenidae está representada por aranhas caçadoras errantes de pequeno a médio porte. O grupo é relativamente uniforme e bem definido, morfológicamente e geograficamente (RAMÍREZ, 2003). A maior diversidade de Anyphaenidae ocorre no Novo Mundo, especialmente na América do Sul, com 29 gêneros endêmicos (WORLD SPIDER CATALOG, 2020). Atualmente, essa família está composta por 56 gêneros e 572 espécies descritas (WORLD SPIDER CATALOG, 2020). O gênero *Macrophyes* Pickard-Cambridge, 1893, contém 6 espécies descritas ocorrendo desde México até Argentina (WORLD SPIDER CATALOG, 2020). As espécies *M. jundiai* e *M. pacoti* apresentam uma distribuição restrita no Brasil (BRESCOVIT, 1993; BRESCOVIT et al., 2019). Atualmente, estudos feitos com aranhas desse gênero são restritos a descrição de novas espécies em que praticamente nada é mencionado sobre aspectos ecológicos/biológicos (BRESCOVIT, 1992, 1993). Interações entre Anyphaenidae e fungos araneopatogênicos são escassos devido à dificuldade de identificar corretamente a aranha hospedeira visto que ela fica completamente coberta pelo fungo parasita (HUGHES et al., 2016). No entanto, nos poucos registros feitos e reportado que Anyphaenidae representa uma das famílias de aranhas parasitadas por *Gibellula* mais frequente nos inventários, sendo a espécie *Iguarima sensoria* Keyserling, 1891 a mais comumente identificada (COSTA,

2014; HUGHES et al., 2016).

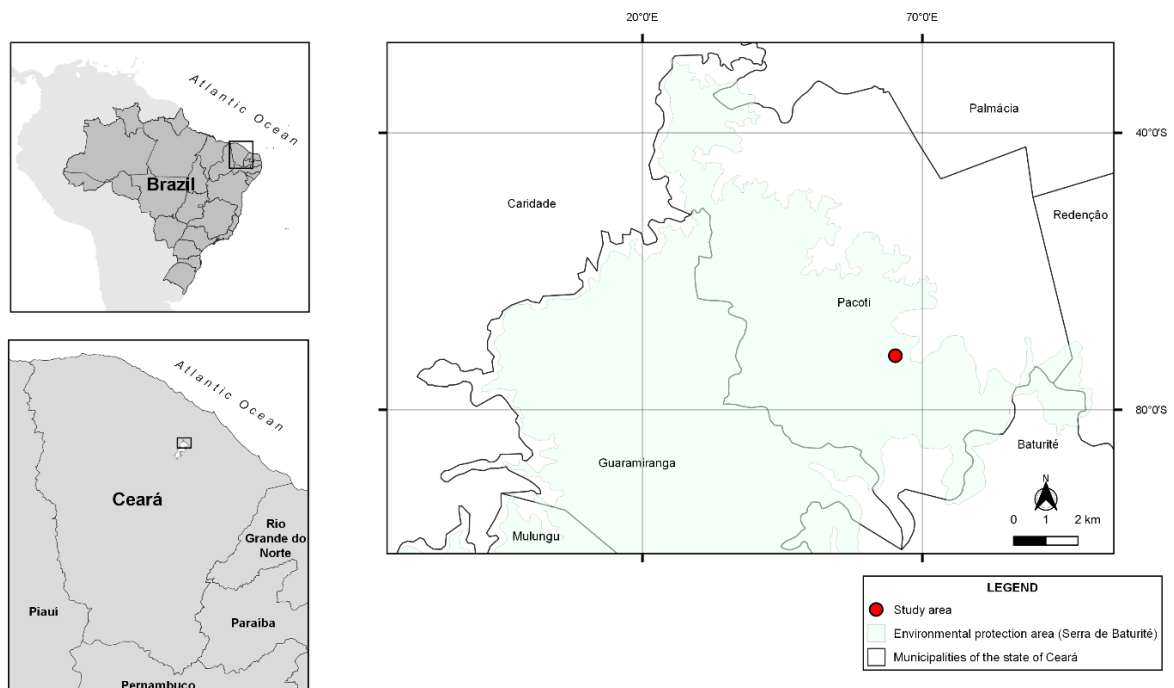
Em um dos remanescentes de Mata Atlântica, registramos várias aranhas da espécie *Macrophyes pacoti* Brescovit, Oliveira, J. C. M. S. M. Sobczak e J. B. Sobczak, 2019 infectadas pelo fungo *Gibellula* sp em diferentes tipos de plantas. Os objetivos desse estudo foram: (1) descrever a história natural da interação de parasitismo entre a aranha *M. pacoti* e o fungo *Gibellula* sp., (2) investigar um novo caso de manipulação comportamental da aranha hospedeira pelo fungo parasita, (3) avaliar se o regime de chuvas influencia a abundância de aranhas infectadas e a taxa de parasitismo do fungo araneopatogênico. As nossas hipóteses são que as aranhas infectadas pelos fungos são induzidas à uma segregação vertical na vegetação e que a taxa de parasitismo, bem como a abundância de aranhas infectadas pelo fungo são afetadas pela mudança no regime de chuvas ao longo do ano. Nós esperamos que os valores médios de altura de aranhas infectadas são maiores quando comparados com os valores médios da altura de aranhas não infectadas. Assim, aranhas infectadas pelo fungo serão encontradas em locais mais acima na vegetação em comparação com as aranhas não-infectadas, possibilitando uma maior dispersão de esporos, aumentando, assim, a transmissão para novos hospedeiros, no intuito de concluir seus ciclos de vida. Nós esperamos também que a abundância de aranhas infectadas e taxa de parasitismo serão maiores no período do ano de maior precipitação, devido à alta umidade no ambiente que beneficiaria o desenvolvimento do fungo araneopatogênico.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A pesquisa foi realizada em uma área de floresta da APA (Área de Proteção Ambiental) da Serra de Baturité, Ceará, Brasil. Nessa área, predomina vegetação típica da Mata Atlântica (OLIVEIRA; ARAÚJO, 2007), sendo esta classificada como Mata Úmida e Mata Seca do Cristalino (MORO et al., 2015), também chamadas, respectivamente, de Floresta Estacional Sempre-Verde Montana e Floresta Estacional Semidecidual Montana (IBGE, 2012). O clima da região é tropical quente subúmido. A temperatura média anual varia entre 19 e 22°C e a precipitação média anual é de 1500 mm (SEMACE, 2010). Na região da APA da Serra de Baturité, foi selecionada uma área da região conhecida como Mata do Purgatório (Fig.1) ($4^{\circ} 13' 21.10''$ S, $38^{\circ} 53' 35.80''$ W), localizada no Sítio São Luís, no município de Pacoti-CE.

Figura 1 - Localização da área de estudo no município de Pacoti, na Área de Proteção Ambiental da Serra de Baturité, localizada no estado do Ceará, Brasil.



Fonte: Elaborado pelo autor.

2.2 Interação fungo-aranha e manipulação comportamental

Na área de estudo, cinco parcelas amostrais foram demarcadas com tamanho de 10x10m (100m²) distantes umas das outras em 100m. Nessas parcelas, mensalmente e durante um ano, foi feita a busca ativa e minuciosa de indivíduos de *M. pacoti* infectados ou não por fungos *Gibellula* sp. ao longo da vegetação, principalmente nas folhas das árvores, desde o solo até a altura de 2,5m. Para cada aranha coletada era registrado se o indivíduo estava ou não infectado, além de registrar a altura em relação ao solo (cm) com o auxílio de trenas. As coletas foram realizadas nos períodos diurno, com esforço amostral de cinco pessoas por aproximadamente uma hora para cada parcela em cada mês, totalizando 60 horas de observações durante o período de um ano.

Como forma de coletar informações básicas sobre a história natural de *M. pacoti*, foram feitas observações focais de comportamento de aranhas não infectadas nos períodos diurno e noturno. No intuito de descrever o habitat das aranhas, foram coletados dados dos hábitos das plantas onde todas as aranhas foram encontradas (árvore, arbusto, herbácea, palmeira, liana e bambu). As coletas de observação focal totalizaram 35 horas de observação, sendo 25 diurnas e 10 noturnas.

As aranhas não infectadas foram armazenadas em álcool etílico 70% e posteriormente encaminhadas para a coleção do Instituto Butantan – SP. As aranhas infectadas foram armazenadas e colocadas em dessecador com sílica gel, identificadas através de caracteres morfológicos por especialistas e posteriormente depositadas no Herbário da Universidade Federal da Lusofonia Afro-Brasileira – UNILAB.

2.3 Frequência da interação parasítica fungo-aranha

Nas cinco parcelas amostrais, durante um ano (período de setembro de 2018 até agosto de 2019), foram contabilizados os indivíduos de *M. pacoti*, infectados ou não por fungos *Gibellula* sp. Ao longo das coletas, foi colocado uma fita colorida de marcação para cada aranha, com a sua devida numeração. A marcação foi importante, pois permitiu evitar o registro repetido da mesma aranha em vários meses, como sendo uma nova aranha infectada. O esforço amostral foi de 60 horas de observações durante o período de estudo. Para estimar a taxa de parasitismo “Tp” em cada mês de amostragem, foi dividido o número de aranhas infectadas entre o número

total de aranhas (infectadas ou não). Posteriormente, o valor obtido foi multiplicado por 100 para conhecer a porcentagem de parasitismo por mês:

$$Tp = \left(\frac{nap}{nta} \right) * 100$$

Onde “nap” é o número de aranhas infectadas por mês, “nta” é o número total de aranhas por mês.

2.4 Análise de dados

Para testar se aranhas infectadas por fungos são induzidas a uma segregação vertical na vegetação, comparamos a altura média entre aranhas infectadas e não infectadas pelo fungo utilizando modelos lineares generalizados (GLM) com uma distribuição de Poisson. Para o teste, os valores médios de altura em relação ao solo (cm) de aranhas infectadas e não infectadas foram considerados como a variável resposta e a condição de parasitismo (infectada ou não infectada) foi considerada a variável explanatória. Para esta análise, foram consideradas somente as aranhas, infectadas ou não, encontradas em árvores, por ser o hábito de planta mais frequente entre as aranhas registradas.

Para saber se a abundância de aranhas infectadas difere entre os meses amostrados, foi utilizado o Teste G de frequência. Posteriormente, para verificar se existem picos marcados de aranhas infectadas ao longo do ano, foram feitos histogramas circulares e foi utilizada estatística circular usando o teste de uniformidade de Rayleigh, uma vez testada a normalidade circular dos dados no programa de estatística circular Oriana versão 4 (KOVACH, 2011; MORELLATO; ALBERTI; HUDSON, 2010). Logo, para analisar se a abundância de aranhas infectadas pelo fungo e a taxa de parasitismo varia em função do regime de chuvas ao longo do ano, foi utilizado o teste de correlação de Pearson e Spearman respectivamente, uma vez testada a normalidade dos dados usando o teste Shapiro–Wilk.

Os dados pluviométricos utilizados nesse estudo foram coletados pelo posto pluviométrico (Cod. 105 da Funceme - Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos) da cidade de Pacoti-CE. Esses dados foram utilizados para testar a hipótese 2.

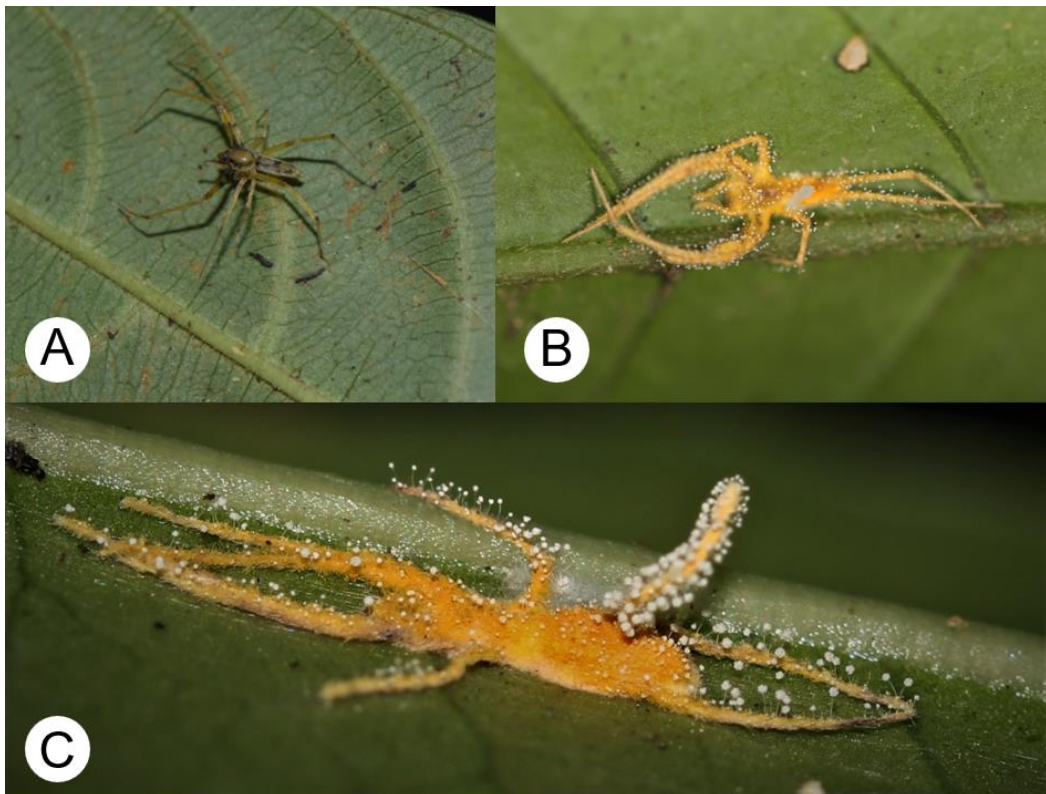
Para todas as análises, exceto as de estatística circular, foi utilizado o software de livre uso R (R CORE TEAM, 2019), com o auxílio dos pacotes “ggpubr” e “DescTools” (KASSAMBARA, 2019; SIGNORELL et al., 2019).

3 RESULTADOS

3.1 Interação fungo-aranha

No total, foram registradas nas parcelas amostrais 2.565 aranhas da espécie *M. pacoti*, das quais 1865 foram encontradas vivas (Fig. 2A). e 700 indivíduos estavam infectados pelo fungo *Gibellula* sp. (Fig. 2B-C). Quanto ao hábito das plantas onde as aranhas, de um modo geral, foram encontradas, a maioria foi em árvores (53.52%, n=1170), mas também em plantas herbáceas (23.38%, n=511) e palmeiras (20.27%, n=443), além de arbustos (1.14%, n=25), lianas (1.60%, n=35) e bambus (0.09%, n=2).

Figura 2 - A-C. *Macrophyes pacoti*. A. Indivíduo macho vivo de *M. pacoti*. B. Indivíduo morto com o corpo coberto por fungos *Gibellula* sp., em visão dorsal. C. Indivíduo morto com o corpo coberto por fungos *Gibellula* sp., em visão latero-dorsal.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Aranhas infectadas eram encontradas mortas com a parte ventral do corpo voltada para a folha e parte dorsal do corpo virada para o solo, sempre na superfície abaxial das folhas (Fig. 2B-C). O fungo, ao parasitar a aranha, cobre o corpo da mesma parcial ou integralmente com suas estruturas reprodutivas (Fig. 2C), começando do abdômen partindo para o cefalotórax da

aranha. Similar ao fungo descrito por Costa (2014) como *Gibellula* sp. 2 (a ser proposta como nova) em uma aranha da família Anyphaenidae, o fungo que nós registramos também cobre o hospedeiro por um micélio amarelo-dourado a alaranjado (Fig. 2B-C), sendo amarelo claro nas bordas fixando os hospedeiros às folhas. Possui micélio multiseptado, verrugoso, que se unem num enovelado de hifas dando origem aos sinêmios. Os sinêmios são espalhados por todo corpo do hospedeiro, com uma haste longa e robusta, de cor amarelo-dourado a alaranjado com conidióforos brancos formados apenas no ápice (Fig. 2B-C). Após a morte das aranhas, o fungo utiliza o corpo da aranha como substrato para crescimento e desenvolvimento de estruturas formadoras de esporos, que irão infectar novas aranhas.

Ao cobrir o corpo das aranhas, os fungos fazem com que as aranhas fiquem fixadas nas folhas das plantas através das hifas fúngicas que são projetadas para fora do corpo da aranha e ajudam nessa fixação. Mesmo após a morte das aranhas, os seus corpos continuam fixados nas folhas, mantendo a aranha numa posição esticada (Fig. 2B), onde seu abdômen e suas pernas mantêm esse suporte.

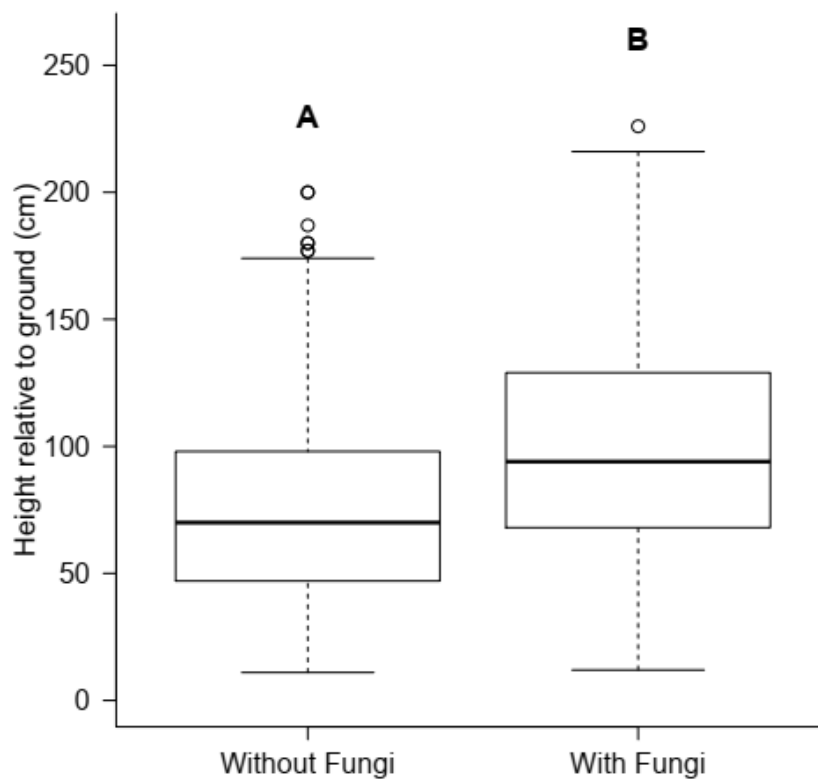
Nas observações de comportamento, constatamos que os indivíduos de *M. pacoti* são mais ativos no período da noite, e vivem durante o dia em abrigos de seda que se localizam na parte abaxial das folhas das árvores, sendo registradas ocasionalmente aranhas não infectadas nas mesmas folhas de aranhas infectadas. As aranhas infectadas são encontradas fora desses abrigos de seda. As aranhas vivas foram encontradas principalmente na região central das folhas, próximas à nervura central. Na região central da folha, é onde os abrigos de seda são construídos. Durante o dia, a aranha permanece a maior parte do tempo dentro do abrigo, saindo apenas em momentos em que outros artrópodes chegam próximo, como: formigas, borboletas, ácaros e outras aranhas. No comportamento de fuga dessa aranha, ela lança teias e “se joga” em direção ao solo e, logo após, volta para o abrigo e faz alguns reparos em sua estrutura. Durante o período da noite, em que são mais ativas, ficam levantando os pedipalpos quando mosquitos chegavam próximos à folha onde os abrigos estão.

A estrutura do abrigo de seda é similar à uma cama elástica fixada entre as estruturas de uma folha. Nesse abrigo, é onde a aranha permanece com o ventre voltado para o solo, ao contrário das aranhas infectadas que não são encontradas nos abrigos de seda, além de serem registradas em posições diferentes das aranhas não infectadas. Ao longo do tempo, a aranha fica rondando o abrigo de seda e fazendo uma espécie de manutenção ao longo dele. O abrigo acumula bastante umidade e algumas gotículas de água que são consumidas pela aranha. Uma questão interessante é que registramos que a ventania forte do ambiente faz com que as folhas onde os abrigos de seda estão fiquem a todo momento sendo viradas para cima.

3.2 Manipulação comportamental

As aranhas registradas, de maneira geral, ocorreram em uma altura média de 74.55 cm \pm 37.58 cm, variando de 5 a 240 cm. A altura média em relação ao solo das aranhas infectadas pelo fungo foi significativamente maior quando comparada à altura média das aranhas não infectadas (GLM: $Z=43.18$, $p < 0.0001$) (Fig. 3; Tabela 1).

Figura 3 - Comparação da altura média em relação ao solo entre aranhas infectadas e não infectadas pelo fungo araneopatogênico *Gibellula* sp. em árvores. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Tabela 1 – Dados comparativos da altura média em relação ao solo entre aranhas infectadas e não infectadas pelo fungo araneopatogênico *Gibellula* sp. em árvores.

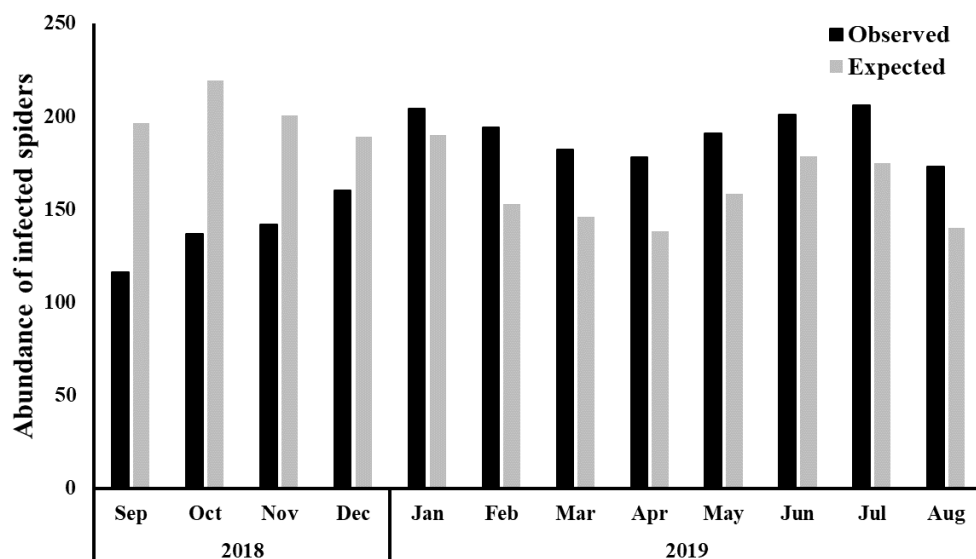
	Tree
Total sampling (n)	1170
Total average height (cm)	81,88 ± 38,79
Minimum height value (cm)	11
Maximum height value (cm)	226
Number of infected spiders	357
Number of non-infected spiders	813
Average height of infected spiders (cm)	99,17 ± 39,61
Average height of non-infected spiders (cm)	74,27 ± 35,90

Fonte: Elaborada pelo autor.

3.3 Frequência da interação parasítica fungo-aranha

A abundância de aranhas infectadas não variou significativamente ao longo do ano ($G = 59.638$; $df = 121$; $p\text{-value} = 0.97$). No entanto, nos meses de janeiro a dezembro a abundância de aranhas infectadas observadas foram maiores do que o esperado (Fig. 4).

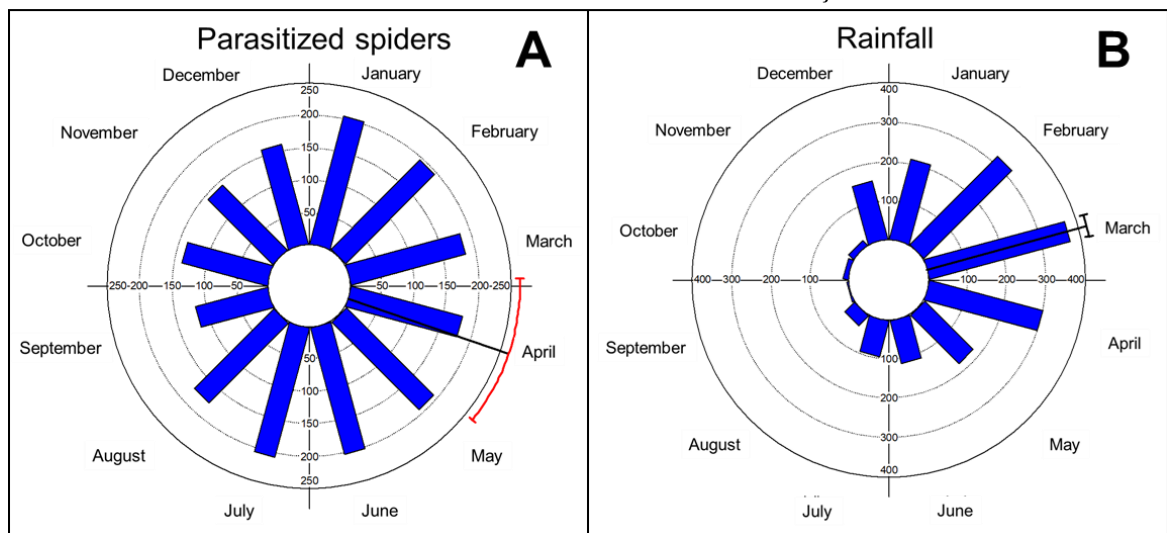
Figura 4 - Abundância observada e esperada de aranhas infectadas pelo fungo *Gibellula* sp. no período de setembro de 2018 a agosto de 2019.



Fonte: Elaborada pelo autor.

A abundância de *M. pacoti* infectada por *Gibellula* sp. se mostrou uniforme ao longo do ano, não havendo pico de abundância marcado ao longo do ano (Rayleigh Test: $z = 14.513$; $p = < 0.0001$) (Fig. 5A), sendo essa uniformidade dos dados também evidenciada pelo baixo valor do comprimento do vector r (0,083). Contudo, a precipitação anual não foi uniforme ao longo do ano, sendo registrado um pico de chuvas no período de março (Rayleigh Test: $z = 552.839$; $p = < 0.0001$) (Fig. 5B).

Figura 5 - Histogramas circulares de: A) abundância de *M. pacoti* infectadas por *Gibellula* sp. B) precipitação anual na área de estudo no período de setembro de 2018 a agosto de 2019 na APA da Serra de Baturité, CE, Brasil. A linha vetorial preta dentro do círculo indica o ângulo médio ou a direção média dos dados. A linha transversal do lado de fora do círculo indica o intervalo de confiança de 95%.

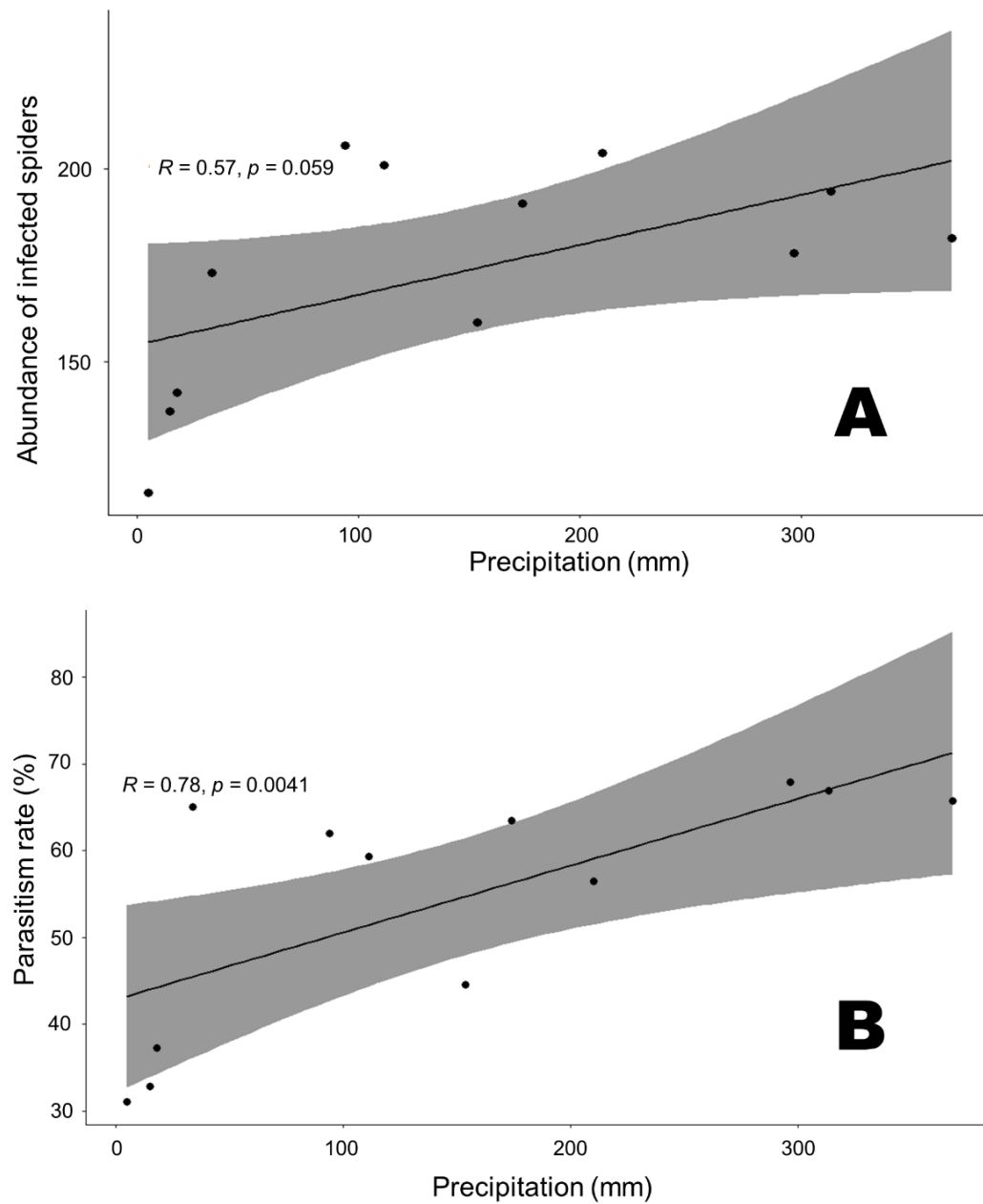


Fonte: Elaborado pelo autor.

A abundância de aranhas infectadas ao longo do ano, ao ser correlacionada com a quantidade de chuvas, mostrou uma relação positiva, ou seja, com o aumento de chuvas, há um aumento de aranhas infectadas pelo fungo. No entanto, a relação não se mostrou tão forte, sendo considerada positiva moderada ($R = 0.57$, $p = 0.059$) (Fig. 6A).

A taxa de parasitismo também esteve relacionada positivamente com as chuvas, mas neste caso a relação é considerada como forte por apresentar um coeficiente de correlação alto ($R = 0.78$, $p = 0.0041$) (Fig. 6B).

Figura 6 - Resultado do Coeficiente de Correlação entre: (A) abundância total de aranhas infectadas pelo fungo *Gibellula* sp. (Teste de Pearson) (B) Taxa de parasitismo de aranhas e a chuva registrada em cada mês desde setembro de 2018 até agosto de 2019 (Teste de Spearman). A área cinza indica o intervalo de confiança de 95%.



Fonte: Elaborada pelo autor.

4 DISCUSSÃO

O nosso estudo configura um dos primeiros trabalhos a apresentar um caso de manipulação comportamental de aranhas, induzidas por fungos araneopatogênicos, além de evidenciar como esta interação hospedeiro-parasita se vê influenciada pelo regime de chuvas. O estudo fornece três resultados chaves: (1) Primeiro, encontramos um padrão claro em que aranhas infectadas pelo fungo apresentaram, em média, valores maiores de altura quando comparados com os valores de altura de aranhas não infectadas, corroborando a nossa hipótese de manipulação comportamental pelo fungo parasita. (2) Segundo, este estudo fornece evidências de que os indivíduos de *M. pacoti* infectados por *Gibellula* sp. são encontrados em posições diferentes de indivíduos não infectados. (3) Terceiro, os nossos resultados também permitem confirmar a nossa hipótese que a abundância de aranhas infectadas, bem como a taxa de parasitismo, está correlacionada positivamente com a precipitação.

4.1 Interação fungo-aranha e manipulação comportamental

A manipulação do hospedeiro pelo parasita ou parasitoide é um comportamento amplamente distribuído entre diferentes taxa, como vírus, bactérias, fungos e artrópodes (HUGHES et al., 2016; MOORE, 2013). Os nossos resultados mostram que aranhas *M. pacoti* infectadas pelo fungo são encontradas nas plantas em alturas maiores que aranhas não infectadas. Este deslocamento vertical das aranhas infectadas provavelmente beneficia a dispersão e transmissão fúngica. Embora a vantagem do deslocamento vertical para o fungo não foi testada experimentalmente, resultados similares foram registrados em formigas do gênero *Camponotus* Mayr, 1861 que são infectadas por fungos entomopatogênicos do complexo *Ophiocordyceps unilateralis sensu lato* (ANDERSEN et al., 2009). No caso das formigas, o fungo, além de induzir a um deslocamento vertical na vegetação, induz as formigas a se prenderem através de suas mandíbulas na vegetação (“aperto da morte”), sendo um comportamento que não é típico de formigas não infectadas. Análogo ao “aperto da morte” em formigas, no nosso estudo as aranhas infectadas mortas foram encontradas em posição esticada, disposição que não foi registrada em aranhas vivas não infectadas. Provavelmente, essa posição auxilia na fixação pós-orte da aranha nas folhas ao aumentar a superfície de contato entre o indivíduo e o substrato o que, conseqüentemente, beneficiará a dispersão dos esporos do fungo. Essas mudanças comportamentais no hospedeiro, causada pela infecção fúngica pode fazer com que o fungo parasita tenha condições ótimas de crescimento e transmissão para outros

hospedeiros. Essas condições só são possíveis graças às mudanças fenotípicas causadas nos hospedeiros que são características marcantes em casos de fenótipos estendido por parasitas (GOPKO; MIKHEEV, 2019).

Presumimos que os esporos do fungo parasita podem ser dispersos ou pelo contato direto da aranha-saudável com a aranha-infectada ou por fatores abióticos como o vento. As formas de transmissão dos esporos de fungos parasitas são favorecidas pelo traço comportamental que é mudado nos hospedeiros, além da influência de fatores abióticos como vento, umidade, temperatura e luminosidade (SHANG; FENG; WANG, 2015). Por exemplo, plantas que são infectadas por fungos *Microbotryum violaceum sensu lato* têm seus ovários castrados e o pólen da planta substituído por esporos fúngicos que serão transmitidos e infectarão outras plantas através do contato de insetos polinizadores (SHYKOFF; KALTZ, 1998). Outro caso interessante são as lagartas de traça *Spodoptera exigua* Hübner, 1808 que vivem normalmente escondidas no solo, mas quando infectadas por baculovírus sobem nas copas das árvores onde morrem, derretem e liberam seus vírions que infectarão novas lagartas (VAN HOUTE; ROS; VAN OERS, 2014). Os peixes *Fundulus parvipinnis* Girard, 1854, conhecidos por “killifish”, são infectados por trematódeos *Euhaplorchis californiensis* Martin, 1950 que manipulam o comportamento desses peixes de um modo a ocorrer a transmissão trófica do parasita (LAFFERTY; MORRIS, 1996; POULIN, 2010). Nesse caso dos “killifish”, os peixes, infectados por trematódeos, são 31 vezes mais suscetíveis à predação por aves do que peixes não infectados. Os peixes infectados ficam mais visíveis na água do que os não infectados, fazendo com que sejam mais facilmente predados, favorecendo a transmissão trófica dos trematódeos do hospedeiro intermediário, peixe, para o hospedeiro definitivo, ave (LAFFERTY; MORRIS, 1996). No nosso estudo, também registramos aranhas não infectadas nas mesmas folhas de aranhas infectadas, podendo ser uma possível forma de exposição dessas aranhas à esporos do fungo através do toque ou até mesmo através do forrageamento na busca de alimento. Além disso, registramos as folhas, onde os abrigos de seda estavam, sendo viradas constantemente pelo vento forte, sendo um fator que poderia influenciar abioticamente na dispersão de esporos do fungo parasita, bem como uma outra forma de exposição de aranhas não infectadas a esses esporos, que podem formar verdadeiros cemitérios de aranhas infectadas mortas, dada a alta taxa de parasitismo ao longo do ano nos locais onde ocorrem essas interações, assim como é observado no caso de formigas (PONTOPPIDAN et al., 2009). Nesse contexto, entender o comportamento dos animais não infectados é crucial, pois somente após uma vasta compreensão dos seus hábitos é possível identificar as variações de comportamento em comparação com os animais infectados e, conseqüentemente, a descoberta de novos exemplos

de fenótipo estendido por parasitas, como esse caso de aranhas-zumbis (HUGHES, 2014; HUGHES et al., 2016).

A manipulação comportamental em aracnídeos é um tópico relativamente pouco explorado onde se conhecem poucos estudos de interação hospedeiro-parasita. Em ácaros, por exemplo, os machos da espécie de ácaro *Tetranychus urticae* Koch, 1836 preferem ninfas de fêmeas mortas pelo fungo parasita *Neozygites floridana* Weiser e Muma do que ninfas de fêmeas saudáveis. O macho dessa espécie de ácaro “sequestra” essas ninfas até elas se tornarem adultas para terem preferência no primeiro acasalamento com as fêmeas. Nesse caso, há a manipulação do comportamento sexual do hospedeiro, que se infecta e adquire o fungo parasita através do toque de interesse reprodutivo que é feito nas fêmeas (TRANDEM et al., 2015). Em aranhas, as interações entre vespas e aranhas parasitoides são um fenômeno bem conhecido. Sabe-se que algumas vespas da família Ichneumonidae, do grupo de gêneros *Polysphincta* (GAULD; DUBOIS, 2006) atuam exclusivamente como ectoparasitóide koinobionte em vários grupos de aranhas (por exemplo, SOBCZAK et al., 2017). As larvas dessas vespas parasitoides induzem as aranhas a produzirem teias diferentes das comuns. Essas teias modificadas são tridimensionais e servem de suporte para o desenvolvimento dessas larvas que se tornarão vespas adultas (EBERHARD, 2000). Nesses casos, assim como no presente estudo da interação de parasitismo aranha-fungo, o parasita induz o hospedeiro a mudar seu comportamento e/ou habitat para fornecer melhores condições de desenvolvimento para o parasita.

4.2 Frequência da interação parasítica fungo-aranha

A população de *M. pacoti* infectada por *Gibellula* sp., apesar de se manter relativamente equilibrada ao longo do ano, tem um aumento significativo com o aumento das chuvas. Da mesma forma, a taxa de parasitismo também apresenta correlação positiva com o regime de chuvas. Similarmente, Pontoppidan et al. (2009) observaram um pico na densidade média de formigas zumbis/m² durante a estação chuvosa na Tailândia, sendo esse aumento correlacionado com a temperatura, umidade e a cobertura vegetal dos locais de amostragem, que chegaram a ter uma densidade de até 26 formigas mortas/m². Ainda na Tailândia, outro estudo observou uma correlação significativa entre a quantidade de chuvas e o número de novas formigas mortas por *O. unilateralis* encontradas nos locais de amostragem após um período de um mês do início das chuvas, mostrando que a ocorrência desse fungo em formigas pode seguir um padrão sazonal (MONGKOLSAMRIT et al., 2012). Na floresta amazônica, em um período de 14 meses, também foi registrado aumento na abundância de formigas infectadas por *O.*

unilateralis em maiores alturas em relação ao solo durante o período do ano de maior precipitação e de maior umidade relativa do ar (CARDOSO NETO; LEAL; BACCARO, 2019). Todos esses estudos sugerem que os fatores abióticos do ambiente exercem fortes influências na frequência das interações de parasitismo entre fungos e artrópodes, assim como registramos em nosso estudo.

Os fungos são considerados como um importante inimigo natural das aranhas, sendo reconhecido como um importante fator de mortalidade (NENTWIG, 1985). Sabe-se que os fungos infectam diversas espécies de aracnídeos, exercendo grande influência na dinâmica populacional desses animais, tendo estudos principalmente com ácaros, mas notáveis registros com aranhas, opiliões e ambliquídeos (GIBBONS et al., 2019; SHRESTHA et al., 2019; SMITLEY; KENNEDY; BROOKS, 1986). No Brasil, em uma região de mata atlântica, assim como no nosso estudo, foram registradas 79 aranhas infectadas por fungos do gênero *Gibellula* sp. As aranhas infectadas pertenciam a 10 famílias, Anyphaenidae, Araneidae, Corinnidae, Linyphiidae, Pholcidae, Salticidae, Sparassidae, Theridiidae, Thomisidae, Zodariidae, havendo uma alta taxa de parasitismo em aranhas da família Pholcidae (26,6%) e Anyphaenidae (25,3%) (COSTA, 2014). Dessa forma, podemos inferir que os fungos podem causar algum impacto na população de aranhas através do parasitismo, além de exercerem o papel de manipuladores comportamentais, no intuito de garantir a sua aptidão reprodutiva. Esses impactos populacionais fazem parte das implicações ecológicas da manipulação fenotípica, que faz com que os hospedeiros manipulados sejam frequentemente abundantes, tendo grandes impactos na população, comunidade e ecossistema (WEINERSMITH; FAULKES, 2014).

Como perspectivas futuras de estudos, sugerimos estudos focados no comportamento de aranhas não infectadas e possíveis aranhas infectadas pelo fungo, elucidando os sintomas causados pelo fungo na aranha, assim como já foi feito para as formigas zumbis (HUGHES et al., 2011). Além disso, é importante entender a influência de outros fatores como temperatura, umidade, luminosidade no desenvolvimento dos fungos, relacionando esses fatores à dinâmica da infecção aranha-fungo ao longo do tempo. O entendimento da preferência dos fungos parasitas quanto ao tamanho e sexo dos hospedeiros são traços que também podem ser investigados, além da possibilidade de se induzir infecções experimentais em laboratório. Estudos futuros podem ser feitos para entender a amplitude do impacto que os fungos parasitas podem exercer na população e até nas comunidades de aranhas, elucidando a diversidade de interações existentes entre aranhas e fungos, dada a conhecida especificidade dessas interações (EVANS, 2013).

5 CONCLUSÃO

Esse estudo se destaca por ser um novo registro da interação entre aranhas e fungos araneopatogênicos, bem como um novo caso de parasitas que manipulam seus hospedeiros. Além disso, constatamos uma correlação positiva entre o regime de precipitação e a dinâmica temporal da infecção de aranhas por fungos, enfatizando os fungos como potenciais agentes de controle populacional das aranhas. Conseguimos identificar traços como a diferença de altura onde as aranhas são encontradas e aspectos comportamentais dos hospedeiros que são mudados por influência da infecção dos fungos parasitas, mostrando que também temos aranhas zumbis, além do caso de formigas zumbis. Dessa forma, abrimos o leque para a investigação de novos exemplos de aranhas que possuem seu comportamento manipulado por fungos. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides (HYMPAR-CNPq/FAPESP/CAPES) e da FUNCAP– BPI proc. BP3-00139-00186.01.00/18. Gostaríamos de agradecer ao Prof. Dr. João Paulo Machado de Araújo pela identificação das espécies de fungos parasitas e à senhora Cláudia Maria M.B. de Goes, do Sítio São Luís, Pacoti-CE, por conceder acesso à área de estudo.

REFERÊNCIAS

- ANDERSEN, S. B. et al. The Life of a Dead Ant: The Expression of an Adaptive Extended Phenotype. **The American Naturalist**, v. 174, n. 3, p. 424–433, set. 2009.
- ARAÚJO, J. P. M. et al. Unravelling the diversity behind the *Ophiocordyceps unilateralis* (Ophiocordycipitaceae) complex: Three new species of zombie-ant fungi from the Brazilian Amazon. **Phytotaxa**, v. 220, n. 3, p. 224, jul. 2015.
- ARAÚJO, J. P. M.; HUGHES, D. P. Chapter One - Diversity of Entomopathogenic Fungi: Which Groups Conquered the Insect Body? In: LOVETT, B.; LEGER, R. J. ST. (Eds.). **Genetics and Molecular Biology of Entomopathogenic Fungi**. Advances in Genetics. Cambridge: Academic Press, 2016. v. 94. p. 1–39.
- BRESCOVIT, A. D. Revisão das aranhas do gênero *Macrophyes* O. Pickard-Cambridge, da região Neotropical (Araneae, Anyphaenidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 36, n. 1, p. 101–106, 1992.
- BRESCOVIT, A. D. Novas espécies do gênero *Macrophyes* O. P.-Cambridge da região Neotropical (Araneae, Anyphaenidae). **Iheringia. Série Zoologia**, v. 75, p. 113–116, 1993.
- BRESCOVIT, A. D. et al. *Macrophyes pacoti* n. sp. (Araneae: Anyphaenidae) from Brazilian Atlantic Forest, with notes on an araneopathogenic fungus. **Zootaxa**, v. 4629, n. 2, p. 294–300 2019.
- CARDOSO NETO, J. A.; LEAL, L. C.; BACCARO, F. B. Temporal and spatial gradients of humidity shape the occurrence and the behavioral manipulation of ants infected by entomopathogenic fungi in Central Amazon. **Fungal Ecology**, v. 42, p. 1–10, dez. 2019.
- COSTA, P. P. ***Gibellula* spp. associadas a aranhas da Mata do Paraíso, Viçosa-MG**. 2014. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola) - Departamento de Microbiologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2014. Disponível em: <https://www.locus.ufv.br/handle/123456789/5370>. Acesso em: 20 fev. 2019.
- DE BEKKER, C. *Ophiocordyceps*–ant interactions as an integrative model to understand the molecular basis of parasitic behavioral manipulation. **Current Opinion in Insect Science**, v. 33, p. 19–24, jun. 2019.
- EBERHARD, W. G. Spider manipulation by a wasp larva. **Nature**, v. 406, p. 255–256, 2000.
- ELYA, C. et al. Robust manipulation of the behavior of *Drosophila melanogaster* by a fungal pathogen in the laboratory. **eLife**, v. 7, p. 1–34, jul. 2018.
- EVANS, H. C. Fungal Pathogens of Spiders. In: NENTWIG, W. (Ed.). **Spider Ecophysiology**. Berlin: Springer, 2013. p. 107–121.
- EVANS, H. C.; SAMSON, R. Fungal pathogens of spiders. **Mycologist**, v. 1, n. 4, p. 152–159, out. 1987.
- GAULD, I. D.; DUBOIS, J. Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera:

Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. **Systematic Entomology**, v. 31, n. 3, p. 529–564, jul. 2006.

GIBBONS, A. T. et al. Amblypygid-fungal interactions: The whip spider exoskeleton as a substrate for fungal growth. **Fungal Biology**, v. 123, n. 7, p. 497–506, jul. 2019.

GONZAGA, M. O.; LEINER, N. O.; SANTOS, A. J. On the sticky cobwebs of two theridiid spiders (Araneae: Theridiidae). **Journal of Natural History**, v. 40, n. 5–6, p. 293–306, maio 2006.

GOPKO, M. V.; MIKHEEV, V. N. Parasitic Manipulations of the Host Phenotype: Effects in Internal and External Environments. **Biology Bulletin Reviews**, v. 9, n. 1, p. 1–28, jan. 2019.

HATCHER, M. J.; DICK, J. T. A.; DUNN, A. M. Diverse effects of parasites in ecosystems: Linking interdependent processes. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 10, n. 4, p. 186–194, 2012.

HUGHES, D. P. et al. Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. **BMC Ecology**, v. 11:13, p. 1–10, 2011.

HUGHES, D. P. On the Origins of Parasite-Extended Phenotypes. **Integrative and Comparative Biology**, v. 54, n. 2, p. 210–217, jul. 2014.

HUGHES, D. P. et al. Chapter Eleven - From So Simple a Beginning: The Evolution of Behavioral Manipulation by Fungi. In: LOVETT, B.; LEGER, R. J. ST. (Eds.). **Genetics and Molecular Biology of Entomopathogenic Fungi**. Advances in Genetics. Cambridge: Academic Press, 2016. v. 94, p. 437–469.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. 2. ed. Rio de Janeiro: IBGE, 2012. Disponível em: <https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>. Acesso em: 20 abr. 2019.

JOHNSON, D. et al. Systematics and evolution of the genus *Torrubiella* (Hypocreales, Ascomycota). **Mycological Research**, v. 113, n. 3, p. 279–289, mar. 2009.

KASSAMBARA, A. **ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots**, 2019. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=ggpubr>. Acesso em: 20 nov. 2019.

KOVACH, W. . **Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 4**. Kovach Computing Services Pentraeth, Wales, U.K., 2011.

LAFFERTY, K. D.; MORRIS, A. K. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1390–1397, 1996.

LEFÈVRE, T. et al. The ecological significance of manipulative parasites. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 1, p. 41–48, jan. 2009.

MONGKOLSAMRIT, S. et al. Life cycle, host range and temporal variation of *Ophiocordyceps unilateralis/Hirsutella formicarum* on Formicine ants. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 111, n. 3, p. 217–224, nov. 2012.

- MOORE, J. Parasites that Change the Behavior of their Host. **Scientific American**, v. 250, n. 5, p. 108–115, maio 1984.
- MOORE, J. An overview of parasite-induced behavioral alterations - and some lessons from bats. **The Journal of Experimental Biology**, v. 216, n. 1, p. 11–17, jan. 2013.
- MORELLATO, L. P. C.; ALBERTI, L. F.; HUDSON, I. L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: HUDSON, I. L.; M. R. KEATLEY (Eds.). **Phenological research**. Dordrecht: Springer, 2010. p. 339–359.
- MORO, M. F. et al. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, v. 66, n. 3, p. 717–743, set. 2015.
- NENTWIG, W. Parasitic fungi as a mortality factor of spiders. **The Journal of Arachnology**, v. 13, n. 2, p. 272–274, 1985.
- OLIVEIRA, T. S. DE; ARAÚJO, F. S. DE. **Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará**. Fortaleza: Edições UFC; COELCE, 2007.
- PONTOPPIDAN, M.-B. et al. Graveyards on the Move: The Spatio-Temporal Distribution of Dead *Ophiocordyceps*-Infected Ants. **PLoS ONE**, v. 4, n. 3, p. 1–10, mar. 2009.
- POULIN, R. Parasite Manipulation of Host Behavior: An Update and Frequently Asked Questions. **Advances in the Study of Behavior**, v. 41, n. C, p. 151–186, 2010.
- POULIN, R.; BRODEUR, J.; MOORE, J. Parasite Manipulation of Host Behaviour: Should Hosts Always Lose? **Oikos**, v. 70, n. 3, p. 479–484, set. 1994.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2019. Disponível em: <http://www.r-project.org>. Acesso em: 20. abr. 2019.
- RAMÍREZ, M. J. The spider subfamily Amaurobioiidae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. **Bulletin of the American Museum of natural History**, v. 277, n. 13, p. 1–262, 2003.
- ROTH, J.; VAN VOOREN, N. Note sur *Gibellula pulchra* (Hypocreales), un hyphomycète parasite des araignées. **Ascomycete.org**, v. 8, n. 2, p. 77–82, mar. 2016.
- SAMSON, R. A.; EVANS, H. C. New Species of *Gibellula* on Spiders (Araneida) from South America. **Mycologia**, v. 84, n. 3, p. 300–314, maio 1992.
- SAVIĆ, D. et al. First records of fungi pathogenic on spiders for the Republic of Serbia. **Arachnologische Mitteilungen**, v. 52, p. 31–34, set. 2016.
- SELÇUK, F.; HÜSEYİN, E.; GAFF AROĞLU, M. Occurrence of the araneogenous fungus *Gibellula pulchra* in Turkey. **Mycologia Balcanica**, v. 1, p. 61–62, 2004.
- SHANG, Y.; FENG, P.; WANG, C. Fungi That Infect Insects: Altering Host Behavior and

Beyond. **PLoS Pathogens**, v. 11, n. 8, p. 1–6, 2015.

SHRESTHA, B. et al. Spider-pathogenic fungi within Hypocreales (Ascomycota): their current nomenclature, diversity, and distribution. **Mycological Progress**, v. 18, n. 8, p. 983–1003, ago. 2019.

SHYKOFF, J. A.; KALTZ, O. Phenotypic Changes in Host Plants Diseased by *Microbotryum violaceum*: Parasite Manipulation, Side Effects, and Trade-offs. **International Journal of Plant Sciences**, v. 159, n. 2, p. 236–243, 1998.

SIGNORELL, A. et al. **DescTools: Tools for Descriptive Statistics**, 2019. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=DescTools>. Acesso em: 21 abr. 2019.

SMITLEY, D. R.; KENNEDY, G. G.; BROOKS, W. M. Role of the entomogenous fungus, *Neozygites floridana*, in population declines of the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae*, on field corn. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 41, n. 3, p. 255–264, ago. 1986.

SOBCZAK, J. F. et al. The parasitoid wasp *Eruga unilabiana* Pádua & Sobczak, sp. nov. (Hymenoptera: Ichneumonidae) induces behavioral modification in its spider host. **Entomological Science**, v. 21, n. 1, p. 59–65, mar. 2017.

STEINKRAUS, D. C.; HAJEK, A. E.; LIEBHERR, J. K. Zombie soldier beetles: Epizootics in the goldenrod soldier beetle, *Chauliognathus pensylvanicus* (Coleoptera: Cantharidae) caused by *Eryniopsis lampyridarum* (Entomophthoromycotina: Entomophthoraceae). **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 148, p. 51–59, set. 2017.

SUPERINTENDÊNCIA ESTADUAL DO MEIO AMBIENTE DO CEARÁ - SEMACE. **Área de Proteção Ambiental da Serra de Baturité**. Disponível em: <https://www.semace.ce.gov.br/2010/12/08/apa-da-serra-de-baturite/>. Acesso em: 17 abr. 2018.

TRANDEM, N. et al. Fatal attraction: Male spider mites prefer females killed by the mite-pathogenic fungus *Neozygites floridana*. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 128, p. 6–13, jun. 2015.

VAN HOUTE, S.; ROS, V. I. D.; VAN OERS, M. M. Hyperactivity and tree-top disease induced by the baculovirus AcMNPV in *Spodoptera exigua* larvae are governed by independent mechanisms. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 4, p. 347–350, abr. 2014.

WEINERSMITH, K.; FAULKES, Z. Parasitic Manipulation of Hosts' Phenotype, or How to Make a Zombie--An Introduction to the Symposium. **Integrative and Comparative Biology**, v. 54, n. 2, p. 93–100, jul. 2014.

WORLD SPIDER CATALOG. **World Spider Catalog. Version 20.5**. Natural History Museum Bern, , 2020. Disponível em: <https://wsc.nmbe.ch/>. Acesso em: 22 jan. 2020