

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Instituto de Ciências Biológicas

**Programa de Pós-graduação em Ecologia,
Conservação e Manejo da Vida Silvestre**

Vinícius Augusto de Almeida Alvim

IGNORANDO O CUSTO-BENEFÍCIO: o forrageio de aranhas *Trichonephila clavipes* sob risco de predação independe da condição nutricional e da disponibilidade de presas

Belo Horizonte

2025

Vinícius Augusto de Almeida Alvim

IGNORANDO O CUSTO-BENEFÍCIO: o forrageio de aranhas *Trichonephila clavipes* sob risco de predação independe da condição nutricional e da disponibilidade de presas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Coorientador: Prof. Dr. Thiago Gechel Kloss

Belo Horizonte

2025

043

Alvim, Vinícius Augusto de Almeida.

Ignorando o custo-benefício: o forrageio de aranhas *Trichonephila clavipes* sob risco de predação independe da condição nutricional e da disponibilidade de presas [manuscrito] / Vinícius Augusto de Almeida Alvim. – 2025.

34 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto. Coorientador: Prof. Dr. Thiago Gechel Kloss.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Aranhas. 3. Comportamento Alimentar. 4. Predação. I. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso. II. Kloss, Thiago Gechel. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE



Ata da Defesa de Dissertação

Nº 482
Entrada: 2023/2

Vinícius Augusto de Almeida Alvim

No dia 31 de julho de 2025, às 14:00 horas, sala 162 bloco B2, teve lugar a defesa de dissertação de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, de autoria do(a) mestrando(a) Vinícius Augusto de Almeida Alvim, orientando(a) do Professor Paulo Enrique Cardoso Peixoto, intitulada: **“Ignorando o custo- benefício: o forrageio de aranhas *Trichonephila clavipes* sob risco de predação independe da condição nutricional e da disponibilidade de presas”**. Abrindo a sessão, o(a) Presidente da Comissão, Doutor(a) Paulo Enrique Cardoso Peixoto, após dar a conhecer aos presentes o teor das normas regulamentares do trabalho final, passou a palavra para o(a) candidato(a) para apresentação de seu trabalho. Estiveram presentes a Banca Examinadora composta pelos Doutores: Renato Chaves de Macedo Rego (UFV), Luiz Ernesto Costa Schmidt (UFPel) e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do(a) candidato(a). Após a arguição, apenas os senhores examinadores permaneceram no recinto para avaliação e deliberação acerca do resultado final, sendo a decisão da banca pela:

Aprovação da dissertação, com eventuais correções mínimas e entrega de versão final pelo orientador diretamente à Secretaria do Programa, no prazo máximo de 30 dias;

Reprovação da dissertação (marcar se é a primeira ou segunda reprovação): *primeira reprovação segunda reprovação

*Conforme o disposto no Artigo 80 da Resolução Complementar do CEPE/UFMG Nº 02/2017, de 04 de julho de 2017, caso seja a primeira reprovação, poderá ser concedido, a critério do Colegiado de Curso, um prazo para a realização de nova defesa de tese.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 31 de julho de 2025.

Assinaturas dos Membros da Banca Examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Renato Chaves de Macedo Rego, Usuário Externo**, em 01/09/2025, às 11:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Enrique Cardoso Peixoto, Membro**, em 01/09/2025, às 14:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luiz Ernesto Costa Schmidt, Usuário Externo**, em 11/09/2025, às 13:35, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **4508579** e o código CRC **F00EF098**.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

COLEGIADO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO
E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

FOLHA DE APROVAÇÃO

**"Ignorando o custo-benefício: o forrageio de aranhas *Trichonephila clavipes* sob risco de predação
independe da condição nutricional e da disponibilidade de presas"**

VINÍCIUS AUGUSTO DE ALMEIDA ALVIM

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada, no dia **31 de julho de 2025**, pela Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais constituída pelos seguintes professores:

Doutor(a) Renato Chaves de Macedo Rego
(UFV)

Doutor(a) Luiz Ernesto Costa Schmidt
(UFPEl)

Doutor(a) Paulo Enrique Cardoso Peixoto
(Presidente da Banca)

Belo Horizonte, 31 de julho de 2025. Assinatura dos

Membros da Banca



Documento assinado eletronicamente por **Renato Chaves de Macedo Rego, Usuário Externo**, em 01/09/2025, às 11:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Enrique Cardoso Peixoto, Membro**, em 01/09/2025, às 14:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luiz Ernesto Costa Schmidt, Usuário Externo**, em 11/09/2025, às 13:34, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **4508649** e o código CRC **E8EC4221**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, Maria Juliana e Irando, e à minha irmã, Letícia, que desde o início da minha graduação e entrada na pós-graduação sempre torceram pelo meu sucesso, acompanhando e comemorando comigo cada realização.

Aos amigos que estiveram presentes, apoiando-me e compartilhando momentos felizes e descontraídos, em especial Bárbara, Luiza, Luiz e Rafa, que me acompanharam desde a graduação, assim como Hamilton, Iza e Juliana, amigos de longa data.

Aos amigos que conquistei durante o mestrado, essenciais não apenas para momentos de descontração, mas também para o meu crescimento acadêmico: Ana, Maria, Paty, Thiago e todos aqueles que convivi durante os cursos de campo da UFMG e da Floresta Amazônica.

Aos colegas de laboratório, Clara, Dani, Douglas, Fani, Ítalo, João, Lucas, Maria, Mila, Raffaello e Yuri, que sempre me deram apoio, seja em coletas ou estudos, e contribuíram para um ambiente de trabalho leve e agradável.

Ao meu orientador, Paulo Enrique, que me permitiu expandir meu conhecimento sobre ecologia e a importância da análise de dados nessa área. Mais do que orientação acadêmica, ele me ofereceu conselhos de vida e foi um grande amigo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, em especial a Fred e Cris, que me deram todo o apoio necessário com processos e documentos burocráticos.

Agradeço também ao apoio financeiro da CAPES.

Obrigado a todos que estiveram comigo durante esta jornada de dois anos.

RESUMO

Geralmente, o forrageio de predadores é influenciado pela disponibilidade de alimento em seu ambiente. O forrageio de presas, por outro lado, depende da disponibilidade de alimento e do risco de predação. Entretanto, dentro da cadeia trófica, predadores podem ser classificados como de topo ou intermediários. Uma vez que os predadores intermediários podem ser predados por predadores de topo, o seu forrageio também deveria ser influenciado tanto pela disponibilidade de alimento quanto pelo risco de predação. Em predadores intermediários do tipo senta-e-espera, a pressão exercida por predadores de topo pode levar ao abandono da sua atividade de forrageio. No entanto, não somente a abundância de predadores de topo podem modular as decisões de forrageio de predadores intermediários, mas também outros fatores ambientais como a abundância de presas. Além disso, características individuais, como a condição nutricional do predador, também podem influenciar nas suas decisões de forrageio. Predadores intermediários em pior condição nutricional podem retomar mais rapidamente o forrageio, especialmente quando percebem a presença de presas em seu entorno, devido à maior necessidade energética. Assim, o tempo sem forragear pode variar conforme a condição nutricional e a disponibilidade de presas. Neste estudo, utilizamos fêmeas da aranha *Trichonephila clavipes* (Linnaeus 1767) (Araneae: Araneidae) para testar a hipótese de que indivíduos em pior condição nutricional retomam mais rapidamente o forrageio após um ataque predatório, sobretudo quando há presas disponíveis na teia. Para isso, simulamos ataques predatórios em dois grupos de aranhas, com ($n = 32$) e sem adição de presa ($n = 36$). A fuga foi medida pela probabilidade de deslocamento das aranhas para a periferia da teia ou vegetação, e o retorno, pela probabilidade de retornar ao centro da teia em até 120 s. Estimamos a gordura corporal como indicador da condição nutricional. Nossos resultados indicam que ambos os comportamentos foram independentes da condição nutricional e da presença de presas. Embora as aranhas tenham priorizado a redução do risco imediato de predação, a ausência de influência do alimento e da condição corporal sugere que outros fatores, como personalidade ou experiências prévias, podem ser mais relevantes para as decisões comportamentais de *T. clavipes*. Isso ressalta a importância de se considerar múltiplas fontes de variação individual e ambiental para compreender o comportamento de forrageio de predadores intermediários.

Palavras-chave: comportamento de forrageio; necessidade energética; plasticidade comportamental; predação não letal; predador intermediário.

ABSTRACT

Generally, predator foraging is influenced by the availability of food in their environment. Prey foraging, on the other hand, depends on both food availability and predation risk. However, within the trophic chain, predators can be classified as either top or intermediate. Since intermediate predators may be preyed upon by top predators, their foraging should also be influenced by both food availability and predation risk. In sit-and-wait intermediate predators, the pressure exerted by top predators may lead to the abandonment of their foraging activity. However, not only the abundance of top predators can modulate the foraging decisions of intermediate predators, but also other environmental factors such as prey abundance. Furthermore, individual characteristics, such as the predator's nutritional condition, may also influence its foraging decisions. Sit-and-wait intermediate predators in poorer nutritional condition may return to foraging more quickly, especially when they detect the presence of prey nearby, due to their greater energetic demands. Thus, the time spent without foraging may vary according to nutritional condition and prey availability. In this study, we used females of the spider *Trichonephila clavipes* (Linnaeus, 1767) (Araneae: Araneidae) to test the hypothesis that individuals in poorer nutritional condition return to foraging more quickly after a predatory attack, especially when prey are available in the web. To this end, we simulated predatory attacks in two groups of spiders, with ($n = 32$) and without prey addition ($n = 36$). Escape was measured as the probability of spiders moving to the periphery of the web or surrounding vegetation, and return was measured as the probability of returning to the center of the web within 120 s. We estimated body fat as an indicator of nutritional condition. Our results indicate that both behaviors were independent of nutritional condition and prey presence. Although the spiders prioritized reducing immediate predation risk, the lack of influence from food availability and body condition suggests that other factors, such as personality or previous experiences, may be more relevant to the behavioral decisions of *T. clavipes*. This highlights the importance of considering multiple sources of individual and environmental variation to understand the foraging behavior of intermediate predators.

Keywords: foraging behavior; energetic demands; behavioral plasticity; non-lethal predation; intermediate predator.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Relação entre a probabilidade de fuga e a massa de gordura residual (mg) (i.e. resíduos de uma regressão linear entre massa de gordura e peso seco) em aranhas *Trichonephila clavipes* 23
- Figura 2 – Relação entre a probabilidade de retorno ao centro da teia e a massa de gordura residual de aranhas *Trichonephila clavipes* que fugiram após um estímulo de ataque..... 24

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
2. INTRODUÇÃO	13
3. MÉTODOS	17
3.1 Área de estudo	17
3.2 Desenho amostral.....	17
3.3 Medidas morfo-fisiológicas	18
3.4 Análise de dados	20
4. RESULTADOS	22
5. DISCUSSÃO	25
REFERÊNCIAS	28

1. INTRODUÇÃO GERAL

Desde muito novo, eu adorava caminhar no mato com os meus pais e admirar a natureza e as diferentes interações que ocorriam entre os organismos. Além disso, eu ficava vidrado e com os olhos brilhando ao assistir documentários sobre animais selvagens na televisão. Ao decidir qual curso fazer quando me formasse no ensino médio, não tive dúvidas. Comecei a cursar biologia e, as disciplinas relacionadas a animais e suas interações, como a zoologia e a ecologia, eram as que mais me interessavam. Da metade até o fim da minha graduação, estudei e auxiliiei na manutenção de viveiros de aranhas de importância médica, como a aranha-armadeira e a aranha-marrom. Desde então, obtive muito conhecimento e paixão por esses invertebrados, porém eu também queria buscar entender como eram os seus comportamentos em um ambiente natural. Por isso, iniciei meus estudos em ecologia comportamental durante o mestrado e passei a compreender que as aranhas, por mais fascinantes que sejam, representam um meio para a investigação de distintas teorias ecológicas, igualmente fascinantes.

Uma das teorias ecológicas que mais me interessavam estava relacionada a interações presa-predador e ao comportamento de forrageio, a teoria do forrageio ótimo (MacArthur & Pianka 1966). Aos poucos, fui entendendo como essa teoria pode ser falha ao não considerar os variados fatores que podem afetar o forrageio “ótimo” de um organismo (Brown *et al.* 1999; Lima & Dill 1990; Nonacs 2001). Ao querer relacionar aranhas a esses estudos, descobri as diferentes interações às quais elas estão sujeitas no ambiente, muitas vezes exercendo o papel de predador intermediário a depender da rede ecológica em que estivessem incluídas (Ameri *et al.* 2019; Rito *et al.* 2016; Watts *et al.* 2018). Por exemplo, aranhas papa-moscas (e.g. *Anasaitis* sp. e *Ilargus* sp.) se alimentam de moscas (*Drosophila melanogaster*) e podem ser predadas por pássaros (e.g. *Cyanistes caeruleus*) (Robledo-Ospina *et al.* 2017). Logo, assim como outros predadores intermediários, o comportamento de forrageio de uma aranha pode ser afetado pela disponibilidade de presas e pelo risco de predação por predadores de topo. Entretanto, poucos estudos avaliam como esses fatores atuam de forma simultânea no forrageio dos predadores intermediários (e.g. del Mar Palacios *et al.* 2016; Wikenros *et al.* 2017). Por esse motivo, me interessei em buscar compreender essa complexidade e como esses e outros fatores podem atuar no forrageio de predadores intermediários quando estudados em conjunto.

2. INTRODUÇÃO

Animais adotam um conjunto de estratégias para que consigam localizar, manusear e consumir o seu alimento (O'Brien *et al.* 1990). Durante o forrageio, é esperado que as estratégias adotadas pelos indivíduos visem maximizar o ganho líquido de energia, equilibrando custos e benefícios na determinação de onde, quando e como forragear (Stephens & Krebs 1986). Especificamente para predadores, pressupõe-se que as decisões de forrageio dependam primariamente da disponibilidade e do valor nutricional de presas (Hauser *et al.* 2008; Mayntz *et al.* 2005; Remonti *et al.* 2011). No entanto, algumas espécies de predadores ocupam posições intermediárias na cadeia trófica, consumindo diversos tipos de presas, mas também sendo atacadas por predadores de níveis tróficos superiores (Hunter 2009; Polis 1991; Rosenheim 1998; Schoener 1989). Nesse caso, as decisões de forrageio de um predador intermediário devem levar em conta tanto a disponibilidade de alimento quanto o risco de predação (del Mar Palacios *et al.* 2016; Rosenheim 2004; Thompson & Gese 2007). Em particular, espera-se que, ao perceber a presença de um predador de topo, o predador intermediário adotaria um comportamento mais cauteloso na captura de suas presas, reduzindo a sua atividade. Conseqüentemente, essa alteração comportamental reduziria o risco de ser detectado pelo predador de topo (Brown *et al.* 1999; Heithaus & Dill 2006), assim como reduziria o sucesso de forrageio (e.g. Burgos *et al.* 2022). Embora fatores, como a disponibilidade de alimento e o risco de predação, possam influenciar as decisões comportamentais de predadores intermediários, estudos empíricos focados no seu comportamento de forrageio frequentemente consideram apenas um desses fatores, ignorando o efeito relativo de ambos (Berger-Tal *et al.* 2010; Hairston *et al.* 1960; Luttbeg & Sih 2004; Ovadia & Schmitz 2002). A não consideração tanto do efeito das presas quanto dos predadores de topo pode gerar resultados inconclusivos ou enviesados sobre o forrageamento de predadores intermediários. Portanto, considerar o risco de predação e a disponibilidade de recursos alimentares atuando na tomada de decisões de predadores intermediários pode otimizar a compreensão sobre o seu comportamento de forrageio (Mukherjee *et al.* 2009; Ritchie & Johnson 2009).

Os efeitos da presença de um predador de topo sobre as tomadas de decisões de forrageio podem diferir conforme as estratégias de caça adotadas por predadores intermediários. Aqueles que utilizam a estratégia de caça ativa vasculham o ambiente em busca de presas e, ao perceberem a presença de um predador de topo, podem rapidamente recalcular a rota e mover-se para áreas mais seguras (Heithaus *et al.* 2009; van Dijk *et al.* 2008). Por outro lado,

predadores intermediários que adotam estratégias de caça do tipo senta-e-espera se locomovem pouco e utilizam táticas de emboscada, como o uso de camuflagem ou a construção de estruturas que restringem a movimentação das presas (Scharf *et al.* 2011). No entanto, diante de um predador de topo, predadores intermediários do tipo senta-e-espera podem exibir uma capacidade limitada de fuga, dependendo de refúgios fixos e próximos ao local de caça (e.g. Cerveira & Jackson 2002; Gawryszewski 2017). Além disso, sua permanência prolongada em um mesmo ponto pode aumentar a exposição a predadores de topo especializados em predação furtiva (e.g. Wignall *et al.* 2011). Assim, a presença de um predador de topo tende a afetar mais fortemente decisões de forrageio de predadores intermediários do tipo senta-e-espera, uma vez que precisam equilibrar o risco de serem detectados com a necessidade de permanecer em locais estratégicos para capturar suas presas.

Quando ameaçado por um predador de topo, a resposta do predador intermediário do tipo senta-e-espera frequentemente envolve o comportamento de abandonar a sua estrutura de caça ou local de forrageio até que seja seguro retomar a atividade (Cloudsley-Thompson 1995; Jackson *et al.* 1993; Martín *et al.* 2003). O tempo gasto fora de uma estrutura de caça e/ou local de forrageio representa um custo energético em potencial, pois oportunidades de interceptação e captura de alimento podem ser perdidas (Martín *et al.* 2003). Portanto, quanto mais rápido o predador intermediário retornar à sua estrutura de caça e/ou ao local de forrageio, maior será a chance de se alimentar. Entretanto, a probabilidade de que um predador de topo ainda esteja presente no local onde o predador intermediário estava forrageando é alta quando o tempo de retorno é curto (Martín *et al.* 2003). Assim, o tempo de retorno à atividade de forrageio pode ser um indicador do nível de risco que um predador intermediário do tipo senta-e-espera está disposto a assumir para se alimentar.

Enquanto a presença do predador de topo tende a prolongar o tempo de retorno do predador intermediário à sua atividade de forrageio, a presença de uma presa em potencial pode reduzir esse tempo (Martín *et al.* 2003). Quando uma estrutura de caça é utilizada pelo predador senta-e-espera, a interceptação de uma presa por essa estrutura fornece uma pista confiável sobre a oportunidade de captura de alimento pelo predador intermediário. Além disso, a chance de capturar uma presa é maximizada caso o predador intermediário retorne mais rapidamente para a sua estrutura de caça, uma vez que a presa terá pouco tempo hábil para fugir. Portanto, ajustar o tempo de retorno à estrutura de caça pode ser um fator essencial para predadores intermediários, pois eles só vão se arriscar quando a chance de captura de presas for alta e o

risco de ser morto for baixo (Martín *et al.* 2003). Dessa maneira, na ausência de pistas de potenciais presas, espera-se que o predador intermediário priorize minimizar o risco de ser detectado por um predador de topo e, portanto, gaste mais tempo para retornar à sua atividade de forrageio após a detecção de uma ameaça. Por outro lado, se o predador intermediário foge ao perceber a presença de um predador de topo, é esperado que o retorno à atividade de forrageio ocorra mais rapidamente quando há uma pista confiável da presença de um potencial recurso alimentar.

A disposição de um predador intermediário do tipo senta-e-espera em se arriscar a retomar a sua atividade de forrageio após detectar um predador em potencial pode ser ainda modulada por características intrínsecas, como seu estado nutricional (Cloarec 1990; McNamara & Houston 1987; Moran *et al.* 2021; Stephens & Krebs 1986). Geralmente, predadores em pior condição nutricional tendem a se tornar mais propensos a forragear, mesmo quando os riscos dessa atividade são elevados (Mukherjee & Heithaus 2013). Por exemplo, salamandras (*Eurycea multiplicata*) que se encontram a mais tempo sem forragear atacam suas presas mais rapidamente na presença de peixes predadores, quando em comparação com salamandras saciadas (Whitham & Mathis 2000). Portanto, quando um predador intermediário, ameaçado por um predador de topo, se encontra em pior condição nutricional, espera-se que ele gaste menos tempo fora de sua estrutura de caça se comparado a um predador em melhor condição nutricional. Eventualmente, em situações extremas de privação e escassez energética, é possível que o predador intermediário opte por não fugir ao detectar a presença de um predador de topo, priorizando sua necessidade de forragear.

Aranhas construtoras de teias orbiculares são predadores do tipo senta-e-espera que frequentemente se enquadram como predadores intermediários e, por isso, devem ter seu comportamento de forrageio afetado tanto pela chance de capturarem presas quanto de serem predadas (Ameri *et al.* 2019; Rito *et al.* 2016; Watts *et al.* 2018). Essas aranhas utilizam a teia como estrutura de caça para interceptar suas presas (Platnick *et al.* 2020). No entanto, o sucesso na captura de presas pode variar conforme características da teia, como tamanho e adesividade, sendo possível que algumas presas se debatam até conseguirem escapar (Blackledge & Zevenberg 2006; Jyoti *et al.* 2019). Embora certas espécies de aranhas construam teias com seda enriquecida por neurotoxinas e enzimas proteolíticas, que dificultam o escape das presas (Esteves *et al.* 2020; Römer & Scheibel 2008), esses compostos por si só podem não garantir a sua retenção, especialmente se a aranha não intervier rapidamente para imobilizá-las. Apesar

de as aranhas construtoras de teias orbiculares serem exímias predadoras, elas também podem ser predadas por diferentes animais, como outras aranhas, pássaros e vespas parasitoides (Nentwig *et al.* 2022). Quando se sentem ameaçadas por esses predadores, elas exibem diferentes comportamentos de defesa, sendo frequente a fuga para a periferia da teia ou vegetação, assim como saltos das teias em direção à serrapilheira (Cloudsley-Thompson 1995). Por exemplo, *Trichonephila clavipes* é uma aranha construtora de teia orbicular que apresenta como mecanismos de defesa a fuga para a periferia de sua teia e, em casos de insistência do predador, saída da teia em direção à vegetação circundante. Em ambos os casos, a aranha retorna à posição central da teia após algum tempo, retomando as suas atividades de forrageio (Alvim 2024, observação pessoal). O tempo que a aranha leva para retornar ao centro de sua teia é variável e os fatores associados a essa variação são desconhecidos. Mas, é possível que a interceptação de presas e o estado nutricional da aranha sejam alguns dos fatores responsáveis por modular o seu tempo de retorno.

Com o intuito de avaliar como a condição nutricional e a presença de presas na teia influenciam o comportamento de forrageio de fêmeas de *T. clavipes*, investigamos o comportamento de retomada de atividade de forrageio após a simulação de um ataque predatório em indivíduos com condições nutricionais diferentes. Para isso, postulamos a hipótese de que quanto pior for a condição nutricional da aranha, maior será a propensão dela para retomar a sua atividade de forrageio após um ataque, sendo que essa propensão deverá ser mais acentuada quando houver pistas de interceptação de presas na teia. Portanto, esperamos que, após um distúrbio que simule um ataque de um predador, aranhas com menor massa de gordura corpórea (uma medida da condição nutricional) terão maior probabilidade de retornar ao centro da teia em um intervalo curto de tempo. Essa propensão será maior para aranhas que tenham presas em suas teias quando comparadas a aranhas com teias sem presas. Esperamos ainda que aranhas com maior massa de gordura serão mais propensas a fugir do que aranhas com menor massa de gordura após a simulação do ataque predatório.

3. MÉTODOS

3.1 Área de estudo

Realizamos a coleta de aranhas nos meses de abril e maio de 2024 e de janeiro a março de 2025 na Estação Ecológica pertencente ao campus da Universidade Federal de Minas Gerais. Essa área apresenta diferentes fitofisionomias relacionadas à Mata Atlântica e ao Cerrado (Antonini & Martins 2003). As aranhas da espécie *T. clavipes* ocorrem nessa área no período de dezembro a junho (Almeida & Peixoto 2021).

3.2 Desenho amostral

As aranhas *T. clavipes* podem ocorrer em teias solitárias (i.e. não apresentam fios conectando suas teias às de outras aranhas) ou em teias conectadas. Logo, a fim de padronizar o comportamento de fuga e evitar que vibrações em teias de outras aranhas conectadas a uma aranha focal influenciassem na resposta das aranhas, realizamos uma busca ativa de indivíduos de *T. clavipes* em trilhas e selecionamos apenas aranhas em teias solitárias. Realizamos o estudo apenas com indivíduos fêmeas, as quais são responsáveis pela construção de teias e são maiores que os machos. Além disso, nós selecionamos apenas as teias que não continham estabelecimento (i.e. estrutura de seda, detritos e restos de alimento, construída pela aranha), pois queríamos evitar o efeito de possíveis presas recentes na resposta dos indivíduos.

Com o propósito de avaliar se o tempo de retorno ao centro da teia varia a depender da condição nutricional e da presença de presas, realizamos um experimento que simulava um ataque de um predador para induzir a resposta de fuga nas aranhas. Para tal simulação, utilizamos um espeto de madeira com um palito de dente acoplado na ponta. Em seguida, tocamos as quelíceras das aranhas com o palito, induzindo sua fuga. Esse procedimento simula o comportamento de ataque tipicamente adotado por vespas parasitoides que representam um dos principais inimigos naturais de *T. clavipes* (Sobczak *et al.* 2023). Vale ressaltar que apesar dessa simulação se assemelhar ao comportamento de ataque adotado por vespas parasitoides, o principal objetivo era induzir a resposta anti-predatória de fuga das aranhas e não mimetizar com total acurácia o ataque de uma vespa. De fato, nosso procedimento induziu um comportamento de fuga observado em tentativas naturais de predação em mais de 80% das aranhas (vide resultados), o que demonstra que a simulação de ataque predatório foi adequada para o nosso objetivo.

Realizamos o estímulo de ataque nas quelíceras de cada aranha em até no máximo três vezes. Caso a aranha fugisse antes do terceiro toque, parávamos o estímulo. Dividimos as aranhas em dois grupos experimentais: aquelas que, após o estímulo de ataque, receberam alimento e aquelas que não receberam. O alimento consistiu de gafanhotos, os quais coletamos nas trilhas da Estação Ecológica. No primeiro grupo (aranhas que não receberam alimento), registramos o seu tempo de retorno à teia. Esse tempo era contabilizado a partir do momento em que a aranha estava na periferia da teia até o momento em que retornava e posicionava a região central de seu corpo no centro da teia. No segundo grupo, com o auxílio de uma pinça, depositamos um gafanhoto no centro da teia imediatamente após a fuga da aranha e, da mesma forma, registramos o tempo de retorno da aranha à teia. Ofertamos cada gafanhoto de acordo com o tamanho corporal das aranhas, portanto, aranhas menores receberam gafanhotos menores, enquanto aranhas maiores receberam gafanhotos proporcionalmente maiores. A abordagem realizada com os indivíduos do segundo grupo representou uma situação na qual a possibilidade de captura de presa é maior e que, portanto, deveria induzir um retorno mais rápido da aranha para a teia após a fuga. Após a fuga da aranha, contabilizamos seu tempo de retorno até o máximo de 600 s, independentemente do grupo experimental. Entretanto, em algumas observações no grupo envolvendo o estímulo de alimento, o gafanhoto conseguiu escapar da teia antes que a aranha retornasse. Em nosso subconjunto de indivíduos, todos os gafanhotos permaneceram presos à teia por pelo menos 120 s. Por esse motivo, estipulamos 120 s como o tempo mínimo necessário para garantir que o estímulo de alimento estivesse presente, permitindo à aranha perceber o gafanhoto e tomar a decisão de retornar ao centro da teia. Por outro lado, isso restringiu o tempo de retorno registrado para muitas das aranhas, uma vez que algumas delas retornavam após 120 s. Portanto, ao invés de utilizar o tempo de retorno como indicador de propensão de retorno, optamos por registrar se a aranha retornou ou não ao centro de sua teia dentro desse intervalo de tempo. Por fim, testamos 36 aranhas no tratamento sem presas e 32 aranhas no tratamento com presas. Após as observações, coletamos todas as 68 aranhas, inclusive as que não reagiram após três toques do palito. Posteriormente, levamos todos os indivíduos para laboratório para realização de medidas morfo-fisiológicas.

3.3 Medidas morfo-fisiológicas

Em laboratório, armazenamos as aranhas em um *freezer* e posteriormente fotografamos cada uma, colocada individualmente em um papel milimetrado, com uma câmera Canon EOS Rebel

T5. Utilizamos o programa *ImageJ* (Schneider *et al.* 2012) para obter as medidas de largura e comprimento do opistossoma (abdômen) e de largura e comprimento do prossoma (cefalotórax) de cada indivíduo. Para medir o comprimento do opistossoma, utilizamos o ponto de inserção do pedicelo até o ponto de inserção das fiandeiras. Para medir o comprimento do prossoma, utilizamos o ponto de inserção das quelíceras até o ponto de inserção do pedicelo. Por fim, para medir as larguras de opistossoma e prossoma, utilizamos a distância entre as bordas do ponto médio longitudinal.

Com o intuito de estimar a massa corpórea dos indivíduos, deixamos as aranhas fora do *freezer* por aproximadamente 1 h para que perdessem umidade e pudéssemos obter as medidas de peso. Utilizamos uma balança com precisão de 1 mg (e-Labshop BD50) para obter o peso da aranha. Posteriormente, realizamos um procedimento para obter a massa de gordura de cada aranha que consiste em comparar o peso seco dos indivíduos antes e depois da imersão deles em clorofórmio, o qual é usado para dissolução de lipídios (dos Santos & Peixoto 2017; Junior & Peixoto 2013; Nguyen *et al.* 2013). Entretanto, não existe um protocolo de tempo de secagem e de imersão em clorofórmio definido para *T. clavipes*. Por essa razão, para determinar o tempo padrão de secagem, armazenamos cada indivíduo em potes de vidro destampados, os quais levamos para a estufa a 60 °C. Após 48 h, removemos as pernas das aranhas, separamos o prossoma e opistossoma e pesamos apenas o opistossoma, o qual concentra a maior parte de gordura total em aracnídeos (Nentwig *et al.* 2022). As medidas foram obtidas em uma balança com precisão de 0,01 mg (Auw220D Marte Shimadzu). Após essa pesagem, retornamos os potes para a estufa a 60 °C. Após mais 24 h, retiramos os opistossomas, os pesamos novamente e calculamos a diferença de peso para a primeira secagem. Utilizamos como tempo padrão de secagem o período a partir do qual a diferença de peso entre as secagens fosse no máximo 1 mg. Essa estabilização ocorreu a partir de 48 h.

Para a dissolução da gordura, submergimos o opistossoma desidratado de cada aranha em potes de vidro contendo clorofórmio 99,8%. Após 48 h, retiramos totalmente o clorofórmio e colocamos os potes destampados na estufa a 60 °C, por 48 h. Após esse período, retiramos os potes da estufa e pesamos os opistossomas na balança com precisão de 0,01 mg. Após essa pesagem, novamente submergimos os opistossomas em clorofórmio por mais 24 h e depois retornamos os opistossomas para a estufa a 60 °C por mais 24 h. Retiramos e pesamos os opistossomas novamente. Repetimos esse processo de secagem e imersão em clorofórmio até que a diferença de peso entre as submersões em clorofórmio fosse de no máximo 1 mg, o que

ocorreu após 48 h. Realizamos esses procedimentos em três rodadas: na primeira medimos 12 aranhas, na segunda medimos 30 e na terceira medimos 26 aranhas.

3.4 Análise de dados

A gordura do opistossoma esteve altamente correlacionada com o peso seco do opistossoma das aranhas ($r = 0,87$). Portanto, com o intuito de estimar a quantidade de gordura corpórea independentemente do tamanho das aranhas, conduzimos uma análise de regressão linear simples utilizando a gordura (mg) como variável dependente e o peso seco (mg) como variável independente. Utilizamos os resíduos dessa análise como medida para a massa de gordura das aranhas.

A fim de testar a previsão de que aranhas com maior massa de gordura apresentam uma maior probabilidade de fuga se comparadas a aranhas com menor massa de gordura, utilizamos um modelo linear generalizado misto (GLMM) com distribuição binomial de resíduos. Nesse modelo, consideramos a aranha ter fugido ou não como variável dependente, os resíduos da massa de gordura e o comprimento do prossoma como variáveis independentes fixas, e a data da coleta como variável independente aleatória. Para calcular o valor de p dessa análise, utilizamos um teste de razão de verossimilhança (Likelihood Ratio Test, LRT), comparando o modelo saturado (probabilidade de fuga \sim resíduos + comprimento + (1|coleta)) com o modelo nulo (probabilidade de fuga \sim 1 + (1|coleta)).

Para testar a previsão de que aranhas com menor massa de gordura e com presença de presa na teia exibem maior probabilidade de retorno ao centro da teia dentro dos 120 s de observação após a simulação do ataque, utilizamos um GLMM com distribuição binomial de resíduos. Neste modelo, utilizamos a probabilidade de uma aranha retornar ou não ao centro da teia como variável dependente, os resíduos da massa de gordura do opistossoma e o tratamento (com ou sem gafanhoto) na teia de aranhas que fugiram como variáveis independentes fixas (incluindo interação entre elas), o comprimento do prossoma como covariável e a data de coleta das aranhas como variável independente aleatória. Para calcular o valor de p dessa análise, realizamos o teste de razão de verossimilhança, comparando o modelo saturado (probabilidade de retorno \sim resíduos * estímulo + comprimento + (1|coleta)) com o modelo nulo (probabilidade de retorno \sim 1 + (1|coleta)).

Realizamos todas as análises utilizando os pacotes *lme4* (Bates *et al.* 2015) e *ggplot2* (Wickham 2016) no programa R 4.3.3 (R Core Team 2024).

4. RESULTADOS

O comprimento do opistossoma das aranhas variou de 5,99 mm a 18,23 mm ($12,95 \pm 3,23$) (média \pm DP), enquanto a largura do opistossoma variou de 1,76 mm a 7,76 mm ($4,55 \pm 1,47$). O comprimento do prossoma das aranhas variou de 3,59 mm a 9,69 mm ($5,91 \pm 1,26$), enquanto a largura do prossoma variou de 2,37 mm a 6,37 mm ($4,35 \pm 1$). A massa de gordura dos indivíduos variou de 0,14 mg a 82,68 mg ($11,49 \pm 13,80$).

Das 68 aranhas observadas, 57 (83,82%) apresentaram o comportamento de fuga (para a periferia de sua teia ou para a vegetação ao redor) após simularmos um ataque predatório, enquanto 11 (16,18%) não fugiram, com algumas delas se limitando a morder o palito. Para as aranhas que fugiram após a simulação de ataque e não receberam alimento ($n = 25$), 19 não retornaram dentro dos 120 s de observação. Entre as seis que retornaram, o tempo de retorno ao centro da teia variou de 67 a 119 s ($101,66 \pm 20,68$ s). Por sua vez, para as aranhas que fugiram após o estímulo de ataque e receberam alimento ($n = 32$), 18 não retornaram dentro dos 120 s de observação. Entre as 14 que retornaram, o tempo de retorno variou de 5 a 111 s ($56,14 \pm 34,63$ s). Notamos uma variação no comportamento de retorno: algumas aranhas tateavam cuidadosamente os fios da teia, avançando lentamente, enquanto outras retornavam de forma rápida e direta, geralmente utilizando um único fio. Ambos os comportamentos foram observados tanto em aranhas nas quais as teias continham alimento quanto naquelas sem alimento.

A massa de gordura dos indivíduos não influenciou a probabilidade de fuga das aranhas após um estímulo de ataque predatório ($\chi^2_{\text{modelo saturado vs. modelo nulo}} = 0,46$; $gl = 2$; $p = 0,79$; Fig. 1a). Da mesma forma, a massa de gordura e a presença de presa na teia não influenciaram a probabilidade de retorno das aranhas que fugiram após o estímulo predatório ($\chi^2_{\text{modelo saturado vs. modelo nulo}} = 2,86$; $gl = 4$; $p = 0,58$; Fig. 2a, b).

Para ambas as análises envolvendo probabilidade de fuga e probabilidade de retorno, os valores de massa de gordura apresentaram pontos extremos que poderiam direcionar o resultado do teste. Portanto, para avaliar a sensibilidade dos nossos resultados a esses valores, conduzimos análises adicionais sem eles. No entanto, a remoção dos mesmos não alterou o padrão para a probabilidade de fuga ($\chi^2_{\text{modelo saturado vs. modelo nulo}} = 0,13$; $gl = 2$; $p = 0,94$; Fig. 1b) ou de retorno ($\chi^2_{\text{modelo saturado vs. modelo nulo}} = 5,12$; $gl = 4$; $p = 0,27$; Fig. 2c, d).

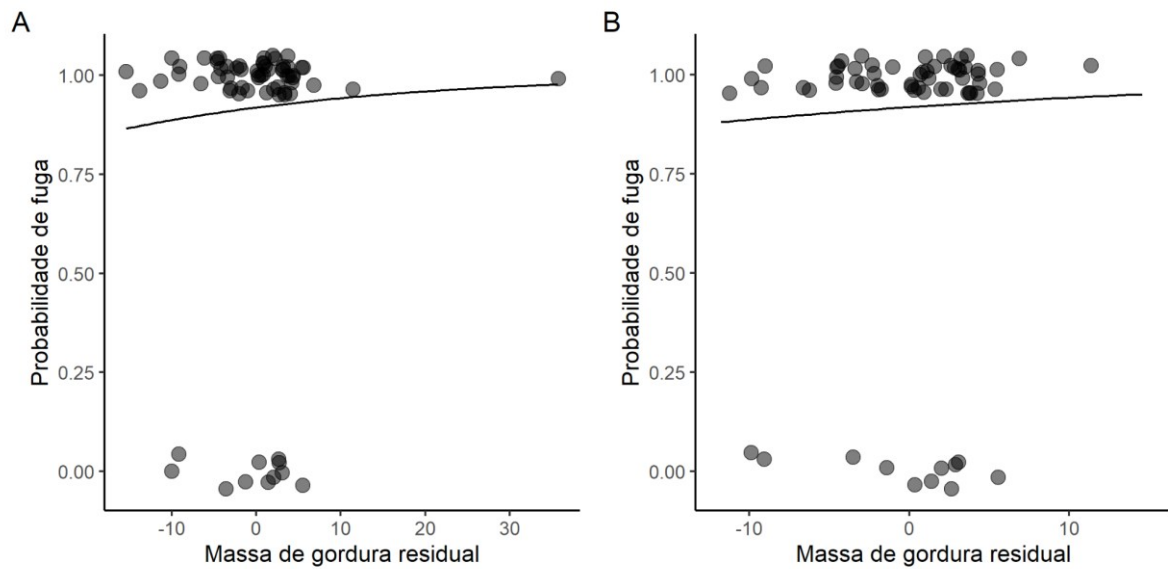


Figura 1. Relação entre a probabilidade de fuga e a massa de gordura residual (mg) (i.e. resíduos de uma regressão linear entre massa de gordura e peso seco) em aranhas *Trichonephila clavipes*. Cada ponto representa uma aranha (n = 68). O valor 0 indica aranhas que não fugiram após o ataque (n = 11) e o valor 1 indica as aranhas que fugiram após ataque (n = 57). Em **(A)** é mostrado o conjunto total de dados e em **(B)** o conjunto após a remoção de três pontos com valores extremos da massa de gordura residual.

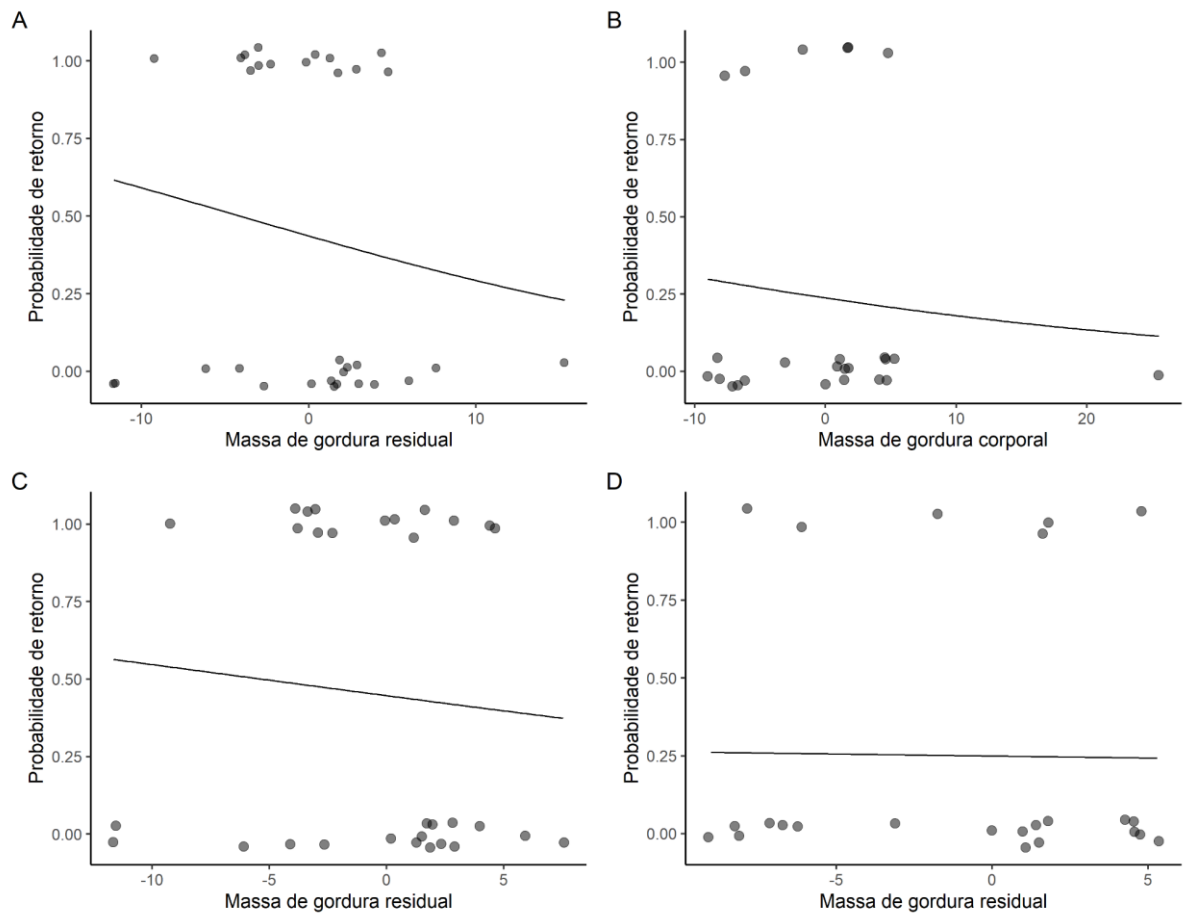


Figura 2. Relação entre a probabilidade de retorno ao centro da teia e a massa de gordura residual de aranhas *Trichonephila clavipes* que fugiram após um estímulo de ataque. O valor 0 indica aranhas que não retornaram após ataque (n = 37) e o valor 1 indica as aranhas que retornaram após ataque (n = 20). Em (A), é mostrada a probabilidade de retorno de aranhas que receberam alimento após a fuga (n = 32); em (B), a probabilidade de retorno das aranhas que não receberam alimento após a fuga (n = 25). Em (C) e em (D), são mostradas as mesmas relações de A e B, respectivamente, após remoção de pontos destoantes de massa de gordura residual.

5. DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos como a condição nutricional e a presença de alimento influenciam a propensão de fêmeas de *T. clavipes* a fugir de um ataque predatório potencial e a retomar a atividade de forrageio. Nossos resultados demonstram que a decisão de permanecer no centro da teia ou deslocar-se para a periferia após a simulação de um ataque é independente da quantidade de gordura corpórea das aranhas ou mesmo do seu tamanho corporal. Além disso, não encontramos evidências de que a interação entre a condição nutricional e a presença de alimento module a probabilidade de retorno das aranhas ao centro da teia. Nossos resultados indicam que a condição corporal e a presença de alimento não afetam as decisões de forrageio quando as aranhas se encontram sob ameaça de predação. Logo, aranhas em baixa condição corporal não priorizam captura de alimento e aranhas em boa condição corporal não priorizam fugir de predadores.

Em relação à probabilidade de fuga, tanto aranhas em pior condição corporal quanto aranhas em melhor condição corporal exibiram uma alta probabilidade de fugir diante de um estímulo que simula uma ameaça predatória. Isso indica que, de modo geral, elas priorizaram a redução do risco imediato de predação. Por outro lado, é interessante notar que uma parcela menor das aranhas permaneceu no centro da teia após receber o estímulo de ataque predatório. Talvez exista alguma restrição adicional ou comportamental que reduza sua propensão à fuga. Variações em traços de personalidade são amplamente difundidas em populações de diversas espécies de animais, permitindo a exibição de diferenças comportamentais a depender do contexto (Wolf & Weissing 2012). Diferentes espécies de aranhas podem apresentar personalidade variável ao explorar novos ambientes, lidar com interações agonísticas ou a depender da possibilidade de se alimentar (Johnson & Sih 2007; Kralj-Fiser *et al.* 2017; Kralj-Fiser & Schneider 2012). Portanto, é possível que, independentemente de sua condição corporal, as aranhas que não fugiram após a simulação de um ataque predatório apresentem uma personalidade mais “ousada” em comparação às aranhas que fugiram.

Após a fuga, o retorno rápido de uma aranha pode implicar no seu risco de ser predada. Por exemplo, vespas que parasitam aranhas construtoras de teias orbiculares podem apresentar o comportamento de aguardar imóveis na teia por um tempo até que a aranha retorne (Fincke *et al.* 1990; Kloss *et al.* 2016). Dessa forma, como indicado por nossos resultados, aranhas em boa condição corporal que retornam ao centro da teia em um tempo curto (i.e. 120 s), mesmo podendo arcar com os custos de permanecer fora da teia por mais tempo, podem vivenciar um

aumento no risco de serem atacadas novamente. Por outro lado, o retorno tardio da aranha ao centro de sua teia pode implicar no risco de perder uma oportunidade de alimentação. Apesar de as teias construídas por *T. clavipes* apresentarem toxinas que auxiliam na captura de alimento (Esteves *et al.* 2020), o fato de alguns gafanhotos terem conseguido se soltar das teias indica a possibilidade da perda de presas capturadas. Essa perda é prejudicial especialmente para aranhas em baixa condição corporal, visto que perder um alimento reduz a chance de aumento de sua reserva energética, podendo afetar negativamente a sua produção de ovos (Leborgne & Pasquet 2005; Spiller 1992).

Ao contrário dos poucos trabalhos que avaliaram simultaneamente o efeito relativo da presença de alimento e do risco de predação sobre a tomada de decisões de predadores intermediários (e.g. del Mar Palacios *et al.* 2016; Morgan 1988; Wikenros *et al.* 2017), nosso estudo indicou que nenhum desses efeitos parece modular o forrageio de aranhas *T. clavipes*. Uma possibilidade que explicaria o porquê da disponibilidade de alimento não ter afetado o forrageio de aranhas *T. clavipes* pode estar associada ao fato de seu período reprodutivo ocorrer durante a estação chuvosa (Higgins 1992), a qual coincide com uma maior disponibilidade de presas (Aranzamendi *et al.* 2019; Carvalho *et al.* 2015; Vasconcellos *et al.* 2010; Wise & Lensing 2019). Dessa forma, é possível que as aranhas não respondam à presença de presas em suas teias depois de fugirem de um ataque predatório, visto que a chance de interceptação de uma presa nova seria alta. Ao mesmo tempo, a incidência de parasitismo por vespas tende a ser variável ao longo dos anos (eg. Barrantes *et al.* 2008; Sobczak *et al.* 2023). Se o comportamento de fuga e retomada de forrageio for dependente de encontros prévios com predadores, é possível que apenas aranhas que tenham sido anteriormente atacadas e conseguido escapar (e.g. Eberhard 2019) sejam mais resistentes em voltar ao centro de sua teia. Por outro lado, aranhas que não tiveram um contato anterior com seus predadores podem ser mais propensas a um retorno rápido e arriscado (e.g. Riechert & Hedrick 1990). Portanto, em situações de maior disponibilidade de alimento, talvez a variação na propensão a retomar a atividade de forrageio seja mais dependente da experiência acumulada em ataques predatórios anteriores.

Nosso estudo contribui para a compreensão dos mecanismos que modulam as decisões de forrageio sob risco de predação em predadores intermediários, como as aranhas *T. clavipes*. A ausência de modulação por alimento ou condição corporal mostrada no estudo levanta a hipótese de que outros fatores, como personalidade ou experiências anteriores com predadores, possam ser mais relevantes na tomada de decisão dessas aranhas. Ao indicar que *T. clavipes*

não ajusta seu comportamento forrageador em função de variáveis ambientais cruciais como risco de predação/parasitismo e alimento, nosso trabalho destaca a importância de considerar múltiplos eixos de variação individual e ambiental para compreender a complexidade das decisões comportamentais em sistemas tróficos, principalmente no que diz respeito a predadores intermediários.

REFERÊNCIAS

- Ameri, M., Kemp, D. J., Barry, K. L. & Herberstein, M. E. (2019). Predatory chemical cues decrease attack time and increase metabolic rate in an orb-web spider. *Journal of Experimental Biology*, 222.
- Antonini, Y. & Martins, R. P. (2003). The flowering-visiting bees at the ecological station of the Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brazil. *Neotropical Entomology*, 32:565-575.
- Aranzamendi, N. H., Hall, M. L., Kingma, S. A., van de Pol, M. & Peters, A. (2019). Rapid plastic breeding response to rain matches peak prey abundance in a tropical savanna bird. *Journal of Animal Ecology*, 88:1799-1811.
- Barrantes, G., Eberhard, W. G. & Weng, J.-L. (2008). Seasonal patterns of parasitism of the tropical spiders *Theridion evexum* (Araneae, Theridiidae) and *Allocyclosa bifurca* (Araneae, Araneidae) by the wasps *Zatypota petronae* and *Polysphincta gutfreundi* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Revista de Biologia Tropical*, 56:749-754.
- Bates D., Mächler M., Bolker B. & Walker S. (2015). “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” *Journal of Statistical Software*, 67:1-48.
- Berger-Tal, O., Mukherjee, S., Kotler, B. P. & Brown, J. S. (2010). Complex state-dependent games between owls and gerbils. *Ecology Letters*, 13:302-310.
- Blackledge, T. A. & Zevenbergen, J. M. (2006). Mesh Width Influences Prey Retention in Spider Orb Webs. *Ethology*, 112:1194-1201.
- Brown, J. S., Laundre, J. W. & Gurung, M. (1999). The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions. *Journal of Mammalogy*, 80:385-399.
- Burgos, T., Fedriani, J. M., Escribano-Ávila, G., Seoane, J., Hernández-Hernández, J. & Virgós, E. (2022). Predation risk can modify the foraging behaviour of frugivorous carnivores: Implications of rewilding apex predators for plant–animal mutualisms. *Journal of Animal Ecology*, 91:1024-1035.
- Carvalho, L. S., Sebastian, N., Araújo, H. F. P., Dias, S. C., Venticinque, E., Brescovit, A. D. & Vasconcellos, A. (2015). Climatic variables do not directly predict spider richness and abundance in semiarid caatinga vegetation, Brazil. *Environmental Entomology*, 44:54-63.
- Cerveira, A., Jackson, R. R. (2002). Prey, predatory behaviour, and anti-predator defences of *Hygropoda dolomedes* and *Dendrolycosa sp.* (Araneae: Pisauridae), web-building pisaurid spiders from Australia and Sri Lanka. *New Zealand Journal of Zoology*, 29:119-133.
- Cloarec, A. (1990). Factors influencing the choice of predatory tactics in a water bug, *Diplonychus indicus* Venk. & Rao (Heteroptera: Belostomatidae). *Animal Behaviour*, 40:262-271.
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1995). A review of the anti-predator devices of spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10:81-96.

- de Almeida, J. G. L. & Peixoto, P. E. C. (2021). In search of the perfect web? Males of the golden silk orb-web spider *Trichonephila clavipes* do not aggregate in webs of high-quality females. *Ethology*, 127:342-349.
- del Mar Palacios, M., Warren, D. T. & McCormick, M. I. (2016). Sensory cues of a top-predator indirectly control a reef fish mesopredator. *Oikos*, 125:201-209.
- dos Santos, T. B. & Peixoto, P. E. C. (2017). Agonistic interactions in the dragonfly *Micrathyria unguolata*: does male fighting investment come from an innate ability or an indomitable will? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71:104
- Eberhard, W. G. (2019). Hunting Behavior of the Wasp *Polysphincta gutfreundi* and Related Polysphinctine Wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 91:177.
- Esteves, F. G., Dos Santos-Pinto, J. R. A., Ferro, M., Sialana, F. J., Smidak, R., Rares, L. C., Nussbaumer, T., Rattei, T., Bilban, M., Bacci Júnior, M., Lubec, G. & Palma, M. S. (2020). Revealing the Venomous Secrets of the Spider's Web. *Journal of Proteome Research*, 19:3044-3059.
- Fincke, O. M., Higgins, L. & Rojas, E. (1990). Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *Journal of Arachnology*, 18:321-329.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. & Slobodkin, L. B. (1960). Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist*, 94:421-425.
- Hauser, D. D. W., Allen, C. S., Rich, H. B. & Quinn, T. P. (2008). Resident Harbor Seals (*Phoca vitulina*) in Iliamna Lake, Alaska: Summer Diet and Partial Consumption of Adult Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Aquatic Mammals*, 34:303-309.
- Higgins L.E. (1992). Developmental plasticity and fecundity in the orb-weaving spider *Nephila clavipes*. *The Journal of Arachnology*, 20:94-106.
- Hunter, M. D. (2009). Trophic promiscuity, intraguild predation and the problem of omnivores. *Agricultural and Forest Entomology*, 11:125-131.
- Gawryszewski, F. M. (2017). Anti-Predator Strategies, pp. 397-415. In: Viera, C. & Gonzaga, M. O. (eds.), *Behaviour and Ecology of Spiders*.
- Heithaus, M. R. & Dill, L. M. (2006). Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? *Oikos*, 114:257-264.
- Heithaus, M. R., Wirsing, A. J., Burkholder, D., Thomson, J. & Dill, L. M. (2009). Towards a predictive framework for predator risk effects: the interaction of landscape features and prey escape tactics. *Journal of Animal Ecology*, 78:556-562.
- Jackson, R. R., Rowe, R. J. & Wilcox, R. S. (1993). Anti-predator defences of *Argiope appensa* (Araneae, Araneidae), a tropical orb-weaving spider. *Journal of Zoology*, 229:121-132.

- Johnson, J. C. & Sih, A. (2007). Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74:1131-1138.
- Junior, R. S. L. & Peixoto, P. E. C. (2013). Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. *Animal Behaviour*, 85:663-669.
- Jyoti, J., Kumar, A., Lakhani, P., Kumar, N. & Bhushan, B. (2019). Structural properties and their influence on the prey retention in the spider web. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 377.
- Kloss, T. G., Gonzaga, M. O., Roxinol, J. A. M. & Sperber, C. F. (2016). Attack Behavior of Two Wasp Species of the *Polysphincta* Genus Group (Hymenoptera, Ichneumonidae) on their Orb-Weaver Spider Hosts (Araneae, Araneidae). *Journal of Insect Behavior*, 29:315-324.
- Kralj-Fišer, S., Hebets, E. A. & Kuntner, M. (2017). Different patterns of behavioral variation across and within species of spiders with differing degrees of urbanization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71:125
- Kralj-Fišer, S. & Schneider, J. M. (2012). Individual behavioural consistency and plasticity in an urban spider. *Animal Behaviour*, 84:197-204.
- Leborgne, R. & Pasquet, A. (2005). Time of oviposition and reproductive success in *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae). *European Journal of Entomology*, 102:169-174.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68:619-640.
- Luttbeg, B. & Sih, A. (2004). Predator and prey habitat selection games: the effects of how prey balance foraging and predation risk. *Israel Journal of Zoology*, 50:233-254.
- MacArthur R. H. & Pianka R. E. (1966). On Optimal Use of Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100:603-609.
- Martín, J., López, P. & Cooper, W. E. (2003). When to Come Out from a Refuge: Balancing Predation Risk and Foraging Opportunities in an Alpine Lizard. *Ethology*, 109:77-87.
- Mayntz, D., Raubenheimer, D., Salomon, M., Toft, S. & Simpson, S. J. (2005). Nutrient-Specific Foraging in Invertebrate Predators. *Science*, 307:111-113.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I. (1987). Starvation and Predation as Factors Limiting Population Size. *Ecology*, 68:1515-1519.
- Moran, N. P., Sánchez-Tójar, A., Schielzeth, H. & Reinhold, K. (2021). Poor nutritional condition promotes high-risk behaviours: a systematic review and meta-analysis. *Biological Reviews*, 96:269-288.
- Morgan, M. J. (1988). The influence of hunger, shoal size and predator presence on foraging in bluntnose minnows. *Animal Behaviour*, 36:1317-1322.
- Mukherjee, S. & Heithaus, M. R. (2013). Dangerous prey and daring predators: a review. *Biological Reviews*, 88:550-563.

- Mukherjee, S., Zelcer, M. & Kotler, B. P. (2009). Patch use in time and space for a mesopredator in a risky world. *Oecologia*, 159:661-668.
- Nentwig, W., Ansorg, J., Bolzern, A., Frick, H., Ganske, A.-S., Hänggi, A., Kropf, C. & Stäubli, A. (2022). Camouflage and Deception: How Do Spiders Defend Themselves Against Enemies, pp. 127-139. In: All You Need to Know About Spiders. Springer International Publishing.
- Nentwig, W., Ansorg, J., Bolzern, A., Frick, H., Ganske, A.-S., Hänggi, A., Kropf, C. & Stäubli, A. (2022). How Spiders Eat: Feeding Through the Straw, pp. 101-108. In: All You Need to Know About Spiders. Springer International Publishing.
- Nguyen, S. H. T., Webb, H. K., Hasan, J., Tobin, M. J., Crawford, R. J. & Ivanova, E. P. (2013). Dual role of outer epicuticular lipids in determining the wettability of dragonfly wings. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 106:126-134.
- Nonacs P. (2001). State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behavioral Ecology*, 12:71-83.
- O'Brien & Browman, Howard & Evans, Barbara. (1990). Search strategies of foraging animals. *American Scientist*, 78:152-160.
- Ovadia, O. & Schmitz, O. J. (2002). Linking individuals with ecosystems: Experimentally identifying the relevant organizational scale for predicting trophic abundances. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99:12927-12931.
- Platnick, N. I., Jocqué, R., Hormiga, G., Raven, R., Ramírez, M. J. & Jäger, P. (2020). Spiders of the World.
- Polis, G. A. (1991). Complex Trophic Interactions in Deserts: An Empirical Critique of Food-Web Theory. *The American Naturalist*, 138:123-155.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Remonti, L., Balestrieri, A. & Prigioni, C. (2011). Percentage of protein, lipids, and carbohydrates in the diet of badger (*Meles meles*) populations across Europe. *Ecological Research*, 26:487-495.
- Riechert, S. E. & Hedrick, A. V. (1990). Levels of predation and genetically based anti-predator behaviour in the spider, *Agelenopsis aperta*. *Animal Behaviour*, 40:679-687.
- Ritchie, E. G. & Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12:982-998.
- Rito, K. F., Hanashiro, F. T. T., Peixoto, P. E. C. & Gonzaga, M. O. (2016). Optimal foraging or predator avoidance: why does the Amazon spider *Hingstepeira folisecens* (Araneae: Araneidae) adopt alternative foraging behaviors? *Zoologia (Curitiba)*, 33:1-5.
- Robledo-Ospina, L. E., Escobar-Sarria, F., Troscianko, J. & Rao, D. (2017). Two ways to hide: predator and prey perspectives of disruptive coloration and background matching in jumping spiders. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122:752-764.

- Römer, L. & Scheibel, T. (2008). The elaborate structure of spider silk. *Prion*, 2:154-161.
- Rosenheim, J. A. (1998). Higher-Order Predators And The Regulation Of Insect Herbivore Populations. *Annual Review of Entomology*, 43:421-447.
- Rosenheim, J. A. (2004). Top Predators Constrain The Habitat Selection Games Played By Intermediate Predators And Their Prey. *Israel Journal of Zoology*, 50:129-138.
- Scharf, I., Lubin, Y. & Ovadia, O. (2011). Foraging decisions and behavioural flexibility in trap-building predators: A review. *Biological Reviews*, 86:626-639.
- Schoener, T. W. (1989). Food Webs From the Small to the Large: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 70:1559-1589.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9:671.
- Sobczak, J. F., Xavier, G. M., Gonzaga, M. O. & Pentead-Dias, A. M. (2023). Host size selection and progeny sex determination in *Hymenoepimecis bicolor* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Ethology*, 129:280-287.
- Spiller, D. A. (1992). Numerical Response To Prey Abundance By *Zygiella X-Notata* (Araneae, Araneidae). *The Journal of Arachnology*, 20:179-188.
- Stephens D. W. & Krebs J. R. (1986). Foraging Theory. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Thompson, C. M. & Gese, E. M. (2007). Food Webs And Intraguild Predation: Community Interactions Of A Native Mesocarnivore. *Ecology*, 88:334-346.
- van Dijk, J., Andersen, T., May, R., Andersen, R., Andersen, R. & Landa, A. (2008). Foraging strategies of wolverines within a predator guild. *Canadian Journal of Zoology*, 86:966-975.
- Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A. M., Araujo, H. F. P., Oliveira, E. S. & Oliveira, U. (2010). Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54:471-476.
- Watts, J. C., Jones, T. C., Herrig, A., Miller, M. & Tenhumberg, B. (2018). Temporal Variation in Predation Risk May Explain Daily Rhythms of Foraging Behavior in an Orb-Weaving Spider. *American Society of Naturalists*, 191:74-87.
- Whitham, J. & Mathis, A. (2000). Effects Of Hunger And Predation Risk On Foraging Behavior Of Graybelly Salamanders, *Eurycea multiplicata*. *Journal of Chemical Ecology*, 26:1659-1665.
- Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant graphics for data analysis: Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wignall, A. E., Jackson, R. R., Wilcox, R. S. & Taylor, P. W. (2011). Exploitation of environmental noise by an araneophagic assassin bug. *Animal Behaviour*, 82:1037-1042.

Wikenros, C., Jarnemo, A., Frisé, M., Kuijper, D. P. J. & Schmidt, K. (2017). Mesopredator behavioral response to olfactory signals of an apex predator. *Journal of Ethology*, 35:161-168.

Wise, D. H. & Lensing, J. R. (2019). Impacts of rainfall extremes predicted by climate-change models on major trophic groups in the leaf litter arthropod community. *Journal of Animal Ecology*, 88:1486-1497.

Wolf, M. & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 27:452-461.