

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós Graduação em Zoologia

Lucas Frarão

**Dilema do predador: Se arriscar ou não por uma presa que oferece risco de injúria na presença de
pistas de competição?**

Belo Horizonte
2025

Lucas Frarão

Dilema do predador: Se arriscar ou não por uma presa que oferece risco de injúria na presença de pistas de competição?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Adalberto José dos Santos.

Coorientador: Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Belo Horizonte

2025

043

Frarão, Lucas.

Dilema do predador [manuscrito]: Se arriscar ou não por uma presa que oferece risco de injúria na presença de pistas de competição? / Lucas Frarão. – 2025.

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

Orientador: Prof. Dr. Adalberto José dos Santos. Coorientador: Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Animais predadores. 3. Comportamento de forragamento animal. 4. Aranhas. I. Santos, Adalberto José dos. II. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 591



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Dilema do predador: Se arriscar ou não por uma presa que oferece risco de injúria na presença de pistas de competição?

LUCAS FRARÃO

Esta dissertação foi apresentada em sessão pública e submetida a avaliação em 27 de fevereiro de 2025, tendo sido aprovada pela Banca Examinadora composta pelos seguintes membros:

Marcelo de Oliveira Gonzaga

Membro - UFU

Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Presidente - UFMG

Thiago Gechel Kloss

Membro - UFV



Documento assinado eletronicamente por **Marcelo de Oliveira Gonzaga, Usuário Externo**, em 27/02/2025, às 14:56, 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, Professor do Magistério Superior**, em 27/02/2025, às 16:09, 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 **Thiago Gechel Kloss, Usuário Externo**, em 27/02/2025, às 17:40, 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 **4010272** e o código CRC **FFCC2FC0**.

Dedico este trabalho especialmente a minha mãe,
que daria a vida pelos meus sonhos.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho representa mais um passo no caminho que escolhi como futuro pesquisador e professor (se eu conseguir emprego). Algumas pessoas me acompanham nesse caminho desde o início, como minha família, especialmente minha mãe, que sempre me incentivou a estudar. Ela me ensinou que todos os problemas tem solução e é minha referência de bondade e competência (não quer dizer que eu também seja assim, mas eu tento). Outras pessoas conheci no meio do caminho, como meus amigos que me ensinaram tudo o que não fazer. Também me mostraram que nunca estou sozinho e que tenho pessoas com quem posso compartilhar o peso dos problemas e os melhores momentos da minha vida. Agradeço a todos vocês por tudo. Por fim, não posso deixar de lado meus orientadores, que me aceitaram como aluno depois de quase desistir do mestrado. Mesmo com prazos pela metade e tendo que iniciar o projeto do zero, ambos me acolheram e me ensinaram mais em um ano que eu teria aprendido em uma vida.

RESUMO

De acordo com a teoria do forrageamento ótimo, predadores generalistas preferem presas que oferecem maior retorno energético. Contudo, o risco de injúria oferecido pela presa e a competição podem influenciar nas decisões de forrageamento do predador, induzindo-o a captura de presas que ofereçam menor retorno energético. Aranhas saltadoras podem ser suscetíveis a esses dois fatores. Assim, é possível que ao detectar pistas de um competidor, a aranha se torne mais propensa a capturar uma presa mais perigosa, visto que a densidade de presas mais fáceis de serem capturadas deveria reduzir quando há competidores. Assim, nesse trabalho testamos se fêmeas da aranha *Corythalia conferta* evitam presas que oferecem maior risco de injúria, mas aumentam os ataques na presença de pistas de aranhas conspecíficas. Em arenas em laboratório, oferecemos às aranhas formigas que oferecem diferentes riscos de injúria e utilizamos o fio guia de outra aranha como sinal de competidor. *C. conferta* evitou formigas que oferecem maior risco de injúria, mas, mesmo apresentando alteração comportamental na presença do fio guia da competidora, não alterou suas decisões de forrageamento. Isso sugere que o risco oferecido pela presa tem maior impacto nas decisões de forrageamento de *C. conferta* do que a competição com conspecíficos.

Palavras-chave

Forrageamento; Predador; Risco de Injúria; Competidor; Fio guia.

ABSTRACT

According to optimal foraging theory, generalist predators prefer prey that offers the highest energetic return. However, the risk of injury imposed by the prey and competition with other predators can influence the predator's foraging decisions, leading it to capture prey that provides a lower energetic return. Jumping spiders may be susceptible to these two factors. Thus, it is possible that upon detecting cues from a competitor, the spider becomes more likely to attack a more dangerous prey, as the density of easier-to-capture prey should decrease when competitors are present. In this study, we tested whether females of the jumping spider *Corythalia conferta* avoid prey that poses a higher risk of injury but increase their attacks in the presence of cues from conspecific spiders. In laboratory arenas, we offered the spiders ants that presented different levels of injury risk and used the dragline silk of another spider as a competitor signal. *C. conferta* avoided ants that posed a higher risk of injury, but even though they exhibited behavioral changes in the presence of the competitor's silk, they did not alter their foraging decisions. This suggests that the risk posed by prey has a greater impact on *C. conferta*'s foraging decisions than competition with conspecifics.

Keywords

Foraging; Predator; Injury risk; Competitor; Dragline

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	9
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
Coleta e guarda das aranhas	12
Teste de pressuposto: capacidade de reconhecer fio guia do competidor	13
Experimento de predação	15
Análise de dados.....	17
RESULTADOS	19
DISCUSSÃO.....	23
REFERÊNCIAS	27

INTRODUÇÃO

Predadores enfrentam uma série de decisões durante o forrageamento (Mukherjee & Heithaus, 2013). Uma dessas decisões inclui qual presa atacar (Sutherland & Anderson, 1987), pois escolher a presa errada pode resultar em saldo energético baixo ou negativo (Stephens & Krebs, 1986). Dessa forma, é esperado que predadores busquem por presas com maior retorno energético (Araújo et al., 2011). Porém, podem existir limitações que dificultem o acesso do predador a presas que dão o melhor retorno energético (Pyke et al., 1977). Se isso ocorrer, a escolha do predador por presas que propiciam alto retorno energético pode mudar.

Duas limitações importantes quanto a qual presa será escolhida pelo predador são o risco de injúria apresentado pela presa (Berger-Tal *et al.*, 2009) e a presença de predadores competidores (Pyke *et al.*, 1977). Com relação ao risco de injúria, existem espécies que utilizam estruturas morfológicas como chifres, espinhos ou garras para se defender de ataques predatórios (Richardson & Anholt, 2010). O uso dessas estruturas pode causar injúrias ao predador ou até mesmo a morte (Bhargava & Dubey, 2023). Devido a isso, o risco de injúria causado pela presa pode ser um modulador importante das decisões de forrageamento do predador. Então, predadores podem evitar presas que ofereçam alto risco de injúria, mesmo que seu retorno energético seja alto, e optar por presas que ofereçam menor risco, mesmo que seu retorno energético seja menor (Juanes & Hartwick, 1990).

A influência da competição nas decisões de forrageamento de predadores é um fenômeno relativamente bem conhecido (Jeglinski et al., 2013; Suhonen, 1993; Villegas-Amtmann et al., 2013). Contudo, raramente o efeito da competição é avaliado em relação ao padrão de caça de presas que oferecem maior risco de injúria. É sabido que a densidade de predadores em um local pode alterar a intensidade de predação sobre as presas (McMahon et al., 2014; Mukherjee &

Heithaus, 2013). De fato, o aumento da densidade de predadores competidores pode indicar que as presas estejam mais escassas localmente (Norrdahl & Korpimäki, 2000). Consequentemente, a escassez de presas pode alterar as decisões de forrageamento de um predador em relação a presas que oferecem risco de injúria. Isso porque a escassez de presas quando há aumento da densidade de predadores normalmente é mais intensa para aquelas que apresentam baixo risco de injúria, já que são mais fáceis de capturar (Becker et al., 2008). Por outro lado, a densidade de presas que oferecem alto risco de injúria não deveria ser reduzida na mesma intensidade, já que elas devem ser menos escolhidas como alvo (Mukherjee & Heithaus, 2013). Dessa forma, na presença de um competidor, o predador pode se tornar mais propenso a atacar presas que oferecem alto risco de injúria para evitar um maior gasto energético buscando presas difíceis de encontrar (Berger-Tal et al., 2009; Krebs et al., 1995; McMahon et al., 2014). Esse efeito deve ser particularmente importante se o predador estiver sem se alimentar por um longo tempo. Porém, isso só deve acontecer para predadores generalistas, já que que predadores especialistas não devem ser capazes de alterar suas presas (Becker et al., 2008).

Aranhas saltadoras (Salticidae) compreendem um grupo no qual as decisões de forrageamento dos indivíduos podem ser afetadas tanto pelo risco de injúria oferecido pela presa, quanto pela presença de competidores no ambiente (Okuyama, 2002). O risco de injúria oferecido pela presa pode estar relacionado com a estratégia de caça geralmente adotada por essas aranhas. As aranhas saltadoras normalmente são predadores com estratégia de caça ativa. O padrão de ataque consiste em saltar sobre as presas e inocular veneno com as quelíceras até que elas sejam imobilizadas (Jackson & Pollard, 1996). Como a aranha precisa saltar sobre a presa antes de imobilizá-la, o contato físico antes da imobilização da presa é inevitável (Jackson & Pollard, 1996), aumentando as chances de que as presas revidem e causem injúrias na aranha. Esse padrão é

diferente do que ocorre em aranhas construtoras de teia, já que a presa sofre uma restrição de movimento ao ser interceptada na teia antes que a aranha entre em contato com ela (Mukherjee & Heithaus, 2013). A presença de predadores competidores pode afetar as decisões de forrageamento das aranhas caçadoras de duas formas. A primeira está relacionada com a redução na densidade das presas que oferecem menor risco de injúria, como citado anteriormente. Dado que aranhas saltadoras tendem a ser generalistas (Nelson, 2023), isso poderia levar essas aranhas a aumentar as tentativas de predação de presas que oferecem maior risco de injúria. A segunda está relacionada ao risco de canibalismo. Como o canibalismo é frequente em aranhas, as aranhas saltadoras podem ser predadas por competidoras da mesma espécie (Wise, 1993). Esse risco poderia levar essas predadoras a forragear com mais cautela, diminuindo sua propensão a forragear qualquer tipo de presa, já que ao reduzir sua atividade, as chances de ser localizada por um canibal em potencial reduzem.

A aranha *Corythalia conferta* Bayer, Hofer & Metzner, 2020 é uma espécie de Salticidae que possui estratégia de caça ativa (Rubio et al., 2018). Essa aranha tende a predar várias espécies de formiga (Baigorria et al., 2021). Dentre as presas de *C. conferta* há formigas pouco agressivas, como as do gênero *Cephalotes* e formigas mais agressivas, como as do gênero *Odontomachus* (Baigorria et al., 2021). Apesar de formigas serem abundantes na natureza, elas não são acessadas com facilidade pelos predadores pois muitas espécies de formiga forrageiam em grupo e possuem estratégias eficientes para lidar com predadores (Nentwig, 1987; Wiernasz et al., 2014). Levando em conta que formigas oferecem diferentes níveis de risco de injúria, é possível que a predação de *C. conferta* sobre espécies diferentes de formigas seja mediada pelo grau de periculosidade da formiga, bem como pela presença de aranhas competidoras. Por essa razão, buscamos compreender como o risco de injúria oferecido pela presa e a presença de um competidor

intraespecífico interfere nas decisões de predação de *C. conferta*. Para isso, testamos duas hipóteses: 1) o risco de injúria da presa aumenta a propensão de ataques de *C. conferta* a presas que oferecem menor risco de injúria em relação as que oferecem maior risco 2) a presença de um competidor conspecífico altera as decisões de forrageamento de *C. conferta* de modo que: a) *C. conferta* aumenta a propensão de ataques a presas que oferecem maior risco na presença de um competidor conspecífico, ou, b) o risco de canibalismo proveniente da presença de um competidor conspecífico reduz a propensão de ataques de *C. conferta* a qualquer tipo de presa. Nossas previsões são que as fêmeas de *C. conferta*: 1) serão mais propensas a predação as formigas que oferecem menor risco de injúria; 2a) aumentarão a propensão a predação de formigas mais agressivas quando houver pistas da presença de um competidor ou 2b) reduzirão a propensão a predação de qualquer tipo de presa quando houver pistas da presença de uma aranha competidora.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e guarda das aranhas

Coletamos 33 indivíduos de *C. conferta* - fêmeas e juvenis - entre os meses de fevereiro e dezembro de 2024 na área do Instituto de Ciências Biológicas (19.8681° S, 43.9665° O) e da Faculdade de Filosofia e Ciências Sociais (19.8667° S, 43.9614° O) da Universidade Federal de Minas Gerais, estado de Minas Gerais, Brasil. Mantivemos cada indivíduo separadamente em potes plásticos transparentes de 500 ml. Cada pote continha uma pedra com cerca de 4 cm colada na parede para que as aranhas pudessem construir seus abrigos. Alimentamos cada aranha com formigas do gênero *Camponotus* duas vezes por semana durante todo o período de experimentos. Escolhemos alimentar as aranhas com uma espécie diferente das utilizadas nos testes para evitar que as aranhas

tivessem maior experiência em predação indivíduos de alguma das espécies de formigas que usamos nos experimentos.

Teste de pressuposto: capacidade de reconhecer fio guia do competidor

Algumas espécies de Salticidae possuem a capacidade de reconhecer parceiros sexuais e competidores conspecíficos através do fio guia (Clark & Jackson, 1994; Cross & Jackson, 2013; Huber, 2005). Por isso, acreditamos que o fio guia deixado por *C. conferta* no ambiente pode ser usado como uma pista para as aranhas reconhecerem a presença de uma competidora no local. Se isso for verdade, o fio guia pode ter influência na tomada de decisões de forrageamento dessa aranha. Como não sabemos se *C. conferta* possui a capacidade de reconhecer o fio guia de um conspecífico, realizamos um teste de reconhecimento do fio guia usando 12 das 33 aranhas coletadas. Para isso, inserimos um papel-filtro de 9 cm de diâmetro em cada um dos potes plásticos onde as aranhas estavam sendo criadas três dias antes do teste. Dessa forma, o fio guia de cada aranha era depositado nos respectivos papéis-filtro enquanto as aranhas caminhavam sobre eles durante sua atividade de forrageamento diária. Para assegurar que o sinal químico não tivesse volatilizado com o tempo, minutos antes do teste, aproximamos uma pinça gentilmente da aranha para fazê-la caminhar sob o papel-filtro em uma placa de petri por 7 min para depositar seu fio guia. Logo em seguida, inserimos o papel-filtro contendo fio guia da aranha no fundo de uma arena representada por outro pote plástico de 500 ml. Inserimos um novo papel-filtro no pote de criação para deposição de mais fio guia que utilizamos no próximo teste com a mesma aranha, em outro dia. Após a transferência do papel-filtro para a arena, inserimos quatro pedras de cerca de 2 a 3 cm de comprimento e 1 a 2 cm de largura em cima do papel-filtro (Fig. 1). O objetivo das pedras foi impedir que a aranha enxergasse toda a área da arena de uma vez, forçando-a a explorar mais o

ambiente. Na próxima etapa, transferimos uma aranha diferente da que produziu o fio guia para a arena. Após isso, filmamos sua atividade durante 5 min. Realizamos as filmagens com uma câmera Cannon EOS Rebel T5i, posicionada acima da arena. Inserimos uma folha de acetato em cima da arena para evitar a fuga da aranha. O acetato permite uma boa visualização do interior da arena e não reflete a luz. Após o período de filmagem, retornamos a aranha testada para seu pote de criação e descartamos o papel-filtro contendo fio guia da aranha competidora. Em seguida, limpamos a arena, as pedras e a tampa de acetato com hexano para remover o sinal químico antes de iniciar um novo teste. Repetimos o mesmo teste com cada aranha utilizando como substrato um papel-filtro com o fio guia da própria aranha sendo observada. Porém, para evitar o estresse da aranha que seria utilizada no teste com seu próprio fio guia, não coletamos o fio guia alguns minutos antes, como fizemos no teste com fio guia de outra aranha. Por isso, observamos se a aranha havia caminhado sob o papel-filtro em seu próprio pote de criação algumas horas antes da realização do teste. Realizamos os dois testes em dias diferentes para estressar as aranhas o mínimo possível. Iniciamos o teste com fio guia da própria aranha, seguido pelo teste com fio guia da aranha competidora em metade das aranhas. Utilizamos a ordem inversa na outra metade. Realizamos a análise das filmagens manualmente e registramos o tempo que a aranha permaneceu em cada tipo de substrato para cada teste, além de registrar os comportamentos exibidos pelas aranhas. Se as aranhas forem capazes de reconhecer o fio guia de uma conspecífica, esperamos que o tempo despendido nos substratos seja diferente em relação ao teste com o fio guia da própria aranha sendo testada.

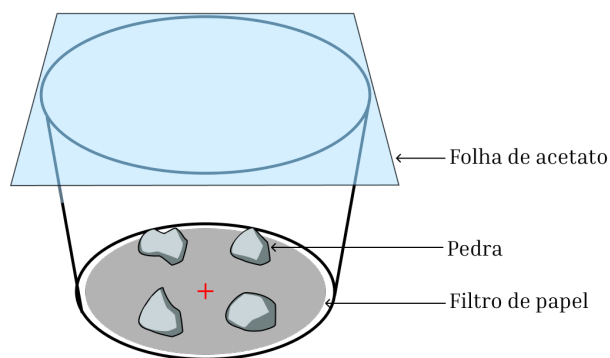


Fig. 1. Ilustração da arena onde realizamos os testes de reconhecimento de fio guia da aranha competidora. A cruz vermelha indica o ponto central onde inserimos a aranha testada no início do teste.

Experimento de predação

Para avaliar se as aranhas evitam atacar presas que oferecem maior risco de injúria, mas aumentam a propensão ao ataque delas quando há pistas da presença de aranhas competidoras, montamos um experimento para analisar as tentativas de predação. Utilizamos 21 aranhas para esse teste. As espécies de formiga que escolhemos para representarem a presa que oferece maior risco de injúria e a que oferece menor risco de injúria foram, respectivamente, *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802) e *Cephalotes pusillus* (Klug, 1824). Em testes prévios, *C. pusillus* mostrou-se pouco agressiva e não apresenta estruturas que possam causar danos a *C. conferta*. Por outro lado, *O. chelifer* é extremamente agressiva ao ser atacada, usando tanto as mandíbulas desenvolvidas quanto ferrão para defesa (Baigorria et al., 2021). Ao mesmo tempo, *O. chelifer* possui maior tamanho corporal que *C. pusillus*. Portanto, estritamente do ponto de vista de retorno energético, *O. chelifer* deveria ser preferida.

Testamos cada aranha separadamente em potes plásticos transparentes de 500 ml (que chamaremos de arena) contendo no fundo um papel-filtro circular coberto por fios-guia. Para obter

os fios guia das aranhas, inserimos os papéis-filtro nos potes de criação três dias antes do teste. Realizamos observações prévias para assegurar que as aranhas estivessem caminhando em cima do papel-filtro durante os dias e no dia do experimento, evitando assim a perda de informação química. No dia do teste, transferimos os papéis-filtro para cada uma das arenas e cerca de 1 min após, transferimos a aranha e a formiga a ser testada. Testamos cada aranha quatro vezes, com as seguintes combinações: papel-filtro com fio-guia da própria aranha e *C. pusillus*; papel-filtro com fio-guia da própria aranha e *O. chelifer*; papel-filtro com fio-guia de outra aranha e *C. pusillus*; papel-filtro com fio-guia de outra aranha e *O. chelifer*. Aleatorizamos ordem dos testes para evitar que a ordem de apresentação dos tratamentos pudesse interferir no resultado. Interrompemos a alimentação das aranhas com formigas do gênero *Camponotus* três dias antes do teste para assegurar que elas não estivessem saciadas no momento do experimento.

Em testes-piloto, observamos que as aranhas ficam agitadas ao serem depositadas nos potes, mas após 3 min elas reduzem sua atividade e se comportam de forma semelhante às aranhas livres na natureza. Por isso, inserimos as formigas no pote 3 min após a deposição da aranha. Após a deposição da formiga, observamos a interação por 30 min e registramos os seguintes comportamentos: 1) investida - quando a aranha salta sobre a formiga, mas não obtêm sucesso de predação; e 2) predação - quando a investida tem sucesso e a aranha captura a presa. Também registramos se a aranha iniciava o ataque pela frente, por trás ou pelas laterais da formiga e a forma como a presa foi abordada. Para isso, consideramos como uma abordagem cautelosa quando a aranha se aproximava da formiga mas não saltava imediatamente sobre ela, se aproximando e se afastando algumas vezes da formiga antes de atacar. Consideramos uma abordagem pouco cautelosa quando a aranha se aproximou da formiga e logo em seguida saltou sobre ela numa tentativa de predação. Nos casos em que a aranha não atacou a formiga nos primeiros 30 min,

esperamos 24 h e verificamos as arenas para registrar se as formigas permaneciam vivas ou estavam mortas. Além disso, colocamos formigas que não foram utilizadas no experimento em um pote sem presença da aranha. Fizemos isso para avaliar se essas formigas morreriam após 24 h sozinhas na arena. Assim, seria possível avaliar se as formigas testadas com aranha e que morreram após 24 h poderiam ter morrido naturalmente caso não fosse possível identificar outros sinais de predação. Para investigar esses sinais, utilizamos estereomicroscópio e fizemos uma varredura pelo corpo das formigas na busca por marcas de inserção das quelíceras da aranha. Antes do início dos testes, dividimos as aranhas em três grupos e cada grupo foi testado em um dia da semana. Dessa forma, nenhuma aranha foi testada no mesmo dia, reduzindo o estresse das mesmas ao mínimo possível. Como as aranhas menores podem ser menos propensas a atacar presas maiores, fotografamos todas as aranhas após os testes e medimos o cefalotórax de cada uma, de modo a inserir o tamanho corporal como covariável nas análises. Medimos a largura do cefalotórax utilizando o software ImageJ utilizando como ponto de referência o ponto logo atrás dos olhos posteriores medianos das aranhas.

Análise de dados

Para o teste de reconhecimento do fio guia de uma competidora, inicialmente utilizamos um modelo linear geral misto (LMM). Incluímos como variáveis aleatórias a identidade da aranha testada e a identidade da aranha competidora da qual o fio guia foi fixado no papel-filtro. Porém, o padrão de distribuição dos resíduos indicou um ajuste fraco do modelo aos dados. Como tanto a identidade da aranha quanto a identidade da aranha competidora não explicaram nenhuma variação no tempo despendido pelas aranhas nos substratos, alteramos a análise para um modelo generalizado de quadrados mínimos. Testamos se o tempo em que cada aranha passa em cada um

dos tipos de substrato - papel-filtro, paredes da arena ou pedras - varia em função da presença do próprio fio guia ou do fio guia de uma aranha competidora conspecífica. Consideramos como variável resposta, o tempo que a aranha passou em cada um dos substratos e como variáveis preditoras o tipo de substrato e a origem do fio guia (própria ou conspecífica). Para ajustar os resíduos do modelo, utilizamos a opção varIdent da função gls do pacote nlme (Pinheiro et al., 2023) no programa R (R Core Team, 2024). Modelamos a distribuição dos resíduos de acordo com a interação entre o tipo de substrato e a origem do fio guia.

Para avaliar se a ocorrência de ataques a formigas que oferecem diferentes níveis de risco de injúria nos primeiros 30 min de teste muda a depender da pista de predador, utilizamos um modelo linear generalizado misto (GLMM) com distribuição de erros binomial. Testamos se a probabilidade de ataque a cada espécie de formiga é diferente e se essa propensão muda a depender da presença do substrato contendo fio guia próprio ou de uma aranha competidora. Utilizamos como variável resposta se a aranha tentou predação a formiga ou não tentou nenhum tipo de ataque. Para tentativa de predação, consideramos investida e predação como uma única classe de informação que indica que a aranha estava propensa a atacar a presa. Inserimos a espécie de formiga e a presença de fio guia da aranha como variáveis preditoras fixas. Como variáveis aleatórias, inserimos a identidade da aranha testada, a identidade do fio guia da aranha usado no tratamento, o grupo de testes e a ordem dos experimentos. Para evitar um possível efeito do tamanho da aranha sob a taxa de tentativas de predação, inserimos a largura do cefalotórax no modelo como covariável. Porém, como essa variável não apresentou influência significativa no teste, a excluimos do modelo (tabela 1). Repetimos o mesmo teste usando os dados observados 24 h após a deposição da formiga. A única diferença é que o estado da formiga após 24 h (morta ou viva) foi somado às tentativas de predação que ocorreram nos primeiros 30 min do teste.

Calculamos a significância dos GLMMs usando um teste de razão de verossimilhança (Zuur et al., 2009). Para isso, comparamos um modelo saturado contendo todas as variáveis preditoras fixas e aleatórias com um modelo nulo que não continha as variáveis fixas. Em caso de significância para esse teste, testamos o efeito das variáveis fixas ao comparar modelos reduzidos em que cada uma das variáveis foi excluída com o modelo saturado.

RESULTADOS

Durante o experimento de reconhecimento do fio guia, o comportamento das aranhas diferiu entre os testes com fio guia próprio e fio guia da competidora. Houve diferença significativa entre a alternância da aranha das pedras para o papel filtro e vice versa, entre os dois tipos de tratamento ($t = 2.12$, $df = 11.80$, $p = 0.02$). Quando o fio guia da competidora estava presente, as aranhas exploraram mais o ambiente, alternando mais vezes entre caminhar sob o papel-filtro e as pedras. O tempo em que as aranhas passaram em cada tipo de substrato também variou de acordo com a presença de fio guia de uma competidora conspecífica ou fio gui próprio ($\chi^2 = 10.22$, $gl = 1$, $p < 0.001$). As aranhas também diminuíram o tempo que passaram na parede da arena e aumentaram o tempo nas pedras quando havia fio guia de uma aranha competidora nos papéis-filtro em relação ao papel-filtro com o fio guia próprio (Fig. 2).

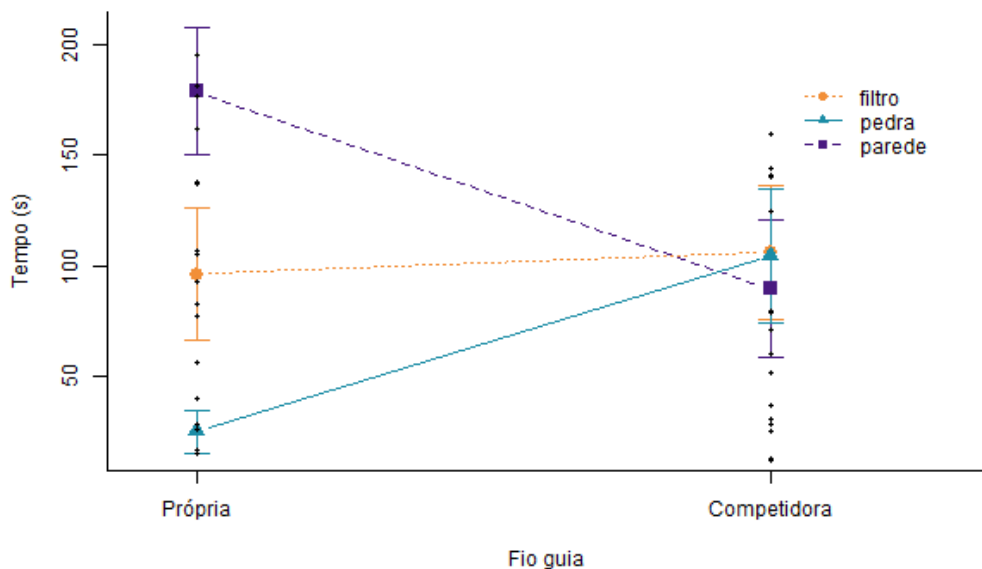


Fig. 2. Tempo em que cada aranha permaneceu em cada tipo de substrato (Papel-filtro, Pedra ou Parede) quando havia fio guia da própria aranha ou de uma competidora. As barras representam o erro padrão. Pontos pretos representam o valor de tempo observado em cada aranha em cada tratamento.

No teste de predação, as aranhas não apresentaram padrão consistente de comportamento em função do tipo de tratamento aplicado. Algumas aranhas eram mais ativas e exploravam mais o ambiente assim que inseridas na arena, enquanto outras tinham atividade mais reduzida. Por outro lado, as aranhas apresentaram tendências diferentes na direção do ataque em relação ao corpo de cada espécie de formiga. As fêmeas de *C. conferta* tendiam a atacar *C. pusillus* na direção frontal, com inserção das quelíceras no dorso da presa na região próxima ao pecíolo. Já *O. chelifera* foi atacada na direção lateral ou traseira, com inserção das quelíceras também no dorso da formiga na região próxima ao pecíolo. A abordagem feita por *C. conferta* nos dois tipos de presa também variou. A aranha levou mais tempo para se aproximar de *O. chelifera* do que de *C. pusillus*. Muitas

vezes a aranha realizou várias tentativas de aproximação sem saltar sobre *O. chelififer*. Em diversos casos, a abordagem da aranha direcionada a *O. chelififer* resultou em uma reação agressiva da formiga. Em uma dessas ocasiões, a formiga matou a aranha durante a tentativa de captura. Já para *C. pusillus*, na maioria das vezes as aproximações da aranha resultaram em uma tentativa de captura (Fig. 3). Em alguns casos a aranha nem chegou a realizar o salto sob *C. pusillus*. Ao invés disso, subiu caminhando sobre a formiga e inseriu as quelíceras dorsalmente próximo ao pecíolo, predando-a.

A espécie de formiga afetou a probabilidade de tentativas de predação de *C. conferta* tanto nos primeiros 30 min de observação quanto após 24 h (Tabela 1). *Cephalotes pusillus* foi mais predada do que *O. chelififer*, independente do tipo de fio guia presente na arena de testes (Tabela 1, Fig. 3). A presença do fio guia de outra aranha não afetou a taxa de tentativas de predação de *C. conferta* em função da espécie de formiga nos primeiros 30 min de observação (Tabela 1). Os resultados foram semelhantes para as observações feitas após 24 h, em que *C. pusillus* foi mais predada do que *O. chelififer*, independente do tipo de fio guia presente no teste (Tabela 1, Fig. 3). O fio guia também não interferiu na taxa de tentativas de predação de nenhum tipo de formiga (√). Não encontramos sinais de predação das aranhas no corpo de nenhuma das formigas mortas durante o teste com as aranhas, mesmo aquelas em que a predação foi presenciada. Nenhuma das formigas que foram colocadas na arena sem a presença da aranha morreu durante as 24 h de teste.

Comparação entre modelos	30 min			24 h		
	χ^2	gl	p	χ^2	gl	p
Saturado vs Nulo	31.52	4	<0.001	22.41	4	<0.001
Saturado vs Sem interação	0.79	1	0.67	1.53	1	0.21
Sem interação vs Sem fio guia	1.94	1	0.16	0.06	1	0.8
Sem interação vs Sem formiga	26.07	1	<0.001	18.56	1	<0.001
Sem interação vs Sem tamanho	0	1	1	2.88	1	0.89

Tabela 1. Resultado do teste de tentativas de predação de formigas que oferecem diferentes riscos de injúria por *C. conferta* durante os primeiros 30 min de observação e após 24 h do início do experimento. O modelo saturado inclui todas as variáveis fixas (fio guia, tipo de formiga e tamanho do cefalotórax e interação entre fio guia e tipo de formiga), além da variável aleatória (identidade da aranha). Os modelos reduzidos mantêm a mesma estrutura do modelo saturado, mas com remoção de uma variável fixa diferente em cada modelo.

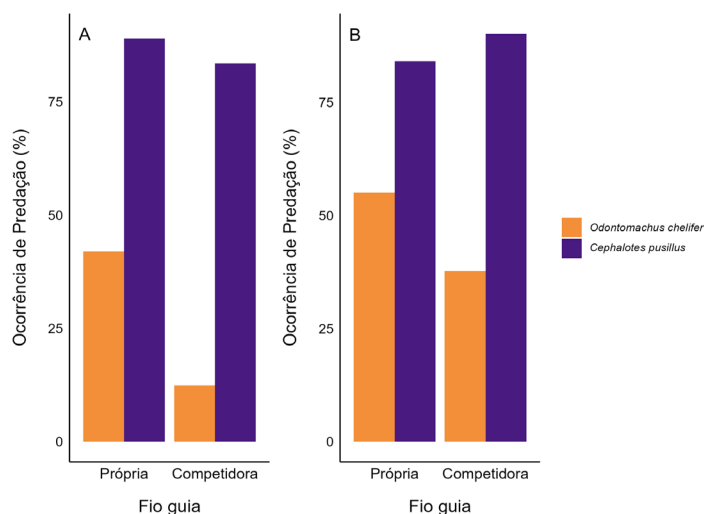


Fig. 3. Porcentagem de ocorrência de predação de *Corythalia conferta* em *Odontomachus chelifer* e *Cephalotes pusillus* sob a presença de fio guia da própria aranha ou de uma competidora conspecífica: A) nos primeiros 30 min de teste e B) após 24 h de teste.

DISCUSSÃO

Neste trabalho avaliamos se fêmeas de *C. conferta* são capazes de reconhecer o fio guia deixado por outras fêmeas conspecíficas, ajustam a propensão ao ataque de acordo com o risco de injúria oferecido pela presa e mudam essa propensão quando há pistas de conspecíficos. Com relação à possibilidade de reconhecimento do fio guia, a alteração de comportamento das aranhas e o tempo despendido nos substratos diferentes quando havia fio guia de uma aranha competidora em relação ao fio guia próprio indica que essas aranhas reconheceram o fio guia da competidora. Já com relação ao padrão de ataque de presas, o fato de *C. conferta* ter preferido atacar a presa que oferece menor risco de injúria, mesmo ela possuindo menor massa e retorno energético, indica que o risco que a presa oferece é importante nas decisões de forrageamento dessa aranha. Apesar disso, nossos resultados referentes à probabilidade de ataque a *C. pusillus* e *O. chelifera* quando há fio guia próprio ou de outra aranha, indicam que *C. conferta* não ajusta sua atividade de forrageamento na presença de um conspecífico. Isso elimina a possibilidade de que o risco de competição ou de canibalismo modulem as decisões de forrageio das aranhas. Os resultados obtidos após 24 h indicam que o tempo que o predador passou com a presa também não é um fator importante na decisão de ataque.

No teste de reconhecimento de fio guia, o aumento do tempo despendido nas pedras, bem como a frequência de uso delas pode indicar que as aranhas passam a explorar mais o ambiente ao detectarem o sinal de uma possível competidora, possivelmente na tentativa de avistá-la. Outras aranhas, incluindo Salticidae, também alteram seu padrão de atividade ao detectar o sinal de uma aranha conspecífica (Clark & Jackson, 1994; O'Donovan & Persons, 2023; Taylor, P. W., 1998). Nesses casos, essa alteração normalmente é interpretada como um sinal de busca por parceiros sexuais ou para evitar predação. Em nosso teste, isso pode ocorrer a fim de a aranha encontrar a

competidora no local, permitindo manter a aranha conspecífica dentro do seu campo de visão. Isso poderia tanto reduzir o risco da aranha ser predada, quanto aumentar as chances de predação da competidora.

Apesar de *C. pusillus* ser de menor tamanho e oferecer menor retorno energético, *C. conferta* preferiu atacar *C. pusillus* ao invés de *O. chelifera*. Além disso, a agressividade de *O. chelifera* contra *C. conferta*, que chegou a matar uma das aranhas, mostra que o risco de injúria oferecido por essa presa é realmente importante nas decisões de forrageamento de *C. conferta*. De fato, em outras espécies de predadores, o risco de injúria oferecido pela presa pode direcionar o padrão de ataque para presas menos perigosas, mesmo que elas ofereçam menor retorno energético (Becker et al., 2008; Juanes & Hartwick, 1990). Isso mostra que a decisão de escolher uma presa baseada apenas no retorno energético que ela oferece pode não ser a melhor escolha do predador e deve ocorrer em situações específicas. É sabido que aranhas saltadoras são capazes de avaliar suas presas visualmente e alterar sua estratégia de ataque de acordo com as características dessa presa, como forma e tamanho (Nelson, 2023). Por isso, pode ser que a mudança de comportamento de *C. conferta* ao se aproximar de *O. chelifera* ocorra devido à avaliação feita pela aranha dos riscos de injúria oferecidos pela presa. Contudo, a mera inspeção visual pode não ser suficiente para indicar que uma presa é mais ou menos agressiva. Mas como as aranhas foram coletadas em campo, talvez elas já tenham passado por um processo de aprendizado em encontros prévios com as duas espécies de formiga. Isso explicaria a abordagem cautelosa da aranha em relação à presa que oferece maior risco de injúria.

Apesar do tipo de presa moldar o padrão de forrageamento de *C. conferta*, a pista do competidor no local não alterou o padrão de escolha. Esse resultado é interessante, já que a aranha foi capaz de reconhecer o fio guia deixado por outra fêmea. Em outros grupos de animais, existem

relatos de que a presença de competidores pode tanto afetar (Gamberale-Stille, 2000; Jaeger et al., 1983), quanto não afetar (Guillemain & Fritz, 2002) as decisões de forrageamento do predador. No caso de *C. conferta*, pode ser que a escassez de presas resultante da presença do competidor, não altere sua preferência, mas leve a aranha a um estado de repouso, reduzindo a intensidade de predação. Isso não deveria afetar sua aptidão drasticamente, já que aranhas possuem uma taxa metabólica de repouso baixa em relação a outros animais e também conseguem passar por períodos longos de fome (Wilder, 2011).

Para o nosso conhecimento, há apenas dois estudos que avaliaram como as decisões de forrageamento de predadores são influenciadas pelo risco de injúria oferecido pela presa e também pela presença de competidores no local (Gamberale-Stille, 2000; McMahon et al., 2014). Em ambos os estudos, que testaram galinhas domésticas, os predadores aceitaram um tipo de presa que poderia ser perigoso mais rapidamente quando havia a presença de um competidor no local. Contudo, galinhas possuem um metabolismo acelerado e podem apresentar diversos danos fisiológicos em caso de longos períodos de fome (Ben Nathan et al., 1977). Por isso, seria mais danoso para esses predadores entrar em estado de repouso em relação a *C. conferta*, que por ser uma aranha, tem taxa metabólica baixa, como já citado (Wilder, 2011). Assim como *C. conferta*, outros predadores generalistas estão sujeitos às pressões seletivas oferecidas tanto pelo risco de injúria oferecido pela presa, quanto pela presença de predadores competidores (Becker et al., 2008; McMahon et al., 2014; Mukherjee & Heithaus, 2013). Apesar disso, em alguns casos pode ser que apenas um desses fatores influencie as decisões de forrageamento do predador, como parece ser o caso de *C. conferta*. Eventualmente a ausência de resposta pode estar associada a existência de estratégias alternativas que permitem que o predador permaneça tempos mais longos em inanição, podendo retomar a atividade quando a disponibilidade de presas volta a aumentar. Isso significa

que, para essa aranha, ajustar o comportamento na presença de um predador competidor pode ter consequências mais drásticas do que não ajustar o comportamento. Contudo, para compreender como isso ocorre, seria importante avaliar a intensidade das consequências tanto da competição quanto do risco de injúria oferecido pela presa ao longo da vida da aranha. Isso nos permitiria entender quando o predador molda seu comportamento em resposta a cada um desses fatores.

REFERÊNCIAS

- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, *14*(9), 948–958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- Baigorria, J., Rubio, G., Stolar, C., & Oklander, L. (2021). *Notes on the jumping spider Corythalia conferta (Araneae: Salticidae), a possible myrmecophagous specialist in Argentina*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.4608823>
- Becker, M. S., Garrott, R. A., White, P. J., Gower, C. N., Bergman, E. J., & Jaffe, R. (2008). Chapter 16 Wolf Prey Selection in an Elk-Bison System: Choice or Circumstance? In R. A. Garrott, P. J. White, & F. G. R. Watson (Eds.), *Terrestrial Ecology* (Vol. 3, pp. 305–337). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1936-7961\(08\)00216-9](https://doi.org/10.1016/S1936-7961(08)00216-9)
- Ben Nathan, D., Heller, E. D., & Perek, M. (1977). The Effect of Starvation on Antibody Production of Chicks. *Poultry Science*, *56*(5), 1468–1471. <https://doi.org/10.3382/ps.0561468>
- Berger-Tal, O., Mukherjee, S., Kotler, B. P., & Brown, J. S. (2009). Look before you leap: Is risk of injury a foraging cost? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*(12), 1821–1827. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0809-3>
- Bhargava, M., & Dubey, B. (2023). Trade-off dynamics and chaotic behavior in nonautonomous prey-predator model with group defense. *Nonlinear Dynamics*, *111*(24), 22727–22761. <https://doi.org/10.1007/s11071-023-09019-z>
- Clark, R. J., & Jackson, R. R. (1994). Self recognition in a jumping spider: *Portia labiata* females discriminate between their own draglines and those of conspecifics. *Ethology Ecology & Evolution*, *6*(3), 371–375. <https://doi.org/10.1080/08927014.1994.9522987>

- Cross, F. R., & Jackson, R. R. (2013). The Functioning of Species-Specific Olfactory Pheromones in the Biology of a Mosquito-Eating Jumping Spider from East Africa. *Journal of Insect Behavior*, 26(2), 131–148. <https://doi.org/10.1007/s10905-012-9338-4>
- Gamberale-Stille, G. (2000). Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naïve and experienced predators. *Animal Behaviour*, 60(1), 95–99. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1435>
- Guillemain, M., & Fritz, H. (2002). Temporal variation in feeding tactics: Exploring the role of competition and predators in wintering dabbling ducks. *Wildlife Biology*, 8(2), 81–90. <https://doi.org/10.2981/wlb.2002.012>
- Huber, B. A. (2005). Sexual selection research on spiders: Progress and biases. *Biological Reviews*, 80(3), 363–385. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006700>
- Jackson, R. R., & Pollard, S. D. (1996). Predatory behavior of jumping spiders. *Annual Review of Entomology*, 41, 287–308. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001443>
- Jaeger, R. G., Nishikawa, K. C. B., & Barnard, D. E. (1983). Foraging tactics of a terrestrial salamander: Costs of territorial defence. *Animal Behaviour*, 31(1), 191–198. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80188-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80188-2)
- Jeglinski, J. W. E., Goetz, K. T., Werner, C., Costa, D. P., & Trillmich, F. (2013). Same size same niche? Foraging niche separation between sympatric juvenile Galapagos sea lions and adult Galapagos fur seals. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 82(3), 694–706. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12019>
- Juanes, F., & Hartwick, E. B. (1990). Prey Size Selection in Dungeness Crabs: The Effect of Claw Damage. *Ecology*, 71(2), 744–758. <https://doi.org/10.2307/1940327>
- Krebs, C. J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A. R. E., Smith, J. N. M., Dale, M. R. T., Martin,

- K., & Turkington, R. (1995). Impact of Food and Predation on the Snowshoe Hare Cycle. *Science*, 269(5227), 1112–1115. <https://doi.org/10.1126/science.269.5227.1112>
- McMahon, K., Conboy, A., O’Byrne-White, E., Thomas, R. J., & Marples, N. M. (2014). Dietary wariness influences the response of foraging birds to competitors. *Animal Behaviour*, 89, 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.025>
- Mukherjee, S., & Heithaus, M. R. (2013). Dangerous prey and daring predators: A review. *Biological Reviews*, 88(3), 550–563. <https://doi.org/10.1111/brv.12014>
- Nelson, X. J. (2023). A road map of jumping spider behavior. *The Journal of Arachnology*, 51(2). <https://doi.org/10.1636/JoA-S-22-011>
- Nentwig, W. (1987). The Prey of Spiders. In W. Nentwig (Ed.), *Ecophysiology of Spiders* (pp. 249–263). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-71552-5_18
- Norrdahl, K., & Korpimäki, E. (2000). Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators. *Oikos*, 91(3), 528–540. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910315.x>
- O’Donovan, M., & Persons, M. H. (2023). The wolf spider *Pardosa milvina* varies silk deposition in response to self and same-sex conspecific silk. *Ethology*, 129(11), 622–629. <https://doi.org/10.1111/eth.13398>
- Okuyama, T. (2002). The role of antipredator behavior in an experimental community of jumping spiders with intraguild predation. *Population Ecology*, 44(2), 121–125. <https://doi.org/10.1007/s101440200014>
- Pinheiro, J., Bates, D., & R Core Team. (2023). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (p. 3.1-166) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.nlme>
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal Foraging: A Selective Review of

- Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52(2), 137–154.
<https://doi.org/10.1086/409852>
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Richardson, J. M. L., & Anholt, B. R. (2010). Defensive Morphology. In *Encyclopedia of Animal Behavior* (pp. 493–499). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-045337-8.00330-2>
- Rubio, G. D., Baigorria, J. E. M., & Scioscia, C. L. (2018). *Arañas Salticidas de Misiones: Guía para la Identificación (Tribus Basales)*. Universidad Maimónides.
<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/109420>
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Suhonen, J. (1993). Predation Risk Influences the Use of Foraging Sites by Tits. *ECOLOGY*, 74(4), 1197–1203. <https://doi.org/10.2307/1940490>
- Sutherland, W. J., & Anderson, C. W. (1987). Six ways in which a foraging predator may encounter options with different variances. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30(2), 99–114. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb00292.x>
- Taylor, P. W. (1998). DRAGLINE-MEDIATED MATE-SEARCHING IN TRITE PLANICEPS (ARANEAE, SALTICIDAE). *Journal of Arachnology*, 26(3).
<https://www.jstor.org/stable/i288073>
- Villegas-Amtmann, S., Jeglinski, J. W. E., Costa, D. P., Robinson, P. W., & Trillmich, F. (2013). Individual Foraging Strategies Reveal Niche Overlap between Endangered Galapagos Pinnipeds. *PLoS ONE*, 8(8), e70748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070748>
- Wiernasz, D. C., Cole, B. A., & Cole, B. J. (2014). Defending the nest: Variation in the alarm aggression response and nest mound damage in the harvester ant *Pogonomyrmex*

occidentalis. *Insectes Sociaux*, 61(3), 273–279. <https://doi.org/10.1007/s00040-014-0352-8>

Wilder, S. M. (2011). Spider Nutrition: An Integrative Perspective. In J. Casas (Ed.), *Advances in Insect Physiology* (Vol. 40, pp. 87–136). Academic Press.

<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387668-3.00002-7>

Wise, D. H. (1993). *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press.

<https://doi.org/10.1017/CBO9780511623431>

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-](https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6)

87458-6