

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

Risco de predação e investimento em características defensivas em *Cyclosa
fililineata* (Araneae: Araneidae)

Eduardo Brandão Nogueira Filho
Magister Scientiae

VIÇOSA - MINAS GERAIS
2026

EDUARDO BRANDÃO NOGUEIRA FILHO

Risco de predação e investimento em características defensivas em *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Thiago Gechel Kloss

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

N778r
2026

Nogueira Filho, Eduardo Brandão, 1999-

Risco de predação e investimento em características defensivas em *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae) / Eduardo Brandão Nogueira Filho. – Viçosa, MG, 2026.
1 dissertação eletrônica (30 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Thiago Gechel Kloss.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Entomologia, 2026.

Referências bibliográficas: f. 27-30.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2026.509>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. *Cyclosa fililineata*. 2. Aranhas - Morfologia - Efeito dos animais predadores. 3. Camuflagem (Biologia). I. Kloss, Thiago Gechel, 1987-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Entomologia. Programa de Pós-Graduação em Entomologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.44

EDUARDO BRANDÃO NOGUEIRA FILHO

Risco de predação e investimento em características defensivas em *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 24 de julho de 2026.

Assentimento:

Eduardo Brandão Nogueira Filho
Autor

Thiago Gechel Kloss
Orientador

Essa dissertação foi assinada digitalmente pelo autor em 31/08/2026 às 18:56:47 e pelo orientador em 01/09/2026 às 08:23:00. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **1QVL.LPPJ.ZS2Y** e clique no botão 'Validar documento'.

A todos que trilharam este caminho comigo.

AGRADECIMENTOS

Primeiro de tudo, ao longo de todo esse processo me agarrei no que foi mais precioso, a companhia de quem torce por mim. As palavras de conforto e carinho de cada um citado aqui fizeram com que essa etapa fosse imensamente mais leve e prazerosa. Encerro esse ciclo com orgulho de tudo que fiz e com o coração preenchido de amor e gratidão.

À minha mãe Ana Paula, por todo amor, força, aconchego, carinho e incentivo desde o início ao final desta etapa, cada palavra e ligações diárias foram colo e conforto. Não sou capaz de expressar em palavras a gratidão e orgulho que sinto de ser seu filho. Dedico esta dissertação a você.

À minha vó Marlene (in memoriam), que sempre apoiou e incentivou cada passo dado na minha vida. Seu amor sempre vai me dar forças em todo e qualquer momento da minha vida, me fazendo cada vez querer ir mais longe. Cada conquista dedico a você.

Aos meus irmãos Isabella, Tamires e José Geraldo, por cada palavra de incentivo, amor e carinho em cada passo meu. Obrigado por tanto sempre. Agradeço imensamente por ter vocês. Que presente é a nossa família.

Ao meu sobrinho Henrique, espero poder fazer com que você tenha a curiosidade de se interessar e entender a grandiosidade que é a natureza. Você é um presente em nossas vidas.

Ao Leonardo Ruffatto, por todo apoio, incentivo, amor, carinho, colo, conforto e ajuda ao longo de todo esse processo. Você acompanhou e me acolheu em todos os momentos de tensão, sufoco e alívio. Sua presença e companhia foram essenciais em todo os momentos. Agradeço muito por tanto que fez e faz por mim. É um presente ter você na minha vida.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia e Comportamento (LABECOM), do Programa de Pós-Graduação em Ecologia UFV e de Viçosa que me ajudaram em cada etapa deste trabalho, desde o início ao final. Em especial à Camila, Aline, Diego, Ítalo, Erika Tatiane, Gabriele, Andrés, Caio, Alexander, Gabriel, Marina, Marina Bracale, Naiara, Mirella, Luísa, Jade, Beatriz, Evandro, Déborah, Júlia, Larissa, Laura, Caroline, Ana Luíza e Isabella Defelippe. Vou ser eternamente grato a cada um de vocês, por cada tempo que tiraram dos seus dias para me acompanhar em campo, ao longo dos experimentos e por cada palavra de acolhimento e incentivo de cada um.

Ao meu orientador Thiago G. Kloss, obrigado por cada ensinamento ao longo de todo o mestrado. Suas palavras e conselhos em cada momento foram primordiais para que eu buscasse realizar este trabalho da melhor forma possível. Sua orientação foi primordial na minha formação enquanto

pesquisador.

À família Gomes, Leci, Imaculada, Luciana, Lara e Paulo, por cada palavra de incentivo e carinho. O apoio e a presença de vocês tornam meus dias mais leves e felizes. Obrigado por tudo.

Aos meus amigos/família de Sete Lagoas, Lucas, Laura, Pedro, Lucas Diniz, João Luccas, José Francisco, Cibele, Maria Eduarda, Gaby, Maria Paula, Lohany, André, Karine, Isabela e João Vitor. Obrigado por sempre estarem comigo em todos os momentos. Que felicidade e alívio que é ter vocês. Vocês são luz na minha vida. Aos programas e professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFV, por todos os ensinamentos e apoio ao longo do mestrado.

À Universidade Federal de Viçosa pelos espaços de pesquisas, infraestrutura e ensino gratuito e de qualidade.

Aos funcionários da UFV, pelas palavras de bom dia e pelo interesse em sempre perguntar do nosso trabalho.

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

“Floresta é o lugar onde a vida acontece.” – Ailton Krenak

RESUMO

FILHO, Eduardo Brandão Nogueira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2026. **Risco de predação e investimento em características defensivas em *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae).** Orientador: Thiago Gechel Kloss.

As pressões exercidas por predadores podem alterar aspectos morfológicos e comportamentais das presas ao longo do tempo. Entretanto, ainda são escassos os estudos que investigam como sinais de risco induzem mudanças plásticas em características associadas à redução da detecção por predadores. Aranhas do gênero *Cyclosa* utilizam estratégias de camuflagem, caracterizadas pela construção de estruturas de detritos nas teias, chamadas estabilimento. Além disso, a própria teia também pode atuar como uma pista visual para inimigos naturais, tornando sua arquitetura potencialmente relevante para a detecção da aranha. Dessa forma, esses organismos constituem modelos promissores para compreender como animais respondem plasticamente ao risco de predação do ambiente. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar como o risco de predação pode modular o investimento em camuflagem e a estrutura da teia de *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae). Nossas hipóteses foram de que indivíduos expostos a maior risco de predação (1) investem mais na construção do estabilimento e (2) reduzem o investimento estrutural da teia. Para isso, monitoramos em campo a variação no comprimento do estabilimento e na área da teia de 65 indivíduos juvenis de *C. fililineata*, estágio do desenvolvimento mais vulnerável a ataques de parasitoides, dos quais 34 indivíduos foram submetidos a ataques simulados por parasitoides e 31 não foram submetidos aos ataques. Nossos resultados mostraram que o risco de predação simulado por ataques de parasitoides não influenciou o investimento em estabilimento nem a área da teia de *C. fililineata*. Isto sugere que o investimento em estabilimento pode não ser uma resposta prioritária frente a predadores especializados. Além disso, sugerimos que o estágio juvenil das aranhas, que possuem maior demanda energética direcionada para o crescimento, também pode ter limitado o redirecionamento de energia para estratégias de defesa. Da mesma forma, a manutenção da área da teia nos dois grupos experimentais, reforça a hipótese de que, durante essa fase da vida, a prioridade energética das aranhas está voltada ao crescimento, em detrimento de ajustes na arquitetura da teia em resposta ao risco de predação. Nossos resultados sugerem que alocações de defesa podem não ser apenas respostas diretas ao risco, mas também uma consequência da

identidade

do predador e do custo energético necessário para o crescimento e desenvolvimento nesse estágio, que juntos podem sobrepor o ajuste em estruturas de defesa.

Palavras-chave: predador-presa; parasitoides; plasticidade comportamental; estabilimento

ABSTRACT

FILHO, Eduardo Brandão Nogueira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2026. **Predation risk and investment in defensive traits in *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae)**. Adviser: Thiago Gechel Kloss.

Predator pressure can alter morphological and behavioral traits of prey over time. However, studies investigating how risk cues induce plastic changes in traits associated with reduced detection by predators remain scarce. Spiders of the genus *Cyclosa* employ camouflage strategies characterized by the construction of debris structures in their webs, known as stabilimenta. Furthermore, the web itself may also function as a visual cue for natural enemies, making its architecture potentially relevant to spider detection. These organisms therefore constitute promising models for understanding how animals respond plastically to predation risk. Thus, the aim of this study was to investigate how predation risk modulates investment in camouflage and web architecture in *Cyclosa fililineata* (Araneae: Araneidae). We hypothesized that individuals exposed to higher predation risk would (1) invest more in stabilimentum construction and (2) reduce structural investment in the web. To test these hypotheses, we monitored variation in stabilimentum length and web area in the field in 65 juvenile *C. fililineata* individuals, the developmental stage most vulnerable to parasitoid attacks, of which 34 were subjected to simulated parasitoid attacks and 31 were not. Our results showed that predation risk simulated through parasitoid attacks did not influence stabilimentum investment or web area in *C. fililineata*. This indicates that investment in stabilimentum construction may not be a priority response to specialized predators. We also propose that the juvenile stage of spiders, which have higher energetic demands directed toward growth, may have limited the reallocation of energy toward defensive strategies. Likewise, the maintenance of web area across both experimental groups reinforces the hypothesis that, during this life stage, spiders prioritize energy allocation toward growth rather than adjustments in web architecture in response to predation risk. Overall, our findings imply that defensive investment may not be solely a direct response to risk, but may also be shaped by predator identity and the energetic costs associated with growth and development at this stage, which together may constrain adjustments in defensive structures.

Keywords: predator-prey; parasitoids; behavioral plasticity; stabilimentum

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Mapa de localização da Mata da Biologia, área de estudo.....	15
Figura 2 – Fluxograma do método utilizado para a obtenção de espécimes de <i>Polysphincta janzeni</i>	17
Figura 3 – Representação do instrumento contendo espécime de <i>Polysphincta janzeni</i> utilizado no experimento de ataques simulados.....	17
Figura 4 – Fluxograma do método utilizado para a simulação de ataques de parasitoides e mensuração da construção do estabilimento e da área total da teia.....	18
Figura 5 – Esquema das mensurações realizadas nas fotografias para quantificar o tamanho do estabilimento e a área total da teia de <i>Cyclosa fililineata</i>	20
Figura 6 – Comparação do tamanho do estabilimento entre os grupos submetidos e não submetidos a ataques simulados ao longo dos dias.....	22
Figura 7 – Comparação do tamanho da área da teia entre os grupos submetidos e não submetidos a ataques simulados ao longo dos dias.....	23

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1. <i>Área de estudo</i>	14
2.2. <i>Espécie de estudo</i>	15
2.3 <i>Seleção das aranhas em campo</i>	15
2.4 <i>Simulação do risco de predação</i>	16
2.5 <i>Avaliação do efeito do risco de predação sobre o tamanho do estabelecimento e área total da teia</i>	18
2.6 <i>Análises estatísticas</i>	20
3. RESULTADOS	21
4. DISCUSSÃO	23
REFERÊNCIAS	27

1. INTRODUÇÃO

A dinâmica da interação predador-presa não afeta apenas a sobrevivência dos indivíduos, mas também pode moldar aspectos morfológicos, fisiológicos e comportamentais (Lima & Dill, 1990). Isso ocorre porque tanto as presas quanto os predadores tendem a adotar estratégias que maximizam o ganho energético em relação aos riscos associados à captura das presas ou a fuga (Stephens & Krebs, 1986). Em resposta a essa pressão seletiva, as presas desenvolveram diferentes estratégias de defesas que podem aumentar a probabilidade de sobrevivência e reduzir a chance de detecção e ataque por predadores (Lima, 1998; Preisser *et al.*, 2005; Werner & Peacor, 2003).

As estratégias de defesa das presas podem ser classificadas em primárias e secundárias. As primárias reduzem a chance de detecção antes do contato direto com o predador e incluem mecanismos como camuflagem, cripticidade, mimetismo e aposematismo (Ruxton *et al.*, 2018; Stevens & Merilaita, 2009). Já as secundárias ocorrem após o encontro com o predador e envolvem respostas como fuga, recuo, autotomia e tanatose (Edmunds, 1974). A eficiência de ambos os tipos de defesa pode variar de acordo com fatores ambientais e individuais dos organismos, uma vez que esses fatores podem modificar tanto a probabilidade de sucesso do predador quanto a capacidade de escape da presa (Lima & Dill, 1990; Wheatley *et al.*, 2020).

As defesas primárias, se destacam por dependerem diretamente da interação entre as características do indivíduo e da estrutura do habitat (Endler, 1978; Hultgren & Stachowicz, 2008; Stevens & Merilaita, 2009). A eficácia dessas estratégias está associada tanto à correspondência entre o fenótipo do indivíduo e o habitat, quanto à redução ou modificação de estruturas que aumentam a conspicuidade, reduzindo a probabilidade de detecção por predadores visualmente orientados (Stevens & Merilaita, 2009). Neste contexto, o ambiente atua como um componente essencial na eficácia dessas estratégias.

Além das características ambientais, a percepção do risco de predação também pode influenciar o investimento em estratégias defensivas (Li & Lee, 2004; Nakata, 2008, 2009). Entretanto, apesar dos avanços das pesquisas sobre modulações nas respostas defensivas de artrópodes, ainda são escassos os estudos empíricos que investigam de que forma sinais de risco, como pistas químicas ou visuais de predadores, podem induzir mudanças plásticas em características associadas à

redução da detecção. Essa lacuna limita a compreensão dos mecanismos ecológicos e evolutivos que regulam a aquisição e manutenção dessas estratégias defensivas.

Uma possível explicação para a existência dessa plasticidade é que indivíduos expostos a diferentes níveis de risco de predação podem ajustar seu comportamento e alocar recursos de forma diferenciada entre defesa e outras atividades (Lima, 1998; Preisser *et al.*, 2005). Entre essas respostas, mudanças associadas à ocultação podem envolver a seleção de micro-habitats, alterações no uso do ambiente ou no investimento em estruturas que ampliem sua correspondência com o substrato, reduzindo sua probabilidade de detecção (Skelhorn & Ruxton, 2010). Isso sugere que a camuflagem e demais estratégias de ocultação, em vez de serem traços fixos resultantes da interação entre fenótipo e ambiente, podem ser respostas potencialmente plásticas, cuja expressão varia de acordo com a intensidade do risco percebido (Eberhard, 2003).

Esse cenário de potencial plasticidade na expressão de estratégias defensivas pode ser particularmente evidente em determinados grupos de aranhas construtoras de teia, como em aranhas do gênero *Cyclosa* (Araneidae). Os indivíduos deste gênero são atacados principalmente por vespas parasitoides do grupo de gêneros *Polysphincta* (Ichneumonidae) (Kloss *et al.*, 2016), que utilizam essas aranhas como recurso alimentar durante o estágio larval, assim como por diversos predadores visualmente orientados. Como estratégias para evitar a detecção, essas aranhas constroem teias orbiculares contendo estabilimento, uma estrutura de espirais de seda ou linha de detritos contendo restos de presas, folhas e fezes, formando um substrato que se assemelha ao corpo da própria aranha (Blackledge & Wenzel, 1999; Chou *et al.*, 2005; Tan & Li, 2009; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2012; Olah *et al.*, 2025). Essa estrutura pode reduzir a detecção por predadores, funcionando como uma camuflagem do tipo *masquerade* (Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005). A posição da aranha nessa estrutura obscurece seu contorno e dificulta o seu reconhecimento (Eberhard, 1973). A variação observada na presença, tamanho e formato do estabilimento sugere que esse comportamento é plasticamente ajustável às condições do ambiente, podendo ser modulada por fatores bióticos, como risco de predação.

Além do estabilimento, a própria teia construída por essas aranhas pode influenciar a detecção por vespas *Polysphincta*, assim como por predadores visualmente orientados (Nakata, 2009). A construção e manutenção da teia envolvem

períodos de alta vulnerabilidade, durante os quais as aranhas podem ajustar seu comportamento para reduzir a exposição, por exemplo, reduzindo o tempo de construção e manutenção sob condições de maior risco de predação (Li & Lee, 2004; Nakata, 2009; Nakata & Mori, 2016). Dessa forma, tanto o estabelecimento quanto a estrutura da teia podem ser modulados pelo risco de predação, o primeiro como mecanismo ativo de camuflagem (Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005), e o segundo como resposta à necessidade de reduzir a detecção da própria teia. No entanto, esses aspectos têm sido investigados de forma isolada na literatura, e ainda não compreendemos como o risco de predação atua de forma integrada sobre o comportamento construtivo das aranhas, o que limita a compreensão de como pressões bióticas atuam em conjunto sobre as estratégias de camuflagem e forrageamento em aranhas construtoras de teia.

Assim, para compreender como risco de predação modula o investimento em estratégias defensivas de *Cyclosa fililineata* Hingston, 1932, levantamos as hipóteses de que (1) indivíduos expostos a maior risco de predação investem mais na construção do estabelecimento; e (2) indivíduos expostos a maior risco de predação reduzem o investimento estrutural da teia. Dessa forma, prevemos que (1) indivíduos expostos a tentativas de ataque simulado por parasitoides, construirão estabelecimentos maiores, quando comparados a indivíduos não atacados; e que (2) indivíduos expostos a tentativas de ataques simulados por parasitoides vão reduzir a área total da teia, reduzindo potencialmente a probabilidade de detecção. Assim, este trabalho, contribui para a compreensão dos fatores que podem modular as estratégias de defesa dos animais.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A coleta de dados foi realizada na Mata da Biologia, localizada no campus da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°45'40"S; 42°51'40"O) (Fig. 1). A área é um fragmento de Mata Atlântica com aproximadamente 194 hectares. A vegetação é composta predominantemente por Floresta Estacional Semidecidual Montana, típica de regiões de clima tropical sazonal com perda parcial de folhas durante o período seco (Veloso *et al.*, 1991; Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Ferreira Júnior *et al.*, 2007). O clima local é tropical de altitude,

com verões quentes e chuvosos e invernos amenos e secos, apresentando temperatura média anual entre 18 °C e 22 °C, conforme a estação do ano (Alvares *et al.*, 2013; INMET, 2021). A umidade relativa varia de 60% a mais de 80%, conforme a estação do ano. A vegetação apresenta dossel alto e elevada diversidade florística e faunística, incluindo espécies endêmicas e ameaçadas de extinção.

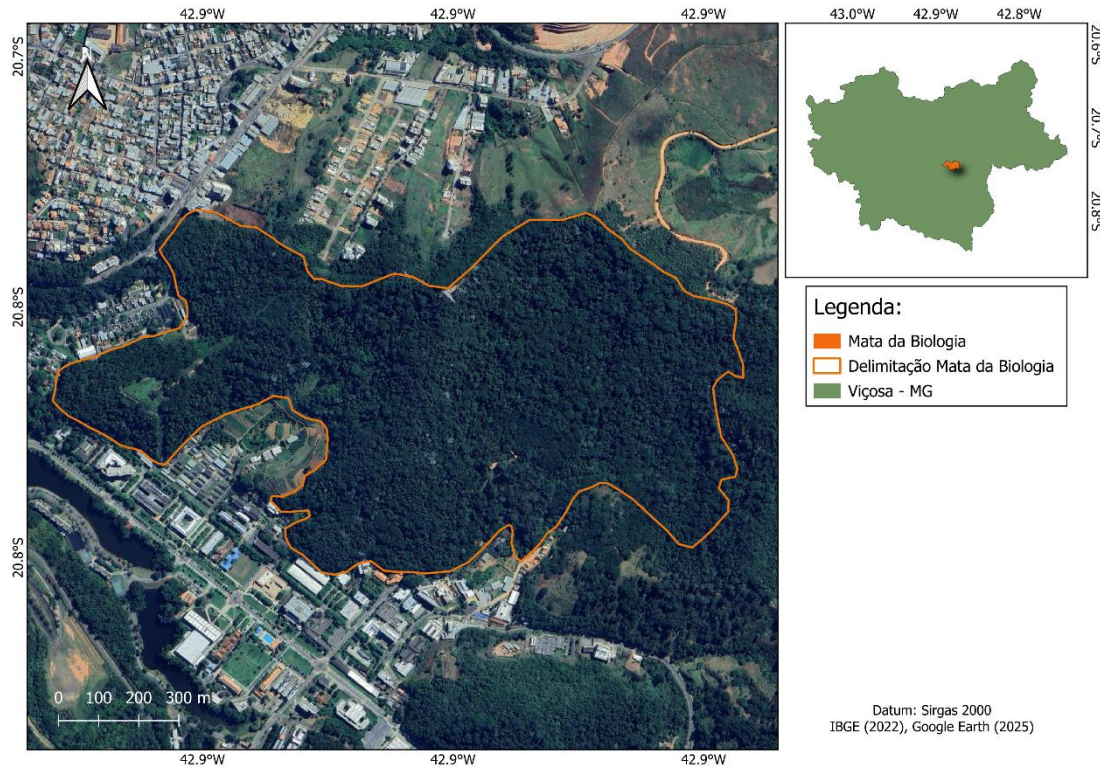


Figura 1. Mapa da área de estudo, situada no *campus* da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais. A área delimitada em laranja representa os limites da Mata da Biologia.

2.2. *Espécie de estudo*

Cyclosa fililineata (Araneae, Araneidae) é uma aranha orbitela conhecida por construir estabelecimentos de detritos em suas teias como estrutura de camuflagem. As aranhas constroem suas teias preferencialmente em bordas e clareiras de florestas e a espécie possui ampla distribuição pela América Latina (Levi, 1999; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2012).

2.3 *Seleção das aranhas em campo*

Inicialmente, marcamos 105 indivíduos jovens de *C. fililineata* por meio de busca ativa em um fragmento de Mata Atlântica. Ao longo do experimento perdemos parte

dos indivíduos marcados, que mudaram de local ou foram predados, obtendo uma amostra final de 65 indivíduos para uso dos dados. Dentre estes, 34 indivíduos pertencentes ao grupo tratamento e 31 ao grupo controle. A escolha foi feita de forma alternada no momento da marcação das teias em campo, seguindo a ordem de encontro dos indivíduos, mantendo uma distância mínima de 5 m entre as teias para garantir a independência das amostras. Conduzimos o experimento durante a estação chuvosa, no mês de abril de 2026, ao longo de onze dias consecutivos.

Classificamos os indivíduos como juvenis com base na integração de critérios morfológicos e comportamentais. Morfológicamente, as aranhas juvenis se diferenciam das subadultas e adultas por não apresentarem epígino desenvolvido e palpos desenvolvidos. Em relação ao comportamento de construção, essas aranhas juvenis se diferenciam das *spiderlings* por construírem estabilimentos descontínuos, preenchendo o raio central da teia com pedaços de detritos, enquanto as *spiderlings* constroem estabilimentos com pouco ou nenhum detrito (Levi, 1999; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2012).

2.4 Simulação do risco de predação

Para simular risco de ataque por inimigos naturais, utilizamos como modelo de inimigo natural vespas da espécie *Polysphincta janzeni* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Essas vespas são ectoparasitoides com distribuição em florestas tropicais da Costa Rica e em fragmentos de Mata Atlântica no Brasil (Gonzaga *et al.*, 2015; Kloss *et al.*, 2016), sendo o principal inimigo de *C. fililineata*. Essa espécie ataca preferencialmente aranhas em estágio juvenil, paralisando o hospedeiro ao aplicar o veneno através de seu ovipositor e depositando um ovo na superfície do abdômen (Kloss *et al.*, 2016).

Para obter as vespas adultas, monitoramos nove indivíduos de *C. fililineata* parasitados na área de estudo. Aguardamos as larvas empuparem nas teias e em seguida, coletamos as pupas. Armazenamos as pupas em tubos Falcon de 50 ml, onde as mantivemos em sala de criação até a emergência das vespas adultas. Em seguida, induzimos a morte dos indivíduos por congelamento e os montamos em triângulos entomológicos (Fig. 2). Cada triângulo com a vespa foi colado na extremidade de palitos de madeira pintados de preto, 25 cm (Fig. 3).

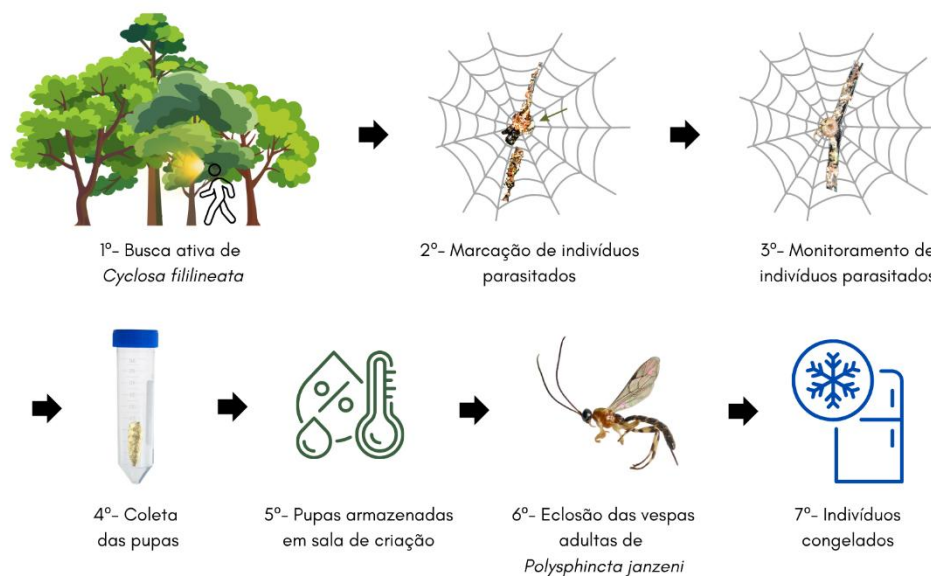


Figura 2. Fluxograma do método utilizado para obtenção de espécimes da vespa *Polysphincta janzeni* associadas à aranha *Cyclosa fililineata*. As aranhas parasitadas foram localizadas em campo por meio de busca ativa, marcadas e monitoradas até a formação das pupas. As pupas foram coletadas e mantidas em sala de criação sob condições controladas até a emergência das vespas adultas. Após a emergência, as vespas foram congeladas e posteriormente utilizadas no experimento de simulação de ataques.



Figura 3. Representação do instrumento contendo a vespa *P. janzeni* utilizado no experimento de simulação de ataques por inimigo natural.

Para simular o ataque por *P. janzeni*, aproximamos o palito contendo a vespa até encostá-lo no indivíduo de *C. fililineata*, enquanto nos posicionamos a aproximadamente 1 m de distância da teia. Realizamos um ataque por dia em cada indivíduo do grupo tratamento, durante cinco dias consecutivos, sempre após as 18h, período de maior atividade das aranhas e de ataque dos parasitoides de *P. janzeni* (Nogueira Filho, 2026, observação pessoal). Em cada simulação, utilizamos vestimenta preta e lanterna com luz vermelha, a fim de minimizar interferências visuais. Além disso, registramos os comportamentos de resposta das aranhas frente

aos ataques. Mantivemos todos os procedimentos padronizados ao longo do experimento (Fig. 4).

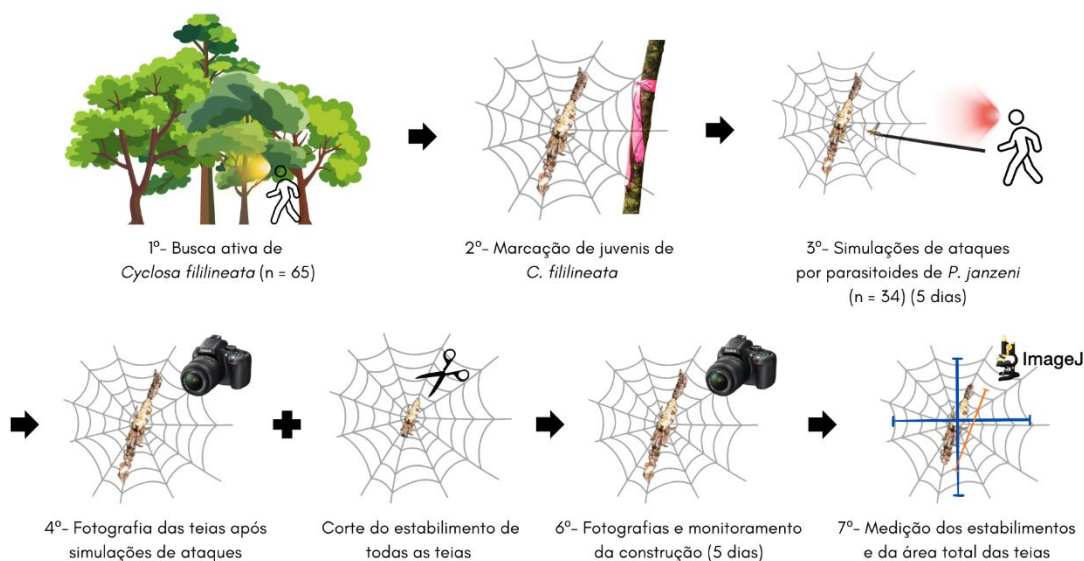


Figura 4. Fluxograma do método utilizado para avaliar os efeitos da simulação de ataques de parasitoides sobre a construção do estabilimento e a estrutura da teia de *Cyclosa fililineata*. Inicialmente, juvenis foram localizados por busca ativa e marcados individualmente. Em seguida, o primeiro grupo de indivíduos foi submetido a simulações de ataques (n = 34), enquanto um segundo grupo controle permaneceu sem qualquer simulação de ataque por inimigo natural (n = 31). As simulações foram realizadas utilizando espécimes de *Polysphincta janzeni* durante cinco dias consecutivos. Após o período experimental, as teias foram fotografadas, os estabilimentos foram removidos. Em seguida, o processo de reconstrução dos estabilimentos e a área das teias foram monitorados por meio de registros fotográficos durante cinco dias. Ao final do monitoramento, coletamos todos os indivíduos e o tamanho dos estabilimentos e a área total das teias foram mensurados utilizando o *software ImageJ*.

2.5 Avaliação do efeito do risco de predação sobre o tamanho do estabilimento e área total da teia

Para avaliar o efeito do risco de predação sobre a construção do estabilimento, realizamos o registro fotográfico das teias de todas as 65 aranhas no período da tarde. Em seguida, utilizamos tesoura de ponta fina para remover os estabilimentos de todas

as teias, tanto do grupo tratamento ($n = 34$), quanto do grupo controle ($n = 31$). A partir disso, realizamos registros fotográficos diário das teias, durante cinco dias consecutivos, em intervalos de 24 h, totalizando seis dias de registros ao longo do experimento. Em todos os registros, utilizamos uma câmera Nikon D5100, com lente Nikkor 18-55mm, posicionada perpendicularmente às teias, a fim de padronizar o ângulo e a qualidade das imagens (Fig. 4). Utilizamos estas mesmas fotografias para avaliar o efeito do risco de predação sobre a área total da teia (Fig. 4).

Para quantificar a taxa de reconstrução do estabilimento após cinco dias de simulação dos ataques, medimos o comprimento linear dos estabilimentos presentes no momento da remoção e ao longo dos cinco dias de avaliação. Medimos o comprimento total da estrutura de detritos ao longo do raio central da teia, registrando o comprimento da construção de cada indivíduo (Fig. 5a). Utilizamos o *software ImageJ* (Schneider *et al.* 2012) para medir cada estrutura. Para calibrar a escala, posicionamos uma régua ao lado de cada teia durante os registros fotográficos e selecionamos 1 cm como referência de escala no *ImageJ*.

Para avaliar o efeito do risco de predação sobre a área da teia, medimos a área de cada teia antes da remoção dos estabilimentos e durante os cinco dias posteriores. Medimos a área da teia considerando o eixo vertical, traçado do primeiro fio do quadro superior até o primeiro fio do quadro inferior, e o eixo horizontal, traçado entre os primeiros fios do quadro nos lados opostos da teia (Fig. 5b). Utilizamos os fios do quadro da teia como referência de medição pois, em alguns dias de registro, algumas teias apresentavam apenas raios, sem espirais adesivas, o que inviabilizaria as medições entre os dias. A partir dessas medidas, calculamos a área total da teia utilizando a fórmula de área de uma elipse: $A = \pi \cdot r_1 \cdot r_2$, onde r_1 e r_2 correspondem aos raios vertical e horizontal, respectivamente (Blackledge & Gillespie, 2002). Utilizamos a mesma rotina de procedimentos e calibração de escala descritos anteriormente para o estabilimento para medir as estruturas das teias.

Como o tamanho corporal pode influenciar a área da teia e o investimento em estabilimento, incluímos o tamanho dos indivíduos como covariável nas análises estatísticas (Li & Lee, 2004; Nakata, 2009; Gonzaga; Vasconcellos-Neto, 2012). Para as medidas do tamanho dos indivíduos, utilizamos uma lupa ZEISS SteREO Discovery.V20. Fotografamos e mensuramos, em milímetros (mm), o comprimento do cefalotórax, do abdômen e o comprimento total do corpo.

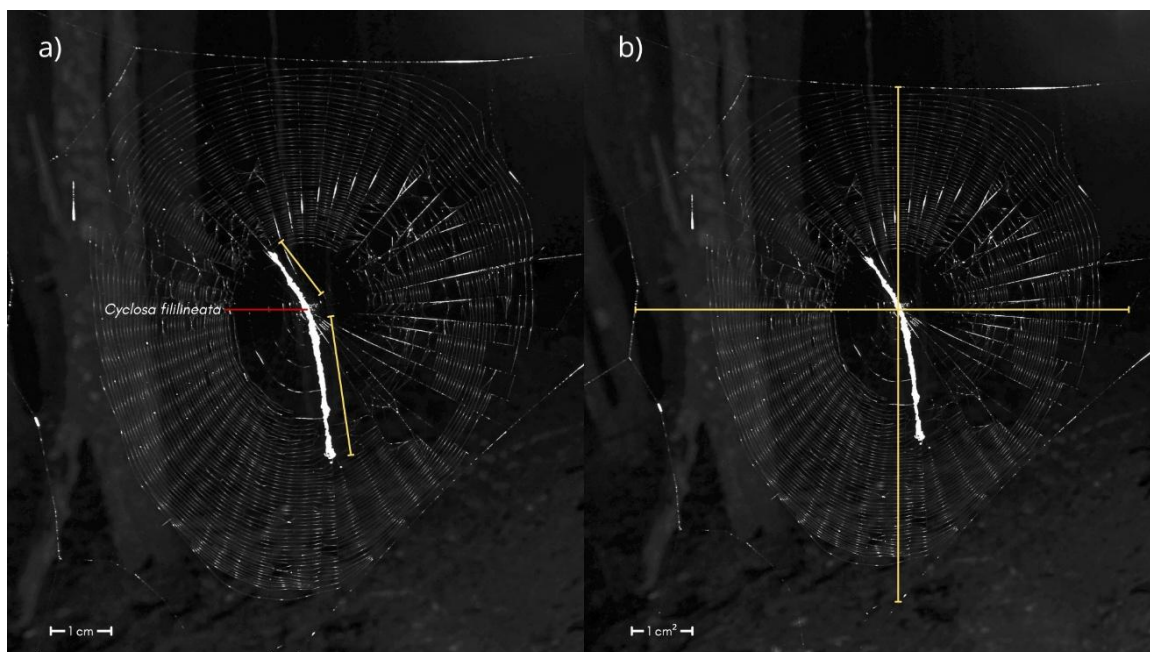


Figura 5. Representação das medidas utilizadas para quantificar o tamanho do estabilimento e a área da teia de *Cyclosa fililineata* no *software ImageJ*. (a) Medição do comprimento linear do estabilimento ao longo do raio central da teia, utilizada para estimar a taxa de reconstrução da estrutura após a remoção. (b) Medição dos eixos vertical e horizontal da teia, definidos a partir dos fios do quadro superior, inferior e laterais, utilizados para o cálculo da área total da teia por meio da fórmula da elipse ($A = \pi \cdot r_1 \cdot r_2$). A escala das imagens, de 1 cm, foi calibrada utilizando uma régua posicionada ao lado de cada teia durante os registros fotográficos.

2.6 Análises estatísticas

Para avaliar o efeito do grupo experimental e do tamanho corporal das aranhas sobre a construção do estabilimento e a área da teia, construímos modelos lineares mistos (LMMs) com distribuição Gaussiana por meio do *software R* (R Core Team, 2025).

Para avaliar o comprimento do estabilimento, ajustamos um modelo no qual o estabilimento foi considerado como variável resposta, e o grupo experimental e o dia como variáveis preditoras. Incluímos o tamanho corporal da aranha como covariável e a identidade de cada aranha como efeito aleatório, para controlar a variação individual. A adequação dos modelos foi verificada por meio da análise de resíduos. A significância dos efeitos foi avaliada por meio da simplificação do modelo

completo, comparando os modelos reduzidos ao modelo anterior por meio de testes de razão de verossimilhança, utilizando teste qui-quadrado.

Para avaliar os efeitos do risco de predação sobre a área da teia, consideramos a área como variável resposta no modelo, e o grupo experimental e o dia como variáveis preditoras. Também incluímos o tamanho corporal da aranha como covariável e a identidade de cada aranha como efeito aleatório. A significância dos efeitos foi avaliada por meio da simplificação do modelo completo, por meio de testes de razão de verossimilhança, utilizando teste qui-quadrado.

3. RESULTADOS

3.1 Efeito do risco de predação sobre o investimento em estabilimento

Observamos que o grupo de aranhas submetidas à simulação de ataques apresentou comprimento médio do estabilimento de $3,15 \pm 1,44$ cm (média $\pm$ desvio padrão) ao longo dos dias de avaliação, com valores variando de 0,50 a 7,41 cm. No grupo controle, o comprimento médio do estabilimento foi de $2,61 \pm 1,18$ cm, variando de 0,19 a 5,78 cm ao longo dos dias de avaliação. Não observamos interação entre a presença/ausência do risco de predação e os dias de avaliação ($\chi^2_{(5)} = 3,15$; $p = 0,67$). Além disso, também não registramos efeito do risco de predação sobre o comprimento do estabilimento ($\chi^2_{(1)} = 2,12$; $p = 0,14$) (Fig. 6), indicando que o risco de predação não gerou maior investimento nesta estrutura de camuflagem.

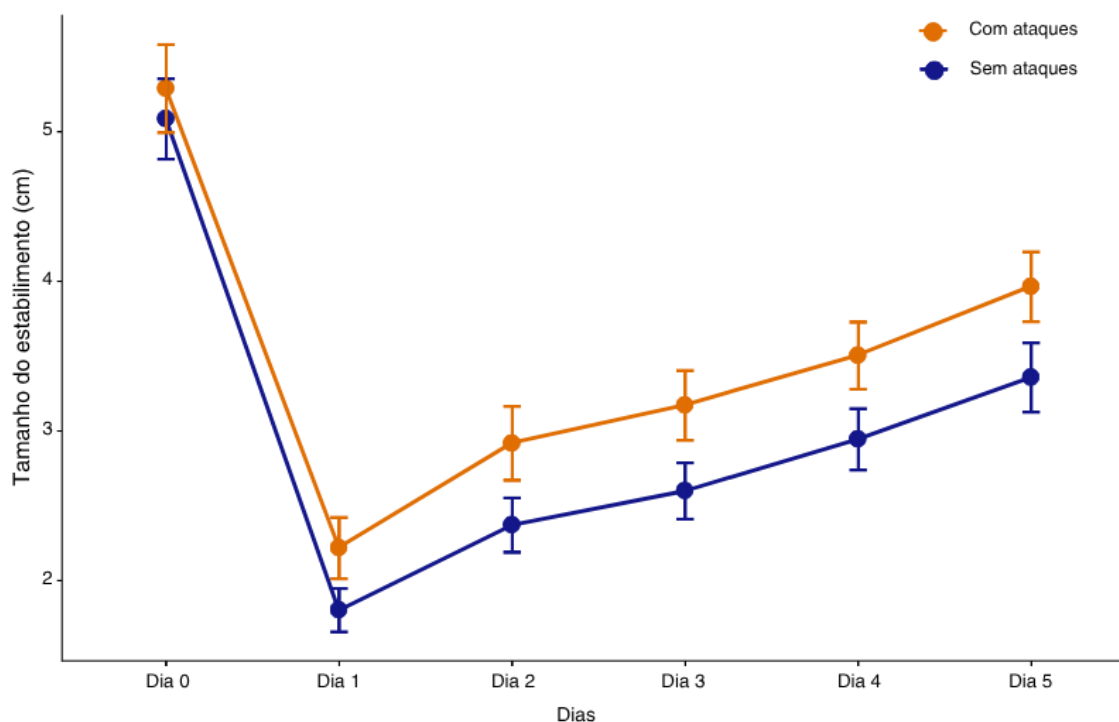


Figura 6. Variação média do tamanho do estabilimento (cm) ao longo dos cinco dias de avaliação para aranhas não submetidas a ataques simulados (cor azul) e aranhas submetidas a ataques simulados pela vespa *Polysphincta janzeni* (cor laranja). Os pontos representam as médias e as barras verticais representam o erro padrão da média de cada grupo, em cada dia. Não foram encontradas diferenças estatísticas significativas no comprimento do estabilimento entre os grupos.

3.2 Efeito do risco de predação sobre a área da teia

Ao analisar a área da teia, observamos que o grupo de aranhas submetidas à simulação de ataques apresentou área média de $562,02 \pm 199,83 \text{ cm}^2$ ao longo dos dias de avaliação, com valores variando de $105,08 \text{ cm}^2$ a $1188,75 \text{ cm}^2$. No grupo controle, a área média da teia foi de $597,79 \pm 233,58 \text{ cm}^2$, variando de $213,36 \text{ cm}^2$ a $1193,92 \text{ cm}^2$ ao longo dos dias de avaliação. Não observamos interação entre a área da teia, o grupo experimental (presença/ausência do risco de predação) e os dias de avaliação ($\chi^2_{(5)} = 5,83$; $p = 0,32$). De forma semelhante, não encontramos efeito do risco de predação sobre a área da teia ($\chi^2_{(1)} = 1,52$; $p = 0,21$), indicando que o risco de predação simulado também não induziu a redução da estrutura da teia (Fig. 7).

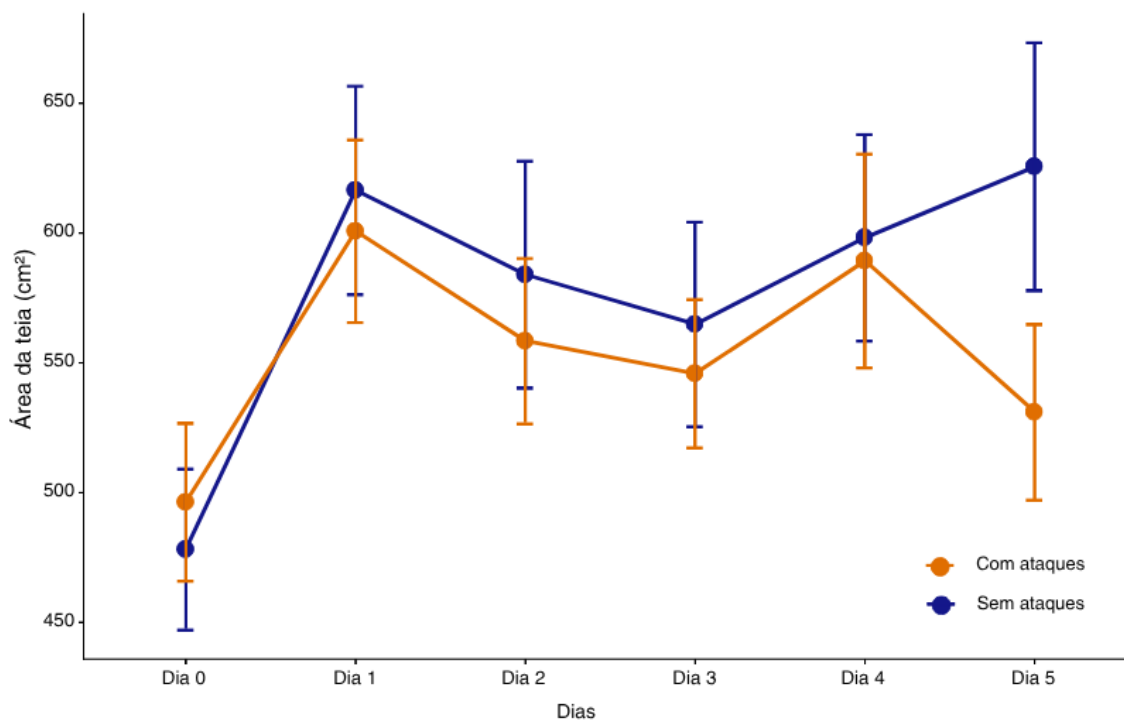


Figura 7. Variação média da área da teia (cm²) ao longo dos cinco dias de avaliação para aranhas não submetidos a ataques simulados (cor azul) e aranhas submetidas a ataques simulados pela vespa *Polysphincta janzeni* (cor laranja). Os pontos representam as médias e as barras verticais representam o erro padrão da média de cada grupo em cada dia. Não foram encontradas diferenças significativas para a área da teia entre os dois grupos.

4. DISCUSSÃO

Nosso estudo investigou como o risco de predação pode modular o investimento em camuflagem e a estrutura da teia de *C. fililineata*. Observamos que os ataques simulados por parasitoides não resultaram em aumento do investimento em estruturas de camuflagem, ao contrário do que previmos inicialmente. Além disso, indivíduos submetidos aos ataques simulados não reduziram a área da teia ao longo do experimento, contrariando também a nossa previsão inicial. Nesse contexto, nossos resultados sugerem que *C. fililineata* não modula estratégias que reduzem a probabilidade de detecção dos indivíduos no ambiente em resposta ao risco de predação.

Nossa expectativa era de que indivíduos submetidos a ataques simulados por parasitoides aumentassem o investimento em estabilimento como resposta defensiva, o que não foi observado. Esse resultado contrasta com outros estudos que observaram efeitos positivos do risco de predação sobre o investimento em decorações nas teias. Por exemplo, indivíduos subadultos e adultos de *Eriophora sagana* e *Cyclosa argenteoalba*, submetidos a vibrações de predadores aéreos, aumentaram o comprimento de suas decorações (Nakata 2008; 2009). Diferente desses estudos, utilizamos indivíduos jovens em nosso experimento, que são os mais abundantes no ambiente, o que pode explicar a ausência de respostas frente ao risco. Nesse estágio, é necessário maior demanda energética para o crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (Wilder, 2011; Sherman, 1994), levando a priorizarem estruturas que maximizam o ganho energético, como estruturas de captura, em detrimento de estruturas de defesa (Higgins & Buskirk, 1992; Sherman, 1994). Sendo assim, sugerimos que o estágio do desenvolvimento seja um fator importante na modulação do investimento em estruturas de defesa frente ao risco de predação, uma vez que os indivíduos juvenis sofrem mais pressão de parasitoides, sendo necessário investir mais energia para o crescimento. Nesse contexto, a ausência de modulação no investimento em estabilimento frente ao risco pode refletir uma prioridade ontogenética, na qual os recursos energéticos são direcionados ao crescimento e desenvolvimento, em detrimento do investimento em estruturas que reduzem a probabilidade de detecção por inimigos naturais.

A ausência de efeito do risco de predação sobre o investimento em estabilimento também pode estar relacionado a estratégias de caça dos parasitoides, que constituem os principais inimigos naturais desta espécie de aranha. Vespas especializadas do grupo de gêneros *Polysphincta*, como *P. janzeni*, caçam seus hospedeiros se chocando com os fios e induzindo uma resposta de fuga imediata. Após esse ataque inicial, a vespa aguarda pelo retorno da aranha por longos períodos, e em seguida, a paralisa e realiza a oviposição em seu abdômen (Kloss *et al.*, 2016). Diferentemente de predadores visualmente orientados (Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2005; Ma *et al.*, 2020), *P. janzeni* inicia o ataque por meio do contato direto com os fios da teia. Ao colidir com a estrutura, a vespa desencadeia uma resposta de fuga da aranha, que abandona o estabilimento e permanece exposta durante sua tentativa de escapar. Nesse contexto, a proteção conferida pelo estabilimento pode ser reduzida, de modo que um maior investimento nessa estrutura não necessariamente aumenta a chance de

escapar do ataque desse parasitoide especializado. Dessa forma, aumentar o investimento em estabilimento pode não representar uma vantagem frente a esse predador especializado, ao contrário do que era previsto.

Como a teia pode funcionar como uma estrutura que facilita a localização de vespas parasitoides por seus hospedeiros (Nakata, 2009), esperávamos que o risco de predação levasse *C. fililineata* a reduzir a área da teia ao longo do experimento, reduzindo sua detectabilidade. No entanto, não encontramos diferenças significativas na área da teia entre os grupos tratamento e controle, ambos apresentaram um aumento na área da teia no primeiro dia de avaliação, seguido de uma estabilização nos dias seguintes. A manutenção da área da teia em ambos os grupos pode sugerir uma elevada demanda energética característica do estágio do desenvolvimento, uma vez que reduzir a estrutura de captura poderia comprometer a quantidade de presas retidas, que podem afetar o crescimento e desenvolvimento desses indivíduos (Wilder, 2011; Sherman, 1994). Dessa forma, a necessidade energética pode ter se sobreposto à pressão induzida pelo risco, impedindo uma redução imediata na construção da teia. Por outro lado, a tendência da redução na área observada no grupo submetido à ataques simulados no último dia de avaliação podem sugerir um possível efeito cumulativo do estresse ou comprometimento energético. Em aranhas, respostas de fuga e comportamentos defensivos geram alto gasto energético (Tanaka, 1989; Nakata; Mori, 2016). Dessa forma, a persistência da ameaça ao longo dos dias de ataque pode ter gerado um desgaste energético cumulativo nos indivíduos (Preisser *et al.*, 2005), com possíveis custos sobre o forrageio, o que é consistente com a ideia de que respostas ao risco envolvem custos energéticos que se acumulam ao longo do tempo de exposição (Lima & Dill, 1990).

Não investir mais em estabilimento e não reduzir a área teia frente ao risco de predação pode aumentar as chances de mortalidade de *C. fililineata*. Nesse sentido, investir menos em estrutura de defesa, que funciona como uma estrutura de camuflagem visual contra predadores generalistas, como aves, libélulas e outras vespas parasitoides (Blackledge; Wenzel, 1999; Ma *et al.*, 2020; Olah *et al.*, 2025), pode levar essas aranhas a ficarem mais vulneráveis a esses predadores, aumentando as chances de predação e mortalidade dos indivíduos. Somado a isso, manter ou aumentar a área sob risco elevado, pode implicar com que esses indivíduos sejam encontrados mais facilmente por predadores especializados. Dessa forma, reduzir a área da teia poderia diminuir a probabilidade colisão na teia e detecção das aranhas

por parasitoides especializados. No entanto, em vez de ajustar essas estruturas, *C. fililineata* parece responder ao risco por meio de comportamentos de fuga, como observamos durante os ataques simulados. Esses comportamentos geram alto gasto metabólico (Tanaka, 1989; Nakata; Mori, 2016), que ao longo do tempo, podem comprometer o balanço energético dos indivíduos. Esse custo, somado a tendência de redução na área da teia observada no último dia, pode gerar consequências diretas para os indivíduos, como reduzir a eficiência de captura (Higgins & Buskirk, 1992; Sherman, 1994; Nakata, 2008), reduzindo a energia disponível para o crescimento e reprodução. Em espécies nas quais o tamanho do corpo influencia diretamente o desempenho reprodutivo, como em outras aranhas orbitelas, esse efeito pode ser pronunciado (Wilder, 2011). Dessa forma, não investir mais em estruturas de camuflagem faz com que os indivíduos de *C. fililineata* fiquem mais expostos a predadores generalistas, enquanto não reduzir a área da teia aumenta a exposição e chances de colisão e detecção por parasitoides especializados. Assim, esses fatores podem levar a maior chance de mortalidade dessas aranhas, enquanto o gasto energético associado à fuga pode comprometer a energia disponível para o desenvolvimento e reprodução desses indivíduos.

O comportamento de *C. fililineata* frente ao risco de predação sugere que a modulação do estabilimento e da área da teia pode não ser uma resposta prioritária contra parasitoides especializados. Essas aranhas mantiveram o investimento no estabilimento independente do risco, sugerindo que a estrutura de camuflagem representa uma estratégia de defesa direcionada a predadores generalistas do ambiente, e não aos parasitoides que induziram o risco no experimento. Além disso, o resultado encontrado pode refletir o estágio de desenvolvimento dos indivíduos, que nessa fase priorizam o investimento em crescimento em detrimento de estruturas de defesa. Por fim, nossos resultados indicam que a resposta antipredatória de *C. fililineata* pode não depender apenas da presença do risco, mas também da identidade do predador e do estágio do desenvolvimento da presa. Do ponto de vista da relação entre predador-presa, nosso trabalho reforça a necessidade de considerar a identidade do predador e necessidades ontogenéticas em trabalhos que buscam investigar o investimento em defesa dos animais, uma vez que e que as respostas defensivas podem envolver um *trade-off* entre diferentes demandas comportamentais e fisiológicas dos indivíduos ao longo do seu desenvolvimento.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- BLACKLEDGE, T. A.; GILLESPIE, R. G. Estimation of capture areas of spider orb webs in relation to asymmetry. **Journal of Arachnology**, v. 30, n. 1, p. 70-77, 2002.
- BLACKLEDGE, T. A.; WENZEL, J. W. Do stabilimenta in orb webs attract prey or defend spiders? **Behavioral Ecology**, v. 10, n. 4, p. 372-376, 1999.
- BOEVÉ, J. L. *et al.* Defense by volatiles in leaf-mining insect larvae. **Journal of Chemical Ecology**, v. 35, n. 5, p. 507-517, 2009.
- CHOU, I. C. *et al.* A test of prey-attracting and predator defence functions of prey carcass decorations built by *Cyclosa* spiders. **Animal Behaviour**, v. 69, n. 5, p. 1055-1061, 2005.
- EBERHARD, W. G. Stabilimenta on the webs of *Uloborus diversus* (Araneae: Uloboridae) and other spiders. **Journal of Zoology**, London, v. 171, n. 3, p. 367-384, 1973.
- EBERHARD, W. G. Substitution of silk stabilimenta for egg sacs by *Allocyclosa bifurca* (Araneae: Araneidae) suggests that silk stabilimenta function as camouflage devices. **Behaviour**, v. 140, n. 7, p. 847-868, 2003.
- EDMUNDS, M. **Defence in Animals**: a survey of anti-predator defences. Harlow: Longman, 1974.
- ENDLER, J. A. A predator's view of animal color patterns. **Evolutionary Biology**, v. 11, p. 319-364, 1978.
- FERREIRA JÚNIOR, W. G. *et al.* Composição florística da vegetação arbórea de um trecho de floresta estacional semidecidual em Viçosa, Minas Gerais, e espécies de maior ocorrência na região. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 31, n. 6, p. 1131-1143, 2007.
- GONZAGA, M. O.; VASCONCELLOS-NETO, J. Testing the functions of detritus stabilimenta in webs of *Cyclosa fililineata* and *Cyclosa morretes* (Araneae: Araneidae): Do they attract prey or reduce the risk of predation? **Ethology**, v. 111, n. 5, p. 479-491, 2005.
- GONZAGA, M. O.; VASCONCELLOS-NETO, J. Variation in the stabilimenta of *Cyclosa fililineata* Hingston, 1932, and *Cyclosa morretes* Levi, 1999 (Araneae: Araneidae), in Southeastern Brazil. **Psyche**, v. 2012, id. 396594, 2012.

GONZAGA, M. O.; CARDOSO, J. C. F.; VASCONCELLOS-NETO, J. Do parasitoids explain differential abundance of two syntopic orb-weaver spiders (Araneae: Araneidae)? **Acta Oecologica**, v. 69, p. 113-120, 2015.

HIGGINS, L. E.; BUSKIRK, R. E. A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behavior. **Animal Behaviour**, v. 44, n. 3, p. 485-499, 1992.

HULTGREN, K. M.; STACHOWICZ, J. J. Alternative camouflage strategies mediate predation risk among closely related co-occurring kelp crabs. **Oecologia**, v. 155, n. 3, p. 519-528, 2008.

INMET. **Normais Climatológicas do Brasil 1981-2010**. Brasília, DF: Instituto Nacional de Meteorologia, 2021. Disponível em: <https://portal.inmet.gov.br/>. Acesso em: 9 jun. 2026.

KLOSS, T. G.; GONZAGA, M. O.; ROXINOL, J. A. M.; SPERBER, C. F. 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**, v. 29, n. 3, p. 315-324, 2016.

KLOSS, T. G. *et al.* Host behavioural manipulation of two orb-weaver spiders by parasitoid wasps. **Animal Behaviour**, v. 111, p. 289-296, 2016.

LEVI, H. W. The Neotropical and Mexican orb weavers of the genera *Cyclosa* and *Allocyclosa* (Araneae: Araneidae). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 155, p. 299-379, 1999.

LI, D.; LEE, W. S. Predator-induced plasticity in web-building behaviour. **Animal Behaviour**, v. 67, n. 2, p. 309-318, 2004.

LIMA, S. L. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: what are the ecological effects of anti-predator decision-making? **BioScience**, v. 48, n. 1, p. 25-34, 1998.

LIMA, S. L.; DILL, L. M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**, v. 68, n. 4, p. 619-640, 1990.

MA, N. *et al.* Detritus decorations as the extended phenotype deflect avian predator attack in an orb-web spider. **Functional Ecology**, v. 34, n. 10, p. 2110-2119, 2020.

NAKATA, K. Spiders use airborne cues to respond to flying insect predators by building orb-web with fewer silk thread and larger silk decorations. **Ethology**, v. 114, n. 8, p. 686-692, 2008.

- NAKATA, K. To be or not to be conspicuous: the effects of prey availability and predator risk on spider's web decoration building. **Animal Behaviour**, v. 78, n. 5, p. 1255-1260, 2009.
- NAKATA, K.; MORI, Y. Cost of complex behaviour and its implications in antipredator defence in orb-web spiders. **Animal Behaviour**, v. 120, p. 115-121, 2016.
- OLAH, G. *et al.* *Cyclosa* Menge, 1866 (Araneidae) orb-weavers build stabilimenta that resemble larger spiders. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 11, p. 7227-7237, e72371, 2025.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in south-eastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.
- PREISSER, E. L.; BOLNICK, D. I.; BENARD, M. F. Scared to death: the effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. **Ecology**, v. 86, n. 2, p. 501-509, 2005.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- RUXTON, G. D. *et al.* **Avoiding Attack**: The evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry. 2. ed. Oxford: Oxford University Press, 2018.
- SCHNEIDER, Caroline A.; RASBAND, Wayne S.; ELICEIRI, Kevin W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 671–675, 2012.
- SHERMAN, P. M. The orb-web: an energetic and behavioural estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies. **Animal Behaviour**, v. 48, n. 1, p. 19-34, 1994.
- SKELHORN, J.; RUXTON, G. D. Predators are less likely to misclassify masquerading prey when their models are present. **Biology Letters**, v. 6, n. 5, p. 597-599, 2010.
- STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R. **Foraging Theory**. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- STEVENS, M.; MERILAITA, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1516, p. 423-427, 2009.

- TAN, E. J.; LI, D. Detritus decorations of an orb-weaving spider, *Cyclosa mulmeinensis* (Thorell): for food or camouflage? **Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 12, p. 1832-1839, 2009.
- TANAKA, K. Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in the web-building spider *Agelena limbata*. **Oecologia**, v. 81, n. 4, p. 459-464, 1989.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- WERNER, E. E.; PEACOR, S. D. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1083-1100, 2003.
- WHEATLEY, R. *et al.* Habitat features and performance interact to determine the outcomes of terrestrial predator–prey pursuits. **Journal of Animal Ecology**, v. 89, n. 12, p. 2958-2971, 2020.
- WILDER, S. M. Spider Nutrition. In: CASAS, J. (ed.). **Advances in Insect Physiology: Spider Physiology and Behaviour**. London: Academic Press, 2011. v. 40, p. 87-136.