UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Yuri Fanchini Messas

CAMUFLAGEM, MIMETISMO E REFLEXÃO DE RAIOS ULTRAVIOLETAS EM ARANHAS

CAMOUFLAGE, MIMICRY AND REFLECTION OF ULTRAVIOLET RAYS IN SPIDERS

CAMPINAS
2018

Yuri Fanchini Messas

CAMUFLAGEM, MIMETISMO E REFLEXÃO DE RAIOS ULTRAVIOLETAS EM ARANHAS

CAMOUFLAGE, MIMICRY AND REFLECTION OF ULTRAVIOLET RAYS IN SPIDERS

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, na Àrea de Biodiversidade Animal

Thesis presented to the Institute of Biology of the University of Campinas in partial fulfillment of the requirements for the degree of Ph.D. in Animal Biology, in the area of Animal Biodiversity

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA TESE DEFENDIDA PELO ALUNO YURI FANCHINI MESSAS E ORIENTADA PELO PROF. DR. JOÃO VASCONCELLOS NETO

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Coorientador: Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga

CAMPINAS
2018

Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s): CAPES
ORCID: https://orcid.org/0000-0002-5778-532

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

M562c

Messas, Yuri Fanchini, 1989-
Camuflagem, mimetismo e reflexão de raios ultravioletas em aranhas / Yuri Fanchini Messas. – Campinas, SP : [s.n.], 2018.

Orientador: João Vasconcellos Neto.
Coorientador: Marcelo de Oliveira Gonzaga.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Aranha. 2. Animais - Comportamento. 3. Aranha - Cor. 4. Mimetismo (Biologia). I. Vasconcellos-Neto, João, 1952-. II. Gonzaga, Marcelo Oliveira. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Camouflage, mimicry and reflection of ultraviolet rays in spiders
Palavras-chave em inglês:
Spiders
Animal behavior
Spiders - Color
Mimicry (Biology)
Área de concentração: Biodiversidade Animal
Titulação: Doutor em Biologia Animal
Banca examinadora:
João Vasconcellos Neto [Orientador]
Camila Vieira
Fosca Pedini Pereira Leite
Paula Munhoz de Omena
Rodrigo Hirata Willemart
Data de defesa: 30-08-2018
Programa de Pós-Graduação: Biologia Animal

Campinas, 30 de agosto de 2018.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Profa. Dra. Camila Vieira

Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite

Profa. Dra. Paula Munhoz de Omena

Prof. Dr. Rodrigo Hirata Willemart

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

Dedico essa dissertação à minha família,

cujo amor, apoio e confiança sem limites

são essenciais em minha vida.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador João Vasconcellos Neto,

Por todo o companheirismo, amizade, paciência, conselhos, apoio psicológico, dedicação, ensinamentos ecológicos e de história natural, além da presença fundamental em todas as etapas deste projeto.

Ao meu coorientador Marcelo de Oliveira Gonzaga

Uma excelente pessoa, com ideias, discussões e ensinamentos preciosos desde o início do meu mestrado que ajudaram muito na minha formação acadêmica.

Aos orientadores que já passaram pela minha vida, Luiz Roberto Hernandes Bicudo, Lucia Maria Paleari e Silvia Rodrigues Machado

Pela participação ativa e competente nos primeiros passos de minha formação como biólogo.

À Isabela Maria Piovesan Rinaldi,

Orientadora que me iniciou no mundo da Araneologia, em condutas éticas e profissionais de um biólogo, e por quem cultivo grande admiração e amizade.

Ao amigo Hebert da Silva Souza,

Pelo convívio, companheirismo e amizade sincera desde 2007, além da ajuda substancial nos trabalhos de campo e em todas as discussões que viabilizaram este projeto.

Aos membros da banca examinadora, Camila Vieira, Paula Munhoz de Omena, Fosca Pedini Pereira Leite e Rodrigo Hirata Willemart,

Pela correção rápida, criteriosa e competente da tese, com sugestões valiosas e críticas construtivas, que certamente agregaram qualidade aos estudos realizados.

Aos funcionários da Base Ecológica da Serra do Japi,

Pelo apoio durante a realização dos estudos.

À CAPES,

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Nº do Proc.: 1378147.

Ao Michel Gomes dos Santos, Danilo César Serafim, Bernardo Loiola de Figueiredo, Renato Nisa Miyara, Luan Moura Hortêncio Bastos, Lucas Moura Hortêncio Bastos, Felipe Persona, Caio Trindade, Diego Maidana Tavares, André Gustavo Zacharias, Raphael Dario Capitani, Marcos Benedetti Globlackner e Heitor Zerbini Mariano,

Amigos-irmãos desde a infância, sempre presentes em minha vida, me apoiando com suas existências, bons conselhos e conversas agradáveis.

Aos amigos que a graduação me presenteou, especialmente à Juliana Aparecida Rizzo Balancin, Ana Caroline Colombo, Larissa Caroline Fialho Rodrigues e Adriana Del Ben,

Pela amizade e amor sinceros, pela participação em minha formação como pessoa e biólogo, e pelo apoio incondicional nos momentos mais difíceis da minha vida.

Aos colegas de laboratório,

Pela convivência, amizade e apoio durante todo o período do doutorado.

Ao German Antonio Villanueva Bonilla e Pedro Joaquim Bergamo,

Pela amizade e por estarem presentes para me auxiliar em discussões sobre os estudos e, de maneira fundamental, na obtenção de dados e nas análises estatísticas utilizadas neste projeto.

À Ana Maria Marinello Assis de Oliveira,

Pela amizade e apoio em momentos importantes da minha vida, e pela paciência em realizar a ilustração da teia de *Gasteracantha cancriformis.*

Aos meus pais Eduardo Messas Júnior, Maria Aparecida Fanchini Messas, e à minha irmã Ana Luiza Fanchini Messas,

Uma família incrível, minha fortaleza, que me apoia, guia, aconselha, ajuda e, ao mesmo tempo, me propicia condições e liberdade para buscar pelos meus sonhos. Agradeço também pela paciência e pelo apoio psicológico principalmente nos momentos finais do doutorado, que me ajudaram muito a reunir energias para seguir em frente. Ao meu pai, por ter me ensinado e transmitido seu amor e admiração pela observação pelos ambientes naturais, ao estudo de seus organismos e à fotografia da Natureza.

RESUMO

Entender os mecanismos adaptativos que atuam na seleção de padrões de coloração na natureza tem sido um dos temas centrais em pesquisas sobre evolução ao longo dos últimos 150 anos. A coloração animal pode estar relacionada a uma série de fatores, como termorregulação, comunicação intra ou interespecífica e evasão à predação. Aranhas constituem um táxon megadiverso, altamente abundante e desempenham importante papel na estrutura de comunidades terrestres. O grupo exibe diversos padrões de coloração e, portanto, é um bom modelo para pesquisas tanto em campo como em laboratório. O objetivo deste trabalho foi explorar a coloração de aranhas por meio de estudos envolvendo camuflagem, mimetismo e reflexão de raios ultravioletas. Este projeto é composto de três capítulos com os seguintes objetivos: (1) estudar o polimorfismo cromático e mimetismo na aranha salticídea *Phiale tristis*, (2) testar a hipótese de atração de presas na aranha orbitela *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae) e (3) investigar estratégias visuais e comportamentais em uma comunidade de aranhas orbitelas. A partir de estudos em campo e laboratório realizados entre 2014 e 2018 em uma floresta tropical brasileira, encontrei resultados que revelaram diferentes estratégias adaptativas envolvendo coloração em aranhas. Enquanto algumas aranhas que forrageiam ativamente na vegetação exibiram colorações de advertência e mimetismo Batesiano semelhantes a insetos peçonhentos ou impalatáveis (Capítulo 1), espécies estacionárias enfrentam os desafios de anunciar sua coloração para atrair presas (Capítulo 2) e ao mesmo tempo de esconderem-se de seus predadores, em especial vespas caçadoras e parasitoides, por meio da cripticidade (Capítulo 3). Esta tese contribui com discussões e perspectivas futuras sobre pesquisas de coloração animal usando aranhas como espécies modelo.

Palavras-chave: Araneae, coloração animal, comportamento antipredatório, mimetismo

ABSTRACT

Understanding the adaptative mechanisms that work to select color patterns in nature has been one of the central subjects in evolution research over the last 150 years. Animal coloration may be related to several factors, such as thermoregulation, intra or interspecific communication and escape to predation. Spiders constitute a megadiverse taxon, highly abundant and plays important role on terrestrial community structures. The group exhibits a variety of colour patterns and therefore is a profitable model for both field and laboratory researches. The aim of this work was to explore spider coloration through studies involving camouflage, mimicry and ultraviolet rays reflection. This project is composed of three chapters with the following objectives: (1) study the color polymorphism and mimicry in the salticid spider *Phiale tristis*, (2) test the prey-attraction hypothesis in the orb-weaver spider *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae) and (3) investigate visual and behavioral strategies in a community of orb-weaver spiders. Through field and laboratory studies conducted between 2014 and 2018 in a Brazilian rainforest, I found results that revealed different adaptative strategies involving spider coloration. While some spiders that actively forage upon vegetation exhibited warning coloration and Batesian mimicry, similar to venomous or impalatable insects (Chapter 1), stationary species face the challenges of announcing their coloration to attract prey (Chapter 2) and in the same time hide itselves from their predators, notably hunting and parasitoid wasps, through crypticity (Chapter 3). This thesis contributes with discussions and future perspectives about research on animal coloration using spiders as model species.

Keywords: Araneae, animal coloration, anti-predatory behavior, mimicry

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL 12

CAPÍTULO I. Polimorfismo cromático em *Phiale tristis* Mello-Leitão, 1945 (Araneae, Salticidae): um possível caso de polimorfismo mimético Batesiano..... 23

RESUMO..... 23

INTRODUÇÃO 24

MATERIAL E MÉTODOS 28

RESULTADOS 30

DISCUSSÃO 33

CAPÍTULO II. A presença de um predador estacionário no centro da teia aumenta seu sucesso de forrageamento 47

RESUMO..... 47

INTRODUÇÃO 48

MATERIAL E MÉTODOS 51

RESULTADOS 56

DISCUSSÃO 58

CAPÍTULO III. Estratégias de defesa visuais e comportamentais em aranhas orbitelas em uma floresta tropical 69

RESUMO..... 69

INTRODUÇÃO 70

MATERIAL E MÉTODOS 72

RESULTADOS 76

DISCUSSÃO 79

CONSIDERAÇÕES FINAIS..... 91

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 94

ANEXOS 113

INTRODUÇÃO GERAL

Entender os processos evolutivos, as estratégias adaptativas e os mecanismos fisiológicos envolvendo os padrões de coloração que existem na natureza têm sido um dos grandes desafios de biólogos evolucionistas ao longo das últimas décadas. A pesquisa sobre coloração animal teve início no século XIX com os estudos clássicos de Wallace, Darwin, Poulton e Thayer (Caro 2017) e contribuiu para o avanço de diversas áreas da biologia e para a consolidação da teoria evolucionista. Estes primeiros estudos, entretanto, eram baseados no sistema cognitivo e perceptual humano, desconsiderando, por exemplo, os comprimentos de onda ultravioletas. Com o desenvolvimento tecnológico e a criação de técnicas sofisticadas, como a espectrofotometria (Caro et al. 2017), fotografia digital (Stevens et al 2007, Troscianko & Stevens 2015), microespectrofotometria, histologia e bioinformática (Zurek et al. 2015), hoje os biólogos possuem poderosas ferramentas para investigar as funções adaptativas da coloração animal a partir de diversos modelos de visão existentes na natureza. Desta forma, o número de pesquisas sobre coloração animal tem crescido exponencialmente ao longo dos últimos anos (Johnsen 2012).

O estudo da cor na natureza é altamente multidisciplinar, cobrindo tópicos relacionados à física óptica, genética, fisiologia, psicologia, morfologia funcional, ecologia comportamental e evolução (Endler & Mappes 2017). Mais do que isso, estudos sobre produção, percepção, função e evolução da coloração animal contribuem continuamente para as ciências aplicadas ao gerar o conhecimento básico para a solução de problemas sociais (Caro et al. 2017). Existem diversos casos de biomimética a partir de padrões de coloração existentes na natureza. Exemplo disto são as fibras Morphotex, desenvolvidas sem a utilização de pigmentos e inspirada em propriedades estruturais das asas iridescentes de borboletas do gênero *Morpho*; os sensores de câmeras

fotográficas baseados em modelos visuais de insetos (câmeras “bee eye”); e o Argus® II Retinal Prosthesis System (Second Sight, Sylmar, CA), um implante baseado no sistema visual humano que estimula a retina eletronicamente e restaura a percepção visual em pacientes cegos (veja revisão em Caro et al. 2017).

Atualmente são conhecidas diversas estratégias envolvendo coloração, distribuídas em praticamente todos os grupos de invertebrados e vertebrados (ver revisão em Caro & Allen 2017). Kemp et al. (2015) classificaram os estudos sobre coloração em *bottom up* e *top down.* Enquanto os primeiros se propõem a investigar as bases proximais da propagação, recepção e percepção da cor, e envolvem estudos sobre processamento neural, psicofísica, genética molecular, anatomia e fisiologia visual, os estudos *top down* utilizam a cor como um traço em testes de hipóteses ecológicas e evolutivas em nível de espécies (e.g. escolha sexual), guildas ecológicas (e.g. presa e predador) e grupos filogenéticos. Segundo os mesmos autores, ambos os tipos de estudos são sinérgicos, (i.e. estudos *bottom up* fornecem bases teóricas para a criação de hipóteses *top down* e vice-versa) e altamente recomendáveis. A coloração animal pode ser interpretada como reflexo de duas possíveis rotas evolutivas em que os organismos ou se evidenciam por meio de cores vistosas que se contrastam com o substrato, ou se escondem pela semelhança com o substrato (Vasconcellos-Neto & Gonzaga 2000). Dentro destas duas estratégias, a coloração pode ser relacionada a uma gama de fatores, como a termorregulação (Endler 1978), comunicação intra e interespecífica (Kelber 1999, Arnold et al. 2002), evasão à predação (Jiggings et al. 2001, Stevens & Merilaita 2011), adaptações morfológicas (Stoddard & Prum 2008) e especiação (Chamberlain et al. 2009).

Organismos que se camuflam, por exemplo, enganam seus predadores e/ou presas ao se tornarem difíceis de serem detectados (Ruxton & Sherratt 2004, Stevens &

Merilaita 2009, 2011). O tipo de camuflagem mais comum e estudado é a correspondência com o pano de fundo (= *background matching*), que ocorre quando um organismo se torna de difícil detecção visual em virtude da sua semelhança em cor, brilho e padrão corpóreo com o substrato (Stevens & Merilaita 2011). Em contrapartida, cores chamativas e vistosas podem estar relacionadas a uma série de estratégias, dentre elas: antipredatória (e.g. aposematismo, *masquerade*, deflecção, deimatismo, *pursuit deterrance*), antiparasitária (*distinctive eggs*), aquisição de alimento (e.g. *flushing*, *luring*, mimetismo não predatório), parasitismo (mimetismo de predador), reprodução (reconhecimento interespecífico, atração de polinizadores e dispersão de sementes) e agonística (mediação de competidor) (Caro & Allen 2017).

Coloração em aranhas

O grupo das aranhas é megadiverso (~ 47.600 espécies descritas até o momento; World Spider Catalog 2018), conquistou praticamente todos os ambientes terrestres e é considerado um dos principais predadores invertebrados nestes ambientes, consumindo anualmente entre 400 e 800 milhões de toneladas de presas (Nyffeler & Birkhofer 2017). As aranhas são abundantes na natureza e se adaptam facilmente a condições de laboratório e, desta forma, são consideradas bons organismos-modelo e frequentemente utilizadas em estudos filogenéticos e ecológicos (Wise 1993, Zschokke & Herberstein 2005, Foelix 2011). Além de auxiliar na regulação populacional de outras espécies, notavelmente artrópodes, as aranhas são fonte de alimento para organismos de diversos taxa. Os principais inimigos naturais de aranhas são os artrópodes, como as próprias aranhas, e insetos predadores pertencentes às famílias Sphecidae, Crabronidae, Reduviidae, Asilidae, Mantispidae, Pseudostigmatidae e Carabeidae (Helsdingen 2011), além de vertebrados, como anfíbios, lagartos, aves e pequenos mamíferos (Foelix 2011).

Estes inimigos naturais diferem em seus sistemas visuais (Cronin et al. 2014) e, consequentemente, na habilidade de discriminar as aranhas de seus substratos. Os modelos visuais de predadores mais utilizados em estudos sobre coloração em aranhas são os de aves e himenópteros, visto que estes organismos (1) possuem as bases proximais da visão bem conhecidas (Peitsch et al. 1992, Hart 2001), (2) estão entre os principais predadores de aranhas (Foelix 2011) e (3) são predadores orientados pela visão. Enquanto os himenópteros possuem visão tricromática, com fotorreceptores sensíveis às regiões UV, azul e verde do espectro de luz (Peitsch et al. 1992), a visão de aves é tetracromática, capaz de perceber as faixas de comprimento de onda UV, azul, verde e vermelha (Hart 2001). Apesar do crescente acúmulo de conhecimento sobre a coloração de aranhas sob a ponto de vista destes predadores, muitos aspectos sobre as funções adaptativas da coloração em aranhas ainda permanecem inexplorados e/ou inconclusivos.

Até o presente momento, pesquisas sobre coloração em aranhas envolvem múltiplas estratégias adaptativas relacionadas à atração de presas, camuflagem, mimetismo e termorregulação (Théry & Casas 2009). Segundo revisão de Pekár (2014), até o momento são conhecidas espécies de aranhas crípticas que se camuflam em cascas de árvores (e.g. Hersiliidae, Tetragnathidae, Thomisidae), flores (e.g. Thomisidae), gramíneas (e.g. Dictynidae, Lycosidae, Pisauridae), solo (e.g. Agelenidae, Phyxelididae), folhas (e.g. Araneidae, Oxyopidae, Sparassidae), líquens (e.g. Araneidae, Philidromidae), areia (e.g. Lycosidae, Salticidae) e rochas (e.g. Nesticidae, Scytodidae). Além disto, representantes das famílias Araneidae, Deinopidae, Salticidae, Tetragnathidae e Thomisidae utilizam-se da estratégia *masquerade*, assemelhando-se a galhos, detritos na teia ou no chão, fezes de aves ou frutas.

Outros estudos exploraram a habilidade de algumas espécies de aranhas de refletir comprimentos de onda ultravioleta (UV), principalmente na região espectral do UV-A, entre 300 e 400 nm (Heiling et al. 2005a,b; Théry et al. 2005; Chiao et al. 2009). A reflexão de UV em aranhas pode estar relacionada com a atração de presas a partir de sinais próprios, mimetismo floral ou cripsia em substrato (Craig & Ebert 1994; Hauber 2002; Tso et al. 2002, 2004, 2006; Bjorkman-Chiswell et al. 2004; Vanderhoff et al. 2008; Vieira et al. 2017; White et al. 2017). Alguns estudos demonstraram que a coloração conspícua (e.g. cores brilhantes e padrões constrastantes) em aranhas que refletem UV pode maximizar a atração de presas e, consequentemente, o sucesso de forrageamento (Hauber 2002, Heiling et al. 2003, 2005a, b). Em contrapartida, cores chamativas em espécies polimórficas podem atuar como coloração de advertência (aposematismo) contra predadores (Gawryszewski 2007, Gawryszewski & Motta 2008, 2012).

Dentre as aranhas que refletem UV, algumas são capazes de absorver energia de espectro UV e transformá-la em luz de comprimento de onda mais longo, fenômeno denominado fluorescência (Schatz & Ratner 1993). Alguns estudos sugeriram que a fluorescência em aranhas evoluiu sob pressão seletiva de aves e insetos predadores e possui relação com mecanismos de camuflagem ou atração de presas (Vieira 2015, Vieira et al. 2017). Apesar disto, até o momento o papel da fluorescência em aranhas foi demonstrado apenas para *Cosmophasis umbratica* (Simon 1903) (Salticidae), espécie cujo dimorfismo sexual na fluorescência possui importante função no comportamento reprodutivo e seleção sexual (Lim et al. 2007).

Um dos grupos mais explorado em estudos sobre coloração é o das aranhas-caranguejo (Thomisidae). Algumas espécies dessa família, como *Misumena vatia* (Clerck, 1757) e *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805, vivem camufladas em flores,

sendo que *M. vatia* é particularmente incomum pela capacidade de realizar mudança reversível da coloração do seu corpo, do branco para o amarelo e vice-versa (Schmalhofer 2000, Théry & Casas 2002, Théry et al. 2011). Esta forma de cripticidade tem sido interpretada por ser potencialmente defensiva (evasão à predação) e agressiva, na medida em que as aranhas se escondem também de suas presas (Morse 2007). A presença de aranhas Thomisidae camufladas em flores pode também interferir negativamente em interações mutualísticas planta-polinizador, afetando o fitness da planta hospedeira (Ings & Chittka 2009). Llandres & Rodríguez-Gironés (2011), por exemplo, mostraram que a reflexão de UV em *Thomisus spectabilis* Walckenaer, 1805 é um dos fatores que afeta negativamente a visita de polinizadores (abelhas) em flores de *Bidens alba* (Asteraceae). Recentemente, Vieira et al. (2017) mostraram que indivíduos adultos do thomisídeo *Epicadus heterogaster* (Guérin, 1829), que vivem sobre folhas, utilizam a reflexão de UV como principal sinal na atração de polinizadores. Trata-se do primeiro estudo que demonstrou que uma aranha-caranguejo pode atrair suas presas independente da sinalização exercida pelas flores.

Além das investigações envolvendo coloração críptica e reflexão de UV, é relativamente bem conhecida a relação de mimetismo entre aranhas e insetos-modelo (e.g. formigas e vespas) (Brignoli 1984, Elgar 1993, Cushing 1997). Destacam-se entre estas aranhas as denominadas mirmecomorfas, pertencentes principalmente às famílias Salticidae e Coriniidae, as quais podem apresentar adaptações morfológicas e comportamentais que as tornam semelhantes às formigas-modelo (Cushing 1997). Dentre as adaptações morfológicas, algumas espécies aparentam possuir três segmentos corporais ao invés de dois, possuem pernas longas e finas e apresentam modificações na pigmentação da cutícula e nas quelíceras que as tornam semelhantes a mandíbulas e olhos compostos das formigas, respectivamente (Cushing 1997). Além das

modificações em sua morfologia, sabe-se que algumas aranhas mirmecomorfas se locomovem de maneira semelhante às suas formigas-modelo (Boevé 1992) e apresentam o comportamento incomum de levantarem o primeiro ou segundo par de pernas, imitando os movimentos de antenas (Reiskind 1977, Jackson 1986).

Segundo Reiskind (1977), em diversas interações o mimetismo é espécie-específico. Algumas espécies de aranhas mirmecomorfas apresentam polimorfismo na fase adulta, sendo que cada morfo se assemelha a uma espécie modelo (Wanless 1978, Oliveira 1988, Cushing 1997). Segundo McIver & Stonedahl (1993), o significado adaptativo da mirmecomorfia em aranhas pode estar relacionado à diversas hipóteses, dentre as quais se destaca o mimetismo Batesiano. Embora a semelhança de aranhas com formigas seja bastante investigada, o mimetismo entre aranhas e outros insetos ainda é inexplorado.

Sistema de estudo

Alguns grupos de aranhas são especialmente atrativos por possuírem grande diversidade de espécies e alta variação em seus padrões de coloração. A família Salticidae (aranhas papa-moscas), por exemplo, é cosmopolita e possui mais de 7500 espécies descritas até o momento (World Spider Catalog 2018). Algumas espécies de aranhas salticídeas mimetizam outros insetos, principalmente himenópteros (e.g. formigas, Cushing 1997, Corcobado et al. 2016; e vespas, Nentwig 1985) e apresentam adaptações morfológicas e comportamentais que as tornam semelhantes aos seus modelos. A espécie *Myrmarachne formicaria* (De Geer, 1778), por exemplo, apresenta padrão de locomoção semelhante ao de formigas do gênero *Formica*, além de possuir o comportamento de levantar o primeiro par de pernas e movimentá-lo como se fosse um par de antenas (Shamble et al. 2017). Em contrapartida, a espécie *Phiale formosa*

(Banks, 1909) atua como modelo para mariposas metálicas do gênero *Brenthia* Chambers, 1878 (Choreutidae), que não é reconhecida pela aranha como presa (Rota & Wagner 2006). Em um estudo recente, Robledo-Ospina et al. (2017) mostraram que os salticídeos podem apresentar diferentes estratégias envolvendo coloração, adotando colorações disruptivas em seus substratos (*Anasaitis* sp.) ou a estratégia de *background matching* (*Hargus* sp.). Segundo Rota & Wagner (2006), casos de mimetismo envolvendo Salticidae são mais frequentes na natureza do que se imaginava até o momento, e a realização de estudos sobre o tema é essencial para auxiliar no entendimento da evolução do mimetismo em aranhas.

A espécie *Phiale tristis* Mello-Leitão, 1945, alvo do estudo realizado no capítulo I, é altamente polimórfica, contendo indivíduos com diferentes padrões de coloração chamativos sob o ponto de vista humano (Galiano 1981). Desta forma, é possível que *P. tristis* apresente adaptações comportamentais (antipredatórias) e morfológicas (padrões de cor) que as tornem semelhantes a organismos peçonhentos e/ou impalatáveis. Além disto, acreditamos que cada padrão de coloração está inserido em um anel mimético, tornando esta espécie um promissor alvo para estudos futuros sobre a evolução da cor em aranhas.

Outro grupo bastante estudado é o das aranhas construtoras de teias orbiculares, também conhecidas como aranhas orbitelas. Estas espécies são predadoras estacionárias do tipo senta-e-espera, ou seja, aguardam estáticas a aproximação de suas presas, e utilizam suas teias como armadilha para a captura de insetos voadores. As famílias Araneidae e Tetragnathidae (alvos dos estudos referentes aos capítulos II e III) são os grupos de aranhas orbitelas mais diversos, com 1195 e 4440 espécies descritas até o momento, respectivamente (World Spider Catalog 2018). Conhecer tanto as presas quanto os predadores destes grupos os tornam bons alvos para estudos envolvendo

coloração, tendo em vista que o uso destes modelos visuais é um pressuposto essencial para análises de espectrofotometria. Neste sentido, sabe-se que diversas espécies de araneídeos e tetragnatídeos são alvo de himenópteros predadores e parasitoides. Vespas ectoparasitoides cenobiontes da subfamília Pimplinae, por exemplo, atacam preferencialmente aranhas orbitelas adultas e subadultas, muitas vezes modificando o comportamento de construção de teia das aranhas hospedeiras para garantirem a sobrevivência da pupa do parasitoide (Eberhard 2000). Além destas vespas, aves representam um dos principais predadores visualmente orientados de aranhas orbitelas (Gonzaga 2007) e, desta forma, optamos por utilizar modelos visuais representativos de aves (tetracromáticos) e himenópteros (tricromáticos) no presente projeto, particularmente no capítulo III. Atuando como predadores, aranhas orbitelas usualmente se alimentam de dípteros e himenópteros (Hauber 2002, White & Kemp 2016), organismos utilizados como modelos de presas das aranhas para o estudo referente ao capítulo II.

Ambas as aranhas tecelãs de teias orbiculares e o salticídeo *P. tristis* ocorrem em regiões de borda de mata na Serra do Japi (-23.231598, -46.936784), local escolhido para a realização dos estudos contidos nesta tese. As regiões de borda da mata apresentam diferentes condições abióticas (e.g. luminosidade, ventos, umidade e temperatura) quando comparadas com o interior da mata, resultando em uma diversidade específica de organismos (Messas et al. 2014, Souza et al. 2015). Estas espécies apresentam adaptações fenológicas e comportamentais ao ambiente de borda de mata, os quais sofrem constantes distúrbios naturais e antrópicos e, portanto, são ambientes que devem ser considerados em estratégias de conservação e manejo ecológico.

Objetivos gerais e específicos

Este projeto teve como objetivo investigar estratégias adaptativas e o papel ecológico da coloração em aranhas que vivem em ambientes de borda de mata em uma floresta Neotropical. Realizamos as amostragens a partir de observações em campo e análises laboratoriais por meio de espectrofotometria. O trabalho está dividido em três capítulos, cujos objetivos específicos são descritos a seguir.

Capítulo I. Neste estudo nos propusemos a descrever os padrões de coloração da espécie polimórfica *Phiale tristis* (Salticidae) e investigar se, além da cor, a espécie apresenta estratégias comportamentais que as tornam mímicas de insetos modelo peçonhentos e/ou impalatáveis.

Capítulo II. Este trabalho teve como objetivo testar a hipótese da atração de presas em um predador estacionário do tipo senta-e-espera, utilizando-se como espécie alvo a aranha orbitela polimórfica *Gasteracantha cancriformis* (Linnaeus, 1758) (Araneidae). Para isto, analisamos em laboratório as características espectrais das aranhas (intensidade de emissão de UV e fluorescência) e verificamos se a espécie possui coloração atrativa levando-se em consideração o sistema visual de suas principais presas. Adicionalmente, quantificamos em campo as frequências dos padrões de coloração da espécie e testamos se a presença da aranha no centro da teia aumenta seu sucesso de forrageamento.

Capítulo III. Neste último estudo, investigamos estratégias de defesa visuais e comportamentais em uma comunidade de aranhas orbitelas que habita ambientes de borda de mata. Testamos a hipótese de que a coloração destas aranhas não é conspícua sob o ponto de vista de seus principais predadores visualmente orientados (aves e vespas). Em adição, testamos em campo se o comportamento de defesa destas aranhas

está relacionado com a posição de repouso da aranha, camuflagem e presença de adaptações morfológicas (e.g. abdome rígido com espinhos).

CAPÍTULO I. Polimorfismo cromático em *Phiale tristis* Mello-Leitão, 1945 (Araneae, Salticidae): um possível caso de polimorfismo mimético Batesiano

RESUMO

A coloração animal representa um dos temas centrais em estudos sobre evolução e o mimetismo é reportado como resultado da seleção natural. A maioria dos mimetismos Batesianos em Araneae é focada em espécies mirmecomorfas e são raras as espécies que mimetizam organismos de outros táxons. Nosso objetivo foi explorar os mimetismos potenciais na aranha polimórfica *Phiale tristis* (Salticidae) e verificar se esta espécie possui semelhanças morfológicas e comportamentais a insetos. Realizamos busca visual por indivíduos de *P. tristis* adultos, bem como de potenciais insetos-modelo simpátricos e sincrônicos durante quatro anos, e descrevemos os seus padrões de coloração. Também estudamos o comportamento de defesa de *P. tristis* frente à aproximação de um potencial predador e comparamos com os comportamentos de salticídeos simpátricos, visto que o comportamento de *P. tristis* parecia diferir do comportamento usual da família. Identificamos 13 padrões de coloração em aranhas fêmeas, com cores de advertência que variam em tonalidades de branco, preto, amarelo, laranja e vermelho. Estes padrões também foram encontrados em 26 espécies de insetos distribuídas em nove grupos de besouros, dois de vespas e um de cigarrinhas. Diferentemente de outras espécies de salticídeos, *P. tristis* apresentou comportamento de defesa ao levantar o primeiro par de pernas e/ou encolher as pernas e se manter estática. Este estudo sugere que os padrões de cor de *P. tristis* são parte integrante de aneis miméticos e que a espécie possui adaptações morfológicas, visuais e comportamentais que as tornam potenciais mímicas Batesianas de insetos que possuem defesas (e.g. peçonha, impalatabilidade e sangramento reflexo) contra seus predadores.

INTRODUÇÃO

Estudos sobre coloração animal configuram um dos temas centrais em pesquisas sobre evolução e adaptação (Stevens & Ruxton 2012). Enquanto algumas espécies animais se escondem pela semelhança com o substrato, outras se evidenciam por meio de cores vistosas (Vasconcellos-Neto & Gonzaga 2000). A coloração conspícua pode ser explicada por diversos fatores, dentre eles evasão à predação (Ruxton et al. 2004), seleção sexual (Ryan 1990) e atração de presas (Hauber 2002). Espécies indefesas e palatáveis podem imitar o padrão de coloração ou outras características (e.g. químicas, comportamentais e acústicas) de espécies aposemáticas que possuem defesas contra seus predadores, como toxinas e impalatabilidade (mimetismo Batesiano; Ruxton et al. 2004, Mappes et al. 2005). Como resultado, estas espécies mímicas ganham proteção contra predadores visualmente orientados (Ruxton et al. 2004, Rota & Wagner 2006). A seleção dependente de frequência é um importante fator que atua na evolução de polimorfismo mimético Batesiano, promovendo a diversidade de aparência em espécies mímicas batesianas quando existem mais de uma espécie modelo aposemática (Vasconcellos-Neto & Gonzaga 2000).

Os estudos clássicos de mimetismo basearam-se nas classificações de mimetismo Batesiano (espécies indefesas que se assemelham a modelos com defesas, Bates 1862) e Mülleriano (espécies semelhantes que igualmente apresentam defesas contra seus predadores, Müller 1878). Apesar disto, atualmente sabe-se que esta é uma dicotomia simplista (*sensu* Speed 1999) que representam extremos de um espectro mimético com espécies que variam em suas fidelidades miméticas e/ou grau de defensividade (Pekár et al. 2017). Desta forma, ainda é longo o caminho para se entender as intrincadas redes de interações e os mecanismos adaptativos envolvidos em mimetismos contendo múltiplas espécies.

Complexos miméticos (i.e. composição de diversos mímicos Müllerianos e Batesianos) são geralmente constituídos de anéis miméticos, definidos como um grupo de espécies que obtém vantagens por possuírem sinais aposemáticos similares (Williams 2007, Wilson et al. 2015). Anéis miméticos consistem tipicamente de espécies pouco relacionadas (Symula et al. 2001, Williams 2007, Alexandrou et al. 2011), com exceção dos complexos envolvendo vespas Mutillidae (Wilson et al. 2012, 2015), borboletas *Heliconius* (Mallet & Gilbert 1995) e mamangavas (Williams 2007). Pekár et al. (2017), por exemplo, descreveram um complexo mimético que inclui mais de cem espécies de artrópodes mirmecomorfos, com padrão de coloração dourado-preto e diferentes níveis de defesa contra seus predadores, composto por himenópteros, coleópteros, ortópteros e aranhas.

A ordem Araneae é altamente diversa em número de espécies e histórias de vida (Wise 1993, Foelix 2011), tornando-se particularmente atrativa para estudos relacionados ao mimetismo (Rota & Wagner 2006). De acordo com a revisão mais recente (Pekár 2014), padrões de coloração conspícuos de aranhas aposemáticas incluem combinações de preto-vermelho, preto-amarelo, branco-vermelho e vermelho-amarelo, e são encontradas majoritariamente em espécies de Araneidae, Ctenidae, Nephilidae e Theridiidae. Casos de mimetismo Batesiano são encontrados em aranhas cursoriais pertencentes principalmente à família Salticidae, e em menor frequência, em Corinnidae e em aranhas tecelãs Araneidae e Theridiidae. Aranhas mimetizam animais pertencentes a 11 grupos animais, majoritariamente invertebrados (e.g. insetos, aracnídeos, crustráceos e moluscos), embora existam registros de espécies que se assemelham a anuros (Pekár 2014). O principal grupo de aranhas mímicas, Salticidae compreende espécies caçadoras com sistema visual tricromático (sensível nas faixas

UV, verde e vermelha), mais sofisticado quando comparado ao de outras aranhas (Zurek et al. 2015).

A maioria dos estudos sobre mimetismo em aranhas envolve salticídeos mirmecomorfos (Cushing 1997, Pekár 2014), representados por mais de 300 espécies (Pekár 2014) que possuem adaptações morfológicas, químicas e/ou comportamentais que se assemelham às das formigas modelo (Cushing 1997). As formigas são comumente descritas como modelos Müllerianos por apresentarem uma série de defesas, como picadas, químicos nocivos, espinhos, cutícula espessa, mandíbulas fortes e ataque comunal (Höldobler & Wilson 1990). Embora existam registros de mimetismos agressivos (ver Oliveira & Sazima 1984, Elgar 1993, Castanho & Oliveira), aranhas mirmecomorfas são geralmente mímicas Batesianas que se beneficiam por meio da proteção contra predadores (Nentwig 1985, Elgar 1993). Algumas destas espécies são capazes de imitar padrões de locomoção de suas formigas-modelo (Boevé 1992, Shamble et al. 2017) e apresentam o comportamento incomum dentre os salticídeos de levantar o primeiro par de pernas simulando movimentos de antenas (Reiskind 1977, Jackson 1986, Shamble et al. 2017). Apesar disto, salticídeos mirmecomorfos geralmente tendem a se esconder na vegetação ou saltar no folhiço frente à aproximação de predadores, diferindo do comportamento de defesa agressivo da maioria das formigas (Brignoli 1984, Cushing 1997).

O gênero *Phiale* Koch, 1846 (Salticidae) possui mais de 60 espécies descritas (World Spider Catalog 2017), dentre as quais, algumas apresentam polimorfismo cromático e cores altamente chamativas (Galiano 1981). Apesar de escassos, estudos envolvendo o gênero *Phiale* têm demonstrado que salticídeos podem imitar outros grupos de insetos diferentes de formigas (Nentwig 1985, Rota & Wagner 2006). Nentwig (1985), por exemplo, sugeriu a existência de mimetismo Batesiano entre

Phiale guttata (Koch, 1846) e espécies-modelo não identificadas de vespas Mutillidae, que são evitadas por predadores devido ao comportamento agressivo, carapaça rígida, presença de peçonha e coloração aposemática (Sexton 1964). Entretanto, o autor não apresentou resultados conclusivos. Rota & Wagner (2006), em contrapartida, demonstraram que *Phiale formosa* (Banks, 1909) atua como modelo para mariposas do gênero *Brenthia* Chambers, 1878. Os autores demonstraram que estes lepidópteros possuem asas com padrões de coloração semelhante aos das aranhas, que as reconhecem como co-específicos e não como presas.

O salticídeo *Phiale tristis* Mello-Leitão, 1945 ocorre em florestas subtropicais da Argentina, Brasil e Paraguai, comumente associado à vegetação arbustiva (Galiano 1981). A espécie apresenta machos monomórficos e fêmeas polimórficas (i.e. polimorfismo ligado ao sexo), contendo padrões de coloração que variam em tonalidades de preto, branco, laranja, vermelho e amarelo (Galiano 1981). Diferentemente de espécies em que a coloração vistosa dos machos atua claramente na seleção sexual (e.g. *Maratus* spp., Girard & Endler 2014), o padrão de coloração dos machos de *P. tristis* não é tão chamativo quanto as cores presentes nas fêmeas. Esta aranha pertence a um grupo homogêneo dentro do gênero, denominado grupo mimica, que contém quatro espécies com polimorfismo cromático (Galiano 1981). Ademais, até o momento não foram realizados estudos sobre o significado adaptativo do polimorfismo em *P. tristis* e o conhecimento sobre a espécie é estritamente taxonômico.

O objetivo do presente estudo foi descrever os padrões de coloração de *P. tristis* em uma floresta neotropical e explorar a hipótese de que esta aranha seria mímica Batesiana de insetos simpátricos. Partimos da hipótese de que *P. tristis* apresenta convergências fenotípicas (e.g. formato do corpo e padrões de coloração) com espécies modelo não aparentadas, simpátricas e que possuem defesas contra seus predadores (e.g.

peçonha, substâncias químicas impalatáveis e sangramento reflexo). Além disto, esperamos que este salticídeo apresente estratégias comportamentais anti-predatórias semelhantes aos comportamentos de insetos (e.g. levantar o primeiro par de pernas e movimentá-lo como se fossem antenas) e, consequentemente, diferentes dos comportamentos usuais de salticídeos não mímicos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo na Serra do Japi (-23.231598, -46.936784), localizada no município de Jundiaí, São Paulo. O clima é sazonal, com variação na temperatura média mensal de 13.5°C em julho a 20.3ºC em janeiro. O período mais seco ocorre de junho a setembro, enquanto que os maiores índices de precipitação ocorrem de dezembro a fevereiro (Pinto 1992). Esta área apresenta gradiente altitudinal que varia de 700 a 1300 m e contém diferentes fitofisionomias, dentre as quais se destaca a floresta estacional montana semidecídua (Leitão-Filho 1992). A Serra do Japi é a maior floresta contínua do estado de São Paulo e constitui um dos poucos remanescentes de Mata Atlântica brasileira, sendo assim uma área prioritária para conservação. Realizamos a coleta de dados em altitudes baixas e intermediárias da serra (700 a 1000 m), onde a espécie de estudo é mais frequente (YFM, obs. pess.).

Padrões de coloração

A primeira etapa do estudo consistiu da descrição dos padrões de coloração de machos e fêmeas adultas de *P. tristis.* Realizamos entre 2014 e 2018 procura visual durante o período diurno (08:00 a 18:00) por indivíduos adultos deste salticídeo em

regiões de borda da mata, com esforço de procura entre os meses de novembro a fevereiro de cada ano (período de ocorrência das aranhas adultas). Procuramos pelas aranhas em vegetações arbustivas a herbáceas, locais onde os indivíduos forrageaiam durante o dia. Fotografamos as aranhas encontradas utilizando a câmera Canon 5D Mark II acoplada e uma objetiva macro de distância focal 100 mm e, posteriormente, analisamos as imagens para descrever os padrões de coloração do prossoma, opistossoma e pernas das aranhas de acordo com Galiano (1981).

Para verificar como se distribuem os padrões de coloração dentro da população, comparamos as frequências de indivíduos encontrados de cada padrão de coloração com as frequências esperadas ao acaso (proporções esperadas iguais). Para isto, realizamos o teste G com nível de significância de 0.05 (Sokal & Rohlf 1994, Zar 1998) utilizando o software R™ (R Core Team 2018).

Comportamento de defesa de Phiale tristis

Para cada aranha encontrada, simulamos aproximações de um potencial predador humano (metodologia semelhante à Cooper et al. 2008, Dugas et al. 2015, Ozel & Stynoski 2011, Blanchette et al. 2017). Realizamos as aproximações com velocidade constante (esticando o braço de modo lento – 2 cm/s) em direção frontal às aranhas e registramos os comportamentos de defesa exibidos por cada indivíduo. Categorizamos os comportamentos (1) levantar o primeiro par de pernas, (2) encolher as pernas junto ao corpo, (3) se mover para a face abaxial da folha e (4) saltar em direção à vegetação. Para verificar se os comportamentos de evasão à predação de *P. tristis* são semelhantes ao de insetos e distintos dos comportamentos usuais de Salticidae, realizamos a mesma metodologia em outras espécies de salticídeos simpátricos. Comparamos as frequências de comportamentos de *P. tristis* com as frequências dos

comportamentos das outras espécies utilizando do teste G, com nível de significância de 0.05 (Sokal & Rohlf 1994, Zar 1998), utilizando o software R™ (R Core Team 2018).

Potenciais insetos-modelo de Phiale tristis

Para verificar se os indivíduos de *P. tristis* possuem padrão de coloração de coloração semelhante ao de outras espécies de artrópodes, realizamos busca visual por potenciais insetos-modelo para cada padrão de coloração das aranhas. Para ser considerado um potencial inseto-modelo, estabelecemos os seguintes critérios: (1) possuir coloração semelhante (sob o ponto de vista humano) à da aranha (2) ocorrer de maneira simpátrica e sincrônica aos indivíduos adultos de *P. tristis* e (3) serem peçonhentos e/ou impalatáveis para seus predadores (Pekár et al. 2017). Além disto, consideramos apenas os insetos que ocorrem nos mesmos micro-habitat de *P. tristis,* i.e. sobre folhas de vegetação arbustiva e herbácea, e com atividade diurna. Registramos se os insetos apresentavam secreções líquidas ou voláteis com cheiro forte quando manipuladas e utilizamos informações existentes na literatura para verificar se os potenciais insetos-modelo possuem defesas contra seus predadores (e.g. impalatabilidade, sangramento reflexo e peçonha). Coletamos e fotografamos os indivíduos encontrados, e posteriormente realizamos a identificação dos insetos modelo até o nível mais específico possível.

RESULTADOS

Padrões de coloração

Encontramos ao todo 43 indivíduos de *P. tristis* na Serra do Japi. O baixo número de indivíduos pode ser explicado pelo fato de a espécie ser rara e distribuída de maneira esparsa ao longo da Serra, bem como pelo comportamento das fêmeas adultas

de abrigarem-se em refúgios construídos por folhas na vegetação arbustiva (Fig. 1A). Dentre as aranhas adultas que encontramos sobre vegetação arbustiva e herbácea (N=39), seis indivíduos eram machos e 33 eram fêmeas, i.e., a espécie apresentou razão sexual enviesada para fêmeas (razão de 5,5:1).

Aranhas jovens (N=4) são monomórficas e possuem coloração escura, com exceção dos metatarsos e tarsos amarelos-claro (Fig. 1B). Os machos adultos possuem coloração preta com faixas branco-amareladas longitudinais na região dorsal do abdome e nas regiões laterais da carapaça e do abdome. As fêmeas adultas apresentam polimorfismo cromático, totalizando 13 padrões de coloração encontrados durante o período de estudo (Fig. 1C-O). Os padrões variam em tonalidades das cores preta, branca, amarela, vermelha e laranja, bem como na distribuição das cores ao longo do corpo da aranha, em faixas, manchas circulares ou de maneira variegada (Tab. 1).

O padrão com maior número de aranhas encontradas foi o padrão 2, amarelo e preto (23.08%, N=9), seguido pelos padrões 1, branco e preto (17.95%, N=7) e 9, preto e laranja (12.82%, N=5). Dentre os demais fenótipos, encontramos três indivíduos dos padrões 5, 6 e 11 (7.69% cada), dois indivíduos dos padrões 4 e 12 (5.13% cada) e apenas uma aranha de 3, 7, 8, 10 e 13, representando cada um 2.56% do total (Fig. 2). Não houve diferença nas frequências dos padrões encontrados quando comparadas com as frequências esperadas ao acaso ($G=9.915$, g.l.=12, $p=0.623$).

Comportamento de defesa

Registramos os comportamentos dos 39 indivíduos adultos de *P. tristis,* bem como de 30 salticídeos simpátricos pertencentes a outras espécies. Houve diferença nos padrões comportamentais apresentados por *P. tristis* e por outros salticídeos ($G=50.673$, g.l.=3, $p<0.001$, Fig. 3). Frente à aproximação de um potencial predador, *P. tristis*

apresentou com maior frequência os comportamentos de levantar o primeiro par de pernas e movimentá-lo de maneira semelhante a antenas (71.79%, N=28) e de encolher as pernas junto ao corpo (12.82%, N=5) (Fig. 4). Em contrapartida, os outros salticídeos geralmente apresentaram os comportamentos de saltar na vegetação (66.67%, N=20) ou esconder embaixo de folhas (30%, N=9). Estas espécies não exibiram o comportamento de encolher as pernas e apenas um salticídeo mirmecoformo levantou o primeiro par de pernas.

Insetos-modelo de Phiale tristis

Encontramos potenciais insetos-modelo para todos os padrões de coloração de *P. tristis*, com exceção do padrão 10 (preto-branco-vermelho variegado). Os modelos pertencem a 26 espécies distribuídas em nove táxons de Coleoptera (Cantharidae, Cerambycidae, Cleridae, Chrysomelidae, Erotylidae, Lampyridae, Lycidae, Meloidae e Tenebrionidae) e um de Auchenorrhyncha (Cercopidae) que incluem espécies impalatáveis, além de duas famílias Vespidae e Mutillidae (Hymenoptera), cujas espécies são peçonhentas (Tab. 2).

A coloração branca-preta (aranhas macho e fêmeas dos padrões 1, 12 e 13) está presente em seis espécies de coleópteros pertencentes às famílias Cantharidae (sp. 1) Cerambycidae (sp. 1), Cleridae (*Enoclerus* sp. 1), Meloidae (*Epicauta atomaria* (Germar, 1821) e *Epicauta* sp.) e Tenebrionidae (*Poecilesthus luteomaculatus*). O padrão amarelo-preto (padrões 2, 3 e 4) ocorre em crisomelídeos (*Calligrapha polyspila* Germar, 1821, *Desmogramma* sp. e *Agathomerus sellatus* Germar, 1823), cantarídeos (*Chauliognathus* sp.) e em Vespidae (*Polistes* sp.). Os potenciais modelos dos padrões vermelho-preto (5 e 6) distribuem-se em Chrysomelidae (*Botanochara* sp. e *Coelomera lanio* (Dalman, 1823)), Erotylidae (sp. 1) e Cercopidae (sp. 1). Aranhas com padrão

amarelo-preto-vermelho (7) apresentaram coloração semelhante ao cerambicídeo *Stenygra conspícua* (Perty, 1832), bem como à *Enoclerus* sp. 2 (Cleridae) e à *Sphenorhina rubra* (Cercopidae). Para os dois padrões laranja-preto (8 e 9), existem potenciais insetos-modelo pertencentes à Cerambycidae (sp. 2), Erotylidae (*Ellipticus* sp.), Lycidae (*Calopteron* sp., *Emplectus* sp., *Idiopteron* sp., *Plateros* sp.) e Lampyridae (*Pyrogaster* aff. *telephorinus* Perty, 1808). Finalmente, o padrão 11 (branco-laranja-preto) apresentou alta similaridade de coloração com a vespa mutilídea *Hoplomutilla* sp. Aranhas dos padrões 4 e 9 (Fig. 6) provavelmente fazem parte de anéis miméticos já descritos para a Serra do Japi por Nascimento & Del-Claro (2012).

DISCUSSÃO

Nossos resultados suportam a hipótese de que *P. tristis* é um potencial mímico Batesiano de insetos e adiciona à literatura evidências visuais e comportamentais da existência de um caso incomum de mimetismo em aranhas envolvendo uma espécie de salticídeo não mirmecomorfa. Consideramos *P. tristis* uma potencial espécie mímica pela somatória das seguintes características: (1) possuir corpo robusto e pernas curtas, formato semelhante ao de vários insetos (e.g. coleópteros, homópteros e vespas), (2) apresentar cores de advertência e (3) padrões de coloração semelhantes a insetos que possuem defesas (peçonha, substâncias químicas impalatáveis e sangramento reflexo) contra predadores, (4) apresentar comportamentos anti-predatórios pouco esquivos frente à aproximação de um potencial predador.

Phiale tristis apresenta alto polimorfismo cromático na Serra do Japi, com presença de machos adultos monomórficos e 13 dos 20 padrões de fêmeas encontrados por Galiano (1981) a partir do cruzamento das aranhas. As fêmeas da espécie apresentam cores de advertência que variam em tonalidades de preto, branco, amarelo,

laranja e vermelho. Stevens & Ruxton (2012) propuseram diversas hipóteses não excludentes que podem explicar o fato do vermelho, amarelo e preto serem comumente consideradas colorações de advertência. Amarelo e vermelho geralmente possuem alto contraste em relação ao substrato (folhagem verde), promovendo detecção. Além disto, estas cores são resistentes à sombra (que é rica em azul e UV) e à mudanças de iluminação (e.g. enquanto o branco pode se tornar rosa no nascer e pôr-do-sol, a cor preta não varia ao longo do dia), provendo um sinal confiável sob diferentes habitat e condições de luminosidade. Como terceira hipótese, amarelo, preto e vermelho possuem alto contraste cromático e de luminância. Essas cores podem permitir camuflagem dependente da distância caso amarelo/vermelho e preto misturem-se em uma cor média que corresponda ao substrato à distâncias em que a visão do predador não é mais suficiente para discriminar componentes de marcação individuais. Finalmente, os autores discutiram que estas cores são distintas de espécies tipicamente palatáveis. Além disto, predadores visualmente orientados tendem a evitar padrões de coloração de advertência após experiências de predação de espécies aposemáticas tóxicas ou impalatáveis (Wiklund & Jarvi 1982, Engen et al. 1986). Desta forma, o polimorfismo cromático de *P. tristis,* ao conter as principais cores de advertência existentes na natureza, configura um excelente modelo natural para investigações focadas em testar as hipóteses supracitadas sobre evolução da coloração de advertência em animais.

O comportamento de defesa exibido por *P. tristis* de levantar as pernas e movimentá-las como antenas é relativamente comum em saltícideos mirmecomorfos (Reiskind 1977, Jackson 1986, Shamble et al. 2017). Entretanto, encolher as pernas junto ao corpo difere dos padrões comportamentais frequentes na maioria dos salticídeos, incluindo aranhas mirmecomorfas, de saltar na vegetação ou esconder embaixo de folhas (Brignoli 1984, Cushing 1997). *Phiale tristis* apresentou, de maneira

geral, comportamento menos esquivo quando comparado às aranhas mirmecomorfas. Os dois comportamentos exibidos por *P. tristis* são de exibição, o primeiro assemelhando-se a insetos que exibem suas antenas e o segundo como a insetos que recolhem antenas e mantém as pernas junto ao corpo, exibindo seu padrão de coloração sem qualquer comportamento de fuga (Edmunds 1974).

Os artrópodes encontrados como potenciais modelos de *P. tristis* possuem defesas físicas e químicas contra seus predadores. Os grupos de besouros, bem como de cigarrinhas, apresentam substâncias químicas (e.g. cantharidina) que as tornam impalatáveis para seus predadores (Carrel & Eisner 1974, Blum 1981, Dettner 1987, Acorn 1988, Moore & Brown 1989, Eisner et al. 2005, Nascimento 2009, Bravo et al. 2017). Besouros Cerambycidae, além de possuírem substâncias impalatáveis, apresentam mandíbulas e mordidas fortes (Nascimento 2009). Besouros Meloidae (Bravo et al. 2017) e cigarrinhas Cercopidae (Peck 2000) podem afastar seus predadores pela capacidade de liberar hemolinfa espontaneamente (sangramento reflexo). Vespas da família Mutillidae possuem carapaça rígida e, assim como Vespidae, toxinas (peçonha) associadas a órgãos inoculadores (ferrões), sendo também eventualmente evitados e/ou rejeitados pelos seus predadores (Nentwig 1985). As listras amarelas e pretas encontradas em uma espécie de Vespidae neste estudo são conhecidamente cores brilhantes que sinalizam a um potencial predador sua toxicidade (Pekár et al. 2017, Nascimento 2009, Nascimento & Del Claro 2012). Dada a diversidade de defesas destes potenciais modelos e a semelhança com as aranhas, o polimorfismo cromático de *P. tristis* provavelmente está evoluindo sob pressão seletiva de predadores visualmente orientados (e.g. aves). Estudos que comparem os espectros de reflectância das aranhas com seus modelos, bem como experimentos de predação em laboratório, são altamente desejáveis para determinar a eficiência do mimetismo de *P. tristis*.

Diversos estudos demonstraram que a função da coloração animal pode ser múltipla em uma mesma espécie (Endler & Mappes 2017). Aranhas polimórficas podem utilizar a cor para camuflagem (Messas et al. 2014) e atração de presas (Vieira et al. 2017), apresentar diferentes padrões de coloração de acordo com a dieta (Schmalhofer 2000) ou mesmo mudarem de cor ao longo de alguns dias ou entre mudas (Théry et al. 2011). Machos de aranhas do gênero *Maratus* Karsch, 1878 (Salticidae) apresentam cores chamativas e comportamentos de corte complexos utilizados na seleção sexual (Girard & Endler 2014), mas este não parece ser o caso de machos de *P. tristis*, visto que a coloração dos machos não é tão chamativa como a dos diferentes fenótipos de fêmeas. Desta forma, estudos bottom up e top down (*sensu* Kemp et al. 2015) que investiguem as bases proximais da visão de *P. tristis*, os mecanismos fisiológicos envolvidos na produção de cor, bem como a coloração das aranhas sob o ponto de vista de múltiplas presas e de co-específicos são necessários para testar entender a os caminhos evolutivos da cor nesta espécie.

Como aranhas geralmente são palatáveis, em especial para aves e lagartos, o polimorfismo de *P. tristis* parece ser do tipo Batesiano por imitar modelos impalatáveis. Os diferentes padrões assemelham-se, sob o ponto de vista humano, aos seus modelos em diferentes níveis de fidelidade, i. e., algumas aranhas possuem tons e padrões de distribuição (listras, manchas) de cores mais fieis aos seus potenciais modelos do que outras. De acordo com o recente estudo de Sherratt et al. (2017), existem diversas explicações plausíveis para os mimetismos imperfeitos, dentre elas a hipótese “olhos de quem vê”, que prediz que para avaliar perfeição do mimetismo entre espécies é necessário considerar a ecologia sensorial sob o ponto de vista dos predadores, o comportamento da presa em questão e as condições sob as quais ela é encontrada na natureza. Os mesmos autores discutem outras hipóteses que atuam na evolução de

mímicos imperfeitos, como o relaxamento da seleção a partir de limitações perceptuais e a teoria da detecção de sinais. Além disto, a seleção natural tende a favorecer a evolução de polimorfismos miméticos em mímicos de modelos aposemáticos, visto que a seleção é dependente de frequência e é negativa para maior abundancia do imitador (Vasconcellos-Neto & Gonzaga 2000). Na Serra do Japi ocorrem diversos anéis miméticos (Nascimento & Del Claro 2012), sendo que os diferentes padrões de *P. tristis* inserem-se em alguns deles (e.g. padrões amarelo-preto e laranja-preto), sejam como mímicos perfeitos sejam como mímicos imperfeitos.

Nosso estudo configura uma aproximação inicial a um caso de mimetismo complexo, envolvendo múltiplas espécies com diferentes sistemas visuais, níveis de palatabilidade e interações interespecíficas. Embora o mimetismo batesiano seja caracterizado pela convergência fenotípica entre um modelo impalatável e uma espécie mímica palatável, a evolução convergente pode surgir através de mecanismos evolutivos alternativos e exemplos putativos de mimetismo batesiano devem ser rigorosamente testatos (Kristiansen et al. 2018). Desta forma, acreditamos que *P. tristis* configura um excelente modelo para estudos sobre mimetismo e encorajamos investigações com o objetivo de aprofundar os estudos desse sistema, testando a eficiência do mimetismo com diferentes predadores.

Tabela 1. Descrição dos padrões de coloração do prossoma, opistossoma e pernas de aranhas *Phiale tristis* que ocorrem na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. Cada padrão está representado na Figura 1 (1C-1O).

Padrão	Prossoma	Opistossoma	Pernas
1 (1C)	preto com faixa longitudinal branca	preto com faixas longitudinais dorsal e laterais brancas	pretas com manchas brancas nas tíbias e metatarsos
2 (1D)	amarelo e preto	amarelo e preto (duas manchas anteriores, uma faixa transversal mediana e região posterior)	amarelas com tarsos pretos
3 (1E)	preto com pequena faixa longitunal amarela	preto com faixa transversal posterior amarela	amarelas com tarsos pretos
4 (1F)	laranja claro	laranja claro	laranja claro
5 (1G)	vermelho com faixas laterais brancas	preto com faixas ântero-laterais longitudinais e posterior transversal vermelhas	brancas e pretas
6 (1H)	laranja	preto com faixa estreita laranja ântero-inferior em forma de ferradura	laranjas, com tíbias pretas ou amarelas, metatarsos amarelos e tarsos pretos
7 (1I)	vermelho	amarelo com mancha preta recobrindo maior parte do dorso e da região posterior; faixa longitunal vermelha estreita	pretas
8 (1J)	laranja e preto com faixa posterior preta em forma de ferradura	laranja e preto (duas manchas anteriores, uma faixa transversal mediana e região posterior)	coxas, trocânteres e fêmur pretos e amarelos, demais segmentos laranjas
9 (1K)	preto com faixas laterais laranjas	preto com faixa latero-posterior em forma de ferradura	laranja, com exceção das tíbias e tarsos (pretos) e metatarsos (amarelos)
10 (1L)	vermelho, branco e preto variegados	vermelho, branco e preto variegados	vermelho, branco e preto variegados
11 (1M)	branco e preto variegado	preto com quatro manchas laranjas laterais (duas de cada lado)	brancas e pretas variegadas
12 (1N)	branco e preto variegado	branco e preto variegado	brancas e pretas
13 (1O)	preto com faixas brancas laterais e longitudinal	preto com manchas brancas (central e duas laterais de cada lado), além de faixa lateral branca estreita	pretas com manchas brancas

Tabela 2. Classificação dos potenciais insetos-modelo de *Phiale tristis* encontrados na Serra do Japi (Jundiaí, São Paulo), seus respectivos padrões de coloração e defesas anti-predatórias (impalatabilidade ou toxicicidade).

Ordem	Família	Espécie	Coloração	Impalatabilidade	Toxicidade	Sangramento reflexo
Coleoptera	Cantharidae	*Chauliognathus* sp.	amarelo	x		
		sp. 1	branco-preto	x		
	Cerambycidae	*Stenygra conspicua*	amarelo-preto-vermelho	x		
		sp. 1	branco-preto	x		
		sp. 2	laranja-preto	x		
	Cleridae	*Enoclerus* sp. 1	branco-preto	x		
		Enoclerus sp. 2	amarelo-preto-vermelho	x		
	Chrysomelidae	*Agathomerus sellatus*	amarelo-preto	x		
		Botanochara sp.	vermelho-preto	x		
		Coelomera lanio	vermelho-preto	x		
		Calligrapha polyspila	amarelo-preto	x		
		Desmogramma sp.	amarelo-preto	x		
	Erotylidae	*Ellipticus* sp.	laranja-preto	x		
		sp. 1	vermelho-preto	x		
	Lycidae	*Calopteron* sp.	laranja-preto	x		
		Emplectus sp.	laranja-preto	x		
		Idiopteron sp.	laranja-preto	x		
		Plateros sp.	laranja-preto	x		
	Lampyridae	*Pyrogaster aff. telephorinus*	laranja-preto	x		
	Meloidae	*Epicauta atomaria*	branco-preto variegado	x		x
		Epicauta sp.	branco-preto	x		x
	Tenebrionidae	*Poecilesthus luteomaculatus*	branco-preto	x		
Auchenorrhyncha	Cercopidae	*Sphenorhina rubra*	amarelo-preto-vermelho	x		x
		sp. 1	vermelho-preto	x		
Hymenoptera	Mutilidae	*Hoplomutilla* sp.	branco-laranja-preto		x	
	Vespidae	*Polistes* sp.	amarelo-preto		x	

FIGURAS

Fig. 1. A) Refúgio de uma fêmea adulta de *Phiale tristis*. B) aranha juvenil. C-O) Padrões de coloração (1 a 13, respectivamente) de aranhas adultas de *Phiale tristis* que ocorrem na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

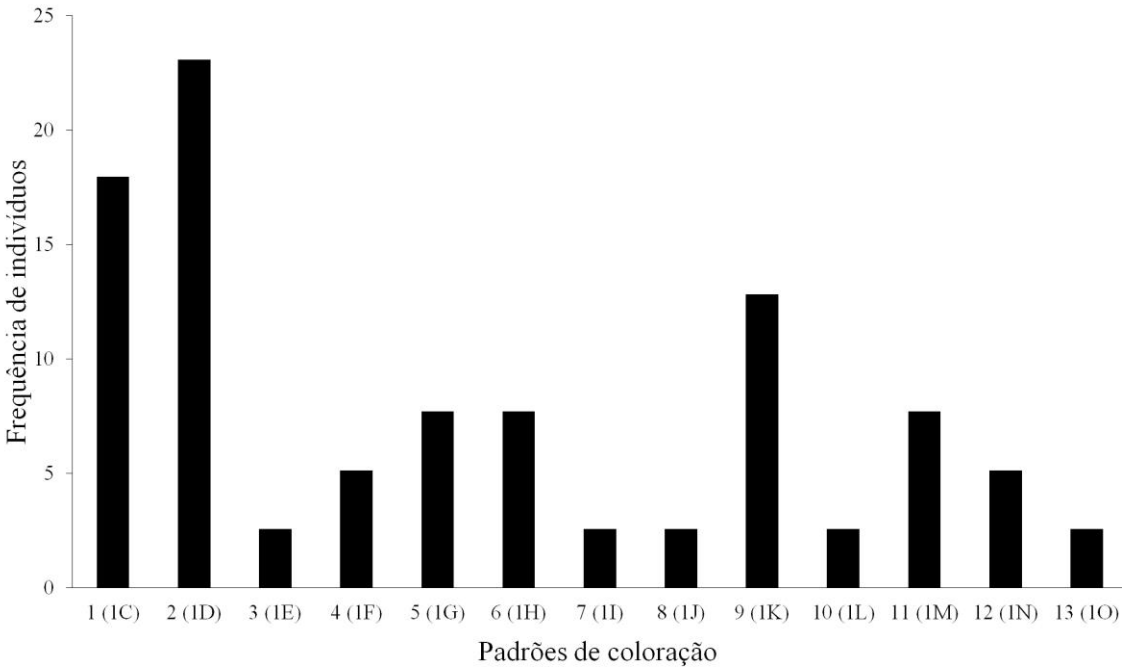

Fig. 2. Frequências de aranhas *Phiale tristis* com diferentes padrões de coloração na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

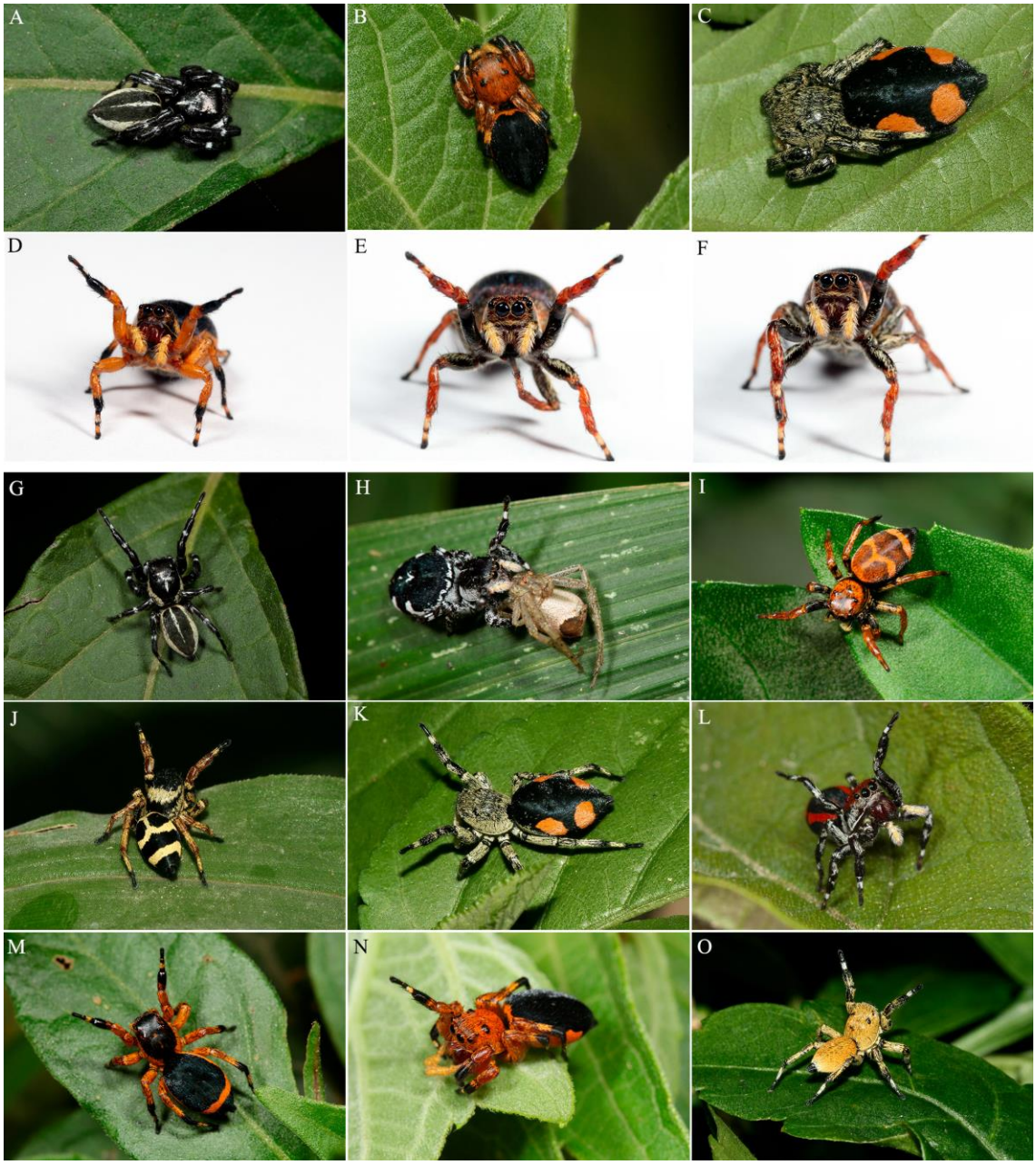

Fig. 3. Comportamentos de defesa apresentados por *Phiale tristis*: (A-C) encolher as pernas junto ao corpo (D-F) levantar as pernas anteriores em laboratório e (G-O) na natureza (Serra do Japi, Jundiaí, SP) exibido por indivíduos com diferentes padrões de coloração.

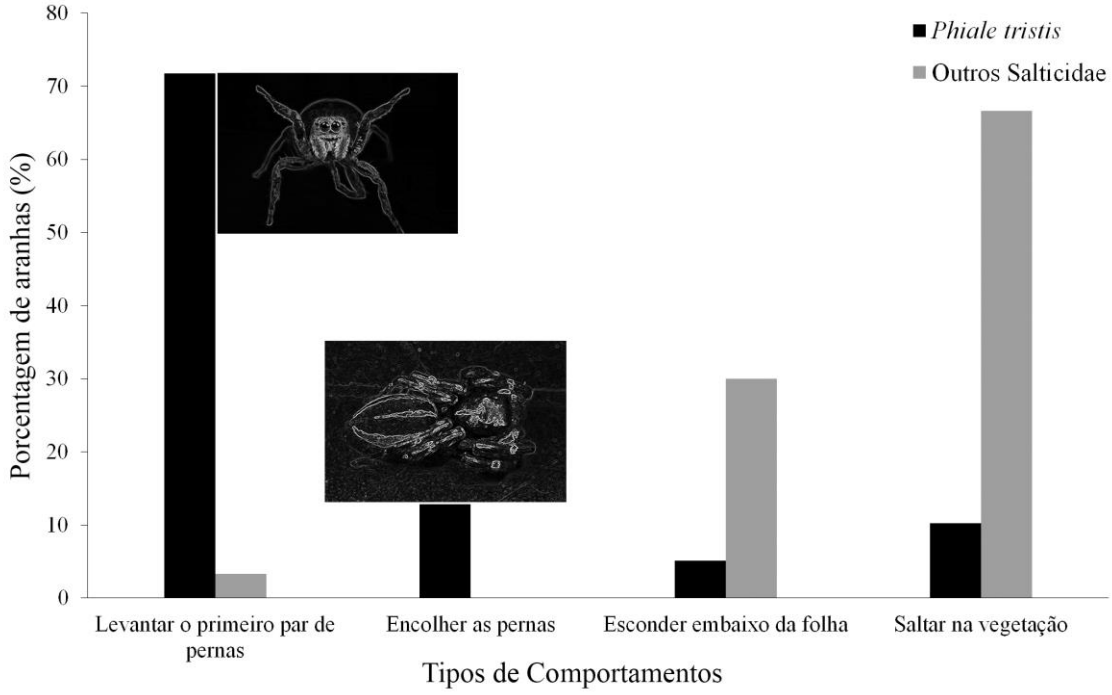

Fig. 4. Frequências dos comportamentos de defesa apresentados por *Phiale tristis* e outros salticídeos simpátricos na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

Fig. 5. Aranhas mímicas de *Phiale tristis* e exemplos de potenciais insetos-modelo. **(A-C) Padrões branco-preto (1, 12 e 13):** (A') *Epicauta* sp. (Meloidae), (A'') Tenebrionidae sp. 1, (A''') Cerambycidae sp. 1., (B') *Epicauta atomaria* e (C') *Enoclerus* sp. 1 (Cleridae). **(D) Padrão amarelo-preto-vermelho:** (D') *Stenygra*

conspícua, (D'') *Enoclerus* sp. 2 e (D''') *Sphenorhina rubra* (Cercopidae). **Padrões amarelo-preto (G, I, J):** (G') *Desmogramma* sp. e (I') *Calligrapha polyspila* (Chrysomelidae), (I'') *Polistes* sp. (Vespidae), (J') *Chauliognathus* sp. (Cantharidae) e (J'') *Agathomerus cellatus* (Chrysomelidae). **Padrão vermelho-preto (H):** (H') *Botanochara* sp. (Chrysomelidae). **Padrões laranja-preto (E, K, L):** (E') *Ellipticus* sp. (Erotylidae), (K') Cercopidae sp. 1, (K'') *Coelomera lanio* (Chrysomelidae), (L') *Pyrogaster aff. telephorinus* (Lampyridae) e (L'') Cerambycidae sp. 2. **Padrão branco-laranja-preto (F):** (F') *Hoplomutilla* sp. (Mutilidae). Fotos: Yuri F. Messas e João Vasconcellos-Neto.

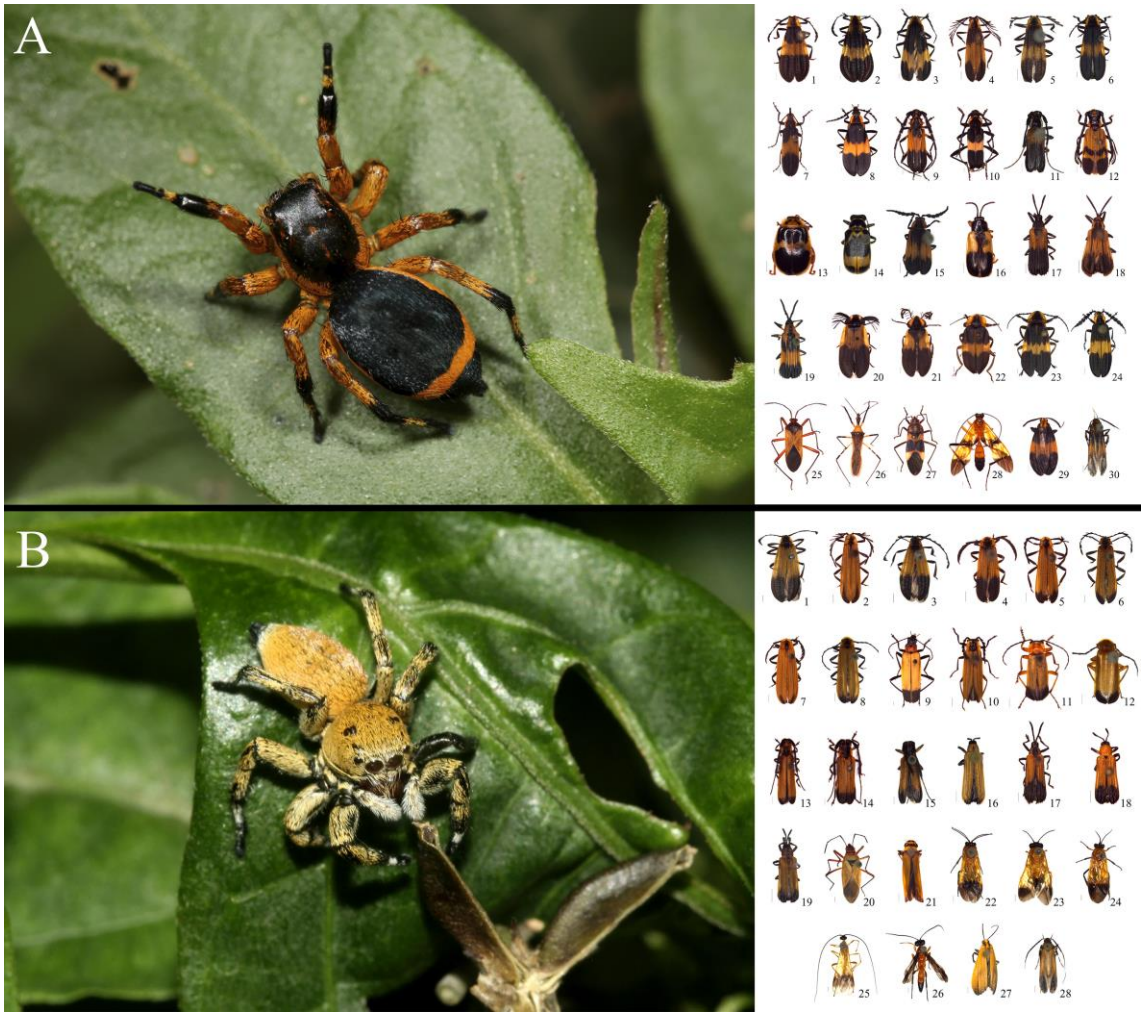

Fig. 6. Fêmeas adultas do salticídeo *Phiale tristis* dos padrões 6 (A) e 4 (B) e seus respectivos anéis miméticos existentes na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo (figuras à direita retiradas de Nascimento & Del-Claro 2012).

CAPÍTULO II. A presença de um predador estacionário no centro da teia aumenta seu sucesso de forrageamento

RESUMO

A atração de presas tem sido investigada em aranhas orbitelas que possuem coloração conspícua. Fêmeas de *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae) apresentam polimorfismo cromático, variando em tons brancos, vermelhos, amarelos e pretos. Neste trabalho, testamos a hipótese de que a presença de *G. cancriformis* no centro da teia está relacionada à atração de presas. Em campo, investigamos as frequências dos padrões de coloração das aranhas e conduzimos um experimento que consistiu de dois tratamentos: teias contendo aranhas do padrão mais frequente e teias cujas aranhas foram removidas. Observamos simultaneamente o número de presas interceptadas cada tratamento e registramos a direção, dorsal ou ventral em relação à aranha, em que as presas foram interceptadas. Em laboratório, mensuramos a reflectância das aranhas para verificar como os indivíduos são percebidos pela visão cromática e acromática de algumas de suas presas (dípteros e himenópteros). Além disto, iluminamos as aranhas com luz UV em uma câmara escura para verificar se emitem fluorescência. Teias com presença de aranhas atraíram mais presas do que teias sem aranhas. Houve diferença entre as direções das presas (dorsal > ventral) em teias com aranhas, enquanto que em teias sem aranhas as direções não diferiram. Verificamos que apenas a região dorsal do opistossoma de *G. cancriformis* emite fluorescência. Este estudo suporta a hipótese de que a presença de *G. cancriformis* no centro da teia possui importante papel para o sucesso de forrageamento da espécie. Entretanto, as funções individuais da reflexão de UV e da fluorescência na atração de presas ainda precisam ser investigadas.

INTRODUÇÃO

A coloração animal possui importante papel na comunicação intra e interespecífica (Kelber 1999, Arnold et al. 2002, Caro & Allen 2017). Cores conspícuas, por exemplo, são frequentemente úteis na reprodução (e.g. atração de parceiros sexuais, Ryan 1990), evasão à predação (e.g. aposematismo, Gawryszewski & Motta 2012) e atração de presas (e.g. Hauber 2002). Um dos grandes desafios para a sobrevivência de predadores estacionários é a obtenção de alimento, tendo em vista que estes organismos aguardam estáticos a aproximação de suas presas (Hauber 2002). Desta forma, estes predadores apresentam diversas adaptações morfológicas, fisiológicas e/ou comportamentais para caçarem e garantirem a sobrevivência (Oxford & Gillespie 1998). Espera-se, por exemplo, que predadores senta-e-espera enganem suas presas por meio de coloração críptica ou cores conspícuas mímicas de estruturas ou organismos atrativos às presas (White et al. 2017).

As aranhas são consideradas um dos principais predadores invertebrados em ambientes terrestres e apresentam diversas estratégias de forrageamento (Wise 1993). Enquanto algumas aranhas (e.g. Ctenidae, Salticidae e Zoridae) caçam ativamente na vegetação, outras (e.g. aranhas orbitelas, Thomisidae) adotam o comportamento senta-e-espera (Riechert & Luczak 1982, Foelix 2011, Viera & Gonzaga 2017). Desta forma, aranhas senta-e-espera devem apresentar estratégias para evitar o reconhecimento por potenciais presas e maximizar o sucesso de forrageamento (Craig 1986, Smith & Harper 2003). Algumas espécies, por exemplo, mimetizam feromônios de insetos (e.g. *Mastophora cornigera* (Hentz, 1850), Haynes et al. 2002) ou o espectro de reflectância de flores (e.g. *Gasteracantha fornicata* Fabricius, 1775, White et al. 2017), enquanto outras decoram suas teias com detritos (e.g. *Nephila edulis* (Labillardière, 1799),

Bjorkman-Chiswell et al. 2004) ou fios que refletem raios de comprimento de onda ultravioleta (UV) (e.g. *Argiope* spp., Herberstein et al. 2000).

Diversos estudos têm mostrado que padrões de coloração conspícuos também estão relacionados à atração de presas (Vanderhoff et al. 2008, Herberstein et al. 2009). A hipótese de atração de presas tem sido particularmente estudada em aranhas construtoras de teias orbiculares, como os araneídeos *Argiope argentata* Fabricius, 1775 (Craig & Ebert 1994), *Micrathena gracilis* (Walckenaer, 1842) (Vanderhoff et al. 2008), *Nephila maculata* (Fabricius 1793), e *N. pilipes* (Fabricius, 1793) (Tso et al. 2002, 2004) e o tetragnatídeo *Leucauge magnifica* Yaginuma, 1954 (Tso et al. 2006). De acordo com esta hipótese, insetos visualmente orientados são ativamente atraídos pelas aranhas que possuem coloração conspícua e/ou brilhante, as quais aumentam seus encontros e capturas de presas e, consequentemente, seu sucesso de forrageamento (Tso 1996, Hauber 1998, Herberstein et al. 2000). A aranha *N. pilipes*, por exemplo, apresenta dois morfotipos, o mais comum (preto com marcas amarelas que refletem UV) e outro melânico, inteiramente preto e menos conspícuo. Tso et al. (2004) demonstraram que aranhas do padrão comum capturam mais insetos do que aranhas melânicas. Posteriormente, Chiao et al. (2009) discutiram que, além de as marcas amarelas possuírem alto contraste cromático para abelhas, assemelham-se a padrões de flores atrativos a estes insetos.

Gasteracantha cancriformis (Linnaeus, 1758) (Araneidae) é uma aranha orbitela diurna que ocorre apenas no continente americano (Gawryszewski 2007, World Spider Catalog 2018). As teias são construídas em locais abertos e facilmente identificáveis pela presença de tufos em seus fios de sustentação (Fig. 1). As fêmeas da espécie são caracterizadas pela presença de opistossoma rígido contendo seis projeções em forma de espinhos (Gawryszewski 2007). Além disso, fêmeas apresentam polimorfismo

cromático, com a região dorsal do opistossoma variando em coloração entre tons brancos, pretos, amarelos e vermelhos, enquanto a região ventral possui cor preta. A frequência dos padrões de coloração pode variar de acordo com o ambiente em que as aranhas vivem. Aranhas de fenótipo amarelo, por exemplo, são mais frequentes do que os fenótipos branco/preto e vermelho no Cerrado brasileiro (Gawryszewski 2007, Gawryszewski & Motta 2008, 2012). Edmunds & Edmunds (1983), em contrapartida, encontraram alta frequência do fenótipo branco e preto da aranha congenérica *Gasteracantha curvispina* (Guérin, 1837) em áreas sombreadas. Segundo Gonçalves et al. (2017), o padrão branco e preto de *G. cancriformis* provavelmente quebra o contorno das aranhas, e este morfo pode alcançar a camuflagem por meio de coloração disruptiva.

Gawryszewski & Motta (2008, 2012) testaram a hipótese de atração de presas em *G. cancriformis* ao manipular a cor das aranhas e dos tufos de seda das teias das aranhas. Ao contrário dos estudos supracitados, os autores não encontraram relação entre coloração e reflexão de UV com o sucesso de forrageamento e sugeriram que as cores de *G. cancriformis* são aposemáticas. Posteriormente, Gonçalves (2017) suportou a hipótese de que a coloração nesta espécie atua na evasão à predação e não possui relação com a atração de presas. Entretanto, a autora discutiu que múltiplos fatores podem atuar na evolução de padrões de coloração em *G. cancriformis*, e que estudos futuros devem levar em consideração a coloração de cada morfotipo desta espécie sob a perspectiva de múltiplos predadores e presas, bem como o tipo de ambiente em que as aranhas vivem. Em contrapartida, estudos conduzidos na Austrália demonstraram que a aranha congenérica *G. fornicata*, que também refletem UV, sustenta a hipótese de que a coloração neste gênero está relacionada com a atração de presas (Hauber 2002, White et al. 2017). Segundo White et al. (2017), *G. fornicata* engana suas presas, como as abelhas, ao se assemelharem ao ao espectro de cor de flores simpátricas (mimetismo

floral). De fato, até o momento não existe um consenso sobre o significado evolutivo da coloração conspícua em aranhas e estudos que investiguem este fenômeno são altamente desejáveis (Vanderhoff et al. 2008, Gonçalves 2017).

Considerando este contexto, nosso objetivo foi testar a hipótese de atração de presas em *G. cancriformis* na Mata Atlântica. Inicialmente, testamos a hipótese de que a simples presença da aranha no centro da teia está relacionada à atração de presas. Desta forma, esperamos que teias contendo aranhas capturem mais presas do que teias sem aranhas. Em adição, investigamos se as superfícies das faces dorsal e ventral do fenótipo mais frequente possuem propriedades espectrais (e.g. reflexão de UV e fluorescência) atrativas às suas presas. Esperamos que a superfície dorsal (colorida) das aranhas seja mais conspícua e atraia maior número de presas em relação à face ventral (preta).

MATERIAL E MÉTODOS

Área e espécie de estudo

Realizamos o estudo na Serra do Japi (23°11′ S, 46°52′ W), localizada no município de Jundiaí, São Paulo (Brasil). O clima é sazonal, com variação na temperatura média mensal de 13.5°C em julho a 20.3ºC em janeiro. O período mais seco ocorre de junho a setembro, enquanto que os maiores índices de precipitação ocorrem de dezembro a fevereiro (Pinto 1992). Esta área apresenta gradiente altitudinal que varia de 700 a 1300 m de altitude e contém diferentes fitofisionomias, dentre as quais se destaca a floresta estacional montana semidecídua (Leitão-Filho 1992). A Serra do Japi é uma das maioresflorestas contínuas do estado de São Paulo e constitui um dos poucos remanescentes de Mata Atlântica brasileira, sendo assim uma área prioritária

para conservação. Realizamos a coleta de dados em campo em regiões com baixas altitudes (~750 m). Escolhemos a área por esta apresentar alta densidade de indivíduos de *G. cancriformis* (YFM, pers. obs.) durante o período de estudo. Realizamos as observações ao longo da estrada que corta a mata, onde as aranhas comumente estabelecem suas teias.

As frequências relativas dos diferentes fenótipos de *G. cancriformis* não são homogêneas na Serra do Japi. Para acessar tal informação, realizamos em 2016 busca visual por fêmeas adultas de *G. cancriformis* nos dois lados da borda da mata ao longo de um transecto de 2400 m, durante o período de maior abundância de aranhas adultas (fevereiro a maio). As aranhas foram observadas da borda até uma distancia de 5 m em direção ao interior da mata. Fotografamos cada aranha encontrada e posteriormente analisamos as imagens para obter as frequências de cada padrão de coloração de acordo com classificação de Gawryszewski (2007). Utilizamos o teste G (Sokal & Rohlf 1994, Zar 1998) para comparar as frequências dos diferentes padrões de colorações encontradas neste estudo com as frequências dos mesmos padrões encontradas por Gawryszewski (2007) no Cerrado brasileiro.

Encontramos um total de 98 indivíduos de *G. cancriformis* e os dividimos em seis fenótipos de acordo com a classificação de Gawryszewski (2007), que leva em conta a coloração dos espinhos e da superfície dorsal do opistossoma (Tab. 1). O padrão mais frequente foi o branco/preto com espinhos pretos (50.96%), seguido pelo branco com espinhos avermelhados e amarelo com espinhos pretos (12.74% cada), branco com espinhos pretos (8.82%), vermelho com espinhos pretos (6.86%) e branco com espinhos pretos (3.92%). Dos fenótipos descritos para o Cerrado, não encontramos o amarelo com espinhos avermelhados e laranja com espinhos avermelhados. A região ventral das aranhas não apresenta variação entre os fenótipos, possuindo coloração escura com

pequenas listras ou pontos. Houve diferença entre as frequências da região dorsal dos fenótipos encontrados no presente estudo e as frequências encontradas no Cerrado em 2005 (G=58.726, g.l.=7, p<0.001) e em 2006 (G=123.035, g.l.=7, p<0.001), i.e., diferentemente do Cerrado brasileiro, onde fenótipos amarelos são mais comuns (Gawryszewski 2007), na Serra do Japi há predominância de aranhas brancas com espinhos pretos.

Atração de presas

Escolhemos aranhas do fenótipo mais frequente, branco e preto com espinhos pretos, como alvo nesta etapa do trabalho. Para testar a hipótese de que a presença da aranha na teia está relacionada com a atração de presas, conduzimos um estudo em campo que consistiu de dois tratamentos: teias contendo aranhas do padrão de coloração mais frequente (C) e teias cujas aranhas foram cuidadosamente removidas com o auxílio de uma pinça (R), sem danificar a estrutura das teias. As teias de cada par distavam no máximo 3 m uma da outra, apresentavam a mesma distância em relação à borda da mata e a mesma altura em relação ao solo em cada ponto de observação. Também padronizamos a direção relativa da aranha em relação à mata/estrada, i.e., teias do tratamento C continham aranhas com a região dorsal voltada para a estrada e ventral voltada para a mata. Observamos simultaneamente (um observador para cada tratamento) o número de presas interceptadas em cada par de C (N=21) e R (N=21) durante 1h no período diurno, das 8h às 16 h, e registramos em qual direção, dorsal (D) ou ventral (V) em relação à aranha as presas voavam no momento em que eram interceptadas. Além de possibilitar a aquisição real apenas das presas efetivamente predadas pelas aranhas, White & Kemp (2016) ressaltaram que a pronta inspeção é importante na identificação das presas, pois as aranhas as envolvem completamente com

seda em poucos minutos, ou as consomem rapidamente quando a presa é muito pequena. Identificamos os insetos retidos nas teias até o nível de ordem para verificar se existe seletividade por determinado grupo de presas (e.g. polinizadores). Se a presença da aranha no centro da teia está relacionada à apreação de presas, espera-se que teias com aranhas capturem maior número de insetos em comparação com as teias sem aranhas. Em adição, esperamos maior frequência de insetos voando em direção à dorsal (branca) das aranhas em relação à região ventral (preta) no tratamento contendo aranhas, e que não exista diferença entre as direções com que as presas chegam à teia no tratamento sem aranhas.

Para analisar a relação entre o número e a direção das presas (variável resposta) em teias com e sem aranhas, utilizamos um modelo linear generalizado (GLM). Os níveis dos tratamentos (presença ou ausência da aranha) e a direção com que as presas atingiam a teia (dorsal ou ventral à aranha) representam as variáveis preditoras, enquanto o número de presas interceptadas pelas teias representam a variável resposta. . Usamos o Critério Bayesiano de Schwarz (BIC) (Schwarz 1978) para selecionar o melhor modelo que descreve a relação entre as variáveis envolvidas. Realizamos o teste *post-hoc* de Tukey para verificar se existe diferença no número de presas entre os níveis de tratamentos. Realizamos os testes no software R (R Core Team 2018) com nível de significância estabelecido em 0.05 (Sokal & Rohlf 1994, Zar 1998). Para realizar o teste de Tukey utilizamos o pacote multicomp (Hothorn et al. 2008).

Coleta e análise de dados espectrais

Coletamos indivíduos vivos dos morfotipos mais comuns (branco/preto com espinhos pretos, vermelho com espinhos pretos e amarelo com espinhos pretos; N=6 de cada morfotipo), os quais foram acondicionados em potes plásticos e levados para o

laboratório. Para verificar se estes padrões de *G. cancriformis* apresentam fluorescência, colocamos os indivíduos de cada um dos três padrões dentro de uma câmara escura e os iluminamos com luz UV. Fotografamos as aranhas utilizando uma câmera *digital single lens reflex* (DSLR) acoplada a uma objetiva para macrofotografia com distância focal de 100 mm.

Para estimar a percepção do padrão branco e preto com espinhos pretos de *G. cancriformis* por suas presas, mensuramos a reflectância das regiões dorsais e ventrais de seis indivíduos deste padrão. Para isto, calculamos as refletâncias espectrais das aranhas sobre um fundo preto, utilizando-se o espectrofotômetro USB4000 (OceanOptics, Inc., Dunedin, FL, USA) acoplado à uma fonte de luz de deutério-halogênio (DH-2000; OceanOptics, Inc., Ostfildern, Germany). Realizamos todas as medições de refletância a um ângulo de 45º e na mesma direção relativa ao abdome da aranha. Utilizamos sulfato de bário como padrão branco e uma câmara escura como padrão preto (Lunau et al. 2011). Estudos prévios mostraram que dípteros e himenópteros polinizadores são os principais itens alimentares de aranhas orbitelas (Hauber 2002, White & Kemp 2016) e são alvos frequentes de espécies de aranhas que enganam suas presas (Heiling & Herberstein 2004, Herberstein et al. 2009, Blamires 2014). Neste estudo, selecionamos dados de reflectância com variação de 300 a 600 nanômetros, referentes ao alcance espectral de visão tricromática de himenópteros (abelhas, Chittka 1992) e pentacromática de dípteros (Muscidae, Hardie 1986), principais presas de *G. cancriformis*. Com estes dados, utilizamos o modelo de visão em cores para abelhas de acordo com Chittka (1992) e Diptera de acordo com Troje (1993). Para estes modelos, utilizamos quatro parâmetros: (1) a irradiação do ambiente que chega ao objeto observado (D65), (2) as curvas de excitação dos organismos observadores, sendo *Bombus terrestris* Linnaeus, 1758 como modelo para abelhas,

Skorupski et al. (2007) e *Musca domestica* Linnaeus, 1758 para moscas, Hardie (1986), (3) a reflectância do substrato (padrão de folhas verdes AV400) e (4) a curva de reflectância do objeto observado.

A partir dos modelos, realizamos análises de coloração de contrastes cromáticos das aranhas (superfícies dorsal e ventral) em relação ao substrato sob o ponto de vista destes animais. Para abelhas, também calculamos o contraste acromático. Os contrastes cromáticos e acromáticos são utilizados para a detecção de objetos em diferentes distâncias. Himenópteros, por exemplo, utilizam o contraste cromático e acromático para detectar objetos mais próximos e mais distantes do emissor, respectivamente (Spaethe et al. 2001). Para os cálculos, utilizamos o pacote *pavo* (Maia et al. 2013) do software R (R Development Core Team, 2018). Comparamos o contraste cromático do dorso e do ventre a partir de teste t, realizando testes separados para contraste calculado a partir da visão de abelhas e da visão de moscas. O mesmo procedimento foi feito para o contraste acromático na visão de abelhas.

RESULTADOS

Atração de presas

Realizamos ao todo 21 blocos pareados contendo teias com presença (P) e ausência (A) de aranhas. Houve diferença significativa na quantidade de presas registradas em P (N=56) e em A (N=18) ($Z=2.86$, $p<0.05$), indicando que a presença da aranha no centro da teia está relacionada à atração de presas. Em adição, teias contendo aranhas interceptaram mais presas que voaram em direção à face dorsal da aranha (N=45) do que em direção à face ventral (N=11). Em teias sem aranhas, não houve diferença entre a direção em que os insetos atingiram as teias (N=8 dorsal, N=10 ventral). Em contrapartida, a frequência de interceptação de insetos voando em direção

à face ventral da aranha não diferiu das frequências observadas nas teias sem aranha (Fig. 2). Durante a tomada de dados, observamos galhos e folhas que caíram e causaram danos (N=6) nas teias.

Os mesmos grupos de insetos (Hymenoptera, Diptera e Lepidoptera) foram os mais comuns em ambos os tratamentos, diferindo apenas em suas frequências. Teias com aranhas capturaram Hymenoptera (21.4%), Diptera (51.8%) e Lepidoptera (1.8%), enquanto que nas teias sem aranhas, as frequências foram de 52.9% para Hymenoptera, 41.2% Diptera e 5.9% Lepidoptera. Lepidópteros grandes (>3 cm, N=16) e vespas da família Vespidae (N=12) voaram constantemente ao redor das teias e/ou desviavam destas, claramente percebendo a presença das teias.

Dados espectrais

Todas as aranhas submetidas à câmara escura e iluminadas com luz UV emitiram fluorescência em suas regiões dorsais, na faixa do azul. Em contrapartida, as regiões ventrais não emitiram fluorescência. Dentre os três padrões analisados, o branco e preto com espinhos pretos apresentou fluorescência com maior intensidade, seguido pelo padrão vermelho, enquanto o padrão amarelo fluoresce com menor intensidade (Fig. 3).

Tanto a superfície dorsal quanto a ventral refletem comprimentos de onda UV (300-400 *nm*; Fig. 4). Para o sistema visual de abelhas e de dípteros, o contraste cromático entre o ventre e o substrato (Hymenoptera: 0.27, Diptera: 0.25) é maior do que o contraste entre o dorso e o substrato (Hymenoptera: 0.12, Diptera: 0.14; himenópteros: t = -3.221, g.l. = 7.8089, p = 0.013; dípteros: t = -3.04, g.l. = 7.7959, p = 0.017 Fig. 5). Entretanto, a região dorsal apresentou maior contraste acromático do que

a região ventral considerando-se o sistema visual de himenópteros (ventre: 0.40, dorso: 0.50; t = 3.469, g.l. = 9.5195, p = 0.006).

DISCUSSÃO

Nosso estudo mostrou que o fenótipo branco e preto de *G. cancriformis* é mais frequente do que fenótipos amarelos e vermelhos na Mata Atlântica. Além disto, os resultados encontrados corroboram a hipótese de que a presença de aranhas deste fenótipo no centro da teia está relacionada à atração de presas. Conforme esperado, também encontramos maior frequência de interceptação de insetos que voam em direção à superfície colorida (dorsal) das aranhas. Entretanto, considerando apenas o espectro de reflectância de *G. cancriformis*, ambas as superfícies (dorsal e ventral) encontram-se relativamente camufladas para dípteros e himenópteros. Este resultado sugere que outros fatores visuais podem atuar na atração de presas e devem ser investigados em estudos futuros.

A frequência dos morfotipos de *G. cancriformis* na área de estudo difere de estudos prévios realizados no Cerrado brasileiro, onde o padrão amarelo é o mais abundante (Gawryszewski 2007, Gawryszewski & Motta 2008, 2012, Gonçalves 2017). Nestes ambientes, as teias são construídas principalmente em áreas abertas contendo, como pano de fundo, espécies vegetais arbóreas de pequeno porte e vegetação herbácea rasteira (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Grande parcela desta vegetação apresenta folhas secas e/ou de coloração amarela, que se aproximam visualmente ao padrão de coloração mais frequente das aranhas. Em nosso sistema de estudo, é alta a frequência de aranhas do fenótipo branco e preto em áreas sombreadas, sob copas de espécies vegetais arbóreas de grande porte e vegetação arbustiva e herbácea predominantemente de coloração verde. Aranhas de fenótipo branco da aranha congenérica *G. curvispina*

também ocorrem em alta frequência em áreas sombreadas (Edmunds & Edmunds 1983). De acordo com Gonçalves et al. (2017), este fenótipo provavelmente quebra o contorno das aranhas e as tornam camufladas.

A pronta inspeção das teias se mostrou uma metologia eficiente para a quantificação e identificação das presas de *G. cancriformis*. White & Kemp (2016) já haviam ressaltado a importância da pronta inspeção na identificação das presas efetivas de aranhas orbitelas, pois estes predadores envolvem suas presas completamente com seda em poucos minutos, ou as consomem rapidamente quando a presa é muito pequena. Além disto, registramos durante nossas observações galhos e folhas caindo e causando danos nas teias, bem como insetos que eram interceptados pela teia e ignorados ou descartados pelas aranhas. Estudos prévios utilizaram como medida indireta das presas capturadas o número de áreas danificadas nas teias (Craig 1989, Hauber 1998, 2002, Gawryszewski & Motta 2008, 2012). Estas medidas podem ser relativamente efetivas em áreas abertas com áreas de pequeno porte (e.g. Cerrado). Entretanto, acreditamos que em florestas contendo árvores de grande porte, onde as aranhas constroem as teias em áreas sombreadas, a inspeção contínua provê maior confiabilidade dos resultados.

O maior número de insetos interceptados por teias contendo aranhas suporta a hipótese da atração de presas e está de acordo com o encontrado em outras aranhas orbitelas, como *G. fornicata* (Hauber 2002) e *Leucauge magnifica* Yaginuma, 1954 (Tso et al. 2006). Dentro do nosso conhecimento, esse é o primeiro estudo que, ao testar a hipótese da atração de presas em aranhas orbitelas, levou em consideração ambas as faces, dorsal e ventral, das aranhas. Acreditamos que esta abordagem é essencial para verificar se a atração ocorre pela simples presença da aranha no centro da teia ou se a atração é exercida pela coloração existente na região dorsal das aranhas. Estudos

prévios, além de desconsiderarem as diferenças entre as faces da aranha, estabeleceram tratamentos com aranhas pintadas (Hauber 2002, Tso et al. 2006, Gawryszewski 2007, Gawryszewski & Motta 2008). A camada de tinta sobre o abdome das aranhas elimina a reflexão de UV e, no caso de *G. cancriformis*, também a fluorescência, tornando difícil isolar qual propriedade é responsável pela atração das presas (coloração *per se*, reflexão de UV ou fluorescência), bem como se existe interações entre estas propriedades. Neste sentido, estudos futuros que avaliem o papel individual de cada um destes fatores ainda são necessários.

A superfície ventral das aranhas apresenta maior reflexão do UV do que a dorsal e, sob o ponto de vista de himenópteros e dípteros, é mais contrastante em relação ao substrato a curtas distâncias (contraste cromático). Já a região dorsal é mais detectável do que a ventral por himenópteros a longas distâncias (contraste acromático). Entretanto, ambos os valores de contraste cromáticos (dorsal e ventral) foram baixos, ou seja, a curtas distâncias ambas as superfícies são pouco discriminadas de seus substratos pelas suas presas. Estes resultados sugerem que, considerando-se apenas o espectro de reflectância das aranhas, o fenótipo branco e preto de *G. cancriformis* encontra-se camuflado para suas presas. Desta forma, outros fatores visuais (e.g. fluorescência, sistemas de visão específicos das presas, formato do corpo da aranha, mimetismo floral ou posição onde a aranha repousa) ou relativos a outras características sensoriais (e.g. químicos) podem atuar na atração de insetos. Estudos recentes demonstraram que a quantidade de potenciais presas (e.g. pequenos himenópteros e dípteros) de aranhas orbitelas, tanto em ambientes de borda quanto no interior da mata na Serra do Japi, é alta durante o ano todo (Souza 2013, Messas 2014, Messas et al. 2017). Isso pode ajudar a explicar o grande número de presas interceptados pelas teias durante nossas

observações, bem como o sucesso de forrageamento de *G. cancriformis* ao encontrar-se camuflada em seu ambiente.

Dentro do nosso conhecimento, este é o primeiro estudo a mostrar a fluorescência em *G. cancriformis.* Os significados adaptativos da fluorescência na natureza ainda representam um campo de estudo pouco conhecido (Marshall & Johnsen 2017). Durante nossas observações, lepidópteros e vespas da família Vespidae evitaram as teias. Sabe-se, por exemplo, que algumas espécies de borboletas emitem e possuem sistemas visuais sensíveis à fluorescência (Vukusic & Hooper 2005). Diversas espécies de aranhas apresentam fluorescência e estudos prévios sugeriram que a fluorescência nestes organismos evoluiu sobre a pressão seletiva de aves e insetos predadores (Marshall & Johnsen 2017). Apesar disto, até o momento apenas Lim et al. (2007) demonstraram o significado da fluorescência na sobrevivência de aranhas. Os autores apresentaram evidências de que o dimorfismo sexual na fluorescência da aranha *Cosmophasis umbratica* Simon, 1903 (Salticidae) é relevante no comportamento reprodutivo desta espécie. Para tanto, utilizaram filtros em arenas para remover a fluorescência contida nos palpos dos machos e verificaram que as respostas de corte reduziram significativamente na ausência de fluorescência. Recentemente, Vieira et al. (2017) mostraram que *Epicadus heterogaster* (Guérin, 1829) (Thomisidae), uma aranha que reflete UV e fluoresce, quando adulta, emite sinais espectrais que atraem ativamente suas presas. Entretanto, o papel individual da fluorescência nesta espécie ainda é desconhecido. O fato de tanto *E. heterogaster* quanto *G. cancriformis* fluorescerem e atraírem suas presas são indícios de que a fluorescência pode possuir algum significado adaptativo nestas aranhas. Além disto, ambas as espécies possuem abdomens com formatos irregulares (projeções em *E. heterogaster* e espinhos em *G. cancriformis*) que as tornam visualmente semelhantes a flores, ao menos sob o ponto de vista humano.

Estudos experimentais que avaliem as semelhanças visuais (fluorescência) e morfológicas (mimetismo floral) nestas espécies testem a hipótese da atração de presas levando em consideração estes atributos são altamente recomendáveis.

Em síntese, nosso estudo provê evidências de que a coloração branca e preta em *G. cancriformis* pode estar relacionada à atração de presas e ao sucesso de forrageamento da espécie em ambiente de Mata Atlântica. O estudo do significado adaptativo da coloração nesta espécie polimórfica é complexo e ainda merece investigações futuras, tendo em vista que as funções da coloração podem ser múltiplas, dependendo do ambiente onde aranhas se encontram, dos tipos específicos de sistemas visuais de suas presas e também de seus predadores. Comunicação intra-específica, fatores genéticos, bem como as propriedades espectrais relacionadas à reflexão de UV e a fluorescência, são campos férteis para futuras investigações envolvendo a coloração nesta espécie e podem auxiliar no entendimento da evolução da cor em aranhas.

Tabela 1. Número de fêmeas adultas de *Gasteracantha cancriformis* com diferentes padrões de coloração na Mata Atlântica da Serra do Japi (SP) em 2016 e no Cerrado da Fazenda Água Limpa (DF) em 2005 e 2006 (dados de acordo com Gawryszewski 2007).

	Serra do Japi		**Cerrado**			
	2016		2005		2006	
Fenótipo	Nº de aranhas	Freq. rel. (%)	Nº de aranhas	Freq. rel. (%)	Nº de aranhas	Freq. rel. (%)
Branco com espinhos pretos	9	8.82	19	28.36	76	24.84
Branco com espinhos avermelhados	4	3.92	5	7.46	12	3.92
Branco/preto com espinhos avermelhados	13	12.74	4	5.97	5	1.63
Branco/preto com espinhos pretos	52	**50.96**	5	7.46	31	10.13
Amarelo com espinhos pretos	13	12.74	29	**43.28**	155	**50.65**
Amarelo com espinhos avermelhados	0	0	0	0	13	4.25
Vermelho com espinhos pretos	7	6.86	3	4.48	14	4.58
Laranja com espinhos avermelhados	0	0	2	2.99	0	0
Total	98	100	67	100	306	100

* Resultados do teste G: Serra do Japi x Cerrado 2005 (G=58.7255, g.l.=7, $p < 0.0001$), Serra do Japi x Cerrado 2006 (G=123.0353, g.l.=7, $p < 0.0001$).

FIGURAS

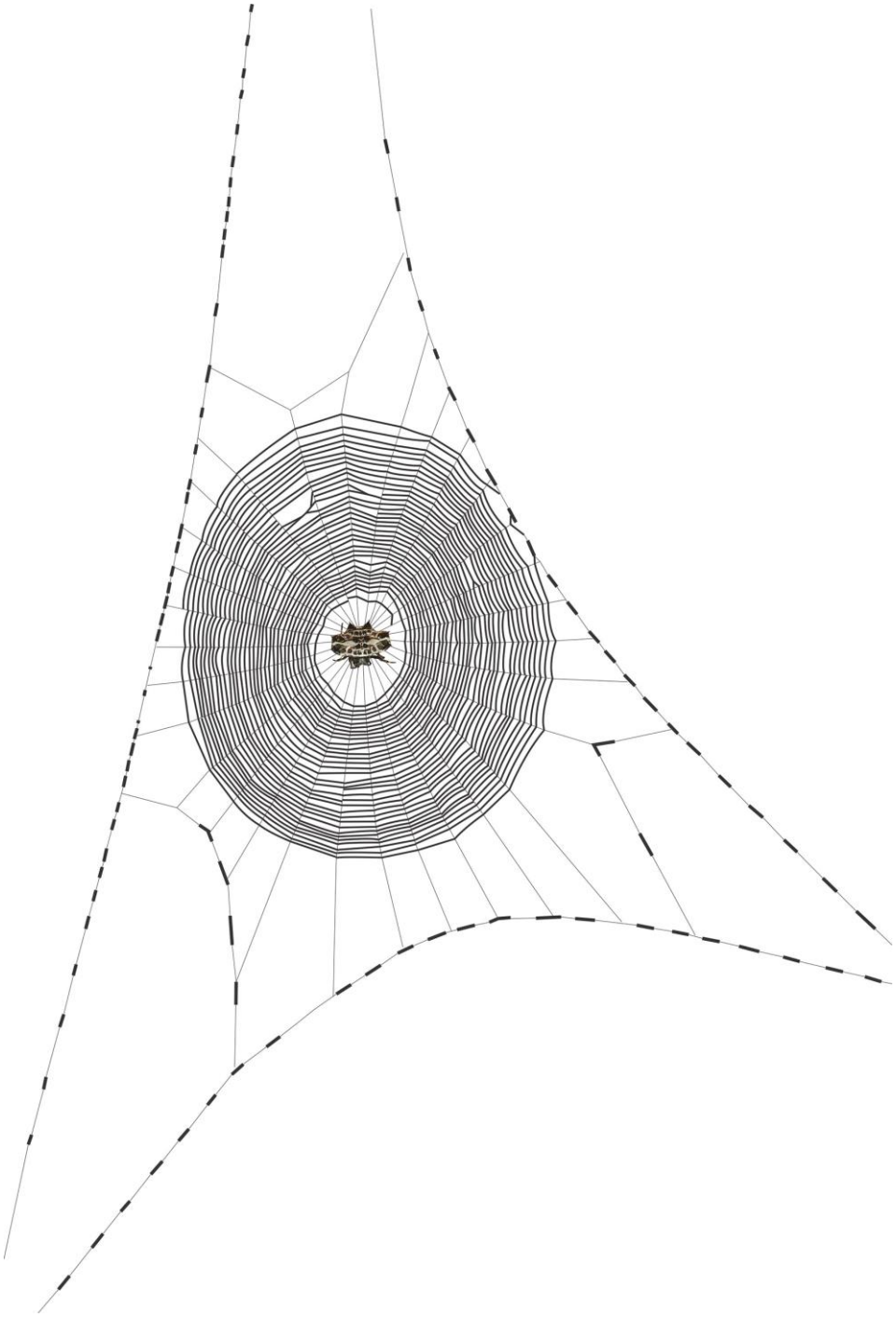

Fig. 1: Teia de *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae), contendo tufos em seus fios de sustentação, e aranha do padrão branco e preto com espinhos pretos em seu centro. Ilustração realizada por Ana Maria Marinello Assis de Oliveira a partir de fotografia.

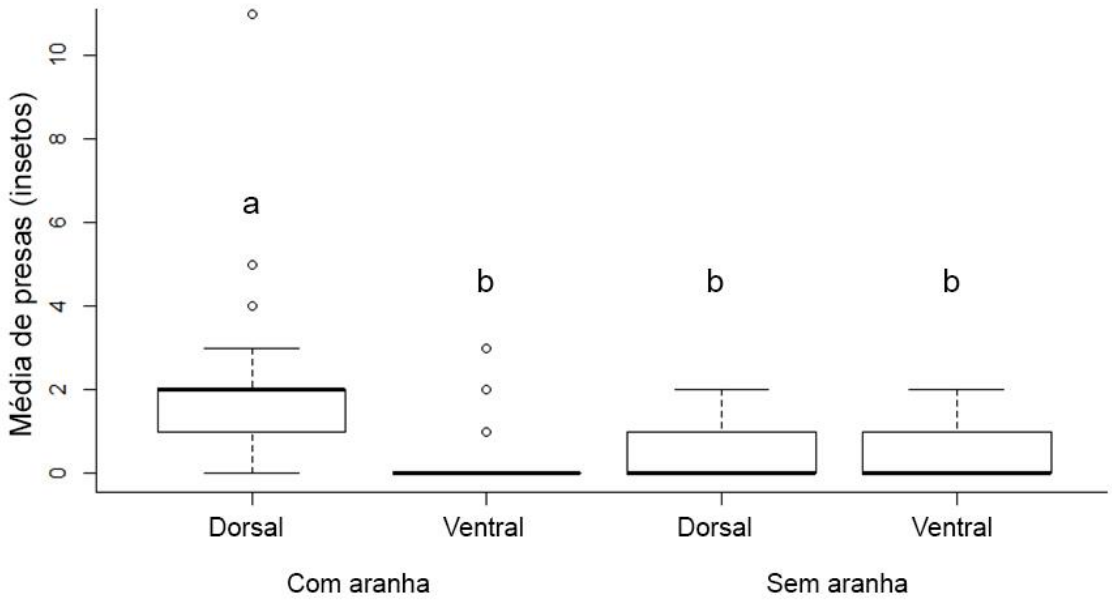

Fig. 2. Comparação do número de presas interceptadas por teias de *Gasteracantha cancriformis* no tratamento contendo aranhas e no tratamento com teias cujas aranhas foram removidas, e das direções em que as presas voavam quando foram interceptadas (dorsal ou ventral) em cada tratamento.

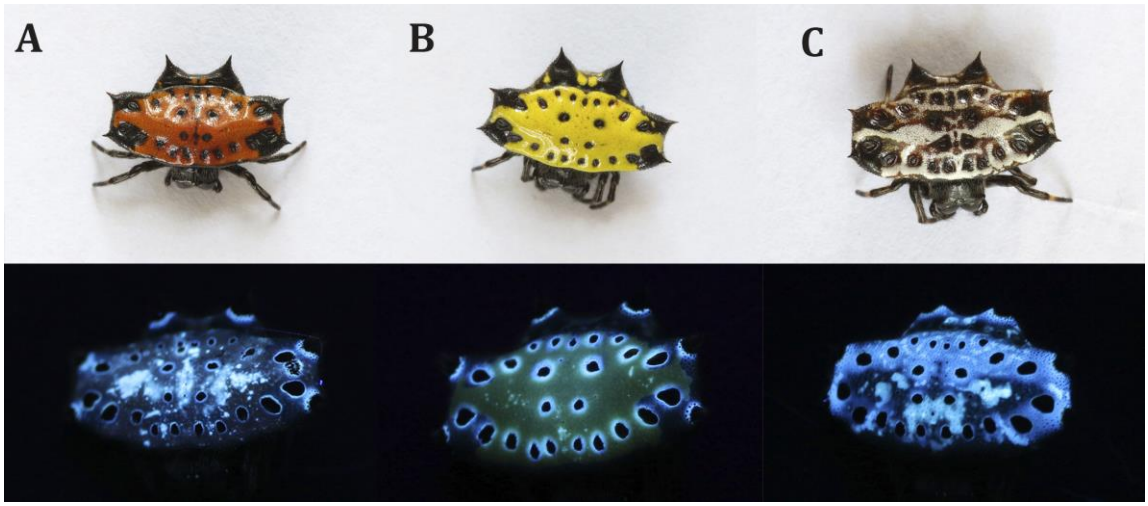

Fig. 3. *Gasteracantha cancriformis*. Fêmeas com padrão de coloração A) vermelho, B) amarelo e C) branco e preto e seus respectivos padrões de fluorescência. Fotos: Hebert da Silva Souza.

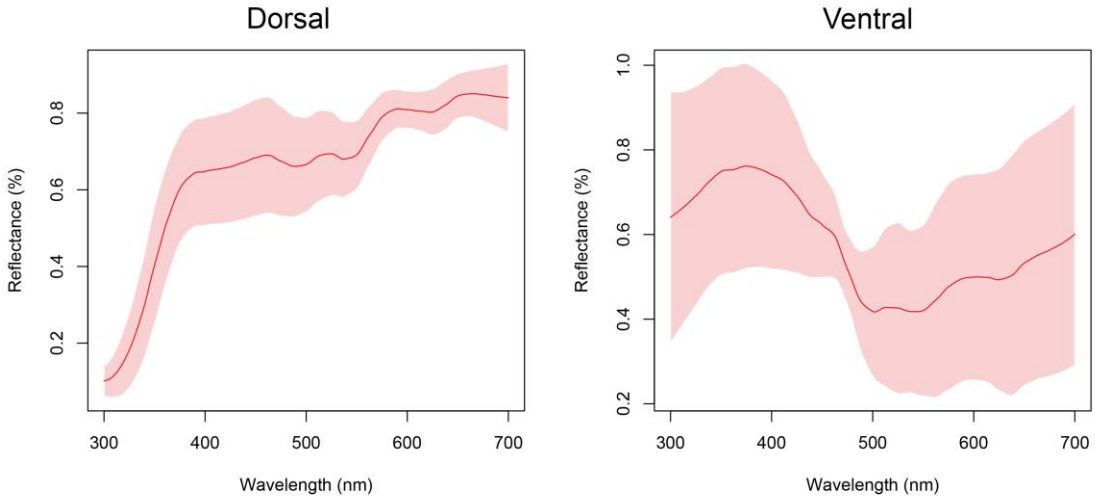

Fig. 4. Espectro médio de reflectância (linhas vermelhas) das superfícies dorsal e ventral do abdome de fêmeas de *Gasteracantha cancriformis.* As regiões coloridas em vermelho representam os desvios padrão. A superfície ventral apresenta maior reflexão de UV do que a dorsal e, sob o ponto de vista de himenópteros e dípteros, é mais contrastante em relação ao substrato a curtas distâncias (contraste cromático). Já a região dorsal é mais detectável do que a ventral por himenópteros a longas distâncias (contraste acromático).

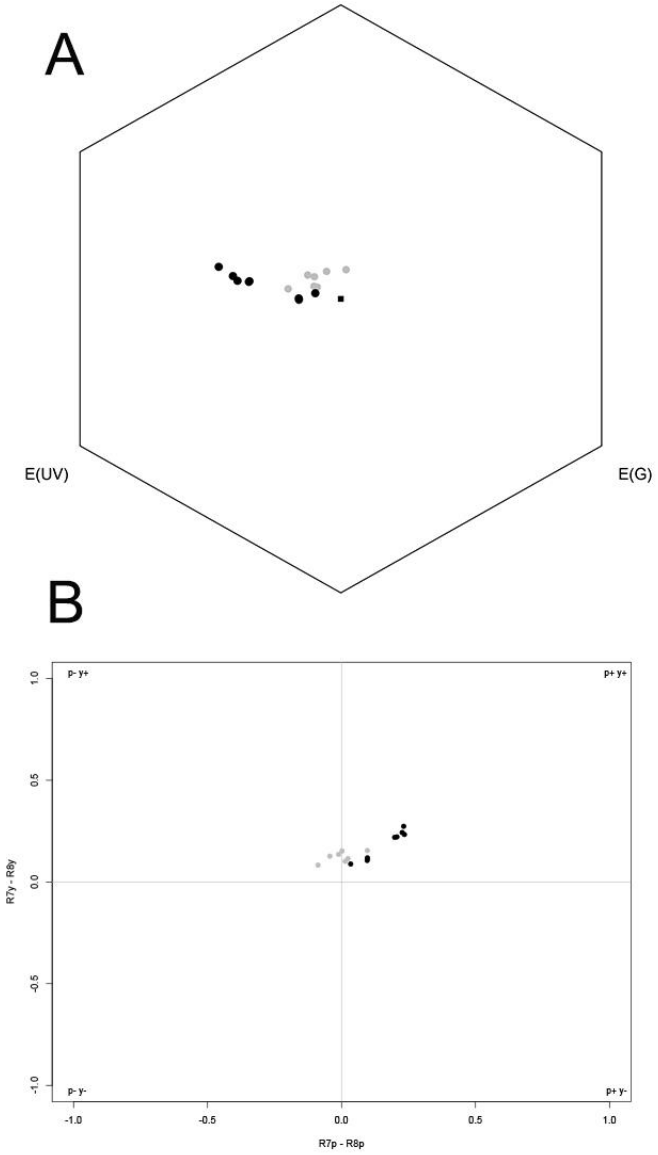

Fig. 5. Cores da região dorsal (pontos cinzas) e ventral (pontos pretos) do abdome de fêmeas de *Gasteracantha cancriformis* (padrão branco e preto com espinhos pretos) considerando (A) o modelo de visão hexagonal de himenópteros, baseado no fenótipo visual de *Bombus terrestris* e (B) de dípteros, baseado no fenótipo visual de *Musca domestica.* O quadrado preto indica o centro do hexágono. A) As siglas E(UV), E(B) e E(G) referem-se aos sinais fisiológicos do receptor para os comprimentos de onda ultravioletas, azuis e verdes, respectivamente. B) As siglas R7y/p e R8y/p referem-se aos sinais fisiológicos dos fotorrepctores de *M. domestica* responsáveis pela visão em cores.

CAPÍTULO III. Estratégias de defesa visuais e comportamentais em aranhas orbitelas em uma floresta tropical

RESUMO

Aranhas orbitelas são predadores estacionários que utilizam teias como armadilhas para capturarem suas presas. Enquanto forrageiam, estes organismos se tornam expostos a predadores e, desta forma, espera-se que apresentem estratégias anti-predatórias para minimizarem o risco de predação. O objetivo deste estudo foi investigar as defesas comportamentais de uma comunidade de aranhas orbitelas neotropicais e testar a hipótese de que seus principais predadores (aves e himenópteros) não conseguem discriminar visualmente as aranhas de seus substratos. Para isto, selecionamos em uma floresta tropical do sudeste brasileiro 13 espécies de aranhas orbitelas com diferentes características morfológicas (presença e ausência de espinhos), padrões de coloração e posições de repouso (centro da teia, refúgios ou expostas na vegetação), simulamos a aproximação de um potencial predador humano e registramos os comportamentos anti-predatórios apresentados pelas aranhas. Em laboratório, utilizamos espectrofotometria para obter dados de reflectância das aranhas e calculamos os contrastes cromáticos entre as aranhas e seus respectivos substratos. Utilizamos os limiares de discriminação de aves e vespas para verificar se estes predadores discriminam as aranhas de seus substratos. Nossos resultados suportam a hipótese de as aranhas orbitelas não são discriminadas de seus substratos pelos himenópteros e rejeita a mesma hipótese para aves. Aranhas com abdome mole, que repousam no centro da teia e/ou possuem colorações conspícuas apresentaram comportamentos mais esquivos em relação às demais espécies. Nosso estudo provê discussões de como características visuais, morfológicas e comportamentais interagem nos comportamentos anti-predatórios de aranhas orbitelas levando em consideração himenópteros predadores e parasitoides.

INTRODUÇÃO

Organismos predadores enfrentam grandes desafios para sobreviverem, visto que, enquanto forrageiam normalmente se tornam mais expostos à predação por espécies de níveis tróficos superiores (Alcock 2001, Davies et al. 2012). As aranhas, por exemplo, são consideradas um dos principais predadores invertebrados (Nyffeler & Birkhofer 2017) e, ao mesmo tempo, desempenham papel importante em comunidades terrestres ao comporem parte da dieta de uma série de outros animais (Wise 1993). Sabe-se que aranhas são predadas por anfíbios, aves, lagartos, mamíferos (Foelix 2011), além de muitos grupos de invertebrados, dentre eles as próprias aranhas, insetos predadores (e.g. Sphecidae, Crabronidae, Reduviidae, Asilidae, Mantispidae, Pseudostigmatidae e Carabeidae), parasitas e parasitoides (e.g. Pimplinae e Acroceridae) (Helsdingen 2011). Desta forma, espera-se que as aranhas apresentem adaptações morfológicas, fisiológicas e/ou estratégias comportamentais que reduzam o risco de predação (Théry & Casas 2002, Gawryszewski 2017).

Animais podem apresentar basicamente dois tipos de defesas anti-predatórias, (1) evitar serem detectados e reconhecidos (e.g. camuflagem e *masquerade*) e (2) utilizar estratégias de defesa (e.g. vôo, autotomia) após o reconhecimento pelo predador (Stevens & Merilaita 2009). Aranhas apresentam defesas relacionadas à coloração (e.g. mimetismo, cripticidade, mudança de coloração, aposematismo, *masquerade* e comportamentos de disfarce utilizando estruturas encontradas no substrato), à morfologia (e.g. abdome rígido com espinhos, cerdas urticantes) e comportamentais (e.g. autotomia e defesa em grupo) (Gawryszewski 2017). Dentro do grupo das aranhas, as construtoras de teias orbiculares (orbitelas) são abundantes na natureza, fáceis de serem criadas em condições controladas de laboratório e, portanto, são consideradas excelentes modelos para investigações ecológicas (Zschokke & Herberstein 2005).

Aranhas orbitelas são alvo de predadores visualmente orientados, notavelmente himenópteros caçadores (Sphecidae e Crabronidae), parasitoides (Pimplinae) e aves (Gonzaga 2007). Estes predadores apresentam distintos sistemas visuais, sendo que vespas possuem visão tricromática, com fotorreceptores sensíveis às regiões UV, azul e verde do espectro de luz (Peitsch et al. 1992), enquanto que a visão de aves é tetracromática, capaz de perceber as faixas UV, azul, verde e vermelha (Hart 2001). Desta forma, aranhas são percebidas de modo diferente pelos seus diferentes grupos de predadores. Sabe-se que as aranhas orbitelas apresentam como estratégia anti-predatória os comportamentos de vibrar a teia, mudar de lado dentro da teia ou pular dela e permanecer estática no solo, ou ainda, correr para a borda da teia ou para a vegetação (Edmunds & Edmunds 1986, Blackledge & Pickett 2000). Espécies pertencentes aos gêneros *Micrathena* Sundevall, 1833 e *Gasteracantha* Sundevall, 1833 apresentam abdome rígido e com espinhos. Além disto, há indícios de que os padrões amarelo e vermelho da aranha polimórfica *Gasteracantha cancriformis* (Linnaeus, 1758) possuem função de advertência contra predadores (Gawryszewski 2007, Gawryszewski & Motta 2012, Gonçalves 2017). Grande parte dos trabalhos sobre defesa em aranhas trataram sobre casos particulares em espécies isoladas (revisão em Théry et al. 2011) e estudos comparando estratégias de defesa visuais e comportamentais envolvendo múltiplas espécies ainda são escassos.

Neste sentido, o objetivo do presente trabalho foi estudar as defesas comportamentais e visuais da comunidade de aranhas orbitelas em uma floresta neotropical. Testamos a hipótese de que, neste ambiente, os principais predadores das aranhas (aves e himenópteros) não conseguem discriminar as aranhas de seus substratos. Se isto for verdade, esperamos que a coloração das aranhas esteja, em média, abaixo do limiar de discriminação de seus predadores. Em adição, exploramos as estratégias de

defesa comportamentais frente à aproximação de potenciais predadores. Esperamos que aranhas que possuem estratégias de defesa específicas (e.g. abdome rígido, coloração críptica, construção de refúgios) apresentem comportamentos menos esquivos (e.g. permanecerem estáticas e menores distâncias de fuga) quando comparadas com aranhas que ficam expostas no centro da teia e possuem abdome mole.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e espécies-alvo

Realizamos o estudo em uma região basal (~750-850 m acima do nível do mar) da Serra do Japi, localizada no município de Jundiaí – São Paulo (Brasil) no período de setembro de 2016 a março de 2017. A área é caracterizada por floresta mesófila semidecidual contendo espécies vegetais arbóreas de grande porte e vegetação arbustiva e herbácea densa (Leitão-Filho 1992). Realizamos procura visual por aranhas orbitelas em regiões de borda da mata e selecionamos as espécies mais abundantes e que apresentavam diferentes comportamentos de repouso durante o dia (e.g. permanecer no centro da teia ou em vegetação próxima à teia, expostas ou em refúgios) e níveis de camuflagem sob o ponto de vista humano.

Selecionamos ao todo 13 espécies-alvo para este estudo: *Argiope argentata* (N=30), *Araneus* sp. 1 (N=7), *Araneus* sp. 2 (N=27), *Araneus bogotensis* (Keyserling, 1864) (N=14), *Araneus omnicolor* (Keyserling, 1893) (N=24), *Eustala sagana* (Keyserling, 1893) (N=27), *Eustala taquara* (Keyserling, 1892) (N=11), *Gasteracantha cancriformis* (N=6), *Mangora strenua* (Keyserling, 1893) (N=10), *Micrathena plana* (Koch, 1836) (N=15), *Micrathena nigrichelis* Strand, 1908 (N=42), *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767) (N=28), todas pertencentes à família Araneidae, e *Leucauge*

roseosignata Mello-Leitão, 1943 (Tetragnathidae, N=15). As aranhas dos gêneros *Argiope*, *Gasteracantha*, *Leucauge*, *Micrathena* e *Nephila* apresentam coloração vistosa, atividade diurna e repousam no centro da teia orbicular durante o dia (Fig. 1A). As demais espécies são encontradas no centro da teia à noite e apresentam diferentes estratégias de repouso durante o dia. As quatro espécies de *Araneus* constroem refúgios com folhas que elas mesmas dobram. As espécies *Araneus* sp. 1 e *Araneus* sp. 2 apresentam cor marrom e/ou preta e refugiam-se em folhas verdes (Fig. 1B), aparentando estarem menos camufladas do que *A. omnicolor* e *A. bogotensis*, que constroem seus refúgios utilizando folhas secas semelhantes ao padrão de coloração de seus abdomens (Fig. 1C). Diferentemente de todas as outras espécies, *E. sagana* e *E. taquara* permanecem expostas na vegetação durante o dia, imóveis e altamente camufladas em estruturas secas da vegetação (Fig. 1D; Souza et al. 2015, Vasconcellos-Neto et al. 2017).

Dentre estas espécies, algumas são conhecidamente alvo de himenópteros ectoparasitoides cenobiontes do clado *Polysphincta* (*sensu* Gauld & Dubois 2006, ou vespas polysphinctine). A aranha *A. argentata*, por exemplo, é utilizada como hospedeira pela vespa *Acrotaphus chedelae* Gauld, 1991 (Gonzaga & Sobczak 2011), enquanto *N. clavipes* (Gonzaga et al. 2010) e *L. roseosignata* (Sobczak et al. 2009, Messas et al. 2017) são alvo de vespas do gênero *Hymenoepimecis* Viereck, 1912. Gonzaga & Sobczak (2007) demonstraram que *Hymenoepimecis japi* Sobczak, Loffredo & Penteado-Dias, 2009 atua na regulação populacional de *A. omnicolor*, parasitando até ~40% da população destas aranhas na Serra do Japi.

Estratégias visuais - dados espectrais

Coletamos entre seis e 42 indivíduos adultos de aranhas de cada espécie-alvo (ver em "área de estudo e espécies-alvo"), bem como elementos do substrato onde cada indivíduo repousava (e.g. folhas, caules e ramos da vegetação). Mantivemos as aranhas vivas em potes plásticos contendo algodão embebido em água. Levamos o material ao laboratório e realizamos a coleta da reflectância da região dorsal das aranhas e de seus substratos sobre um fundo preto. Para tanto, utilizamos o espectrofotômetro USB4000 (OceanOptics, Inc., Dunedin, FL, USA) acoplado à uma fonte de luz de deutério-halogênio (DH-2000; OceanOptics, Inc., Ostfildern, Germany). Realizamos todas as medições de refletância a um ângulo de 45º e na mesma direção relativa à região dorsal do abdome da aranha e do substrato, utilizando sulfato de bário como padrão branco e uma câmara escura como padrão preto (Lunau et al. 2011). Selecionamos dados de refletância de 300 a 700 nanômetros, referentes ao alcance espectral de visão de himenópteros (vespas, Peitsch et al. 1992, Briscoe & Chittka 2001) e aves (Vorobyev et al. 1998).

Com os dados gerados pelo espectrofotômetro, utilizamos o modelo de visão em cores para himenópteros de acordo com Chittka (1992) e aves de acordo com Vorobyev et al. (1998). Para cada modelo, utilizamos quatro parâmetros: (1) a irradiação do ambiente que chega ao objeto observado (D65), (2) as curvas de excitação dos fotorreceptores dos organismos observadores, sendo a vespa predadora *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775) (Crabronidae; Peitsch et al. 1992, Briscoe & Chittka 2001) o modelo para himenópteros e um sistema padrão de aves sensível ao UV (Vorobyev et al. 1998), (3) a reflectância dos substratos (folhas e caules onde as aranhas repousam) e (4) a curva de reflectância do objeto observado. A partir dos modelos, realizamos análises de coloração de contrastes cromáticos e acromáticos das aranhas em relação ao substrato sob o ponto de vista destes predadores. Para os cálculos, utilizamos o pacote

pavo (Maia et al. 2013) do software R (R Development Core Team 2018). Calculamos o contraste cromático das aranhas e de seus substratos seguindo as premissas dos modelos de visão dos predadores (Chittka 1992, Vorobyev et al. 1998). Após a obtenção dos contrastes, subtraímos estes valores dos limiares de discriminação para himenópteros ($\Delta S=0.11$, Dyer & Chittka 2004) e aves ($\Delta S=1.0$, Vorobyev et al. 1998). Com estes valores, realizamos para cada modelo de predador um teste t para uma população, testando a hipótese de que os valores estariam, em média, acima de 0 (indicando que estão acima do limiar de discriminação para estes predadores).

Estratégias comportamentais - comportamentos anti-predatórios

Para o estudo dos comportamentos anti-predatórios das aranhas frente aos seus predadores, simulamos aproximações de um potencial predador (metodologia semelhante à do capítulo 1, Cooper et al. 2008, Blanchette et al. 2017). Realizamos as aproximações sempre em direção à face dorsal de aranhas adultas ($N>10$ para cada espécie) e com velocidade constante (esticando o braço de modo lento – 2 cm/s). Registramos as distâncias de fuga (i.e. distância em que a aranha responde à aproximação) e os comportamentos de defesa exibidos pelos indivíduos de cada espécie-alvo. Encontramos indivíduos de *E. taquara* e *E. sagana* que repousavam em estruturas verdes da vegetação (daqui para frente *E. taquara* verde e *E. sagana* verde), aparentando estarem menos camuflados do que as aranhas sobre estruturas secas (daqui para frente *E. taquara* seco e *E. taquara* verde). Categorizamos os comportamentos em (1) se jogar no solo, (2) se mover até a vegetação, (3) se mover até a borda da teia, (4) se mover do refúgio para o centro da teia, (5) tremer, (6) se mover pouco dentro da teia e (7) não se mover.

Para analisar se existem diferenças entre os comportamentos apresentados pelas espécies registradas, utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) ajustados para um desenho desbalanceado. Posteriormente, comparamos as diferenças de comportamento entre pares de espécies utilizando o teste *post-hoc* de Tukey com correção Bonferroni do valor de alpha (Sokal & Rohlf 1994, Zar 1998). Para verificar se características (1) comportamentais (posição de repouso), (2) morfológicas (presença de espinhos no abdome) e (3) visuais (camuflagem) influenciam nas distâncias de fuga das espécies registradas, utilizamos modelos lineares generalizados (GLM). Utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC) para selecionar o melhor modelo que se ajusta aos dados (Burnham & Anderson 2002). Realizamos todos os testes no software R (R Core Team 2018) com nível de significância estabelecido em 0.05 (Sokal & Rohlf 1994, Zar 1998). Para realizar o teste de Tukey utilizamos o pacote multicomp (Hothorn et al. 2008).

RESULTADOS

Estratégias visuais - dados espectrais

As curvas de reflectância variaram entre as espécies estudadas (Fig. 2). As espécies *N. clavipes*, *E. taquara*, *M. plana*, *G. cancriformis*, *L. roseosignata* e *Araneus* sp. 1 apresentaram altos índices de reflectância na faixa do UV (300-400 nm). Enquanto algumas espécies apresentaram picos de reflectância na faixa espectral referente à cor verde, de 500 a 600 nm (e.g. *A.* sp. 1, *A.* sp. 2, *M. strenua* e *N. clavipes*), outras apresentaram curvas típicas de organismos marrom avermelhados (e.g. *E. taquara*, *E. sagana, A. omnicolor*, *A. bogotensis*) e branco-prateados (e.g. *A. argentata*, *M. plana*, *M. nigrichelis*, *G. cancriformis*, *L. roseosignata*). As verdes e marrons são as que estão

mais camufladas em folhas verdes e secas, enquanto as branco-prateadas são as mais evidentes sob o ponto de vista humano.

Para as aves, as aranhas produziram valores muito variáveis entre as espécies dentro do modelo tetraédrico, em geral com valores altos de contraste (4.1±0.73, Fig. 3A). Em contrapartida, dentro do modelo hexagonal de vespas, as espécies de aranhas apresentaram valores muito similares entre si, em geral com baixos valores de contraste (0.11±0.01, Fig. 3B). Considerando o modelo visual de aves, os limiares apresentaram, em média, valores acima de zero, i.e., acima do limiar teórico de discriminação (contraste cromático médio: 3.10; t=16.461, g.l.=14, p<0.001). Em contrapartida, para vespas os limiares não apresentaram, em média, valores acima de 0 (contraste cromático médio: 0.004; t=1.464, g.l.=14, p=0.083). Estes resultados (Tab. 1) suportam a hipótese de que aves conseguem discriminar as aranhas de seus substratos, porém rejeitam a mesma hipótese para as vespas. Durante o período de estudo encontramos indivíduos de *A. omnicolor* (N=5), *L. roseosignata* (N=3) e *N. clavipes* (N=4) contendo larvas de vespas parasitoides aderidas à região dorsal de seus abdomens.

Estratégias comportamentais - comportamentos anti-predatórios

Os comportamentos mais esquivos apresentados pelas aranhas foram os de (1) se jogar no solo, (2) se mover para a vegetação, (3) para a borda da teia, (4) do refúgio para o centro da teia, e (5) tremer a teia utilizando a força de suas pernas (Tab. 2). A espécie *Araneus* sp. 2 foi a que apresentou maior número de indivíduos que se jogaram da teia, (GLM: z=16.386, g.l.=336, p<0.001), seguida de *A. argentata* (GLM: z=-5.78, g.l.=336, p<0.001). *Micrathena nigrichelis, L. roseosignata* e *M. strenua* se locomoveram com maior frequência para a vegetação (GLM *Micrathena nigrichelis*: z=-4.65, g.l.=336, p<0.001; GLM *Leucauge roseosignata*: z=-3.54, g.l.=336, p<0.001;

GLM *Mangora strenua*: z=-3.4, g.l.=336, p<0.001). *Nephila clavipes* e *M. plana* foram as espécies que mais se moveram em direção à borda da teia (GLM *Nephila* clavipes: z=13.21, g.l.=336, p<0.001; GLM *Micrathena plana*: z=4.31, g.l.=336, p<0.001). As espécies *A. argentata* e *Araneus* sp. 1 apresentaram os comportamentos específicos de "tremer a teia" (GLM: z=11.49, g.l.=336, p<0.001) e se "mover do refúgio para o centro da teia" (GLM: z=18.67, g.l.=336, p<0.001), respectivamente.

Em contrapartida, algumas espécies apresentaram comportamentos menos esquivos, ou se movimentando pouco dentro da área de captura da teia, ou permanecendo imóveis mesmo quando tocadas (distância de fuga = 0). Indivíduos de *A. omnicolor*, *A. bogotensis*, *G. cancriformis*, *M. plana*, *E. sagana* (tanto em substrato verde quanto em seco) e *E. taquara* (substrato seco) apresentaram com maior frequência o comportamento de "mover pouco" quando comparados com aranhas de outras espécies (GLM *Araneus omnicolor*: z=2.052, p=0.040951; GLM *A. bogotensis*: z=3.491, p<0.001; GLM *Gasteracantha cancriformis*: z=1.751, p=0.051; GLM *Micrathena plana*: z=4.266, p<0.001; GLM *Eustala sagana* verde: z=3.447, p<0.001; GLM *E. sagana* seco: z=0.925, p=0.055; e GLM *Eustala taquara* seco: z=4.121, p<0.001). Finalmente, as espécies que mais apresentaram o comportamento anti-predatório de "permanecer imóveis" foram *A. bogotensis*, *A. omnicolor*, *G. cancriformis* e *E. sagana* (em substrato seco) (GLM *Araneus bogotensis*: z=5.898, p<0.001; GLM *A. omnicolor*: z=7.714, p<0.001; GLM *Gasteracantha cancriformis*: z=7.125, p<0.001; e GLM *Eustala sagana* seco: z=9.551, p<0.001).

As médias das distâncias de fuga variaram entre as espécies estudadas. Os indivíduos de *A. bogotensis*, *Araneus* sp. 1, *E. sagana* (seco e verde) permitiram o toque em seus corpos (distância de fuga = 0) antes de exibirem algum comportamento ou mesmo se manterem estáticas. Dentre as demais espécies, *A. omnicolor*, *Araneus* sp. 2,

Argiope argentata, *E. taquara* em substrato seco, *G. cancriformis* e *M. plana* apresentaram valores baixos de distância de fuga, com médias entre 0.14 e 4.33 cm. A distância de fuga do indivíduo de *E. taquara* em substrato verde foi de 9 cm, enquanto *Micrathena nigrichelis*, *L. roseosignata*, *N. clavipes* e *M. strenua* apresentaram valores médios entre 17.08 e 26.56 cm (Tab. 3). O modelo que melhor explicou a diferença nas distâncias de fuga das espécies estudadas contém as três variáveis registradas (posição de repouso, camuflagem e presença de espinhos), e interação entre estas variáveis (Tab. 4). As espécies *N. clavipes*, *M. strenua, L. roseosignata* e *M. nigrichelis* apresentaram as maiores distâncias de fuga quando comparadas com as demais (GLM *Mangora strenua*: $z=6.378$, $p<0.001$; GLM *Nephila clavipes*: $z=-7.492$, $p<0.001$; GLM *Micrathena nigrichelis*: $z=5.761$, $p<0.001$; GLM *Leucauge roseosignata* $z=-2.227$, $p=0.026$). Dentre estas espécies, *N. clavipes* foi a que apresentou maior distância de fuga (teste de Tukey: $p=0.0001$). *Mangora strenua* apresentou maior distância de fuga quando comparada a *L. roseosignata* (teste de Tukey: $p=0.001$). Por outro lado, não houve diferença entre as distâncias de fuga de *M. strenua* e *M. nigrichelis* (teste de Tukey: $p = 1$). Finalmente, *L. roseosignata* apresentou maior distância de fuga do que *M. nigrichelis* (teste de Tukey: $p<0.001$).

DISCUSSÃO

Nosso estudo suporta a hipótese de que as aranhas orbitelas não são discriminadas de seus substratos por himenópteros, porém rejeita a mesma hipótese para as aves. De fato, durante o período de estudo encontramos diversas aranhas parasitadas por vespas polysphinctine e nenhum evento de predação por aves. Segundo Blackledge et al. (2003), vespas caçadoras são os principais predadores de aranhas orbitelas, podendo uma mesma espécie de vespa capturar mais de 30 vezes a quantidade de

aranhas que 15 espécies de aves capturam em uma mesma área. Segundo os autores, a alta frequência de predação por himenópteros exerce pressão seletiva direcional para a construção de teias tridimensionais, que propiciam defesas físicas (Blackledge & Wenzel 2001) e sensoriais (e.g. Rayor 1997) e minimizam o risco de predação. Sabe-se que vespas polysphinctine são exclusivamente ectoparasitoides cenobiontes de aranhas orbitelas, com diversas interações descritas para a região Neotropical, em especial para a Serra do Japi (revisão em Gonzaga et al. 2017). Nosso estudo suporta a proposição de Blackledge et al. (2003) ao prover um indício de que vespas exercem pressão seletiva na coloração de aranhas orbitelas. Entretanto, a coloração pode possuir múltiplas funções não exclusivas, como termorregulação, comunicação e evasão à predação (Endler 1978, Ruxton et al. 2004, Stevens & Merilaita 2011), além de variar entre diferentes sistemas visuais (Théry et al. 2005), e fatores como estes também devem ser considerados em estudos futuros para entender a evolução da coloração em aranhas orbitelas.

Embora himenópteros não detectem visualmente as aranhas estudadas, existem diversos registros de vespas parasitoides que atacam estas aranhas na Serra do Japi. Isto sugere que estes himenópteros também devem utilizar outros sinais e estratégias além das visuais (e.g. químicas, táteis, aprendizagem individual) para a detecção de seus hospedeiros. As aranhas, por sua vez, apresentam além das estratégias de camuflagem, adaptações morfológicas e comportamentais para evitar o parasitismo. Das espécies que estudamos, *A. omnicolor* (Gonzaga & Sobczak 2007), *A. argentata* (Gonzaga & Sobczak 2011), *N. clavipes* (Gonzaga et al. 2010) e *L. roseosignata* (Sobczak et al. 2009) são alvos de vespas parasitoides polysphinctine. Espécies de *Micrathena*, *Eustala*, *Mangora*, bem como *A. omnicolor*, são atacadas por vespas caçadoras do gênero *Trypoxylon* (Crabronidae; e.g. Buschini et al. 2010). Estas vespas provisionam seus ninhos com as aranhas, que servem como fonte de alimento para as larvas do

himenóptero (Buschini et al. 2008, 2010). Desta forma, a coloração e o comportamento das aranhas orbitelas são selecionados sob pressão de múltiplas espécies de vespas predadoras e parasitoides, e entender essa intrincada rede de interações requer melhor compreensão dos modelos de percepção destes inimigos naturais.

Aranhas orbitelas com colorações vistosas acompanhadas de reflexão de raios ultravioletas podem atrair presas para suas teias (ver capítulo 2), razão pela qual estas aranhas ficam no centro da teia e, por outro lado, permanecem mais expostas às vespas predadoras e parasitoides. As espécies que possuem espinhos e abdome mais rígido (e.g. *Gasteracantha*) apresentam comportamentos estáticos e apostam em suas defesas físicas, enquanto as aranhas com abdome mole (e.g. *N. clavipes*, *M. strenua*, *L. roseosignata*) tendem a fugir para a borda da teia ou para a vegetação. Larvas de vespas polysphinctine se alimentam da hemolinfa de seus hospedeiros através de pequenos buracos feitos no abdome da aranhas (Gonzaga et al. 2017) e, a defesa física proporcionada pelo abdome rígido contendo espinhos parece ser eficaz contra o parasitismo. Aranhas do gênero *Micrathena* possuem espinhos, mas o abdome é menos rígido quando comparados a *G. cancriformis* e estas aranhas fazem parte da dieta de vespas *Trypoxylon* Latreille, 1796 (Crabronidae), fatores que auxiliam a explicar seus comportamentos esquivos. As aranhas do gênero *Araneus* de coloração marrom avermelhada que se refugiam em substratos secos, *A. omnicolor* e *A. bogotensis*, tendem a apresentar maior camuflagem e comportamentos menos esquivos (e.g. mover pouco ou não se mover) quando comparadas às congenéricas que refugiam-se em folhas verdes (*Araneus* sp. 1 e *Araneus* sp. 2) e apresentam os comportamentos esquivos de se jogar no solo ou correr para o centro da teia. Maiores distâncias de fuga estão presentes em aranhas atacadas por vespas parasitoides polysphinctine (e.g. *N. clavipes* e *L. roseosignata*) e vespas caçadoras Crabronidae (*e.g. Micrathena* e *Mangora*). Como

exceção, *A. omnicolor* se mantem estática ou move minimamente mesmo após o contato do predador. Este comportamento frente à aproximação de um predador ajuda a entender os resultados de Gonzaga & Sobczak (2007), em que os autores reportaram uma alta taxa de mortalidade (41% da população) em *A. omnicolor* causada pela vespa polysphinctine *Hymenoepimecis veranii* Loffredo & Penteado-Dias 2009 (Ichneumonidae) na Serra do Japi.

Comportamentos específicos, como o de tremer a teia exibido por *A. argentata*, também devem desempenhar importante papel anti-predatório, visto que esta espécie é comum na área de estudo e há o relato de apenas um indivíduo parasitado até o momento (Gonzaga & Sobczak 2011). A estratégia de estar camuflada na vegetação exibida pelas espécies de *Eustala* (ver também Souza et al. 2015) também parece ser efetiva contra o parasitismo. Entretanto, a espécie congenérica *Eustala perfida* Mello-Leitão, 1947 apresenta o mesmo comportamento de repouso durante o dia, vivendo camuflada em troncos de árvores, e é atacada pela vespa polysphinctine *Acrotaphus chedelae* (Messas 2014, Messas et al. em prep.). Essa interação provavelmente ocorre, pois os indivíduos de *E. perfida* se deslocam para o centro no final da tarde, mesmo período de maior atividade de forrageamento de *A. chedelae* (Messas et al. em prep.). Além disto, aranhas *Eustala* são muito frequentes em ninhos de vespas *Trypoxylon.* As espécies de *Eustala* que ocorrem na Serra do Japi apresentam polimorfismos cromáticos (ver Messas et al. 2014, Souza et al. 2015), com padrões que provavelmente variam em seus níveis de camuflagem. Acreditamos que o sucesso de *Trypoxylon* em encontrar estas aranhas altamente camufladas pode estar relacionado à seleção dependente de frequência (Vasconcellos-Neto & Gonzaga 2000), tendo em vista pode existir especialização individual em espécies destes predadores visualmente orientados (Araújo & Gonzaga 2007, Pitilin et al. 2012).

Nosso estudo revelou que as aranhas orbitelas de uma floresta neotropical apresentam estratégias de defesa visuais e comportamentais contra seus predadores, sendo que algumas são generalizadas para o grupo e outras específicas para cada espécie. A relação entre coloração e comportamentos de fuga já foi testada de maneira teórica (Lagos et al. 2014) e empírica em investigações *top down* (*sensu* Kemp et al. 2015) em diferentes grupos animais vertebrados e invertebrados (Cooper & Blumstein 2015). Segundo Bateman & Fleming (2015), cada táxon provê *insights* únicos sobre os custos e benefícios do comportamento de escape de acordo com o conjunto de fatores extrínsecos aos quais ele é submetido, bem como a fatores intrínsecos visuais, táteis, acústicos e/ou químicos. Em aranhas, sabe-se que a idade e o tamanho dos indivíduos (Uetz et al. 2002, McGinley et al. 2013), a vida em grupo (Uetz et al. 2002), a cripticidade (Nelson & Formanowicz 2005), bem como variabilidade genética (Riechert & Hedrick 1990) são fatores que atuam em comportamentos de escape. Aqui nós mostramos que os comportamentos de defesa e as distâncias de fuga de aranhas construtoras de teias orbiculares são mediados pela interação de diferentes fatores intrínsecos das espécies, como coloração, presença de defesas físicas (abdome rígido com espinhos) e local de repouso das aranhas durante o dia. Recomendamos pesquisas futuras que avaliem os custos e benefícios destas variáveis de maneira isolada em diferentes ambientes e sob o ponto de vista de múltiplos sistemas visuais de predadores.

Tabela 1. Valores de contraste cromático de espécies de aranhas orbitelas subtraídos pelos limiares teóricos de discriminação de modelos visuais de aves e himenópteros (vespas).

Aranhas	Aves	Vespas
Araneus bogotensis	3.811784345	0.011138401
Araneus omnicolor	3.425097588	0.00722071
Araneus sp. 1	2.771603532	-0.009223457
Araneus sp. 2	4.200689935	-0.011010283
Argiope argentata	2.822577477	0.019591997
Eustala sagana (seco)	3.580761043	0.011668328
Eustala sagana (verde)	3.023736736	-0.007947486
Eustala taquara (seco)	1.858248652	0.002133585
Eustala taquara (verde)	4.035332809	0.020777858
Gasteracantha cancriformis	2.942980529	0.007942254
Leucauge roseosignata	3.085174395	0.011364542
Mangora strenua	2.860120462	-0.020540938
Micrathena nigrichelis	3.811784345	0.004169424
Micrathena plana	2.488309361	0.012842877
Nephila clavipes	1.753483366	0.006697659

Tabela 2. Número de comportamentos exibidos por diferentes espécies de aranhas orbitelas na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo (Brasil). As letras significam diferenças significativas entre as frequências para cada comportamento. Em negrito (**a**) as espécies que apresentaram maior frequência de cada comportamento.

	Se jogar no solo		Correr para a vegetação		Correr para a borda teia		Correr para o centro teia		Tremer a teia		Se mover pouco		Não se mover	
Araneus bogotensis	2	c	0	c	0	c	2	b	0	b	7	**a**	13	**a**
Araneus omnicolor	1	c	1	c	0	c	0	c	0	b	4	**a**	15	**a**
Araneus sp. 1	0	c	0	d	0	b,c	10	**a**	0	b	0	b	0	c
Araneus sp. 2	25	**a**	0	d	0	c	4	b	0	b	1	b	2	c
Argiope argentata	13	b	9	b	2	c	0	c	15	**a**	1	b	3	b,c
Eustala sagana (seco)	0	c	0	d	0	c	0	c	0	b	2	**a**,b	17	**a**
Eustala sagana (verde)	0	c	0	d	0	b,c	0	c	0	b	3	**a**	4	b
Eustala taquara (seco)	0	c	1	c	1	b,c	0	c	0	b	5	**a**	5	b
Eustala taquara (verde)	0	c	1	c	0	b,c	0	c	0	b	0	b	0	c,d
Gasteracantha cancriformis	0	c	0	d	2	b,c	0	c	0	b	3	**a**	12	**a**
Leucauge roseosignata	0	c	21	**a**	2	c	0	c	0	b	0	b	0	c
Mangora strenua	0	c	19	**a**	1	c	0	c	0	b	0	b	0	c
Micrathena nigrichelis	7	c	61	**a**	6	c	0	c	0	b	1	b	1	c
Micrathena plana	1	c	1	c	5	b	0	c	0	b	6	**a**	3	b,d
Nephila clavipes	0	c	2	b	23	**a**	0	c	0	b	1	b	1	c

Tabela 3. Número de aranhas de cada espécie e valores médios, mínimos e máximos das distâncias de fuga (DF) de aranhas orbitelas na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo (Brasil).

Espécies de aranhas	N de aranhas	DF média ± desvio padrão (cm)	DF mínima-máxima (cm)
Araneus bogotensis	24	0	0
Araneus omnicolor	21	0.14 ± 0.65	0–3
Araneus sp. 1	10	0	0
Araneus sp. 2	32	0.38 ± 1.10	0–4
Argiope argentata	33	1.58 ± 3.47	0–15
Eustala sagana (seco)	19	0	0
Eustala sagana (verde)	7	0	0
Eustala taquara (seco)	12	2.83 ± 9.81	0–34
Eustala taquara (verde)	1	9	9
Gasteracantha cancriformis	17	0.59 ±1.42	0–5
Leucauge roseosignata	23	22.20 ± 16.31	0–63
Mangora strenua	20	25.39 ± 22.14	7–79
Micrathena nigrichelis	76	17.08 ± 27.21	0–137
Micrathena plana	15	4.33 ± 10.38	0–40
Nephila clavipes	27	26.56 ± 30.08	0–110

Tabela 4. Valores do critério de informação de Akaike (AIC) para os modelos propostos que explicam a diferença na distância de fuga das espécies de aranhas orbitelas. Os modelos estão baseados na presença (+) ou ausência das variáveis categóricas e na interação (*) entre estas. Valores em negrito indicam o modelo escolhido, que apresentou o menor valor de AIC. V1 = espécie de aranha, V2 = posição de repouso, V3 = camuflagem, V4 = presença de espinhos no abdome.

Modelo	Características	Valor AIC
V1 * V2 * V3 * V4	**Modelo completo com interações**	**24447**
V1 + V2 + V3 + V4	Modelo completo sem interações	25796
V1 * V2 * V3	Modelo com interações sem V4	25350
V1 * V2 * V4	Modelo com interações sem V3	25350
V1 * V3 * V4	Modelo com interações sem V2	25595
V1 * V2	Modelo com interações sem V1	25709
V1	Modelo apenas com V1	25923
V2	Modelo apenas com V2	25863
V3	Modelo apenas com V3	25948
V4	Modelo apenas com V4	25970

FIGURAS

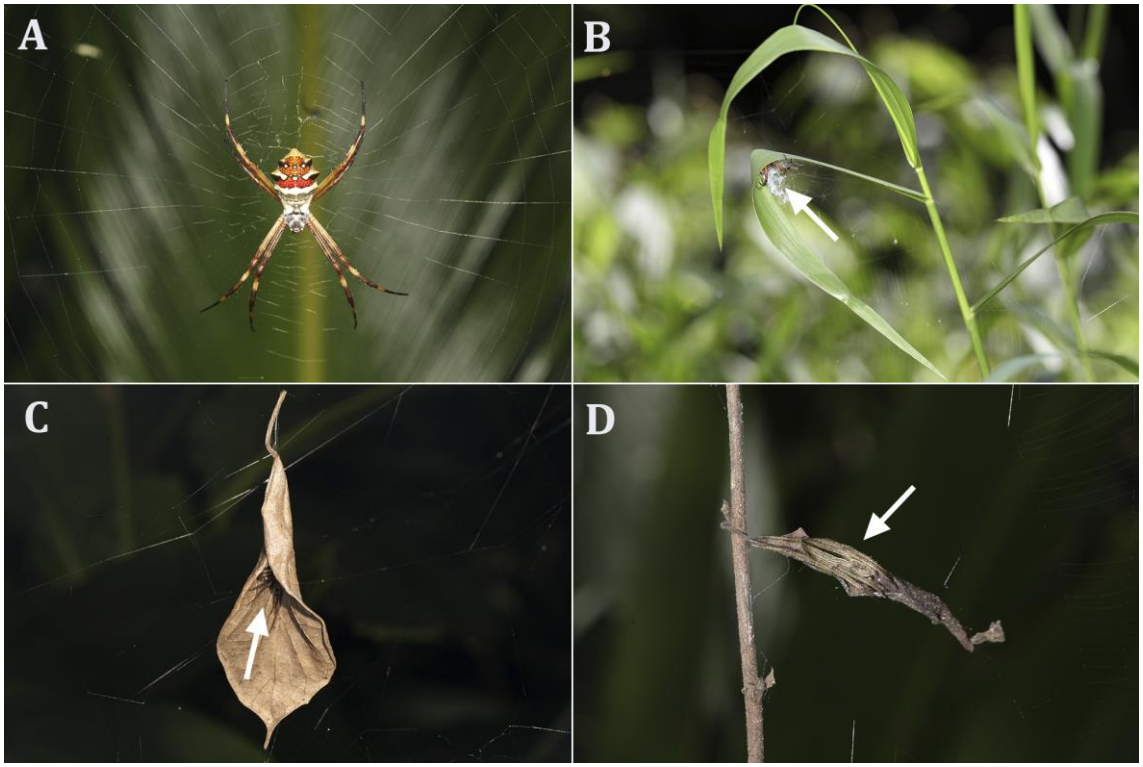

Fig. 1. Posição de repouso de aranhas orbitelas durante o período diurno. A) *Argiope argentata*, B) *Araneus* sp. 2, C) *Araneus omnicolor* e D) *Eustala sagana.*

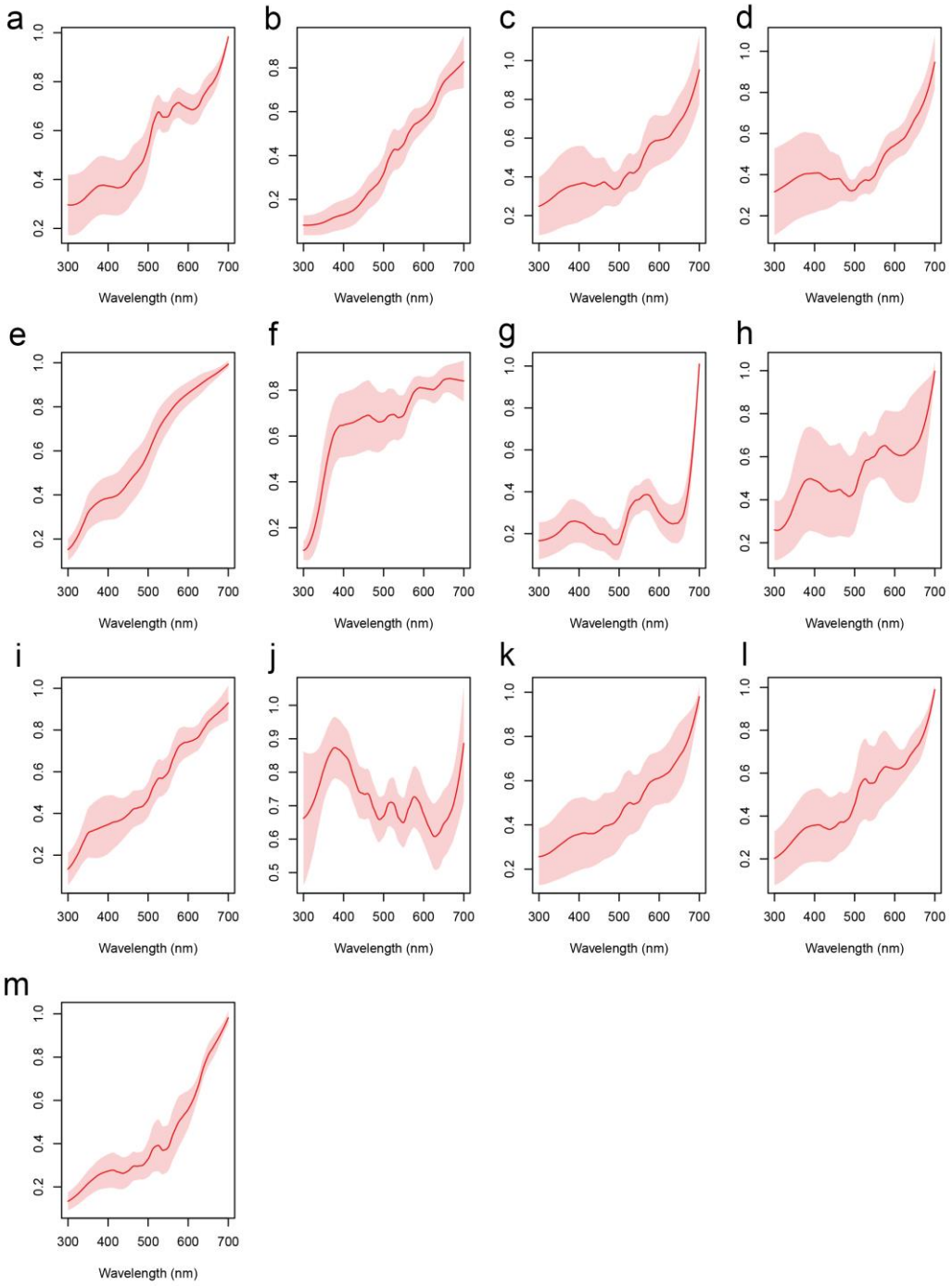

Fig. 2. Espectro médio de reflectância (linhas vermelhas) das superfícies dorsais do abdome de fêmeas de (a) *Nephila clavipes*, (b) *Argiope argentata*, (c) *Eustala sagana*, (d) *Eustala taquara*, (e) *Micrathena plana*, (f) *Gasteracantha cancriformis*, (g) *Mangora strenua*, (h) *Leucauge roseosignata*, (i) *Micrathena nigrichelis*, (j) *Araneus* sp. 1, (k) *Araneus omnicolor*, (l) *Araneus* sp. 2, (m) *Araneus bogotensis.* As regiões coloridas em vermelho representam os desvios padrão.

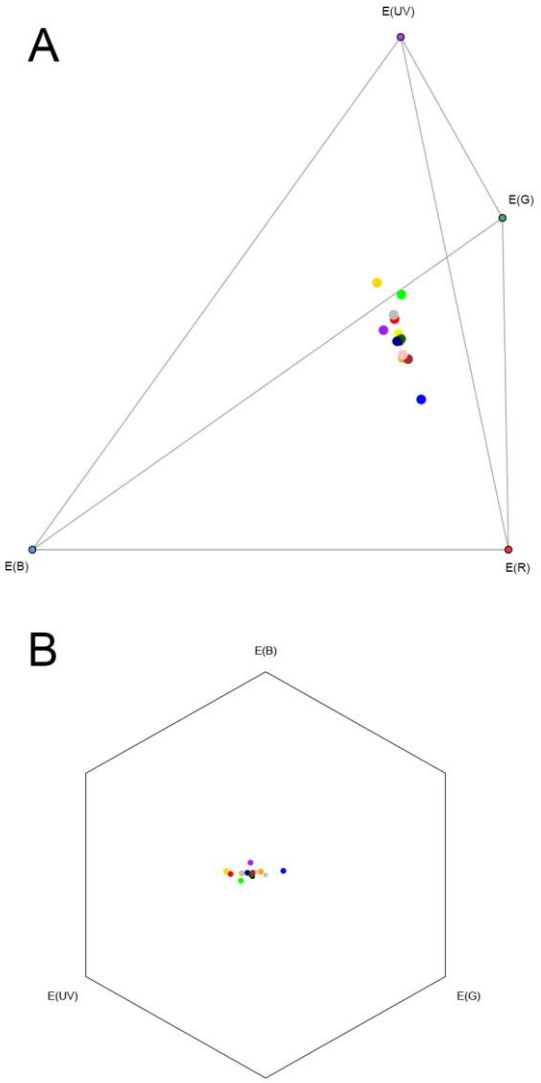

Fig. 3. Cores da região dorsal do abdome de fêmeas de aranhas orbitelas considerando modelo de visão (A) tetraédrico de aves e (B) hexagonal de himenópteros, baseado no fenótipo visual da vespa *Philanthus triangulum* (Sphecidae). O quadrado preto indica o centro do hexágono. *Araneus* sp. 1 (dourado), *Araneus* sp. 2 (verde escuro), *Araneus bogotensis* (marrom), *Araneus omnicolor* (azul escuro), *Argiope argentata* (azul claro), *Eustala taquara* (vermelho), *Eustala sagana* (amarelo), *Gasteracantha cancriformis* (roxo), *Leucauge roseosignata* (cinza), *Mangora strenua* (verde claro), *Micrathena nigrichelis* (rosa), *Micrathena plana* (laranja) e *Nephila clavipes* (preto). As siglas E(UV), E(B), E(G) e E(R) referem-se aos sinais fisiológicos do receptor para os comprimentos de onda ultravioletas, azuis, verdes e vermelhos, respectivamente.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Durante muitos anos, explorada sob a perspectiva humana, a coloração animal hoje pode ser interpretada sob a óptica de diferentes organismos graças ao desenvolvimento de técnicas e metodologias sofisticadas. Vimos neste estudo que a ordem Araneae apresenta uma rede intrincada de presas e predadores, diversificado arsenal de estratégias visuais e comportamentais envolvendo a coloração e, desta forma, este grupo representa um bom modelo em estudos sobre a evolução da cor em ambientes naturais.

O capítulo 1 adiciona à literatura o caso incomum de mimetismo Batesiano em que diferentes fenótipos de uma mesma espécie de salticídeo polimórfico (*Phiale tristis*) pode imitar ao menos 26 espécies de insetos que apresentam defesas (peçonha ou impalatabilidade) contra seus predadores. Rota & Wagner (2006) discutiram que mimetismos envolvendo salticídeos não mirmecomorfos são mais comuns do que se imagina, e aqui eu reforço esta ideia. Neste sentido, Galiano (1981) mostrou que cinco espécies de *Phiale* (*P. bulbosa*, *P. tristis*, *P.* mimica, *P. crocea* e *P. ortrudae*) pertencem a um grupo homogêneo dentro do gênero, o qual o autor denominou "grupo mimica", sendo que as quatro últimas apresentam polimorfismo cromático. Estudos futuros que investiguem a existência de mimetismo nas demais espécies deste grupo são altamente desejáveis. Nosso estudo inicial em *P. tristis* nos instiga a criar uma série de hipóteses sobre como a coloração de advertência e o polimorfismo cromático está evoluindo nesta espécie e abre portas para estudos filogenéticos e fisiológicos, bem como investigações sobre selexão sexual e ecologia visual envolvendo os insetos-modelos, os múltiplos predadores e as presas das aranhas.

Seguindo outra rota evolutiva, vimos que a presença de aranhas do fenótipo branco e preto com espinhos pretos de *Gasteracantha cancriformis* no centro da teia

está relacionada à atração de presas (Capítulo 2). Além de refletir raios de comprimento de onda ultravioleta, a superfície dorsal desta aranha apresenta fluorescência. A atração de presas em aranhas orbitelas normalmente é encarada como resultado da atratividade exercida pela reflexão de UV e de casos de mimetismo floral. Estudos recentes mostraram que a fluorescência pode desempenhar importante papel na selexão sexual em aranhas salticídeas (Lim et al. 2007) e que aranhas estacionárias que tanto fluorescem quanto refletem UV atraem suas presas (capítulo 2, Vieira et al. 2017). Entretanto, nenhum destes estudos testou a hipótese da atração de presas levando em consideração a reflexão de UV e a fluorescência como fatores isolados ou mesmo verificou se existe interação entre estes fatores e, desta forma, ainda existem lacunas a serem preenchidas nestes sistemas.

O capítulo 3 suporta a hipótese de que a coloração de aranhas orbitelas está evoluindo sob pressão de predação a pressão de vespas caçadoras e parasitoides na Serra do Japi. O local onde as aranhas repousam durante o dia (centro da teia, refúgios ou expostas na vegetação), a morfologia (abdome rígido com espinhos) e o comportamento (diferentes tipos de comportamentos anti-predatórios e distâncias de fuga) interagem entre si e a combinação destes fatores parece ser importante em tornar ou não as aranhas susceptíveis ao ataque pelos himenópteros. Vespas polysphinctine tem sido cada vez mais exploradas em estudos ecológicos e comportamentais, principalmente por algumas espécies possuírem a capacidade de induzir manipulações comportamentais em suas aranhas hospedeiras (Gonzaga et al. 2017). Apesar disto, os registros destas interações geralmente são raros e pontuais, e o conhecimento sobre padrões ecológicos gerais e os mecanismos sensoriais para a detecção dos hospeiros ainda é embrionário.

Modelos de visão em cores, como o proposto por Chittka (2002), exigem a inserção das curvas de excitação dos fotorreceptores dos organismos observadores. Uma das dificuldades enfrentadas em estudos sobre coloração animal sob perspectivas não humanas é conhecer a história natural dos organismos de estudo e detectar quais são as espécies observadoras (e.g. grupos de presas e inimigos naturais). Apesar de bem conhecidas como parasitoides de aranhas orbitelas, não existem estudos *bottom up* sobre as bases proximais dos modelos de visão de vespas polysphinctine, sendo normalmente utilizados como modelo de predador o sistema visual conhecido mais próximo filogeneticamente, de vespas caçadoras Sphecidae. Desta forma, é de grande importância conhecer as curvas de excitação dos fotorreceptores de vespas polysphinctine, em especial das espécies pertencentes aos gêneros *Hymenoepimecis* e *Acrotaphus*.

Espero que esta tese sirva como fonte de inspiração para futuros estudos em coloração animal, em especial no grupo das aranhas. Estudar a cor de animais na natureza é uma tarefa fascinante que nos revela evidências diretas e visíveis de como a seleção natural atua. Segundo Caro et al. (2017) o conhecimento gerado por estudos biológicos serve como base teórica para o desenvolvimento de novas tecnologias e pode ser aplicado para a solução de problemas em nossa sociedade. Para os próximos anos, torna-se desejável explorar esta interdisciplinariedade utilizando técnicas de espectrofotometria, fotografia digital e bioinformática integrando as diferentes áreas da biologia, bem como disciplinas exatas relacionadas à tecnologia e humanas sobre psicologia e percepção.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acorn JH. 1988. Mimetic tiger beetles and the puzzle of cicindelid coloration (Coleoptera: Cicindelidae). The Coleopterists Bulletin. 42: 28–33.

Alcock J. 2001. Animal Behavior: an evolutionary approach. Sinauer Associates Inc: Sunderland (MA).

Alexandrou MA, Oliveira C, Maillard M, McGill RA, Newton J, Creer S, Taylor MI. 2011. Competition and phylogeny determine community structure in Müllerian co-mimics. Nature. 469: 84–88.

Araújo MS, MO Gonzaga. 2007. Individual specialization in the hunting-wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera: Cabronidae). Behavioral Ecology and Sociobiology. 61: 1855–1863.

Arnold KE, Owens PF, Marshall NJ. 2002. Fluorescent signaling in parrots. Science. 295: 92–92.

Bateman WP, Fleming PA. 2015. Invertebrates. *In:* Cooper WE, Blumstein DT (eds.) *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. University Press: Cambridge (UK). pp. 177–196.

Bates HW. 1862. XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. Transactions of the Linnean Society of London. 23: 495–566.

Bjorkman-Chiswell BT, Kulinski MM, Muscat RL, Nguyen KA, Norton BA, Symonds MR, Westhorpe GE, Elgar MA. 2004. Web-building spiders attract prey by storing decaying matter. Science of Nature. 91: 245–248.

Blackledge TA, Pickett K. 2000. Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera, Sphecidae) and *Argiope* (Araneae, Araneidae) in captivity. Journal of Arachnology. 28:211–216.

Blackledge TA, Wenzel JW. 2001. Silk mediated defense by an orb web spider against predatory mud-dauber wasps. Behaviour. 138: 155–171.

Blackledge TA, Coddington JA, Gillespie RG. 2003. Are three–dimensional spider webs defensive adaptations? Ecology Letters. 6: 13–18.

Blamires SJ, Hou C, Chen LF, Liao CP, Tso IM. 2014. A predator's body coloration enhances its foraging profitability by day and night. Behavioral Ecology and Sociobiology. 8: 1253–1260.

Blanchette A, Becza N, Saporito RA. 2017. Escape behaviour of aposematic (*Oophaga pumilo*) and cryptic (*Craugastor* sp.) frogs in response to simulated predator approach. Journal of Tropical Ecology. 33: 165–169.

Boevé JL. 1992. Association of some spiders with ants. Swiss Journal of Zoology. 99: 81–85.

Blum MS. 1981. Chemical defenses of arthropods. Academic Press: New York (NY).

Bravo C, Mas-Peinado P, Bautista LM, Blanco G, Alonso JC, García-París M. 2017. Cantharidin is conserved across phylogeographic lineages and present in both morphs of Iberian *Berberomeloe* blister beetles (Coleoptera, Meloidae). Zoological Journal of the Linnean Society. 180: 790–804.

Brignoli PM. 1984. Some remarks on myrmecomorph spiders. Newslleter of the British Arachnological Society. 41: 3–4.

Briscoe AD, Chittka L. 2001. The evolution of color vision in insects. Annual Review of Entomology. 46: 471–510.

Burnham K, Anderson D. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag: New York (NY).

Buschini MLT, Borba NA, Brescovit AD. 2008. Patterns of prey selection of *Trypoxylon* (Trypargilum) lactitarseSaussure (Hymenoptera: Crabronidae) in southern Brazil. Brazilian Journal of Biology. 68: 519–528.

Buschini MLT, Caldas TR, Borba NA, Brescovit AD. 2010. Spiders used as prey by the hunting wasp *Trypoxylon* (Trypargilum) *agamemnon* Richards (Hymenoptera: Crabronidae). Zoological Studies. 49: 169-175.

Caro T. 2017. Wallace on coloration: contemporary perspective and unresolved insights. Trends in Ecology and Evolution. 32: 23–30.

Caro T, Allen WL. 2017. Interspecific visual signaling in animals and plants: a functional classification. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 372: 20160344.

Caro T, Stoddard MC, Stuart-Fox D. 2017. Animal coloration research: why it matters. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 372: 20160333.

Carrel JE, Eisner T. 1974. Cantharidin: Potent feeding deterrent to insects. 183: 755–757.

Castanho LM, Oliveira PS. 2009. Biology and behaviour of the neotropical ant–mimicking spider *Aphantochilus rogersi* (Araneae: Aphantochilidae): nesting, maternal care and ontogeny of ant-hunting techniques. Journal of Zoology. 242: 643–650.

Chamberlain NL, Hill RI, Kapan DD, Gilbert LE, Kronforst MR. 2009. Polymorphic butterfly reveals the missing link in ecological speciation. Science. 326: 847–850.

Chiao CC, Wu WY, Chen SH, Yang EC. 2009. Visualization of the spatial and spectral signals of orb-weaving spiders, *Nephila pilipes*, through the eyes of a honeybee. Journal of Experimental Biology. 212: 2269–2278.

Chittka L. 1992. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. Journal of Comparative Physiology A. 170: 533–543.

Cooper WE, Caldwell JP, Vitt LJ. 2008. Effective crypsis and its maintenance by immobility in *Craugastor* frogs. Copeia. 3: 527–532.

Cooper WE, Blumstein DT. 2015. Escaping from predators: an integrative view of escape decisions. Cambridge University Press: Cambridge (UK).

Corcobado G, Herberstein ME, Pekár S. 2016. The role of ultraviolet colour in the assessment of mimetic accuracy between Batesian mimics and their models: a case study using ant-mimicking spiders. Science of Nature. 103: 90.

Craig CL. 1986. Orb-web visibility: the influence of insect flight behaviour and visual physiology on the evolution of web designs within the Araneoidea. Animal Behaviour. 34: 54–68.

Craig CL. 1989. Alternative foraging modes of orb web weaving spiders. Biotropica, 21: 257–264.

Craig CL, Ebert K. 1994. Colour and pattern in predator-prey interactions: the bright body colours and patterns of a tropical orb-spinning spider attract flower-seeking prey. Functional Ecology. 8: 616–620.

Cronin TW, Johnsen S, Marshall J, Warrant EJ. 2014. Visual Ecology. Princeton University Press: Princeton (NJ).

Cushing PE. 1997. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. Florida Entomologist. 80: 165–193.

Davies NB, Krebs JR, West SA. 2012. An Introduction to Behavioural Ecology, 4th Edition. Wiley-Blackwell: Hoboken (NJ).

Dettner K. 1987. Chemosystematics and evolution of beetle chemical defenses. Annual Review of Entomology. 32: 17–48.

Dugas MB, Halbrook SR, Killius AM, Sol JF, Richards-Zawacki CL. 2015. Colour and escape behaviour in polymorphic populations of an aposematic poison frog. Ethology. 121: 813–822.

Dyer AG, Chittka L. 2004. Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. Science of Nature. 91: 224–227.

Eberhard WG. 2000. Spider manipulation by a wasp larva. Nature. 406: 255-256.

Edmunds M. 1974. Defence in animals: a survey of anti-predator defences. Longman Publishing Group: London (UK).

Edmunds J, Edmunds M. 1986. The defensive mechanisms of orb weavers (Araneae: Araneidae) in Ghana, West Africa. *In:* Eberhard WG, Lubin Y, Robinson BC (eds.) *Proceedings of the 9th International Conference of Arachnology. Smithsonian Institution Press*. Washington (DC). pp 73–89.

Eisner T, Eisner M, Siegler M. 2005. Secret weapons: defenses of insects, spiders, scorpions and other many-legged creatures. Harvard University Press, Cambridge (UK).

Elgar MA. 1993. Inter-specific associations involving spiders: kleptoparasitism, mimicry and mutualism. Memoirs of the Queensland Museum. 33: 411–430.

Endler JA. 1978. A predator's view of animal color patterns. Evolutionary Biology. 11: 319–364.

Endler JA, Mappes J. 2004. Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. American Naturalist. 163: 532–547.

Endler JA, Mappes J. 2017. The current and future state of animal coloration research. Philophical Transactions of the Royal Society B. 372: 20160352.

Engen S, Jarvi T, Wiklund C. 1986. The evolution of aposematic coloration by individual selection: a life-span survival model. Oikos. 46: 397–403.

Foelix RF. 2011. Biology of Spiders. Third Edition. Oxford University Press: Oxford (UK).

Galiano ME. 1981. Revision del genero *Phiale* C. L. Koch, 1846 (Araneae, Salticidae) III. Las especies polimorficas del grupo mimica. Journal of Arachnology. 9: 61–85.

Gauld ID, Dubois J. 2006. Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. Systematic Entomology. 31: 529–564.

Gawryszewski FM. 2007. Policromatismo e *stabilimentum* em *Gasteracantha cancriformis* (Araneae, Araneidae): caracterização e as hipóteses da atração de presas e da proteção da teia. [Dissertação] Mestrado em Biologia Animal, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

Gawryszewski FM, Motta PC. 2008. The silk tuft web decorations of the orb-weaver *Gasteracantha cancriformis*: testing the prey attraction and the web advertisement hyphoteses. Behaviour. 145: 277–295.

Gawryszewski FM, Motta PC. 2012. Colouration of the orb-web spider *Gasteracantha cancriformis* does not increase its foraging success. Ethology Ecology & Evolution. 24: 23–38.

Gawryszewski FM. 2017. Anti-Predator Strategies. *In:* Viera C, Gonzaga MO (eds.) *Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region*. Springer International Publishing: Cham (CH). pp. 397–415.

Girard MB, Endler JA. 2014. Peacock spiders. Current Biology. 24: 588–590.

Gonçalves NX. 2017. O papel da interação com presas e predadores na variação cromática de *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae). [Dissertação] Mestrado em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil.

Gonzaga MO. 2007. Inimigos naturais e defesas contra predação e parasitismo em aranhas. *In:* Gonzaga MO, Santos AJ, Japyassú HF (eds.) *Ecologia e Comportamento de aranhas*. Editora Interciência: Rio de Janeiro (RJ). pp. 209–238.

Gonzaga MO, Sobczak JF. 2007. Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. Science of Nature. 93: 223–227.

Gonzaga MO, Sobczak JF, Penteado-Dias AM, Eberhard WG. 2010. Modification of *Nephila clavipes* (Araneae, Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). Ethology Ecology and Evolution. 22: 151–165.

Gonzaga MO, Sobczak JF. 2011. Behavioral manipulation of the orb-weaver spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) by *Acrotaphus chedelae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Entomological Science. 14: 220–223.

Gonzaga MO, Kloss TG, Sobczak JF. 2017. Host behavioural manipulation of spiders by Ichneumonidae wasps. *In:* Viera C, Gonzaga MO (eds.) *Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region*. Springer International Publishing: Cham (CH): pp. 417–437.

Hardie RC. 1986. The photreceptor array of the Dipteran retina. Trends in Neurosciences. 9: 419–423.

Hart NS. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. Progress in Retinal and Eye Research. 20: 675–703.

Hauber ME. 1998. Web decorations and alternative foraging tactics of the spider *Argiope appensa*. Ethology Ecology & Evolution. 10: 47–54.

Hauber ME. 2002. Conspicuous colouration attracts prey to a stationary predator. Ecological Entomology. 27: 686–691.

Haynes KF, Gemeno C, Yeargan KV, Millar JG, Johnson KM. 2002. Aggressive chemical mimicry of moth pheromones by a bolas spider: how does this specialist predator attract more than one species of prey? Chemoecology. 12: 99–105.

Heiling AM, Herberstein ME, Chittka L. 2003. Crab-spiders manipulate flower signals. Nature. 421: 334.

Heiling AM, Herberstein ME. 2004. Predator-prey coevolution: Australian native bees avoid their spider predators. Proceedings of the Royal Society B. 271: 196–198.

Heiling AM, Chittka L, Cheng K, Herberstein ME. 2005a. Colouration in crab spiders: substrate choice and prey attraction. Journal of Experimental Biology. 208: 1785–1792.

Heiling AM, Cheng K, Chittka L, Goeth A, Herberstein ME. 2005b. The role of UV in crab spider signals: effects on perception by prey and predators. Journal of Experimental Biology. 208: 3925–3931.

Helsdingen PJV. 2011. Spiders in a hostile world (Arachnoidea, Araneae). Arachnological Communications. 40: 55–64.

Herberstein ME, Craig CL, Coddington JA, Elgar MA. 2000. The functional significance of silk decorations of orb-web spiders: a critical review of the empirical evidence. Biological Reviews. 75: 649–669.

Herberstein ME, Heiling AM, Cheng K. 2009. Evidence for UV-based sensory exploitation in Australian but not European crab spiders. Evolutionary Ecology 23: 621–634.

Hölldobler B, Wilson O. 1990. The Ants. Harvard University Press: Cambridge (MA).

Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. Biometrical Journal. 50: 346–363.

Ings TC, Chittka L. 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. Proceedings of the Royal Society of London B. 276: 2031–2036.

Jackson RR. 1986. The biology of ant-like jumping spiders (Araneae, Salticidae): prey and predatory behaviour of Myrmarachne with particular attention to *M. lupata* from Queensland. Zoological Journal of the Linnean Society. 88: 179–190.

Jiggins CD, Naisbit RE, Coe RL, Mallet J. 2001. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. Nature. 411: 302–305.

Johnsen, S. 2012. A biologist's guide to light in nature. Princeton University Press: Princeton (NJ).

Kelber A. 1999. Why "false" colours are seen by butterflies. Nature. 402: 251–251.

Kemp JD, Herberstein ME, Fleishman LJ, Endler JA, Bennett ATD, Dyer AG, Hart NS, Marshall J, Whiting MJ. 2015. An integrative framework for the appraisal of coloration in nature. American Naturalist. 185: 705–724.

Kristiansen EB, Finkbeiner SD, Hill RI, Prusa L, Mullen SP. 2018. Testing the adaptative hypothesis of Batesian mimicry among hybridizing North American admiral butterflies. Evolution. Doi: 10.1111/evo.1348

Lagos PA, Ebensperger LA, Herberstein ME. 2014. A quantitative test of the 'economic' and 'optimal' models of escape behaviour. Animal Behaviour. 97: 221–227.

Leitão-Filho HF. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. *In:* Morellato LPC (ed.) *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp: Campinas (SP). pp. 40–42.

Lim MLM, Land MF, Li D. 2007 Sex-specific UV and fluorescence signals in jumping spiders. Science. 315: 481.

Llandres AL, Rodríguez-Gironés MA. 2011. Spider movement, UV reflectance and size, but not spider crypsis, affect the response of honeybees to Australian crab spiders. PloS ONE. 6: e17136.

Lunau K, Papiorek S, Eltz T, Sazima M. 2011. Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. Journal of Experimental Biology. 214: 1607–1612.

Maia R, Eliason CM, Bitton PP, Doucet SM, Shawkey MD. 2013. pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. Methods in Ecology and Evolution. 4: 906–913.

Mallet J, Gilbert LE. 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. Biological Journal of the Linnean Society. 55: 159–180.

Mappes J, Marples NM, Endler JA. 2005. The complex business of survival by aposematism. Trends in Ecology and Evolution. 20: 598–603.

Marshall J, Johnsen S. 2017. Fluorescence as a means of colour signal enhancement. Philosophical Transaction of the Royal Society B. 372: 20160335.

McIver JD, Stonedahl G. 1993. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants. Annual Review of Entomology. 38: 351–379.

McGinley RH, Prenter J, Taylor PW. 2013. Whole-organism performance in a jumping spider, *Servaea incana* (Araneae: Salticidae): Links with morphology and

between performance traits. Biological Journal of the Linnean Society. 110: 644–657.

Messas YF. 2014. História natural e ecologia populacional de *Eustala perfida* Mello-Leitão, 1947 (Araneae, Araneidae) na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo – Brasil. [Dissertação] Mestrado em Biologia Animal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.

Messas YF, Souza HS, Gonzaga MO, Vasconcellos-Neto J. 2014. Spatial distribution and substrate selection by the orb-weaver spider *Eustala perfida* Mello-Leitão, 1947 (Araneae: Araneidae). Journal of Natural History. 48: 2645–2660.

Messas YF, Sobczak JF, Vasconcellos-Neto J. 2017. An alternative host of *Hymenoepimecis japi* (Hymenoptera, Ichneumonidae) on a novel family (Araneae, Araneidae), with notes on behavioral manipulations. Journal of Hymenoptera Research. 60: 111–118.

Messas YF, Souza HS, Gonzaga MO, Vasconcellos-Neto J. 2017. Population dynamics of the bark-dwelling spider *Eustala perfida* Mello-Leitão, 1947 (Araneidae). Journal of Natural History. 51: 2661–2679.

Moore BP, Brown WV. 1989. Graded levels of chemical defence in mimics of lycid beetles of the genus *Metriorrhyncus* (Coleoptera). Journal of the Australian Entomological Society. 28: 229–233.

Morse DH. 2007. Predator upon a flower: life history and fitness in a crab spider. Harvard University Press: Cambridge (MA).

Müller F. 1878. On the advantages of mimicry in butterflies. Zoological Gazette. 1: 54–55.

Nascimento EA. 2009. Estudos de mimetismo em Lycidae (Insecta: Coleoptera). [Tese] Doutorado em Ciências, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil.

Nascimento EA, Del-Claro K. 2012. Diversidade e relações miméticas em Lycidae (insecta: Coleoptera) na Serra do Japi. *In:* Vasconcellos-Neto J, Polli PR & Penteado-Dias AM (eds.) *Novos Olhares, Novos Saberes Sobre a Serra do Japi: Ecos de sua biodiversidade.* Editora CRV: Curitiba (PR). pp. 197–219.

Nelson MK, Formanowicz DR. 2005. Relationship between escape speed and flight distance in a wolf spider, *Hogna carolinensis* (Walckenaer 1805). Journal of Arachnology. 33: 153–158.

Nentwig W. 1985. A mimicry complex between mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae) and spiders (Araneae). Studies on Neotropical Fauna and Environment. 20: 113–116.

Nyffeler M, Birkhofer K. 2017. An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. Science of Nature. 104: 30.

Oliveira PS, Sazima I. 1984. The adaptive bases of ant-mimicry in a Neotropical aphantochild spider (Araneae: Aphantochilidae). Biological Journal of the Linnean Society. 22: 145–155.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 2002. Vegetation Physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In:* Oliveira OS & Marquis RJ (eds.) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press: New York (NY). pp. 91–120.

Oxford GS, Gillespie RG. 1998. Evolution and ecology of spider coloration. Annual Review of Entomology. 43: 619–643.

Ozel LD, Stynoski JL. 2011. Differences in escape behaviour between a cryptic and an aposematic litter frog. Journal of Herpetology. 45: 395–398.

Peck DC. 2000. Reflex bleeding in froghoppers (Homoptera: Cercopidae): variation in behavior and taxonomic distribution. Annals of the Entomological Society of America. 93: 1186–1194.

Peitsch D, Fietz A, Hertel H, de Souza J, Ventura DF, Menzel R. 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. Journal of Comparative Physiology A. 170: 23–40.

Pekár S. 2014. Comparative analysis of passive defences in spiders (Araneae). Journal of Animal Ecology. 83: 779–790.

Pekár S, Petráková L, Bulbert MW, Whiting MJ, Herberstein ME. 2017. The golden mimicry complex uses a wide spectrum of defence to deter a community of predators. eLife. 6: e22089.

Pinto HS. 1992. Clima na Serra do Japi. *In:* Morellato LPC (ed.) *História Natural da Serra do Japi: ecologia e Preservacão de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil.* Editora da Unicamp/Fapesp: Campinas (SP). pp. 30–38.

Pitilin RB, Araújo MS, Buschini MLT. 2012. Individual specialization in the hunting-wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *agamemnon* Richards (Hymenoptera: Crabronidae). Zoological Studies. 51: 655–662.

Rayor LS. 1997. Attack strategies of predatory wasps (Hymenoptera: Pompilidae; Sphecidae) on colonial orb web-building spiders (Araneidae: *Metepeira incrassata*). Journal of Kansas Entomological Society. 69: 67–75.

Reiskind J. 1977. Ant-mimicry in Panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae: Clubionidae, Salticidae). Biotropica. 9: 1–8.

Riechert SE, Luczak J. 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. *In:* Witt PN, Rovner JS (eds.) Spider Communication: mechanisms and ecological

significance. Princeton University Press: Princeton (NJ). pp. 353–385.Schwarz G. 1978. Estimating the dimensional of a model. Annals of Statistics. 6: 461–464.

Riechert SE, Hedrick AV. 1990. Levels of predation and genetically based antipredator behaviour in the spider, *Agelenopsis aperta*. Animal Behaviour. 40: 679–687.

Robledo-Ospina LE, Escobar-Sarria FE, Troscianko J, Rao D. 2017. Two ways to hide: predator and prey perspectives of disruptive coloration and background matching in jumping spiders. Biological Journal of the Linnean Society. 122: 752–764.

Rota J, Wagner DL. 2006. Predator mimicry: metalmark moths mimic their jumping spider predators. PLoS ONE. 1: e45

Ruxton GC. Sherratt TN, Speed MP. 2004. Avoiding Attack. Oxford University Press: Oxford (UK).

Ryan MJ. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. Oxford Surveys in Evolutionaty Biology. 7: 157–195.

Schatz GC, Ratner MA. 1993. Quantum Mechanics in Chemistry. Prentice Hall: New Jersey (NY).

Schmalhofer VR. 2000. Diet-induced and morphological color changes in juvenile crab spiders (Araneae, Thomisidae). Journal of Arachnology. 28: 56–60.

Schwarz GE. 1978. Estimating the dimension of a model. Annals of Statistics. 6: 461–464.

Sexton O. 1964. Differential predation by the lizard, *Anolis carolinenis*, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. Animal Behaviour. 12: 101–110.

Shamble PS, Hoy RR, Cohen I, Beatus T. 2017. Walking like an ant: a quantitative and experimental approach to understanding locomotor mimicry in the jumping spider

Myrmarachne formicaria. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 284: 20170308.

Sherratt TN, Peet-Paré CA. 2017. The perfection of mimicry: an information approach. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 372: 20160340.

Skorupski P, Döring TF, Chittka L. 2007. Photoreceptor spectral sensitivities in island and mainland populations of the bumblebee, *Bombus terrestris*. Journal of Comparative Physiology. A. 193: 485–494.

Smith JM, Harper D. 2003. Animal Signals. Oxford University Press: New York (NY).

Sobczak JF, Loffredo APS, Penteado-Dias AM, Gonzaga MO. 2009. Two new species of *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) with notes on their spider hosts and behaviour manipulation. Journal of Natural History. 43: 2691–2699.

Sokal RR, Rohlf FJ. 1994. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Third edition. W. H. Freeman and Company: New York (NY).

Souza HS. 2013. Biologia e ecologia de *Eustala taquara* (Keyserling, 1892), (Araneae, Araneidae) na Serra do Japi, Jundiaí - SP, Brasil. [Dissertação] Mestrado em Biologia Animal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.

Souza HS, Messas YF, Gonzaga MO, Vasconcellos-Neto J. 2015. Substrate selection and spatial segregation by two congeneric species of *Eustala* (Araneae: Araneidae) in southeastern Brazil. Journal of Arachnology. 43: 59–66.

Spaethe J, Tautz J, Chittka L. 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences. 98: 3898–3903.

Speed MP. 1999. Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. Evolutionary Ecology. 13: 755–776.

Stevens M, Párraga CA, Cuthill IC, Partridge JC, Troscianko TS. 2007. Using digital photography to study animal coloration. Biological Journal of Linnean Society. 90: 211–237.

Stevens M, Merilaita S. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 364: 423–427.

Stevens M, Merilaita S. 2011. Animal Camouflage: Mechanisms and Function. Cambridge University Press: Cambridge (UK).

Stevens M, Ruxton GD. 2012. Linking the evolution and form of warning coloration in nature. Proceedings of the Royal Society B. 279: 417–426.

Stoddard MC, Prum RO. 2008. Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: a phylogenetic analysis of new world buntings. American Naturalist. 171: 755–776.

Symula R, Schulte R, Summers K. 2001. Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. Proceedings of the Royal Society B. 268: 2415–2421.

Théry M, Casas J. 2002. Visual systems: predator and prey views of spider camouflage. Nature. 415: 133–133.

Théry M, Debut M, Gomez D, Casas J. 2005. Specific color sensitivities of prey and predator explain camouflage in different visual systems. Behavioral Ecology. 16: 25–29.

Théry M, Casas J. 2009. The multiple disguises of spiders: web colour and decorations, body colour and movement. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 364: 471–480.

Théry M, Insausti TC, Defrize J, Casas J. 2011. The multiple disguises of spiders. *In:* Stevens M & Merilaita S (eds.) *Animal camouflage: from mechanisms and function*. Cambridge University Press: Cambridge (UK). pp. 254–274.

Troje N. 1993. Spectral categories in the learning behavior of blowflies. Journal of Natural Sciences C. 48: 96–104.

Troscianko J, Stevens M. 2015. Image calibration and analysis toolbox – a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. Methods in Ecology and Evolution. 6: 1320-1331.

Tso IM. 1996. Stabilimentum of the garden spider *Argiope trifasciata*: a possible prey attractant. Animal Behaviour, 52: 183-191.

Tso IM, Tai PL, Ku TH, Kuo CH, Yang EC. 2002. Colour-associated foraging success and population genetic structure in a sit-and-wait predator *Nephila maculata* (Araneae: Tetragnathidae). Animal Behaviour. 63: 175–182.

Tso IM, Liao CP, Yang EC. 2004. Colourful orb-weaving spiders, *Nephila pilipes*, through a bee's eyes. Journal of Experimental Biology. 207: 2631–2637.

Tso IM, Liao CP, Huang RP, Yang EC. 2006. Function of being colorful in web spiders: attracting prey or camouflage yourself? Behavioral Ecology. 17: 606–613.

Uetz GW, Boyle J, Hieber CS, Wilcox RS. 2002. Antipredator benefits of group living in colonial web-building spiders: the "early warning" effect. Animal Behaviour. 63: 445–452.

Vanderhoff EN, Byers CJ, Hanna CJ. 2008. Do the color and pattern of *Micrathena gracilis* (Araneae: Araneidae) attract prey? Examination of the prey attraction hypothesis and crypsis. Journal of Insect Behaviour. 21: 469–475.

Vasconcellos-Neto J, Gonzaga MO. 2000. Evolução de padrões de coloração em artrópodes. *In:* Martins RP, Lewinsohn TM, Barbeitos MS (eds.) *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. Viii. PPGE-UFRJ: Rio de Janeiro (RJ). pp. 337–370.

Vasconcellos-Neto J, Messas YF, Souza HS, Villanueva-Bonilla G, Romero GQ. 2017. Spider-Plant Interactions: An Ecological Approach. *In*: Viera C, Gonzaga MO (eds.) *Behaviour and Ecology of Spiders: contributions from the Neotropical Region*. Springer International Publishing: Cham (CH). pp. 165-214.

Vieira C. 2015. Evolução de fluorescência, cripsia e comportamentos em aranhas Thomisidae sobre flores. [Tese] Doutorado em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.

Vieira C, Ramires EN, Vasconcellos-Neto J, Poppi RJ, Romero GQ. 2017. Crab spider lures prey in flowerless neighborhoods. Scientific Reports. 7: 9188.

Viera C, Gonzaga MO. 2017. Behaviour and Ecology of Spiders: contributions from the Neotropical Region. Springer International Publishing: Cham (CH).

Vorobyev M, Osorio D, Bennet ATD, Marshall NJ, Cuthill IC. 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. Journal of Comparative Physiology A. 183: 621–633

Vukusic P, Hooper I. 2005. Directionally controlled fluorescence emission in butterflies. Science. 310: 1151.

Wanless FR. 1978. A revision of the spider genera *Belippo* and *Myrmarachne* (Araneae: Salticidae) in the Ethiopian region. Bulletin of the British Museum (Natural History). 33: 1–139.

White TE, Kemp DJ. 2016. Color polymorphic lures target different visual channels in prey. Evolution. 70: 1398–1408.

White TE, Dalrymple RL, Herberstein ME, Kemp DJ. 2017. The perceptual similarity of orb-spider prey lures and flower colours. Evolutionary Ecology. 31: 1–20.

Wiklund C, Jarvi T. 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds; a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. Evolution. 36: 998–1002.

Williams P. 2007. The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. Biological Journal of the Linnean Society. 92: 97–118.

Wilson JS, Williams KA, Forister ML, von Dohlen CD, Pitts JP. 2012. Repeated evolution in overlapping mimicry rings among north American velvet ants. Nature Communications. 3: 1272.

Wilson JS, Jahner JP, Forister ML, Sheehan ES, Williams KA, Pitts JP. 2015. North American velvet ants form one of the world's largest known Müllerian mimicry complexes. Current Biology. 25: 704–706.

Wise DH. 1993. Spiders in ecological webs. First Edition. Cambridge University Press. New York (NY).

World Spider Catalog. 2018. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at http://wsc.nmbe.ch, version 18.0, accessed on 29/05/2018.

Zar JH. 1998. Biostatistical analysis. Prentice-Hall: Englewood Cliffs (NJ).

Zschokke S, Herberstein ME. 2005. Laboratory methods for maintaining and studying web-building spiders. Journal of Arachnology. 33: 205–213.

Zurek DB, Cronin TW, Taylor LA, Byrne K, Sullivan M, Morehouse NI. 2015. Spectral filtering enables trichromatic vision in colorful jumping spiders. Current Biology. 25: 403–404.

ANEXOS

COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br

DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada "***Camuflagem, mimetismo e reflexão de raios ultravioletas em aranhas***", desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: _____
Nome do(a) aluno(a): Yuri Fanchini Messas

Assinatura: _____
Nome do(a) orientador(a): João Vasconcellos Neto

Data: 05/09/2018

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Camuflagem, mimetismo e reflexão de raios ultravioletas em aranhas**, não infringem os dispositivos da Lei n.° 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 05/09/2018

Assinatura : (Yuri F. Messas
Nome do(a) autor(a): **Yuri Fanchini Messas**
RG n.° 46.002.618-5

Assinatura :
Nome do(a) orientador(a): **João Vasconcellos Neto**
RG n.° 6.014.723-4