

Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Programa de Pós-Graduação em Biologia
Dissertação de Mestrado

Claudia Sabrina Spindler

Padrão espacial e temporal no investimento reprodutivo em aranhas
doadoras de presentes nupciais do gênero *Paratrechalea* Carico, 2005
(Araneae, Trechaleidae)

Orientador: Everton Nei Lopes Rodrigues
Co-Orientador: Luiz Ernesto Costa-Schmidt

São Leopoldo
Julho de 2015

Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Programa de Pós-Graduação em Biologia
Dissertação de Mestrado

Claudia Sabrina Spindler

Padrão espacial e temporal no investimento reprodutivo em aranhas doadoras de presentes nupciais do gênero *Paratrechalea* Carico, 2005 (Araneae, Trechaleidae)

Dissertação apresentada como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Conservação e Manejo de Ecossistemas e de Vida Silvestre, pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia da Universidade do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS

Orientador: Everton Nei Lopes Rodrigues
Co-Orientador: Luiz Ernesto Costa-Schmidt

São Leopoldo
Julho de 2015

B857p

Spindler, Claudia Sabrina

Padrão espacial e temporal no investimento reprodutivo em aranhas doadoras de presentes nupciais do gênero *Paratrechalea Carico*, 2005 (Araneae, Trechaleidae) / Claudia Sabrina Spindler. -- 2015.
59 f. : il. ; 30cm.

Inclui dois artigos: "Gradiente espacial atuando no conflito sexual em duas espécies de aranhas com presentes nupciais (Araneae; Trechaleidae)" e "Investimento diferencial em presentes nupciais associado à honestidade do sinal".

Dissertação (mestrado) -- Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Programa de Pós-Graduação em Biologia, São Leopoldo, RS, 2015.

Orientador: Prof. Dr. Everton Nei Lopes Rodrigues. Coorientador: Prof. Dr. Luiz Ernesto Costa-Schmidt.

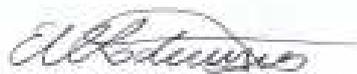
1. Aracnídeo - Zoologia. 2. Alimentação nupcial - Aracnídeo. 3. Condição corporal - Aracnídeo. 4. Investimento reprodutivo - Aracnídeo. 5. Seleção sexual - Aracnídeo. I. Título. II. Rodrigues, Everton Nei Lopes. III. Costa-Schmidt, Luiz Ernesto.

CDU 595.44

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
Área de Concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre

A dissertação intitulada "Padrão espacial e temporal no investimento reprodutivo em aranhas doadoras de presentes nupciais do gênero *Paratrechalea* Carico, 2005 (Araneae, Trechaleidae)", elaborada por Cláudia Sabrina Spindler, foi julgada adequada e aprovada por todos os membros da Banca Examinadora, para obtenção do título de MESTRE EM BIOLOGIA, com área de concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre.

Membros da Banca Examinadora da Dissertação:



Prof. Dr. Everton Nel Lopes Rodrigues, orientador - Universidade do Vale do Rio dos Sinos.



Profa. Dra. Maria José Albo - Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable.



Prof. Dr. Nicolás Oliveira Mega - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Fundo Padre Milton Valente de Apoio Acadêmico;

À equipe técnica da FEPAGRO - Litoral Norte, representada por Rodrigo Favreto, Juliano Bertoldo, Raquel Silva, Orlando Oliveira e Antônio Fagundes, pela infraestrutura e receptividade;

A todos os professores do PPG - Biologia da Unisinos, em especial à professora Maria Virgínia Petry pela amizade e incentivo, sem o qual eu não teria participado do processo seletivo em 2013/2, aos meus orientadores professora Larissa Rosa de Oliveira e professor Everton Nei Lopes Rodrigues, pela oportunidade de desenvolver projetos junto aos seus laboratórios;

Aos professores Uwe Horst Schulz, Victor Hugo Valiati e Alexandro Marques Tozetti por gentilmente terem aceito integrar minhas bancas de qualificação e da disciplina de Seminários de Pesquisa I, e novamente ao professor Victor Hugo Valiati, em seu papel de coordenador, pelos aconselhamentos;

Ao meu paciente e empenhado co-orientador Luiz Ernesto Costa-Schmidt, que se fez presente em todos os campos, assim como em todas as etapas de elaboração e execução do projeto que deu origem a esta dissertação, a quem faço questão de chamar de Professor, em função de seus grandes e valiosos ensinamentos que certamente levarei para minha vida pessoal e profissional, e que vão de encontro à missão desta instituição de ensino em promover a formação integral da pessoa humana;

Aos meus ajudantes de campo: Janine da Silva Demenighi, Elaine Terezinha Spindler e Alexandre Kuhn;

Ao casal Leonira e Mathias Dalpiaz pelo acolhimento em Maquiné;

Ao amor da minha vida Alexandre Kuhn, que enfrentou comigo o desafio deste mestrado e por estar sempre “ombro no ombro”;

À minha família: meus pais Enio Adão Spindler e Elaine Terezinha Spindler, minhas irmãs Andrea Samile Spindler e Ana Lucia Spindler por acreditarem na minha capacidade e me estimularem, aos meus sogros: Norberto Kuhn e Marli Ritter Kuhn pelas palavras positivas e orações, e ao meu cunhado Norberto Kuhn Junior pelas dicas sobre metodologia;

Aos amigos: Patrícia Espindola Michel, Clementina Dieter, Darci Feijó Neto, Leonardo Francisco Stahnke e Janine da Silva Demenighi por torcerem por mim;

À psicóloga e amiga Carmen Ackerler Fuga que me acompanhou nesta caminhada;

Aos amigos “do montanhismo” pela parceria e compreensão nos momentos de ausência;

Aos alunos, à direção e aos amigos do Colégio Sinodal da Paz, pela compreensão nos momentos de aflição, de conflito de horários das minhas aulas com os dias de saídas a campo, e pela ausência no ano letivo de 2015;

Aos amigos do Laboratório de Diversidade e Sistemática de Arachnida.

RESUMO

A otimização do sucesso reprodutivo de um indivíduo tem como base as demandas conflitantes entre os diferentes componentes de sua história de vida, onde as decisões em investimento diferencial em reprodução ou manutenção das condições fisiológicas estão sob a pressão de fatores que definem a direção e intensidade da seleção sexual. Presentes nupciais alimentares constituem uma forma de investimento diferencial em reprodução por parte dos machos, onde a decisão entre consumir (manutenção fisiológica) ou direcionar o alimento para um contexto reprodutivo são definidas por fatores ecológicos locais e pelas condições fisiológicas dos indivíduos. Pouco se sabe sobre como estas decisões variam ao longo da estação reprodutiva de uma população, sendo este o principal objetivo desta dissertação. A partir de uma abordagem amostral em campo, investiguei como os machos de duas espécies de aranhas do gênero *Paratrechalea* Carico, 2005 modulam seus investimentos em presentes nupciais ao longo de uma estação reprodutiva, observando as consequências deste investimento em termos do uso diferencial do habitat em relação aos demais indivíduos adultos, bem como no surgimento de estratégias alternativas quanto à intensidade de investimento nos presentes. Os resultados indicaram a existência de uma segregação espacial definida pelo grau de investimento reprodutivo de machos e fêmeas, onde machos em atividade de busca de parceiras e fêmeas em atividade de cuidado maternal compartilham os mesmos gradientes. Este cenário foi interpretado como uma resposta adaptativa das fêmeas em obter uma fonte extra de energia, gerando custos aos machos por conta da perda do investimento em um alimento nupcial em uma interação que não resulta em cópula. Em termos das flutuações temporais no investimento em alimentos nupciais, a probabilidade de ocorrência de presentes de alta qualidade (presentes nutritivos) flutuou ao longo dos meses, porém sem seguir o padrão de investimento terminal esperado. Já os presentes de baixa qualidade (presentes simbólicos) foram constantemente expressos ao longo dos meses de amostragem, corroborando a interpretação de que presentes simbólicos constituam uma estratégia alternativa nas populações destas espécies.

Palavras-chave: alimentação nupcial; condição corporal; conflito sexual; investimento reprodutivo; seleção sexual;

ABSTRACT

The reproductive success of an individual is optimized following trade-off constraints among its life-history components, where the decision to invest into reproduction or maintenance is influenced by selective pressures that defines the direction and intensity of sexual selection. Nuptial feeding represents a reproductive investment by the males, and the fate of an edible item in terms of consumption (physiological maintenance), or reproduction are defined by ecological factor and by the animals' physiological condition. The main goal of this dissertation was to investigate how such decisions varies along the reproductive season of a population. Based on a field sample procedure, I investigated how males from two spider species from the *Paratrechalea* Carico, 2005 genus adjust their investments in nuptial feeding along their reproductive season, observing the consequences of such investment in terms of males' habitat dispersion in relation to other adult categories, and in terms of the occurrence of alternative strategies regarding the nuptial feeding quality. There is a spatial segregation defined by the amount of reproductive investment for both males and females, where males during mate search and females during maternal care shared the same areas. I interpreted this pattern as an adaptive reaction by the non-receptive females in order to gain an extra source of energy, leading to energetic and reproductive costs for the males by wasting their nuptial gifts in a non-sexual interaction. Regarding the nuptial feeding investment along the reproductive season, the probability of occurrence of a high quality nuptial gift (nutritive gifts) showed strong fluctuations along the season, but such changes were not related to an expected pattern of terminal investment. However, the investment rules regarding low quality nuptial gifts (token gifts) were constant over time, corroborating the hypothesis that deceptive gifts constitutes an alternative strategy for those species.

Key words: body condition; nuptial feeding; reproductive investment; sexual selection; sexual conflict

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	<u>03</u>
RESUMO	<u>45</u>
ABSTRACT	<u>56</u>
INTRODUÇÃO GERAL	<u>89</u>
Comportamento como tomada decisão	<u>89</u>
Seleção Sexual.....	<u>910</u>
Investimento terminal	<u>1011</u>
Presentes nupciais como estratégia reprodutiva	<u>1011</u>
Classificação dos presentes nupciais	<u>1112</u>
Interpretação adaptativa dos presentes nupciais	<u>1112</u>
Presentes nupciais como fonte de informação	<u>1213</u>
Condição fisiológica e o investimento em presentes nupciais	<u>1314</u>
O modelo <i>Paratrechalea</i> Carico, 2005	<u>1415</u>
Aspectos reprodutivos de <i>Paratrechalea</i>	<u>1516</u>
OBJETIVOS / HIPÓTESES	<u>1819</u>
CAPÍTULO I	<u>2021</u>
Gradiente espacial mediando o conflito sexual em duas espécies de aranhas com presentes nupciais (Araneae; Trechaleidae)	<u>2021</u>
Resumo	<u>2021</u>
Introdução.....	<u>2122</u>
Material e métodos.....	<u>2324</u>
Descrição da área de estudo e delineamento amostral.....	<u>2324</u>
Procedimento de análise e previsões das hipóteses avaliadas	<u>2627</u>
Resultados.....	27
Discussão	28
Dinâmica do conflito sexual mediado pelos presentes nupciais.....	30
Considerações finais	31
Agradecimentos.....	<u>3132</u>
Referências	32

CAPÍTULO II.....	3435
Investimento diferencial em presentes nupciais associado à honestidade do sinal.....	<u>3435</u>
Resumo.....	<u>3435</u>
Introdução.....	<u>3536</u>
Material e métodos.....	<u>3738</u>
Descrição da área de estudo.....	<u>3738</u>
Amostragem dos indivíduos.....	<u>3738</u>
Análise da condição corporal.....	39
Análise temporal do investimento reprodutivo.....	<u>3940</u>
Sobre as frequências de ocorrência.....	<u>3940</u>
Sobre o efeito das condições individuais no investimento reprodutivo.....	<u>4041</u>
Pacotes de análise.....	<u>4041</u>
Resultados.....	<u>4041</u>
Sobre as frequências de ocorrência.....	<u>4041</u>
Sobre o efeito das condições individuais no investimento reprodutivo.....	<u>4142</u>
Sobre as razões de chances.....	<u>4344</u>
Discussão.....	<u>4445</u>
Manutenção de presentes simbólicos em uma população.....	<u>4546</u>
Agradecimentos.....	<u>4546</u>
Referências.....	47
COMENTÁRIOS GERAIS.....	50
O que aprendemos com o Capítulo I.....	50
O que aprendemos com o Capítulo II.....	51
Integração das evidências apresentadas.....	51
Perspectivas e direções futuras.....	52
Influência do contexto social na dinâmica temporal do investimento reprodutivo.....	52
Testes de premissas do Capítulo I.....	53
REFERÊNCIAS.....	54

INTRODUÇÃO GERAL

A presente dissertação tem como marco teórico os domínios da Ecologia Comportamental, onde destaco a teoria da Seleção Sexual como elemento central para os objetivos propostos. A Ecologia Comportamental tem como base o estudo das estratégias adotadas pelos indivíduos de uma espécie visando a otimização da sua performance em seus componentes de história de vida. Entre tais componentes, destaco aqueles vinculados à sobrevivência, à busca por recursos (alimentos, refúgios) e à reprodução. A otimização de cada um destes componentes não ocorre de maneira independente dos demais: todos estão correlacionados, onde as decisões adotadas em um contexto, seguramente, afetam os cenários de decisões para os outros componentes.

A questão central deste trabalho diz respeito à variação nos padrões de decisão de investimento reprodutivo ao longo do tempo de vida adulta dos indivíduos de uma população. Como organismo modelo utilizei aranhas das espécies *Paratrechalea azul* Carico, 2005 e *Paratrechalea ornata* (Mello-Leitão, 1943) (Araneae, Trechaleidae), espécies onde os machos oferecem uma presa envolta em seda como forma de presente nupcial para a fêmea (Costa-Schmidt *et al.* 2008).

Ao longo desta introdução geral pretendo indicar as bases conceituais que sustentam meus argumentos, destacando as definições que julgo serem cruciais para o entendimento do marco teórico. Algumas definições são apresentadas como notas de rodapé, visando uma melhor fluidez da leitura do texto. Logo após esta seção, apresento dois capítulos que sintetizam as evidências centrais decorrentes das minhas atividades de pesquisa, contextualizando a relação dos padrões observados com o marco teórico. Por fim, apresento uma breve discussão geral, apontando como a análise integrada dos dados de cada capítulo da dissertação pode oferecer um melhor entendimento sobre o sistema de estudo.

Comportamento como tomada decisão

A otimização do sucesso reprodutivo líquido de um indivíduo é o elemento central na resolução das demandas conflitantes entre os componentes de sua história de vida (Boggs 1995, 2009). A teoria da alocação diferencial de recursos (Boggs 2009) prevê que as decisões individuais relacionadas ao investimento em reprodução sejam contrabalançadas com as demandas em termos de sobrevivência e manutenção das funções fisiológicas dos indivíduos (Magrath & Komdeur 2003;

Boggs 2009; Morehouse *et al.* 2010), uma vez que os recursos disponíveis para os indivíduos de uma população são usualmente limitados.

O contexto ecológico/evolutivo nos quais os indivíduos estão imersos definem situações de demandas conflitantes¹ entre os componentes da história de vida dos indivíduos. Estes componentes da história de vida, tais como mecanismos fisiológicos de aquisição e alocação de recursos e de variação do investimento parental e manutenção fisiológica, refletem as respostas fenotípicas individuais às pressões dos diferentes ambientes (Ricklefs & Wikelski 2002; Boggs 2009).

Seleção Sexual

Seleção Sexual é uma força evolutiva que favorece, entre outros investimentos, também aqueles em caracteres que aumentam as chances de fertilização de um indivíduo, e emerge por conta do acesso limitado aos gametas do sexo oposto devido à competição com membros do mesmo sexo (Jennions & Kokko 2010). Existem dois mecanismos pelos quais a seleção sexual pode operar: a competição intrasexual e a escolha intersexual (Trivers 1972; Andersson 1994). Ambos mecanismos atuam conjuntamente ao longo do processo reprodutivo de uma espécie, tanto nos estágios pré-copulatórios como nos pós-copulatórios (Parker 1970; Andersson 1994; Eberhard 1996; Davies *et al.* 2012). O tipo de mecanismo adotado por cada sexo, bem como a intensidade de sua expressão, depende do contexto ecológico/evolutivo experimentado pelas populações de uma espécie (Trivers 1972; Andersson 1994; Jennions & Kokko 2010; Davies *et al.* 2012), o que consequentemente envolve a otimização frente às demais demandas intrínsecas dos indivíduos.

Especificamente em relação à competição intrasexual, esta é usualmente adotada pelo sexo com menor participação em termos de investimento parental² e que tenha maiores restrições no acesso aos indivíduos do sexo oposto (Trivers 1972; Kokko & Jennions 2008). Muito embora as interações agonísticas sejam as formas mais representativas da competição por parceiros, a competição intrasexual pode se dar por meios indiretos, como no caso da competição desordenada, que se manifesta através do surgimento de estratégias que otimizem a obtenção e/ou acesso aos recursos limitantes (Andersson 1994). Assim, estratégias reprodutivas adotadas pelos machos que resultem em um maior sucesso de acasalamento se enquadram perfeitamente dentro deste cenário de competição desordenada, especialmente em situações onde há limitações na disponibilidade de parceiros na população.

¹ Do inglês *trade-off*.

² Investimento parental: todo e qualquer investimento realizado pelos pais que incrementa o valor adaptativo de um descendente às custas da formação de novos descendentes (Trivers 1972; Anderson 1994).

Investimento terminal

As pressões seletivas enfrentadas ao longo do período reprodutivo de uma espécie dificilmente são constantes, onde as decisões individuais devem responder a tais mudanças de maneira otimizada (Svensson *et al.* 2009; Wacker *et al.* 2013). Investimentos em reprodução demandam custos que dependem, por exemplo, da disponibilidade de nutrientes, sendo que a alocação deste recurso deve ser distribuída também entre o crescimento e a sobrevivência, gerando compensações entre os componentes da história de vida (Ricklefs & Wikelski 2002; Heinze & Schrempf 2012; Harrison *et al.* 2013). É surpreendente, no entanto, que a variação temporal nos padrões de investimento reprodutivo tenha sido pouco investigada (Svensson *et al.* 2009; Wacker *et al.* 2013), especialmente para espécies com uma fenologia bem definida e com uma distribuição heterogênea das oportunidades de reprodução. Em organismos que se reproduzem mais de uma vez na mesma estação reprodutiva, o balanço entre os custos e benefícios de características sexuais envolvidas na comunicação sexual podem variar de acordo com as condições ambientais e fisiológicas enfrentadas em cada evento reprodutivo (Svensson 2009).

Um conceito derivado da variação nas pressões seletivas de cunho reprodutivo é o chamado Investimento Terminal, que emerge quando o indivíduo sofre uma redução na expectativa reprodutiva futura em função da senescência, fazendo com que o esforço reprodutivo aumente na medida em que este se aproxima do final da vida (Clutton-Brock 1984; Pärt *et al.* 1992). Maiores esforços reprodutivos podem compensar o menor desempenho reprodutivo devido à senilidade (Win *et al.* 2013), podendo inclusive melhorar a sobrevivência dos filhotes (Clutton-Brock 1984). Quando o investimento em esforço reprodutivo é custoso, demandas conflitantes entre investir em eventos reprodutivos imediatos ou resguardar a energia para eventos futuros exigem decisões otimizadas do ponto de vista adaptativo, estabelecendo um cenário ecológico/evolutivo onde a melhor opção é a de aumentar o investimento no final da vida quando a probabilidade, de reprodução futura, torna-se baixa (Pärt *et al.* 1992; Win *et al.* 2013). Fatores ecológicos relacionados à disponibilidade de recursos alimentares podem acentuar a evolução de estratégias de investimento terminal, resultando no aumento do investimento reprodutivo mesmo quando não há alimento disponível (Krams *et al.* 2015).

Presentes nupciais como estratégia reprodutiva

Presentes nupciais consistem em itens com ou sem valor nutritivo oferecidos pelos machos para as fêmeas nas diferentes etapas do processo reprodutivo das espécies que expressam este comportamento (Vahed 1998; Lewis & South 2012). Além de serem uma característica sexualmente selecionada (Boggs 1995), o surgimento evolutivo dos presentes nupciais ocorreu de forma

independente em distintos clados animais, tais como aves (Mougeot *et al.* 2006), moluscos (Burela & Martín 2014), aracnídeos (Costa-Schmidt *et al.* 2008; Macias-Ordoñez *et al.* 2010; Nitzsche 2011) e insetos (Vahed 1998; Sakaluk 2000; LeBas & Hockham 2005).

Classificação dos presentes nupciais

A classificação proposta por Lewis & South (2012), também citada por Albo *et al.* (2013), segregava os presentes nupciais em dois grupos de acordo com sua origem de produção. O primeiro grupo agrega os presentes nupciais de origem endógena, usualmente derivados de secreções glandulares ou fluídos corporais do próprio indivíduo doador do presente. Um exemplo representativo deste tipo de presente nupcial é o espermatofilax transferido com o espermátóforo em alguns ortópteros, que consiste em uma massa proteica que é consumida pela fêmea durante a transferência de esperma do espermátóforo para dentro do trato reprodutivo da fêmea (Simmons *et al.* 1999). O segundo grupo contempla os de origem exógena, onde o material transferido é obtido diretamente no ambiente. Como exemplo desta categoria, destaca-se o oferecimento de presas recém capturada pelos machos de algumas aranhas (Costa-Schmidt *et al.* 2008; Albo *et al.* 2013).

Outra forma de classificação dos presentes nupciais diz respeito à forma como são absorvidos pelas fêmeas, sendo divididos em orais, genitais e transdermais (Lewis & South 2012). Os presentes orais incluem as secreções glandulares produzidas em diferentes partes do corpo dos machos (metanotais: Brown 1997; secreções salivares: Engqvist 2007; genitais: Macias-Ordoñez *et al.* 2010; Burela & Martín 2014), partes do corpo do macho (Boggs 1995; Fedorka & Mousseau 2002), bem como presas capturadas e oferecidas em um contexto reprodutivo (Nitzsche 1988, 2011; Costa-Schmidt *et al.* 2008). Os presentes nupciais absorvidos via trato genital referem-se aos espermátóforos (Simmons *et al.* 1999) e proteínas de fluido seminal (Boggs 1995). Já os transdermais abrangem casos envolvendo a transferência de dardos copulatórios (Koene & Chase 1998; Koene *et al.* 2013), implantação de espermátóforos intradérmicos (Hoving & Laptikhovsky 2007) e injeção de fluido seminal na hemocele (Alexandre *et al.* 2011).

Interpretação adaptativa dos presentes nupciais

Não restam dúvidas de que os presentes nupciais são uma expressão comportamental moldada diretamente pela ação da seleção sexual (Albo *et al.* 2013) e indiretamente pela seleção natural (Stålhandske 2001). Dentre as principais hipóteses adaptativas dos presentes nupciais, duas delas merecem maior destaque (Vahed 1998): (a) que os presentes nupciais correspondem a um

esforço de acasalamento por parte dos machos; (b) que os presentes nupciais correspondem a um investimento parental na qualidade da prole.

A interpretação adaptativa dos presentes nupciais como uma forma de esforço de acasalamento por parte dos machos já foi evidenciada em uma série de modelos (Boggs 1995; Stålhandske 2001; Albo & Costa 2010), onde os custos envolvidos na produção dos presentes nupciais são compensados por benefícios reprodutivos (Stålhandske 2001). Assim, ao oferecer vantagem aos machos em termos de aceitação pelas fêmeas e de maximização da duração da cópula, os presentes nupciais consistem em um investimento pré-zigótico. Tal investimento reflete em um aumento nas chances de acesso aos gametas do sexo oposto, bem como aumentando o tempo de cópula e conseqüentemente a transferência de material ejaculado para o trato reprodutivo da fêmea (Stålhandske 2001). Este último efeito é especialmente importante em sistemas poliândricos onde a ocorrência da competição espermática é provável (Boggs 1995; Vahed 1998; Costa-Schmidt 2015).

A hipótese dos presentes nupciais como um investimento parental tem como premissa que o nutriente transferido via presente é utilizado diretamente em benefício da prole, ou seja, constitui em um investimento pós-zigótico (Boggs 1995; Vahed 1998; Klein *et al.* 2013). Estes benefícios podem se manifestar pela maior quantidade de filhotes gerados e/ou pela maior qualidade dos mesmos (Vahed 1998). Neste contexto, o oferecimento dos presentes nupciais envolve uma alocação diferencial dos recursos transferidos por ambos os sexos, seja por parte do macho ao definir o que será transferido, seja pela fêmea ao decidir se alocará a energia recebida na prole ou na sua própria manutenção (Costa-Schmidt 2015).

Presentes nupciais como fonte de informação

Uma das funções mais amplamente difundidas dos presentes nupciais é de que sirvam como uma importante fonte de avaliação da qualidade do macho como parceiro (Taylor *et al.* 2014). Esta premissa tem efeitos mais expressivos naqueles sistemas onde o presente nupcial compõe parte do repertório de cortejo dos machos, ampliando assim sua participação no processo como um todo. A informação transmitida pelos presentes nupciais pode oferecer vantagens reprodutivas ao macho, ao favorecer sua aceitação durante o cortejo, permitindo que prossiga nas demais etapas do processo reprodutivo, passando pela cópula e culminando com a fecundação dos ovos da fêmea (Costa-Schmidt 2015).

Ao longo do processo de avaliação da qualidade do macho como parceiro sexual, a qualidade do presente nupcial é um fator que define parte do sucesso de acasalamento em muitos

sistemas (Albo *et al.* 2013). A qualidade do presente nupcial pode ser inferida por duas vias correlacionadas, que seria o tamanho e a quantidade de energia transferida. Destas duas, o tamanho é uma via mais direta de avaliação, pois independe do acesso inicial aos componentes do presente. O principal efeito do tamanho do presente nupcial em muitos sistemas é sua associação direta com o tempo de cópula (Klein *et al.* 2013), que por sua vez define grande parte da variação na quantidade de material espermático transferido (Klein *et al.* 2013).

Condição fisiológica e o investimento em presentes nupciais

Apesar do termo “condição” ser bastante utilizado na literatura especializada, as definições existentes são muito variadas (Clancey & Byers 2014), onde no marco teórico da ecologia comportamental o termo está implicitamente associado à definição quanto ao nível fisiológico do indivíduo. Este, por sua vez, pode determinar a expressão de uma característica comportamental utilizada como critério de escolha de parceiro, como, por exemplo, no caso das decisões de investimento na construção de presentes nupciais (Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014).

Características que envolvam algum tipo de sinalização sexualmente selecionada usualmente possuem um custo associado à sua emissão, de onde supõem-se uma relação direta entre o custo de expressão de um sinal e a qualidade do seu emissor (padrões de coloração corporal: Gawryszewski *et al.* 2012; Taylor *et al.* 2014; marcações ou sinais do corpo: Gburek 2014; estruturas corporais: Schmidt *et al.* 2013). Assim, a condição individual é um importante fator definindo a qualidade e/ou intensidade do sinal, que potencialmente influencia o sucesso de acasalamento do indivíduo (Albo *et al.* 2014, Macedo-Rego 2014, Taylor *et al.* 2014).

A hipótese de que a expressão de estratégias reprodutivas energeticamente custosas seja influenciada pela condição fisiológica dos indivíduos já foi demonstrada para uma série de comportamentos tipicamente expressos em um contexto sexual (Moya-Laraño *et al.* 2003, Taylor *et al.* 2014), o que também é corroborado para a produção de presentes nupciais (Albo *et al.* 2011a; Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014). Assim, as estratégias energeticamente custosas podem funcionar como um indicador honesto de boa condição, interferindo na evolução dos processos de escolha de parceiros (Zahavi 1975, Albo *et al.* 2011a; Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014).

O investimento em um presente nupcial por parte do macho envolve um custo energético grande, parte das vezes não quantificado, onde o grau de investimento está diretamente vinculado tanto pela classe de presente em questão (se endógenos ou exógenos), como pelas condições eco-fisiológicas do indivíduo. Por exemplo, em ambientes com uma acentuada limitação de recursos, os machos precisam definir onde irão investir suas reservas energéticas, sendo a principal

dicotomia o investimento em sobrevivência (manutenção corporal e fisiológica) ou em reprodução (Boggs 1995, Albo *et al.* 2009; Macedo-Rego 2014). Este investimento dicotômico caracteriza uma relação de demandas conflitantes entre diferentes componentes da história de vida do indivíduo, que tem como consequência a modulação do valor adaptativo do indivíduo na população (Boggs 2009). Em outras palavras, os machos podem investir uma menor quantidade de energia nos presentes nupciais a fim de destinar a energia restante em suas próprias necessidades fisiológicas, o que consequentemente pode limitar suas taxas de acasalamento (Boggs 1995).

Em cenários de escassez nutritiva, os machos podem reduzir os custos de produção do presente nupcial através da manipulação da qualidade do mesmo (Ghislandi *et al.* 2014). Esta potencial manipulação é mais provável quanto maior for a participação do macho na elaboração do presente, seja pela transferência de substâncias endógenas menos custosas (número variável de massa salivar: Engels & Sauer 2006) ou seja pela transferência de materiais exógenos de baixo valor nutricional (Albo *et al.* 2014; Ghislandi *et al.* 2014). Em alguns grupos de artrópodes, o oferecimento de presentes nupciais sem valor agregado garante aos machos sucesso de cópula, especialmente quando as fêmeas somente são capazes de avaliar a qualidade do presente após o início da cópula, muito embora a penalização frente a este engano possa ocorrer no período pós-copulatório (Bilde *et al.* 2007; Vahed 2007, Albo *et al.* 2013, Albo *et al.* 2014; Albo & Peretti 2015; Costa-Schmidt 2015).

O modelo *Paratrechalea* Carico, 2005

Paratrechalea Carico, 2005 (Araneae, Trechaleidae) é um gênero de aranhas neotropicais, de hábito semiaquático e prioritariamente noturno, que emergem de seus refúgios durante as horas crepusculares (Costa-Schmidt *et al.* 2008). Ocupam diferentes habitats conforme seu desenvolvimento ontogenético, sendo os jovens encontrados na zona ciliar de córregos e rios, e os adultos nas rochas ao longo destes mesmos cursos d'água (Silva *et al.* 2006; Costa-Schmidt *et al.* 2008). Sua distribuição está associada às bacias hidrográficas que percorrem as regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, além do Paraguai, Argentina e Uruguai (Carico 2005).

O gênero agrega nove espécies (World Spider Catalog 2015), dentre as quais destaco duas delas: *Paratrechalea ornata* (Mello-Leitão, 1943) e *Paratrechalea azul* Carico, 2005. Nestas espécies apresentam uma ampla sobreposição geográfica, sendo que ocorrem de forma sintópica na região nordeste do Estado do Rio Grande do Sul (Brasil). São morfologicamente crípticas em termos somáticos, onde a determinação é apenas possível através da análise da morfologia externa e/ou interna das genitálias de machos e fêmeas (Carico 2005; Silva *et al.* 2006; Costa-Schmidt & Araújo 2010). Quanto ao padrão das distribuições de tamanho corporal, *P. azul* é maior que *P. ornata*,

muito embora haja uma sobreposição parcial nas distribuições de tamanho destas duas espécies mesmo quando em sintopia (Costa-Schmidt & Araújo 2010). Outra característica morfológica marcante do gênero é a presença de um dimorfismo sexual nas quelíceras dos indivíduos adultos, onde os machos apresentam quelíceras mais robustas e avermelhadas do que as fêmeas (Costa-Schmidt & Araújo 2008).

Aspectos reprodutivos de Paratrechalea

Em relação a biologia reprodutiva de *Paratrechalea azul* e *P. ornata*, estas espécies apresentam uma fenologia reprodutiva estimada que vai de outubro à fevereiro (Costa-Schmidt & Machado 2012), muito embora não se conheça precisamente o grau de sincronia reprodutiva entre elas. Indivíduos adultos das duas espécies são encontrados em plena atividade sexual ao longo de todo o período fenológico comentado, mas é possível que ao longo desta janela fenológica ocorra uma distribuição diferenciada em termos de frequência de ocorrência das espécies. De qualquer maneira, encontros heteroespecíficos são frequentes em campo (Luiz Ernesto Costa-Schmidt, comunicação pessoal), gerando custos em termos de sobrevivência por conta da interferência reprodutiva (Costa-Schmidt & Machado 2012).

Uma característica bastante peculiar do gênero *Paratrechalea* diz respeito ao cortejo de suas espécies, onde os machos oferecem uma presa envolta em seda como forma de presente nupcial no estágio pré-copulatório (Costa-Schmidt *et al.* 2008), com potencial influência sobre os resultados dos processos pós-copulatórios (Albo & Peretti 2015; Costa-Schmidt 2015). Por este motivo, as espécies *P. azul* e *P. ornata* vem sendo alvo de vários estudos do ponto de vista comportamental, sendo um dos principais modelos biológicos onde a interpretação adaptativa dos presentes nupciais é investigada.

Da perspectiva dos machos de *Paratrechalea*, o oferecimento do presente nupcial é interpretado como uma forma de esforço de acasalamento (Albo & Costa 2010; Albo *et al.* 2013), pois confere ao macho uma maior atratividade (Albo & Costa 2010; Brum *et al.* 2012) e melhor qualidade de cópula em termos de tempo de transferência de esperma (Albo & Costa 2010; Klein *et al.* 2013). Da perspectiva das fêmeas, o aporte energético obtido através dos presentes nupciais é similar ao de uma presa capturada (Costa-Schmidt & Machado 2012), que pode ser especialmente importante em situações onde há uma restrição local na disponibilidade de presas, onde novas cópulas podem servir como moeda de troca para uma alimentação extra (Klein *et al.* 2013; Ghislandi *et al.* 2014).

Em termos de cuidado parental, *P. azul* e *P. ornata* seguem o padrão para grande parte das espécies de aranhas, onde as fêmeas executam algum tipo de cuidado maternal durante o período de maturação da ooteca (Foelix 2011). Além de transportar a ooteca aderida junto às fiandeiras durante todo o período de maturação, as fêmeas transportam sobre seu abdômen as ninfas recém eclodidas durante as primeiras semanas após a eclosão. Durante todo este período, que pode durar cerca de 25 dias (Luiz Ernesto Costa-Schmidt, comunicação pessoal), estas fêmeas deixam de compor o grupo de fêmeas sexualmente ativas, modificando assim a proporção de fêmeas receptivas na população.

O sistema de acasalamento em *Paratrechalea* é caracterizado pela poliginia por competição desordenada entre os machos (Macedo-Rego 2014) e pela poliandria entre as fêmeas (Klein *et al.* 2013). De acordo com a hipótese da alocação diferencial de recursos (Boggs 2009), a captura de uma presa por um macho adulto de *Paratrechalea* pode ser interpretada como um momento crucial em termos de alocação em reprodução ou manutenção (Albo *et al.* 2009; Albo *et al.* 2013). Mesmo que os presentes nupciais confirmem benefícios em termos reprodutivos, a decisão do macho em utilizar uma presa recém capturada para construir um presente nupcial é definida não apenas pelas condições ecológicas locais (presença de parceiros reprodutivos: Albo *et al.* 2009; presença de predadores: Costa-Schmidt & Machado 2012), mas especialmente pela sua condição fisiológica no momento de captura da presa (Albo *et al.* 2013; Macedo-Rego 2014).

Ao contrário de muitos grupos de aranhas onde os machos abandonam suas atividades de caça para dedicarem-se exclusivamente à busca de parceiras (Foelix 2011), os machos de *Paratrechalea* mantêm suas atividades de forrageio ao longo de toda a vida adulta. Mesmo que não hajam dados descrevendo como a condição dos machos desta espécie varia ao longo da estação reprodutiva em condições naturais, podemos partir da premissa que a condição do macho esteja mais vinculada às suas habilidades intrínsecas de capturar uma presa do que a um decaimento em sua condição em virtude do uso de suas reservas energéticas ao longo do tempo. Machos em boas condições seriam aqueles que apresentam habilidades de caça que permitem a eles atender as demandas energéticas de manutenção e reprodução quando necessário. Para os machos em condições ruins, suas habilidades mais restritas na captura de presas reforçaria a pressão seletiva sobre a decisão de investimento em manutenção ou reprodução, uma vez que o aporte de nutrientes ao longo da vida adulta destes indivíduos não deve ser suficiente para atender a estas duas demandas.

Machos em condições fisiológicas mais restritas podem adotar uma estratégia mista entre a recuperação fisiológica e o investimento na construção do presente nupcial, onde uma parcela do

corpo das presas capturadas são consumidas antes de envolvê-las em seda (Albo & Costa 2010; Brum *et al.* 2012; Albo *et al.* 2014). Apesar deste tipo de estratégia resultar em um presente nupcial de menor qualidade nutritiva, machos que adotam esta estratégia não são penalizados em termos de sucesso de cópula (Klein *et al.* 2013; Albo *et al.* 2014), muito embora existam evidências que sustentem a penalização do engodo em processos pós-copulatórios (Albo & Peretti 2015).

Um fator interessante nesta espécie é a modulação nos critérios de escolha de parceiros de acordo com a experiência sexual dos indivíduos encontrados em uma população (Klein *et al.* 2013). Em *P. ornata*, fêmeas virgens são menos seletivas quanto aos machos que as cortejam do que quando comparadas com fêmeas que já tenham copulado (Klein *et al.* 2013). Duas interpretações emergem deste padrão: a primeira seria justificada pela necessidade das fêmeas em acumular uma maior quantidade de energia nas fases que antecedem a oviposição, para que estejam energeticamente mais preparadas para a execução das atividades de cuidado maternal da espécie (Costa-Schmidt *et al.* 2008). A segunda interpretação associa o incremento nos critérios de escolha como uma estratégia de busca por parceiros com melhores condições fisiológicas (indiretamente genéticas) para suplantar em termos de paternidade os machos selecionados anteriormente. É importante ressaltar que apesar de prováveis, estas duas interpretações carecem de evidências diretas que suportem suas premissas.

A modulação dos critérios de escolha das fêmeas cria um cenário ecológico interessante, onde nas fases iniciais do período reprodutivo ocorra uma grande quantidade de fêmeas ainda virgens e menos seletivas, o que permitiria que mesmo os machos em piores condições possam ter sucesso de cópula. Esse cenário deve mudar ao longo do período reprodutivo, à medida em que o número de fêmeas já copuladas e mais criteriosas aumenta, fazendo com que os machos invistam grande parte de seu orçamento energético em esforço de acasalamento.

OBJETIVOS / HIPÓTESES

O ponto central da dissertação foi avaliar como o investimento reprodutivo dos machos flutua ao longo do período reprodutivo de uma espécie onde os machos expressam uma característica energeticamente custosa (presente nupcial) e onde as fêmeas apresentam critérios de escolha dinâmicos. Os padrões de investimento dos machos serão avaliados em relação às consequências no uso do habitat visando a otimização da aptidão dos indivíduos, bem como pelo surgimento de estratégias alternativas de investimento energético, baseadas nas restrições impostas pelas demandas conflitantes entre os diferentes componentes da história de vida (sobrevivência, forrageamento e reprodução).

Para o Capítulo I:

Hipótese: que o conflito sexual pré-copulatório a favor dos machos em sistemas que envolvam o uso de alimentação nupcial seja revertido a uma situação de conflito sexual pós-copulatório favorecendo as fêmeas, sendo ambos conflitos mediados pela transferência de um presente nupcial com potencial valor nutricional.

Previsões: caso o conflito pós-copulatório seja controlado pelos machos com presente nupcial, espera-se que eles tenham uma distribuição espacial disjunta em relação as fêmeas não receptivas, otimizando o encontro com fêmeas receptivas e diminuindo o risco de perder o investimento feito em uma estratégia energeticamente custosa. Por sua vez, se o conflito pós-copulatório seja controlado pelas fêmeas em atividades de cuidado maternal, estas deverão apresentar um padrão de distribuição que minimize o assédio por machos sem presente nupcial, mas que maximize o encontro com machos com presente nupcial, com o intuito de obter uma alimentação gratuita.

Para o Capítulo II:

Hipóteses: (1) que o investimento em uma estratégia reprodutiva energeticamente custosa (presentes nupciais) segue um padrão condizente com a hipótese do investimento terminal associado ao maior rigor nos critérios de escolha das fêmeas; (2) que a qualidade energética dos presentes nupciais varia de acordo com a condições fisiológica dos machos, resultando em estratégias de investimento alternativas (presentes nutritivos vs. presentes simbólicos).

Previsões: (1) que a frequência de machos encontrados com presentes nupciais em campo aumenta na medida em que se aproximam do final de suas estações reprodutivas; (2a) que o investimento em presentes de maior qualidade (nutritivos) estão diretamente associados à condição dos machos; (2b) que o investimento em presentes de baixa qualidade (simbólicos) seja inversamente relacionado com a condição corporal dos machos, uma vez que machos em má condição primeiramente se alimentarão da presa antes de alocar seus restos para a construção do presente.

CAPÍTULO I

Gradiente espacial atuando no conflito sexual em duas espécies de aranhas com presentes nupciais (Araneae; Trechaleidae)

Claudia Sabrina Spindler, Everton Nei Lopes Rodrigues & Luiz Ernesto Costa-Schmidt

Resumo

O balanço entre o esforço de acasalamento dos machos e o investimento maternal determinam parte da direção e intensidade do conflito sexual. Em sistemas envolvendo o oferecimento de presentes nupciais alimentares transferidos nas etapas iniciais do cortejo o resultado do conflito beneficia os machos, através da manipulação dos critérios de escolha das fêmeas e do controle do tempo de cópula. No entanto, em interações com fêmeas sexualmente não receptivas os machos podem arcar com custos elevados de perda do investimento no presente, conferindo vantagem às fêmeas pela aquisição de uma fonte de energia extra, especialmente se estas se encontram em atividades de cuidado maternal. A partir de uma abordagem amostral em campo, investigamos se as interpretações teóricas sobre conflito sexual têm algum suporte sobre o padrão de distribuição espacial de duas espécies de aranhas do gênero *Paratrechalea*. Machos de *Paratrechalea* oferecem alimentos nupciais às fêmeas, sendo que estas últimas apresentam comportamentos de cuidado maternal com potenciais custos em termos energéticos. Machos com presentes e fêmeas em cuidado maternal apresentaram uma distribuição espacial sobreposta ao longo de suas áreas de atividade, o que sugere uma vantagem às fêmeas em termos de ganhos energéticos através do roubo dos presentes. Fêmeas em atividade de cuidado maternal não são sexualmente receptivas, mas a possibilidade de obter benefícios diretos das interações com machos com presentes nupciais confere vantagens a elas, compensando os custos do assédio dos machos. Desta forma, interpretamos que em interações onde os indivíduos se encontram em momentos distintos do processo reprodutivo (machos: pré-copulatório; fêmeas: pós-copulatório), o conflito sexual passa a ser revertido a favor das fêmeas, o que pode ser interpretada como uma forma de resposta evolutiva nos moldes da coevolução sexual antagonista.

Palavras-chave: conjunto de acasalamento; cuidado parental; esforço reprodutivo; *Paratrechalea*; seleção sexual

Introdução

As diferenças de investimento reprodutivo entre os sexos vão muito além daquelas vinculadas à anisogamia (Andersson 1994), sendo o esforço de acasalamento e o investimento parental dois importantes componentes que determinam a direção e a intensidade da seleção sexual (Trivers 1972). O investimento diferencial dos sexos ao longo do processo reprodutivo dá origem ao conflito sexual, desencadeando uma série de estratégias comportamentais onde há a imposição dos interesses reprodutivos de um sexo, independente dos custos reprodutivos impostos ao outro sexo (Chapman *et al.* 2003; Albo *et al.* 2013).

Uma forma de investimento reprodutivo que está associada ao esforço de acasalamento é o oferecimento de presentes nupciais sob a forma de alimentos transferidos pelos machos às fêmeas – denominados por “alimentação nupcial” (Vahed 1998, 2007; Albo *et al.* 2013). As interpretações adaptativas da alimentação nupcial possuem uma íntima associação com o conflito sexual, pois conferem vantagens aos machos sobre o controle das decisões das fêmeas em etapas cruciais do processo reprodutivo (Albo & Costa 2010; Albo *et al.* 2014; Costa-Schmidt 2015). A alimentação nupcial influencia tanto o aumento das taxas de acasalamento dos machos, através da exploração da motivação ao forrageamento das fêmeas (Brum *et al.* 2012; Albo *et al.* 2013), como induz a inibição da receptividade das fêmeas à novas cópulas (Eberhard & Huber 2010), indicando que os presentes nupciais atuam como elementos centrais na mediação do conflito sexual favorecendo os machos (Albo *et al.* 2014).

Da perspectiva das fêmeas, o papel manipulador da alimentação nupcial por parte dos machos agrega benefícios indiretos à sua prole, assumindo que a característica manipuladora será herdada pelos seus descendentes, que serão assim igualmente manipuladores (Andersson 1994). A alimentação nupcial também pode agregar benefícios diretos em termos energéticos (Gwynne 2008), principalmente em sistemas de acasalamento poliândricos (Arnqvist & Nilsson 2000), atenuando os custos da manipulação sofrida pelos machos.

Em condições particulares onde a transferência do alimento nupcial é realizada em etapas pré-copulatórias, o conflito oriundo da manipulação dos machos pode ser invertido a favor das fêmeas, especialmente se a transferência do alimento não resultar em uma cópula (Albo *et al.* 2013; Costa-Schmidt 2015). Esta situação pode ser agravada caso o item seja oferecido a fêmeas não receptivas, como, por exemplo, fêmeas que estão fora do conjunto de acasalamento da população (do termo *mating pool*), as quais simplesmente exploram as habilidades dos machos em oferecer

alimentos nupciais em um contexto reprodutivo (Toft & Albo 2015). A receptividade de uma fêmea pode ser modulada por estratégias de controle à poliandria induzidos pelos machos (tampões copulatórios: Uhl *et al.* 2010; substâncias de inibição à receptividade: Poiani 2006), ou por demandas comportamentais vinculadas às atividades de cuidado parental (Kokko & Jennions 2008). Caso o assédio dos machos às fêmeas em cuidado maternal resulte em custos em termos reprodutivos, é esperado que haja uma reação por parte das fêmeas visando a atenuação do assédio (Darden & Croft 2008), que pode ser representado, por exemplo, pela obtenção de um alimento nupcial sem haver cópula.

Neste trabalho buscamos evidências que corroborem a hipótese de que o conflito sexual pré-copulatório a favor dos machos, em sistemas que envolvam o uso de alimentação nupcial, possa ser revertido a uma situação de conflito sexual pós-copulatório favorecendo as fêmeas, sendo ambos os conflitos mediados pela transferência de um presente nupcial com potencial valor nutricional.

Como modelo de estudo utilizamos as espécies de aranhas semiaquáticas *Paratrechalea azul* Carico, 2005 e *Paratrechalea ornata* (Melo-Leitão, 1943) (Araneae, Trechaleidae). Nestas espécies os machos oferecem uma presa envolta em seda como parte do repertório de cortejo (Costa-Schmidt *et al.* 2008), representando uma forma de esforço de acasalamento, dado o aumento nas taxas de aceitação por parte das fêmeas durante o cortejo (Albo & Costa 2010; Brum *et al.* 2012; Albo *et al.* 2013; Klein *et al.* 2013). O investimento na construção do presente nupcial pelos machos é custoso (Albo *et al.* 2011a; Albo *et al.* 2011b; Albo *et al.* 2013; Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014; Costa-Schmidt 2015), sendo mediado por pistas químicas que indicam a presença de fêmeas sexualmente ativas no ambiente (Albo *et al.* 2009). Após a construção do presente nupcial os machos iniciam a busca por uma parceira, transportando o presente em suas quelíceras (Costa-Schmidt *et al.* 2008).

Evidências robustas suportam a hipótese de que os machos exploram a motivação ao forrageio das fêmeas, aumentando suas taxas de aceitação durante o cortejo pré-copulatório (Brum *et al.* 2012). Nem todo o oferecimento de uma alimentação nupcial em *Paratrechalea* resulta em cópula, sendo frequentes os casos de roubos de presentes em estágios pré-copulatórios (Luiz Ernesto Costa-Schmidt, observação pessoal). Assim, espera-se que o macho direcione seus esforços na busca por fêmeas sexualmente receptivas (Macedo-Rego 2014), evitando encontros com fêmeas que estejam fora do conjunto de acasalamento.

Fêmeas de *Paratrechalea* são poliândricas (Albo & Costa 2010), onde a propensão de aceitação de um macho está diretamente associada à condição fisiológica da fêmea (Costa-Schmidt & Machado, dados não publicados). O cuidado maternal em *Paratrechalea* inicia com o transporte

da ooteca junto às suas fiandeiras durante o período de maturação das ninfas, e finaliza com o transporte das ninfas já eclodidas sobre o dorso do abdômen da fêmea após a eclosão (Carico 2005; Costa-Schmidt et al. 2008). Não se sabe se a presença da ooteca causa algum efeito prejudicial sobre o desempenho de forrageio das fêmeas, muito embora saibamos que fêmeas com ooteca mantidas em cativeiro são capazes de forragear (Luiz Ernesto Costa-Schmidt, observação pessoal). Para uma fêmea, o presente nupcial serve como critério de seleção dos parceiros (Albo *et al.* 2013) e como fonte extra de energia (Boggs 1995; Toft & Albo *et al.* 2015), que pode ser direcionada aos cuidados com a prole. Não há registros de cópulas envolvendo fêmeas com ooteca, muito embora observações casuais em campo tenham registrado cortejos bem sucedidos de machos com presentes às fêmeas com ooteca, resultando no roubo do presente por parte da fêmea (Luiz Ernesto Costa-Schmidt, observação pessoal). Esta descrição corrobora a ideia que em caso de assédio às fêmeas com ooteca, os machos podem arcar com os custos de doar seu presente nupcial sem obter uma cópula em troca, o que para as fêmeas representaria em um ganho em termos de uma refeição extra.

Dado o cenário exposto acima, observamos qual sexo estaria em vantagem neste contexto de conflito sexual, através da descrição do padrão de ocorrência de machos com presentes nupciais e fêmeas com ooteca ao longo de um gradiente de habitat para as duas espécies de *Paratrechalea*. Assumindo que o conflito pré-copulatório seja controlado pelos machos com presente nupcial, espera-se que eles tenham uma distribuição espacial disjunta em relação às fêmeas com ooteca, otimizando o encontro com as fêmeas receptivas e diminuindo o risco de perder o investimento feito em uma estratégia energeticamente custosa. Por sua vez, as fêmeas em atividades de cuidado maternal deverão apresentar um padrão de distribuição que minimize o assédio por machos sem presente nupcial, e otimize o encontro com os machos com presente nupcial, o que potencialmente resultaria na obtenção de uma alimentação gratuita.

Material e métodos

Descrição da área de estudo e delineamento amostral

As amostragens foram realizadas em um trecho de 200 m do Rio do Ouro, localizado na bacia do Rio Tramandaí, município de Maquiné, no litoral norte do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (29°35'06.7"S 50°16'57.3"W) (Figura 1.1). O Rio do Ouro, que forma meandros na Mata Atlântica, apresenta rápida oscilação em seu volume fluviométrico, resultante da pluviosidade acumulada ao longo do seu percurso, ocasionando, periodicamente, grandes enchentes. Realizamos neste local quatro expedições com frequência mensal entre os meses de outubro de

2014 e janeiro de 2015, onde foram amostrados indivíduos adultos de *P. azul* e *P. ornata* que estavam em atividade sobre as rochas nas margens do trecho de rio selecionado. Os meses de amostragem foram sobrepostos aos meses de maior atividade reprodutiva das espécies (Costa-Schmidt & Machado 2012). Devido aos hábitos noturnos de *Paratrechalea* (Costa-Schmidt *et al.* 2008), as coletas ocorreram aproximadamente 1h após o pôr do sol, a fim de padronizar o tempo disponível às aranhas para saírem de seus refúgios.



Figura 1.1 Foto aérea do trecho do Rio do Ouro (29°35'06.7"S 50°16'57.3"W), conforme disponibilizado pelo IBGE -Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (disponível em: <http://mapasinterativos.ibge.gov.br/sigibge/#idmap=LocalidadesDensidades2010>, acessado em 30/06/2015).

Como padronização do esforço amostral, em cada noite de amostragem estabelecemos de 7 a 10 transecções lineares, de 5 metros de comprimento cada, perpendiculares ao curso do rio. A distância entre duas transecções adjacentes era de aproximadamente 10 metros, evitando que o processo de amostragem em uma transecção interferisse na distribuição das aranhas nas demais transecções. Dois coletores amostraram todos os indivíduos adultos encontrados na transecção, que foram acondicionados em tubos individuais numerados para posterior determinação da espécie em laboratório. Cada coletor ficou responsável pela coleta dos indivíduos encontrados em uma área definida pela distância aproximada de 1 metro em cada lado da linha de demarcação da transecção, sendo assim, o esforço amostral total foi padronizado em 5 m²/coletor/transecção (Figura 1.2). Amostramos cada transecção em um total de 30 minutos, sendo 15 minutos cada coletor, tempo este suficiente para a vistoria completa da transecção. Um resumo dos dados obtidos pelas amostragens é apresentado na Tabela 1.1.

Tabela 1.1. Resumo dos dados obtidos nas amostragens do trecho de 200 metros do Rio do Ouro, ao longo dos meses de outubro de 2014 e janeiro de 2015, cujo esforço amostral foi de 30 minutos/transecção, onde consta: o número de transecções amostradas e o número de indivíduos adultos encontrados por espécie (n_{ind}) com os respectivos valores mínimos e máximos do número de indivíduos amostrados entre parênteses.

Mês	Transecções	n_{ind} (min. - máx.) <i>Paratrechalea azul</i>	n_{ind} (min. - máx.) <i>Paratrechalea ornata</i>
Outubro/2014	9	38 (1 - 16)	41 (0 - 16)
Novembro/2014	10	81 (2 - 24)	46 (0 - 10)
Dezembro/2014	9	89 (1 - 24)	24 (0 - 5)
Janeiro/2015	8	34 (0 - 11)	50 (3 - 19)

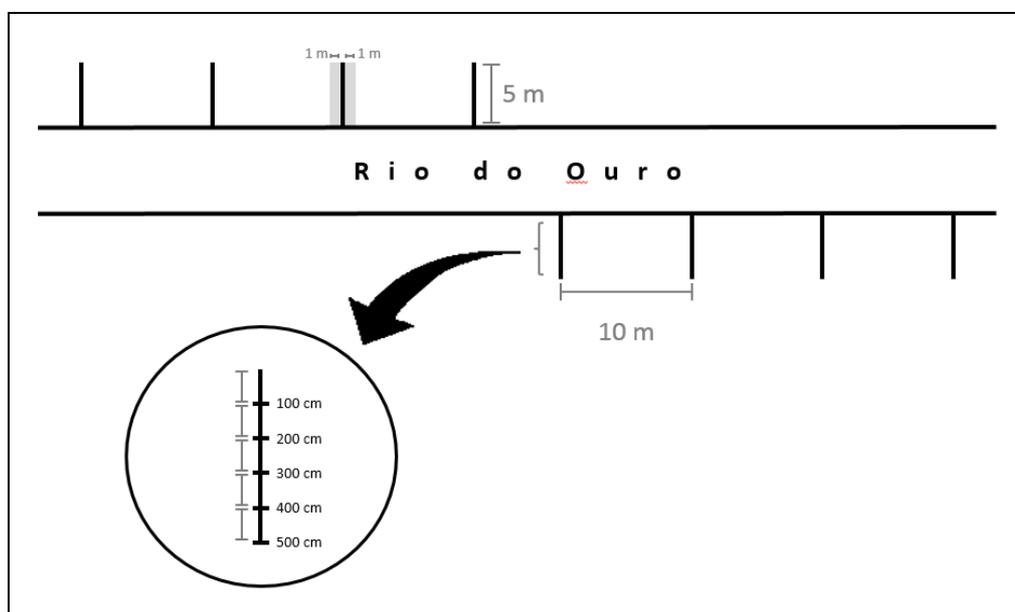


Figura 1.2. Esquema representando o desenho amostral com as transecções transversais e, em ampliação, o gradiente com as 5 parcelas ordenadas a cada 100 cm de distanciamento da margem do Rio.

Três fatores de classificação foram aplicados a cada indivíduo amostrado. O primeiro diz respeito à distância do indivíduo em relação à margem do rio, utilizando uma classificação de parcelas ordenadas de 100 cm de comprimento, conforme representado na Figura 1.2. Assim, cada transecção foi composta por cinco parcelas, onde a primeira delas contemplava os indivíduos amostrados entre 0 e 100 cm de distância da margem, e assim sucessivamente ao longo dos 5 m de comprimento da transecção. O segundo fator de classificação, denominado por *status*, foi composto pela interação do sexo dos indivíduos (macho e fêmea) com o grau de investimento reprodutivo. Para os machos, o investimento foi representado pela construção de um presente nupcial, que compõem parte do repertório de cortejo das espécies estudadas (Costa-Schmidt *et al.* 2008). Para as

fêmeas, o investimento se deu em termos de cuidado maternal, representado tanto pela presença de uma ooteca junto às fiandeiras ou pelo transporte das ninfas na porção distal do abdômen. Assim, o fator *status* é composto por quatro níveis: (1) macho sem presente nupcial, (2) macho com presente nupcial, (3) fêmeas sem ooteca/ninfas e (4) fêmeas com ooteca/ninfas. O terceiro fator de classificação diz respeito à identidade específica das aranhas, determinada através da análise da morfologia externa das genitálias dos indivíduos adultos (diagnoses descritas em Carico 2005 e Silva *et al.* 2006). Para proceder com a determinação específica, na manhã seguinte às coletas levamos os indivíduos amostrados ao Laboratório da FEPAGRO - Litoral Norte (Maquiné/RS), onde, com o auxílio de um estereomicroscópio, determinamos a espécie de cada indivíduo. Todos os animais foram soltos nos mesmos pontos de amostragem após a determinação de suas identidades específicas.

Procedimento de análise e previsões das hipóteses avaliadas

Utilizamos modelos lineares generalizados (GLM), com distribuição de Poisson, para testar o efeito dos fatores de classificação sobre a contagem do número de indivíduos ao longo do gradiente de distância em relação ao rio. A contagem do número de indivíduos amostrados foi organizada em uma tabela de contingência classificada pela espécie (dois níveis), pelo *status* (quatro níveis), e pela posição dos indivíduos em relação à margem do rio (cinco níveis). Uma vez que nossa hipótese de trabalho não tem uma relação explícita com a fenologia das espécies amostradas, optamos por desconsiderar a classificação das amostragens de acordo com o mês de amostragem. Todas as análises foram realizadas no ambiente de análise estatística R (R Core Team 2014), utilizando os pacotes “stats” (R Core Team 2014) e “phia” (Rosario-Martinez 2015).

A hipótese de trabalho prevê a permanência do termo de interação entre o *status* dos indivíduos em relação a posição deles ao longo do gradiente ambiental onde ocorreram as amostragens, porém por pressões seletivas diferentes, mas não excludentes. A primeira delas seria da perspectiva das fêmeas com ooteca, apresentando uma distribuição disjunta em relação aos machos sem presentes, visando minimizar os custos relativos ao assédio, sem excluir a possibilidade de encontros com machos com presente. Representando, assim, uma vantagem às fêmeas em termos de possibilidade de interações com roubo de presentes. A segunda pressão seletiva seria pela perspectiva dos machos, apresentando uma distribuição que otimize encontros com fêmeas receptivas. Evitando, desta maneira, fêmeas que estejam em atividades de cuidado maternal, corroborando a hipótese de vantagem aos machos na minimização dos riscos de perda do presente nupcial.

Iniciando pelo modelo saturado (Tabela 1.2), realizamos um procedimento de remoção de fatores de interação na busca de um modelo mais simplificado e com maior poder de explicação dos padrões observados. A decisão da permanência ou remoção do termo de interação foi realizada a partir da abordagem de seleção de modelos, tendo como critério a escolha daquele modelo que tivesse a menor redução na perda de informação para explicar a variação dos dados observados (Burnham *et al.* 2011). O critério de decisão foi realizado através da análise do critério de informação de Akaike (AIC), sendo o melhor modelo aquele que apresentasse o menor valor de AIC e, igualmente plausível, modelos com uma diferença de AIC menor que duas unidades.

Resultados

A partir da análise de seleção de modelos, aplicada nos dados resultantes de 18 horas de esforço amostral, constatamos que a distribuição dos indivíduos adultos de *Paratrechalea azul* e *P. ornata* esteja vinculada ao efeito independente da espécie e da interação entre a posição e o *status* dos indivíduos (Tabela 1.2, Figura 1.3 A, B). O efeito da interação é expresso em grande parte por conta da distribuição mais próxima à margem do rio de machos sem presente nupcial e fêmeas sem ooteca (Figura 1.3A, B). Com base nos resultados estatísticos inferimos uma tendência de que fêmeas com ooteca sejam mais abundantes na porção final das transecções (a partir dos 300 cm), sendo que machos com presente nupcial apresentaram uma distribuição mais homogênea ao longo de todo o gradiente investigado, para ambas as espécies (Figura 1.3A, B).

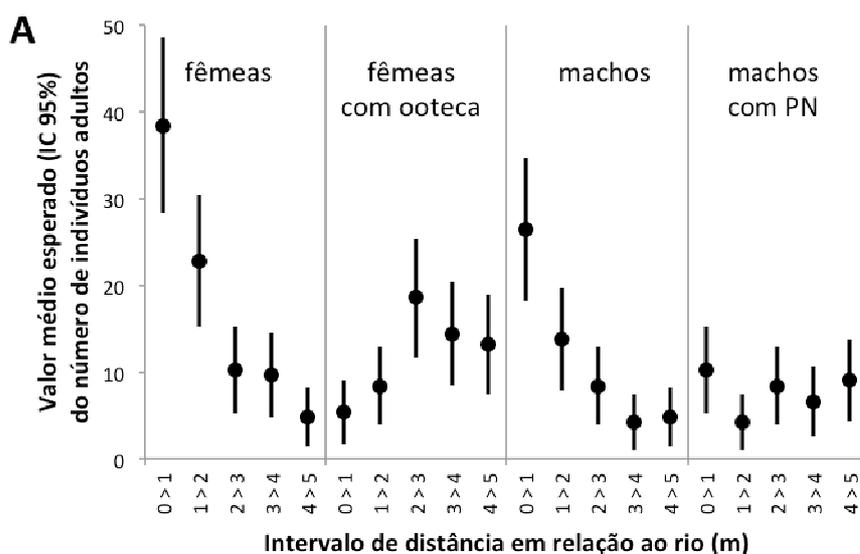
Tabela 1.2. Lista de modelos testados, com seus respectivos valores do índice de informação de Akaike (AIC) e a diferença do AIC de cada modelo (Δ AIC) em relação aquele de menor valor. Destaque em negrito ao modelo selecionado. Cont: contagem do número de indivíduos; Pos: posição ao longo do gradiente da transecção; Esp: espécie do indivíduo; *Status*: categoria de *status* do indivíduo.

Modelo	AIC	Δ AIC
Cont ~ Pos + Esp + Status + Pos:Status	215,50	-
Cont ~ Pos + Esp + Status + Pos:Status + Pos:Esp	220,58	5,09
Cont ~ Pos + Esp + Status + Pos:Status + Pos:Esp + Esp:Status	222,25	6,75
Cont ~ Pos + Esp + Status + Pos:Status + Pos:Esp + Esp:Status + Pos:Esp:Status	237,29	21,80
Cont ~ Pos + Esp + Status	277,21	61,72

Discussão

Os dados aqui apresentados dão suporte à premissa de que a distribuição dos indivíduos adultos ao longo do gradiente espacial entre o sistema aquático e o terrestre é determinada pelo grau de investimento reprodutivo dos machos e das fêmeas. Os padrões observados estão parcialmente de acordo com nossas hipóteses de trabalho, que previam a predominância de estratégias de atenuação de conflitos sexuais envolvendo o assédio sexual por parte das fêmeas, e a busca de parceiras sexualmente receptivas por parte dos machos.

Da perspectiva das fêmeas, os padrões encontrados corroboram a hipótese de que fêmeas em cuidado maternal (não receptivas) apresentam uma distribuição compatível com a diminuição na taxa de assédio sexual dos machos. Ao mesmo tempo, quando junto ao assédio houver a transferência potencial de algum benefício adicional, como a energia contida na alimentação nupcial, os custos do assédio podem ser compensados. No caso das *Paratrechalea*, este cenário explicaria a distribuição sobreposta das fêmeas, providas de ooteca, com os machos portadores de presentes nupciais, -sendo reforçado pelo fato de que a transferência da alimentação nupcial ocorrer nas etapas iniciais de cortejo pré-copulatório. Observações casuais em campo comprovam que fêmeas não receptivas simulam um comportamento de receptividade, que é interrompido no momento em que ela tem acesso ao alimento nupcial (Claudia Sabrina Spindler, dados não publicados).



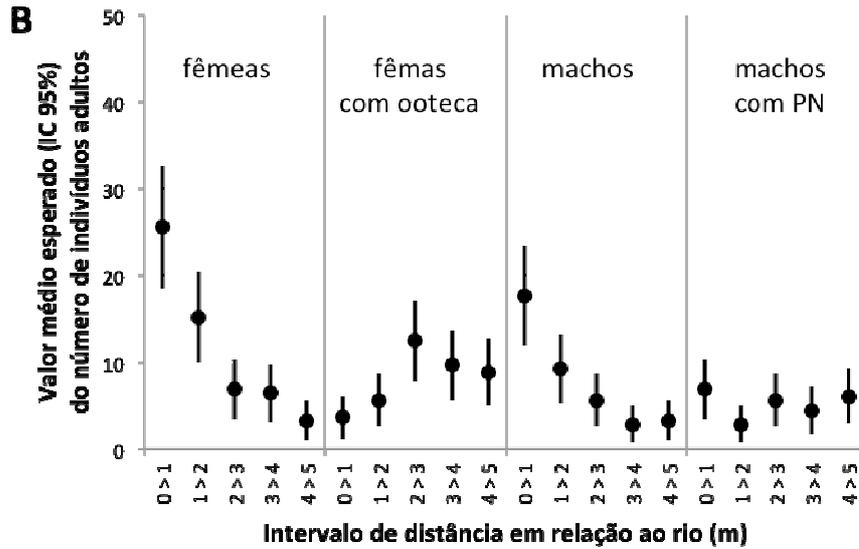


Figura 1.3. Histograma dos valores médios esperados do número de indivíduos para cada categoria de *status* e posição ao longo do gradiente das transecções de amostragem. Barras representam o intervalo de confiança da estimativa (95%). *Paratrechalea azul* (A); *Paratrechalea ornata* (B).

Da perspectiva dos machos, os dados obtidos corroboram parcialmente a hipótese de que estariam distribuídos em um padrão similar ao das fêmeas receptivas. Os machos sem presente nupcial apresentaram um padrão de distribuição idêntico ao das fêmeas receptivas, padrão este que pode ser igualmente explicado pela atividade de forrageamento alimentar. Grande parte dos indivíduos amostrados nas parcelas mais próximas da água estavam em atividade de caça, que no caso dos machos sem presentes pode ser interpretado como uma fase fundamental para a obtenção de um item a ser oferecido na forma do presente nupcial (Costa-Schmidt et al. 2008). Isso não exclui a possibilidade de que machos sem presentes cortejem fêmeas receptivas e ainda assim obtenham sucesso de cópula (Albo & Costa 2010), o que seria mais provável de ocorrer justamente nas áreas de maior densidade de indivíduos.

O fato dos machos com presente nupcial estarem distribuídos de forma homogênea ao longo do gradiente espacial indica claramente uma mudança comportamental em relação aos machos sem presente, que vai contra a hipótese de concentrar a busca por parceiras em áreas de maior densidade de fêmeas receptivas. Uma possibilidade associada a este padrão seria o incremento das habilidades competitivas dos machos com presente através da competição desordenada (Andersson 2004). A competição desordenada prevê que os melhores competidores são aqueles que têm maior habilidade em acessar o recurso limitante, que em termos reprodutivos seriam as fêmeas receptivas e/ou os gametas por elas produzidos (Andersson 1994; Shuker 2014).

A decisão de investimento dos machos de *Paratrechalea* na construção de um presente nupcial está associada a estímulos que indicam a presença de uma fêmea (Albo *et al.* 2009), que desencadeia um comportamento de busca ativa por uma fêmea (Costa-Schmidt *et al.* 2008). Sabe-se que machos de *Paratrechalea* não diferenciam sinais químicos emitidos por fêmeas virgens em relação aos mesmos sinais emitidos por fêmeas recém-copuladas, com consequências diretas sobre as decisões de investimento na busca por parceiras (Macedo-Rego 2014). Assim, o padrão de distribuição homogêneo observado para os machos com presentes nupciais, possivelmente, está associado a comportamentos que incrementam suas performances competitivas, e pela incapacidade de identificar o estado reprodutivo das fêmeas que ocupam uma determinada área, ao menos através das pistas químicas disponíveis no ambiente.

Dinâmica do conflito sexual mediado pelos presentes nupciais

Os efeitos de uma estratégia reprodutiva dependem do contexto ecológico da interação entre os sexos (Kokko & Jennions 2008, Székely *et al.* 2014), mas podem ser dinâmicos ao longo do processo reprodutivo de uma espécie. O conflito sexual é uma propriedade emergente de sistemas com reprodução sexuada e derivada das divergências nos interesses reprodutivos entre machos e fêmeas (Chapman 2006), e tem a seleção natural e a seleção sexual como forças evolutivas que moldam a intensidade e direção do conflito (Shuker 2014). Um padrão emergente desta dinâmica é a relação de coevolução sexual antagônica, com consequências evolutivas dentro da espécie (Chapman 2006).

Em termos de conflito sexual, os presentes nupciais em *Paratrechalea* oferecem vantagens reprodutivas aos machos (Albo & Costa 2010), principalmente por influenciar as decisões das fêmeas nas etapas iniciais da seleção de parceiros através da exploração do comportamento de forrageio das fêmeas (Brum *et al.* 2012). Entretanto, os mesmos mecanismos de indução à receptividade, mediados pelos presentes nupciais de *Paratrechalea*, e que favorecem os machos em encontros com fêmeas receptivas, podem ter uma consequência inversa na resolução do conflito sexual, caso a interação envolva fêmeas em atividade de cuidado maternal. Neste contexto, ao explorarem o comportamento de forrageio de fêmeas não receptivas, os machos arcarão com custos gerados pela perda do presente, fazendo com que os benefícios derivados do conflito sexual mediado pelos presentes nupciais sejam então direcionados às fêmeas quando em atividade de cuidado parental. Assim, o papel mediador do conflito sexual exercido através dos presentes nupciais possui um comportamento dinâmico, ora beneficiando machos e ora beneficiando fêmeas.

O cenário exposto acima, sugere que as pressões de seleção sobre os machos para o surgimento de mecanismos que minimizem os custos associados a encontros com fêmeas não

receptivas devam ser constantes em condições naturais. Talvez o mecanismo mais intuitivo para explicar o padrão observado fosse o de reconhecimento do *status* reprodutivo das fêmeas através das pistas encontradas no ambiente, o que parece não ocorrer em *Paratrechalea* (Macedo-Rego 2014). Apesar de ser mais provável encontrarmos fêmeas com ooteca do que fêmeas receptivas nas porções mais distantes da água, fêmeas receptivas seguem ocorrendo nestes ambientes, fazendo com que os estímulos que indicam sua presença estejam diluídos por todo o gradiente. Além disso, a capacidade de deslocamento dos machos com presentes é condizente com o gradiente espacial considerado, ou seja, percorrer os cinco metros de extensão linear é uma atividade trivial para eles.

Considerações finais

O ponto central apresentado neste trabalho foi de que a dinâmica reprodutiva envolvendo a transferência de alimentos nupciais gera consequências em um contexto ecológico imediato, representado aqui pelo padrão de distribuição espacial ao longo do gradiente do ecótono em que vivem os indivíduos adultos de *Paratrechalea*. Do ponto de vista teórico, os mesmos mecanismos que machos com alimentos nupciais utilizam para manipular a receptividade das fêmeas (Brum *et al.* 2012), podem levar a um cenário onde as consequências adaptativas apresentem interpretações divergentes, sendo a direção do benefício da interação determinado pelo grau de investimento parental da fêmea no momento da interação.

Derivações também teóricas emergem da integração do contexto ecológico com o contexto evolutivo, onde podemos assumir a ocorrência de forças seletivas moldando características intrínsecas dos alimentos nupciais. Um potencial exemplo direto da integração destes dois contextos – ecológico e evolutivo – seria o surgimento de alimentos nupciais enganosos (LeBas & Hockham 2005; Albo *et al.* 2014; Ghislandi *et al.* 2014), onde os machos minimizariam os custos de eventuais encontros com fêmeas não receptivas.

Agradecimentos

Agradecemos à Janine da Silva Demenighi, Elaine Terezinha Spindler e Alexandre Kuhn pelo auxílio na obtenção dos dados em campo; à equipe técnica da FEPAGRO – Litoral Norte, representada por Rodrigo Favreto, Juliano Bertoldo, Raquel Silva, Orlando Oliveira e Antônio Fagundes. CSS contou como apoio do Fundo Padre Milton Valente de Apoio Acadêmico; LECS contou com uma bolsa PNPd/CAPES (Processo nº PNPd 20132737).

Referências

- Albo, M.J. & Costa, F.G. (2010). Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*, 79, 1031-1036.
- Albo, M.J.; Costa-Schmidt, L.E. & Costa, F.G. (2009). To feed or to wrap? Female silk cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal of Zoology*, 277, 284-290.
- Albo, M.J.; Melo-González, V.; Carballo, M.; Baldenegro, F.; Trillo, M.C. & Costa, F.G. (2014). Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. *Animal Behaviour*, 92, 25-31.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2011a). Condition dependence of male nuptial gift construction in the spider *Pisaura mirabilis* (Pisauridae). *Journal of ethology*, 29, 473-479.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2013). Sexual Selection, Ecology, and Evolution of Nuptial Gifts in Spiders. In R.H. Macedo, & G. Machado (Ed.), *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics* (pp. 183-20). Academic Press.
- Albo, M.J.; Winther, G.; Tuni, C.; Toft, S. & Bilde, T. (2011b). Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. *BMC evolutionary biology*, 11, 329.
- Andersson, M. B. (1994). The theory of Sexual Selection. In M.B. Andersson (Ed.), *Sexual selection* (pp. 3-31). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arnqvist, G. & Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal behaviour*, 60, 145-164.
- Boggs, C.L. (1995). Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In S.R. Leather & J. Hardie (Ed.), *Insect reproduction* (pp. 215-242). Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Brum, P.E.D.; Costa-Schmidt, L.E. & Araújo, A. M. (2012). It is a matter of taste: chemical signals mediate nuptial gift acceptance in a neotropical spider. *Behavioral Ecology*, 23, 442-447.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R. & Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 23-35.
- Carico, J.E. (2005). Descriptions of two new spider genera of Trechaleidae (Araneae, Lycosoidea) from South America. *Journal of Arachnology*, 33, 797-812.
- Chapman, T. (2006). Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current Biology*, 16, R744-R754.
- Chapman, T.; Arnqvist, G.; Bangham, J. & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 41-47.
- Costa-Schmidt, L.E. (2015). Cryptic Female Choice and Nuptial Prey Gifts in a Spider Model. In A.V. Peretti, & A. Aisenberg (Ed.), *Cryptic Female Choice in Arthropods* (pp. 145-167). Springer International Publishing.
- Costa-Schmidt, L.E.; Carico, J.E. & Araújo, A.M. (2008). Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, *Paratrechalea*). *Naturwissenschaften*, 95, 731-739.
- Darden, S.K. & Croft, D.P. (2008). Male harassment drives females to alter habitat use and leads to segregation of the sexes. *Biology letters*, 4, 449-451.

- Eberhard W.G. & Huber B.A. (2010). Spider Genitalia: Precise Maneuvers with a Numb Structure in a Complex Lock. In J. Leonard & A. Córdoba-Aguilar, (Ed.), *The evolution of primary sexual characters in animals* (pp. 249-284). Oxford University Press.
- Ghislandi, P.G.; Albo, M.J.; Tuni, C. & Bilde, T. (2014). Evolution of deceit by worthless donations in a nuptial gift-giving spider. *Current Zoology*, 60, 43-51.
- Gwynne, D.T. (2008). Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 83-101.
- Klein, A.L.; Trillo, M.C.; Costa, F.G. & Albo, M.J. (2013). Nuptial gift size, mating duration and remating success in a Neotropical spider. *Ethology Ecology & Evolution*, 26, 29-39.
- Kokko, H. & Jennions, M.D. (2008). Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 919-948.
- LeBas, N.R. & Hockham, L.R. (2005). An invasion of cheats: the evolution of worthless nuptial gifts. *Current Biology*, 15, 64-67.
- Macedo-Rego, R.C. (2014). Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes nupciais: efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de acasalamento dos machos. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo.
- Mello-Leitão C.F. (1943) Arañas nuevas de Mendoza, La Rioja y Córdoba colectadas por el Professor Max Birabén. *Revista del Museo de La Plata (N.S., Zool.)*, 3, 101-121.
- Poiani, A. (2006). Complexity of seminal fluid: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 289-310.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Rosario-Martinez, H. (2015). phia: Post-Hoc Interaction Analysis. R package version 0.2-0. <http://CRAN.R-project.org/package=phia>
- Shuker, D.M. (2014). Sexual selection theory. In D.M. Shuker & L.W. Simmons, (Ed.). *The evolution of insect mating systems* (pp. 20-41). Oxford University Press.
- Silva E.L.C.; Lise A.A.; Buckup E.H. & Brescovit A.D. (2006). Taxonomy and new records in the Neotropical spider genus *Paratrechalea* (Araneae, Lycosoidea, Trechaleidae). *Biociências (Online)*, 14, 71-82.
- Székely, T.; Weissing, F.J. & Komdeur, J. (2014). Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of evolutionary biology*, 27, 1500-1512.
- Toft, S. & Albo, M.J. (2015). Optimal numbers of matings: the conditional balance between benefits and costs of mating for females of a nuptial gift-giving spider. *Journal of Evolutionary Biology*.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection & the Descent of Man* (pp. 136-179), Aldine Publishing, Chicago.
- Uhl, G.; Nessler, S.H. & Schneider, J.M. (2010). Securing paternity in spiders? A review on occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation. *Genetica*, 138, 75-104.
- Vahed, K. (1998). The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews*, 73, 43-78.
- Vahed, K. (2007). All that glitters is not gold: sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology*, 113, 105-127.

CAPÍTULO II

Investimento diferencial em presentes nupciais associado à honestidade do sinal

Claudia Sabrina Spindler, Everton Nei Lopes Rodrigues & Luiz Ernesto Costa-Schmidt

Resumo

Decisões individuais sobre o destino das reservas energéticas disponíveis seguem regras de demandas conflitantes determinadas pelas pressões seletivas intrínsecas ao contexto ecológico em que o indivíduo está inserido, exigindo respostas otimizadas que podem resultar em estratégias de investimento terminal em algumas espécies. Presentes nupciais alimentares são caracteres sexualmente selecionados que tem uma associação com as decisões de investimento energético dos indivíduos, informando assim a qualidade dos mesmos. Apesar de já terem sido descritas relações diretas entre aspectos fisiológicos dos machos e o grau e investimento nos presentes nupciais, pouco se sabe como as regras de investimento desta característica varia ao longo da estação reprodutiva de uma espécie. A partir de uma abordagem amostral em campo, investigamos como as regras de decisão em investimento reprodutivo dos machos de duas espécies de aranhas do gênero *Paratrechalea* variam ao longo do tempo, e se estas variações refletem no surgimento de estratégias de investimento terminal no final do período reprodutivo. As evidências levantadas corroboram a relação direta e positiva entre a condição fisiológica dos machos e a probabilidade de ter um presente nupcial em campo, porém sem nenhuma relação com a hipótese de investimento terminal. Todavia, as relações entre a condição dos machos e a qualidade do presente mostraram uma flutuação temporal apenas para a produção de presentes de alta qualidade (nutritivos). Presentes de baixa qualidade (simbólicos) mostraram uma relação constante ao longo dos meses de amostragem, reforçando a importância desta estratégia como uma forma alternativa de garantir sucesso reprodutivo em situações ecologicamente menos favoráveis.

Palavras-chave: alimentação nupcial; esforço reprodutivo; investimento terminal; *Paratrechalea*; seleção sexual

Introdução

Dado o contexto ecológico em que se encontram indivíduos de uma população, suas tomadas de decisões sobre os investimentos reprodutivos envolvem demandas conflitantes sobre o destino das reservas energéticas disponíveis (Boggs 1995, 2009). Além dos potenciais custos em termos de sobrevivência associados ao investimento reprodutivo (Cutton-Brock 1984; Part *et al.* 1992; Win *et al.* 2013), há também um efeito, não desprezível, sobre a qualidade dos eventos reprodutivos subsequentes (Harrison *et al.* 2013). Variações temporais nos padrões de investimento reprodutivo podem estar vinculadas às mudanças nas forças seletivas ao longo da estação reprodutiva de uma espécie (Albo *et al.* 2014), o que pode levar a padrões discretos de investimento em espécies com fenologia bem definida (Svensson *et al.* 2009; Wacker *et al.* 2013). Neste conjunto, em espécies onde as chances de se reproduzir são restritas a uma única estação reprodutiva, a expressão de estratégias de investimento terminal emerge como uma solução adaptativa (Svensson *et al.* 2009; Wacker *et al.* 2013; Krams *et al.* 2015).

Investimento terminal é caracterizado pela alocação prioritária do orçamento energético individual em reprodução à medida em que um indivíduo se aproxima do final de sua vida, quando o desempenho sexual do indivíduo e a expectativa de novos eventos reprodutivos diminuem com a senescência (Cutton-Brock 1984; Part *et al.* 1992). Casos extremos de investimento terminal são encontrados em espécies semélparas, onde para os machos de algumas espécies o investimento terminal está associado a estratégias de controle à poliandria (Eberhard & Huber 2010) e de aumento na quantidade de transferência de esperma (Albo & Costa 2010).

Em espécies onde sinais sexuais energeticamente custosos são determinantes para o sucesso de acasalamento, a condição fisiológica dos indivíduos influencia na expressão de tais estratégias reprodutivas (Moya-Laraño *et al.* 2003; Taylor *et al.* 2014). A associação entre o custo de expressão de características sexuais vantajosas com a condição individual pode servir como critério de escolha das fêmeas, onde a expressão da característica serve como um indicador honesto de boa condição dos parceiros (Zahavi 1975; Albo *et al.* 2011; Macedo-Rego 2014).

Um exemplo de estratégia reprodutiva energeticamente custosa, adotada por machos de muitas espécies animais, são os presentes nupciais, que são itens com ou sem valor nutritivo oferecidos pelos machos às fêmeas ao longo do processo reprodutivo (Vahed 1998; Lewis & South 2012). Quando os presentes nupciais envolvem a transferência de uma substância nutritiva (também denominada de alimentação nupcial), os machos enfrentam um dilema óbvio entre

consumir o item para sua própria manutenção ou alocá-lo em termos reprodutivos na forma de um presente nupcial (Boggs 1995). Investimentos mútuos, onde parte da energia é alocada em manutenção e o restante em reprodução, são observados em alguns casos (Albo *et al.* 2014; Ghislandi *et al.* 2014), sendo possível aos machos modular a direção do investimento a fim de atender suas demandas ecológicas e/ou fisiológicas mais urgentes (Ghislandi *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014). A interpretação adaptativa dos alimentos nupciais agrega tanto um componente de investimento parental (Boggs 1995; Vahed 1998; Klein *et al.* 2013; Costa-Schmidt & Machado em preparação), como um componente associado ao esforço de acasalamento por parte dos machos (Stålhandske 2001; Albo & Costa 2010; Albo *et al.* 2014), o que reforça a ocorrência da estratégia em populações naturais. Caso as características que conferem vantagens em termos reprodutivos estejam desvinculadas do valor energético propriamente dito, é esperada uma maior frequência de presentes energeticamente simbólicos na população (LeBas & Hockham 2005; Bilde *et al.* 2007; Ghislandi *et al.* 2014), uma vez que a honestidade do sinal somente pode ser avaliada em estágios mais avançados do processo reprodutivo.

O objetivo do trabalho foi testar se o investimento em uma estratégia reprodutiva energeticamente custosa (alimentos nupciais) segue um padrão condizente com a hipótese do investimento terminal. A partir de uma abordagem amostral em campo, buscamos evidências associadas à variação temporal no investimento reprodutivo em duas espécies de aranhas da família Trechaleidae: *Paratrechalea azul* Carico, 2005 e *Paratrechalea ornata* (Melo-Leitão, 1943), sendo que em ambas as espécies um dos componentes do cortejo dos machos consiste no oferecimento de presas envoltas em seda às fêmeas (Costa-Schmidt *et al.* 2008). Machos adultos de *Paratrechalea* sobrevivem a apenas uma estação reprodutiva, na qual adotam um sistema de acasalamento poligínico por competição desordenada (Macedo-Rego 2014). O presente nupcial nestas espécies representa uma forma de esforço de acasalamento (Albo & Costa 2010), onde evidências indiretas corroboram a hipótese de que as fêmeas de *Paratrechalea* se mostram receptivas quando estimuladas por características externas dos presentes (Brum *et al.* 2012; Trillo *et al.* 2014). Sabemos que o investimento na construção dos presentes nupciais nestas espécies são mediados tanto por fatores sociais (Albo *et al.* 2009), como fisiológicos, onde machos adultos e sexualmente ativos priorizam o investimento na manutenção fisiológica em detrimento do investimento reprodutivo quando em condições corporais limitadas (Macedo-Rego 2014). Os custos fisiológicos associados ao investimento em um presente nupcial vinculada à avaliação externa do presente em etapas iniciais do processo reprodutivo são argumentos que justificam a ocorrência do oferecimento de itens não nutritivos como presentes nupciais nestas espécies (Albo *et al.* 2014; Ghislandi *et al.* 2014).

Dado o exposto acima, nossa previsão para corroborar a hipótese de investimento terminal em *Paratrechalea* foi de que a frequência de machos encontrados com presentes nupciais em campo aumenta na medida em que se aproximam do final de suas estações reprodutivas, uma vez que a demanda em termos de manutenção fisiológica seria menos intensa. Associada à hipótese do investimento terminal, testamos se os machos de ambas as espécies modulam a qualidade energética dos seus presentes nupciais (nutritivos vs. simbólicos), de acordo com seus orçamentos energéticos, representados pela condição corporal no momento das amostragens. Previmos que o investimento em presentes nutritivos (de maior qualidade) estariam diretamente associados à condição dos machos e que seria mais frequente nas primeiras amostragens, onde os machos além de estarem em condições corporais melhores estariam competindo pelo acesso às fêmeas ainda virgens. Já o investimento em presentes simbólicos (baixa qualidade) deveria aumentar em frequência na medida em que os machos se aproximam do final da estação reprodutiva, por conta da redução de seu desempenho (por exemplo, caça), e teria uma relação inversa com a condição dos machos, uma vez que machos em más condições primeiramente se alimentariam da presa antes de alocar seus restos para a construção do presente.

Material e métodos

Descrição da área de estudo

O estudo foi realizado junto às margens rochosas de um trecho de 200 m do Rio do Ouro (29°35'06.7"S 50°16'57.3"W), localizado na bacia do rio Tramandaí, município de Maquiné, no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Durante três expedições a campo com frequência mensal (novembro/2014 a janeiro/2015), amostramos os machos adultos das espécies *Paratrechalea azul* e *Paratrechalea ornata*, cobrindo parte do período reprodutivo destas espécies (Costa-Schmidt & Machado 2012), que para *P. azul* inicia em setembro e se estende até dezembro, enquanto que para *P. ornata* inicia em dezembro e se estende até meados de março.

Amostragem dos indivíduos

Os indivíduos avaliados são provenientes de um estudo sobre a distribuição espacial ao longo do gradiente de ocupação de hábitat (Capítulo 1 da dissertação), e seguiram um procedimento sistematizado de amostragem. As coletas ocorreram à noite, tendo início cerca de 1h após o pôr do sol, devido aos hábitos noturnos das *Paratrechalea* (Costa-Schmidt *et al.* 2008). Para cada indivíduo amostrado, registramos em campo se o macho transportava ou não um presente nupcial em suas quelíceras. Após, os machos foram coletados e mantidos em um recipiente individual numerado (tubos “Falcon” de 50 ml) para que informações adicionais fossem obtidas, na

manhã seguinte às coletas, no Laboratório da Fepagro – Litoral Norte (Maquiné/RS). Os presentes nupciais foram retirados dos seus respectivos machos para evitar que fossem consumidos pelos mesmos enquanto estivessem em presos.

Com o auxílio de um estereomicroscópio (Zeiss, Stemi 1000), determinamos a espécie de cada indivíduo utilizando as diagnoses apresentadas em Carico (2005) e Silva *et al.* (2006). Medimos também a massa corporal de cada macho e dos presentes nupciais amostrados utilizando uma balança semianalítica (Bioscale FA-2204-BI, precisão 0,0001 g). O valor das massas utilizados nas análises correspondeu ao valor da média de três medidas repetidas e consecutivas de cada macho ou presente nupcial. O comprimento do cefalotórax foi utilizado como a estimativa do tamanho corporal dos indivíduos para as análises dos dados, pois, segundo Costa-Schmidt & Araújo (2008), este é o melhor descritor linear do tamanho do corpo em *Paratrechalea*. Para obtermos esta medida fotografamos, com uma câmera digital (Casio EX-Z90, 12.1 megapixels) acoplada a um estereomicroscópio (Zeiss, Stemi 1000), a vista dorsal do cefalotórax de cada macho, acompanhada de uma escala métrica de referência para a conversão das dimensões da imagem de pixel para milímetro. A partir das imagens obtidas, medimos três vezes o comprimento do cefalotórax com o software *ImageJ* (Rasband, W.S., *ImageJ*, U. S. NIH, Bethesda, Maryland, USA), sendo o valor médio das medidas aquele utilizado nas análises. O mesmo procedimento foi aplicado para as medidas de tamanho dos presentes nupciais.

Em relação aos presentes nupciais, estes foram dissecados e classificados, de acordo com o seu conteúdo interno, em duas categorias (Albo *et al.* 2014): (a) presentes nutritivos, sendo a honestidade relativa ao conteúdo energético e evidenciada pela presença de uma presa recém capturada no seu interior, e (b) presentes simbólicos, que continham restos de presas ou outros materiais sem valor nutricional. Itens com dificuldade de definição foram classificados como simbólicos, gerando assim uma estimativa mais conservadora quanto ao grau de investimento dos machos em reprodução.

Todos os machos receberam uma marcação individual e foram devolvidos aos seus respectivos pontos de coleta. O intuito desta marcação foi de acompanhar, ao longo dos meses de amostragem, a variação na condição dos machos. Dado o reduzido número de recapturas (7/193 ≈ 3,6%), optamos por ignorar esta informação e tratar os dados de cada mês de amostragem como sendo independentes.

Análise da condição corporal

Para a determinação do índice de condição corporal optamos pela análise dos resíduos da regressão linear entre a massa corporal e o comprimento do cefalotórax (Jakobs *et al.* 1996; Green 2001; Peig & Green 2010). O uso dos resíduos como índice de condição corporal oferece uma medida que controla os efeitos estruturais dos indivíduos (Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014; Taylor *et al.* 2014). Para atender algumas premissas dos modelos utilizados para inferir o índice de condição corporal, as medidas de comprimento do cefalotórax e de massa corporal foram transformadas pelo logaritmo natural. No modelo de regressão utilizado consideramos dois fatores de classificação, e seu respectivo termo de interação para a normalização dos dados: (a) o mês em que os indivíduos foram amostrados; (b) a espécie a que pertenciam (Figura 2.1).

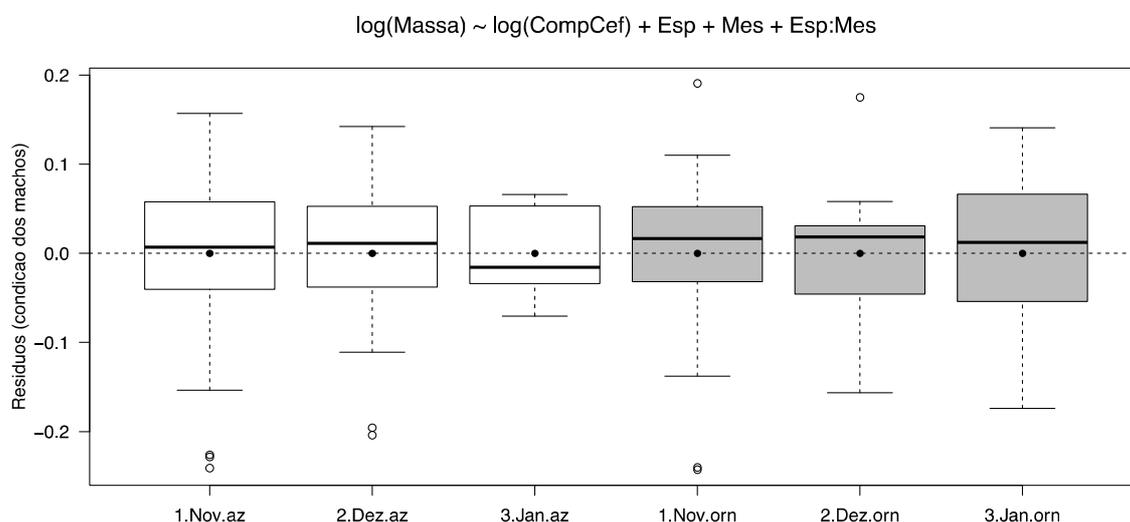


Figura 2.1. *Boxplot* da distribuição dos valores do índice de condição corporal em cada mês de amostragem (1.Nov: novembro/2014; 2.Dez: dezembro/2014; 3.Jan: janeiro/2015), para *Paratrechalea azul* (az) e *P. ornata* (orn). O índice de condição corporal foi definido pelos resíduos do modelo descrito no topo da figura (Esp: espécie; Mês: mês em que foram realizadas as amostragens).

Análise temporal do investimento reprodutivo

Sobre as frequências de ocorrência

O investimento reprodutivo dos machos *P. azul* e *P. ornata* foi evidenciado pela ocorrência de um presente nupcial nas quelíceras dos machos em cada mês de amostragem. O registro de cada macho amostrado serviu para compor uma tabela de contingência classificada pela espécie (dois níveis), pelo mês de amostragem (três níveis), e pela classe investimento reprodutivo associada (três níveis: presente nutritivo, presente simbólico ou sem presente). O efeito destes fatores de classificação sobre a frequência de ocorrência dos machos foi testado através da seleção

de Modelos Lineares Generalizados (GLM), com distribuição de Poisson. A seleção do melhor modelo foi realizada pelo procedimento *stepwise* de direção reversa, ou seja, a partir do modelo saturado, que conta com todas as interações possíveis entre os fatores de classificação, foram removidos passo-a-passo uma das interações, iniciando por aquelas de maior ordem. Para cada novo modelo foi estimado o Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc), que foi utilizado como o critério de escolha do melhor modelo.

Sobre o efeito das condições individuais no investimento reprodutivo

Através de uma Regressão Logística Multinomial, avaliamos os efeitos da condição corporal, da identidade específica e do mês de amostragem sobre a probabilidade de um macho amostrado possuir um presente nupcial nutritivo ou simbólico. Como critério de definição das relações entre as variáveis, utilizamos um procedimento de seleção de modelos baseado no AIC. Todos os modelos testados consideraram o efeito da condição corporal, uma vez que seu efeito sobre a probabilidade de construção do presente nupcial já foi demonstrado por vias experimentais em laboratório (Macedo-Rego 2014).

As relações de tendência de investimento reprodutivo entre as categorias de presentes nupciais foram interpretadas pelos valores das razões de chances (*odds ratio*), obtidas pela exponencialização dos coeficientes do melhor modelo, obtidos pela Regressão Logística Multinomial.

Pacotes de análise

Todas as análises quantitativas foram realizadas no ambiente de programação e análises estatísticas R (R Core Team 2014). Para os Modelos Lineares Generalizados utilizamos os pacotes “stats” (R Core Team 2014) e “phia”(Rosario-Martinez 2015); para as Regressões Lineares utilizamos o pacote “stats” (R Core Team 2014); para a Regressão Logística Multinomial utilizamos o pacote “mlogit” (Croissant 2013).

Resultados

Sobre as frequências de ocorrência

O modelo que melhor explica os padrões observados em campo leva em conta a todas as interações de segunda ordem envolvendo os meses de amostragem (Tabela 2.1). A ausência do termo de interação entre o grau de investimento reprodutivo com espécie sugere que a variação temporal no investimento reprodutivo é independente, seguindo a mesma tendência para ambas as espécies (Figura 2.2). O termo de interação entre o número de indivíduos de cada espécie e os

meses de amostragem indica que nossas amostragens ocorreram em um período de transição fenológica entre as espécies, o que demanda cautela em termos das interpretações dos padrões de investimento vinculados à hipótese de investimento terminal.

Tabela 2.1. Lista dos modelos confrontados na análise de seleção de modelos sobre a frequência de ocorrência de machos em relação aos fatores de classificação avaliados. AICc: critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas; $\Delta AICc$: diferença entre o AICc do modelo em relação ao do modelo de menor AICc (modelos com $\Delta AICc \leq 2$ são igualmente plausíveis); g.l.: graus de liberdade do modelo; InvRep: classe de investimento reprodutivo; Mês: mês em que o macho foi amostrado; Esp: identidade específica do macho.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	g.l.
Nº machos ~ InvRep + Mes + Esp + InvRep:Mes + Mes:Esp	97.03	-	6
Nº machos ~ InvRep + Mes + Esp + Mes:Esp	102.37	5.34	5
Nº machos ~ InvRep + Mes + Esp + InvRep:Esp + Mes:Esp	103.41	6.38	6
Nº machos ~ InvRep + Mes + Esp + InvRep:Mes	121.28	24.25	5
Nº machos ~ InvRep + Mes + Esp + InvRep:Esp + InvRep:Mes	122.32	25.29	6

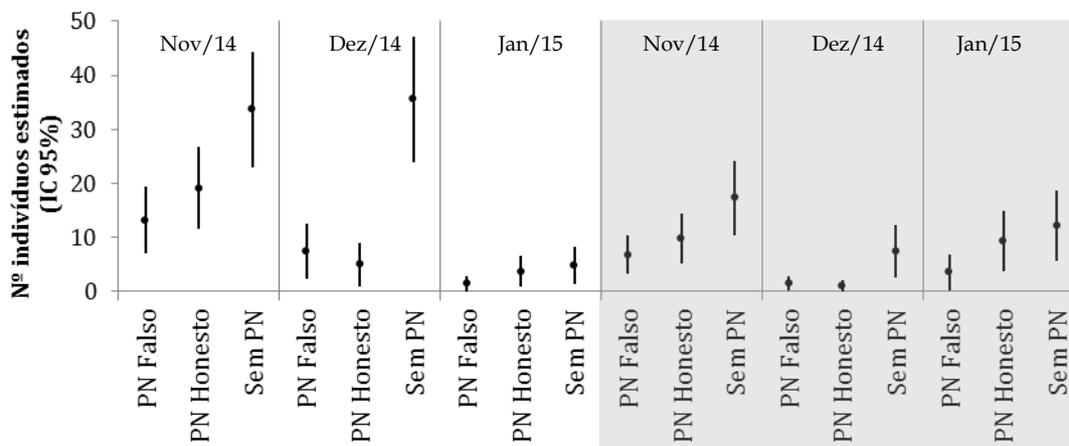


Figura 2.2. Valores médios esperados do número de indivíduos para cada categoria de investimento reprodutivo em relação aos meses de amostragem e espécie avaliada. Barras representam o intervalo de confiança da estimativa (95%). Painel branco: *Paratrechalea azul*; Painel cinza: *Paratrechalea ornata*.

Sobre o efeito das condições individuais no investimento reprodutivo

A seleção dos modelos sobre a probabilidade de encontrarmos um macho transportando um presente nupcial nutritivo ou simbólico em campo resultou em um único modelo plausível

para o conjunto de dados disponíveis (Tabela 2.2). O modelo selecionado estima que a condição corporal relativa dos machos responde de maneira positiva por parte da variação observada (Figura 2.3), tanto para machos com presentes nutritivos como para machos transportando presentes simbólicos. A variação nas probabilidades estimadas pelo modelo entre os meses de amostragem aconteceu principalmente em relação aos presentes nupciais nutritivos (Figura 2.3), enquanto presentes simbólicos mostraram uma relação mais direta com a condição corporal e uma flutuação mensal mais homogênea.

Tabela 2.2. Lista dos modelos confrontados na análise de seleção de modelos sobre a probabilidade de ter um presente nupcial no momento da amostragem. AICc: critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas; $\Delta AICc$: diferença entre o AICc do modelo em relação ao do modelo de menor AICc (modelos com $\Delta AICc \leq 2$ são igualmente plausíveis); g.l.: graus de liberdade do modelo; Peso: medida aproximada da probabilidade do modelo explicar os dados observados; InvRep: classe de investimento reprodutivo; Cond: índice de condição corporal relativo do macho; Mês: mês em que o macho foi amostrado; Esp: identidade específica do macho.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	g.l.	Peso
InvRep ~ 1 Cond + Mês	368.8	-	8	0.748
InvRep ~ 1 Cond + Mês + Esp	371.9	3.2	10	0.155
InvRep ~ 1 Cond	374.1	5.3	4	0.052
InvRep ~ 1 Cond + Esp	375.1	6.4	6	0.031
InvRep ~ 1 Cond + Esp + Mês + Esp:Mês	376.7	7.9	14	0.014
InvRep ~ 1 Cond * Esp * Mês	392.4	23.6	24	< 0.001

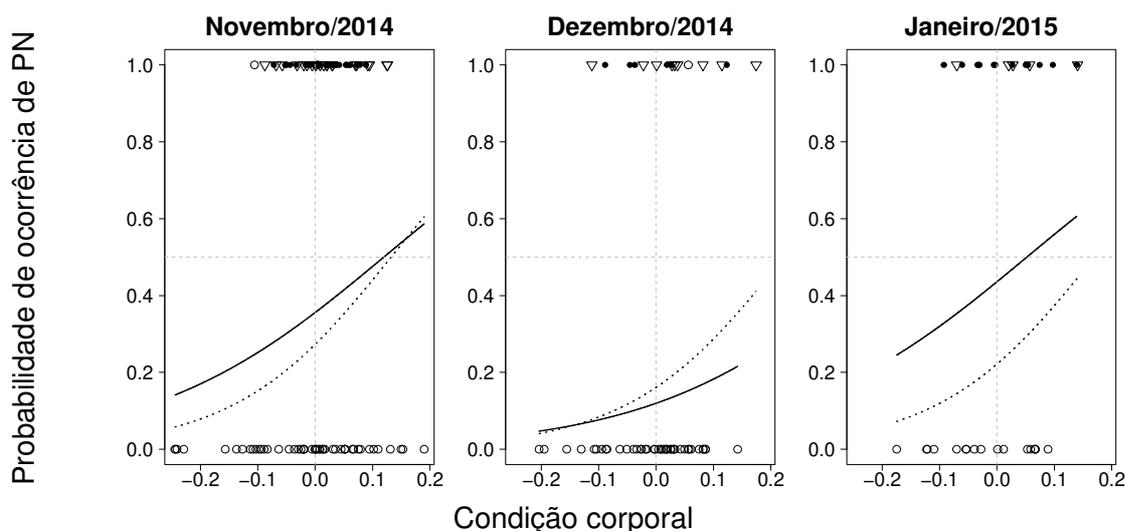


Figura 2.3. Probabilidade de se amostrar um macho em campo com presente nupcial nutritivo ou simbólico em relação a sua condição corporal. Cada painel apresenta os dados relativos a cada mês de amostragem, sendo as estimativas aquelas obtidas pelo Modelo Logístico Multinomial que considera os efeitos aditivos da condição corporal e dos meses de amostragem. Linhas contínuas e círculos pretos: probabilidade estimada e

valores observados para presentes nupciais nutritivos; Linhas tracejadas e triângulos invertidos: probabilidade estimada e valores observados para presentes nupciais simbólicos. Círculos brancos: machos sem presente nupcial.

Sobre as razões de chances

As razões de chances estimadas pelo modelo selecionado foram pouco explicativas para a maioria das comparações (Tabela 2.3), uma vez que seus respectivos intervalos de confiança não excluíram a possibilidade de igualdade de chances (razão de chances = 1). Assim, todas as estimativas não significativas devem ser avaliadas com cautela, onde no máximo podemos comentar sobre as tendências nos padrões apresentados. Além disso, comparações ao longo dos meses de amostragem se mostraram não explicativos, dado que os intervalos de confiança das estimativas se sobrepõem em todas as comparações dentro de cada razão de chances (Tabela 2.3).

A estimativa, de apenas três razões de chances, foi significativa, sendo que todas envolveram comparações com machos sem presente nupcial em campo (Tabela 2.3). Em novembro de 2014, as chances de se encontrar machos sem presente nupcial em relação a machos com presente simbólico foi pelo menos 170% maior, enquanto que em relação entre macho sem presente e machos com presentes nutritivos foi de 74% a favor dos sem presente. Já em dezembro de 2014, a única estimativa significativa favoreceu em 317% machos sem presente em relação a machos com presentes nutritivos (Tabela 2.3).

Em relação às tendências das demais estimativas, entre os machos com presentes nupciais, as chances de que eles tenham um presente nutritivo em relação a um presente simbólico foram maiores para o primeiro e último mês de amostragem. A diferença observada em dezembro de 2014, onde as chances de que o presente transportado por um macho fosse simbólico foi de 116% (Tabela 2.3), foi relacionada a uma diminuição no número de presentes verdadeiros na população (Figura 2.2).

Tabela 2.3. Valores das razões de chances entre os níveis de classificação dos machos quanto a presença de presente nupcial no momento da amostragem e seus respectivos intervalos de confiança para 95%. Valores percentuais de incremento ou redução são apresentados abaixo de cada valor das razões de chances somente quando a estimativa foi significativa. PN_{Nutritivo}: machos com presente nupcial nutritivo; PN_{Simbólico}: macho com presente nupcial simbólico; Sem PN: machos amostrados sem presente nupcial; NS: não significativo.

Razão das chances	Novembro/2014	Dezembro/2014	Janeiro/2015
PN _{Nutritivo} : PN _{Simbólico}	1.55 (0.86 - 2.79) NS	0.46 (0.14 - 1.51) NS	1.77 (0.54 - 5.78) NS
PN _{Simbólico} : PN _{Nutritivo}	0.64 (0.36 - 1.16) NS	2.16 (0.66 - 7.04) NS	0.56 (0.17 - 1.84) NS
Sem PN : PN	2.70 (1.57 - 4.64)	1.93 (0.78 - 4.77)	1.32 (0.42 - 4.14)

Simbólico	170% (57% - 364%)	NS	NS
Sem PN : PN _{Nutritivo}	1.74 (1.10 - 2.76)	4.17 (1.57 - 11.04)	0.74 (0.31 - 1.76)
	74% (10% - 176%)	317% (57% - 1004%)	NS

Em relação aos machos amostrados sem presente nupcial, constatamos uma tendência à diminuição de suas chances de amostragem ao longo dos meses de coleta, salvo para a comparação com machos com presentes nutritivos, que por conta da sua redução drástica no segundo mês de amostragem fez com que a razão das chances de machos sem presentes fosse muito elevado neste mês. Em linhas gerais, para todas as amostragens, machos sem presente nupcial foram mais frequentes do que machos com presentes (Tabela 2.3, Figura 2.2).

Discussão

Os resultados aqui apresentados não corroboraram a hipótese de investimento terminal em *Paratrechalea*, uma vez que machos com presentes, independente da sua qualidade, foram igualmente prováveis de serem amostrados ao longo dos meses. Das previsões iniciais, a influência direta da condição corporal sobre a ocorrência de presentes nutritivos era esperada por conta das evidências disponíveis na literatura (Albo *et al.* 2011; Albo *et al.* 2012; Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014), porém esta mesma relação para os machos com o investimento em presentes simbólicos foi inversa à prevista no presente estudo.

O efeito da interação entre a frequência de ocorrência dos diferentes níveis de investimento em presente nupcial com os meses de amostragem se deu, principalmente, pela redução expressiva na quantidade de presentes nutritivos na população em dezembro de 2014. Mesmo que assumíssemos que tal redução fosse determinada por fatores ecológicos locais (por exemplo, baixa disponibilidade de presas nas noites de amostragem), a hipótese de investimento terminal preveria que houvesse um aumento nas taxas de presentes simbólicos, o que não foi constatado. A redução de presentes nutritivos em dezembro de 2014 foi compensada pelo aumento na ocorrência de machos sem presentes na população, o que serve como evidência adicional para refutar a hipótese de investimento terminal, uma vez que machos de *Paratrechalea* são predispostos à construção de presentes simbólicos para compensar os custos associados a cortejos sem presentes (Albo *et al.* 2014).

Um componente não esperado, e com potencial efeito sobre os resultados, foi a realização das amostragens no período de transição entre as fenologias das duas espécies. Neste sentido, apenas *P. azul* chegou ao final do seu período reprodutivo, sofrendo os efeitos seletivos que

favoreceriam a expressão de investimento terminal. De qualquer maneira, mesmo nos restringindo apenas a *P. azul* e aos dados das duas primeiras amostragens, o padrão de redução no investimento reprodutivo é ainda mais evidente, novamente apontando para nossa conclusão de que os investimentos em presentes nupciais em *Paratrechalea* não corroboram a hipótese de investimento terminal.

Manutenção de presentes simbólicos em uma população

Ghislandi *et al.* (2014) apresenta uma série de hipóteses para explicar a evolução e manutenção dos presentes simbólicos em populações naturais. Em uma delas, estes autores afirmam que uma hipótese pouco plausível seria de que o investimento em presentes simbólicos seja o resultado de uma característica fixa de alguns indivíduos, emergindo na forma de uma estratégia evolutiva estável no nível populacional. Apesar de discordarmos da interpretação de Ghislandi *et al.* (2014), de que presentes simbólicos seriam uma estratégia evolutiva estável, nossos dados oferecem uma evidência indireta a favor dos presentes simbólicos serem uma estratégia independente dentro de uma população.

Em linhas gerais, machos em melhor condição apresentaram maiores chances de ter um presente, mesmo que fossem presentes nutritivos ou simbólicos. No entanto, é nítido nos padrões apresentados que a probabilidade de encontro de machos com presentes simbólicos foi mais estável entre os meses de amostragem, mantendo, inclusive, a mesma relação entre a probabilidade de ocorrência e a variação na condição corporal, enquanto que para os presentes nutritivos a flutuação ao longo dos meses foi mais marcante. Seguindo a linha de argumentação sugerida por Ghislandi *et al.* (2014), machos que investem tipicamente em presentes simbólicos estariam resguardados dos efeitos das variações sazonais de disponibilidade de presas. Neste cenário, o valor de um presente simbólico é relativo à disponibilidade de presentes nutritivos na população: quando na falta de presentes nutritivos, ter um presente simbólico pode significar um incremento elevado em termos de aptidão, especialmente por haver evidências de que sustentam que os benefícios relacionados ao oferecimento de presentes simbólicos possam ser compatíveis aos dos presentes nutritivos (Albo *et al.* 2012; Albo *et al.* 2014).

Agradecimentos

Agradecemos à Janine da Silva Demenighi, Elaine Terezinha Spindler e Alexandre Kuhn pelo auxílio na obtenção dos dados em campo; à equipe técnica da FEPAGRO - Litoral Norte, representada por Rodrigo Favreto, Juliano Bertoldo, Raquel Silva, Orlando Oliveira e Antônio

Fagundes. CSS contou como apoio do Fundo Padre Milton Valente de Apoio Acadêmico; LECS contou com uma bolsa PNPd/CAPES (Processo nº PNPd 20132737).

Referências

- Albo, M.J. & Costa, F.G. (2010). Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*, 79, 1031-1036.
- Albo, M.J.; Costa-Schmidt, L.E. & Costa, F.G. (2009). To feed or to wrap? Female silk cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal of Zoology*, 277, 284-290.
- Albo, M.J.; Melo-González, V.; Carballo, M.; Baldenegro, F.; Trillo, M.C. & Costa, F.G. (2014). Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. *Animal Behaviour*, 92, 25-31.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2011a). Condition dependence of male nuptial gift construction in the spider *Pisaura mirabilis* (Pisauridae). *Journal of Ethology*, 29, 473-479.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2012). Female spiders ignore condition-dependent information from nuptial gift wrapping when choosing mates. *Animal Behaviour*, 84, 907-912.
- Bilde T.; Tuni C.; Elsayed R.; Pekar S. & Toft S. (2007). Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation? *Anim Behav*, 73, 267-273.
- Boggs, C.L. (1995). Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In S. R. Leather & J. Hardie (Ed.), *Insect reproduction* (pp. 215-242). Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Boggs, C.L. (2009). Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology*, 23, 27-37.
- Brum, P.E.D.; Costa-Schmidt, L.E & Araújo, A.M. (2012). It is a matter of taste: chemical signals mediate nuptial gift acceptance in a neotropical spider. *Behavioral Ecology*, 23, 442-447.
- Carico, J.E. (2005). Descriptions of two new spider genera of Trechaleidae (Araneae, Lycosoidea) from South America. *Journal of Arachnology*, 33, 797-812.
- Clutton-Brock, T.H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist*, 212-229.
- Costa-Schmidt, L.E. (2015). Cryptic Female Choice and Nuptial Prey Gifts in a Spider Model. In A.V. Peretti & A. Aisenberg (Ed.), *Cryptic Female Choice in Arthropods* (pp. 145-167). Springer International Publishing.
- Costa-Schmidt, L.E. & Araújo, A.M. (2008). Sexual dimorphism in chelicerae size in three species of nuptial-gift spiders: a discussion of possible functions and driving selective forces. *Journal of Zoology*, 275, 307-313.
- Costa-Schmidt, L.E.; Carico, J.E. & Araújo, A.M. (2008). Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, *Paratrechalea*). *Naturwissenschaften*, 95, 731-739.
- Costa-Schmidt, L.E. & Machado, G. (2012). Reproductive interference between two sibling species of gift-giving spiders. *Animal Behaviour*, 84, 1201-1211.
- Croissant, Y. (2013). Multinomial logit model.
- Ghislandi, P.G.; Albo, M.J.; Tuni, C. & Bilde, T. (2014). Evolution of deceit by worthless donations in a nuptial gift-giving spider. *Current Zoology*, 60, 43-51.

- Green, A.J. (2001). Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results?. *Ecology*, 82, 1473-1483.
- Harrison S.J.; Thomson I.R.; Grant C.M. & Bertram S.M. (2013). Calling, Courtship, and Condition in the Fall Field Cricket, *Gryllus pennsylvanicus*. *PLoS ONE*, 8, e60356.
- Eberhard W.G. & Huber B.A. (2010). Spider Genitalia: Precise Maneuvers with a Numb Structure in a Complex Lock. In J. Leonard & A. Córdoba-Aguilar (Ed.), *The evolution of primary sexual characters in animals* (pp. 249-284). Oxford University Press.
- Jakob, E.M.; Marshall, S.D. & Uetz, G.W. (1996). Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*, 77, 61-67.
- Klein, A.L.; Trillo, M.C.; Costa, F.G. & Albo, M.J. (2013). Nuptial gift size, mating duration and remating success in a Neotropical spider. *Ethology Ecology & Evolution*, 26, 29-39.
- Krams, I.A.; Krama, T.; Moore, F.R.; Rantala, M.J.; Mänd, R.; Mierauskas, P. & Mänd, M. (2015). Resource availability as a proxy for terminal investment in a beetle. *Oecologia*, 178, 339-345.
- LeBas, N.R. & Hockham, L.R. (2005). An invasion of cheats: the evolution of worthless nuptial gifts. *Current Biology*, 15, 64-67.
- Lewis, S.M. & South, A. (2012). The evolution of animal nuptial gifts. *Adv. Stud. Behav. Elsevier*, New York, 44, 53-97.
- Macedo-Rego, R.C. (2014). Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes nupciais: efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de acasalamento dos machos. Dissertação de mestrado, PPG-Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Mello-Leitão C.F. (1943) Arañas nuevas de Mendoza, La Rioja y Córdoba colectadas por el Professor Max Birabén. *Revista del Museo de La Plata (N.S., Zool.)*, 3, 101-121.
- Moya-Laraño, J.; Taylor, P.W. & Fernández-Montraveta, C. (2003). Body patterns as potential amplifiers of size and condition in a territorial spider. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 355-364.
- Pärt, T.; Gustafsson, L. & Moreno, J. (1992). "Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *American Naturalist*, 40, 868-882.
- Peig, J. & Green, A.J. (2010). The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, 24, 1323-1332.
- Rasband, W.S. (1997). Software ImageJ, U. S. National Institutes of Health. Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Rosario-Martinez, H. (2015). phia: Post-Hoc Interaction Analysis. R package version 0.2-0. <http://CRAN.R-project.org/package=phia>
- Silva, E.L.C.; Lise, A. A.; Buckup, E.H. & Brescovit, A.D. (2006). Taxonomy and new records in the Neotropical spider genus *Paratrechalea* (Araneae, Lycosoidea, Trechaleidae). *Biociências (Online)*, 14, 71-82.
- Stålhandske, P. (2001). Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology*, 12, 691-697.

- Svensson, P.A.; Pélabon, C.; Blount, J.D.; Forsgren, E.; Bjerkgren, B. & Amundsen, T. (2009). Temporal variability in a multicomponent trait: nuptial coloration of female two-spotted gobies. *Behavioral Ecology*, 20, 346-353.
- Taylor, L.A.; Clark, D.L. & McGraw, K.J. (2014). Natural variation in condition-dependent display colour does not predict male courtship success in a jumping spider. *Animal Behaviour*, 93, 267-278.
- Trillo, M.C.; Melo-González, V. & Albo, M.J. (2014). Silk wrapping of nuptial gifts as visual signal for female attraction in a crepuscular spider. *Naturwissenschaften*, 101, 123-130.
- Vahed, K. (1998). The function of nuptial feeding in insects: review of empirical studies. *Biol. Rev.*, 73, 43-78.
- Wacker, S.; Mobley, K.; Forsgren, E.; Myhre, L.C.; Jong, K. & Amundsen, T. (2013). Operational sex ratio but not density affects sexual selection in a fish. *Evolution*, 67, 1937-1949.
- Win, T.A.; Kojima, W. & Ishikawa, Y. (2013). Age-Related Male Reproductive Investment in Courtship Display and Nuptial Gifts in a Moth, *Ostrinia scapulalis*. *Ethology*, 119, 325-334.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53, 205-214.

COMENTÁRIOS GERAIS

Seguindo o marco teórico, definido pelos limites da Ecologia Comportamental, desenvolvi aqui, argumentos que relacionam os efeitos de fatores ecológicos sobre a dinâmica de investimento reprodutivo em um sistema poligâmico com sinalizações sexuais energeticamente custosas. Os critérios de escolha do modelo de estudo, as aranhas do gênero *Paratrechalea*, foram baseados, primeiramente, em questões de cunho biológico (conhecimento de detalhes da história natural das espécies), bem como por questões operacionais que permitissem a obtenção das evidências necessárias diretamente em campo. Para cada capítulo, busquei destacar pelo menos um componente central relacionado à variação temporal das estratégias reprodutivas de *Paratrechalea*, dando maior ênfase à perspectiva dos machos das espécies estudadas.

O que aprendemos com o Capítulo I

No Capítulo I o elemento central foi entender como a dinâmica de conflito sexual, envolvendo machos e fêmeas de *Paratrechalea azul* e *P. ornata*, poderia se manifestar em termos do uso diferenciado do habitat. Na perspectiva dos machos, havia uma expectativa de que eles maximizassem os encontros com fêmeas receptivas através da sobreposição de ocorrência ao longo do gradiente espacial, que inclui a área de atividade dos indivíduos adultos (Silva *et al.* 2006; Costa-Schmidt *et al.* 2008). Em relação às fêmeas não receptivas (em atividade de cuidado maternal), esperava-se um padrão de minimização dos custos derivados do assédio sexual, ocorrendo apenas a sobreposição no uso do habitat com machos que oferecessem benefícios diretos em termos de nutrientes transferidos via alimentos nupciais.

As evidências geradas sugerem a existência de um padrão de segregação espacial pelos indivíduos adultos de *Paratrechalea*, onde o grau de investimento reprodutivo dos indivíduos foi o fator determinante da distribuição espacial de machos e fêmeas ao longo do período de estudo. O investimento reprodutivo para cada sexo foi representado pela posse de um presente nupcial (machos), e pela presença da ooteca aderida às fiandeiras ou pelas ninfas sendo transportadas sobre a porção distal do abdômen (fêmeas). O padrão encontrado foi caracterizado pelos indivíduos sem investimento reprodutivo, se concentrando nas porções mais próximas do corpo d'água, enquanto que indivíduos com investimento reprodutivo ocuparam preferencialmente o restante do gradiente espacial.

O uso segregado do habitat já era conhecido em *Paratrechalea*, porém estava vinculado apenas aos indivíduos juvenis em relação aos indivíduos adultos, onde os primeiros ocupam a vegetação ciliar adjacente, enquanto que os adultos ocupam as rochas distribuídas nas margens dos cursos d'água (Silva *et al.* 2006; Costa-Schmidt *et al.* 2008). Ao agregar este novo nível de segregação quanto ao uso do habitat, podemos descrever com maior precisão as potenciais chances de interação ecológicas entre estes organismos. Consequências diretas sobre o delineamento amostral para estudos futuros em campo emergem deste padrão, que deverão necessariamente contemplar os efeitos do uso diferenciado do habitat por machos e fêmeas em função do grau de investimento reprodutivo.

O que aprendemos com o Capítulo II

A pergunta central do Capítulo II esteve relacionada ao potencial efeito de uma estratégia extrema de investimento reprodutivo, conhecida como investimento terminal (Clutton-Brock 1984), sobre a frequência de presentes nupciais e sobre as relações do investimento no presente nupcial com a condição corporal dos machos (Jackob *et al.* 1996). Uma vez que existem evidências experimentais robustas que ligam a condição fisiológica do organismo com a probabilidade de investimento em um presente nupcial por parte dos machos (Albo *et al.* 2014; Macedo-Rego 2014), investigamos se estas regras eram fixas ao longo da estação reprodutiva e se diferiam entre os investimentos em presentes nutritivos e os investimentos em presentes simbólicos.

A associação entre presentes nupciais e investimento terminal não foi corroborada pelos conjuntos de evidências levantadas. Os padrões evidenciam ausência de uma estratégia de investimento terminal, tanto em termos de frequência de número de machos encontrados com presentes nupciais ao longo dos meses de amostragem, como pela flutuação nas chances relativas de investimento em presentes nutritivos ou simbólicos. De qualquer forma, as evidências geradas ofereceram informações importantes relacionadas à fenologia das espécies estudadas e sobre os efeitos das condições fisiológicas no investimento reprodutivo em estratégias alternativas (presentes nutritivos *vs.* presentes simbólicos) ao longo de parte da estação reprodutiva das *Paratrechalea*.

Integração das evidências apresentadas

A partir da análise conjunta das evidências apresentadas ao longo da minha dissertação, passamos a entender melhor as relações do uso do espaço e da dinâmica temporal envolvendo as espécies *P. azul* e *P. ornata*. Tais caracterizações serão fundamentais para o delineamento de

estudos futuros, onde questões ecológicas/evolutivas envolvendo estas espécies de aranhas poderão ser melhor interpretadas.

Uma vez que o conjunto de dados que compõem esta dissertação foram oriundos de um mesmo esforço amostral padronizado em campo, é provável que surja o questionamento do por que não apresentar uma análise integrada das evidências, o que comporia apenas um único capítulo. A razão por trás da decisão de separar o trabalho em dois capítulos diz respeito ao aproveitamento das informações obtidas durante a expedição piloto, onde os procedimentos amostrais foram pela primeira vez testados. A qualidade destes resultados justificou sua inclusão na análise da distribuição no gradiente espacial considerado, porém a falta de informações sobre a qualidade dos presentes nupciais amostrados, para aquela primeira saída, impossibilitou o uso destas informações para investigar o padrão de investimento reprodutivo ao longo do tempo.

Perspectivas e direções futuras

Alguns aspectos relativos à dinâmica temporal do investimento reprodutivo de *Paratrechalea* estavam previstos para serem avaliados, porém questões logísticas em campo impediram a coleta de algumas informações cruciais para responder novas perguntas. As amostragens eram previstas para ocorrer até o mês de março de 2015, porém em fevereiro de 2015 o ponto de amostragem foi destruído por uma enchente ocorrida no Rio do Ouro, onde nem mesmo as rochas que haviam sobre o leito do rio permaneceram no mesmo local. De qualquer maneira, mesmo com todos estes percalços, pude identificar padrões interessantes. Alguns destes padrões requerem testes de premissas para dar maior peso às suas interpretações, sendo que tais testes serão executados antes da submissão final dos capítulos para publicação.

Influência do contexto social na dinâmica temporal do investimento reprodutivo

Em relação aos padrões de probabilidade de um macho investir em presentes nupciais em um determinado momento da amostragem, não foram ainda analisados os efeitos do contexto social nos quais aqueles indivíduos estavam inseridos. O contexto social seria, representado pela densidade de machos e fêmeas nas áreas de amostragem. O conjunto de dados disponível permite apenas uma aproximação para o entendimento do efeito do contexto social sobre as decisões dos machos. Serão realizadas, no próximo semestre, amostragens adicionais para dar maior poder às análises.

As previsões sobre o efeito do contexto social no investimento reprodutivo de machos de *Paratrechalea* vão no sentido de que o percentual de machos com presentes nupciais deverá ser diretamente dependente da densidade de machos competidores e inversamente dependente da

densidade de fêmeas receptivas. Uma vez que sabemos que em termos de decisões individuais a condição dos machos define, em parte, as decisões de investimento na construção de um presente nupcial, e que este efeito não é o mesmo ao longo da estação reprodutiva, as análises sobre os efeitos do contexto social deverão considerar um fator de correção para a condição dos machos, controlando assim a interação entre estes dois efeitos.

Testes de premissas do Capítulo I

Duas premissas centrais restam ser testadas para o Capítulo I. A primeira delas diz respeito à quantificação da taxa de oferecimento de presentes nupciais pelos machos em encontros com fêmeas não receptivas. Dados observacionais garantem que nestas situações os machos não discriminam fêmeas não receptivas e realizam as mesmas condutas de cortejo, inclusive de oferecimento do presente nupcial, como se estivessem em contato com uma fêmea receptiva (Luiz Ernesto Costa-Schmidt, observações pessoais). No entanto, para ter uma ideia precisa dos custos aos machos que estejam vinculados a este cortejo direcionado de maneira inadequada, é preciso quantificar o número de cortejos a fêmeas não receptivas e as consequências desta aproximação em número de “roubos” dos presentes.

Uma segunda premissa importante a ser testada diz respeito ao efeito negativo do transporte de uma ooteca sobre as habilidades de forrageamento das fêmeas. Caso estes dois efeitos sejam muito acentuados, minha argumentação de que a resolução do conflito sexual entre machos com presente e fêmeas com ooteca vai em direção ao favorecimento das fêmeas, o que explicaria indiretamente a inexistência de um reconhecimento por parte dos machos da condição não receptiva das fêmeas. Ao não informar a não receptividade, fêmeas podem se beneficiar pela obtenção de uma fonte de energia que não estava disponível a elas

REFERÊNCIAS

- Albo, M.J. & Costa, F.G. (2010). Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*, 79, 1031-1036.
- Albo, M.J.; Costa-Schmidt, L.E. & Costa, F.G. (2009). To feed or to wrap? Female silk cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal of Zoology*, 277, 284-290.
- Albo, M.J.; Melo-González, V.; Carballo, M.; Baldenegro, F.; Trillo, M.C. & Costa, F.G. (2014). Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. *Animal Behaviour*, 92, 25-31.
- Albo, M.J. & Peretti, A.V. (2015). Worthless and Nutritive Nuptial Gifts: Mating Duration, Sperm Stored and Potential Female Decisions in Spiders. *PLoS one*, 10, e0129453-e0129453.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2011a). Condition dependence of male nuptial gift construction in the spider *Pisaura mirabilis* (Pisauridae). *Journal of Ethology*, 29, 473-479.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2012). Female spiders ignore condition-dependent information from nuptial gift wrapping when choosing mates. *Animal Behaviour*, 84, 907-912.
- Albo, M.J.; Toft, S. & Bilde, T. (2013). Sexual Selection, Ecology, and Evolution of Nuptial Gifts in Spiders. In R. H. Macedo, & G. Machado (Ed.), *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics* (pp. 183-20). Academic Press.
- Albo, M.J.; Winther, G.; Tuni, C.; Toft, S. & Bilde, T. (2011b). Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. *BMC evolutionary biology*, 11, 329.
- Alexandre, D.; Linhares, R.T.; Queiroz, B.; Fontoura, L.; Uchôa, A. F.; Samuels, R. I.; Macedo, M.L.R.; Bezerra, C.S.; Oliveira, E.M.; Demartini, D.R.; Carlini, C.R. & Silva, C. P. (2011). Vicilin-derived peptides are transferred from males to females as seminal nuptial gift in the seed-feeding beetle *Callosobruchus maculatus*. *Journal of insect physiology*, 57, 801-808.
- Andersson, M.B. (1994). The theory of Sexual Selection. In M.B. Andersson (Ed.), *Sexual selection*, (pp. 3-31). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arnqvist, G. & Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal behaviour*, 60, 145-164.
- Bilde T.; Tuni C.; Elsayed R.; Pekar S. & Toft S. (2007). Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation? *Anim Behav*, 73, 267-273.
- Boggs, C.L. (1995). Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In S. R. Leather & J. Hardie (Ed.), *Insect reproduction* (pp. 215-242). Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Boggs, C.L. (2009). Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology*, 23, 27-37.
- Brown, D.W. (1997). Courtship feeding in tree crickets increases insemination and female reproductive life span. *Animal Behaviour*, 54, 1369-1382.

- Brum, P.E.D.; Costa-Schmidt, L.E & Araújo, A.M. (2012). It is a matter of taste: chemical signals mediate nuptial gift acceptance in a neotropical spider. *Behavioral Ecology*, 23, 442-447.
- Burela, S. & Martín, P.R. (2014). Nuptial Gifts in *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae, Caenogastropoda): Experimental and Field Evidence about Their Function. *Malacologia*, 57, 319-327.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R. & Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 23-35.
- Carico, J.E. (2005). Descriptions of two new spider genera of Trechaleidae (Araneae, Lycosoidea) from South America. *Journal of Arachnology*, 33, 797-812.
- Chapman, T. (2006). Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current Biology*, 16, R744-R754.
- Chapman, T.; Arnqvist, G.; Bangham, J. & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 41-47.
- Clancey, E. & Byers, J.A. (2014). The Definition and Measurement of Individual Condition in Evolutionary Studies. *Ethology*, 120, 845-854.
- Clutton-Brock, T.H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist*, 212-229.
- Costa-Schmidt, L.E. (2015). Cryptic Female Choice and Nuptial Prey Gifts in a Spider Model. In A.V. Peretti & A. Aisenberg (Ed.), *Cryptic Female Choice in Arthropods* (pp. 145-167). Springer International Publishing.
- Costa-Schmidt, L.E. & Araújo, A.M. (2008). Sexual dimorphism in chelicerae size in three species of nuptial-gift spiders: a discussion of possible functions and driving selective forces. *Journal of Zoology*, 275, 307-313.
- Costa-Schmidt, L.E. & de Araújo, A.M. (2010). Genitalic variation and taxonomic discrimination in the semi-aquatic spider genus *Paratrechalea* (Araneae: Trechaleidae). *Journal of Arachnology*, 38, 242-249.
- Costa-Schmidt, L.E.; Carico, J.E. & Araújo, A.M. (2008). Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, *Paratrechalea*). *Naturwissenschaften*, 95, 731-739.
- Costa-Schmidt, L.E. & Machado, G. (2012). Reproductive interference between two sibling species of gift-giving spiders. *Animal Behaviour*, 84, 1201-1211.
- Croissant, Y. (2013). Multinomial logit model.
- Darden, S.K. & Croft, D.P. (2008). Male harassment drives females to alter habitat use and leads to segregation of the sexes. *Biology letters*, 4, 449-451.
- Davies N.B.; Krebs, J.R. & West, S.A. (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology*, 4th Ed., Wiley-Blackwell.
- Eberhard, W.G. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press.
- Eberhard W.G. & Huber B.A. (2010). Spider Genitalia: Precise Maneuvers with a Numb Structure in a Complex Lock. In J. Leonard & A. Córdoba-Aguilar (Ed.), *The evolution of primary sexual characters in animals* (pp. 249-284). Oxford University Press.
- Engels, S. & Sauer, K.P. (2006). Resource-dependent nuptial feeding in *Panorpa vulgaris*: an honest signal for male quality. *Behavioral Ecology*, 17, 628-632.

- Engqvist, L. (2007). Nuptial food gifts influence female egg production in the scorpionfly *Panorpa cognata*. *Ecological Entomology*, 32, 327-332.
- Fedorka, K.M. & Mousseau, T.A. (2002). Tibial spur feeding in ground crickets: larger males contribute larger gifts (Orthoptera: Gryllidae). *Florida Entomologist*, 85, 317-323.
- Foelix, R. (2011). *The Biology of Spiders*, 3rd edn. *Oxford University Press*, Oxford, UK.
- Gawryszewski, F.M.; Llandres, A.L. & Herberstein, M.E. (2012). Relationship between colouration and body condition in a crab spider that lures pollinators. *The Journal of experimental biology*, 215, 1128-1136.
- Gburek, T. (2014). Plasticity of the red hourglass in female western black widow spiders (*Latrodectus hesperus*): Urban ecological variation, condition-dependence, and adaptive function. Doctoral dissertation, Arizona State University.
- Ghislandi, P.G.; Albo, M.J.; Tuni, C. & Bilde, T. (2014). Evolution of deceit by worthless donations in a nuptial gift-giving spider. *Current Zoology*, 60, 43-51.
- Green, A.J. (2001). Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results?. *Ecology*, 82, 1473-1483.
- Gwynne, D.T. (2008). Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 83-101.
- Harrison S.J.; Thomson I.R.; Grant C.M. & Bertram S.M. (2013). Calling, Courtship, and Condition in the Fall Field Cricket, *Gryllus pennsylvanicus*. *PLoS ONE*, 8, e60356.
- Heinze, J. & Schrepf, A. (2012). Terminal investment: individual reproduction of ant queens increases with age. *PLoS ONE*, 7, e35201.
- Hoving, H.J.T. & Laptikhovskiy, V. (2007). Getting under the skin: autonomous implantation of squid spermatophores. *The Biological Bulletin*, 212, 177-179.
- Jakob, E.M.; Marshall, S.D. & Uetz, G.W. (1996). Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*, 77, 61-67.
- Jennions, M.D. & Kokko, H. (2010). Sexual selection. In D.F. Westneat & C.W. Foz (eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology* (pp. 343-364), Oxford University Press.
- Jong, K.; Forsgren, E.; Sandvik, H. & Amundsen, T. (2012). Measuring mating competition correctly: available evidence supports operational sex ratio theory. *Behavioral Ecology*, 1170-1177.
- Klein, A.L.; Trillo, M.C.; Costa, F.G. & Albo, M.J. (2013). Nuptial gift size, mating duration and remating success in a Neotropical spider. *Ethology Ecology & Evolution*, 26, 29-39.
- Koene, J.M. & Chase, R. (1998). Changes in the reproductive system of the snail *Helix aspersa* caused by mucus from the love dart. *The Journal of experimental biology*, 201, 2313-2319.
- Koene, J.M.; Liew, T.S.; Montagne-Wajer, K. & Schilthuizen, M. (2013). A syringe-like love dart injects male accessory gland products in a tropical hermaphrodite. *PLoS one*, 8, e69968.
- Kokko, H. & Jennions, M.D. (2008). Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of evolutionary biology*, 21, 919-948.
- Krams, I.A.; Krama, T.; Moore, F.R.; Rantala, M.J.; Mänd, R.; Mierauskas, P. & Mänd, M. (2015). Resource availability as a proxy for terminal investment in a beetle. *Oecologia*, 178, 339-345.
- LeBas, N.R. & Hockham, L.R. (2005). An invasion of cheats: the evolution of worthless nuptial gifts. *Current Biology*, 15, 64-67.

- Lewis, S.M. & South, A. (2012). The evolution of animal nuptial gifts. *Adv. Stud. Behav. Elsevier*, New York, 44, 53–97.
- Macedo-Rego, R.C. (2014). Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes nupciais: efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de acasalamento dos machos. Dissertação de mestrado, PPG-Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Macías-Ordóñez, R.; Machado, G.; Pérez-González, A. & Shultz, J.W. (2010). Genitalic evolution in Opiliones. In J.L. Leonard & A.Cordoba-Aguiar (Ed.), *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford University Press, New York, 285–306.
- Magrath, M.J.L. & Komdeur, J. (2003). Is male care compromised by additional mating opportunity? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 424–430.
- Mello-Leitão C.F. (1943) Arañas nuevas de Mendoza, La Rioja y Córdoba colectadas por el Professor Max Birabén. *Revista del Museo de La Plata (N.S., Zool.)*, 3, 101–121.
- Morehouse, N.I.; Nakazawa, T.; Booher, C.M.; Jeyasingh, P.D. & Hall, M.D. (2010). Sex in a material world: why the study of sexual reproduction and sex-specific traits should become more nutritionally-explicit. *Oikos*, 119, 766–778.
- Mougeot, F.; Arroyo, B.E. & Bretagnolle, V. (2006). Paternity assurance responses to first-year and adult male territorial intrusions in a courtship-feeding raptor. *Animal Behaviour*, 71, 101–108.
- Moya-Laraño, J.; Macías-Ordóñez, R.; Blanckenhorn, W.U. & Fernández-Montraveta, C. (2008). Analysing body condition: mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology*, 77, 1099–1108.
- Moya-Laraño, J.; Taylor, P.W. & Fernández-Montraveta, C. (2003). Body patterns as potential amplifiers of size and condition in a territorial spider. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 355–364.
- Nitzsche, R.O.M. (1988). "Brautgeschenk" und Umspinnen der Beute bei *Pisaura mirabilis*, *Dolomedes fimbriatus* und *Thaumasia uncata* (Arachnida, Araneida, Pisauridae). *Verh Naturwiss Ver Hamburg*, 30, 353–393.
- Nitzsche, R.O.M. (2011). Courtship, mating and agonistic behaviour in *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757). *Bull Br Arachnol Soc*, 15, 93–120.
- Parker, G.A. (1970). Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol Ver*, 45, 525–567.
- Pärt, T.; Gustafsson, L. & Moreno, J. (1992). "Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *American Naturalist*, 40, 868–882.
- Peig, J. & Green, A.J. (2010). The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, 24, 1323–1332.
- Poiani, A. (2006). Complexity of seminal fluid: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 289–310.
- Rasband, W.S. (1997). Software ImageJ, U. S. National Institutes of Health. Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Ricklefs, R.E. & Wikelski, M. (2002). The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 462–468.

- Rosario-Martinez, H. (2015). phia: Post-Hoc Interaction Analysis. R package version 0.2-0. <http://CRAN.R-project.org/package=phia>
- Sakaluk, S.K. (2000). Sensory exploitation as an evolutionary origin to nuptial food gifts in insects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267, 339-343.
- Schmidt, J.M.; Harwood, J.D. & Rypstra, A.L. (2013). Influence of prey availability on seasonal fluctuation in body condition in the wolf spider, *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 41, 400-403.
- Shuker D.M. (2014). Sexual selection theory. In D.M. Shuker & L.W. Simmons, (Ed.), *The evolution of insect mating systems* (pp. 20-41). Oxford University Press.
- Silva, E.L.C.; Lise, A. A.; Backup, E.H. & Brescovit, A.D. (2006). Taxonomy and new records in the Neotropical spider genus *Paratrechalea* (Araneae, Lycosoidea, Trechaleidae). *Biociências (Online)*, 14, 71-82.
- Simmons, L.W.; Beesley, L.; Lindhjem, P.; Newbound, D.; Norris, J. & Wayne, A. (1999). Nuptial feeding by male bushcrickets: an indicator of male quality? *Behavioral Ecology*, 10, 263-269.
- Stålhandske, P. (2001). Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology*, 12, 691-697.
- Svensson, P.A.; Pélabon, C.; Blount, J.D.; Forsgren, E.; Bjerkgren, B. & Amundsen, T. (2009). Temporal variability in a multicomponent trait: nuptial coloration of female two-spotted gobies. *Behavioral Ecology*, 20, 346-353.
- Székely, T.; Weissing, F.J. & Komdeur, J. (2014). Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of evolutionary biology*, 27, 1500-1512.
- Taylor, L.A.; Clark, D.L. & McGraw, K.J. (2014). Natural variation in condition-dependent display colour does not predict male courtship success in a jumping spider. *Animal Behaviour*, 93, 267-278.
- Toft, S. & Albo, M.J. (2015). Optimal numbers of matings: the conditional balance between benefits and costs of mating for females of a nuptial gift-giving spider. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 457-467.
- Trillo, M.C.; Melo-González, V. & Albo, M.J. (2014). Silk wrapping of nuptial gifts as visual signal for female attraction in a crepuscular spider. *Naturwissenschaften*, 101, 123-130.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection & the Descent of Man* (pp. 136-179), Aldine Publishing, Chicago.
- Uhl, G.; Nessler, S.H. & Schneider, J.M. (2010). Securing paternity in spiders? A review on occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation. *Genetica*, 138, 75-104.
- Vahed, K. (1998). The function of nuptial feeding in insects: review of empirical studies. *Biol. Rev.*, 73, 43-78.
- Vahed, K. (2007). All that glitters is not gold: sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology*, 113, 105-127.
- Wacker, S.; Mobley, K.; Forsgren, E.; Myhre, L.C.; Jong, K. & Amundsen, T. (2013). Operational sex ratio but not density affects sexual selection in a fish. *Evolution*, 67, 1937-1949.
- Win, T.A.; Kojima, W. & Ishikawa, Y. (2013). Age-Related Male Reproductive Investment in Courtship Display and Nuptial Gifts in a Moth, *Ostrinia scapulalis*. *Ethology*, 119, 325-334.
- World Spider Catalog (2015). World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 16, accessed em: 02/06/2015

Zahavi, A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53, 205-214.