RENATO CHAVES DE MACEDO REGO

**Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes nupciais:
Efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de
acasalamento dos machos**

SÃO PAULO

2014

RENATO CHAVES DE MACEDO REGO

**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 apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
como parte dos requisitos para obtenção
do título de Mestre em Ciências, na área
de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e
Aquáticos.

Orientador: Glauco Machado

Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, Brasil.

Versão corrigida

Original disponível no Instituto de Biociências da USP

SÃO PAULO

2014

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Macedo-Rego, Renato Chaves de

Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes nupciais: efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de acasalamento dos machos / Renato Chaves de Macedo-Rego ; orientador Glauco Machado. --. São Paulo, 2014.

59 f.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Condição corporal. 2. Competição espermática 3. *Paratrechalea*. 4. Seleção sexual. 5. Sinal honesto. 6. Sucesso reprodutivo.

1. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia. II. Título.

Nome: MACEDO-REGO, Renato Chaves de

Título: 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 apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências (Ecologia).

Aprovado em:

Banca examinadora:

Dr. Bruno Alves Buzatto

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Prof. Dr. Glauco Machado
(Orientador)

Agradecimentos

Esta dissertação é produto dos esforços de muita gente. Definitivamente, eu não cheguei aqui sozinho. Primeiramente, agradeço aos meus pais e à minha irmã. Aos três, agradeço pelo imenso amor que sempre recebi, agradeço por todos os bons momentos. Aos meus pais, agradeço pela excelente criação. Um dia pretendo ser um pai tão bom quanto vocês. À minha querida mãe, agradeço por ser a melhor mãe do mundo. Agradeço por ser uma pessoa tão especial para mim. Também agradeço por todo esforço em me ajudar ao longo deste mestrado. Agradeço pelas marmitas, pelas caronas, por toda ajuda que permitiu que eu me dedicasse exclusivamente às aranhas. Sem sua ajuda, seria impossível terminar este trabalho. À minha querida irmã, agradeço pelo companheirismo, pelas inúmeras conversas e por sempre me manter mais conectado às lutas do dia a dia. Eu definitivamente aprendo muito com você. Ao meu querido pai, agradeço por ter me apresentado aos livros, à ciência, por ter me mostrado a beleza da natureza e me ensinado a amar a busca por mais conhecimento. Agradeço por ter sido a pessoa mais admirável que já conheci. Aos três, mais uma vez, agradeço pelos belos exemplos que vocês são para mim e por serem ótimas pessoas. Família, obrigado por tudo. Eu amo vocês.

Agradeço também a minha querida vó, tias e primos pelas mensagens de apoio que vieram do Rio de Janeiro e de Campina Grande.

Agradeço muito ao Glauco pela orientação ao longo desses 50 meses. Agradeço pela impressionante atenção dada durante todo este período, desde que bati em sua porta pela primeira vez até o dia de hoje, sempre me atendendo e respondendo às minhas perguntas com extremo empenho. Também agradeço pela confiança depositada em mim e pelo imenso aprendizado. Sua orientação certamente foi extremamente impactante na minha formação.

Também agradeço muito ao Ernesto pela coorientação. Agradeço pela paciência comigo quando ainda era um aluno de graduação e pela confiança depositada em mim. Agradeço por ter me apresentado às *Paratrechalea ornata* e me ensinado absolutamente tudo sobre estes bichos. Agradeço por ter se empenhado tanto em me ensinar os procedimentos experimentais. Também afirmo sem dúvidas que sua orientação foi extremamente impactante na minha formação.

Agradeço a Glauco e Ernesto não só pelo trabalho conjunto, mas pela amizade. Eu não estaria hoje escrevendo as últimas linhas de uma dissertação se não fosse por vocês.

Agradeço muito ao Billy pelas inestimáveis sugestões de melhorias para o procedimento experimental deste trabalho e pela ajuda com a análise dos dados.

Agradeço a Ernesto, Lucas Silveira, Pedro Brum e Patrick Colombo pela imprescindível ajuda na coleta das aranhas. Agradeço ao tio do Lucas por ceder alojamento para nos hospedarmos durante a coleta e ao Prof. Adalberto Santos pela ajuda na obtenção de autorizações para a coleta e transporte dos indivíduos. Deixo também um agradecimento especial à família do Ernesto, que tão bem me recebeu quando passamos por Porto Alegre antes da coleta em Maquiné.

Agradeço a todos que me ajudaram em algum momento com a manutenção dos animais em laboratório. Especialmente, a Louise, Adrian e Adriana, que fizeram um ótimo trabalho e me substituíram em momentos cruciais de meu mestrado.

Agradeço muito à Solimary pela companhia nas inúmeras horas de trabalho no porão. Mas agradeço especialmente por ter sempre sido tão atenciosa e amiga. Isso certamente me deu muitas forças para continuar firme no trabalho. Também agradeço ao John, que é uma companhia tão valiosa quanto a Soly.

Agradeço muito ao Danilo pela contribuição emergencial na produção das figuras deste manuscrito. Não fosse por isso, esta reta final teria sido muito mais difícil.

Agradeço ao Edu pelas preciosas sugestões nas análises e ao Prof. Rogelio pela ajuda na bibliografia de *scramble competition*.

Agradeço a Glauco, Ernesto, Edu, Taís, Billy, Marie, Rachel, Musgo, Danilo, Louise, Erika, Vivian, Soly, Matheus, Pedrinho, Rafael e a todos os demais que participaram de nossas reuniões para discutir artigos e nossos projetos de pesquisa. Eu aprendi muito com todos vocês. E agradeço pela amizade e constante zelo com o andamento de meus projetos de pesquisa.

Agradeço também a todos os professores e alunos da LAGE pelas discussões e pelo ambiente sensacional criado para desenvolvermos nossos estudos. Mesmo que eu tenha despendido um tempo considerável no porão, a vivência em um ambiente heterogêneo como a LAGE, em que pessoas com visões de mundo diferentes se expressam, foi extremamente importante.

Embora não tenha dado certo, preciso também agradecer a todos que me ajudaram em meu primeiro projeto de mestrado. Agradeço ao Glauco, Soly, Cris, Taís e Gustavo pela ajuda na coleta dos animais. E agradeço muito à Taís pela preocupação demonstrada neste

período de dificuldades que tive com meu projeto. Agradeço ao Prof. Anderson Nunes por ter sido tão atencioso e prestativo enquanto foi coorientador deste projeto. E estendo este agradecimento a todos os outros integrantes do Laboratório de Imunologia Experimental que me ajudaram, especialmente à Dani, que tanto se esforçou para me auxiliar na coleta de dados. Também agradeço às aranhas com que trabalhamos neste período e que resolveram desaparecer da face da Terra quando mais precisávamos delas.

Pela incrível experiência vivida nos cursos de campo de 2013 e 2014, agradeço a todos que participaram destes eventos memoráveis. Aprendi muito com vocês e carregarei esta experiência para sempre. Agradeço especialmente à Adriana, Cinthia, Glauco e Paulo Inácio, coordenadores do curso. Obrigado por terem me dado a oportunidade de ser monitor do curso em 2014. Agradeço muito pela confiança. Ser aluno do curso de campo contribuiu imensamente para minha formação. Ser monitor do curso, contribuiu ainda mais. E para que esta atividade fosse tão proveitosa, a Sara foi crucial. À minha companheira de monitoria, agradeço por toda ajuda no trabalho que desenvolvemos.

Não posso esquecer de agradecer a todos os amigos feitos na graduação, especialmente ao povo do 'Jaça'. Um grande agradecimento a Charada, Chinelo, Goró, Lesada, Miyagi, Mutreta, Pocotó, Popô e a todos da turma de 2007. A amizade de vocês é extremamente valiosa. Também agradeço muito ao Mutreta pelas conversas de corredor e de bandeirão ao longo de todo este mestrado. Elas foram ótimas para desabafar e encontrar calma para não permitir que as dificuldades enfrentadas atrapalhassem o produto final deste mestrado.

Agradeço muito a toda turma da Federal. Deixo um agradecimento especial para a galera do Salmaso Bakana: Bitoka, Diogo, Edegar, Eric, Fábio, Gustavo, Hashi, Ju, Kostela, Marcello, Panda, Paulo, Rachel, Salmaso, Sirota, Zalcman. A amizade de vocês também é extremamente valiosa para mim. Agradeço especialmente ao Gustavo e ao Panda pela convivência excelente que tivemos na Toca. Muito obrigado por todas as vezes que vocês me ajudaram. Eu não teria superado os momentos mais difíceis sem o apoio de vocês.

Agradeço também aos amigos de Estação Ciência, Cursinho Salvador Allende e ao Vinícius, amigo de longuíssima data. E peço desculpas a todos os amigos por ter sido tão ausente neste período.

Agradeço à Profa. Iolanda Cuccovia, do Instituto de Química da USP, por me emprestar uma balança com precisão adequada para a pesagem dos presentes nupciais e por ter sido tão atenciosa.

Agradeço à Vera e todos os funcionários da Pós da Ecologia. Agradeço aos seguranças e porteiros do IB, especialmente aos do prédio da Ecologia. Agradeço a todos os funcionários da USP, especialmente aos simpáticos funcionários dos bandejões, com um abraço especial para a turma do bandejão da Física.

Agradeço ao Buzatto e ao Paulo Enrique por aceitarem participar da banca de minha defesa de mestrado.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida durante meu mestrado.

E agradeço a vários estudantes do IB e de toda a USP por me mostrar, várias vezes, que a Universidade não se resume à sala de aula. Espero que um dia, as lutas desenvolvidas retornem bons frutos para nossa sociedade. No futuro, espero encontrar uma USP mais justa e inclusiva. E torço para que isso se estenda além dos muros da universidade. Na verdade, espero que esses muros sejam completamente derrubados e que todos tenham a oportunidade de estar onde estou agora.

Dedicatória

*A meus pais e à minha irmã,
as três pessoas que mais amo.*

Resumo

MACEDO-REGO, R. C. **Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes nupciais: efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de acasalamento dos machos.** 2014. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

Para avaliar a quantidade ótima de energia e recursos a ser investida em reprodução, um animal deve não só acessar informações sobre sua própria condição corporal, como acessar também informações sobre coespecíficos presentes no ambiente em que vive. Este trabalho investigou essas duas vias (endógena e exógena) de obtenção de informação. Utilizando como organismo modelo a aranha *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae), uma espécie em que os machos produzem presentes nupciais, este estudo investigou: (a) se machos investem mais tempo de busca quando na presença de pistas químicas de fêmeas virgens; (b) se machos aumentam ou diminuem o investimento na construção do presente nupcial quando há pistas da presença de machos competidores; (c) se restrições alimentares impõem efeitos de curto e longo prazo sobre o comportamento de construção de presentes nupciais. Machos mostraram preferência por locais com pistas da presença de fêmeas, mas não diferenciaram pistas de fêmeas virgens e copuladas. Diante de pistas da presença de um macho competidor, machos produziram presentes de menor qualidade, com menos seda. Por fim, restrições alimentares provocaram efeitos de curto e longo prazo no comportamento reprodutivo dos machos, diminuindo a frequência de construção do presente nupcial e o tamanho do presente construído. Conjuntamente, os três experimentos realizados mostram que machos de *P. ornata* utilizam tanto informações exógenas quanto endógenas para ajustar seu investimento em reprodução. A combinação das informações obtidas deve aumentar a eficiência no gasto de energia, maximizando o sucesso reprodutivo dos machos sem que isso prejudique a manutenção de seu organismo.

Palavras-chave: competição espermática, condição corporal, cortejo, *Paratrechalea*, seleção sexual, sinalização honesta, sistemas de acasalamento, sucesso reprodutivo.

Abstract

MACEDO-REGO, R. C. **Sexual dilemmas of a gift-giving spider: effects of hunger and competition for females on the male mating effort**. 2014. Master Thesis – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

To evaluate the optimal amount of energy and resources to be invested in reproduction, animals should not only obtain information about their own body condition, but they should also obtain information about conspecifics in the environment where they live. This study investigated these two ways (endogenous and exogenous) of acquiring information. Using as model organism the spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae), a species in which males produce nuptial gifts, this study investigated: (a) if males invest more time searching for sexual partners in the presence of chemical cues of virgin females; (b) if males increase or decrease the investment in nuptial gift construction in the presence of chemical cues of competitor males; (c) if food deprivation imposes short- and long-term effects on nuptial gift construction. Males showed a preference for sites with cues of females, but they did not discriminate cues of virgin from cues of copulated females. When males detected cues of a male competitor, they produced lower quality gifts, with less silk. Finally, food deprivation imposed both short- and long-term negative effects on male reproductive behavior, decreasing the frequency of nuptial gift construction and also the size of the gift. Together, the three experiments show that males of *P. ornata* use both exogenous as endogenous information to adjust their investment in reproduction. The combination of information obtained may increase the efficiency in energy use, maximizing male reproductive success without compromising self maintenance.

Key-words: body condition, courtship, honest signal, mating system, *Paratrechalea*, sexual selection, sperm competition, reproductive success.

Sumário

1. Introdução	13
2. Capítulo 1: Machos de <i>Paratrechalea ornata</i> (Araneae: Trechaleidae) modulam seu investimento em presentes nupciais diante do risco de competição espermática	
Resumo	17
Introdução	18
Material & métodos	21
Resultados	24
Discussão	26
Referências	31
3. Capítulo 2: Quando o passado te condena: efeitos negativos de longa duração causados por privação alimentar em machos de uma aranha produtora de presentes nupciais	
Resumo	36
Introdução	37
Material & métodos	39
Resultados	44
Discussão	48
Referências	53
4. Conclusão	58

Introdução

Este é um guia de sexo. Um guia não ilustrado, infelizmente. Mas é definitivamente um guia de sexo. E não se trata daqueles guias tradicionais que, de tão emocionantes, nos fazem desejar do fundo de nosso estoque de gametas que pertencêssemos a uma espécie com reprodução assexuada. Não. Deixaremos o jargão detalhista para dissertações e aulas de educação sexual das redes de ensino. Mas antes de começar, admito que este guia talvez seja mais adequado para aranhas do que para humanos. Destaco também que é muito difícil traçar paralelos entre o comportamento de humanos e de outros animais, pois somos profundamente moldados pela cultura. Mas convenhamos que, se ao buscar a cura para suas angústias, você chegou justamente aqui, nesta dissertação, não fará mal continuar a leitura.

Em alguns momentos da vida, quando estamos em um ambiente em que há indivíduos de nossa espécie, devemos avaliar como ocorre a interação sexual entre esses indivíduos. Todos nós já passamos por isso. Se não for o seu caso, você provavelmente não tem idade suficiente para ler as linhas que se seguem. Em algumas espécies, alguns poucos machos copulam com várias fêmeas. É o caso de leões, que defendem um território com acesso a água e alimentos e impedem a entrada de machos competidores. Em outros casos, como nas aves jaçanãs, o padrão inverso ocorre e são as fêmeas que mantêm haréns. Mas a promiscuidade não é regra absoluta, em 1% das espécies ocorrem casais fixos. Esse é o caso dos simpáticos *Schistosoma mansoni*, vermes causadores da barriga d'água. Nessa espécie, a fidelidade e intimidade dentro de um casal são tão intensas que a fêmea vive dentro do corpo do macho.

Obviamente, não é sempre que podemos defender territórios ou viver dentro de outro indivíduo para garantir nosso sucesso reprodutivo. Em alguns insetos como as efemérides, por exemplo, a fase adulta é extremamente curta e às vezes não dura mais que um dia. Uma quantidade enorme de indivíduos chega à fase adulta simultaneamente, sendo

impossível monopolizar territórios ou afastar concorrentes. Assim que as efemérides emergem, inicia-se uma competição intensa pela localização de parceiros do sexo oposto e quem for mais rápido e eficiente será mais bem sucedido. Essa eficiência na localização de parceiros sexuais pode ser alcançada de diversas formas. Em caracóis, machos detectam o muco liberado por fêmeas. Em algumas mariposas, machos viajam centenas de metros seguindo o odor liberado por fêmeas receptivas. Humanos, por sua vez, publicam anúncios em jornais e fotos em redes sociais da internet.

Mas não basta ao macho encontrar uma fêmea. Para obter sucesso reprodutivo, ele precisa conquistar essa fêmea. Essa conquista baseia-se em características dos machos que são atrativas para as fêmeas, tais como juba negra em leões e musculatura peitoral bem desenvolvida em seres humanos. Na aranha *Paratrechalea ornata*, animal foco deste guia, machos capturam uma presa e a revestem com seda, formando uma pequena esfera branca, o presente nupcial. Essa refeição empacotada em seda é romanticamente oferecida à fêmea como uma forma de cortejo. Se a fêmea aceita o presente, enquanto ela se alimenta da presa oferecida, o macho copula com ela. Mas note um detalhe importante: a mesma presa que permite a construção de um presente nupcial poderia servir de alimento para o macho. Isso estabelece um grande dilema: toda vez que o macho captura uma presa, ele tem que decidir entre produzir um presente nupcial (investindo em sua reprodução) ou se alimentar (investindo na manutenção e no desenvolvimento de seu próprio corpo).

É notória a influência da alimentação sobre os organismos. Em 1991, tornou-se famoso o caso de Amaro João da Silva, trabalhador rural pernambucano. Por terem se alimentado muito mal por quase toda vida, Amaro e seus filhos mais velhos se tornaram adultos com nanismo. Por outro lado, ao receberem alimentação de boa qualidade, os filhos mais novos cresceram normalmente, mostrando que restrições alimentares prolongadas podem ter consequências radicais para o desenvolvimento e talvez outros aspectos da vida

dos organismos, como o comportamento reprodutivo. Em besouros rola-bosta, por exemplo, diferenças na alimentação durante a fase larval produzem dois tipos de machos adultos: os grandes, que monopolizam uma massa de fezes usada pelas fêmeas como local de deposição de ovos, e os pequenos, que invadem os territórios dos machos grandes e se acasalam furtivamente com algumas fêmeas. Nesse caso, mesmo adotando estratégias diferentes para a obtenção de fêmeas, os dois tipos de macho conseguem se reproduzir. Já em *P. ornata*, o cortejo envolve o uso de um alimento e, portanto, restrições alimentares são potencialmente mais danosas para indivíduos mal alimentados, pois qualquer presa oferecida para uma fêmea na forma de um presente nupcial não pode ser consumida pelo macho.

Mesmo que um macho de *P. ornata* supere todos os percalços na busca por uma parceira reprodutiva, encontrando, cortejando e copulando com ela, não há nenhuma garantia de que ele será pai dos filhotes que ela irá produzir. Fêmeas de várias espécies, incluindo humanos, podem copular com mais de um macho e, uma vez dentro do organismo da fêmea, o esperma desses machos competirá pela fertilização dos óvulos dela. Em algumas aranhas, como é o caso de *P. ornata*, é esperado que o primeiro macho a copular com a fêmea fertilize mais ovos que os machos seguintes. Portanto, a melhor forma de lidar com a competição de esperma é encontrar uma fêmea virgem. Entre os animais, machos apresentam outras estratégias para contornar a competição de esperma. Após a cópula, machos de algumas espécies de escorpiões argentinos depositam um plugue na abertura genital feminina que funciona como um cinto de castidade, impedindo que outros machos se acasalem com ela. Machos da borboleta do maracujá, por sua vez, esperam uma fêmea emergir de sua pupa e imediatamente copulam com ela. Logo após a cópula, o macho libera um odor sobre a fêmea que a torna extremamente pouco atrativa para outros machos, o que diminui muito a chance desta fêmea copular novamente. É melhor nem pensar qual seria a estratégia análoga em humanos!

E aqui chegamos ao ponto crítico deste guia. De posse de toda essa informação, podemos especular qual a melhor estratégia para machos de *P. ornata* se reproduzirem. Peço a você que se liberte de quaisquer padrões ou estereótipos comportamentais humanos e se permita analisar a questão do ponto de vista de uma aranha macho. Primeiro, o que essa aranha macho deve fazer para encontrar uma fêmea? Quais fêmeas deve escolher: virgens, copuladas ou qualquer uma? Se aparecer um macho competindo pela fêmea, o que se deve fazer: produzir um presente nupcial sensacional, produzir um presente de baixa qualidade ou desistir de conquistar a fêmea? Caso esteja com um pouco de fome, o macho deve produzir um presente ou comer a presa? Se ele estiver com muita fome, será que vale a pena correr o risco de morrer de inanição para alcançar o sonho de ter aranhas bebê? Todas essas perguntas serão respondidas nos capítulos a seguir, que foram escritos para pesquisadores e, portanto, estão repletos de jargão, referências bibliográficas e análises estatísticas. Se você prefere fugir de toda essa complicação, basta pular os dois próximos capítulos e prosseguir na leitura deste guia, que continua na ‘Conclusão’ da dissertação.

Capítulo 1

Machos de *Paratrechalea ornata* (Araneae: Trechaleidae) modulam seu investimento em presentes nupciais diante do risco de competição espermática

Resumo. Em espécies com precedência espermática do primeiro macho que copula, bons competidores devem possuir maior capacidade de localizar fêmeas virgens. Adicionalmente, quando o cortejo inclui o oferecimento de presentes nupciais para as fêmeas, a presença de competidores pode influenciar o investimento no presente. Este estudo investigou os fatores que modulam o investimento dos machos da aranha *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae) na busca por parceiras reprodutivas e na construção de presentes nupciais. Foram testadas duas hipóteses principais: (1) machos devem investir mais na busca por parceiras sexuais em substratos contendo pistas da presença de fêmeas virgens; (2) machos devem ajustar a qualidade do presente de acordo com o risco de competição espermática. Em um experimento de laboratório, machos passaram mais tempo sobre substratos contendo pistas (fios-guia) de fêmeas, independente do *status* reprodutivo delas. Em outro experimento, o número de empacotamentos do presente foi menor em substratos contendo pistas de machos e fêmeas virgens quando comparado a substratos contendo pistas apenas de fêmeas virgens. Apesar da aparente incapacidade dos machos em reconhecer o *status* reprodutivo das fêmeas, a presença de pistas deixadas no substrato por machos coespecíficos pode sinalizar o risco de competição espermática. Esses resultados mostram que machos de *P. ornata* modulam seu investimento reprodutivo tanto na busca por parceiras sexuais quanto na construção de presentes nupciais com base em pistas químicas depositadas por co-específicos de ambos os sexos no substrato.

Palavras-chave: poliginia, seleção sexual, sinalização química, sistemas de acasalamento, sucesso reprodutivo.

Introdução

Os sistemas de acasalamento descrevem a forma de aquisição de parceiros sexuais em uma população e influenciam direta ou indiretamente a intensidade da seleção sexual e o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Emlen & Oring, 1977; Shuster & Wade, 2003). Em uma poliginia por defesa de recursos, por exemplo, o sucesso reprodutivo dos machos geralmente está associado à capacidade de obter e monopolizar um território reprodutivo que será visitado por uma ou mais fêmeas ao longo da estação reprodutiva (exemplos em Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994). Da mesma forma, em uma poliginia por defesa de fêmeas, o sucesso reprodutivo dos machos está associado à capacidade de obter e manter o acesso reprodutivo exclusivo a uma ou mais fêmeas, repelindo machos rivais (exemplos em Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994). Nesses dois sistemas de acasalamento, as características sexualmente selecionadas nos machos frequentemente incluem aumento do tamanho corporal, armamentos elaborados e sinalizações de ameaça (veja Tabela 1.1.1 em Andersson, 1994). Em uma poliginia por ‘competição desordenada’ (*scramble competition polygyny*), por outro lado, as fêmeas não podem ser facilmente monopolizadas pelos machos, seja porque estão receptivas de forma sincrônica durante um curto período de tempo ou porque estão muito dispersas no espaço (Thornhill & Alcock, 1983). Nesse sistema de acasalamento, interações agonísticas entre os machos são pouco frequentes e o sucesso reprodutivo masculino parece ser influenciado principalmente pela capacidade de localizar potenciais parceiras reprodutivas (Thornhill & Alcock, 1983; Schwagmeyer & Wootner, 1986; Andersson, 1994). Portanto, as características sexualmente selecionadas nos machos geralmente incluem maturação precoce, alta mobilidade ou velocidade, órgãos sensoriais e locomotores bem desenvolvidos (veja Tabela 1.1.1 em Andersson, 1994).

Apesar de pouco estudada, a competição desordenada é provavelmente o sistema de acasalamento predominante entre insetos e aracnídeos (Thornhill & Alcock, 1983; Buzatto *et*

al., 2013). Em aranhas, particularmente, machos juvenis são geralmente sedentários enquanto adultos são bastante vágéis e investem a maior parte do tempo na busca de potenciais parceiras sexuais (e.g., Austad 1982; Vollrath, 1997; Costa & Quirici, 2007). Em muitas espécies, os machos podem detectar a presença de fêmeas à distância usando sinais químicos, acústicos, visuais e táteis (revisão em Gaskett, 2007). Entre espécies cursoriais, os machos são comumente atraídos por feromônios sexuais liberados pelas fêmeas em seus fios-guia (e.g., Roland, 1984; Albo *et al.*, 2009). Os fios-guia também podem fornecer informações sobre o *status* reprodutivo da fêmea que os depositou no substrato, de forma que fêmeas virgens podem liberar compostos químicos diferentes de fêmeas que já copularam e os machos parecem ser capazes de detectar essas diferenças (e.g., Rypstra *et al.*, 2003; Baruffaldi & Costa, 2010). Porém, poucos estudos investigaram se os machos ajustam seu comportamento de busca usando pistas químicas deixadas no substrato por fêmeas e também por machos coespecíficos, de forma a aumentar a chance de encontro com potenciais parceiras reprodutivas e minimizar os riscos de competição espermática (mas veja Kasumovic & Andrade, 2006 e Schneider *et al.*, 2011). A pressão seletiva sobre a eficiência de busca dos machos deve ser tanto mais forte (i) quanto maior for a competição por parceiras, (ii) quanto menor for a densidade de fêmeas na população e (iii) quanto maior forem os custos ecológicos e fisiológicos do deslocamento dos machos.

O sistema de acasalamento de aranhas do gênero *Paratrechalea* (Trechaleidae) parece ser uma poliginia por competição desordenada, pois a alta densidade de machos competidores e a dispersão espacial das fêmeas ao longo das margens dos rios devem dificultar a monopolização de parceiras sexuais. Machos de *Paratrechalea* constroem um presente nupcial que consiste em uma presa envolta em seda que é carregada nas quelíceras durante a busca por fêmeas (Costa-Schmidt *et al.*, 2008). Em uma poliginia por competição desordenada na qual o oferecimento de um presente nupcial é condição necessária para a

cópula, assim como é o caso de *Paratrechalea* (Costa-Schmidt *et al.*, 2008; Costa-Schmidt & Machado, 2012), os machos enfrentam potenciais custos ecológicos e fisiológicos na busca de parceiras. A carga extra que é carregada durante o deslocamento pode implicar, por exemplo, em maior gasto energético e maior susceptibilidade dos machos ao ataque de predadores, seja por aumento de conspicuidade ou por diminuição da velocidade de escape (ver Costa-Schmidt & Machado, 2012). Além disso, a presa capturada é alocada para a construção do presente e não para a manutenção do macho (Capítulo 2). Em um cenário como esse, espera-se que os machos invistam em presentes somente quando a probabilidade de encontro com uma fêmea é alta. De fato, estudos experimentais já demonstraram que os machos de *P. ornata* conseguem reconhecer a seda depositada por fêmeas no substrato e este estímulo químico é suficiente para induzir o macho à construção do presente nupcial (e.g., Albo *et al.*, 2009, 2013; Albo & Costa, 2010; Klein *et al.*, 2012, 2014; Trillo *et al.*, 2014). Adicionalmente, supondo que exista precedência espermática do primeiro macho, assim como ocorre com outras espécies que possuem espermoteca do tipo *conduit* (Austad, 1984), machos que localizam fêmeas virgens e copulam com estas, são favorecidos na competição espermática e, portanto, podem aumentar seu sucesso reprodutivo (ver também Dreengsgaard & Toft, 1999).

Este estudo investigou os fatores que modulam o investimento dos machos de *P. ornata* na busca por parceiras reprodutivas e na construção de presentes nupciais. Foram testadas as seguintes hipóteses: (1) dado que substâncias químicas contidas nos fios-guia informam o sexo do indivíduo que os depositou (e.g., Roberts & Uetz, 2005; Albo *et al.*, 2009), machos devem investir mais na busca por parceiras sexuais em substratos contendo pistas da presença de fêmeas; (2) dado que fios-guia podem fornecer informações sobre o *status* reprodutivo das fêmeas (e.g., Roberts & Uetz, 2005), machos devem investir mais na busca por parceiras sexuais em substratos contendo pistas da presença de fêmeas virgens; (3) dado

que a precedência espermática deve ser do primeiro macho que copula (Austad, 1984) e que o oferecimento de um presente nupcial é condição necessária para a cópula em *P. ornata* (Costa-Schmidt & Machado, 2012), machos devem investir mais prontamente na construção de presentes nupciais quando na presença de pistas de machos coespecíficos; (4) machos devem ajustar a qualidade do presente de acordo com o risco de competição espermática. Em relação a essa última hipótese, duas possibilidades foram contrastadas: (4a) machos devem construir presentes maiores e depositar mais seda nos presentes quando na presença de pistas de machos coespecíficos, pois a duração da cópula e possivelmente a quantidade de esperma transferido para a fêmea estão positivamente correlacionados com o tamanho do presente e com a quantidade de seda nele depositada (Lang, 1996; Klein *et al.*, 2014); (4b) machos devem construir presentes menores e depositar menos seda nos presentes quando na presença de pistas de machos coespecíficos, pois a construção de um presente grande e bem empacotado deve ser custosa (Albo *et al.*, 2014) e o benefício de copular com uma fêmea que já copulou deve ser baixo em virtude da precedência espermática do primeiro macho.

Material & métodos

Coleta e manutenção dos indivíduos

Os indivíduos de *P. ornata* foram coletados no Arroio Pedra de Amolar (29°32'02"S; 50°14'47"O), localizado na bacia do rio Tramandaí, município de Maquiné, Rio Grande do Sul. Os indivíduos foram mantidos em laboratório dentro de recipientes individuais de 200 ml cobertos com tela e contendo um filme de água no fundo. A alimentação foi feita utilizando ninfas de barata ou moscas, duas vezes por semana. A temperatura na sala de criação foi mantida em torno dos 26 °C e o ciclo de luminosidade foi de 12 h de luz por dia. Todos os experimentos descritos a seguir foram realizados à noite, entre 18 e 23 h, que corresponde à primeira metade do período de atividades de *P. ornata* em condições naturais.

Experimento 1

O primeiro experimento foi delineado para testar as hipóteses 1 e 2 simultaneamente. O experimento foi executado dentro de uma arena de testes na qual cada macho foi exposto a diferentes estímulos. A arena consistiu em um recipiente circular (diâmetro = 20 cm), com fundo de isopor e laterais de material cartonado (altura = 2,5 cm). O fundo da arena foi coberto com quatro pedaços de papel filtro com área e formato idênticos, cada um deles contendo uma das seguintes pistas: (a) seda depositada por uma fêmea virgem; (b) seda depositada por uma fêmea que já havia copulado; (c) seda depositada por um macho virgem; (d) nenhuma pista (controle). Para a obtenção dessas pistas, fêmeas virgens, fêmeas que haviam copulado entre 1 e 5 dias antes do experimento e machos virgens foram deixados individualmente sobre pedaços de papel filtro por 24 horas. Não houve repetição dos indivíduos utilizados para obtenção dessas pistas.

Realizamos 18 testes, com cada teste consistindo na liberação de um macho adulto virgem no ponto central da arena, onde ele foi mantido aprisionado por um período de aclimatação de 10 min. Alguns dos machos testados também foram utilizados para a obtenção das pistas referentes ao grupo experimental que continha seda de machos virgens, contudo nenhum macho foi testado frente a sua própria pista. O tempo de duração de cada teste foi de 40 min. Todos os testes foram filmados e, com a análise das filmagens, foi possível quantificar o tempo despendido pelo macho sobre cada um dos quadrantes. A previsão derivada da hipótese 1 é que machos devem permanecer por mais tempo sobre substratos contendo seda depositada por fêmeas do que sobre substratos contendo seda depositada por machos. A previsão da hipótese 2 é que machos devem permanecer por mais tempo sobre substratos contendo seda de fêmeas virgens do que sobre substratos contendo seda de fêmeas que já copularam. Para comparar as proporções médias de tempo

gasto sobre cada quadrante, foi realizada uma ANOVA de Friedman utilizando o programa R (R Development Core Team, 2013).

Experimento 2

O experimento 2 foi delineado para testar as hipóteses 3 e 4 simultaneamente. O experimento foi executado em uma placa de Petri (9 cm de diâmetro) com o fundo forrado com um único pedaço de papel filtro. Dois grupos experimentais foram formados: (a) papel filtro contendo seda depositada por uma fêmea virgem ($n = 24$); (b) papel filtro contendo seda depositada por uma fêmea virgem e seda depositada por um macho virgem coespecífico ($n = 24$). Para obtenção da pista referente ao grupo experimental (a), fêmeas virgens foram deixadas individualmente sobre pedaços de papel filtro por um período de 12 h. Para obtenção das pistas referentes ao grupo experimental (b), machos virgens foram deixados individualmente sobre pedaços de papel filtro por um período de 12 h e, depois de removidos, fêmeas virgens foram colocadas individualmente sobre os mesmos pedaços de papel filtro também por um período de 12 h. Não há necessidade de um grupo controle neste experimento, pois já há evidências de que os machos constroem presentes nupciais na presença da seda feminina e que, quando expostos a um substrato limpo, os machos tendem a consumir as presas ao invés de construírem o presente nupcial (Albo *et al.*, 2009).

Cada teste consistiu na liberação de um macho virgem no centro da arena, na qual o macho ficava aprisionado por um período de aclimação de 15 min. Ao fim desse período, seis moscas-da-fruta (*Drosophila* sp.) vivas eram liberadas dentro da arena, de modo a permitir que os machos capturassem presas para a construção do presente nupcial. Os machos testados foram utilizados uma única vez e estavam todos bem alimentados. Todos os testes foram filmados e duraram 2 horas. Ao final de cada teste, foi registrado se o macho construiu ou não o presente nupcial, o tempo de latência até o início da construção do

presente, quantas moscas foram agregadas ao presente e o número total de empacotamentos (i.e., eventos de embrulhamento das presas com seda) durante a construção do presente, pois a quantidade de empacotamentos deve estar diretamente ligada ao total de seda depositada na construção do presente.

A previsão da hipótese 3 é que machos devem construir o presente nupcial mais prontamente em um substrato contendo seda depositada por uma fêmea virgem e seda depositada por outro macho coespecífico, do que sobre um substrato que contenha apenas seda depositada por uma fêmea virgem. Para comparar a latência de construção do presente nupcial entre os dois grupos, utilizamos uma análise de sobrevivência com o método de Kaplan-Meier (assim como em Costa-Schmidt & Machado, 2012). A previsão da hipótese 4a é que o número de presas agregadas ao presente nupcial e o número de empacotamentos devem ser maiores quando o macho estiver em um substrato contendo seda depositada por uma fêmea virgem e também por um macho coespecífico. Já a previsão da hipótese 4b é exatamente oposta, ou seja, o número de presas e o número de empacotamentos devem ser menores quando o macho estiver em um substrato contendo seda de uma fêmea e de um macho coespecífico. Para contrastar essas duas previsões, foram realizados testes de Mann-Whitney utilizando o programa R (R Development Core Team, 2013).

Resultados

Experimento 1

Os machos de *P. ornata* passaram uma maior porcentagem de tempo sobre os quadrantes da arena que continham seda de fêmeas (Friedman: $\chi^2 = 28,6$; gl = 3; $p < 0,001$), não havendo distinção entre os quadrantes com seda de fêmea virgem (36%) e com seda de fêmea copulada (34%). A porcentagem de tempo sobre o quadrante controle (16%) e sobre o quadrante que continha seda de machos (13%) foi semelhante.

Experimento 2

A presença de pistas de um macho coespecífico não alterou a frequência de construção de presentes nupciais. Dos 24 machos testados frente a substrato contendo pistas de uma fêmea virgem e de um macho competidor, 23 produziram presente nupcial. Dos 24 machos testados frente a substrato contendo somente pistas de fêmea virgem, 22 produziram presente nupcial. Também não houve diferença entre os dois grupos no período de latência até a construção do presente ($\chi^2 = 0,9$; g.l. = 1; $p = 0,33$; Fig. 1) e no número de presas agregadas ao presente ($U = 231$; $z = 0,692$; $p = 0,63$). Por outro lado, o número de empacotamentos realizados para a construção do presente nupcial foi maior em machos testados na ausência de seda de coespecíficos ($U = 170,5$; $z = 1,86$; $p = 0,031$; Fig. 2).

Figura 1. Período de latência até a construção do presente nupcial por machos de *Paratrechalea ornata*. A linha tracejada descreve a proporção de indivíduos que, ao longo das duas horas de experimento, não construíram o presente nupcial quando testados frente a pistas de uma fêmea e de um macho competidor. A linha contínua descreve a proporção de indivíduos que não construíram o presente nupcial quando testados frente a somente a pista de uma fêmea virgem.

Figura 2. Número de empacotamentos realizados por machos de *Paratrechalea ornata*. F: machos testados somente com seda de uma fêmea; FM: machos testados com seda de uma fêmea e de um macho coespecífico.

Discussão

Os resultados do experimento 1 mostram que machos de *P. ornata* investem mais tempo de busca em substratos contendo fios-guia depositados por fêmeas. Esse padrão é compatível com a primeira hipótese, segundo a qual os machos deveriam detectar eficientemente potenciais parceiras sexuais em espécies com sistema de acasalamento do tipo poliginia por competição desordenada (Thornhill & Alcock, 1983; Schwagmeyer & Woontner, 1986). Dado que fêmeas de *P. ornata* se tornam menos receptivas após a primeira cópula (Klein *et al.*, 2014) e que a precedência em espécies com espermateca do tipo *conduit* tende a ser do primeiro macho que copula (Austad, 1984), seria esperado que os machos investissem mais tempo de busca em locais com pistas de fêmeas virgens. Tais fêmeas, além de serem mais receptivas, permitiriam que o primeiro macho a copular com elas fertilizasse uma maior porcentagem de ovos (e.g., Snow & Andrade, 2005). Entretanto, ao contrário do padrão previsto pela segunda hipótese deste estudo, o tempo investido pelos machos em substratos contendo fios-guia depositados por fêmeas virgens e copuladas foi muito

semelhante. A seguir, são apresentadas possíveis explicações para a discrepância entre os resultados esperados e aqueles obtidos no experimento 1.

Uma primeira possibilidade é que machos de *P. ornata* não tenham a capacidade sensorial de reconhecer o *status* reprodutivo das fêmeas com base somente em pistas químicas contidas nos fios-guia, mesmo que as vantagens seletivas em reconhecer o *status* reprodutivo das fêmeas sejam muito grandes e já tenham sido experimentalmente demonstradas para várias espécies de aranhas (ver referências em Baffuraldi & Costa, 2010). Uma segunda possibilidade é que a seda produzida por fêmeas virgens não seja diferente da seda de fêmeas copuladas. Considerando que fêmeas que já copularam podem aceitar o cortejo de um macho a fim de roubar seu presente nupcial (Bilde *et al.*, 2006, 2007; Andersen *et al.*, 2008), elas poderiam se beneficiar por não sinalizar seu *status* reprodutivo por meio dos fios-guia e, com isso, obter refeições livres de custos. Seguindo essa mesma lógica, se as fêmeas podem se beneficiar geneticamente da poliandria (Arnqvist & Nilsson, 2000; Parker & Birkhead, 2013), elas teriam vantagens adicionais em não permitir que os machos reconheçam seu *status* reprodutivo. Uma terceira possibilidade é que machos só reconheçam o *status* reprodutivo da fêmea ao estabelecer contato físico com ela, assim como já foi sugerido para a aranha *Allocosa brasiliensis* (Aisenberg *et al.*, 2011). É possível também que a competição por fêmeas em ambiente natural seja tão intensa que investir preferencialmente na busca por fêmeas virgens carregando nas quelíceras um presente nupcial possa representar um custo muito alto para os machos de *P. ornata* (Costa-Schmidt & Machado, 2012). Nesse caso, os machos poderiam maximizar seu sucesso reprodutivo investindo na busca indiscriminada por fêmeas e nenhum tipo de seleção de parceiras seria esperado (Edward & Chapman, 2011).

No experimento 2, apesar da latência para construção do presente e do número de presas agregadas ao presente não terem diferido entre os grupos experimentais, o número de

empacotamentos das presas foi menor no grupo com pistas químicas da presença de machos rivais. O resultado referente à latência refuta a terceira hipótese deste estudo, segundo a qual os machos deveriam construir presentes mais prontamente quando o risco de competição espermática fosse maior. Entretanto, o menor número de empacotamentos das presas apóia a quarta hipótese, mostrando que a presença de pistas de machos coespecíficos de fato provoca alterações no comportamento de construção do presente. Essas alterações são parcialmente compatíveis com o cenário 4b, que postula que, na presença de pistas de coespecíficos rivais, machos construiriam presentes de menor qualidade, aos quais agregariam menos presas (previsão refutada) e menos seda (previsão confirmada). Considerando que todos os machos experimentais estavam bem alimentados, é possível que a demanda conflitante (*trade-off*) entre investimento somático (i.e., consumo da presa para auto-manutenção) e o investimento reprodutivo (i.e., construção do presente para obtenção de parceiras) tenha sido atenuada (Capítulo 2). Portanto, o custo de agregar muitas presas ao presente mesmo diante do risco de competição espermática talvez seja baixo em relação os benefícios de ter uma cópula mais duradoura (Klein *et al.*, 2014), em que uma maior quantidade de esperma pode ser transferida para a fêmea.

Estudos meta-analíticos com vários grupos de animais mostraram que a manipulação experimental da percepção dos machos sobre o risco de competição espermática leva a um aumento no número de esperma por ejaculado (Del Barco-Trillo, 2011; Kelly & Jennions, 2011). Adicionalmente, existe um conjunto crescente de evidências mostrando que há uma demanda conflitante entre o investimento pré-copulatório para a obtenção de cópulas e o investimento espermático para obtenção de fertilizações (revisão em Kvanerno & Simmons, 2013). A explicação para esse padrão se baseia na premissa de que machos podem alocar para a reprodução uma quantidade fixa de recursos e energia que precisa ser dividida na aquisição de cópulas (incluindo, por exemplo, busca por parceiras, briga pela posse de

fêmeas ou recursos de que elas necessitam, ornamentação para atrair parceiras) ou na produção de vários componentes do ejaculado que podem aumentar o sucesso de fertilização (Parker *et al.*, 2013). Considerando que a produção de seda em aranhas pode ser cara (Craig, 2003), a redução no número de empacotamentos do presente nupcial diante do risco de competição espermática observada no experimento 2 poderia ter como consequência um aumento no número total de espermatozoides transferido para a fêmea atual ou para parceiras futuras.

Além de aumentar o tempo de duração da cópula e diminuir as chances de roubo do presente pela fêmea antes que a cópula termine (Andersen *et al.*, 2008), a seda que envolve o presente nupcial parece ter outros papéis na interação macho-fêmea. Brum *et al.* (2012), por exemplo, demonstraram que a seda usada pelos machos de *P. ornata* para empacotar os presentes contém substâncias químicas que induzem a fêmea a aceitar o presente nupcial. Nesse sentido, um macho pode aumentar a probabilidade de uma fêmea aceitar seu presente nupcial aumentando a quantidade de seda depositada neste presente. Em apoio a essa previsão, experimentos prévios já demonstraram que machos de *P. ornata* que não conseguem copular com uma fêmea virgem re-empacotaram seus presentes e, com isso, aumentaram suas chances de obter uma cópula (Albo & Costa, 2010). Mesmo que os machos não consigam reconhecer o *status* reprodutivo das fêmeas (experimento 1), a presença de fios-guia de outros machos coespecíficos pode sinalizar o risco de competição espermática. Se fêmeas virgens são mais seletivas em relação à qualidade do presente do que fêmeas que já copularam, os machos deveriam empacotar mais os presentes quando na ausência de pistas de machos coespecíficos. Nesse sentido, uma explicação alternativa para o padrão obtido no experimento 2 seria que machos de *P. ornata* aumentam o investimento na qualidade do presente na ausência de competição espermática em função da potencial recompensa obtida com a cópula com uma fêmea virgem. Essa interpretação é análoga ao

padrão de maior investimento masculino em ejaculado em resposta à maior qualidade da fêmea registrada para vários grupos de animais (Kelly & Jennions, 2011).

Em conclusão, machos de *P. ornata* modulam seu investimento reprodutivo tanto na busca por parceiras sexuais quanto na construção de presentes nupciais com base em pistas químicas depositadas por co-específicos de ambos os sexos no substrato. Dado que os machos reconhecem pistas da presença de fêmeas, eles podem direcionar a busca por parceiras sexuais aos locais com maior probabilidade de encontro. Adicionalmente, ao construir o presente diante da pista da presença de fêmeas, os machos minimizam os custos de carregar o presente por longas distâncias antes do contato com uma fêmea. Existem várias possíveis explicações para o fato dos machos não discriminarem o *status* reprodutivo das fêmeas, mas informações sobre a intensidade de competição espermática em campo são necessárias para desenhar experimentos mais realistas e que incorporem aspectos básicos da biologia reprodutiva de *P. ornata*. Apesar da aparente incapacidade dos machos em reconhecer o *status* reprodutivo das fêmeas, a presença de pistas deixadas no substrato por machos coespecíficos pode sinalizar o risco de competição espermática. A capacidade de reconhecer essas pistas pode conferir vantagens reprodutivas em termos da quantidade de esperma transferido para a fêmea. Uma das hipóteses levantadas aqui é que exista uma demanda conflitante entre o investimento pré-copulatório em seda para a construção do presente e o investimento espermático na cópula atual ou em cópulas futuras. Essa hipótese nunca foi testada para aranhas e estudos experimentais em laboratório poderiam investigar não apenas a existência dessa possível demanda conflitante como também suas consequências para o sucesso reprodutivo dos machos.

Referências

- Aisenberg, A., Costa, F. G. & González, M. 2011: Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of the Linnean Society* **103**, 68-75.
- Albo, M. & Costa, F. 2010: Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour* **79**, 1031-1036.
- Albo, M., Costa-Schmidt, L. E. & Costa, F. 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., Bilde, T. & Uhl, G. 2013: Sperm storage mediated by cryptic female choice for nuptial gifts. *Proceedings of the Royal Society of London* **280**, 20131735.
- Albo, M. J., Mel-González, V., Carballo, M., Baldenegro, F., Trillo, M. C. & Costa, F. 2014: Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. *Animal Behaviour* **92**, 25-31.
- Andersen, T., Bollerup, K., Toft, S. & Bilde, T. 2008: Why do males of the spider *Pisaura mirabilis* wrap their nuptial gifts in silk: female preference or male control? *Ethology* **114**, 775-781.
- Andersson, M. 1994: Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
- Arnqvist, G. & Nilsson, T. 2000: The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* **60**, 145-164.
- Austad, S. 1982: First male sperm priority in the bowl and doily spider *Frontinella pyramitela* (Walckenaer). *Evolution* **36**, 777-785.
- Austad, S. 1984: Evolution of sperm priority patterns in spiders. In: Sperm competition and the evolution of mating systems. (Smith, R. L. ed.). Harvard University Press,

- Cambridge Mass, pp. 223-249.
- Baruffaldi, L. & Costa, F. 2010: Changes in male sexual responses from silk cues of females at different reproductive states in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Journal of Ethology* **28**, 75-85.
- Bilde, T., Tuni, C., Elsayed, R., Pekár, S. & Toft, S. 2006: Death feigning in the face of sexual cannibalism. *Biology Letters* **2**, 23-25.
- 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? *Animal Behaviour* **73**, 267-273.
- Buzatto, B., Macías-Ordóñez, R. & Machado, G. 2013: Macroecology of harvestman mating systems. In: *Sexual selection: perspectives and models from the Neotropics* (Macedo, R. H. & Machado, G., eds). Elsevier, Amsterdam, pp. 115-162.
- 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.
- Costa, F. & Quirici, V. 2007: Cortejo e isolamento reprodutivo em aranhas. In: *Ecologia e comportamento de aranhas* (Gonzaga, M., Santos, A. & Japyassú, H., eds). Editora Interciência Ltda., Rio de Janeiro, pp. 89-114.
- Costa-Schmidt, L. E. & Machado, G. 2012: Reproductive interference between two sibling species of gift-giving spiders. *Animal Behaviour* **84**, 1201-1211.
- 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.

- Craig, C. L. 2003: Spiderwebs and silk: tracing evolution from molecules to genes to phenotypes. Oxford University Press, New York.
- Del Barco-Trillo, J. 2011: Adjustment of sperm allocation under high risk of sperm competition across taxa: a meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 1706-1714.
- Dreengsgaard, I. L. & Toft, S. 1999: Sperm competition in a nuptial feeding spider, *Pisaura mirabilis*. *Behaviour* **136**, 877-897.
- Edward, D. A. & Chapman, T. 2011: The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* **26**, 647-654.
- Emlen, S. & Oring, L. 1977: Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.
- Gaskett, A. C. 2007: Spider sex pheromones; emission, reception, structures, and functions. *Biological Reviews* **82**, 27-48.
- Kasumovic, M. M. & Andrade, M. C. B. 2006: Male development tracks rapidly shifting sexual versus natural selection pressures. *Current Biology* **26**, 242-2433.
- Kelly, C. D. & Jennions, M. D. 2011: Sexual selection and sperm quantity: meta-analyses of strategic ejaculation. *Biological Reviews* **86**, 863-884.
- Klein, A. L., Trillo, M. C. & Albo, M. J. 2012: Sexual receptivity varies according to female age in a Neotropical nuptial gift-giving spider. *Journal of Arachnology* **40**, 138-140.
- Klein, A. L., Trillo, M. C., Costa, F. G. & Albo, M. J. 2014: Nuptial gift size, mating duration and remating success in a neotropical spider. *Ethology Ecology & Evolution* **26**, 29-39.
- Kvarnemo, C. & Simmons, L. W. 2013: Polyandry as a mediator of sexual selection before and after mating. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **368**, 20120042.

- Lang, A. 1996: Silk investments in gifts by males of the nuptial feeding spider *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae). *Behaviour* **133**, 97-716.
- Parker, G. A. & Birkhead, T. R. 2013: Polyandry: the history of a revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **368**, 20120335.
- Parker, G. A. & Lessells, C. M., Simmons L.W. 2013: Sperm competition games: a general model for precopulatory male-male competition. *Evolution* **67**, 95-109.
- R Development Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Roberts, J. A. & Uetz, G. W. 2005: Information content of female chemical signals in the wolf spider *Schizocosa ocreata*: male discrimination of reproductive state and receptivity. *Animal Behaviour* **70**, 217-223.
- Roland, C. 1984: Chemical signals bound to the silk in spider communication (Arachnida, Araneae). *Journal of Arachnology* **11**, 309-314.
- Rypstra, A., Wieg, C., Walker, S. & Persons, M. 2003: Mutual mate assessment in wolf spiders: differences in the cues used by males and females. *Ethology* **109**, 315-325.
- Schneider, J. M., Lucass, C., Brandler, W. & Fromhage, L. 2011: Spider males adjust mate choice but not sperm allocation to cues of a rival. *Ethology* **117**, 970-978.
- Schwagmeyer, P. & Woontner, S. 1986: Scramble competition polygyny in thirteen-lined ground squirrels: the relative contributions of overt conflict and competitive mate searching. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**, 359-364.
- Shuster, S. M. & Wade, M. J. 2003: Mating systems and strategies. Princeton University Press, Princeton.

- Snow, L. S. E. & Andrade, M. C. B. 2005: Multiple sperm storage organs facilitate female control of paternity. *Proceedings of the Royal Society of London* **272**, 1139-1144.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983: *The evolution of insects mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- 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.
- Vollrath, F. 1997: Dwarf males. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 159-163.

Capítulo 2

Quando o passado te condena: efeitos negativos de longa duração causados por privação alimentar em machos de uma aranha produtora de presentes nupciais

Resumo. O princípio da desvantagem propõe que sinais sexuais devem ser custosos para serem honestos. Um bom modelo para investigar a honestidade de sinais emitidos por machos, tendo-se em conta a demanda conflitante entre manutenção corporal e esforço reprodutivo do macho, é a aranha *Paratrechalea ornata*, em que uma presa pode ser usada tanto para alimentação como para ser oferecida a uma fêmea em forma de presente nupcial. Estudos prévios com essa espécie mostram que machos em má condição alimentar depositam menos seda à presa quando constroem o presente nupcial. Aqui, realizamos um experimento laboratorial para avaliar se privação alimentar prolongada durante o início da fase adulta dos machos impõe efeitos negativos de longa duração na construção do presente nupcial. Também avaliamos se um aumento na oferta de alimento pode elevar a condição corporal dos machos, de modo a aumentar a frequência de construção do presente nupcial. Primeiramente, mostramos que machos mal alimentados por três semanas não produziram presentes. Além disso, mesmo após um considerável aumento da oferta de alimento, que durou duas semanas e claramente melhorou sua condição corporal, a maior parte dos machos que enfrentaram longo período de fome não construíram presentes. Além da baixa frequência de construção do presente, a massa do presente nupcial foi menor quando comparada à massa dos presentes produzidos por machos que sempre se alimentaram bem. Assim, a fome prolongada parece impor sobre o esforço reprodutivo dos machos um efeito negativo de longa duração que não pode ser facilmente revertido e pode afetar negativamente o sucesso reprodutivo dos machos. Os efeitos de longa duração causados por fome prolongada sobre a propensão dos machos a construir presentes e sobre o tamanho do presente produzido podem aumentar a honestidade deste sinal. Da perspectiva da fêmea, consequentemente, o oferecimento de um presente nupcial pode trazer muita informação sobre a qualidade do macho.

Palavras-chave: condição corporal, cortejo, demanda conflitante, dieta, *Paratrechalea*, presente nupcial, qualidade do macho, resposta compensatória, sinal honesto.

Introdução

Uma questão fundamental no debate sobre honestidade na comunicação animal é como se dá a correlação entre sinal observado e qualidade não observável (Számádó, 2011). Embora a honestidade possa ser gerada por diversos mecanismos, o princípio da desvantagem (*handicap principle*), que propõe que o sinal deve ser custoso para ser honesto (Zahavi, 1975), tem recebido mais atenção por parte de pesquisadores interessados em seleção sexual (revisão em Johnstone, 2009). Vários autores, no entanto, argumentam que a honestidade não é mantida pelos custos pagos pelos indivíduos honestos, mas sim pelos custos potenciais de trapacear (e.g., Hurd, 1995; Számádó, 1999; Lachman *et al.*, 2001). Sinalizadores honestos deveriam pagar um custo extra somente se existir uma restrição biológica que crie uma conexão entre os custos pagos por sinalizadores honestos e desonestos. Assim, a existência de uma desvantagem não é uma necessidade teórica, mas sim o resultado de restrições biológicas (revisão em Számádó, 2011). Essas restrições biológicas podem resultar, por exemplo, em demandas conflitantes (*trade-offs*) entre manutenção corporal e esforço reprodutivo dos machos. No entanto, evidências empíricas de uma conexão fisiológica direta entre manutenção corporal (e.g., imunocompetência) e um atributo masculino sexualmente selecionado (e.g., ornamentação) ainda são escassas (veja Siva-Jothy, 2000).

Levando em conta as demandas conflitantes entre manutenção corporal e esforço reprodutivo do macho, bons modelos para investigar a honestidade de sinais sexuais masculinos incluem artrópodes que oferecem presentes nupciais. Nessas espécies, após capturar uma presa, o macho pode usar a presa como alimento ou para construir um presente nupcial, um atributo sexualmente selecionado conhecido por estimular fêmeas a copular e por aumentar tanto a transferência de esperma como o número de ovos fertilizados pelo macho (Lang, 1996; Stålhandske, 2001; Bilde *et al.*, 2007; Andersen *et al.*, 2008; Albo &

Costa, 2010; Brum *et al.*, 2012; Albo *et al.*, 2013). Contudo, em oposição a outros sistemas em que o esforço de acasalamento dos machos envolve vias metabólicas complexas, aqui o mesmo recurso (i.e., a presa) pode ser usado tanto como alimento para a manutenção corporal como para a construção de um presente nupcial, que é um componente-chave do esforço reprodutivo dos machos (Stålhandske, 2001; Costa-Schmidt *et al.*, 2008; Albo & Costa, 2010). Consequentemente, o investimento dos machos em presentes nupciais claramente entra em conflito com o investimento na condição corporal, que está diretamente ligada à ingestão de alimentos (Moya-Laraño *et al.*, 2008).

Em uma aranha que constrói presentes nupciais, *Pisaura mirabilis* (Pisauridae), estudos experimentais indicam que, diante de pistas da presença de fêmeas, machos saciados constroem presentes nupciais com maior frequência e usam mais seda na construção do presente do que machos famintos (Albo *et al.*, 2011), o que claramente indica que uma restrição alimentar durante a fase adulta impõe um efeito negativo de curta duração sobre o comportamento de construção de presentes nupciais. Em outra espécie com presente nupcial, *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae), machos mal alimentados depositam menos seda quando constroem o presente (Trillo *et al.*, 2014). Em ambas as espécies, o efeito da dieta sobre a qualidade do presente nupcial foi avaliada somente uma vez durante a vida adulta do macho. Contudo, o efeito negativo de uma dieta pobre sobre a condição corporal em aranhas pode também ter implicações de longa duração sobre os indivíduos. Por exemplo, quando fêmeas da tarântula mediterrânea *Lycosa tarantula* (Lycosidae) experimentam limitação alimentar durante os estágios imaturos, elas apresentam um incremento na taxa de canibalismo sexual como adultas, provavelmente como uma resposta compensatória pela diminuição na quantidade de presas consumidas no passado (Moya-Laraño *et al.*, 2003). Nesse caso em particular, fêmeas canibais apresentam taxas maiores de reprodução e produzem prole de maior qualidade que fêmeas não canibais (Rabaneda-Bueno *et al.*, 2008).

Em aranhas que oferecem presentes nupciais, todavia, uma prolongada propensão a se alimentar da presa capturada podem reduzir drasticamente a aptidão de machos famintos, pois se espera que as decisões que fêmeas tomam em relação a seus potenciais parceiros sexuais possam se basear na presença ou qualidade do presente nupcial (Stålhandske, 2001; Albo & Costa, 2010; Costa-Schmidt & Machado, 2012; but see Albo *et al.*, 2012, 2014).

Aqui, realizamos um experimento para avaliar se a diminuição da oferta de nutrientes durante o começo da fase adulta dos machos impõe efeitos negativos de longa duração na construção de presentes nupciais em aranhas de *Pa. ornata*, nosso organismo modelo. O cortejo de *Pa. ornata* inclui a transferência do macho para a fêmea de uma presa envolta em seda (Costa-Schmidt *et al.*, 2008). O oferecimento de presente nupcial nessa espécie é interpretado como um componente-chave no esforço de acasalamento do macho (Albo & Costa, 2010), e sua expressão é desencadeada por pistas das fêmeas (Albo *et al.*, 2009). Testando machos em três diferentes momentos de sua vida adulta, nós não somente avaliamos se machos mal alimentados são menos propensos a construir um presente nupcial do que machos bem alimentados, mas também pudemos avaliar se um incremento na quantidade de alimento oferecido pode levar indivíduos mal alimentados a uma melhor condição corporal, aumentando assim sua frequência de construção de presentes nupciais. Nós discutimos as implicações de nossos resultados para a honestidade dos presentes nupciais como um sinal sexual (*reproductive signal*) em aranhas.

Material & métodos

Desenho experimental

Nós coletamos machos e fêmeas subadultos de *P. ornata* no Arroio Pedra de Amolar (29°32'20" S, 50°14'46" W), Rio Grande do Sul, Brasil, em fevereiro de 2013 e fevereiro de 2014. Trouxemos todos os indivíduos coletados para laboratório, onde os criamos seguindo o

protocolo descrito em Costa-Schmidt & Machado (2012). Após a última muda (quando o macho se torna adulto), nós fotografamos cada macho para medir a largura do cefalotórax no software ImageJ e usamos a balança digital (com precisão de 0.0001 g) para registrar sua massa. Depois, os machos foram aleatoriamente alocados em dois grupos. O primeiro grupo foi composto por 50 machos virgens que receberam três pequenas ninfas de barata (~ 5 mm de comprimento) por semana pelas três semanas seguintes à última muda (Figura 1). O segundo grupo foi composto por 45 machos virgens que receberam uma única ninfa de barata por semana pelas três semanas seguintes à última muda. Nós chamamos de “período de condicionamento” as três semanas contadas a partir da última muda e anteriores ao início dos testes de construção do presente nupcial.

Figura 1. Representação esquemática do desenho experimental. O grupo inicial de machos foi aleatoriamente dividido em dois grupos que eram bem ou mal alimentados por três semanas consecutivas. Após esse período de condicionamento, cada grupo foi dividido em dois grupos experimentais em que os machos receberam dieta rica ou pobre nas duas semanas subsequentes. Baseado na dieta que machos experimentaram ao longo de todo experimento, quatro grupos foram estabelecidos: pobre-pobre-pobre (PPP), pobre-rica-rica (PRR), rica-pobre-pobre (RPP), e rica-rica-rica (RRR). A construção do presente nupcial pelos machos em cada grupo experimental foi avaliada em três momentos ao longo do experimento: testes 1, 2 e 3.

Ao fim do período de condicionamento, nós dividimos os machos mal alimentados em dois grupos experimentais. No primeiro, posteriormente chamado de tratamento dieta pobre-pobre-pobre (PPP), 22 machos mal alimentados durante o período de condicionamento receberam uma única pequena ninfa de barata pelas duas semanas seguintes (Figura 1). No segundo grupo, chamado de tratamento dieta pobre-rica-rica (PRR), 23 machos mal alimentados durante o período de condicionamento receberam três ninfas de barata pelas duas semanas seguintes (Figura 1). No terceiro grupo, chamado de tratamento dieta rica-pobre-pobre (RPP), 25 machos bem alimentados durante o período de condicionamento receberam uma única pequena ninfa de barata pelas duas semanas seguintes (Figura 1). No quarto, chamado de tratamento dieta rica-rica-rica (RRR), 25 machos bem alimentados durante o período de condicionamento receberam três ninfas de barata pelas duas semanas seguintes (Figura 1). A duração total do experimento foi de cinco semanas, que correspondem a aproximadamente 60% do tempo de vida adulta de machos em laboratório (pers. obs.).

Assim que dividimos os machos nos quatro grupos experimentais descritos acima, nós submetemos os machos ao primeiro teste de construção do presente nupcial (tempo 1). Primeiro, nós colocamos cada macho em uma placa de Petri (9 cm de diâmetro) com o fundo coberto com papel filtro contendo fios-guia de uma fêmea virgem, que servem como estímulo à construção do presente (de acordo com Albo *et al.*, 2009; Costa-Schmidt & Machado, 2012). Após 15 min de aclimação, nós oferecemos uma ninfa de barata (~ 5 mm de comprimento) para cada macho, e registramos se os machos estavam carregando ou não um presente nupcial em suas quelíceras após duas horas. Ao registrar a presença do presente nupcial após um longo intervalo de tempo desde o início do experimento, nós estávamos aptos a distinguir machos que realmente investiram em um presente nupcial de machos que simplesmente envolveram suas presas com seda para imobilizá-las antes de consumi-las,

como ocorre com diversas espécies de aranha, incluindo Trechaleidae (Barrantes & Eberhard, 2007; Albo *et al.*, 2014). Ao fim do teste, nós não removemos a presa ou o presente nupcial construído, assim, os machos poderiam comer toda a ninfa de barata. A ninfa de barata comida no primeiro teste era considerada parte da dieta da quarta semana e, assim, nós não oferecemos outra presa para machos designados para receber dieta pobre na semana seguinte (tratamentos RPP e PPP, Figura 1). Seguindo esse procedimento, após o primeiro teste, nós oferecemos duas novas ninfas para os machos designados a receber uma dieta rica na semana seguinte (tratamentos PRR e RRR, Figura 1).

Nós desenvolvemos o mesmo procedimento descrito acima ao fim da quarta semana (tempo 2) e ao fim da quinta semana (tempo 3). Antes de cada teste (testes 1 a 3), nós usamos uma balança digital para registrar a massa corporal de cada macho, de modo a garantir que os tratamentos aplicados na dieta estavam realmente influenciando a condição corporal dos machos. Após o terceiro e último teste, nós coletamos o presente nupcial construído por cada macho (se algum presente nupcial fora construído) e o conservamos em etanol 70%. Para avaliar a proporção de ninfa consumida por cada macho e comparar o consumo da presa entre os grupos experimentais, nós usamos uma balança digital (precisão de 0.00001 g) para registrar o peso seco de cada presente nupcial produzido no terceiro teste.

Análises estatísticas

Nós estimamos o índice de condição corporal do grupo inicial de machos como os resíduos da regressão entre o comprimento do cefalotórax e a massa corporal. Para avaliar se o período de condicionamento gerou diferenças na condição corporal entre machos bem e mal alimentados, nós ajustamos um modelo linear misto usando o índice de condição corporal como variável dependente e grupo (bem alimentado x mal alimentado) e tempo como variáveis preditoras. Nós usamos a identidade do macho como um fator aleatório na

análise, dado que cada indivíduo produziu medidas repetidas. Para mostrar o efeito da dieta sobre a condição corporal do macho para cada grupo experimental ao longo do experimento, nós também ajustamos um modelo linear misto. Nesse caso, nós estimamos o resíduo de cada macho como a diferença entre sua massa em cada teste (Figura 1) e o valor predito (baseado na largura do cefalotórax) pela regressão realizada no início do período de condicionamento. Supondo que a regressão descreve a relação tamanho x massa de machos em condições normais de alimentação, qualquer desvio em relação aos valores preditos indica que os machos aumentaram ou diminuíram sua massa corporal de acordo com o regime alimentar. Seguindo o procedimento do período de condicionamento, nós usamos o índice de condição corporal como variável dependente e grupo experimental e tempo como variáveis preditoras. Mais uma vez, nós usamos a identidade do macho como fator aleatório na análise, tendo em vista que há medidas repetidas para cada indivíduo.

Para comparar a frequência de construção do presente nupcial e analisar a influência do grupo experimental e do tempo sobre a decisão do macho, nós também ajustamos um modelo linear misto generalizado. Nós usamos a função da família binomial e a variável dependente era referente aos dados de construção do presente (não = 0 e sim = 1). Na análise, nós também usamos grupo experimental e tempo como variáveis preditoras e a identidade do macho como fator aleatório. Por último, para comparar a massa dos presentes nupciais construídos pelos machos no último teste (teste 3), nós realizamos um modelo linear. Nessa análise, nós excluimos os dados referentes ao tratamento PPP, pois somente um macho deste grupo construiu um presente nupcial. Como variável dependente nós usamos a massa seca do presente nupcial e, como variável preditora, nós usamos o grupo experimental. Nós realizamos todas as análises estatísticas com o software R (R Development Core Team, 2013) usando a função 'lmer' para a análise da condição corporal e a função 'glmer' para a análise da construção do presente nupcial (ambas funções pertencem ao

pacote 'lme4'; Bates *et al.*, 2014). Para analisar os dados referentes à massa seca do presente nupcial, nós usamos a função 'lm' do pacote 'stats'.

Resultados

Condição corporal do macho

Ao início do período de condicionamento, a condição corporal do macho era muito similar entre os dois grupos que, em breve, experimentariam diferentes regimes alimentares (Figura 2). No entanto, após o período de três semanas a partir da última muda, ao início da fase de testes, os regimes alimentares impuseram diferenças na condição corporal entre os dois grupos de macho (Tabela 1a). Houve uma forte interação entre grupo e tempo (Tabela 1a), de modo que machos bem alimentados aumentaram sua condição corporal e machos mal alimentados apresentaram um decréscimo em sua condição corporal (Figura 2). Entre os tempos 1 e 3, a variação na condição corporal dos machos foi explicada por uma interação entre grupo experimental e tempo para todos os grupos experimentais (Tabela 1b). Nos tratamentos RPP e PPP, a condição corporal dos machos diminuiu com o passar do tempo, enquanto que nos tratamentos RRR e PRR, a condição corporal dos machos aumentou com o passar do tempo (Figura 3a).

Figura 2. Variação temporal no índice de condição corporal (medido como os resíduos de uma regressão entre a largura do cefalotórax e a massa corporal) de machos de *Paratrechalea ornata* no período de condicionamento. A cor cinza representa o grupo em que machos estavam mal alimentados ($n = 45$) e a cor preta representa o grupo em que os machos estavam bem alimentados ($n = 50$). Para ambos os grupos, a linha grossa horizontal é a média, a caixa representa o desvio padrão, e as linhas verticais indicam os valores máximo e mínimo da amostra. Embora este gráfico resuma os dados para toda a amostra de machos em cada grupo, as análises estatísticas desenvolvidas consideram variações temporais para cada macho individualmente.

Construção de presentes nupciais

No primeiro teste (tempo 1), a maioria dos machos bem alimentados (tratamentos RRR e RPP) produziram um presente nupcial (Figura 3b). Por outro lado, uma pequena proporção de machos mal alimentados (tratamentos PRR e PPP) produziram um presente nupcial (Figura 3b). Ao longo de todo experimento (tempos 1 a 3), a variação na frequência de construção do presente nupcial foi explicada pela interação entre grupo experimental e tempo somente para o tratamento RPP (Tabela 2). Nesse tratamento, a frequência de construção do presente nupcial caiu com o passar do tempo (Figura 3b). Para os tratamentos

RRR, PPP e PRR não foi detectada qualquer interação entre grupo experimental e tempo (Tabela 2). Contudo, a frequência de construção do presente nupcial foi maior em RRR quando comparada a PPP e PRR (Figura 3b).

Figura 3. (A) Variação no índice de condição corporal (medido como os resíduos da regressão da largura do cefalotórax pela massa corporal) de machos de *Paratrechalea ornata* ao longo dos testes de construção do presente nupcial. (B) Proporção de machos que construíram um presente nupcial em cada grupo experimental ao longo do experimento. Em ambos os gráficos, pontos representam a média e linhas verticais representam o erro padrão. PPP = pobre-pobre-pobre, PRR = pobre-rica-rica, RRR = rica-rica-rica, e RPP = rica-pobre-pobre (veja a Figura 1 para detalhes do desenho experimental). Apesar de os dois gráficos resumirem os dados para toda a amostra de machos em cada grupo, as análises estatísticas foram desenvolvidas considerando variações temporais para cada macho individualmente.

Tabela 1. Resultados estatísticos dos modelos lineares mistos usados na análise da influência de grupo experimental e tempo sobre a condição corporal dos machos em duas fases do experimento: (a) período de condicionamento e (b) testes de construção do presente nupcial. PPP = pobre-pobre-pobre, PRR = pobre-rica-rica, RPP = rica-pobre-pobre, e RRR = rica-rica-rica. Veja a Figura 1 para detalhes sobre o desenho experimental.

	Estimativa	Valor de t	Valor de p
(a) Período de condicionamento			
Dieta pobre (n = 45)	0.0010	0.85	0.8010
Dieta rica (n = 50)	-0.0020	-1.16	0.1240
Dieta pobre x tempo (antes e depois)	-0.0019	-12.87	< 0.0001
Dieta rica x tempo (antes e depois)	0.0071	34.04	< 0.0001
(b) Testes de construção do presente nupcial			
PPP (n = 22)	-0.0014	-0.76	0.2240
PRR (n = 23)	-0.0001	-0.04	0.4820
RPP (n = 25)	0.0078	3.15	0.9990
RRR (n = 25)	0.0036	1.47	0.9270
PPP x tempo (1 a 3)	-0.0009	-6.86	< 0.0001
PRR x tempo (1 a 3)	0.0027	14.02	< 0.0001
RPP x tempo (1 a 3)	-0.0006	-3.47	0.0004
RRR x tempo (1 a 3)	0.0022	11.94	< 0.0001

Tabela 2. Resultados estatísticos do modelo linear misto generalizado usado na análise da influência de grupo experimental e tempo sobre a frequência de construção do presente nupcial. PPP = pobre-pobre-pobre, PRR = pobre-rica-rica, RPP = rica-pobre-pobre, e RRR = rica-rica-rica. Veja a Figura 1 para detalhes do desenho experimental.

	Estimativa	Valor de z	Valor de p
PPP (n = 22)	-6.7158	-2.78	0.005
PRR (n = 23)	-8.5702	-3.54	0.0003
RPP (n = 25)	1.8672	1.22	0.222
RRR (n = 25)	2.1322	1.78	0.075
PPP x tempo (1 a 3)	-0.4572	-0.48	0.633
PRR x tempo (1 a 3)	1.0842	1.33	0.183
RPP x tempo (1 a 3)	-2.1935	-3.02	0.002
RRR x tempo (1 a 3)	0.4311	0.87	0.384

Massa do presente nupcial

A massa dos presentes nupciais no terceiro teste diferiu entre os tratamentos. Não houve diferença significativa entre os tratamentos RRR e RPP ($t = 0.021$; $df = 30$; $p = 0.984$), mas a massa do presente nupcial nesses dois tratamentos foi, em média, maior que a do tratamento PRR ($t = -2.10$; $df = 30$; $p < 0.044$; Figura 4).

Figura 4. Comparação da massa dos presentes nupciais construídos por machos de *Paratrechalea ornata* que experimentaram diferentes regimes alimentares: RRR = rica-rica-rica ($n = 19$), RPP = rica-pobre-pobre ($n = 8$) e PRR = pobre-rica-rica ($n = 6$). Veja a figura 1 para detalhes do desenho experimental. A linha grossa horizontal é a média, a caixa representa o desvio padrão, e as linhas verticais indicam os valores máximo e mínimo da amostra.

Discussão

Apresentamos aqui a primeira evidência de efeitos negativos de longa duração na construção de presentes nupciais causados por prolongada privação alimentar. Como era de se esperar, a maior parte dos machos de *Pa. ornata* que passaram fome por três semanas (tratamentos PPP e PRR) não construíram um presente nupcial no primeiro teste (tempo 1). Contudo, o resultado mais impressionante está no fato de que a frequência de construção do presente nupcial no tratamento PRR não mudou ao longo do tempo, com os testes 2 e 3, a

despeito do fato de que sua taxa de alimentação aumentou três vezes quando comparada a do tratamento PPP. Enquanto é fácil aceitar que machos do tratamento PPP sempre prefiram comer a presa, o mesmo não pode ser dito sobre machos do tratamento PRR. Mesmo após um destacado incremento na taxa de alimentação, que claramente aumentou sua condição corporal, a maioria dos machos do tratamento PRR não construiu um presente nupcial. Assim, a resposta de longo prazo dos machos parece ser fortemente influenciada pelas três primeiras semanas de alimentação após a última muda para a fase adulta, sugerindo que a fome grava um padrão comportamental nos machos que não pode ser facilmente revertido por um grande aumento na ingestão de alimento. Esse padrão não foi observado no tratamento RPP, no qual, machos bem alimentados inicialmente tiveram sua taxa de alimentação reduzida após o primeiro teste. Nesse caso, tanto a condição corporal do macho como a frequência de construção do presente nupcial mostraram uma clara redução nos testes 2 e 3. A diferença comportamental entre machos dos tratamentos PRR e RPP consolida a ideia de que a construção do presente nupcial é mais sensível a longos períodos de fome do que a períodos de abundância de alimentos. Além da diferença na frequência de construção do presente nupcial, nós também encontramos que a massa dos presentes nupciais é menor no grupo PRR quando comparado aos tratamentos RRR e RPP, o que provê evidência adicional dos efeitos negativos de longa duração causados por prolongada privação alimentar.

Um recente estudo com uma população uruguaia de *Pa. ornata* não reportou qualquer efeito da condição corporal sobre a propensão dos machos em construir presentes nupciais, mas mostrou que machos em má condição adicionam menos seda à presa que machos em boa condição (Trillo *et al.*, 2014). Em nosso experimento usando uma população brasileira de *Pa. ornata*, nós encontramos um efeito negativo pronunciado causado por privação alimentar, de modo que machos em má condição não construíram um presentes nupcial (teste 1). Há

pelo menos duas explicações relativas a questões metodológicas para as diferenças apresentadas por essas duas populações. Primeiro, o período de privação alimentar no estudo conduzido com a população uruguaia (duas semanas) foi menor que no estudo com a população brasileira (três semanas). No entanto, achamos que essa diferença no período de condicionamento não pode gerar uma diferença comportamental tão destacada, pois machos da população uruguaia em má condição não receberam alimento algum, enquanto machos da população brasileira em má condição receberam uma ninfa de barata por semana. Segundo, Trillo *et al.* (2014) encerraram o experimento 10 min após os machos terminarem o empacotamento do presente nupcial. Em nosso caso, o teste inteiro durou duas horas e nós fomos capazes de acompanhar os machos por um longo período após a finalização do empacotamento da presa. O que nós observamos é que machos mal alimentados costumam comer suas presas alguns minutos após empacotá-las, indicando que eles não estavam construindo um presente nupcial, mas simplesmente imobilizando a presa como eles costumam fazer antes de consumi-las (Barrantes & Eberhard, 2007).

Hiperfagia é um grande aumento na taxa de ingestão sob condições de recuperação nutricional, e este comportamento já foi descrito para vários vertebrados e invertebrados (veja Gurney *et al.*, 2003). Nossos resultados sugerem que a hiperfagia (i.e., a alta frequência de consumo de presas) observada no tratamento PRR ao longo de todo experimento é uma resposta compensatória à baixa oferta de presas do passado. Este padrão comportamental é análogo ao descrito para fêmeas da tarântula mediterrânea *Lycosa tarantula* (Lycosidae), que apresenta altas taxas de canibalismo como adultas caso tenham experimentado um período prolongado de fome durante os estágios juvenis (Moya-Laraño *et al.*, 2003). As consequências dessa mudança comportamental de longa duração sobre a aptidão dos machos de *Pa. ornata* podem ser profundas. Em oposição à população uruguaia, na qual 39% dos machos obtêm cópulas sem oferecer um presente nupcial (Albo & Costa, 2010), a seleção sexual favorecendo

a construção de presentes nupciais é muito maior na população brasileira, na qual somente 16% dos machos sem presentes nupciais obtêm cópulas (Costa-Schmidt & Machado, 2012). Assim, espera-se que machos que passaram fome por longos períodos após alcançar a fase adulta tenham menor sucesso na obtenção de cópulas quando comparados a machos que tenham constante acesso a alimentos na população brasileira. Além disso, a população brasileira de *Pa. ornata* ocorre em sintopia com *Pa. azul*, uma espécie congênere de aranha construtora de presentes nupciais (Costa-Schmidt *et al.*, 2008). Machos de *Pa. ornata* que equivocadamente cortejam as fêmeas de *Pa. azul*, que são maiores que eles, são quase sempre atacados e consumidos (Costa-Schmidt & Machado, 2012). Em um experimento laboratorial, quase todos machos de *Pa. ornata* que escaparam de ataques de fêmeas de *Pa. azul* soltaram seus presentes, como uma tática para aumentar sua velocidade e/ou distrair o potencial predador (Costa-Schmidt & Machado, 2012). Dessa forma, além dos custos reprodutivos, machos de *Pa. ornata* que não construam um presente nupcial podem estar mais vulneráveis a predação caso cortejem erroneamente fêmeas heteroespecíficas.

Os poucos machos do tratamento PRR que construíram um presente nupcial na última fase do experimento (tempo 3) provavelmente consumiram parte de sua presa antes de envolvê-la com seda pois a massa do presente nupcial nesse tratamento foi, em média, menor que a encontrada em RRR e RPP. Já se sabe que machos de *Pa. ornata* com presentes maiores obtêm cópulas mais longas, e, provavelmente, transferem uma maior quantidade de esperma para suas parceiras (Klein *et al.*, 2014). Assim, o tamanho do presente nupcial pode aumentar o sucesso de fertilização do macho, especialmente em um cenário em que o macho enfrenta intensa competição espermática (e.g., Austad & Thornhill, 1986; Dreengsgaard & Toft, 1999). Seguindo esta lógica, mesmo se um macho que experimentou um longo período de fome produzir um presente nupcial e obtiver uma cópula, a intromissão palpal será mais curta, o que pode restringir a quantidade de esperma transferida para a fêmea. Além disso,

machos que oferecem presentes nupciais pequenos apresentam menores períodos entre inserções palpais e reduzido período “face-a-face” (Klein *et al.*, 2014), durante o qual fêmeas podem avaliar a qualidade do macho e/ou do presente (Trillo *et al.*, 2014). Consequentemente, machos que enfrentam longos períodos de fome e constroem presentes pequenos vão cortejar as fêmeas por menos tempo, o que pode diminuir seu sucesso de fertilização caso as fêmeas sejam capazes de exercer algum nível de escolha críptica.

O decréscimo na construção de presentes nupciais registrado no tratamento RPP indica que até mesmo um curto período de fome pode afetar negativamente o comportamento dos machos. Esse resultado sugere que o oferecimento de um presente nupcial é um atributo condição-dependente que pode advertir honestamente a qualidade do macho (veja também Albo *et al.*, 2011). No tratamento PRR, um aumento na oferta de alimento levou machos mal alimentados a uma melhor condição corporal, mas não aumentou sua frequência de construção de presentes nupciais. Assim, os efeitos negativos de longa duração existentes sobre a propensão dos machos em construir um presente e sobre o tamanho do presente produzido pode aumentar a honestidade deste sinal. Da perspectiva das fêmeas, o oferecimento de um presente nupcial pode fornecer informação tanto sobre a condição atual do macho como sobre a condição dele no passado. Um macho carregando um presente nupcial e que corteja uma fêmea provavelmente teve acesso regular a alimentos (equivalente ao tratamento RRR), enquanto que um macho que corteja uma fêmea mesmo sem ter um presente nupcial provavelmente experimentou um longo período de fome no passado (tratamentos PRR ou PPP) ou foi incapaz de encontrar alimentos nas últimas duas semanas (tratamento RPP). Assim, machos carregando um presente nupcial são machos de alta qualidade no que se refere à sua habilidade de forragear, o que pode estar positivamente correlacionado com outros atributos masculinos condição-dependentes, como funções imunes (e.g., Siva-Jothy & Thompson, 2002; Ojala *et al.*, 2005). Além disso, machos que

constantemente se alimentam bem constroem presentes maiores e fêmeas podem obter mais benefícios diretos ao copular com esses machos (Albo *et al.*, 2013). Até mesmo quando uma fêmea aceita um presente de um macho de baixa condição corporal e copula com ele, ela pode ser capaz de avaliar a condição desse macho durante a interação sexual e exercer escolhas crípticas, como já foi demonstrado para outra aranha construtora de presentes nupciais, *Pi. mirabilis* (Albo *et al.*, 2012).

Aranhas usualmente enfrentam longos períodos de escassez de alimentos em condições naturais, e apresentam várias respostas fisiológicas e ecológicas a essa importante pressão seletiva (Anderson, 1974; Wise, 1993). Aqui, nós reportamos um caso de hiperfagia em machos de uma aranha construtora de presentes nupciais como sendo uma possível resposta compensatória a prolongado período de privação de alimentos nas primeiras semanas de vida adulta. As alterações comportamentais de longa duração impostas pela fome podem ter efeitos negativos sobre o sucesso reprodutivo dos machos, o sucesso de fertilização dos machos e também sobre a sobrevivência de machos em populações de *P. ornata* que ocorrem em sintopia com *P. azul*. Esses custos sugerem que a fome prolongada promove um desequilíbrio na demanda conflitante entre esforço de acasalamento e manutenção corporal, o que aumenta a honestidade do comportamento de construção do presente nupcial como um sinal da qualidade do macho. As implicações desses resultados para a escolha feminina pré e pós-copulatória em *Pa. ornata* ainda precisa ser testada experimentalmente no futuro.

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., Bilde, T. & Uhl, G. (2013). Sperm storage mediated by cryptic female choice for nuptial gifts. *Proceedings of the Royal Society of London*, 280: 20131735.
- Albo, M.J., Mel-González, V., Carballo, M., Baldenegro, F., Trillo, M.C. & Costa, F. (2014). Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. *Animal Behaviour*, 92: 25-31.
- 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.; Toft, S. & Bilde, T. (2011). 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.
- Andersen, T., Bollerup, K., Toft, S. & Bilde, T. (2008). Why do males of the spider *Pisaura mirabilis* wrap their nuptial gifts in silk: female preference or male control? *Ethology*, 114: 775-781.
- Anderson, J.F. (1974). Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* (Hentz) and *Filistata hibernalis* (Hentz). *Ecology*, 55:576-585.
- Austad, S.N. & Thornhill, R. (1986). Female reproductive variation in a nuptial-feeding spider, *Pisaura mirabilis*. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 7: 48-52.
- Barrantes, G. & Eberhard, W.G. (2007). Evolution of prey-wrapping behaviour in spiders. *Journal of Natural History*, 41: 1631-1658.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-6. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

- 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? *Animal Behaviour*, 73: 267-273.
- 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.
- 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. & Machado, G. (2012). Reproductive interference between two sibling species of gift-giving spiders. *Animal Behaviour*, 84: 1201-1211.
- 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.
- Dreengsgaard, I. L. & Toft, S. 1999: Sperm competition in a nuptial feeding spider, *Pisaura mirabilis*. *Behaviour* 136, 877-897.
- Gurney, W.S.C., Jones, W., Veitch, A.R. & Nisbet, R.M. (2003). Resource allocation, hyperphagia, and compensatory growth in juveniles. *Ecology*, 84: 2777-2787.
- Hurd, P.L. (1995). Communication in discrete action-response games. *Journal of Theoretical Biology*, 174: 217-222.
- Johnstone, R.A., Rands, S.A. & Evans, M.R. (2009). Sexual selection and condition-dependence. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2387-2394.
- Klein, A.L., Trillo, M.C., Costa, F.G. & Albo, M.J. (2014). Nuptial gift size, mating duration and remating success in a neotropical spider. *Ethology, Ecology & Evolution*, 26, 29-39.

- Lachman, M., Számadó, S. & Bergstrom, C.T. (2001). Cost and conflict in animal signals and human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 98: 13189-13194.
- Lang, A. (1996). Silk investments in gifts by males of the nuptial feeding spider *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae). *Behaviour*, 133: 97-716.
- Moya-Larano, J., Macias-Ordóñez, R., Blanckenhorn, W.U. & Fernandez-Montraveta, C. (2008). Analysing body condition: mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology*, 77: 1099-1108.
- Moya-Laraño, J., Orta-Ocaña, J.M., Barrientos, J.A., Bach, C. & Wise, D.H. (2003). Intriguing compensation by adult female spiders for food limitation experienced as juveniles. *Oikos*, 101: 539-548.
- Ojala, K., Julkunen-Tiito, R., Lindström, L. & Mappes, J. (2005). Diet affects the immune defence and life-history traits of an Arctiid moth *Parasemia plantaginis*. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 1153-1170.
- R Development Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabaneda-Bueno, R., Rodríguez-Girones, M.A., Aguado-De-La-Paz, S., Fernandez-Montraveta, C., De Mas, E., Wise, D.H. & Moya-Larano, J. (2008). Sexual cannibalism: high incidence in a natural population with benefits to females. *PLoS One*, 3(10): e3484.
- Siva-Jothy, M.T. (2000). A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267: 2523-2527.
- Siva-Jothy, M.T. & Thompson, J.J.W. (2002) Short-term nutrient deprivation affects immune function. *Physiological Entomology*, 27: 206-212.

- Stålhandske, P. (2001). Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology*, 12: 691-697.
- Számadó, S. (1999). The validity of the handicap principle in discrete action-response games. *Journal of Theoretical Biology*, 198: 593-602.
- Számadó, S. (2011). The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. *Animal Behaviour*, 81: 3-10.
- 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.
- Wise, D.H. (1993). Spiders in ecological webs. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205-214.

Conclusão

Assim como o caracol macho que identifica a trilha de muco liberado pela fêmea, machos da aranha *Paratrechalea ornata* identificam os fios de seda depositados no chão pelas fêmeas e utilizam esta informação para encontrar potenciais parceiras reprodutivas. No entanto, os machos investem igualmente na busca por fêmeas virgens e copuladas. Se você respondeu inicialmente que os machos investiriam mais na busca por fêmeas virgens, não se sintam mal. Seu palpite faz todo sentido! Errar faz parte do jogo da ciência e, muitas vezes, aprendemos mais com nossos erros do que com nossos acertos. Será que os machos simplesmente não são capazes de diferenciar a seda de fêmeas virgens? Ou será que as fêmeas que já copularam disfarçam seu cheiro para que outros machos continuem tentando cortejá-las? Ao fazer isso, as fêmeas poderiam continuar recebendo refeições de graça de seus pretendentes em troca de uma cópula. Essa é uma das perguntas interessantes que ficarão em aberto e que poderão dar origem a mais pesquisas no futuro.

Apesar de não reconhecer os fios de seda de fêmeas virgens, os machos de *P. ornata* são claramente capazes de identificar os fios de seda de outros machos. Os fios de seda deixados pelos machos no chão dão pistas do grau de competição por uma determinada fêmea e, portanto, indicam o possível risco de competição de esperma entre os machos. Se só há fios de seda de fêmea, a competição por ela deve ser baixa e a chance da fêmea encontrada ser virgem é alta. E como os machos respondem à pressão da competição por parceiras reprodutivas? Se você respondeu que eles deveriam caprichar na construção de um super presente para impressionar a parceira e ganhar a competição por ela, você se enganou. Diante da competição, os machos produzem presentes mais baratos ou mal embrulhados, isto é, presas envolvidas em pouca seda. Ao que parece, os machos não abrem mão da

disputa pela fêmea, mas guardam energia e seda para a construção de futuros presentes que servirão para cortejar uma outra fêmea que talvez seja virgem.

Por fim, se você respondeu que, quando mal alimentado, um macho diminuiria o investimento no presente e apostaria em recuperar sua condição física, você acertou. Enquanto machos bem alimentados produzem presentes grandes e bem empacotados em seda, machos que ficaram um bom tempo sem comer se alimentam totalmente da presa ou oferecem presentes menores. O resultado mais chocante, porém, é o efeito de longa duração que a fome pode ter no comportamento dos machos. Se durante as primeiras semanas como adulto um macho comer mal, ele terá uma propensão muito baixa de construir um presente durante o resto da vida, mesmo que depois ele passe a se alimentar muito bem. Como as fêmeas de *P. ornata* preferem se acasalar com machos que oferecem presentes, o efeito da fome prolongada para os machos é terrível! Ainda que após algumas semanas um macho passe de raquítico a “super forte”, o trauma da fome fará com que este macho quase sempre coma suas presas e raramente ofereça um presente a suas pretendentes.

Aos machos de *P. ornata* que estão em busca de uma vida sexual ativa e emocionante, ficam as seguintes dicas: sigam a seda de fêmeas, não gastem muita energia com fêmeas que não sejam virgens e sempre mantenham uma dieta nutritiva e balanceada. Às fêmeas de *P. ornata*, por sua vez, a mensagem principal é muito clara: se um macho está oferecendo um presente nupcial, trata-se quase certamente de um pretendente de alta qualidade, pois só aqueles machos que foram bem alimentados no passado são capazes de construir e ofertar uma bela presa embrulhada em seda. Aos meus leitoras e leitores, a sugestão é outra: não tentem imitar o comportamento dessas aranhas, pois não há evidências de que baratas enroladas em fios de seda sejam atrativas para humanos. Por outro lado, acho que não custa nada se alimentar corretamente...