

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS**

**SELEÇÃO SEXUAL E COMPORTAMENTO
REPRODUTIVO DE *Mecynogea erythromela*
(Holmberg 1876) (ARANEAE: ARANEIDAE)**

RAFAEL RIOS MOURA

UBERLÂNDIA
2014

**SELEÇÃO SEXUAL E COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE
Mecynogea erythromela (Holmberg 1876) (ARANEAE: ARANEIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Orientador:
Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga

UBERLÂNDIA
Fevereiro de 2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

M929s Moura, Rafael Rios , 1989-
2014 Seleção sexual e comportamento reprodutivo de *Mecynogea erythromela* (Holmberg 1984) (ARANEAE: ARANEIDAE) / Rafael Rios Moura. -- 2014.
70 f. : il.

Orientador: Marcelo de Oliveira Gonzaga.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Aranha – Comportamento - Teses. 3. Comportamento sexual dos animais - Teses. I. Gonzaga, Marcelo de Oliveira. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

Rafael Rios Moura

**SELEÇÃO SEXUAL E COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE
Mecynogea erythromela (Holmberg 1876) (ARANEAE: ARANEIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

APROVADA em 17 de fevereiro de 2014

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Universidade Estadual de Feira de Santana

Prof. Dr. Kleber Del Claro
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga
Universidade Federal de Uberlândia (Orientador)

UBERLÂNDIA
Fevereiro de 2014

AGRADECIMENTOS

Dedico essa dissertação especialmente a minha família (Bergueba, Bacurau e Baixinha) que me apoiou nessa nova fase da minha vida e em todas as escolhas que tomei no passado. Sem vocês, eu não seria capaz de ter chegado até aqui. Muito obrigado por todo o carinho! Amo vocês!

Agradeço também ao Marcelo por toda a parceria e pela empolgação com o desenvolvimento desse estudo. Sua orientação está sendo fundamental para o meu crescimento profissional. Sou muito grato por isso.

Agradeço ao Profº Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto e ao Prof Dr. Kleber Del Claro pela disponibilidade em participar da avaliação deste trabalho e em aconselhar na melhoraria do texto. Fico honrado em tê-los presentes na minha banca de dissertação.

Agradeço aos meus amigos em Udistock e em Fortaleza pelos momentos de descontração e por confiarem no meu potencial. Vamos fazer um churrasco para comemorar!

Agradeço também à empresa Duratex por permitir o acesso à área de estudo e à CAPES pelo apoio financeiro com a bolsa de mestrado por parte do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Uberlândia.

"Our quest for discovery fuels our creativity in all fields, not just science. If we reached the end of the line, the human spirit would shrivel and die. But I don't think we will ever stand still: we shall increase in complexity, if not in depth, and shall always be the center of an expanding horizon of possibilities."

Stephen Hawking

ÍNDICE

RESUMO GERAL.....	iv
ABSTRACT	v
INTRODUÇÃO GERAL	1
Referências	4
CAPÍTULO 1. Cuidado paternal em <i>Mecynogea erythromela</i> (Holmberg 1876) (Araneae: Araneidae)	7
Inrodução	8
Materiais e métodos.....	11
Resultados.....	15
Discussão	16
Agradecimentos	19
Figuras e tabelas	20
Referências	26
CAPÍTULO 2 Pareamento dependente de tamanho pela escolha do macho em uma aranha com cuidado biparental	30
Introdução	31
Materiais e métodos.....	34
Resultados.....	39
Discussão	41
Agradecimentos	44
Figuras e tabelas	46
Referências	57
CONCLUSÃO	62

RESUMO GERAL

Moura, Rafael R. 2014. Seleção sexual e comportamento reprodutivo de *Mecynogea erythromela* (Holmberg 1876) (Araneae: Araneidae). Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 66 p.

A formação de casais na natureza é dependente das estratégias reprodutivas adotadas por cada sexo. Normalmente, a disputa entre machos pelo acesso a parceiras e a escolha de parceiros pelas fêmeas são os comportamentos responsáveis pelo pareamento de machos e fêmeas. O pareamento seletivo pode depender de diferentes atributos dos parceiros, como coloração, carga parasitária, idade, comportamento agressivo ou tamanho. Embora as fêmeas geralmente escolham seus parceiros, quando os custos da reprodução para os machos tornam-se muito altos, eles também podem tornar-se exigentes na seleção de suas parceiras. Essa inversão de papéis sexuais é frequente em espécies onde os machos oferecem cuidados à prole. Na aranha *Mecynogea erythromela*, todos os machos investem em cuidado parental. Eles mantêm a integridade das teias, evitando que as ootecas caiam no solo e sejam atacadas por formigas ou outros predadores, e defendem a prole contra as investidas de predadores. Possivelmente devido a esse investimento em cuidados à prole, os machos são muito seletivos e preferem parceiras de alta qualidade. Em algumas aranhas, a qualidade das fêmeas está associada ao tamanho, uma vez que as fêmeas maiores são mais fecundas que as menores. Adicionalmente, os machos maiores vencem a maioria das disputas contra machos menores e, portanto, têm vantagens no acesso a parceiras de alta qualidade. Esses comportamentos explicam porque foi observada a ocorrência de pareamento positivo dependente de tamanho em *M. erythromela*. Nessa dissertação, investiguei, no primeiro capítulo, os cuidados oferecidos pelos machos, o efeito desses cuidados sobre a sobrevivência da prole e a evolução do cuidado paternal nessa aranha. O segundo capítulo foi destinado a analisar a preferência dos machos por parceiras, a qualidade das fêmeas em relação ao seu tamanho e o resultado das disputas por parceiras entre os machos sobre a formação de pareamento positivo dependente de tamanho em *M. erythromela*.

Palavras-chave: Seleção sexual, pareamento dependente de tamanho, preferência por parceiras, disputa entre machos, cuidado parental em aranhas, sobrevivência da prole.

ABSTRACT

Moura, Rafael R. 2014. Sexual selection and sexual behavior in *Mecynogea erythromela* (Holmberg 1876) (Araneae: Araneidae). Master of Science thesis. UFU. Uberlândia-MG. 66 p.

The formation of couples in nature is dependent on the reproductive strategies adopted by each sex. Typically, the dispute between males for access to partners and mating choice by females are responsible for pairing. The assortative mating may occur according to different attributes such as color, parasite load, age, aggressive behaviors or size. Although females usually choose their partners, in situations when the costs of reproduction are too high, males might also be very selective. This sexual role reversal is common in species in which males provide parental care to offspring. In the spider *Mecynogea erythromela*, males invest in parental care. They keep the integrity of the webs, prevent egg sacs to fall on the ground where they can be attacked by ants, and defend their offspring against predators. Possibly due to this investment in parental care, males are very selective and prefer high quality partners. In some spiders, the quality of females is associated with body size because larger females are more fecund than smaller ones. Additionally, larger males win most disputes against smaller males and, thus, have advantages in access to high quality partners. These behaviors explain the occurrence of size assortative mating in *M. erythromela*. In this study, I investigated, in the first chapter, the care offered by males, the effect of care on offspring survival and the evolution of paternal care in this spider. In the second chapter, I analyzed male choice, the relation between female size and fecundity and the result of the intrasexual competition among males on the formation of positive size assortative mating in *M. erythromela*.

Key words: Sexual selection, size assortative mating, male choice, agonistic interactions between males, paternal care in spiders, offspring survival.

INTRODUÇÃO GERAL

A seleção natural favorece atributos de indivíduos que tem maiores taxas da sobrevivência e reprodução (Futuyma 2005). A seleção sexual, em particular, atua sobre atributos relacionados às chances de acesso a parceiros do sexo oposto ou ao sucesso de acasalamento e fertilização (Darwin 1871, Cornwallis & Uller 2009). Normalmente, a disputa entre machos por fêmeas e a escolha das fêmeas por machos são os comportamentos responsáveis pela formação de padrões de pareamentos de casais na natureza, chamados de pareamentos seletivos (Darwin 1871, Bateman 1948, Anderson 1994).

Há dois tipos de pareamento seletivo: negativo ou positivo. O primeiro ocorre quando há uma correlação negativa entre os atributos fenotípicos de machos e fêmeas (Burley 1983). Entretanto, em uma metanálise, observou-se que esse pareamento negativo é raro na natureza (Jiang *et al.* 2013). Por outro lado, os pareamentos positivos são comuns em muitas espécies animais (Jiang *et al.* 2013) e ocorrem quando há uma correlação positiva entre os atributos dos casais (Burley 1983). Esses pareamentos podem depender de diferentes atributos, como a coloração (Bortolotti *et al.* 2008), a carga parasitária (Thomas *et al.* 1999), a idade (Cèzilly *et al.* 1997), o comportamento agressivo (Kralj-Fišer *et al.* 2013) ou o tamanho (Crespi 1989).

O pareamento seletivo dependente de tamanho é o tipo mais frequente na natureza (Jiang *et al.* 2013). A preferência dos machos por parceiras ou as preferências de ambos os sexos por indivíduos do sexo oposto explicam a ocorrência desse tipo de pareamento seletivo (Crespi 1989). Quando os custos da reprodução são muito altos para um dos sexos, é esperado que esse seja o sexo mais seletivo e, portanto, afete o padrão de pareamento da população (Anderson 1994, Hoefler 2007). Nesse sentido, o investimento energético diferencial na produção de gametas é frequentemente usado para identificar as estratégias reprodutivas de cada sexo (Bateman 1848, Clutton-Brock 1991). Como as fêmeas investem

proporcionalmente mais energia para produzir um gameta do que os machos e são capazes de produzir um número relativamente muito reduzido de gametas, é esperado que elas adotem estratégias para garantir uma alta sobrevivência para a prole, a partir da seleção de parceiros que investem mais em cuidado parental, por exemplo. Por isso, elas deve ser o sexo mais seletivo (Bateman 1948, Clutton-Brock 1991). Por outro lado, por investirem proporcionalmente pouca energia para produzir gametas e serem capazes de produzi-los em grande quantidade, a aptidão dos machos é determinada pelo número de parceiras com quem eles conseguem copular (Bateman 1948, Clutton-Brock 1991). Por isso, é comum que a disputa entre machos por fêmeas e a seleção de machos pelas fêmeas sejam comportamentos reprodutivos frequentemente encontrados nos animais (Darwin 1871, Bateman 1948, Anderson 1994, Clutton-Brock 2007).

A lógica das estratégias reprodutivas baseadas no investimento gamético é muito simplista e muda quando os sexos tem outros custos em diferentes fases da reprodução. Apesar dos machos gastarem proporcionalmente menos energia na produção de cada gameta, eles produzem milhões de gametas e precisam também investir secreções energeticamente custosas, produzidas por glândulas acessórias (Dewsberry 1982, Hoefler 2007). Além disso, os machos tem outros custos com a reprodução, como os riscos de predação associados à busca por parceiras e à defesa de territórios, a corte, os presentes nupciais, a guarda de parceiras, a cópula, o canibalismo da fêmea e a competição espermática (Dewsberry 1982, Anderson 1994, Bonduriansky 2001, Hoefler 2007). Além disso, em vez de investir energia em tentativas de cópula com várias parceiras, os machos podem selecionar parceiras que sejam mais férteis e garantam uma prole maior e de melhor qualidade (Anderson 1994, Hoefler 2007). Adicionalmente, em espécies onde os machos assumem parte ou a totalidade do cuidado parental, os papéis sexuais podem ser invertidos (Trivers 1972, Clutton-Brock 1991, Anderson 1994). Quando isso acontece, os machos ainda podem competir pelo acesso

às fêmeas, mas serão mais seletivos porque terão um número muito limitado de parceiras para copular (Ridley 1983, Bel-Venner *et al.* 2008). Portanto, os custos reprodutivos individuais devem explicar o quanto cada sexo é seletivo, e o sexo mais seletivo deve ter um papel importante na formação do pareamento de casais de uma população (Hoefler 2007).

A proporção de machos e fêmeas sexualmente receptivos da população (razão sexual operacional, RSO) também deve afetar a intensidade de competição entre os machos (Emlen & Oring 1977, Anderson 1994). Em RSO enviesada para machos, a disputa por parceiras deve ser mais intensa, por isso as oportunidades de cópula serão menores. Nesse caso, os machos deveriam ser menos seletivos. Já em RSO não-enviesada ou enviesada para fêmeas, a competição intrassexual entre os machos deve ser menos intensa por conta de um maior número de oportunidades de cópula. Assim, eles deveriam ser mais seletivos e escolher parceiras de melhor qualidade para copular. Em *Zygiella x-notata* (Araneidae), por exemplo, uma população com intensa competição entre os machos (RSO enviesada para machos) exibiu pareamento seletivo dependente de tamanho, entretanto, esse pareamento não foi encontrado em outra população com fraca competição (RSO não-enviesada) (Bel-Venner *et al.* 2008). A RSO, por outro lado, só deve explicar a intensidade da competição intrassexual quando o grau de monopolização de parceiras (o número de fêmeas que cada macho consegue monopolizar por período reprodutivo) for baixo (Klug 2010). Em aranhas, normalmente, os machos só se pareiam com uma fêmea por vez (Foelix 1993).

Na aranha *Mecynogea erythromela* (Holmber 1876), os machos tem altos custos associados à reprodução além de investirem em cuidado parental, possivelmente, por isso, preferindo parceiras de alta qualidade. Como, em aranhas, há uma forte correlação positiva entre a fecundidade e o tamanho das fêmeas (Anderson 1990), é esperado que haja uma preferência dos machos por fêmeas grandes. Adicionalmente, os machos grandes devem ter vantagens na disputa pelo acesso a parceiras (Crespi 1989). Assim, a preferência por parceiras

grandes e a vantagem dos machos grandes na competição intrassexual devem levar a um pareamento positivo dependente de tamanho em *M. erythromela*. Por conta disso, o primeiro capítulo desta dissertação foi destinado a investigar os tipos de cuidados oferecidos pelos machos, o efeito desses cuidados sobre a sobrevivência da prole e a evolução do cuidado paternal em *M. erythromela*. O segundo capítulo foi destinado a explorar a preferência por parceiras, a qualidade das fêmeas em relação ao seu tamanho e o resultado das disputas entre os machos sobre a formação de pareamento nessa aranha.

Referências

- Anderson, J.F.** 1990. The size of spider eggs and estimates of their energy content. *Journal of Arachnology*, **18**, 73-78.
- Anderson, M.** 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Bateman, A.J.** 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349–368.
- Bel-Venner, M.C., Dray, S., Allainé, D., Menu, F. & Venner, S.** 2008. Unexpected male choosiness for mates in a spider. *Proceedings of the Royal Society Series B*, **275**, 77-82.
- Blanckenhorn, W.U.** 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, **75**, 385-407.
- Bonduriansky, R.** 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Review*, **76**, 305-339.
- Bortolotti, G.R., González, L.M., Margalida, A., Sánchez, R. & Oria, J.** 2008. Positive assortative pairing by plumage colour in Spanish imperial eagles. *Behavioural Processes*, **78**, 100–107.

Brown, W.D. 1990. Size-assortative mating in the blister beetle *Lytta magister* (Coleoptera: Meloidae) is due to male and female preference for larger mates. *Animal Behaviour*, **40**, 901–909.

Burley, N. 1983. The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*, **4**, 191–203.

Clutton-Brock, T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press., Princeton, NJ.

Clutton-Brock, T.H. 2007. Sexual selection in males & females. *Science*, **318**, 1882-1885.

Cornwallis, C.K. and Uller, T. 2009. Towards an evolutionary ecology of sexual traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 145-152.

Cézilly, F., Boy, V., Tourenq, C.J. & Johnson, A.R. 1997. Age-assortative pairing in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, **139**, 331–336.

Crespi, B.J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, **38**, 980–1000.

Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.

Dewsbury, D. A. 1982. Ejaculate cost and male choice. *The American Naturalist*, **119**, 601-610.

Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.

Foelix, R.F. 1996. Biology of Spiders (Third edition). Oxford University Press, New York.

Futuyma, D.J. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates, Massachusetts.

Hoefler, D.C. 2007. Male mate choice and size-assortative pairing in a jumping spider, *Phidippus clarus*. *Animal Behaviour*, **73**, 943-954.

Jiang, Y., Bolnick, D.I. & Kirkpatrick, M. 2013. Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, **181**, E125-E138.

Klug, H. Heuschele, J., Jennions, M.D. & Kokko, H. 2010. The mismeasurement of sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **33**, 447-462.

Kralj-Fišer, S., Mostajo, G.A.S., Preik, O., Pekár, S. & Schneiderb, J.M. 2013.

Assortative mating by aggressiveness type in orb weaving spiders. *Behavioral Ecology*, **24**, 824-831.

Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity: the Comparative Method and Adaptations for Mating*. Clarendon Press, Oxford.

Thomas, F., Oget, E., Gente, P., Desmots, D. & Renaud, F. 1999. Assortative pairing with respect to parasite load in the beetle *Timarcha maritima* (Chrysomelidae). *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 385–390.

Trivers, R. 1972. *Parental investment & sexual selection*. In: Sexual selection & the descent of man 1871-1971 (Ed. Campbell, B.). Aldine Press, Chicago.

CAPÍTULO 1. Cuidado paternal em *Mecynogea erythromela* (Holmberg 1876) (Araneae: Araneidae)

Resumo

O cuidado parental em aranhas, constituído por comportamentos envolvendo a proteção ou o fornecimento de alimento para a prole, geralmente é oferecido apenas pelas fêmeas. Os machos, por outro lado, investem em múltiplas cópulas e não em cuidado parental. Na aranha *Mecynogea erythromela*, no entanto, os machos cuidam da prole na ausência das fêmeas. Isso ocorre no final da estação reprodutiva, quando a razão sexual se torna muito enviesada para machos. Além disso, há uma grande pressão de predação sobre ovos e filhotes. Essas condições podem favorecer a permanência dos machos nas teias das últimas fêmeas com quem copularam e a proteção de sua prole. Neste trabalho, investigamos os tipos de cuidados oferecidos pelos machos dessa aranha e seus efeitos sobre a sobrevivência da prole, as causas proximais desse comportamento e os atributos dos machos que oferecem cuidados. Para isso, realizei experimentos de campo e laboratório no período de outubro a dezembro de 2013 utilizando uma população de *M. erythromela* que ocorre em uma plantação de eucaliptos em Estrela do Sul, MG, Brasil. Observei que os machos aumentam a sobrevivência da prole através da manutenção da integridade das teias e da defesa contra os ataques de dois predadores, *Faiditus caudatus* (Theridiidae) e *Argyrodes elevatus* (Theridiidae). Também observei que, independentemente do tamanho corporal, todos os machos oferecem cuidados. A redução das oportunidades de cópula é frequentemente usada para explicar a oferta de cuidado paternal, entretanto, ela só deve ocorrer quando a sobrevivência da prole for dependente desse cuidado. Em *M. erythromela*, a estratégia do macho de cuidar da prole da última fêmea que copulou é vantajosa, uma vez que as chances de copular com novas parceiras são baixas e a mortalidade da prole é minimizada pela proteção dos machos.

Palavras-chave: Cuidado paternal em aranhas, sobrevivência da prole, razão sexual

Introdução

O cuidado parental pode ser definido como qualquer tipo de comportamento dos pais que aumente as chances de sobrevivência ou reprodução da prole (Trivers 1972, Clutton-Brock 1991). Esse cuidado pode ser biparental ou uniparental. No primeiro caso, ambos os sexos investem em cuidados à prole (e.g. Tallamy 2001). No segundo, apenas um dos sexos faz esse investimento (e.g. Gonzaga & Leiner 2013). O tipo de cuidado parental encontrado em uma população depende do balanço energético entre o investimento de cada sexo na prole atual (esforço parental) ou em novas tentativas de acasalar (esforço de acasalamento) (Whittingham & Dunn 2001). Os machos normalmente investem mais energia no esforço de acasalamento, enquanto as fêmeas investem mais no esforço parental (Clutton-Brock 1991). Entretanto, em algumas espécies, os machos podem investir mais no esforço parental do que as fêmeas. Esse balanço no investimento em esforço de acasalamento e esforço parental pode estar relacionado com as oportunidades de cópula com novas parceiras e a dependência da prole de cuidados dos pais (Maynard-Smirth 1978, Klug *et al.* 2013). Além disso, dentro de uma população, o investimento dos machos de diferentes fenótipos pode variar (Edward & Chapman 2011).

Com exceção de opilões onde os machos que cuidam da prole atraem mais parceiras (e.g. Nazareth & Machado 2010), a oferta de cuidados à prole normalmente limita as oportunidades de cópula dos machos, pois eles gastam tempo e energia cuidando da prole em vez de investirem em copular com mais parceiras (Clutton-Brock 1991, 2007). Nessas espécies, os machos deveriam investir em cuidado parental somente quando o retorno em aptidão fosse maior do que tentar acasalar com novas parceiras (Maynard-Smirth 1978). Isso pode acontecer em um cenário onde a razão sexual operacional (RSO), que corresponde à razão entre o número de machos adultos e o número de fêmeas sexualmente receptivas

(Emlen & Oring 1977), for muito enviesada para machos (Clutton-Brock 1991). Entretanto, apenas a redução das oportunidades de copular com novas parceiras não é suficiente para explicar a oferta de cuidados à prole pelos machos. Além disso, o cuidado paternal só deveria ocorrer quando a sobrevivência da prole dependesse desse cuidado (Maynard-Smirth 1978).

Quando a prole depende da qualidade dos cuidados oferecidos pelos pais, a ausência de cuidados pode reduzir a aptidão de ambos os sexos por comprometer a sobrevivência da prole (Klug *et al.* 2013). Por isso, quando a RSO se torna muito enviesada para os machos, abandonar a prole para tentar copular com novas parceiras não é vantajoso. Nesse contexto, eles deveriam investir em cuidados para aumentar as chances de sobrevivência de seus filhotes (Clutton-Brock 1991, Anderson 1994, Klug *et al.* 2013). Assim, a redução das oportunidades de copular com novas parceiras somada à dependência de cuidados da prole fornecem um cenário favorável para o investimento dos machos em cuidados. Entretanto, a capacidade de investir em cuidados pode variar entre os machos (Edward & Chapman 2011), pois o gasto de energia com cuidado paternal é muito alto a ponto de comprometer a sobrevivência deles (Li & Jackson 2003, Steinhart *et al.* 2004).

O cuidado paternal em diferentes espécies pode variar desde auxiliar a fêmea nos cuidados até assumir o cuidado exclusivo da prole (Clutton-Brock 1991). Mesmo dentro de uma população, pode haver variação na capacidade dos machos de cuidar da prole de modo que alguns machos sejam mais eficientes do que outros (Edward & Chapman 2011). Isso pode acontecer porque o cuidado parental tem altos custos para os pais, como a privação de alimento (e.g. Steinhart *et al.* 2004), a suscetibilidade ao ataque de predadores (e.g. Li & Jackson 2003) e a defesa da prole contra predação intra (e.g. Horel & Gundermann 1992, Gonzaga & Leiner 2012) ou interespecífica (e.g. Fink 1986). Em artrópodes, o tamanho dos machos pode ser um atributo importante para a proteção da prole contra o ataque de predadores. Os maiores machos normalmente tem vantagens em confrontos intrassexuais

contra os menores (Anderson 1990, Vieira & Peixoto 2013). Por isso, eles podem ter um sucesso maior na proteção da prole contra os ataques de predadores. Nesse sentido, o tamanho dos machos pode ser um atributo importante na determinação de quais machos investirão em cuidados à prole.

A oferta de cuidados em aranhas é especialmente importante pela construção de um envoltório de seda (ooteca) para proteção dos ovos contra a desidratação e pela seleção de um local adequado para fixar essa estrutura (e.g. Hieber 1992, Whitehouse & Jackson 1998, Pike *et al.* 2012). Em aranhas construtoras de teia, a presença dos pais também é importante para evitar que a teia seja destruída por fatores abióticos, como chuvas e ventos. Se isso acontecer, a ooteca pode cair no solo e ficar vulnerável ao ataque de predadores, como formigas e outros artrópodes. Portanto, os pais podem oferecer mais de um tipo de cuidado à prole. Além da manutenção da integridade da teia, o cuidado parental também pode ser essencial na defesa da prole contra predação (e.g. Fink 1986, Horel & Gundermann 1992, Gonzaga & Leiner 2013). Na aranha *Mecynogea erythromela*, os machos e as fêmeas parecem investir em cuidado parental. Entretanto, no final da estação reprodutiva, quando poucas fêmeas são visualizadas nas teias, os machos permanecem nas teias com algumas ootecas que ainda não eclodiram (obs. pessoal). Nesse período, os machos aparentemente assumem o cuidado exclusivo da prole. A presença deles nas teias pode ser importante para manter a integridade da teia e proteger a prole contra o ataque de predadores. Além disso, o tamanho dos machos pode ser um atributo importante na oferta de cuidados.

Esse é o primeiro estudo a descrever, com experimentos de campo e laboratório, o cuidado paternal em aranhas e seus efeitos sobre a sobrevivência da prole. Além disso, explorei as causas da manutenção de cuidado paternal, associando a redução das oportunidades de cópula à dependência da prole dos cuidados oferecidos pelos machos, e o tamanho dos machos que oferecem cuidados. Em vista disso, propus as seguintes hipóteses:

(a) o macho aumenta a duração da teia com as ootecas, (b) os machos protegem a prole contra o ataque de predadores e (c) machos grandes oferecem cuidados à prole mais frequentemente que machos pequenos. Para testá-las, previ que (a) as teias com machos e ootecas persistem por mais tempo do que teias apenas com ootecas, (b) a presença dos machos reduz a predação dos filhotes por aranhas associadas e (c) os machos que permanecem com as ootecas após a morte das fêmeas são aqueles com maior massa corporal.

Materiais e métodos

Área de estudo

Realizei o estudo entre os meses de outubro e dezembro de 2013 em uma plantação de eucaliptos da Unidade Florestal Minas Gerais da empresa Duratex S/A, ($18^{\circ}45'11''S$, $47^{\circ}51'28''O$) localizada na Rod. BR 365, km 574, Município de Estrela do Sul, Minas Gerais, Brasil. A temperatura anual média do município de Estrela do Sul é $24,5^{\circ}C$, e a precipitação média anual é $1507\ mm^3$ (Silva 2010). As aranhas *Mecynogea erythromela* constroem suas teias nos eucaliptos, em galhos finos localizados próximo ao solo.

Modelo experimental

A estação reprodutiva dessa aranha pode durar de três a seis meses (Obs. pessoal). A estação estudada começou em agosto e terminou em dezembro de 2013. Separei a estação reprodutiva em categorias (início, meio e final) de acordo com a ontogenia e os comportamentos de cada sexo. No início da estação, ao tornarem-se adultos, os machos abandonam suas teias e se pareiam com fêmeas subadultas. Nesse período, ainda há machos e fêmeas subadultos sozinhos em suas teias. No meio da estação, todas as fêmeas maturaram

sexualmente, portanto, encontramos apenas machos e fêmeas adultos nas teias. Nesse período, já são encontradas algumas teias com casais e ootecas. No final da estação, poucas fêmeas são localizadas e os machos são vistos sozinhos nas teias com as ootecas. Também encontrei ootecas abandonadas nas teias. A estação reprodutiva termina quando todos os indivíduos adultos morrem.

As aranhas de *M. erythromela* constroem teias com formato tridimensional semelhante a um cone. Na base do cone, elas constroem um lençol mais denso onde passam a maior parte do tempo. Ao maturar sexualmente, os machos abandonam suas teias e escolhem parceiras para cópula. Depois de selecionarem uma parceira, eles constroem um lençol no topo da teia, semelhante ao da fêmea, porém menor. Após a cópula, as fêmeas depositam os ovos na região intermediária da teia, que fica entre elas e os machos (Fig. 1). Algumas fêmeas sobrevivem até a eclosão de algumas ootecas. Entretanto, é comum encontrarmos apenas machos com as ootecas nas teias ao final da estação reprodutiva, e alguns deles permanecem nas teias até a eclosão das ootecas e o desenvolvimento dos estágios iniciais dos filhotes. Nas teias de *M. erythromela*, aranhas associadas podem agir como predadores, atacando os adultos e suas ootecas (Fig. 2).

Coleta de dados

Razão sexual operacional, incidência de possíveis predadores e cuidado parental

Para estimar a intensidade do viés na razão sexual operacional (RSO), que corresponde à razão entre o número de machos adultos e o número de fêmeas adultas (Emlen & Oring 1977), no final da estação reprodutiva, contei semanalmente o número de machos e fêmeas adultos nas teias. O final da estação reprodutiva ocorreu de novembro a dezembro de 2013, totalizando quatro semanas de observação.

Observei que casos de aranhas de outras espécies atacando as ootecas e os adultos de *M. erythromela*, como *Faiditus caudatus*, *Argyrodes elevatus*, *Mimetus* sp. e *Gelanor zonatus* (Fig. 2). Encontrei apenas um caso de predação de ooteca por *G. zonatus* e não observei casos de predação por *Mimetus* sp. Por outro lado, achei mais casos de predação de ootecas por *F. caudatus* e *A. elevatus*. Por isso, considerei essas aranhas como os principais predadores de ootecas. Assim, com o objetivo de estimar a incidência de possíveis predadores nas teias, contabilizei o número de teias (a) com machos, fêmeas e ootecas, (b) com machos e ootecas e (c) apenas com ootecas, com e sem os possíveis predadores. Iniciei essas observações quando as fêmeas colocaram as primeiras ootecas e acompanhei até o final da estação reprodutiva quando todos os adultos morreram.

Observei que algumas ootecas eclodem enquanto as fêmeas estão vivas, entretanto, após sua morte, os machos assumem o cuidado da prole. Para entender estimar a proporção de ootecas que os machos cuidam, na ausência das fêmeas, no final da estação reprodutiva, contei o número de ootecas em teias com machos e com casais. Para testar isso, comparei o número de ootecas em teias com machos e fêmeas (MF) com o número de ootecas em teias apenas com machos (M).

Influência da presença parental na integridade das teias

Marquei 16 teias com machos e ootecas e 19 teias apenas com ootecas no final da estação reprodutiva em dezembro de 2013. As teias foram consideradas como íntegras quando (a) ainda sustentavam as ootecas e (b) mantinham formato tridimensional e como degradadas quando não atenderam a estas duas condições. Sete dias após a marcação, verifiquei a condição das teias. Fiz um teste de qui-quadrado entre os tratamentos (teias com machos e ootecas e teias apenas com ootecas) e a integridade da teia (íntegra e degradada).

Cuidado parental e sobrevivência da prole

Para realizar esse experimento, escolhi duas espécies de predadores que observei atacando as ootecas de *M. erythromela*, *Faiditus caudatus* e *Argyrodes elevatus*. Nesse experimento, coletei 40 fêmeas, 30 machos, 40 ootecas e 31 predadores (12 *F. caudatus* e 19 *A. elevatus*) em novembro de 2013. Em laboratório, coloquei uma fêmea em cada um dos potes experimentais por 24 h para construírem as teias. Os potes eram feitos de plástico transparente com 18 cm de profundidade por 18 cm de diâmetro. Fixei galhos de eucalipto no interior dos potes para servirem de pontos de fixação para as teias e coloquei algodão umedecido.

Após a construção das teias, removi as fêmeas e coloquei cada macho com uma das ootecas que foram encontradas nas teias de onde foram retirados. Os machos ficaram em contato com as ootecas por 48 h para que pudessem reconhecê-las e posicioná-las adequadamente na teia. Após esse tempo, iniciei o experimento introduzindo os predadores para montar os seguintes tratamentos: (1) macho e ooteca (MO, n=9); (2) macho, *Faiditus caudatus* e ooteca (MFO, n=5); (3) macho, *Argyrodes elevatus* e ooteca (MAO, n=9); (4) *Faiditus caudatus* e ooteca (FO, n=7); e (5) *Argyrodes elevatus* e ooteca (AO, n=10). Após 10 dias, removi as ootecas e contei o número de filhotes que continuaram vivos ao final do experimento. Comparei o número de filhotes ao final do experimento entre grupos com uma ANOVA e teste de Tukey *a posteriori*.

Cuidado paternal e massa corporal dos machos

Coletei 129 machos no meio da estação reprodutiva, em setembro de 2013, e 30 machos no final da estação, em dezembro de 2013. Em laboratório, pesei os machos vivos. Sorteei 499 vezes a massa de 30 machos dos 129 que coletei no meio da estação. Depois, criei uma distribuição nula com a massa média dos machos de cada sorteio. Por fim, verifiquei a

localização da massa média dos 30 machos coletados no final da estação reprodutiva para verificar se eles se encontravam abaixo de cinco por cento da distribuição nula de acordo com o esperado pela previsão.

Resultados

A RSO passou de 1,1 (n=146) para 3,3 (n=82), 3,1 (n=89) e 4,8 (n=58) da primeira à última semana do final da estação reprodutiva respectivamente. A RSO na última semana foi fortemente enviesada para machos, em torno de 4,4 vezes maior do que na primeira semana.

De 143 teias, o número de teias com os predadores de ootecas, *A. elevatus* e *F. caudatus*, (23,8%) foi menor que o número de teias sem os predadores (76,2%). O número médio de predadores foi de 0,81 (n=17 predadores em 21 teias) nas teias com casais e ootecas e 1,55 (n=17 predadores em 11 teias) nas teias com machos e ootecas.

Observei que o número de ootecas foi maior em teias com casais do que em teias apenas com machos ($U=430$, $n=56$, $p=0,002$, Fig. 3). O número de ootecas em teias com casais foi, em média, 32% maior do que em teias apenas com machos.

Após sete dias, observei que nenhuma das teias com machos e ootecas (MO) e com casais e ootecas (MFO) estava degradada, enquanto nove de 10 teias apenas com ooteca estavam degradadas. Assim, a presença do casal ou apenas do macho parece ser importante para a manutenção da integridade da teia ($\chi^2=15,36$, $gl=1$, $p<0,001$). Entretanto, os machos desapareceram em 37,5% das teias inicialmente com machos e ootecas (n=16), restando apenas as ootecas, e em 22,2% das teias inicialmente com casais e ootecas (n=9). As fêmeas também desapareceram em 44,4% das teias que observei (n=9).

Observei, em dois tratamentos com *A. elevatus* e em dois com *F. caudatus*, que os machos foram atacados. Esses ataques também ocorreram em campo (Fig. 2). A

sobrevivência dos filhotes foi influenciada pela presença dos machos e pelo tipo de aranha associada ($F_{4,35}=5,43$, $p<0,01$, Fig. 4). Como esperado, nos tratamentos com *A. elevatus*, o número de filhotes que eclodiram das ootecas na presença dos machos ($23,9\pm3,1$, média ± erro padrão) foi 1,3 vezes maior do que na ausência deles ($18,3\pm3,0$, $p=0,03$). Com *F. caudatus*, o número de filhotes que nasceram nos tratamentos com os machos ($16,6\pm4,6$) foi 1,4 vezes maior que sem eles ($11,6\pm4,8$, $p<0,01$). O número de filhotes que nasceram no tratamento controle ($20,7\pm5,0$) foi semelhante aos tratamentos com machos e *A. elevatus* ($p=0,95$) e com machos e *F. caudatus* ($p=0,59$).

A massa média dos machos no final da estação reprodutiva foi $9,40\pm0,30$. A partir da distribuição nula, observei que a massa média desses machos foi semelhante à massa média dos machos no meio da estação reprodutiva (Fig. 5).

Discussão

No decorrer das últimas semanas da estação reprodutiva, a RSO se tornou fortemente enviesada para machos. Por conta disso, as chances de acasalar com uma nova parceira se tornaram muito baixas. Além disso, a intensidade da competição intrassexual pelo acesso a essas parceiras deve ser muito alta, como acontece em outras espécies com RSO enviesada para machos (Weir 2012). Essas condições favorecem a oferta de cuidado paternal. Adicionalmente, a presença dos machos nas teias foi fundamental para aumentar as chances de sobrevivência da prole por meio da manutenção da integridade da teia e da defesa contra predação (Fig. 4). Portanto, na ausência dos cuidados do macho e da fêmea, a sobrevivência da prole deve ser muito baixa. Nesse caso, investir em cuidados à prole deve propiciar um maior retorno em aptidão do que abandoná-la em busca de novas parceiras. As baixas oportunidades de cópula no final da estação reprodutiva e a dependência da prole de cuidados,

portanto, fornecem um cenário favorável para que os machos ofereçam cuidados à prole (Klug *et al.* 2013).

Não investiguei o tipo de sistema de acasalamento da população de *M. erythromela*. Caso ele seja poliândrico, poligínico ou ambos, a certeza de paternidade dos machos pode ser baixa. Essa condição pode desfavorecer a oferta de cuidados à prole, porque o cuidado paternal é positivamente correlacionado com a certeza de paternidade em outras espécies (Clutton-Brock 1991, Moller & Birkhead 1993, Suzuki 2013). Entretanto, isso pode não afetar o cuidado paternal em *M. erythromela*. No final da estação reprodutiva, a maioria das fêmeas morre e deixa os filhotes susceptíveis ao ataque de predadores e à exposição a condições ambientais adversas, como chuvas e ventos fortes, que podem destruir as teias. Nessas condições, abandonar a prole em buscar de novas parceiras continua a não ser favorável, porque a chance de se acasalar com uma nova parceira diminui no final da estação reprodutiva e a sobrevivência da prole continua a ser fortemente afetada pela ausência de cuidados. Assim, a aptidão dos machos ainda será maior se eles investirem em cuidar da prole da última fêmea que copularam mesmo que a certeza de paternidade seja baixa. A redução das oportunidades de cópula e a baixa sobrevivência da prole ainda fornecem condições favoráveis ao cuidado paternal mesmo se machos e fêmeas copularem com mais de um parceiro ao longo da estação reprodutiva (Klug *et al.* 2013). Essas podem ser possíveis causas da manutenção do cuidado paternal em *M. erythromela*. Em suporte a essa idéia, observamos que os machos adotam a estratégia de cuidar da prole independente do seu tamanho (Fig. 5).

A redução do número de fêmeas no final da estação reprodutiva é um fator importante para a manutenção do cuidado paternal. Ela pode ocorrer por duas razões: (a) uma maior longevidade para os machos ou (b) uma maior mortalidade para as fêmeas. O primeiro caso é mais improvável uma vez que os machos se tornam adultos primeiro que as fêmeas em *M. erythromela* (obs. pessoal) e podem sofrer sérias injúrias nas disputas por parceiras. Esses

fatores podem reduzir a longevidade dos machos, como ocorre em outras espécies de aranhas (Austed 1984). A segunda possibilidade que explica a redução no número de fêmeas no final da estação reprodutiva é mais plausível. É possível que a mortalidade das fêmeas no final da estação reprodutiva seja mais alta que a dos machos. Em suporte a isso, observei que os machos e fêmeas de *M. erythromela* são atacados pelo parasitoide *Hymenoepimecis jordanensis* (Hymenoptera, Ichneumonidae) (Fig. 6). É possível que esse parasitoide tenha preferência por fêmeas, porque elas representam hospedeiros com conteúdo nutricional mais rico ou mais abundante (Gonzaga *et al.* 2010). Em aranhas, como *Araneus omnicolor* (Araneidae) e *Nephila clavipes* (Nephilidae), os parasitoides do gênero *Hymenoepimecis*, atacam preferencialmente as fêmeas (Fincke *et al.* 1990, Gonzaga & Sobczak 2007, Gonzaga *et al.* 2010). Em *M. erythromela*, o parasitoide *H. jordanensis* deve atacar as fêmeas em uma frequência maior no final da estação reprodutiva quando elas acumularam mais gordura para a produção de ovos. Entretanto, o impacto desses parasitoides sobre populações de seus hospedeiros é normalmente baixo (Korenko *et al.* 2011, Eberhard 2013). Ao longo de duas estações reprodutivas (em 2012 e 2013), encontrei sete indivíduos de *M. erythromela* parasitados, seis fêmeas e um macho. Assim, o parasitismo pode não constituir um fator significativo de promoção de mortalidade diferencial entre machos e fêmeas. Entretanto, os ataques de *H. jordanensis* não são o único fator de mortalidade. As aranhas *M. erythromela* são atacadas por outras aranhas, como *Gelanor zonatus*, *Mimetus* sp., *Faiditus caudatus* e *Argyrodes elevatus* (Fig. 2). Do mesmo modo, esses predadores devem preferir atacar fêmeas que machos. Essa preferência pode ser explicada pela alta carência nutricional de lipídeos em artrópodes predadores (Wilder *et al.* 2013). Aranhas araneofágicas estão no topo da cadeia alimentar de artrópodes, por isso, devem preferir presas que ofereçam maior quantidade de lipídeos. Logo, as fêmeas devem ser presas favoritas, porque acumulam muitas reservas lipídicas para investirem na produção de ovos, especialmente, no final da estação reprodutiva.

Na aranha *Hogna helluo* (Lycosidae), por exemplo, os machos são recursos pobres em lipídeos comparados com outras presas dessa aranha (Wilder & Rypstra 2010). Isso reforça a inferência de que eles não devem ser as presas preferidas de predadores araneofágicos. Assim, os ataques de parasitoides e predadores araneofágicos podem ser fatores importantes na determinação da alta mortalidade de fêmeas no final da estação reprodutiva.

Esclarecer os tipos de cuidados oferecidos pelos machos de *M. erythromela* e seus efeitos sobre a sobrevivência da prole são necessários para entender possíveis cenários onde o cuidado paternal possa ter evoluído em *M. erythromela* e para esclarecer o por quê de ser um comportamento incomum em aranhas. Nesse estudo, observamos que a sobrevivência da prole é fortemente dependente da presença dos machos nas teias. Isso e as reduzidas oportunidades de acasalar com novas parceiras no final da estação reprodutiva podem ser as causas da manutenção do cuidado paternal em *M. erythromela*. Além disso, sugerimos que a alta mortalidade das fêmeas é um fator que enviesa a RSO no final da estação reprodutiva e fornece uma das condições que reforçam o cuidado paternal.

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador, Profº Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga, pela parceria na realização desse trabalho. Ao Profº Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto e ao Prof Dr. Kleber Del Claro pelas sugestões de melhora desse manuscrito. Também agradeço à empresa Duratex por permitir o acesso à área de estudo e à CAPES pelo apoio financeiro com a bolsa de mestrado por parte do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Uberlândia.

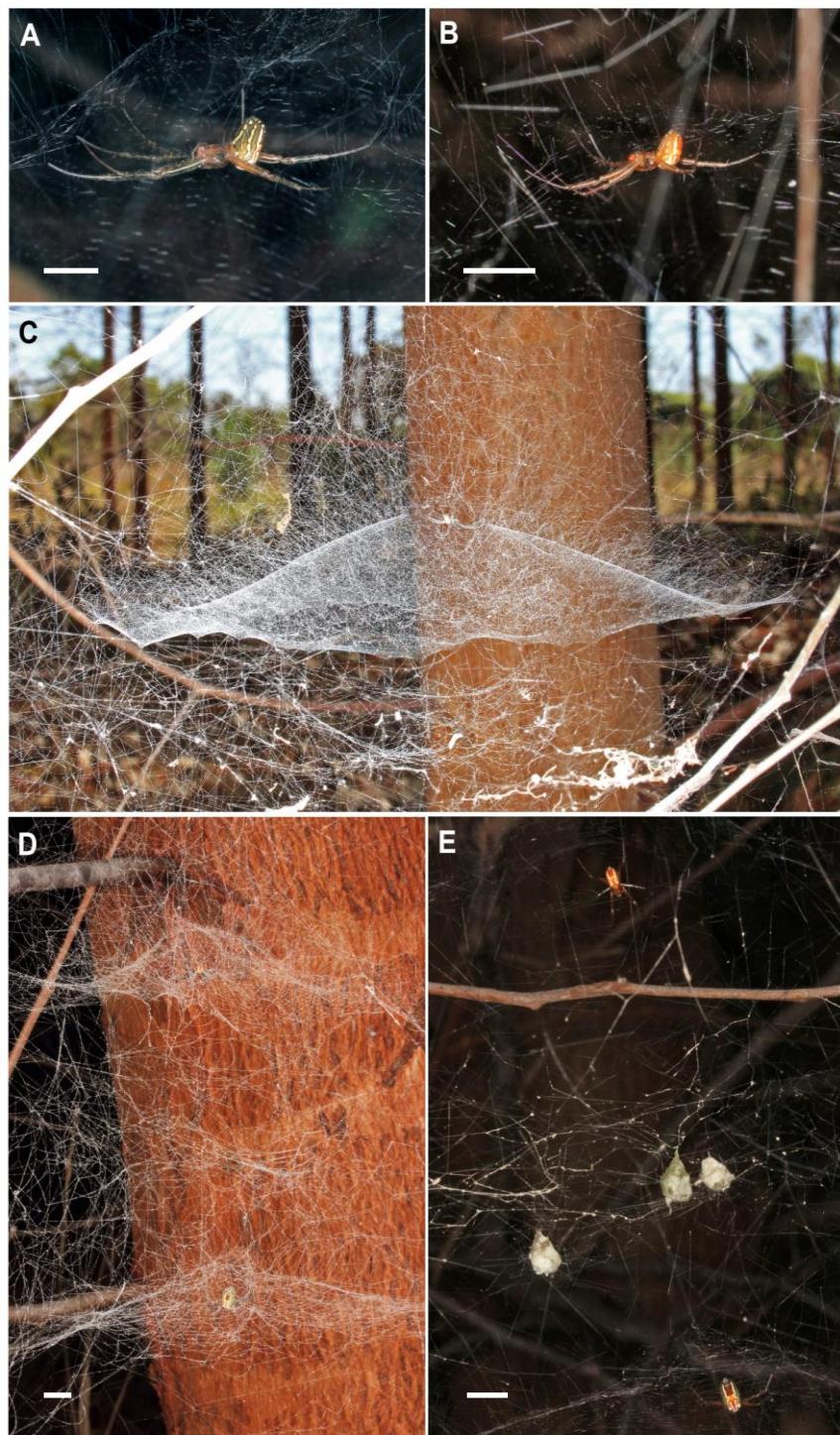


Figura 1. Imagens dos sexos e das teias de *M. erythromela*. A. Fêmea adulta de *M. erythromela*; B. Macho adulto; C. Teia de fêmea adulta, antes do pareamento; D. Teia da fêmea (parte inferior da foto) e do macho (parte superior), após pareamento. A região mais densa entre os dois lençóis é utilizada para fixação das ootecas; E. Teia com ootecas adicionadas à região intermediária entre o lençol do macho e da fêmea.

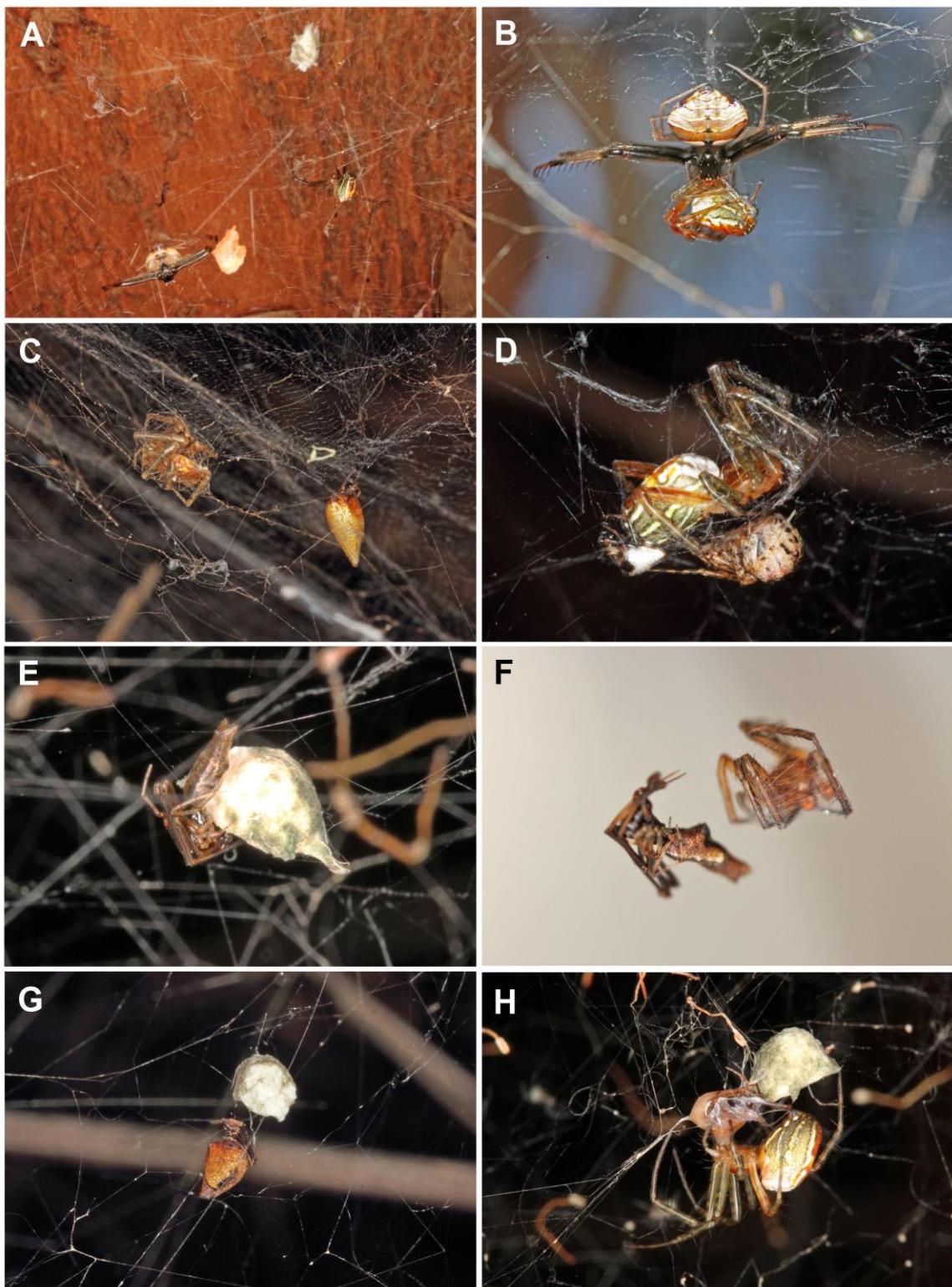


Figura 2. Imagens das interações entre *M. erythromela* e os predadores araneofágicos. A. *Gelanor zonatus* invadindo teia de *M. erythromela*; B. *Gelanor zonatus* predando fêmea de *M. erythromela*; C. Fêmea de *M. erythromela* predada por *Argyrodes elevatus*; D. Fêmea de *Mimetus* sp. consumindo fêmea de *M. erythromela*; E. Macho de *Faiditus caudatus* consumindo ooteca de *M. erythromela*; F. Macho de *M. erythromela* capturado por macho de *Faiditus caudatus*; G. Fêmea de *Faiditus caudatus* atacando ooteca de *M. erythromela*; e H. Fêmea de *M. erythromela* consumindo fêmea de *Faiditus caudatus*.

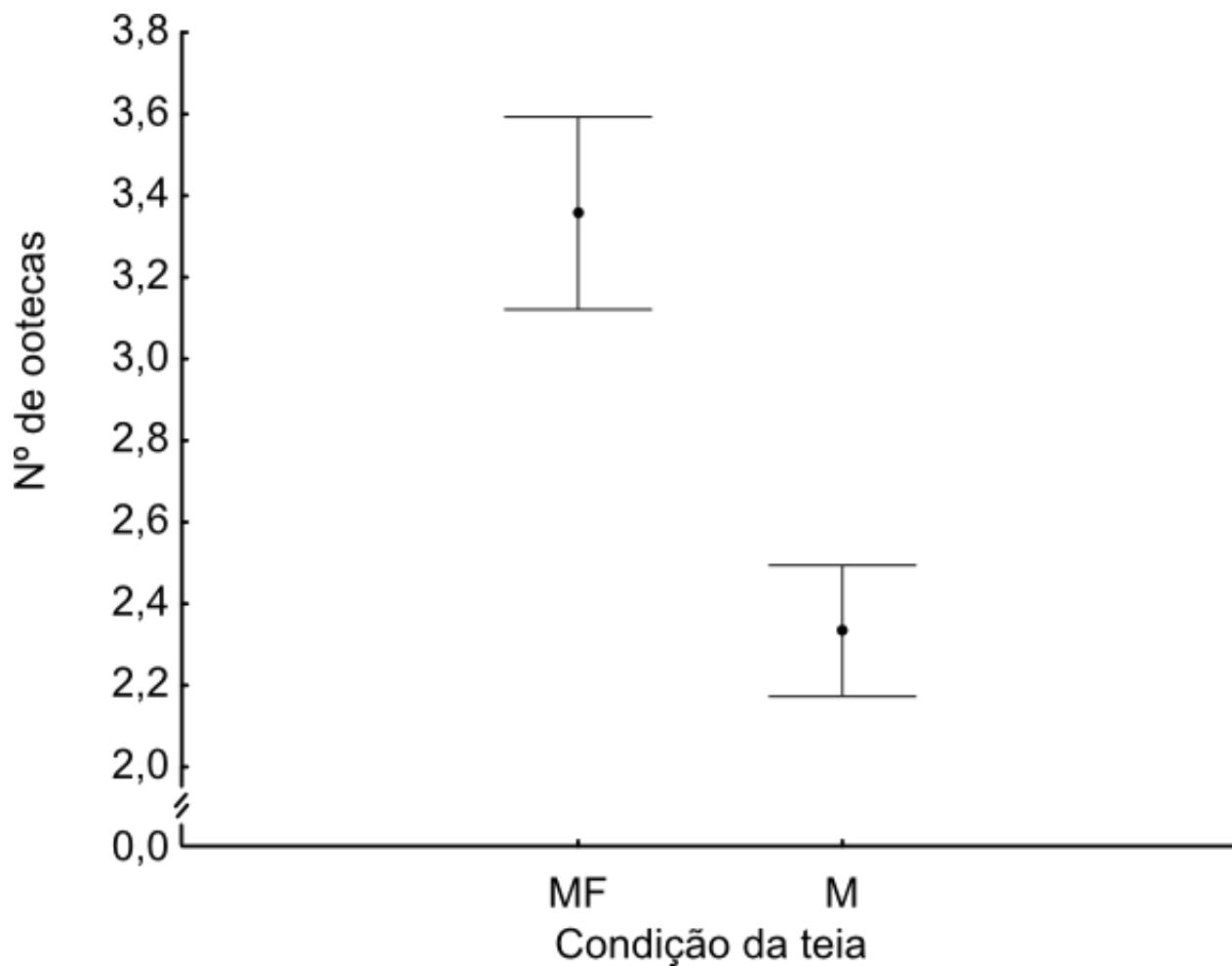


Figura 3. Diferença entre o número de ootecas nas teias com macho e fêmea (MF) e apenas com macho (M) da população estudada de *Mecynogea erythromela* na Unidade Florestal Minas Gerais da empresa Duratex S/A. As barras correspondem ao erro padrão e o ponto no centro à média.

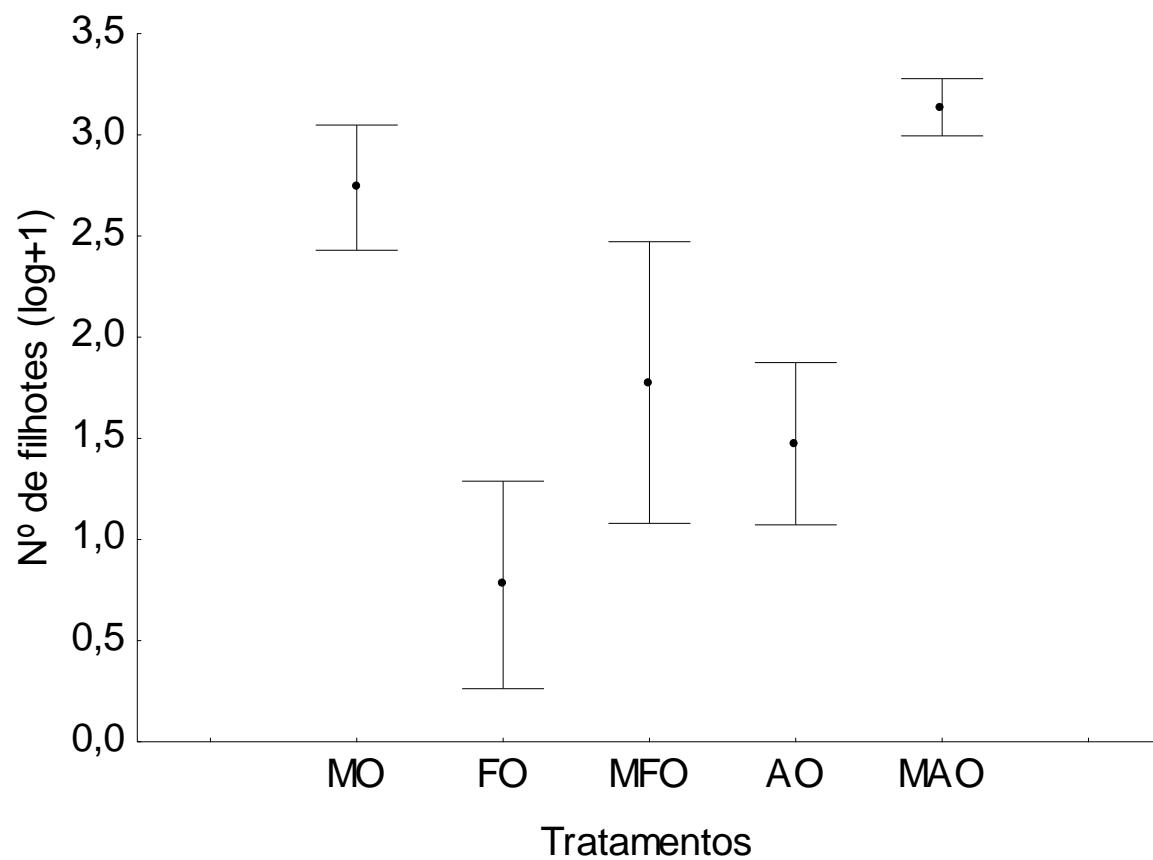


Figura 4. Diferenças entre o logaritmo do número de filhotes mais um nos tratamentos macho e ooteca (MO), macho, *Faiditus caudatus* e ooteca (MFO), macho, *Argyrodes elevatus* e ooteca (MAO), *Faiditus caudatus* e ooteca (FO), Argyrodes elevatus e ooteca (AO) da população estudada de *Mecynogeia erythromela* na Unidade Florestal Minas Gerais da empresa Duratex S/A. As barras correspondem ao erro padrão e o ponto no centro, à média.

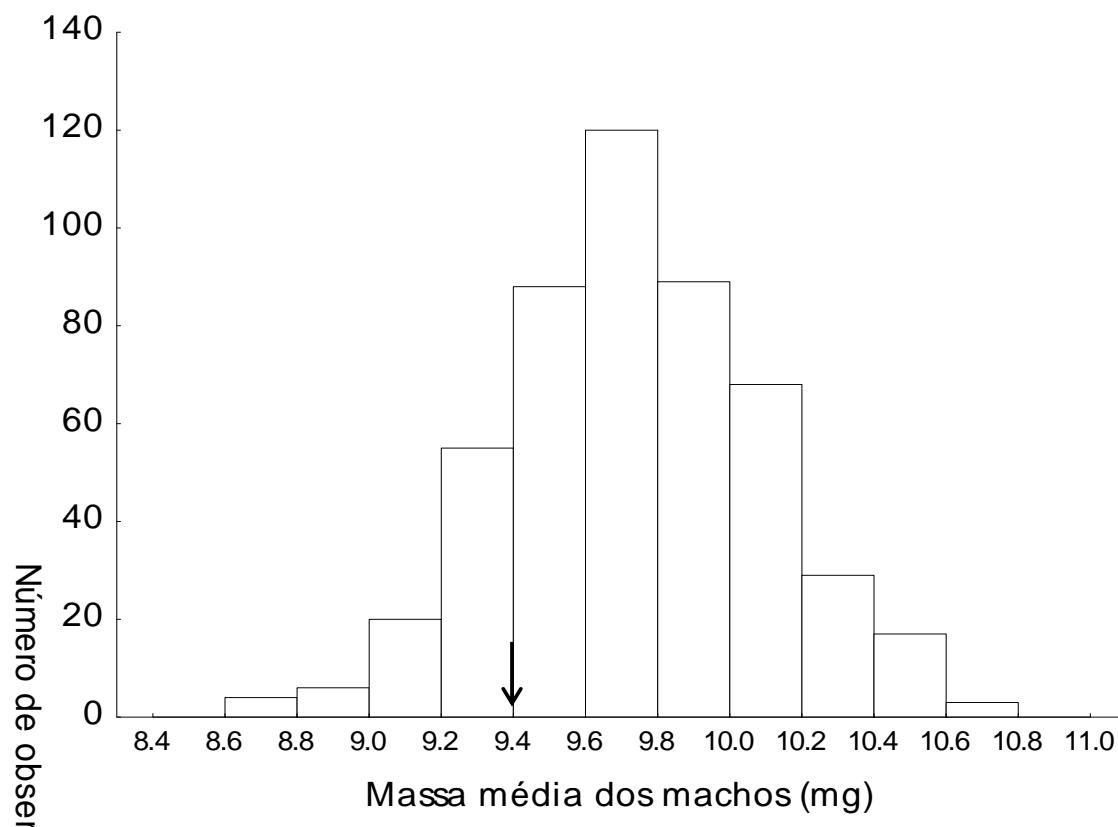


Figura 5. Distribuição nula da massa média dos machos (mg) no meio da estação reprodutiva da população estudada de *Mecynogea erythromela* na Unidade Florestal Minas Gerais da empresa Duratex S/A. O valor da massa média dos machos no final da estação reprodutiva está representado pela seta.

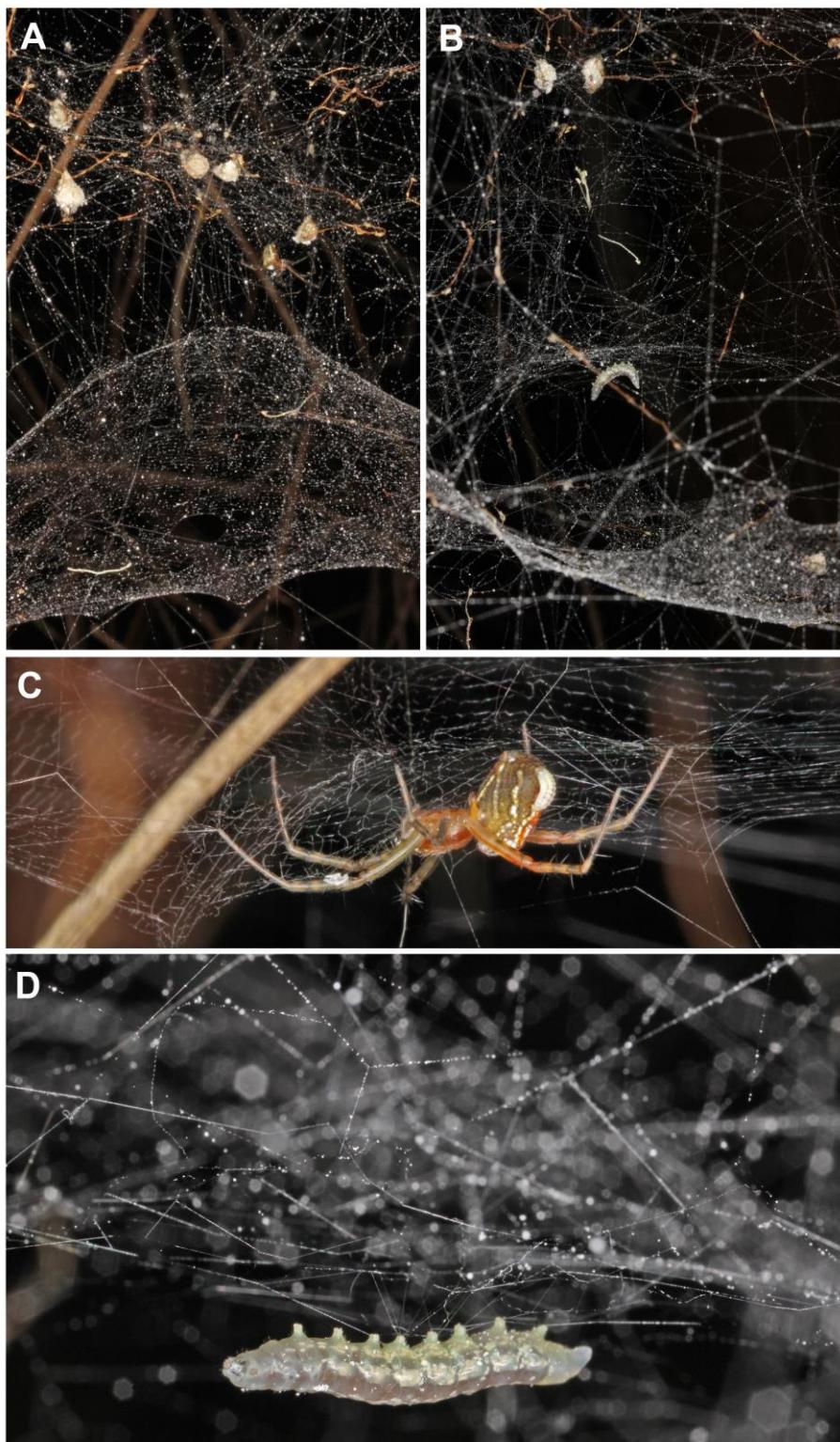


Figura 6. Registro de utilização de *M. erythromela* como hospedeiro do parasitoide *Hymenopelmecis jordanensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Polysphinctini). A. Teia normal de *M. erythromela*; B. Teia modificada (cocoon web) com larva de terceiro instar do parasitoide iniciando a construção do casulo em adensamento de seda acima da posição normalmente ocupada pela fêmea do hospedeiro; C. Fêmea de *M. erythromela* com larva de segundo instar aderida ao abdome; D. Detalhe da larva de terceiro instar segurando nos fios de teia com os ganchos presentes nos tubérculos dorsais.

Referências

- Anderson, M.** 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Austad, S.N.** 1984. Evolution of sperm priority patterns in spiders. In: *Sperm competition and the evolution of mating systems*. (R.L. Smith ed.), pp. 223-249. Harvard University Press, Cambridge Mass.
- Bel-Venner, M.C., Dray, S., Allainé, D., Menu, F. & Venner, S.** Unexpected male choosiness for mates in a spider. *Proceedings of the Royal Society*, **275**, 77-82.
- Bateman, A. J.** 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349–368.
- Clutton-Brock, T.H.** 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Crespi, B.J.** 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, **38**, 980–1000.
- Eberhard, W. G.** 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Monographs in Behavior and Ecology. New Jersey: Princeton University Press.
- Eberhard, W.G.** 2013. The polysphinctine wasps *Acrotaphus tibialis*, *Eruga ca. gutfreundi*, and *Hymenoepimecis tedfordi* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) induce their host spiders to build modified webs. *Annals of the Entomological Society of America*, **106**, 652-660.
- Edward, D. A. & Chapman, T.** 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 647-654.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Foelix, R.F.** 1996. Biology of Spiders (Third edition). Oxford University Press, New York.

Fink, L.S. 1986. Cost and benefits of maternal behavior in the green lynx spider (Oxyopidae, *Peucetia viridians*). *Animal Behaviour*, **34**, 1051–1060.

Fincke, O. M., Higgins, L. & Rojas, E. 1990. Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an ichneumonid (Hymenoptera, Polyspinctini) in Panama. *Journal of Arachnology*, **18**, 321-329.

Gonzaga, M.O. & Liener, N.O. 2013. Maternal care and infanticide by males in *Helvibis longicauda* (Araneae: Theridiidae). *Ethology*, **119**, 20-28.

Gonzaga, M.O. & Sobczak, J.F. 2007. Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, **94**, 223–227

Gonzaga, M.O. & Sobczak, J.F. Penteado-Dias, A.M. & Eberhard, W.G. 2010. Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethology Ecology & Evolution*, **22**, 151–165.

Hieber, C.S. 1992. The hole of spider cocoons in controlling desiccation. *Oecologia*, **89**, 442-448.

Horel, A. & Gundermann, J. L. 1992. Egg sac guarding by the funnel-web spider *Coelotes terrestris*: function and development. *Behavioural Processes*, **27**, 85-94.

Klug, H., Bonsall, M. B. & Alonso, S. H. 2013. Sex differences in life history drive evolutionary transitions among maternal, paternal, and bi-parental care. *Ecology and Evolution*, **3**, 792–806

Korenko, S., Michalková, V., Zwakhals, K. & Pekár, S. 2011. Host specificity and temporal and seasonal shifts in host preference of a web-spider parasitoid *Zatypota percontatoria*. *Journal of Insect Science*, **11**, 101.

- Kürpick, S.M.** 2000. Cocoon care in the social spider *Stegodyphus dumicola* (Eresidae). Pp. 39-44, in: *European arachnology 2002* (S Toft and N Scharff, eds.). Aarhus University Press, Aarhus, DK.
- Li, D. & Jackson, R.R.** 2003. A predator's preference for egg-carrying prey: a novel cost of parental care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 129-136.
- Maynard Smith, J.** 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour*, **25**, 1-9.
- Maynard Smith, J.** 1978. *The evolution of sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Moller, A.P. & Birkhead, T.R.** 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**, 261-268.
- Nazareth, T.M. & Machado, G.** 2010. Mating system and exclusive postzygotic paternal care in a Neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones). *Animal Behaviour*, **79**, 547-554.
- Pike, D.A, Webb, J.K. & Shine, R.** 2012. Hot mothers, cool eggs: nest-site selection by egg-guarding spiders accommodates conflicting thermal optima. *Functional Ecology*, **26**, 469-475.
- Silva, N.R.** 2010. *Caracterização do regime climático regional: uma análise dos parâmetros de temperatura, precipitação e balanço hídrico do Triângulo Mineiro – MG*. Monografia em Geografia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.
- Steinhart, G. B., Sandrene, M. E., Weaver, S., Stein, R. A. & Marschall, E. A.** 2004. Increased parental care cost for nest-guarding fish in a lake with hyperabundant nest predators. *Behavioral Ecology*, **16**, 427–434.
- Suzuki, S.** 2013. Biparental care in insects: paternal care, life history, and the function of the nest. *Journal of Insect Science*, **13**, 1-16.

- Tallamy, D.W.** 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annual Review Entomology*, **46**, 139–165.
- Trivers, R.** 1972. *Parental investment & sexual selection*. In: Sexual selection & the descent of man 1871-1971 (Ed. Campbell, B.). Aldine Press, Chicago.
- Vieira, M.C. & Peixoto, P.E.C.** 2013. Winner and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropods contests. *Functional Ecology*, **27**, 305-313.
- Weir, L.K., Grant, J.W.A., Hutchings, J.A.** 2011. The influence of operational sex ratio on the intensity of competition for mates. *The American Naturalist*, **177**, 167-176.
- Whittingham, L.A. & Dunn, P.O.** 2001. Male parental care and paternity in birds. *Current Ornithology*, **16**, 257-298.
- Wilder, S.M., Norris, M., Lee, R.W., Raubenheimer, D. & Simpson, S.J.** 2013. Arthropod food webs become increasingly lipid-limited at higher trophic levels. *Ecology Letters*, **16**, 895-902.
- Wilder, S.M. & Rypstra, A.L.** 2010. Males make poor meals: a comparison of nutrient extraction during sexual cannibalism and predation. *Oecologia*, **162**, 617–625.

CAPÍTULO 2. Dimorfismo sexual e pareamento dependente de tamanho pela escolha do macho em uma aranha com cuidado biparental

Resumo

Quando os machos investem em cuidado parental, ainda podem competir pelo acesso a parceiras, mas tornam-se mais seletivos. Por isso, eles devem preferir parceiras de alta qualidade. Em aranhas, os maiores machos têm maiores chances de vitória nas disputas intrassexuais e tendem a preferir fêmeas grandes. Essa preferência possivelmente se deve a uma relação positiva entre o tamanho das fêmeas e sua fecundidade. Assim, o sucesso dos machos grandes nas disputas por parceiras, associado à preferência deles por fêmeas grandes, pode levar a um pareamento positivo dependente de tamanho. Na aranha *Mecynogea erythromela*, os machos investem em cuidado parental, portanto, devem ser muito seletivos. Nesse contexto, avaliei a razão sexual operacional (RSO), o tamanho dos machos que vencem as disputas, a preferência por parceiras, a fecundidade das fêmeas em relação ao seu tamanho e a ocorrência de pareamento dependente de tamanho. Fiz experimentos de campo e laboratório no período de agosto a outubro de 2012 e 2013 com uma população de *M. erythromela* que ocorre em uma plantação de eucaliptos em Estrela do Sul, MG, Brasil. Observei que os machos maiores vencem a maioria das disputas por parceiras e que realmente preferem parceiras maiores, possivelmente, porque elas são as mais fecundas. Encontrei pareamento positivo dependente de tamanho na estação reprodutiva de 2012, mas ele não se repetiu na estação de 2013. A RSO não foi enviesada para um dos sexos. Com isso, é provável que haja uma baixa competição entre os machos, devido à ampla disponibilidade de parceiras. Assim, a RSO não enviesada pode ser a causa da inconsistência na ocorrência de pareamento dependente de tamanho nas estações reprodutivas.

Palavras-chave: Pareamento dependente de tamanho, escolha dos machos, disputas por parceiras, razão sexual

Introdução

O pareamento seletivo é o padrão de escolha de parceiros baseado na similaridade ou dissimilaridade fenotípica entre machos e fêmeas (Jiang *et al.* 2013). Um pareamento seletivo pode ser positivo (homotípico), quando há uma correlação positiva entre pelo menos um atributo dos machos e um atributo das fêmeas, ou negativo (heterotípico), quando essa correlação é negativa (Burley 1983). Esses padrões foram documentados para várias espécies de anelídeos, artrópodes, anfíbios, aves, peixes, cilióforos e moluscos (Jiang *et al.* 2013). Os pareamentos podem depender de diferentes atributos dos parceiros, como a coloração (e.g. Bortolotti *et al.* 2008), a carga parasitária (e.g. Thomas *et al.* 1999), a idade (e.g. Cézilly *et al.* 1997), o comportamento (e.g. Kralj-Fišer *et al.* 2013) ou o tamanho (e.g. Crespi 1989). A maioria dos casos de pareamento documentados em animais (47% de 360 espécies) trata-se de correlações positivas ou negativas entre o tamanho do corpo de machos e fêmeas (Jiang *et al.* 2013). Quando isso acontece, chamamos de pareamento dependente de tamanho (PDT) (Lewontin *et al.* 1968, Cézilly 2004).

Se indivíduos de um ou ambos os sexos escolhemativamente parceiros, isso pode levar a um PDT (Crespi 1989, Jiang *et al.* 2013). Entretanto, os estudos de comportamento animal normalmente consideram as fêmeas como o sexo mais seletivo (Clutton-Brock 1991, 2007), subestimando o papel dos machos na seleção de parceiras e na formação de pareamentos seletivos (Hoefler 2007). Esse tipo de abordagem pode comprometer a compreensão das causas dos pareamentos, especialmente, em espécies onde os machos gastam muita energia na busca por parceiras, na competição intrassexual e no cuidado parental (Johnstone *et al.* 1996, Kvarnemo & Simmons 1998, Wong & Jennions 2003, Hoefler 2007, Bel-Venner *et al.* 2008). Nesse contexto, os machos podem ser muito seletivos e gerar PDT (a) se a vantagem de machos grandes na competição intrassexual estiver

associada com uma preferência por fêmeas grandes e (b) se houver uma correlação positiva entre o tamanho das fêmeas e sua fecundidade (Ridley 1983, Hoefler 2007). A segunda condição é frequentemente encontrada em aranhas com dimorfismo sexual de tamanho (DST), devido a uma correlação positiva entre o DST, o tamanho das fêmeas e o tamanho da ninhada (Head 1995; Prenter et al. 1998, 1999, Foellmer & Moyá-Laraño 2007).

Poucos estudos investigaram os pareamentos seletivos em aranhas (Rubenstein 1987, Miyashita 1993, Masumoto 1999, Hoefler 2007, Bel-Venner *et al.* 2008, Kralj-Fišer *et al.* 2013). Cinco investigaram PDT e quatro encontraram esse tipo de pareamento seletivo. Eles propuseram possíveis explicações para esse fenômeno, como o comportamento agressivo das fêmeas em agregações (Rubenstein 1987), a intensidade competitiva entre os machos (Bel-Venner *et al.* 2008) e a escolha de parceiros por fêmeas (Masumoto 1999) ou machos (Hoefler 2007). Todos esses estudos encontraram vantagens na competição intrassexual dos maiores machos associadas a uma correlação positiva entre o tamanho das fêmeas e sua fecundidade (Rubenstein 1987, Masumoto 1999, Hoefler 2007, Bel-Venner *et al.* 2008). Portanto, é possível que esses processos sejam importantes na formação de PDT em aranhas, mas não determinantes, como ocorre em *Nephila clavata* (Nephilidae). Essa aranha apresentou essas condições, mas não exibiu PDT (Miyashita 1993). Isso indica que mais processos podem afetar as chances de ocorrência de PDT em aranhas. Em *Zygiella x-notata* (Araneidae), por exemplo, o PDT só ocorreu em populações com RSO (razão sexual operacional) enviesada para machos, indicando uma forte intensidade competitiva entre eles (Bel-Venner *et al.* 2008). Nesse contexto, mais estudos são necessários para investigar a ocorrência de PDT e suas causas em aranhas.

Os machos de aranhas podem ter um papel importante na formação de PDT, especialmente quando os custos reprodutivos são altos, devido ao risco de predação durante o deslocamento entre teias (Vollrath 1980, 1985) ou à alta competição intrassexual (Andrade

2003, Morse 2007). Mas, na maioria das espécies, não há gastos com a construção de teia após se parearem com uma parceira (Christenson & Goist 1979, Cohn & Christenson 1987). Em espécies de *Mecynogeaa* e *Manogeaa*, por outro lado, os machos constroem teias sobre as teias das fêmeas, onde permanecem até a eclosão dos filhotes (obs. pessoal). Na aranha *Mecynogeaa erythromela*, os machos exibem esse comportamento. Além disso, eles também investem em cuidados com a prole (Moura & Gonzaga, dados não publicados). Esses custos reprodutivos favorecem uma forte escolha de parceiras pelos machos. Associado a isso, essa aranha apresenta DST. Isso aumenta as chances de haver uma correlação positiva entre o tamanho da fêmea e sua fecundidade (que é uma das condições para a ocorrência de PDT), como ocorre em outras aranhas (Marshall & Gittleman 1994; Head 1995; Prenter *et al.* 1999; Higgins 2002, Foellmer & Moyá-Laraño 2007). Portanto, *M. erythromela* é um bom modelo de estudo para investigar a hipótese de escolha do macho sobre a formação de PDT.

Nesse estudo, quantifiquei o DST de *M. erythromela* e investiguei a RSO da população estudada durante a estação reprodutiva e a relação do tamanho dos machos que vencem as disputas por parceiras, da preferência por parceiras dos machos e da correlação entre o tamanho das fêmeas e sua fecundidade com a ocorrência de PDT em *M. erythromela*. Para isso, propus as hipóteses de que (1) há pareamento dependente de tamanho em *M. erythromela* e (2) ele é explicado pela hipótese de escolha do macho. Minhas previsões são que (1) machos com maior massa, ou maior área da carapaça, se pareiam com fêmeas proporcionalmente com maior massa, ou maior área da carapaça, (2a) machos com maior massa vencem mais disputas nas teias das fêmeas, (2b) fêmeas com maior massa produzem maior número de ovos que fêmeas com menor massa e (2c) elas se pareiam primeiro com machos do que fêmeas com menor massa.

Materiais e métodos

Área de estudo

Realizei o estudo entre os meses de agosto e dezembro de 2013 em uma plantação de eucaliptos da Unidade Florestal Minas Gerais da empresa Duratex S/A, ($18^{\circ}45'11''S$, $47^{\circ}51'28''O$) localizada na Rod. BR 365, Município de Estrela do Sul, Minas Gerais, Brasil. A temperatura anual média do município de Estrela do Sul é $24,5^{\circ}C$, e a precipitação média anual é 1507 mm^3 (Silva 2010).

Modelo experimental

As fêmeas de *M. erythromela* constroem suas teias próximas ao solo, usando galhos finos de *Eucaliptus* sp. como suporte. Ao atingirem a maturidade, os machos abandonam suas próprias teias em busca de parceiras. Alguns machos adultos formam casais com fêmeas subadultas e, provavelmente, permanecem nas teias até que elas atinjam a maturidade e tornem-se receptivas ou até que sejam expulsos por outro macho.

A teia das fêmeas tem um formato tridimensional semelhante a um cone. Na base do cone, a fêmea constrói um lençol de captura, onde passa a maior parte do tempo. Ao chegar à teia da fêmea, o macho se posiciona na porção superior do cone e constrói um lençol de captura semelhante ao da fêmea, porém, menor. Eventualmente, são encontradas teias com dois machos, com lençóis de captura, na teia da mesma fêmea (Fig. 1).

A estação reprodutiva dessa aranha pode durar de três a seis meses (obs. pessoal). A estação estudada começou em agosto e terminou em dezembro de 2013. Separei a estação reprodutiva em categorias (início, meio e final) de acordo com a ontogenia e os

comportamentos de cada sexo. No início da estação, ao tornarem-se adultos, os machos abandonam suas teias e se pareiam com fêmeas subadultas. Nesse período, ainda há machos e fêmeas subadultos sozinhos em suas teias. No meio da estação, todas as fêmeas maturaram sexualmente, portanto, encontramos apenas machos e fêmeas adultos nas teias. Já são encontradas algumas teias com casais e ootecas. No final da estação, a maioria das fêmeas morreu e os machos ficaram sozinhos nas teias com as ootecas. Também encontramos ootecas abandonadas nas teias. A estação reprodutiva termina quando todos os indivíduos adultos morrem.

Coleta de dados

Razão sexual operacional e razões de pareamento de machos e fêmeas

Estimei a razão sexual operacional (RSO), como o número de machos adultos por fêmeas adultas (Emlen & Oring 1977). Para isso, contei 296 adultos que encontrei na área de estudo durante a estação reprodutiva de 2012.

Dimorfismo sexual de tamanho e pareamento dependente de tamanho

Descrevi o dimorfismo sexual de tamanho em *M. erythromela*. Para isso, medi a massa, a área da carapaça, a área dorsal do abdômen, o comprimento total do corpo e o comprimento da tibia/ patela de 20 machos e 20 fêmeas. Essas medidas foram adaptadas a partir de medidas usadas para estimar o tamanho de aranhas em outros trabalhos que investigaram PDT (Rubenstein 1987, Miyashita 1993, Masumoto 1999, Hoefler 2007, Bel-Venner *et al.* 2008), com exceção da massa. Apesar de a massa variar ao longo da estação reprodutiva, ele deve ser importante na seleção de parceiros, devido à relação entre a massa das fêmeas e sua fecundidade normalmente encontrada em aranhas (Anderson 1990). Para

estimar as áreas da região dorsal das aranhas, medi dois raios perpendiculares da carapaça e do abdômen (r_1 e r_2) na lupa Leica M205C. A partir dessas medidas, calculei a área média A como uma elipse ($A = \pi r_1 r_2$).

Coletei 20 casais adultos nas teias e os pesei vivos em laboratório durante as estações reprodutivas de 2012 e 2013. Depois, congelei e fixei as aranhas em álcool 70% para medir as dimensões lineares da carapaça e estimar sua área. Correlacionei a massa das fêmeas e a massa dos machos e a área da carapaça das fêmeas e a área da carapaça dos machos das duas estações reprodutivas. Por não atender às premissas dos testes paramétricos, fiz uma correlação de Spearman entre a área da carapaça de machos e fêmeas da estação de 2012.

Disputa entre machos por parceiras

Em campo, observei interações agressivas entre machos nas teias das fêmeas, com um deles sendo expulso da teia e o outro assumindo o lençol de captura. Com isso, avaliei qual diferença de tamanho seria suficiente para determinar o sucesso nas disputas por parceiras. Coletei 50 machos em campo e os pesei em laboratório. Para formar um contínuo de diferença de massa entre os machos, parei o maior macho com o menor, o segundo maior com o segundo menor e assim por diante. Assim, obtive duas categorias relativas de tamanho baseadas na massa (grande e pequeno), contendo pares com grandes diferenças de massa e pares com pequenas diferenças. Depois, marquei os machos grandes e pequenos com diferentes cores de esmalte sintético Humbrol. Em campo, selecionei 25 teias com fêmeas pareadas e removi os machos do par sem danificar a teia. Depois, coloquei os pares de machos simultaneamente nos fios de sustentação da teia da fêmea (parte superior do cone) em posições equidistantes do lençol do macho removido. Observei por uma hora. Considerei, como vencedores das disputas, os machos que assumiram o lençol de captura ao final do período de observação. Para analisar os dados, fiz uma regressão logística com o resultado das

disputas como variável resposta e o valor da diferença de massa entre os machos como variável preditora. Também descrevi as interações agressivas entre os machos durante os experimentos.

Na segunda parte, usei um teste de campo para determinar o sucesso de machos com diferentes massas nas disputas por fêmeas. Eventualmente, mais de um macho se pareia com uma fêmea e frequentemente são encontrados machos satélites em teias com casais. Quando dois machos constroem lençóis na mesma teia, sempre um deles assume uma posição privilegiada, mais próxima da fêmea. É possível que a posição dos machos seja resultado de disputas entre eles pela prioridade de cópula. Assim, espero que os machos mais próximos das fêmeas sejam maiores que os machos mais distantes. Para testar isso, coletei 18 machos em diferentes distâncias das fêmeas e os pesei em laboratório. Fiz um teste t pareado usando a massa dos machos como variável resposta e a posição deles na teia (próximo e distante) como variável preditora.

Na terceira parte, coletei machos não pareados e machos pareados no meio da estação reprodutiva (período em que todos os machos e fêmeas encontrados são adultos e a maioria está pareada). Pesei os machos em laboratório e fizemos um teste Mann-Whitney usando a massa como variável resposta e o pareamento com a fêmea (pareado ou não pareado) como variável preditora. Todos os experimentos dessa seção foram realizados em 2013.

Fecundidade das fêmeas e seu tamanho corporal

Em *Anelosimus jabaquara* (Theridiidae), as fêmeas maiores investem mais no tamanho dos ovos do que no número deles, enquanto as fêmeas menores investem no oposto (Gonzaga & Vasconcellos-Neto 2001). Entretanto, para *Mecynogeia lemniscata* (Theridiidae) e outras 23 aranhas de 11 famílias diferentes, o diâmetro dos ovos é específico de cada espécie e varia pouco entre indivíduos (Anderson 1990). Por isso, é provável que o número de

ovos varie mais entre as fêmeas de *M. erythromela* do que o diâmetro dos ovos. Para testar a relação da massa das fêmeas com o diâmetro e o número de ovos, coletei 20 fêmeas com suas ootecas em campo na estação de 2013. Em laboratório, congelei e fixei as fêmeas e as ootecas para medir as dimensões lineares de sua carapaça e dos ovos na lupa Leica M250C. Também contei o número de ovos e medi dois raios perpendiculares deles e da carapaça das fêmeas na lupa. Em seguida, usei essas medidas lineares para estimar a área dos ovos e da carapaça como uma elipse. Medi 10 ovos de cada saco de ovos para estimar seu diâmetro médio. Depois, fiz regressões lineares usando a área da carapaça das fêmeas como variável preditora e o número total de ovos e a área média dos ovos como variáveis respostas em cada análise.

Preferência dos machos por parceiras

Marquei teias de fêmeas pareadas e removi os machos para soltá-los em uma área distante. Durante três dias de observações, verifiquei se as fêmeas se parearam com outros machos. Quando houve pareamento, coletei as fêmeas e as pesei em laboratório. Ao final dos três dias de observação, coletei todas as fêmeas. Analisei esses dados com uma regressão logística entre o pareamento (pareou e não pareou) como variável preditora e a massa das fêmeas como variável resposta.

Na segunda parte do teste da previsão, coletei fêmeas não pareadas e fêmeas pareadas no meio da estação reprodutiva (período em que todos os machos e fêmeas encontrados são adultos e a maioria está pareada). Pesei as fêmeas em laboratório e fiz um teste t usando o pareamento da fêmea (pareada ou não pareada) como variável preditora e a massa delas como variável resposta. Ambos os experimentos foram realizados em 2013.

Resultados

As fêmeas de *M. erythromela* foram maiores que os machos em todas as medidas avaliadas (Tabela 1). Elas foram mais de três vezes maiores que os machos em relação à massa e mais de duas vezes maiores que eles em relação à área dorsal do abdômen. Entretanto, a área dorsal da carapaça, o comprimento total do corpo e o comprimento tibial patela apresentaram uma diferença um pouco maior que um.

Ao longo da estação reprodutiva, a RSO foi próxima de um. Contei 151 machos adultos e 145 fêmeas adultas. Também observei que as fêmeas de *M. erythromela* foram maiores que os machos em todas as medidas de tamanho analisadas (Tabela 1).

Encontrei um PDT positivo considerando entre o logaritmo da massa dos casais ($r=0,386$, $n=46$, $p=0,008$, Fig. 2A) na estação reprodutiva em 2012. Também encontrei, nessa estação, a mesma relação para a área da carapaça dos casais ($r_s=0,531$, $n=20$, $p<0,01$, Fig. 2B). Na estação reprodutiva de 2013, por outro lado, não houve pareamento dependente de tamanho considerando o logaritmo da massa dos casais adultos ($r=0,069$, $n=34$, $p=0,697$, Fig. 3A). Também não encontrei pareamento dependente de tamanho considerando a área da carapaça das fêmeas e o logaritmo a área da carapaça dos machos ($r=0,055$, $n=20$, $p=0,817$, Fig. 3B).

No experimento de disputas entre os machos, observei dois tipos de interações agressivas. Inicialmente, um dos machos assumiu o lençol de captura do macho removido. No primeiro tipo de interação, o macho que estava fora do lençol, iniciou os confrontos apenas com puxões da teia. Após essa fase, alguns machos abandonaram a teia. No segundo tipo, os machos entraram no lençol de captura e iniciaram interações agressivas com o macho que o havia ocupado inicialmente, envolvendo contatos físicos e injúrias, como a perda de patas

(Fig. 4A). Após essa interação, o vencedor dos confrontos ficou no lençol de captura mais próximo da fêmea e o perdedor ficou mais distante dela ou abandonou a teia (Fig. 4B).

As chances de vitória dos maiores machos não aumentaram com o aumento da diferença de massa entre os machos grandes e pequenos ($F_{1,23}=0,001$, $p=0,97$, Fig. 5). Entretanto, os machos maiores ganharam 72% das brigas pelo lençol de captura ($\chi^2=4,84$, $gl=1$, $p=0,03$). No segundo teste, os machos que construíram um lençol de captura mais próximo da fêmea tiveram maior massa que os machos que permaneciam no lençol mais distante ($t=3,759$, $df=17$, $p<0,01$, Fig. 6). Entretanto, no terceiro teste, os tamanhos dos machos pareados e não pareados no meio da estação reprodutiva foram semelhantes ($U=329$, $n=57$, $p=0,80$, Fig. 7).

Fêmeas com maior área da carapaça produziram um maior número de ovos ($F_{1,18}=4,587$, $p=0,046$, $R^2= 20,3$, número de ovos = $9,82 +$ área da carapaça $\times 1,91$, Fig. 8A), mas os ovos tiveram diâmetro médios semelhantes ($F_{1,18}=0,705$, $p=0,412$, Fig. 8B). A área da carapaça foi $6,45\pm0,19 \text{ mm}^2$, o número total de ovos $67,15\pm6,42$, e o diâmetro médio dos ovos $1,15\pm0,02 \text{ mm}^2$.

No experimento de preferência dos machos por parceiras, as fêmeas com maior massa se parearam, enquanto as fêmeas com menor massa não atraíram parceiros ($F_{1,50}=9,37$, $p<0,01$, odds ratio=1,1, Fig. 9). Ao refazer a análise sem os dois valores extremos, encontrei a mesma relação ($F_{1,48}=8,17$, $p<0,01$). O pareamento foi mais frequente (65,4%) que o não pareamento. As fêmeas que se parearam ($31,41\pm2,14 \text{ mg}$) tiveram massa média 1,5 vezes maior que as fêmeas que não se parearam ($21,52\pm1,83 \text{ mg}$). No segundo experimento, as fêmeas naturalmente não pareadas tiveram massa menor que as fêmeas pareadas ($U=28$, $n=37$, $p<0,001$, Fig. 10). As fêmeas pareadas ($36,85\pm1,90 \text{ mg}$) tiveram massa 1,4 vezes maior que as fêmeas não pareadas ($25,60\pm1,25 \text{ mg}$). A magnitude dessa diferença foi semelhante nos dois experimentos.

Discussão

A aranha *M. erythromela* apresentou DST, com as fêmeas sendo até três vezes maiores que os machos em relação à massa e mais de duas vezes maiores que eles em relação à área da carapaça (Tabela 1). O DST normalmente está correlacionado com o tamanho das fêmeas e de sua ninhada (Head 1995; Prenter et al. 1998, 1999, Foellmer & Moyá-Laraño 2007). Em *M. erythromela*, encontrei uma correlação positiva entre o tamanho das fêmeas e o tamanho da ninhada dando suporte a essa ideia (Fig. 8). Associado a isso, os machos preferiram se parear com fêmeas maiores e os maiores machos tiveram vantagens nas disputas intrassexuais. Essas condições dão suporte à formação de PDT pela escolha do macho. De fato, a população estudada da aranha *M. erythromela* exibiu PDT positivo na estação reprodutiva de 2012, mas ele não se repetiu na estação de 2013.

Em espécies onde apenas as fêmeas cuidam da prole ou não há cuidado parental, elas tendem a ser mais seletivas que os machos e, portanto, podem afetar fortemente os pareamentos seletivos (Crespi 1989, Clutton-Brock 1991, 2007), como ocorre em *Agelena limbata* (Agelenidae) (Masumoto 1999). Entretanto, em espécies onde os machos investem em cuidados, o alto gasto de energia com a reprodução pode torná-los mais seletivos (Clutton-Brock 1991, 2007). Os machos de *M. erythromela* investem em cuidados à prole e apresentam um gasto adicional incomum em outras espécies de aranhas, como a construção de uma teia sobre a teia da fêmea. Como esperado, esses machos foram muito seletivos e preferiram copular com as maiores fêmeas, possivelmente porque elas foram mais fecundas, produzindo um maior número de ovos, mas não produzindo ovos maiores, em consenso com o padrão encontrado em outras espécies de aranhas (Anderson 1990). Associado a essa preferência, também encontrei evidências de que machos grandes vencem as disputas pelo acesso a

parceiras. Entretanto, o resultado das brigas não foi facilmente previsto pela diferença de tamanho entre os machos de *M. erythromela* (Fig. 5). Esse resultado pode ser explicado por outros fatores que afetam o sucesso nas brigas, como a proximidade entre os rivais (Taylor *et al.* 2001). Apesar de eu ter colocado os machos na teia em posições equidistantes, eles se deslocaram ao serem liberados e demoraram tempos diferentes até iniciarem o confronto. Portanto, o deslocamento dos machos pode ter afetado o resultado das brigas. Ainda assim, os pares de machos brigaram e os maiores machos venceram a 72% das disputas. Em suporte a essa previsão, os machos encontrados no lençol de captura mais próximo da fêmea foram maiores do que os que estavam mais distantes (Fig. 6). Com isso, encontrei evidências que dão suporte à hipótese da escolha do macho sobre a formação de pareamentos seletivos. Portanto, essa hipótese explica bem a ocorrência de PDT, mas não explica a inconsistência desse pareamento entre as estações reprodutivas. Essa inconsistência possivelmente pode ser causada por uma preferência diferenciada das fêmeas por parceiros (Masumoto 1999, Schneider & Elgar 2005, Aisenberg 2009) ou pela fraca intensidade da competição entre os machos (Bel-Venner *et al.* 2008).

O PDT pode não ser resultado apenas da escolha dos machos e da disputa entre eles, mas de uma preferência mútua por parceiros (Crespi 1989, Bortolotti *et al.* 2008). Por mais que os machos sejam muito seletivos, as fêmeas podem rejeitar oportunidades de cópula com machos pouco atraentes (Eberhard 1996, Masumoto 1999, Schneider & Elgar 2005, Aisenberg 2009). Em *M. erytrhomela*, os machos exibem preferência por fêmeas maiores, entretanto, é possível que a preferência das fêmeas seja diferente. Nesse caso, a escolha das fêmeas pode enfraquecer ou impedir a formação de um pareamento seletivo (Burley 1983). Por outro lado, é mais provável que as fêmeas também prefiram parceiros maiores e rejeitem a cópula com parceiros menores uma vez que machos maiores devem oferecer melhores cuidados à prole (Robart 2012, Poisbleau *et al.* 2013). Como o tamanho determina o sucesso

na disputa entre machos de *M. erythromela*, os maiores devem ter mais chances de expulsar predadores da teia e, portanto, proteger a prole com maior eficiência. De fato, observamos um caso em que uma fêmea de *M. erythromela* predou um macho menor (área da carapaça igual a 7,66 mm²) que o macho que estava pareado com ela (área da carapaça igual a 8,27 mm²). Essa preferência por machos grandes também pode ocorrer em espécies em que o macho não apresenta cuidado parental, como em *Agelena limbata* (Agelenidae) (Masumoto 1999). Assim, a preferência diferenciada das fêmeas não parece ser uma boa explicação para os resultados encontrados nesse estudo.

A intensidade de competição entre machos oferece uma explicação melhor. Em *Zygiella x-notata* (Araneidae), populações semelhantes na densidade de fêmeas, na distribuição de machos e no tamanho de fêmeas, mas com diferentes densidades de machos, exibiram diferenças na ocorrência de PDT. A população com intensa competição entre os machos (RSO enviesada para machos) exibiu PDT, entretanto, esse pareamento não foi encontrado em outra população com fraca competição (RSO não-enviesada) (Bel-Venner *et al.* 2008). Isso deve acontecer porque as chances dos machos copularem com uma parceira de alta qualidade são menores quando a competição intrassexual é intensa. Assim, os machos maiores deveriam investir mais energia no acesso de parceiras de maior qualidade. Por outro lado, quando a competição for fraca, eles podem copular com várias parceiras. Esse comportamento deve enfraquecer o PDT. Assim, esse estudo sugere que os machos podem ser mais seletivos sobre forte competição intrassexual e menos seletivos sobre fraca competição (Bel-Venner *et al.* 2008), apesar disso não ser esperado em alguns estudos teóricos (Klug *et al.* 2010, Kokko & Johnstone 2002). De modo geral, a RSO não é uma boa medida para estimar de seleção sexual (Klug *et al.* 2010, Moura & Peixoto 2013), mas pode ser útil para prever a intensidade de competição entre os machos (Weir *et al.* 2011). A RSO se torna um melhor preditor da intensidade de competição quando o grau de monopolização de parceiras

(número de parceiras que cada macho consegue garantir exclusividade na cópula) é baixo (Klug *et al.* 2010). Em *M. erythromela*, os machos se pareiam com uma fêmea por vez, portanto, quando a RSO não está enviesada para um dos sexos, cada macho monopoliza apenas uma fêmea por vez. Isso leva a uma ampla disponibilidade de parceiros e, consequentemente, a uma baixa intensidade de competição por parceiras. Nesse contexto, os machos deveriam ser menos seletivos e enfraquecer o PDT. Na população estudada, encontramos uma RSO próxima de um. Por conta disso, é possível que a inconsistência no PDT seja resultado da baixa intensidade competitiva entre os machos.

A aranha *M. erythromela* apresentou dimorfismo sexual de tamanho, como fêmeas maiores do que os machos. Também encontrei, como esperado, uma correlação positiva entre o tamanho das fêmeas e sua fecundidade. Além disso, a preferência dos machos por fêmeas maiores está associada com sua vantagem nas disputas intrassexual. Estas são evidências que suportam a hipótese de escolha do macho para explicar a ocorrência de PDT. Entretanto, a ocorrência desse pareamento seletivo foi inconsistente entre as estações reprodutivas estudadas. É provável que a fraca intensidade de competição entre os machos explique essa inconsistência no PDT. A hipótese tradicional de seleção sexual sobre a formação de pareamentos seletivos parece não ser suficiente para explicar a sua ocorrência. Em vista disso, estudos posteriores devem investigar outros fatores que podem influenciar a formação de pareamentos seletivos.

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador, Profº Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga, pela parceria na realização desse trabalho. Ao Profº Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto e ao Prof Dr. Kleber Del Claro pelas sugestões de melhora desse manuscrito. Também agradeço à empresa Duratex

por permitir o acesso à área de estudo e à CAPES pelo apoio financeiro com a bolsa de mestrado por parte do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Uberlândia.

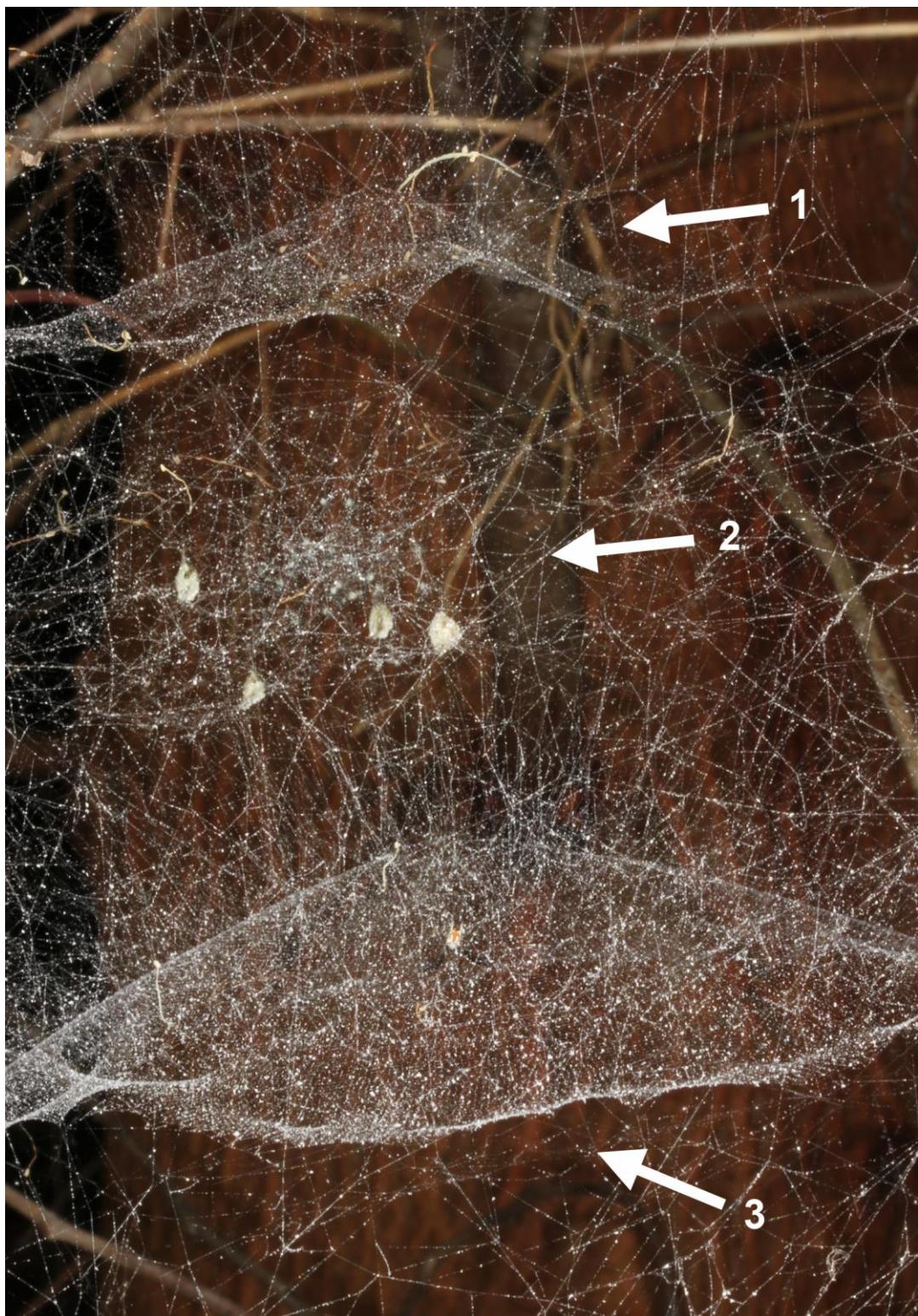


Figura 1. Teias de *M. erythromela* em uma plantação de *Eucaliptus* na Fazenda Nova Monte Carmelo, MG, Brasil. (1) Indica a posição do lençol do macho, (2) indica a posição das ootecas e filhotes recém eclodidos, (3) indica a posição do lençol da fêmea.

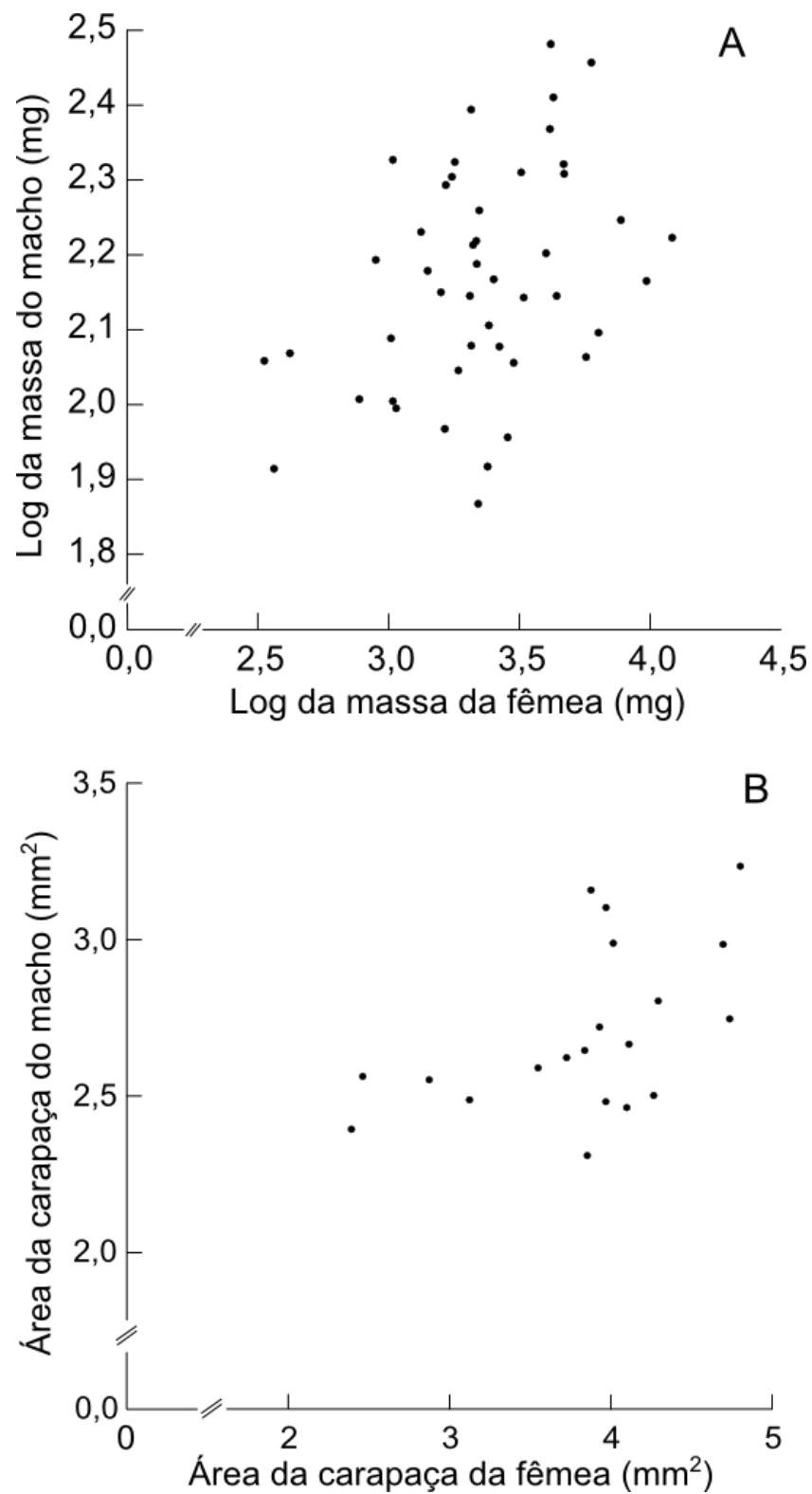


Figura 2. Pareamento positivo dependente de tamanho na estação reprodutiva de 2012. (A) Relação entre o mass da fêmea (em logaritmo) e a massa do macho em mg e (B) relação entre a área do carapaça da fêmea e do macho em mm².

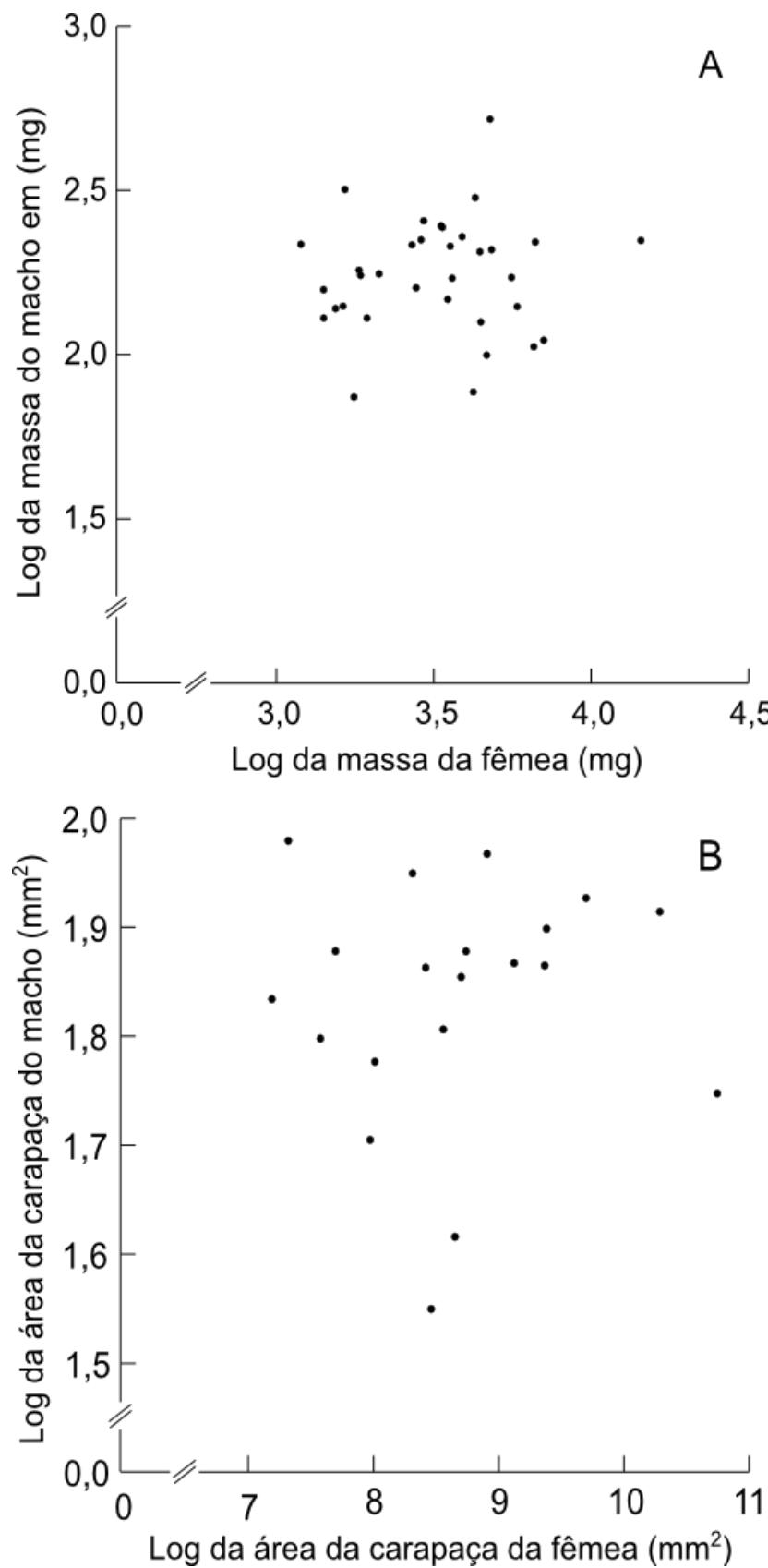


Figura 3. Pareamento positivo dependente de tamanho na estação reprodutiva de 2013. (A) Relação entre a massa da fêmea (em logaritmo) e a massa do macho (em logaritmo) em mg e (B) relação entre a área do carapaça da fêmea e do macho em mm^2 .

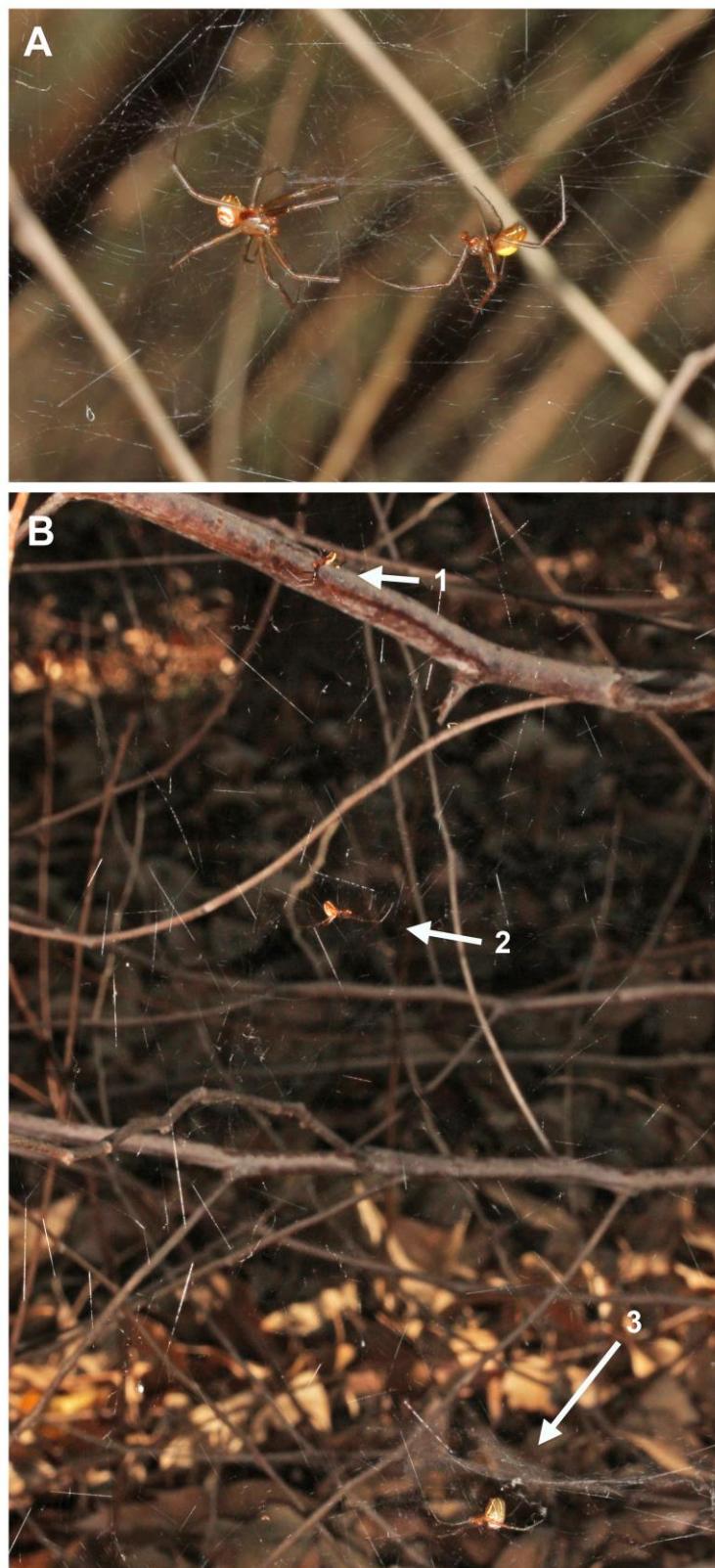


Figura 4. Machos disputando pelo acesso a uma parceira da população estudada de *M. erithromela* em uma plantação de *Eucaliptus* na Fazenda Nova Monte Carmelo, MG, Brasil.. A. Dois machos no lençol de captura durante um confronto; B. Resultado da disputa, com o macho perdedor mais afastado da fêmea, no topo da teia, (1) e o vencedor no lençol de captura, mais próximo da fêmea (2). A fêmea está na base da teia, no seu lençol (3).

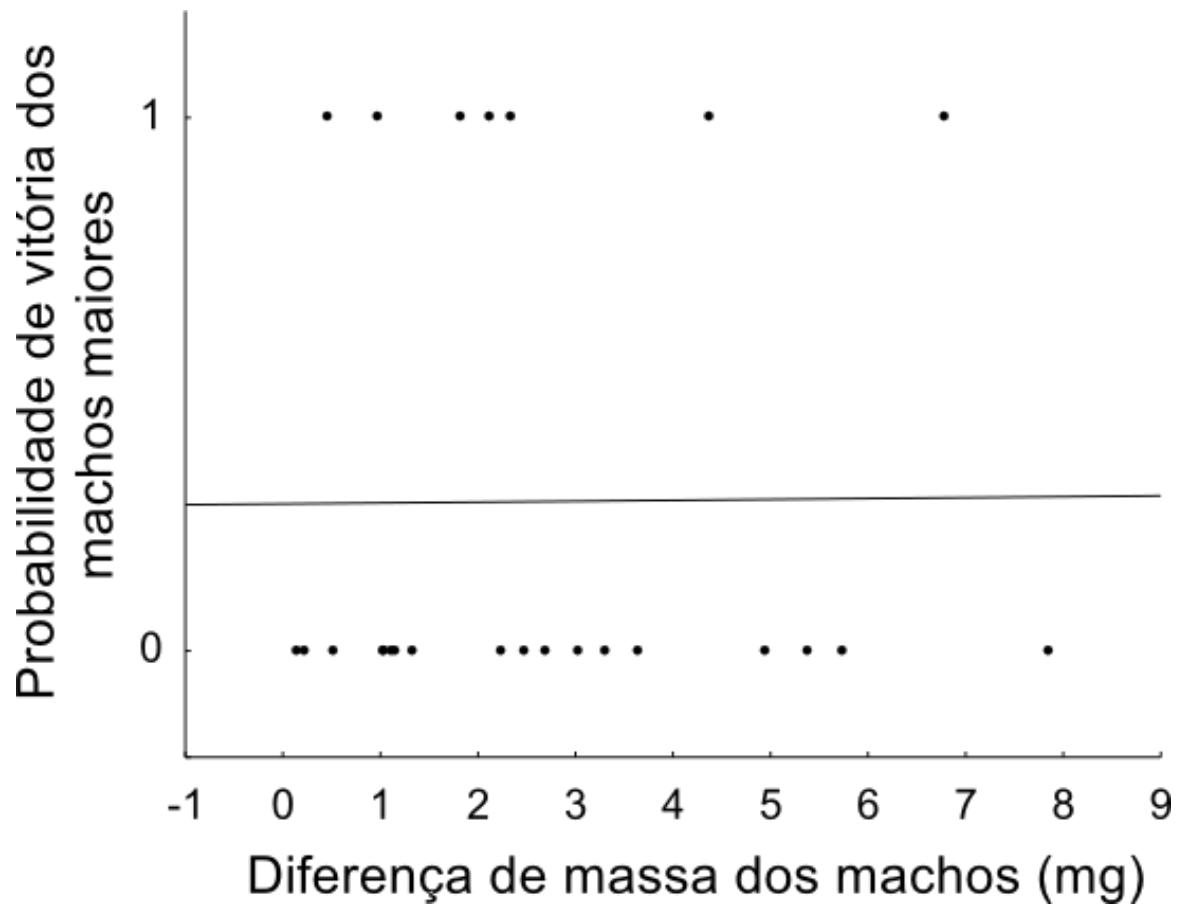


Figura 5. Diferença de massa (mg) entre o macho mais perto e o mais longe da fêmea de *Mecynogea erithromela*.

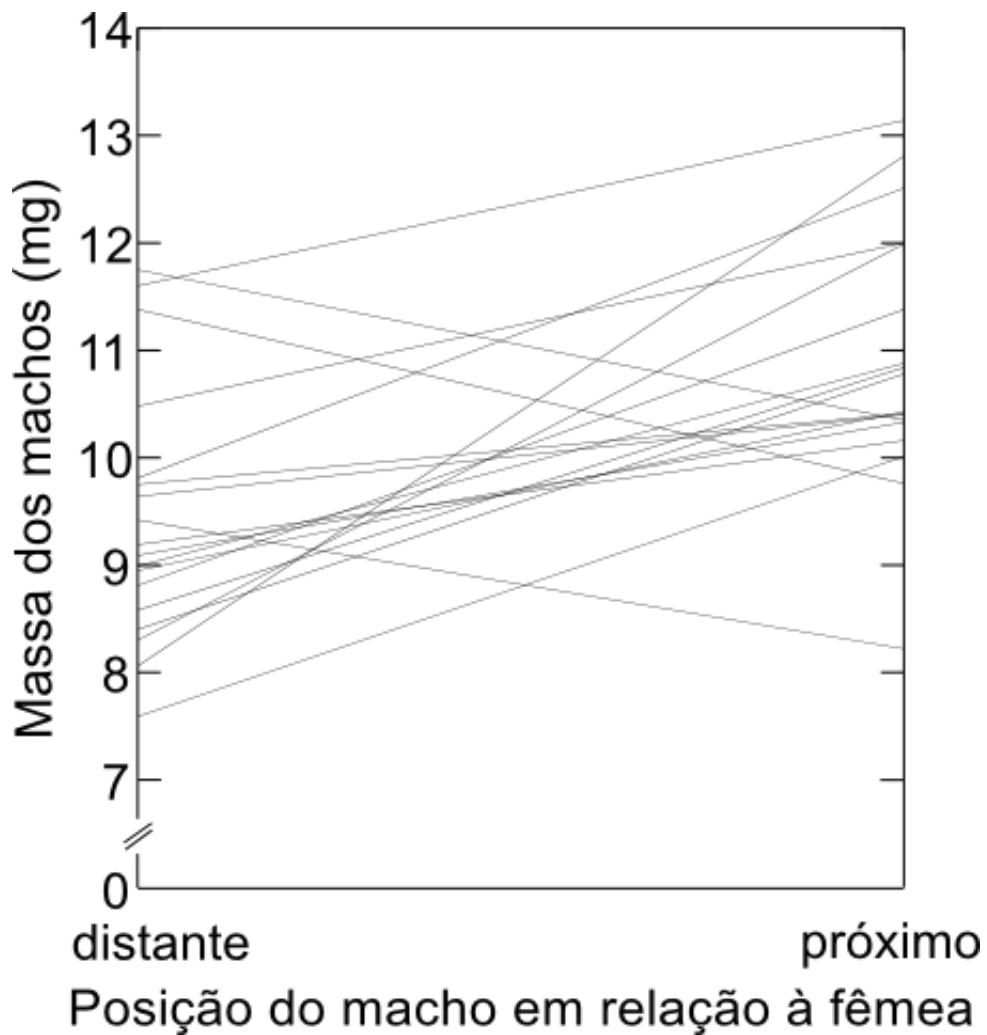


Figura 6. Relação entre a posição do macho na teia e a massa dos machos engajados na disputa (mg).

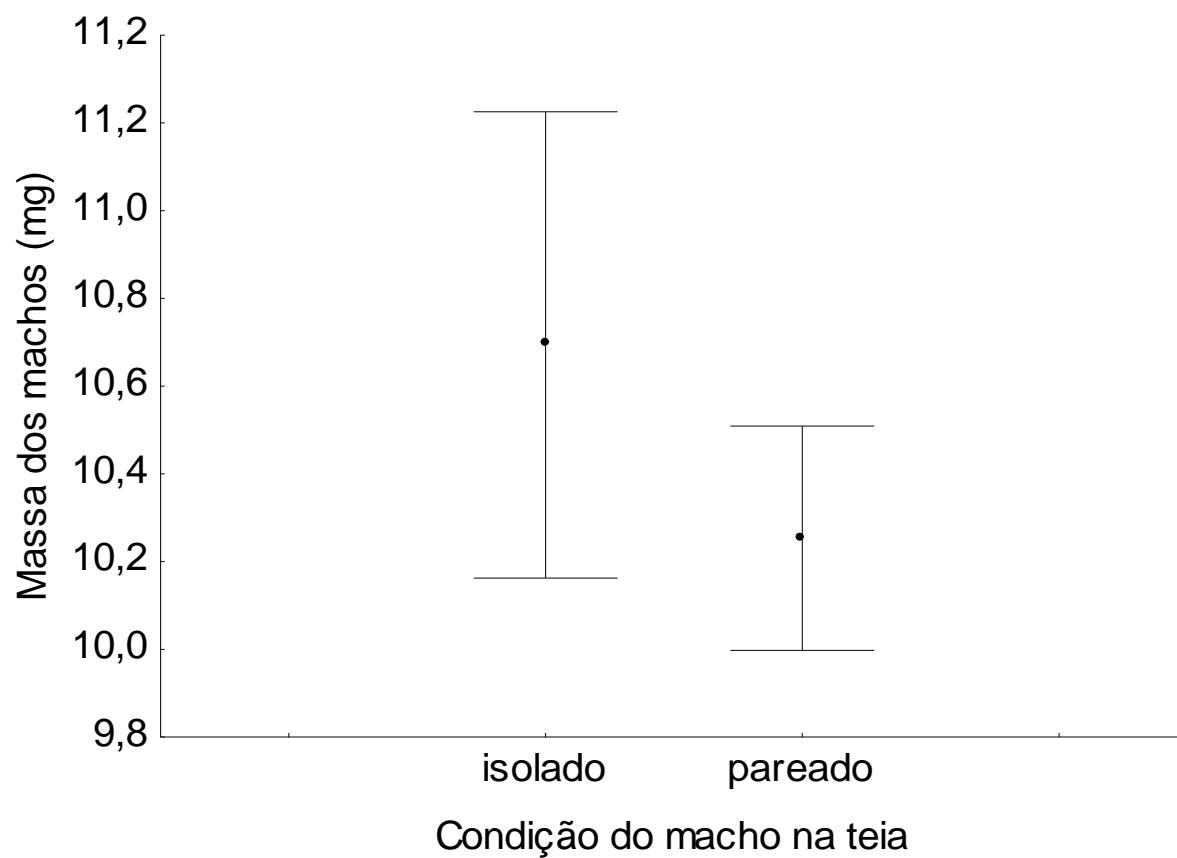


Figura 7. Massa de machos isolados nas teias e machos pareados. Os pontos no centro das barras correspondem às médias e às barras, ao erro padrão.

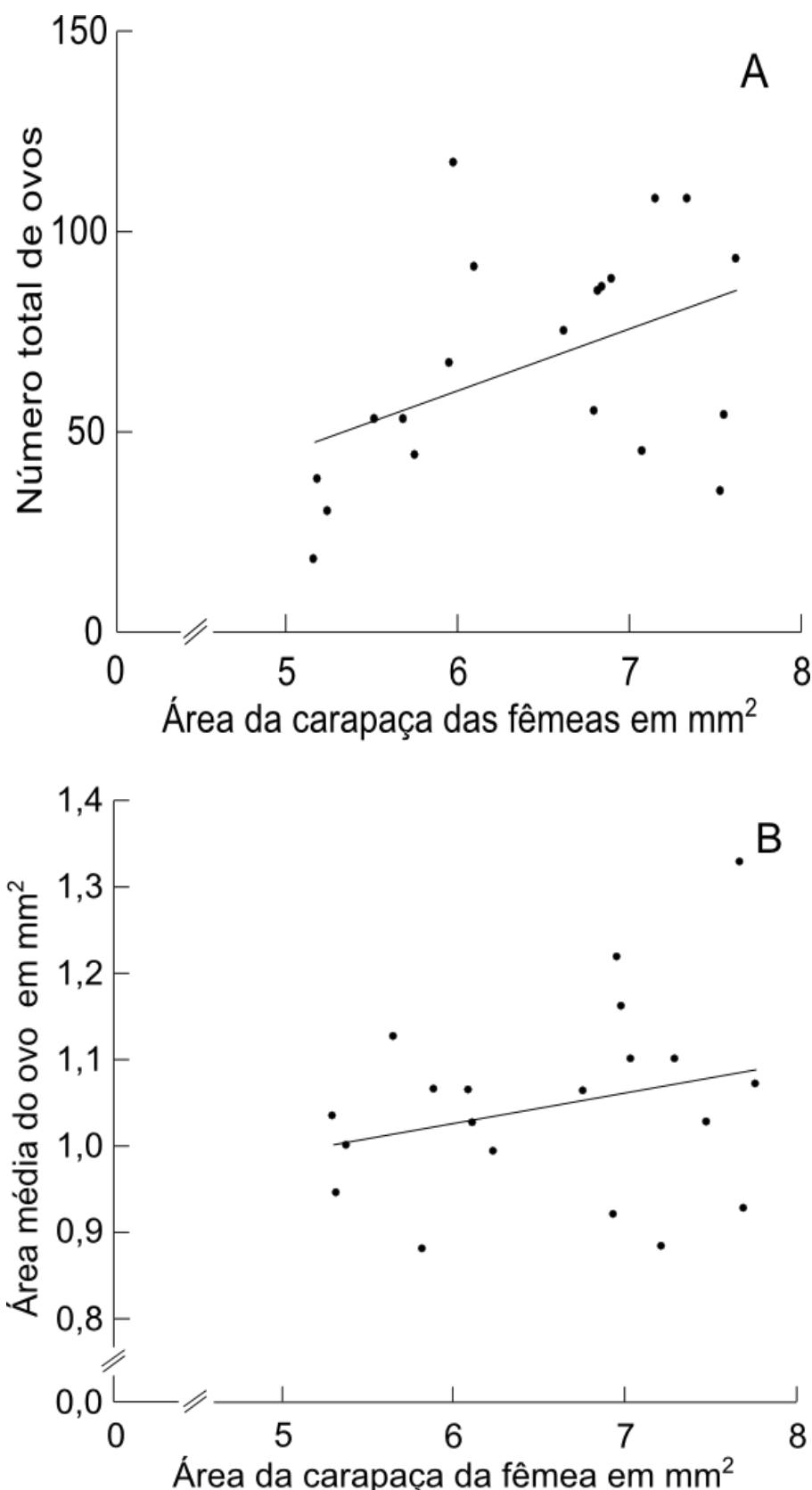


Figura 8. Relações entre medidas de fertilidades das fêmeas e a área da carapaça delas (mm²). (A) Relação entre o número total de ovos das ootecas e a área da carapaça das fêmeas em mm² e (B) relação entre a área média dos ovos e a área da carapaça da fêmea em mm².

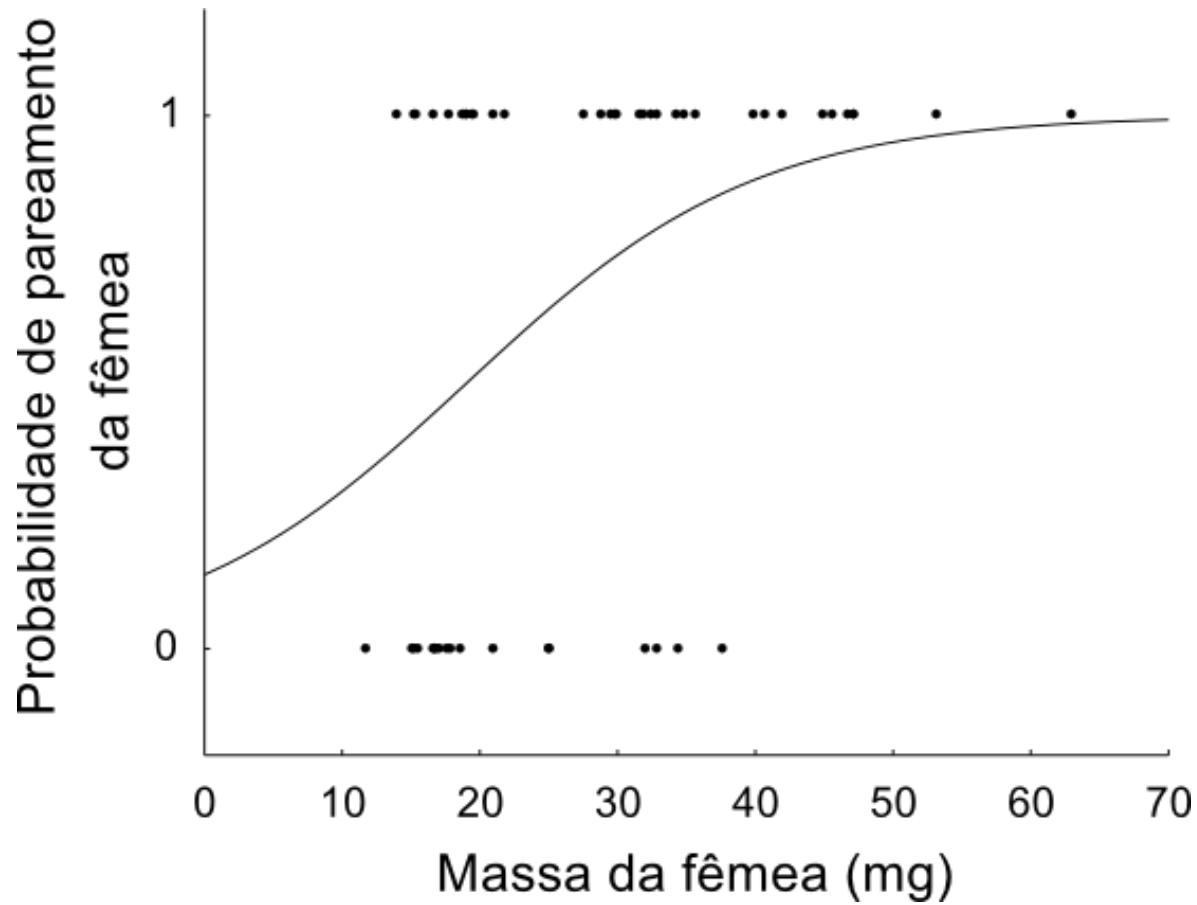


Figura 9. Relação entre a ocorrência de pareamento e a massa da fêmea (mg). 1 representa a ocorrência de pareamento e 0 a não ocorrência.

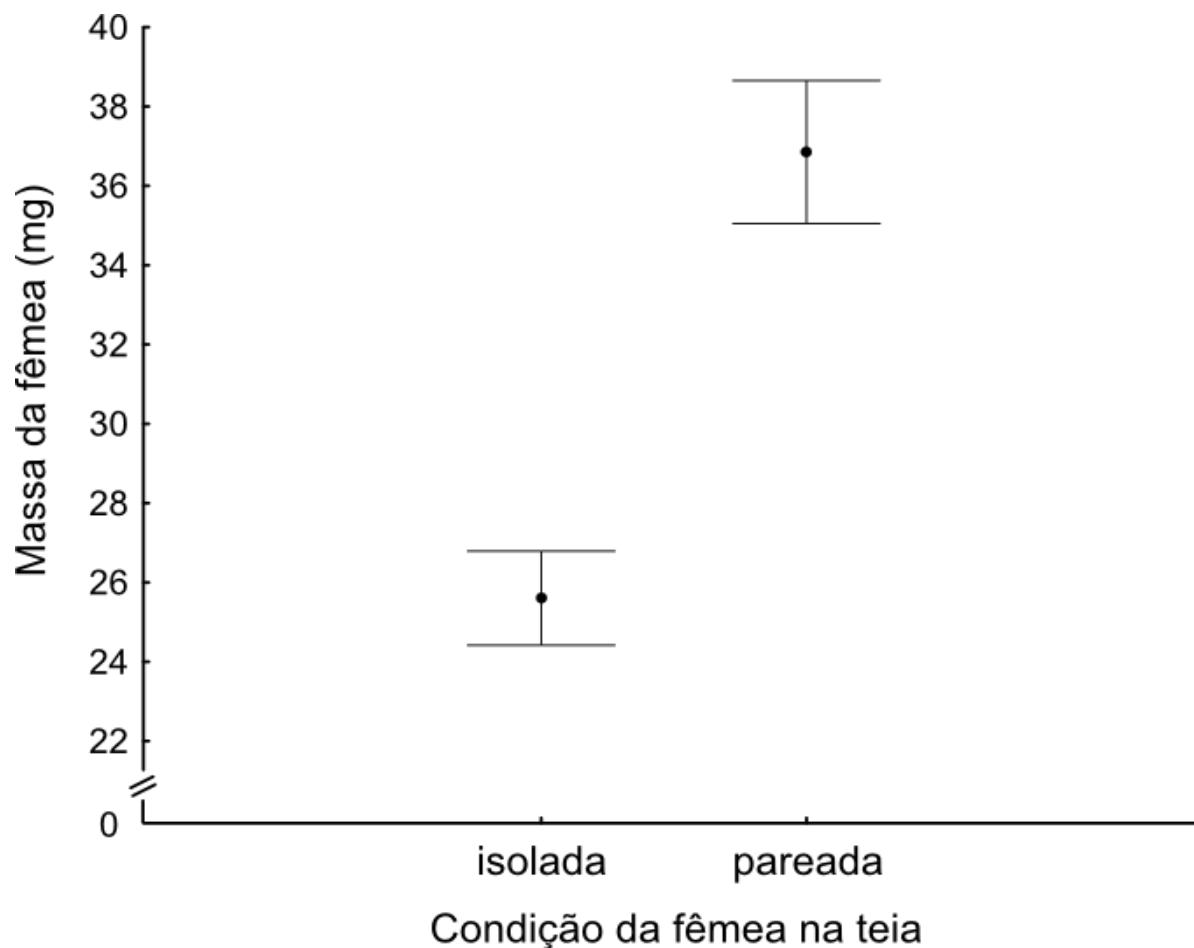


Figura 10. Massa (mg) das fêmeas isoladas nas teias e das fêmeas pareadas.

Tabela 1. Medidas de tamanho de machos e fêmeas (n=20).

	Massa do corpo (mg)		Área da dorsal da carapaça (mm ²)		Área dorsal do abdômen (mm ²)		Comprimento total do corpo		Comprimento da tíbia/patela (mm)	
Sexo	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho
Média ± erro padrão	25,77± 1,93	8,47± 0,31	3,84± 0,15	2,70± 0,06	6,15± 0,34	2,72± 0,09	5,92± 0,12	4,29± 0,06	3,13± 0,09	2,61± 0,08
Fêmea/ Macho	3,04		1,42		2,26		1,38		1,20	

Referências

- Aisenberg, A.** 2009. Male performance and body size affect female re-mating occurrence in the orb-web spider *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae). *Ethology*, **115**, 1127–1136.
- Anderson, J.F.** 1990. The size of spider eggs and estimates of their energy content. *Journal of Arachnology*, **18**, 73-78.
- Anderson, M.** 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Andrade, M.C.B.** 2003. Risky mate search and male self-sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology*, **14**, 531-538.
- Bateman, A. J.** 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349–368.
- Bel-Venner, M.C., Dray, S., Allainé, D., Menu, F. & Venner, S.** 2008. Unexpected male choosiness for mates in a spider. *Proceeding of the Royal Society*, **275**, 77-82.
- Blanckenhorn, W.U.** 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, **75**, 385-407.
- Bortolotti, G.R., González, L.M., Margalida, A., Sánchez, R. & Oria, J.** 2008. Positive assortative pairing by plumage colour in Spanish imperial eagles. *Behavioural Processes*, **78**, 100–107.
- Brown, W.D.** 1990. Size-assortative mating in the blister beetle *Lytta magister* (Coleoptera: Meloidae) is due to male and female preference for larger mates. *Animal Behaviour*, **40**, 901–909.
- Burley, N.** 1983. The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*, **4**, 191–203.
- Cézilly, F., Boy, V., Tourenq, C.J. & Johnson, A.R.** 1997. Age-assortative pairing in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, **139**, 331–336.

- Christenson, T.E. & Goist, K.C.** 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb weaving spider, *Nephila clavipes*. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, **5**, 87-92.
- Clutton-Brock, T.H.** 2007. Sexual selection in males and females. *Science*, **318**, 1882-1885.
- Clutton-Brock, T.H.** 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Cohn, J. & Christenson, T.E.** 1987. Utilization of resources by the male golden orb-weaving spider *Nephila clavipes* (Araneae). *Journal of Arachnology*, **15**, 185-192.
- Crespi, B.J.** 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, **38**, 980–1000.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Foellmer, M.W., & Moya-Larano, J.** 2007. Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes, in *Sex, Size, and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, eds D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, and T. Szekely (New York, NY: Oxford University Press), 71–81.
- Foellmer M.W. & Fairbairn, D.J.** 2005. Competing dwarf males: sexual selection in an orb-weaving spider. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 629–641.
- Gonzaga, M. O. & Vasconcellos-Neto, J.** 2001. Female body size, fecundity parameters and foundation of new colonies in *Anelosimus jabaquara* (Araneae, Theridiidae). *Insectes Sociaux*, **48**, 94-100.
- Head, G.** 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (Class Araneae). *Evolution*, **49**, 776–781.
- Higgins, L.** 2002. Female gigantism in a New Guinea population of the spider *Nephila maculata*. *Oikos*, **99**, 377-385.

- Hoefler, D.C.** 2007. Male mate choice and size-assortative pairing in a jumping spider, *Phidippus clarus*. *Animal Behaviour*, **73**, 943-954.
- Jiang, Y., Bolnick, D.I. & Kirkpatrick, M.** 2013. Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, **181**, E125-E138.
- Johnstone, R.A., Reynolds, J.D. & Deutsch, J.C.** 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*, **50**, 1382-1391.
- Klug, H. Heuschele, J., Jennions, M.D. & Kokko, H.** 2010. The mismeasurement of sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **33**, 447-462.
- Kralj-Fišer, S., Mostajo, G.A.S., Preik, O., Pekár, S. & Schneiderb, J.M.** 2013. Assortative mating by aggressiveness type in orb weaving spiders. *Behavioral Ecology*, **24**, 824-831.
- Kokko, H. & Johnstone, R.A.** 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, **357**, 319-330.
- Kuntner, M. & Coddington, J.A.** 2009. Discovery of the largest orbweaving spider species: the evolution of gigantism in *Nephila*. *PLoS ONE*, **4**, e7516.
- Kvarnemo, C. & Simmons, L.W.** 1998. Male potential reproductive rate influences mate choice in a bushcricket. *Animal Behaviour*, **55**, 1499-1506.
- Levi, H.W.** 1997. The American orb weavers of the genera Mecynogea, Manogea, Kapogea and Cyrtophora (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **155**, 215-255.
- Lewontin, R., Kirk, D. & Crow, J.** 1968. Selective mating, assortative mating and inbreeding: definitions and implications. *Eugenetics Quarterly*, **15**, 141-143.
- Marshall, S.D. & Gittleman, J.L.** 1994. Clutch size in spiders: is more better. *Functional Ecology*, **8**, 118–124.

- Masumoto, T.** 1999. Size assortative mating and reproductive success of the funnel-web spider, *Agelena limbata* (Araneae; Agelenidae). *Journal of Insect Behavior*, **3**, 353-361.
- Miyashita, T.** 1994. Size-related mating and mate guarding in the orb-web spider *Nephila clavata* (Araneae, Araneidae). *Journal of Insect Behavior*, **7**, 289-296.
- Morse, D.H.** 2007. Mating frequencies of male crab spiders, *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae). *Journal of Arachnology*, **35**, 84-88.
- Poisbleau, M., Dehnhard, N., Demongin, L., Parenteau, C., Quillfeldt, P. & Eens, M.** 2013. Females paired with new and heavy mates reduce intra-clutch differences in resource allocation. *Plos One*, **8**, e72136.
- Prenter, J., Elwood, R.W. & Montgomery, W.I.** 1998. No association between sexual size dimorphism and life histories in spiders. *Proceedings of Royal Society of London Series B*, **265**, 57-62.
- Prenter, J., Elwood, R.W. & Montgomery, W.I.** 1999. Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution*, **53**, 1987-1994.
- Ridley, M.** 1983. The Explanation of Organic Diversity: the Comparative Method and Adaptations for Mating. Oxford: Clarendon Press.
- Robart, A.R.** 2012. Effect of mate size on maternal reproductive effort in the convict cichlid *Amatitlania siquia*. *Current Zoology*, **58**, 66-72.
- Rubenstein, D.I.** 1987. Alternative reproductive tactics in the spider *Meta segmentata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**, 229-237.
- Schneider, J. M. & Elgar, M. A.** 2005. The combined effects of pre- and postinsemination sexual selection on extreme variation in male body size. *Evolutionary Ecology*, **19**, 419-433.

- Taylor, W.P., Hasson, O. & Clark, D.L.** 2001. Initiation and resolution of jumping spider contests: roles for size, proximity, and early detection of rivals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 403-413.
- Thomas, F., Oget, E., Gente, P., Desmots, D. & Renaud, F.** 1999. Assortative pairing with respect to parasite load in the beetle *Timarcha maritima* (Chrysomelidae). *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 385–390.
- Trivers, R.** 1972. *Parental investment & sexual selection*. In: Sexual selection & the descent of man 1871-1971 (Ed. Campbell, B.). Aldine Press, Chicago.
- Vollrath, F.** 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Ethology*, **53**, 61-78.
- Vollrath, F.** 1985. Web spider's dilemma: a risky move or site dependent growth. *Oecologia*, **68**, 69-72.
- Vollrath, F.** 1998. Dwarf males. *Trends In Ecology & Evolution*, **13**, 159–163.
- Weir, L.K., Grant, J.W.A., Hutchings, J.A.** 2011. The influence of operational sex ratio on the intensity of competition for mates. *The American Naturalist*, **177**, 167-176.
- Wong, B.B.M. & Jennions, M.D.** 2003 Costs influence male mate choice in a freshwater fish. *Proceedings of Royal Society B*, **270**, S36–S38.

CONCLUSÃO

No primeiro capítulo dessa dissertação, observei que os machos da aranha *Mecynogea erythromela* cuidam da prole na ausência das fêmeas. Eles aumentam a sobrevivência da prole através da manutenção da integridade das teias e da defesa da prole contra a investida de dois predadores, *Faiditus caudatus* (Theridiidae) e *Argyrodes elevatus* (Theridiidae). Também observei que, independente do tamanho, todos os machos da população oferecem cuidados. Nessa aranha, os machos aparentemente tem uma longevidade maior do que as fêmeas ou as fêmeas apresentam taxas de mortalidade maior do que os machos, pois, ao final da estação reprodutiva, a maioria das fêmeas desaparece, enquanto muitos machos continuam compartilhando as teias com as ootecas e filhotes. Além disso, a presença dos machos nas teias aumenta a sobrevivência da prole. Assim, abandonar a teia em busca de novas parceiras não deve ser vantajoso, pois as oportunidades de copular possivelmente são baixas e a sobrevivência da prole na ausência de cuidados também é reduzida. Nesse cenário, oferecer cuidados à prole seria mais vantajoso, garantindo uma maior aptidão para os machos através do aumento das chances de sobrevivência da prole. No segundo capítulo, observei que os machos preferem parceiras maiores, mais fecundas. Associado a isso, os machos maiores vencem a maioria das disputas por parceiras. Por isso, encontramos pareamento positivo dependente de tamanho em uma estação reprodutiva dessa população, mas ele não se repetiu na estação seguinte. É possível que as fêmeas também sejam muito seletivas e prefiram parceiros menores. Isso enfraqueceria o efeito da preferência dos machos sobre o pareamento positivo dependente de tamanho. Entretanto, é mais provável que a baixa competição entre os machos, devido à ampla disponibilidade de parceiras, seja a causa da ausência de pareamento seletivo na segunda estação reprodutiva.