

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Isabella Dias de Oliveira

“Onde a ignorância é vantajosa, é tolice ser sábio”:  
cuidado paternal indiscriminado em uma aranha neotropical.

Uberlândia

2020

Isabella Dias de Oliveira

“Onde a ignorância é vantajosa, é tolice ser sábio”:

Cuidado paternal indiscriminado em uma aranha neotropical

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como requisito obrigatório para conclusão de curso de graduação em Ciências Biológicas na modalidade de Licenciatura da Universidade Federal de Uberlândia (UFU).

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Oliveira Gonzaga.

Uberlândia  
2020

Isabella Dias de Oliveira

“Onde a ignorância é vantajosa, é tolice ser sábio”:  
Cuidado paternal indiscriminado em uma aranha neotropical

Trabalho de Conclusão de Curso aprovado para  
obtenção de diploma no curso de Ciências  
Biológicas na modalidade de Licenciatura da  
Universidade Federal de Uberlândia (UFU)  
pela banca examinadora formada por:

Aprovado em 7 de dezembro de 2020.

Banca examinadora

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Vanessa Stefani Sul Moreira – UFU

---

Dr. Renan de Brito Pitilin – UFU

Uberlândia  
2020

*Dedico este trabalho à minha querida avó Maria, que sempre acreditou que eu conseguiria entrar em uma Universidade Federal e cursar o tão sonhado curso.*

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus por ter me guiado e permitido chegar até aqui.

Aos meus pais, Ilson e Gislene, pelo apoio e investimento que me permitiram seguir este caminho.

À minha Avó Maria pela fé inabalável e confiança nas minhas escolhas.

Ao meu companheiro de vida, Luiz Fernando, que esteve comigo desde o início. Obrigada pelo apoio, pela motivação e pelo acolhimento.

Ao meu orientador, Marcelo de Oliveira Gonzaga que sempre foi solícito e oportunizou minha participação neste presente trabalho com muito profissionalismo, bem como meu primeiro contato com um Laboratório e meio Científico.

Ao meu coorientador de Iniciação Científica Rafael Rios Moura, pela paciência, orientações, correções e por ter me possibilitado enxergar novas perspectivas sobre a Ciência e seu universo encantador.

Aos membros do Laboratório de Aracnologia (LARA) pelos ensinamentos e momentos compartilhados.

À minha amiga de graduação e vida Giovanna Tannous de Sousa, pelo acolhimento, pela força nos momentos de crises e principalmente pelo companheirismo nesses últimos 4 anos.

Ao grupo PET Biologia pelo crescimento profissional e pessoal.

À CNPQ pela bolsa de Iniciação Científica que me possibilitou e incentivou a realização deste estudo.

E por fim, a Prof.<sup>a</sup> Dra. Vanessa Stefani Sul Moreira e Dr. Renan de Brito Pitilin, por gentilmente terem aceitado o convite para compor a banca.

## RESUMO

A certeza de paternidade é considerada uma importante condição para a evolução e manutenção do cuidado paternal. Em algumas espécies, machos podem canibalizar proles não-aparentadas ou abandonar a progênie quando a incerteza de paternidade é alta, ou quando eles assumem ninhos ou fêmeas de outros machos. No entanto, a proteção masculina da prole também pode evoluir em situações de incerteza de paternidade, especialmente quando machos não conseguem reconhecer o parentesco da prole. Nesses casos, os machos podem cuidar de todos os filhotes de sua parceira, independentemente da paternidade. Em *Manogea porracea* (Araneidae), a única espécie de aranha conhecida onde os machos cuidam da prole, os machos repelem os competidores assumindo e defendendo posições dentro da teia de uma fêmea, mas, as fêmeas aceitam múltiplos parceiros durante a estação reprodutiva. Consequentemente, machos podem cuidar de filhotes que foram fecundados por espermatozoides de machos anteriores. Se os machos não conseguem detectar o parentesco entre os descendentes, esperamos que eles não canibalizem a progênie e protejam ativamente todos os descendentes contra a predação. O objetivo principal deste estudo foi investigar se o cuidado prolongado paternal depende do reconhecimento do parentesco da prole. Assim sendo, manipulamos experimentalmente o parentesco da prole e a presença de machos adotivos e dois predadores de ovos que são normalmente encontrados invadindo teias de *M. porracea*. Também comparamos nossos resultados com dados de um experimento realizado por Moura, Vasconcellos-Neto, & Gonzaga (2017) usando os mesmos procedimentos de laboratório, mas introduzindo bolsas de ovos com parentesco entre os respectivos machos. Foi observado que os machos não canibalizam as proles e protegem a progênie contra a predação, independentemente do parentesco da prole. Além disso, todos os machos moveram as bolsas de ovos para o centro da teia, permanecendo perto da progênie. Concluímos que os machos de *M. porracea* protegem toda progênie presente na teia de seu parceiro e aumentam a sobrevivência da prole, independentemente de parentesco. Discutimos as implicações comportamentais e evolutivas de nossas descobertas e os gatilhos potenciais do cuidado masculino em *M. porracea*.

**Palavras-chave:** Predadores de ovos, araneofagia, garantia de paternidade, reconhecimento de parentesco

## ABSTRACT

Certainty of paternity is considered an important condition for the evolution and maintenance of extended male care. In some species, males may cannibalize unrelated offspring or abandon the progeny when the uncertainty of paternity is high, or when they take over nest sites or females from other males. However, male protection of offspring can also evolve in situations of uncertainty of paternity, especially when males cannot recognize offspring relatedness. In such cases, males may take care of all their mate's offspring, regardless of paternity. In *Manogeta porracea* (Araneidae), the only known spider species where males care for offspring, males repel competitors by assuming and defending specific positions within a female's web, but females accept multiple partners during the reproductive season. Consequently, males may care for some offspring produced with the sperm of their mate's previous partners. If males cannot detect offspring relatedness, we expect that they will not cannibalize progeny and will actively protect all offspring against predation. The main goal of this study was to investigate whether the extended male care depends on offspring relatedness recognition. Therefore, we experimentally manipulated offspring relatedness and the presence of foster males and two egg predators usually found invading *M. porracea* webs. We also compared our results with data from an experiment performed by Moura, Vasconcellos-Neto, & Gonzaga (2017) using the same laboratory procedures, but introducing egg sacs fathered exclusively by the males. Males did not cannibalize offspring, and protected the progeny against predation regardless of offspring relatedness. In addition, all males moved the egg sacs to the center of the web, remaining close to the progeny. We conclude that *M. porracea* males protect all progeny present in their partner's web and increase offspring survivorship regardless of relatedness. We discuss the behavioral and evolutionary implications of our findings, and potential triggers of male care in *M. porracea*.

**Keywords:** Egg predators, araneophagy, paternity assurance, kin recognition

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.** Experimento de laboratório com machos de *Manogea porracea*, sacos de ovos com ovos e filhotes não-relacionados e predadores de ovos. (A) Um pai adotivo assumindo uma posição protetora, abaixo da bolsa de ovos (B) Um pai adotivo protegendo uma bolsa de ovos com filhotes recém-nascidos. (C) *Faiditus caudatus* e (D) *Argyrodes elevatus* próximo a uma bolsa de ovos nos tratamentos sem macho..... 15
- Figura 2.** Número de filhotes que emergiram das bolsas de ovos de *Manogea porracea* em cada tratamento: (i) pai biológico + bolsa de ovos (ii) pai adotivo + bolsa de ovos; (iii) pai adotivo + *Argyrodes elevatus* + bolsa de ovos; (iv) *Argyrodes elevatus* + saco de ovos; (v) pai adotivo + *Faiditus caudatus* + bolsa de ovos; (vi) *Faiditus caudatus* + saco de ovos. Os pontos em vermelho mostram as médias e as barras os erros padrão..... 16
- Figura 3.** Número de filhotes que emergiram de bolsas de ovos de *Manogea porracea* em tratamentos contendo predadores (A) *Argyrodes elevatus* e (B) *Faiditus caudatus* e parentesco distinto entre machos e bolsas de ovos. Os pontos vermelhos mostram as médias e as barras os erros padrão..... 17

## SUMÁRIO

<b><u>1 INTRODUÇÃO</u></b> .....	<b>10</b>
<b><u>2 OBJETIVOS</u></b> .....	<b>13</b>
<b><u>3 ESPÉCIE ESTUDADA</u></b> .....	<b>14</b>
<b><u>4 MATERIAL E MÉTODOS</u></b> .....	<b>15</b>
<b><u>4.1 ÁREA DE COLETA</u></b> .....	15
<b><u>4.2 ESTUDO EXPERIMENTAL</u></b> .....	15
<b><u>5 RESULTADOS</u></b> .....	<b>17</b>
<b><u>6 DISCUSSÃO</u></b> .....	<b>21</b>
<b><u>REFERÊNCIAS</u></b> .....	<b>25</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Fêmeas normalmente investem mais em cuidado parental do que machos (CLUTTON-BROCK, 1991; ROYLE; SMISETH; KÖLLIKER, 2012). Para os machos, os custos de fornecer cuidados parentais (e.g., redução nas oportunidades de acasalamento com novas parceiras; aumento de exposição à predação e redução na ingestão de alimentos), tendem a superar os benefícios de fornecer cuidado à prole (FROMHAGE; JENNIONS, 2016; QUELLER, 1997; REQUENA; ALONZO, 2017). Assim sendo, os machos geralmente cuidam da prole quando compartilham os custos das atividades parentais com as fêmeas, ou seja, cuidado biparental (Vertebrados: BALSHINE 2012; Invertebrados: MACHADO; TRUMBO, 2018). Em alguns casos, os machos podem assumir o cuidado parental na ausência de suas parceiras,. E esse tipo de cuidado é conhecido como anfissexual (BEAL; TALLAMY, 2006; BUZATTO; MACHADO, 2009) entretanto, vale ressaltar que o cuidado geralmente tende a ser exercido pelas fêmeas. O cuidado paternal exclusivo é mais raro (TALAMMY, 2001), exceto em alguns taxa como por exemplo em anfíbios (FURNESS; CAPELLINI, 2019) Opiliões (REQUENA; MUNGUÍA-STEYER; MACHADO, 2014) e peixes (REYNOLDS; GOODWIN; FRECKLETON, 2002). Esses casos oferecem boas oportunidades para investigar se os custos específicos das atividades paternas podem ser recompensados através dos benefícios de uma melhor aptidão da prole, o que pode oferecer informações importantes sobre os mecanismos que afetam a evolução e a manutenção dos comportamentos parentais.

A certeza de paternidade é um fator geralmente considerado em modelos experimentais (SAFARI; GOYMANN, 2018) e teóricos (FROMHAGE; JENNIONS, 2016) como um fator importante e influente na ocorrência e intensidade do cuidado paternal. A maioria dos estudos apontam que o cuidado paternal tem maior probabilidade de evoluir em cenários onde a certeza de paternidade é alta (FROMHAGE; JENNIONS, 2016 ; KOKKO; JENNIONS, 2008; KVARNEMO, 2006; REQUENA; ALONZO, 2017; WRIGHT, 1998). Em taxa com fertilização externa, os machos podem avaliar diretamente a paternidade e os comportamentos paternos são relativamente comuns (SMITH; WOOTTON, 1995). Por outro lado, os machos enfrentam mais desafios para avaliar a paternidade quando a fertilização dos ovos é interna e quando as fêmeas controlam a linhagem genética. Em fêmeas muito promíscuas, por exemplo, os machos podem aumentar os esforços de fertilização por competição espermática, e comportamentos de corte para estimular a escolha críptica pela fêmea (EBERHARD, 1996; REQUENA; ALONZO, 2017) e deixá-las após a cópula (GILBERT; MANICA, 2015; YIP;

RAYOR, 2014.) A detecção de paternidade é um desafio, visto que em muitos artrópodes fêmeas podem armazenar esperma de vários parceiros em suas espermatecas (HERBERSTEIN et al., 2011; PASCINI; MARTINS, 2017). Conseqüentemente, os machos tem altas chances de cuidar de uma proporção de filhotes não-aparentados quando copulam com fêmeas já acasaladas. Dessa forma, a fertilização interna e a alta incerteza de paternidade são consideradas barreiras para a evolução do cuidado paterno em alguns artrópodes (aranhas: YIP; RAYOR, 2014; insetos: GILBERT; MANICA, 2015).

É esperado que os machos reduzam o esforço paternal quando a incerteza de paternidade é alta (GRIFFIN et al., 2013). Dessa maneira, quando os machos conseguem reconhecer progênes não-aparentadas, podem canibalizar os ovos ou indivíduos jovens antes da cópula (GONZAGA; LEINER, 2013; KONDOH; OKUDA, 2002). De modo alternativo, os machos podem ajustar o cuidado parental dependendo da presença de indicadores de promiscuidade e de sua capacidade de detectar espermatozoides já depositados nas espermatecas das fêmeas (NEFF, 2003). Assim, o reconhecimento da prole pelos machos pode estimular a proteção paterna. Para minimizar o risco de quebra de fidelidade, os machos podem usar pistas, como por exemplo feromônios sexuais, para monitorar o status de acasalamento da fêmea (seja virgem ou acasalada) (GASKET, 2007) ou maximizar o sucesso de fertilização, por exemplo, utilizando plugues copulatórios (SCHULTE et al., 2010) ou guarda de parceiras (MOURA; GONZAGA, 2017). Além disso, a ausência de reconhecimento parental pode evoluir em espécies com alto risco de adoção de prole não aparentada se os custos do cuidado paternal e aqueles relativos ao sucesso reprodutivo futuro dos machos forem baixos (GRIFFIN; ALONZO; CORNWALLIS 2013). Portanto, o cuidado parental ainda pode evoluir no sistema de acasalamento poliândrico, quando os machos não conseguem discriminar o nível de parentesco com a prole.

O cuidado maternal é geralmente observado em aranhas solitárias (YIP; RAYOR, 2014) enquanto o cuidado paternal foi observado apenas em uma espécie até o momento. Os machos de *Manogea porracea* (C.L KOCH, 1838) (Araneidae) reparam danos nas teias com ootecas ou filhotes e protegem ativamente a prole contra predadores araneofágicos (MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2017). Eles atingem a maturidade antes das fêmeas e guardam fêmeas subadultas contra outros machos (MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2020). Durante esse período, constroem uma teia acima da teia da fêmea e lutam com outros machos para garantir uma posição privilegiada. Após a maturação e cópula, os machos podem continuar guardando suas parceiras ou irem em busca de novas oportunidades de acasalamento (MOURA; GONZAGA, 2017; MOURA; VASCONCELLOS-

NETO; GONZAGA 2020). Dessa forma, alguns machos podem copular e guardar uma fêmea acasalada, mesmo quando a mesma já produziu ootecas e, possivelmente, ainda tem esperma de outro macho estocado em sua espermateca. Nesse cenário, machos podem correr risco de competição espermática durante a fertilização e, em última instância, de cuidar de uma proporção de prole não aparentada.

Os custos de proteger uma prole não-aparentada são altos, pois os machos podem ser mortos por potenciais predadores de ovos e perder oportunidades adicionais de acasalamento, especialmente quando várias fêmeas ainda estão disponíveis (até o meio do período reprodutivo) (MOURA; GONZAGA, 2017; MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA 2020). Nessa situação, há duas possíveis hipóteses: (1) se a paternidade pode ser detectada, machos podem praticar canibalismo filial ou reduzir seus esforços de proteção paternal de uma prole não-aparentada, aumentando a exposição de ootecas ou indivíduos jovens à predadores, ou (2) se a paternidade não pode ser detectada, machos podem cuidar de toda prole. Nesse estudo, testamos essas hipóteses utilizando os mesmos procedimentos metodológicos propostos por Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017), mas introduzindo ootecas coletadas de teias distintas para comparar a sobrevivência da prole na presença e ausência de pais adotivos. Posteriormente, comparamos os resultados de Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017), utilizando pais biológicos com aqueles obtidos no presente estudo para avaliar se os machos ajustam sua proteção paterna dependendo do parentesco da prole. Nós também avaliamos se os machos adotivos canibalizam descendentes não aparentados, e se os machos estão dispostos a assumir uma posição protetora em torno das ootecas.

## 2 OBJETIVOS

Esse trabalho teve por objetivo a manipulação experimental da presença de machos de *M. porracea* e duas espécies de predadores para investigar os efeitos da certeza da paternidade sobre a sobrevivência de prole não-aparentada sob a vigia de pais não biológicos. Também foi avaliado se machos canibalizam descendentes não-aparentados e se assumem uma posição protetora abaixo das ootecas.

### 3 ESPÉCIE ESTUDADA

#### *Manogea porracea*

*Manogea porracea* é uma aranha Neotropical que ocorre do Panamá à Argentina, as fêmeas são parcialmente maiores que os machos e geralmente constroem teias próximas ao solo, usando galhos de eucalipto e serapilheira como pontos de fixação para fios de seda que suportam teias (LEVI, 1997; Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017); WORLD OF SPIDER, 2021). Além disso, segundo MOURA (2014) o período reprodutivo pode ser mais intenso entre meses de Agosto e Dezembro mas podendo correr também nos meses iniciais no ano como Janeiro e Abril. Os Machos grandes podem ter mais vantagens em uma competição intra-sexual e tendem a copular com fêmeas grandes e fecundas e quando escolhem uma fêmea, constroem sua teia acima dela, e as fêmeas ovipõem as ootecas entre seus fios e do macho (MOURA; GONZAGA, 2017; MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2017). Como inimigos naturais, além de registros de aranhas cleptoparasitas que invadem suas teias como as espécies *Faiditus Caudatus* e *Argyrores elevatus* também foi observado a espécie araneofágica *Gelanor zonatus* (MOURA et al., 2017; MEIRA, 2018;)

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Área de coleta

Os indivíduos de *Manogea porracea* e as espécies predadoras foram coletadas realizada na Fazenda Nova Monte Carmelo (18°49'27"S, 47°51'47"W), Estrela do Sul, Minas Gerais, Brasil. A área de estudo é uma plantação de Eucaliptos, circundada por áreas de Cerrado nativo. A região possui clima de savana tropical, definido como Aw de acordo com a classificação Köppen-Geiger classification (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007) e pode ser dividida em duas estações, a seca (Abril à Outubro) e a chuvosa (Novembro à Março) (AQUINO; WALTER; RIBEIRO, 2007).

### 4.2 Estudo experimental

Reproduzimos os mesmos protocolos experimentais realizados por Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017), que investigaram o cuidado paternal oferecido pelos pais biológicos. Os indivíduos foram coletados da mesma população e no mesmo período da estação reprodutiva para tornar os estudos comparáveis.

Em outubro de 2018, coletamos 40 machos, 58 fêmeas e 87 ootecas de *Manogea porracea*. Todos os machos foram encontrados em teias com ootecas. Conduzimos a coleta de dados neste período porque a proporção sexual é ligeiramente tendenciosa para as fêmeas, portanto, os machos podem ser mais propensos a abandonar as ootecas e buscar novas oportunidades de acasalamento (MOURA; GONZAGA, 2017; MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2020). Para testar se um pai adotivo protegerá uma ninhada não relacionada de inimigos naturais, coletamos fêmeas das duas espécies araneofágicas, *F. caudatus* (n=20) e *A. elevatus* (n=18), que geralmente são encontradas em teias de *M. porracea* (MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2017). Todos os indivíduos das espécies araneofágicas eram fêmeas adultas e não foram alimentadas antes do experimento. Para reduzir as chances de amostragem de ootecas de teias adjacentes que foram geradas pelos machos coletados, não amostramos machos e ootecas encontradas em teias localizadas em um raio de 6 m da teia focal. Coletamos machos e ootecas ao acaso, espalhados em uma área de 1,29 km<sup>2</sup> (4,3 x 0,3 km) próxima à trilha. Guardamos cuidadosamente cada indivíduo e a ooteca em um tubo Falcon separado e os transportamos para o Laboratório de Aracnologia da Universidade Federal de Uberlândia (Uberlândia, Minas Gerais, Brasil). Espécimes testemunho estão

depositados no acervo da Universidade Federal de Minas Gerais (curador A.J. Santos), Minas Gerais, Brasil.

No laboratório, colocamos cada fêmea em um recipiente experimental separado (19 x 18cm; profundidade x diâmetro) por pelo menos 24 horas para construir teias. Todos os recipientes tinham galhos de eucalipto que poderiam ser usados como pontos de fixação durante a construção da teia e bolsas de algodão úmidas para manter a umidade. Após a construção da teia, removemos cuidadosamente as fêmeas e colocamos os machos e as bolsas de ovos nos recipientes. Os machos e as ootecas foram primeiro classificados em categorias de tamanho e, em seguida, os indivíduos de cada categoria foram designados aleatoriamente aos tratamentos. Por exemplo, o primeiro conjunto de cinco ootecas mais pesadas e o primeiro conjunto de cinco machos maiores foram classificados e distribuídos entre os cinco tratamentos (descritos abaixo). Em seguida, o segundo conjunto de cinco ootecas mais pesadas e o segundo conjunto de cinco maiores machos foram distribuídos de acordo com o mesmo procedimento e assim por diante. Usando essa abordagem, evitamos possíveis tendências decorrentes de tamanhos distintos de ninhada ou habilidades potencialmente diferentes para repelir predadores relacionadas ao tamanho dos machos. A massa da ooteca é um bom indicador do número de ovos porque os ovos de *M. porracea* variam pouco em tamanho (MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2017).

Os machos foram deixados nos recipientes com suas ootecas adotivas por 24h antes de iniciarmos o experimento. Em seguida, adicionamos cuidadosamente os predadores nas bordas da teia contida nos recipientes para estabelecer os seguintes tratamentos: apenas o macho adotivo (n=20); macho adotivo e *F. caudatus* (n=10); apenas *F. caudatus* (n=10); machos adotivos e *A. elevatus* (n=10); e apenas *A. elevatus* (n = 8). Nós estabelecemos um controle apenas com machos adotivos e ootecas com o maior tamanho amostral com o objetivo de aumentar as chances de detectarmos comportamentos agressivos dos machos em relação a descendentes não aparentados. Foram feitos registros diários da posição dos machos nas teias e de sinais de canibalismo nas ootecas ou filhotes. Como *M. porracea* e predadores de ovos estão ativos durante todo o dia, realizamos observações durante a tarde (entre 14 h e 18h). Após dez dias, removemos machos de *M. porracea* e predadores araneofágicos dos recipientes experimentais. Em seguida, esperamos 20 dias e contamos o número de filhotes que emergiram das ootecas em cada tratamento.

Comparamos nossos resultados com dados de Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017), que é outro estudo conduzido por nossa equipe de pesquisa, que realizou os mesmos procedimentos laboratoriais para avaliar a proteção de bolsas de ovos geradas por machos.

Realizamos as seguintes comparações: (1) os tratamentos deste estudo com um controle no qual os machos permaneceram com suas próprias ootecas durante o experimento; (2) os dados sobre a presença de *F. caudatus* e (3) *A. elevatus*, com os dados sobre a proteção das bolsas de ovos pelos machos biológicos e adotivos. Em todos os modelos, testamos as diferenças no número de filhotes que eclodiram (variável resposta) entre esses tratamentos (variável preditora) usando modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição de erro de Poisson e testes de comparação planejados para diferenças de subgrupos. Inspecionamos graficamente os resíduos e avaliamos a sobre dispersão usando o pacote ‘‘AER’’ (KLEIBER, 2008). Para rodar os modelos, utilizamos os pacotes ‘‘lme4’’ (Bates et al., 2015) e ‘‘car’’ (FOX; WEISBER, 2019). Realizamos todas as análises de dados de R versão 3.6.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020).

## 5 RESULTADOS

Todos os machos moveram as ootecas para o centro da teia e assumiram a posição de proteção (Figuras 1 A, B). Não houve canibalização das ootecas. Duas amostras do grupo controle (com macho e ootecas) foram retiradas da análise porque os filhotes escaparam de uma pequena abertura nos recipientes experimentais e uma ooteca foi atacada por fungos. Ambos os predadores araneofágicos foram observados consumindo as ootecas após o segundo dia de experimento. Em tratamentos com machos, os predadores se aproximaram cuidadosamente das ootecas, e os machos reagiram agressivamente quando identificaram tentativas de predação. Machos de *Manogea porracea* mataram *A. elevatus* em três testes, e um macho de *M. porracea* foi morto por *A. elevatus* em um teste. Nenhum macho ou predador foi morto nos tratamentos com *F. caudatus*. Ambas as espécies de predadores foram observadas consumindo os ovos e permaneceram próximas às ootecas durante a maior parte da duração do experimento no tratamento sem machos de *M. porracea* (Figuras 1 C, D).



Figura 1 - Experimento de laboratório com machos de *Manogea porracea*, sacos de ovos com ovos e filhotes não-relacionados e predadores de ovos. (A) Um pai adotivo assumindo uma posição protetora, abaixo da bolsa de ovos (B) Um pai adotivo protegendo uma bolsa de ovos com filhotes recém-nascidos. (C) *Faiditus caudatus* e (D) *Argyrodes elevatus* próximo a uma bolsa de ovos nos tratamentos sem macho.

Fonte: Moura

O número de filhotes que emergiu das ootecas diferiu entre os tratamentos ( $\chi^2 = 143.7$ ; g.l. = 5;  $P < 0.001$ ). O número de filhotes que eclodiu das ootecas foi maior nos tratamentos em que os machos estavam presentes do que no tratamento em que eles estavam ausentes, independentemente da relação com a prole (Figura 2). A presença de machos aumentou a sobrevivência da prole em 2,5 vezes, em média, nos tratamentos de *A. elevatus* e *F. caudatus*, quando comparados aos tratamentos contendo apenas esses predadores (*A. elevatus*:  $\chi^2 = 64.6$ ; g.l. = 3;  $P < 0.001$ ; *F. caudatus*:  $\chi^2 = 11.5$ ; g.l. = 3;  $P < 0.001$ ). Os pontos pretos representam o número de filhotes que sobreviveram em cada tentativa. Letras iguais correspondem a  $P > 0,05$  e letras diferentes a  $P < 0,05$  para testes de comparação planejados. Os dados do tratamento de descendentes relacionados (i) foram fornecidos por Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017).

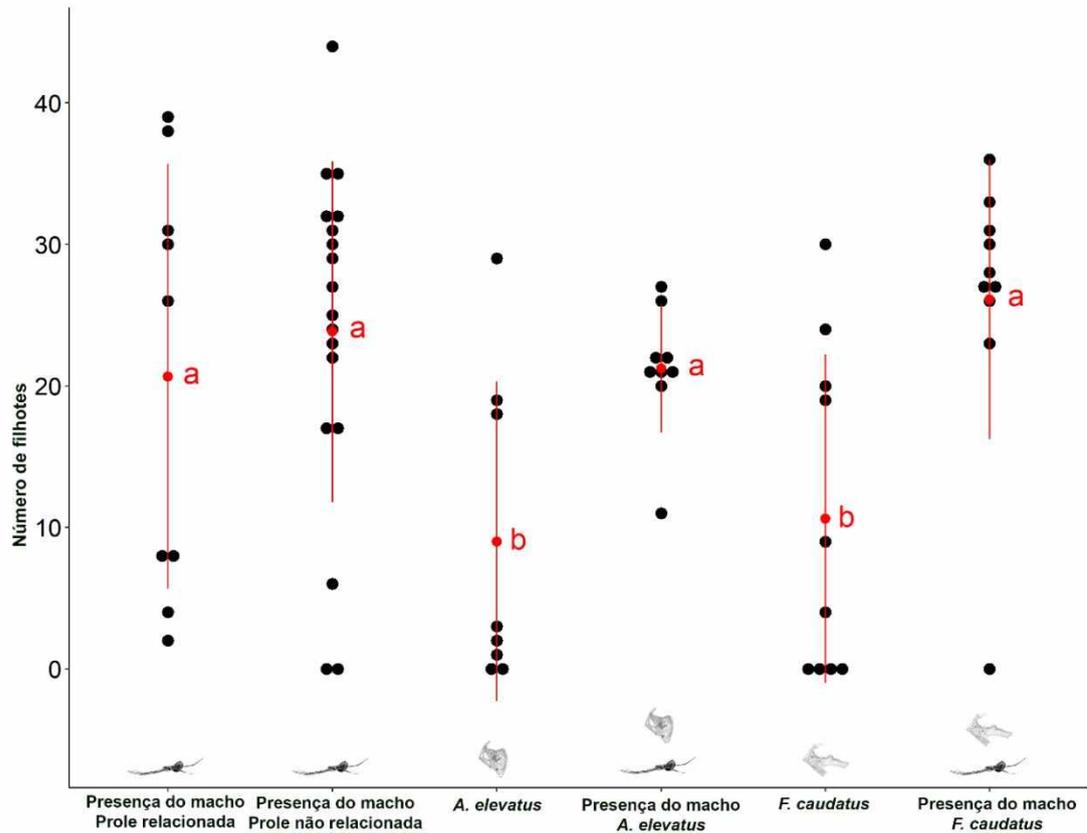


Figura 2 - Número de filhotes que emergiram das bolsas de ovos de *Manogea porracea* em cada tratamento. (i) Pai biológico + bolsa de ovos ; (ii) Pai adotivo + bolsa de ovos; (iii) *Argyrodes elevatus* + saco de ovos; (iv) pai adotivo + *Argyrodes elevatus* + bolsa; (v) *Faiditus caudatus* + saco de ovos; (vi) Pai adotivo + *Faiditus caudatus* + bolsa de ovos. . Os pontos em vermelho mostram as médias e as barras os erros padrão.

Fonte: Moura.

O parentesco não aumentou a eficiência dos machos na proteção da prole contra ambas as espécies araneofágicas (Figura 3). Os pontos pretos representam o número de filhotes que sobreviveram em cada tentativa. Letras iguais correspondem a  $P > 0,05$  e letras diferentes a  $P < 0,05$  para testes de comparação planejados. Os dados dos tratamentos de descendentes relacionados foram fornecidos por Moura, Vasconcellos-Neto, Gonzaga (2017)

Os pais biológicos e adotivos foram igualmente eficazes na proteção da prole contra a predação (veja os resultados dos testes post hoc nas figuras 2 e 3).

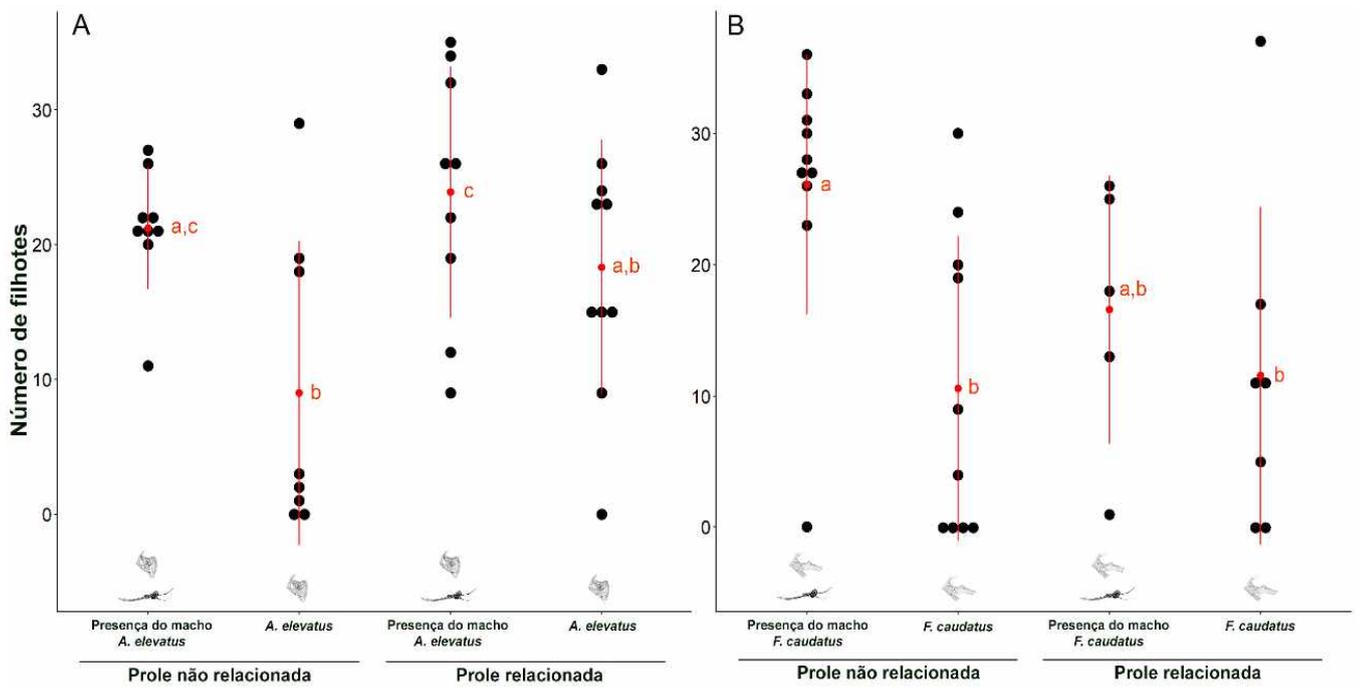


Figura 3 - Número de filhotes que emergiram de bolsas de ovos de *Manogea porracea* em tratamentos contendo predadores. (A) *Argyrodes elevatus* e (B) *Faiditus caudatus* e parentesco distinto entre machos e bolsas de ovos.

Os pontos vermelhos mostram as médias e as barras os erros padrão.

Fonte: Moura (2018).

## 6 DISCUSSÃO

Neste estudo, os machos de *M. porracea* não canibalizaram descendentes não-aparentando e protegeram a prole em todos os ensaios. Todos os machos moveram as ootecas para o centro da teia e assumiram uma posição protetora abaixo delas. Os pais adotivos foram tão eficazes quanto os pais biológicos na proteção dos ovos contra as duas espécies de aranhas araneofágicas observadas invadindo suas teias no campo. Nas linhas a seguir, discutiremos brevemente o processo comportamental que pode influenciar o cuidado dos machos e desencadear comportamentos de cuidado paternal nessa espécie e, em seguida, discutiremos os possíveis fatores que determinam a ausência de discriminação dos filhos pelos machos.

A raridade do cuidado paternal em aranhas pode ser explicada pela curta duração da vida masculina e alta incerteza da paternidade (YIP; RAYOR, 2014). As teias em forma de cúpula construídas por machos de *M. porracea*, diretamente acima da teia de uma fêmea, podem superar essas restrições. Embora os machos geralmente não se alimentem durante a idade adulta (BUCHILI, 1969) a construção dessas teias por machos de *M. porracea* pode fornecer recursos durante toda a estação reprodutiva, potencialmente, aumentando sua expectativa de vida. Além disso, a interceptação de presas em suas próprias teias reduz potenciais conflitos e competição por presas com suas parceiras (MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2016). Finalmente, o comportamento de construção da teia também fornece uma conexão duradoura entre as teias de machos e fêmeas, o que facilita a guarda pré e pós-copulatória da parceira pelos machos (MOURA; GONZAGA, 2017; MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2017). Portanto, o surgimento de teias masculinas de longa duração pode ter desempenhado um papel significativo na certeza relativamente alta de paternidade nesta espécie.

Em *M. porracea*, a maturação masculina precoce (protandria), a estratégia comportamental de proteger as fêmeas subadultas e permanecer em suas teias após a cópula, pode minimizar a quebra de fidelidade e aumentar o sucesso reprodutivo masculino (MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2020). No entanto, os machos podem, ocasionalmente, abandonar a parceira inicial após a cópula, em busca de oportunidades adicionais de acasalamento (MOURA; GONZAGA, 2017). Algumas dessas oportunidades serão com fêmeas previamente acasaladas, que carregam espermatozoides produzidos por outros machos ou que já depositaram alguns ovos antes de sua chegada. Nestes casos, o cuidado paterno provavelmente envolverá a proteção de alguma proporção de ovos não aparentados e/ou juvenis. Nossos resultados indicaram que os machos de *M. porracea* aceitam os riscos significativos de interações agonísticas com invasores araneofágicos para proteger qualquer

ooteca, mesmo cuidando de alguma proporção de descendentes não-aparentados.

Não temos informações sobre a possibilidade de mistura de esperma dentro das espermatecas ou sobre a ocorrência de escolha críptica feminina, mas a precedência de esperma do primeiro macho é geralmente prevista para espécies Entelegynae de aranhas poliândricas, como *M. porracea* (SNOW; ANDRADE, 2005; WATSON, 1991). No entanto, é importante avaliar se a precedência do esperma do primeiro macho é um padrão de fertilização de óvulos em *M. porracea*, porque a morfologia da espermateca pode ser um mau preditor da precedência do esperma para Araneae (UHL, 2002), especialmente quando a fêmea acasala com múltiplos parceiros (ZEH; ZEH, 1994). Considerando uma possível vantagem maior para o primeiro macho na competição espermática determinada pela precedência espermática, o cuidado paterno indiscriminado pode representar um grande custo para os machos no final da temporada reprodutiva. Isso seria verdade mesmo para os machos que copularam antes do primeiro evento de postura de ovos pelas fêmeas. Na situação estabelecida em nosso experimento, porém, os custos podem ser ainda maiores. Os machos vivenciaram uma situação em que as ootecas presas às teias continham apenas a progênie de outros machos. Os resultados que indicam o papel protetor assumido e eficientemente desempenhado pelos machos levam ao questionamento de porque eles não atuam para prevenir o investimento em cuidados aloparentais consumindo as ootecas anteriormente depositadas pelas fêmeas ou evitando interações agonísticas com invasores araneofágicos como já identificado em opiliões (BUZATTO; MACHADO, 2009 ; e na espécie de aranha *H. longicaudata* GONZAGA; LEINER, 2013)A resposta a essa pergunta requer mais investigações, apresentaremos algumas possibilidades testáveis para explicar a proteção de progênies não relacionadas por machos adotivos. A primeira possibilidade é que os machos exibindo características que indicam a prestação de cuidados parentais de alta qualidade pode ser mais atraentes para as fêmeas, conforme encontrado em modelos teóricos (KOKKO, 1998) e outras espécies animais (PETTIT; BOURNE; BEE, 2019). Os machos devem exibir displays confiáveis como bons pais para as fêmeas, especialmente quando a sobrevivência da prole requer cuidados biparentais obrigatórios ou somente do sexo masculino, conforme observado em *M. porracea* (KELLY; ALONZO, 2010; KELLY; ALONZO, 2009). Bons pais podem ter mais oportunidades de copular, de transferir mais esperma e/ou de serem favorecidos pela escolha críptica da fêmea. Em estudos anteriores, descobrimos que machos grandes têm maior probabilidade de vencer disputas intra-sexuais e preferem fêmeas grandes, provavelmente porque são mais fecundas do que as menores (MOURA; GONZAGA 2017). O tamanho corporal é um importante traço determinante dos comportamentos de acasalamento em *M. porracea*, e a probabilidade de cuidar da prole não depende do tamanho corporal do

macho (MOURA; PINTO; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2019). No entanto, a qualidade do cuidado masculino ainda pode variar dependendo do tamanho do macho e machos grandes podem ser mais eficientes no cuidado parental do que os menores. Estudos futuros podem investigar se isso ocorre em *M. porracea* e se as fêmeas escolhem parceiros com base no tamanho.

Uma segunda possibilidade é que as fêmeas usem todo o esperma do primeiro macho armazenado em suas espermatecas para fertilizar os óvulos colocados nas ootecas iniciais. Nessa situação, as fêmeas devem ser receptivas a oportunidades adicionais de acasalamento, e os novos parceiros podem não enfrentar intensa competição espermática. Para avaliar esta hipótese, estudos futuros precisam investigar se (1) a quantidade de espermatozoides depositados dentro das espermatecas femininas após a primeira cópula é suficiente para fertilizar todos os óvulos produzidos durante sua vida e (2) a cópula com um parceiro adicional aumenta o número de ovos fertilizados postos por fêmeas.

Finalmente, estamos assumindo que os machos em nosso experimento estão cientes de que não são os pais da progênie porque o experimento simula a entrada em uma nova teia. No entanto, é possível que os machos sejam incapazes de reconhecer qualquer sinal químico ou estrutural para diferenciar as ootecas produzidas por suas parceiras originais daquelas inseridas nos recipientes utilizados. Nesse caso, estariam apenas estendendo o cuidado prestado em situação de relativa certeza da paternidade à condição experimental com uma ooteca diferente. As fêmeas de pelo menos três espécies de *Anelosimus* (Theridiidae) não conseguem discriminar entre sua progênie e os sacos de ovos estranhos, o que pode ser um passo na evolução do cuidado alop parental e da sociabilidade neste grupo (SAMUK; AVILÉS, 2013). Mais recentemente, entretanto, houve um acúmulo de evidências de discriminação parental em aranhas, mas ela foi investigada apenas a partir da perspectiva feminina (ANTHONY, 2003; CLARK; JACKSON, 1994; JAPYASSÚ; MACAGNAN; KNYSAK, 2003; RUCH, HERBERSTEIN; SCHNEIDER, 2014; YIP; RAYOR, 2014). Não há evidências, até agora, de que machos de *M. porracea* possam avaliar a parentesco da prole (MOURA; PINTO; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2019; MOURA; VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2017). Em conclusão, encontramos evidências consistentes de que os machos de *M. porracea* podem proteger de forma eficaz as ootecas, independentemente da paternidade, contra os dois invasores araneofágicos mais comuns encontrados em suas teias. Sugerimos algumas causas possíveis para o investimento e risco assumido pelos machos para proteger as bolsas de ovos, mas mais estudos, especialmente sobre os padrões de precedência dos espermatozoides e sobre a frequência de abandono dos machos, são necessários para

compreender completamente esta estratégia evolutiva excepcional adotada por *M. porracea*.

## REFERÊNCIAS

- ANTHONY, C. D. Kinship influences cannibalism in the wolf spider, *Pardosa milvina*. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 16, n. 1, p. 23–36, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1022893127216>.
- AQUINO, F. G.; WALTER, B. M. T.; RIBEIRO, J. F. Woody community dynamics in two fragments of “cerrado” stricto sensu over a seven-year period (1995-2002), MA, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 113–121, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000100011>.
- BALSHINE, S. Patterns of parental care in vertebrates. *In*: ROYLE, N. J.; SMISETH, P. T.; KÖLLIKER, M. (ed.). **Parental care**. Oxford: Oxford University Press, 2012. p. 62–75.
- BATES, D; MÄCHLER, M; BOLKER, B; WALKER, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, 67(1), 1–48, 2015. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- BEAL, C. A; TALLAMY, D. W. A new record of amphisexual care in an insect with exclusive paternal care: *Rhynocoris tristis* (Heteroptera: Reduviidae). **Journal of Ethology**, 24(3), 308–308, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10164-006-0212-8>
- BUCHILI, H. H. R. Hunting behavior in the Ctenizidae. **American Zoologist**, 9(1), 1969.175–193. DOI: <https://doi.org/10.1093/icb/9.1.175>
- BUZATTO, B. A.; MACHADO, G.. Amphisexual care in *Acutisoma proximum* (Arachnida, Opiliones), a neotropical harvestman with exclusive maternal care. **Insectes Sociaux**, 56(1), 106–108, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00040-008-1044-z>
- CLARK, R. J.; JACKSON, R. R.. *Portia labiata*, a cannibalistic jumping spider, discriminates between own and foreign eggsacs. **International Journal of Comparative Psychology**. 38–43, 1994.
- CLUTTON-BROCK, T, H. **The evolution of parental care**. Princeton University Press, 1991.
- EBERHARD, W. **Female control: sexual selection by cryptic female choice**. Princeton University Press, 1996.
- FOX, J.; WEISBERG, S. **An {R} companion to applied regressio**. 2nd ed. [S. l.]: Sage, 2019. Disponível em: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>. Acesso em: 21 out. 2020.
- FROMHAGE, L; JENNIONS, M D. Coevolution of parental investment and sexually selected traits drives sex-role divergence. **Nature communications**. v. 7, n. 1, p. 1-11, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms12517>
- FURNESS, A I.; CAPELLINI, I. The evolution of parental care diversity in amphibians. **Nature communications**. v. 10, n. 1, p. 1-12, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12608-5>

GASKETT, A. C. Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. **Biological Reviews**. v. 82, n. 1, p. 27-48, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2006.00002.x>

GILBERT, J.D; MANICA, A. The evolution of parental care in insects: a test of current hypotheses. **Evolution**.v. 69, n. 5, p. 1255-1270, 2015.DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.12656>

GONZAGA, M O.; LEINER, N. O. Maternal Care and Infanticide by Males in *Helvibis longicauda* (A raneae: T heridiidae). **Ethology**. v. 119, n. 1, p. 20-28, 2013.DOI: <https://doi.org/10.1111/eth.12032>

GRIFFIN, A.; ALONZO, S H.; CORNWALLIS, C. Why do cuckolded males provide paternal care?. **PLoS Biol**.v. 11, n. 3, p. e1001520, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001520>

HERBERSTEIN, M. E.; SCHNEIDER, J.M; UHL, G; MICHALIK, P. Sperm dynamics in spiders. **Behavioral Ecology**. v. 22, n. 4, p. 692-695, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arr053>

JAPYASSÚ, H F; MACAGNAN, C R; KNYSAK, I. Eggsac recognition in *Loxosceles gaucho* (Araneae, Sicariidae) and the evolution of maternal care in spiders. **The Journal of Arachnology**. v. 31, n. 1, p. 90-104, 2003. DOI: [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2003\)031\[0090:ERILGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2003)031[0090:ERILGA]2.0.CO;2)

KELLY, N. B.; ALONZO, S. H. Does a trade-off between current reproductive success and survival affect the honesty of male signalling in species with male parental care?. **Journal of Evolutionary Biology**. v. 23, n. 11, p. 2461-2473, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02111.x>

KELLY, N B; ALONZO, S. H. Will male advertisement be a reliable indicator of paternal care, if offspring survival depends on male care? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0599>

KLEIBER, C.; ZEILEIS, A. **Applied econometrics with R**. New York: Springer-Verlag, 2008.

KOKKO, H. Should advertising parental care be honest? **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**. 1998.DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0515>

KOKKO, H; JENNIONS, M. D. Parental investment, sexual selection and sex ratios. **Journal of Evolutionary Biology**. , 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01540.x>

KONDOH, M; OKUDA N. Mate availability influences filial cannibalism in fish with paternal care. **Animal Behaviour**. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1915>

KVARNEMO, C. Evolution and maintenance of male care: is increased paternity a neglected

benefit of care? **Behavioral Ecology**. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/ari097>

MACHADO, G; TRUMBO S. T. **Parental care**. In A. CÓRDOBA-AGUILAR , D. GONZÁLEZ-TOKMAN, & I. GONZÁLEZ-SANTOYO (Eds.), **Insect behavior: from mechanisms to ecological and evolutionary consequences** (pp. 203–218). Oxford University Press, 2018.

MOURA, R R; GONZAGA, M. O. Temporal variation in size-assortative mating and male mate choice in a spider with amphisexual care. **Science of Nature**), 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1448-6>

MOURA, R R; PINTO, N. S; VASCONCELLOS-NETO, J; GONZAGA, M. O. Does body size influence male care? Investigating an alternative reproductive tactic in *Manogea porracea* (Araneae: Araneidae), a spider with amphisexual care. **Journal of Insect Behavior**, 32(3), 201–206, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09725-w>

MOURA, R R; VASCONCELLOS-NETO, J; GONZAGA, M. O Extended male care in *Manogea porracea* (Araneae: Araneidae): the exceptional case of a spider with amphisexual care. **Animal Behaviour**. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.09.018>

MOURA, R R; VASCONCELLOS-NETO, J; GONZAGA, M .O. Female sexual maturity as a determining factor of size-assortative pairing in the protandrous spider *Manogea porracea* (Araneae, Araneidae). **Zoologischer Anzeiger**. v. 284, p. 1-6, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2019.11.003>

MEIRA, Felipe André. Forrageamento em espécies de aranhas cleptoparasitas e araneofágicas invasoras de teias de *Manogea porracea* (Araneae: Araneidae) - Uberlândia. 2018. 61 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) - Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2018.

NEFF, B. Decisions about parental care in response to perceived paternity. **Nature**. v. 422, n. 6933, p. 716-719, 2003. DOI:10.1038/nature01528

PASCINI, T V.; MARTINS, G F. The insect spermatheca: an overview. **Zoology**, v. 121, p. 56-71, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.12.001>

PEEL, M C.; FINLAYSON, BL.; MCMAHON, T A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences Discussions, European Geosciences Union**, 2007, 4 (2), pp.439-473. 2007.

PETTITT, BA.; BOURNE, G.; BEE, M A. Females prefer the calls of better fathers in a Neotropical frog with biparental care. **Behavioral Ecology**. v. 31, n. 1, p. 152-163, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arz172>

QUELLER, D C. Why do females care more than males? **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**.v. 264, n. 1388, p. 1555-1557, 1997 DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0216>

R Development Core Team, R. (2020). *R: A language and environment for statistical computing* (3.6.2). <https://www.r-project.org/>

REQUENA, G.S.; ALONZO, S H. Sperm competition games when males invest in paternal care. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. v. 284, n. 1860, p. 20171266, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1266>

REQUENA, G S.; MUNGUÍA-STEYER, R; MACHADO, G. Paternal care and sexual selection in arthropods. **Sexual Selection**. Academic Press, 2014. p. 201-233.

REYNOLDS, J D.; GOODWIN, N B.; FRECKLETON, R P. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**. v. 357, n. 1419, p. 269-281, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0930>

ROYLE, N, J.; SMISETH, PT.; KÖLLIKER, MS (d.). **The evolution of parental care** Oxford University Press, 2012.

RUCH, J; HERBERSTEIN, M E.; SCHNEIDER, J M. Offspring dynamics affect food provisioning, growth and mortality in a brood-caring spider. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Science.**, v. 281, n. 1779, p. 20132180, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2180>

SAFARI, I; GOYMANN, W. Certainty of paternity in two coucal species with divergent sex roles: the devil takes the hindmost. **BMC evolutionary biology**. v. 18, n. 1, p. 110, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1225-y>

SAMUK, K; AVILÉS, L. Indiscriminate care of offspring predates the evolution of sociality in alloparenting social spiders. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 67, n. 8, p. 1275-1284, 2013. DOI: [10.1007/s00265-013-1555-0](https://doi.org/10.1007/s00265-013-1555-0)

SCHULTE, KF.; UHL, G; SCHNEIDER, J M. Mate choice in males with one-shot genitalia: limited importance of female fecundity. **Animal Behaviour**. v. 80, n. 4, p. 699-706, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.07.005>

SMITH, C; WOOTTON, R J. The costs of parental care in teleost fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 5, n. 1, p. 7-22, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01103363>

SNOW, L; ANDRADE, M. Multiple sperm storage organs facilitate female control of paternity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. v. 272, n. 1568, p. 1139-1144, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3088>

TALLAMY, D W. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. **Annual Review of Entomology**. v. 46, n. 1, p. 139-165, 2001. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.139>

UHL, G. Female genital morphology and sperm priority patterns in spiders (Araneae). **European arachnology**. v. 2000, p. 145-156, 2000.

WATSON, P J. Multiple paternity and first mate sperm precedence in the sierra dome spider, *Linyphia litigiosa* Keyserling (Linyphiidae). **Animal Behaviour**. v. 41, n. 1, p. 135-148, 1991. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80509-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80509-3)

WRIGHT, J. Paternity and paternal care. **Sperm competition and sexual selection**. p. 117-145, 1998. DOI:

YIP, E C.; RAYOR, L S. Maternal care and subsocial behaviour in spiders. **Biological Reviews**.v. 89, n. 2, p. 427-449, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12060>

ZEH, J A.; ZEH, DW. Last-male sperm precedence breaks down when females mate with three males. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**. v. 257, n. 1350, p. 287-292, 1994. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0127>