

Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

IGOR PINA LACERDA

Descrição e comparação dos comportamentos reprodutivos de *Peucetia flava* e *Peucetia rubrolineata* em um contexto ecológico e evolutivo

UBERLÂNDIA – MG

2021

IGOR PINA LACERDA

Descrição e comparação dos comportamentos reprodutivos de *Peucetia flava* e *Peucetia rubrolineata* em um contexto ecológico e evolutivo

Monografia de mestrado apresentado à Universidade Federal de Uberlândia, como requisito para o recebimento do título de mestre em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais.

Orientadora: Vanessa Stefani Sul Moreira

UBERLÂNDIA – MG

2021

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

L131 2021	<p>Lacerda, Igor Pina, 1993- Descrição e comparação dos comportamentos reprodutivos de <i>Peucetia flava</i> e <i>Peucetia rubrolineata</i> em um contexto ecológico e evolutivo [recurso eletrônico] / Igor Pina Lacerda. - 2021.</p> <p>Orientador: Vanessa Stefani Sul Moreira. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Modo de acesso: Internet. Disponível em: http://doi.org/10.14393/ufu.di.2021.380 Inclui bibliografia.</p> <p>1. Ecologia. I. Moreira, Vanessa Stefani Sul, 1974-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.</p> <p style="text-align: right;">CDU: 574</p>
--------------	--

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:

Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia e Conservação de Recursos Naturais				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 301, COPEC				
Data:	vinte e três de agosto de dois mil e vinte e um	Hora de início:	15:00	Hora de encerramento:	17:40
Matrícula do Discente:	11912ECR004				
Nome do Discente:	Igor Pina Lacerda				
Título do Trabalho:	Descrição e Comparação dos Comportamentos Reprodutivos de Peucetia Flava e Peucetia Rubrolineata em um Contexto Ecológico e Evolutivo				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia comportamental e de interações				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Ecologia comportamental e cuidado parental em Arachnida				

Reuniu-se por webconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, assim composta pelos doutores: Kleber Del Claro - UFU, German Antonio Villanueva Bonilla - Unicamp e Vanessa Stefani Sul Moreira -UFU orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Vanessa Stefani Sul Moreira, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato(a), agradeceu a presença do público, e concedeu ao discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Kleber Del Claro, Professor(a) do Magistério Superior**, em 23/08/2021, às 17:34, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **German Antonio Villanueva Bonilla, Usuário Externo**, em 24/08/2021, às 11:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vanessa Stefani Sul Moreira, Coordenador(a)**, em 24/08/2021, às 13:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2939932** eo código CRC **196309CF**.

Referência: Processo nº 23117.050161/2021-75

SEI nº 2939932

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente à CAPES e a Universidade Federal de Uberlândia e mais especificamente ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, pela oportunidade e condições para que pudesse desenvolver este trabalho. Agradeço também à minha orientadora, Vanessa Stefani, por toda a paciência, dedicação e orientação ao longo desses anos, à minha família por todo o apoio, e também ao colega João Victor Rodrigues Almeida Silva, do PIBIC-Júnior, pela ajuda com as filmagens e ao Professor Alan Nilo da Costa pela disponibilização da câmara filmadora. Sem vocês eu não teria conseguido.

SUMÁRIO

1. RESUMO	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUÇÃO	3
4. MATERIAIS E MÉTODOS	5
Objetos de estudo	5
Área de coleta	7
Coleta e criação dos indivíduos	8
Pareamentos reprodutivos	8
Análise estatística.....	9
5. RESULTADOS	10
Comportamentos de corte e cópula	10
<i>Peucetia flava</i>	10
<i>Peucetia rubrolineata</i>	15
Comparações entre os comportamentos reprodutivos de <i>P. flava</i> e <i>P. rubrolineata</i>	18
6. DISCUSSÃO	21
7. CONCLUSÃO	24
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25

1. RESUMO

Apesar de estudos descritivo/comparativos sobre comportamento reprodutivo de aranhas serem essenciais pra entender os processos de evolução e especiação do grupo, eles continuam sendo consideravelmente escassos. Neste trabalho, são feitas descrições e comparações entre os comportamentos reprodutivos de *Peucetia flava* e *Peucetia rubrolineata*, duas espécies simpátricas proximamente aparentadas de Oxyopidae, pertencentes a uma família cujos padrões reprodutivos são pouco conhecidos. Fica demonstrado como, apesar das semelhanças, os padrões reprodutivos destas espécies se diferenciam em pontos chave, provavelmente associados a diferenças entre seus habitats naturais e também como essas diferenças podem contribuir para o isolamento reprodutivo e divergência especiativa entre elas.

Palavras chave: Descrição; comparação; comportamentos reprodutivos; Oxyopidae; *Peucetia flava*; *Peucetia rubrolineata*; diferenças chave; habitat natural; isolamento reprodutivo; divergência especiativa.

2. ABSTRACT

Although descriptive/comparative studies on the reproductive behavior of spiders are essential for understanding the evolution and speciation process of the group, they remain considerably scarce. In this work, descriptions and comparisons are made between the reproductive behaviors of *Peucetia flava* and *Peucetia rubrolineata*, two closely related sympatric species of Oxyopidae, belonging to a family whose reproductive patterns are poorly known. It is demonstrated how, despite the similarities, the reproductive patterns of these species differ in key points, probably associated with differences between their natural habitats and also how these differences can contribute to the reproductive isolation and speciative divergence between them.

Keywords: Description; comparison; reproductive behavior; Oxyopidae; *Peucetia flava*; *Peucetia rubrolineata*; key differences; natural habitat; reproductive isolation; speciative divergence.

3. INTRODUÇÃO

Estudos descritivo/comparativos de padrões de acasalamento de aranhas, provavelmente são a chave para elucidar a evolução desse comportamento entre famílias e subfamílias (Robinson 1982), porém, ainda assim, estudos desse tipo continuam sendo relativamente escassos e concentrados em algumas poucas famílias (Schneider & Andrade 2011). Além disso, o conhecimento desses comportamentos é essencial pra entender o isolamento reprodutivo entre espécies simpátricas proximamente aparentadas que apresentam sobreposição em seus períodos reprodutivos (Mendelson 2003; Svensson et al. 2007; Westerberg 2010), e portanto, também, seu processo de especiação.

As aranhas apresentam padrões de corte e cópula particularmente peculiares e em variedade comparável à sua incrível diversidade adaptativa (Robinson 1982). Em muitos grupos a corte funciona para amenizar tendências predatórias (Platnick 1971), promover excitação fisiológica (Bristowe 1929; Crane 1949; Gerhardt & Kaestner 1937) e dar oportunidade para seleção sexual (Peckham & Peckham 1889; Peckham & Peckham 1890). Em alguns outros, funciona como barreira de isolamento reprodutivo entre espécies simpátricas proximamente aparentadas (Robinson 1982).

É sabido que a adaptação ao ambiente é um dos principais guias da evolução do comportamento reprodutivo. A sinalização de corte por exemplo, tende a explorar a modalidade sensorial predominante no sistema de detecção de presa (Bristowe 1941; Platnick 1971; Robinson & Robinson 1972). Dessa forma, adaptações a ambientes diferentes são também responsáveis pela divergência entre as sinalizações de corte e preferências sexuais de diferentes populações (Boughman et al. 2005; Olivero et al. 2017). Esse isolamento sexual por sua vez, tem papel fundamental no processo de especiação e manutenção da diversidade biológica (Mendelson 2003).

Os padrões de acasalamento da família Oxyopidae são relativamente pouco estudados, mas de modo geral se assemelham mais à família Lycosidae (Whitcomb & Eason 1965; Robinson 1982), com os indivíduos se comunicando através de vibrações do substrato, sons, fatores químicos e elementos visuais associados principalmente a movimentos (Robinson 1982). Além disso pode haver certa diversidade de tipos de posição de cópula: na espécie americana *Oxyopes salticus* (Hentz) por exemplo, o macho monta sobre a face ventral do cefalotórax da fêmea com as aranhas voltadas em direções opostas (Kaston 1948), enquanto

que na espécie europeia *Oxyopes heterophthalmus* (Latr.) os indivíduos se penduram frente a frente sobre um curto fio de seda, estando voltados para a mesma direção (Gerhardt 1933). Este último padrão se assemelha àquele da amplamente estudada espécie americana *Peucetia viridans* (Hentz) como descrito por Whitcomb e Eason em 1965. Este estudo também é responsável por tudo que se sabe até o momento sobre comportamento reprodutivo do gênero *Peucetia*, que é cosmopolita e composto por 43 espécies conhecidas de aranhas de porte pequeno a médio (Platnick 2006), que de modo geral são cursoriais e caçam ativamente insetos na folhagem de arbustos e árvores (Brady 1964, Louda 1982).

Peucetia viridans é abundante em habitats arbustivos do sul dos Estados Unidos e norte do México, não tece teia e caça por emboscada utilizando principalmente a visão (Turner 1979). Seu padrão de acasalamento consiste em quatro principais etapas, como descrito por Whitcomb & Eason (1965): (I) Aproximação do macho: ele caminha em direção à fêmea enquanto vibra seu abdômen e balança seu primeiro par de pernas pra cima e pra baixo e golpeia a planta utilizando os pedipalpos; (II) Contato: o macho toca a fêmea, que sinaliza sua receptividade levantando suas pernas dianteiras. O casal começa então a se tocar vigorosamente utilizando as pernas, por alguns segundos; (III) Posição de cópula: a fêmea se pendura sobre um curto fio de seda enquanto o macho continua a tocá-la e tenta ajustá-la de modo a ficar de frente para o seu abdômen, com os indivíduos voltados para a mesma direção. O macho então se pendura sobre um curto fio de seda e desce, enquanto vibra seu corpo, até estar frente a frente com a fêmea. Ele começa então a golpear o abdômen com rajadas utilizando os pedipalpos, enquanto mantém os toques com as pernas. Durante essa etapa ocorrem diversos episódios de cópula; (IV) Separação: algumas vezes após a cópula, o macho se afasta e volta para o ramo e é logo seguido pela fêmea, entretanto logo voltam a assumir a posição de cópula. De modo geral o casal fica cerca de 10 minutos na etapa de corte e 11 minutos em posição de cópula.

A América do Sul é lar de ao menos seis espécies reconhecidas de *Peucetia* (Santos & Brescovit 2003). Dentre elas, *Peucetia flava* (Keyserling) e *Peucetia rubrolineata* (Keyserling), são espécies simpátricas proximamente aparentadas, amplamente distribuídas no Cerrado brasileiro, vivendo associadas a diversas espécies de plantas com tricomas glandulares (Vasconcellos-Neto et al. 2007). Elas apresentam tamanho e morfologia muito parecidos, podendo ser diferenciadas apenas quanto à coloração e alguns aspectos anatômicos dos pedipalpos dos machos (Santos & Brescovit 2003). Estudos sobre suas histórias de vida tem mostrado que essas espécies irmãs também apresentam fenologias muito semelhantes, com considerável sobreposição em seus períodos reprodutivos (Villanueva-Bonilla et al. 2018). Sua

diferenciação de nicho é devida a preferências divergentes quanto ao grau de cobertura vegetal do ambiente, com *P. rubrolineata* preferindo habitats mais sombreados, enquanto *P. flava* prefere ambientes mais abertos, ensolarados. Entretanto elas apresentam abundância semelhantes em ambientes com grau de cobertura intermediário (Villanueva-Bonilla et al. 2019) e portanto se encontram durante seus períodos reprodutivos. Os comportamentos de acasalamento dessas espécies não são conhecidos.

Considerando a importância do conhecimento dos comportamentos reprodutivos para a real compreensão da biodiversidade, biologia e evolução das espécies, o presente trabalho descreve e compara os padrões de corte e cópula de *P. flava* e *P. rubrolineata*, testando a hipótese de que existem variações entre os padrões comportamentais reprodutivos das duas espécies estudadas.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

Objetos de estudo

Machos de *P. rubrolineata* apresentam comprimento total do cefalotórax e abdômen que varia entre 5.71 mm – 8.57 mm e as fêmeas entre 8.57 mm – 14.42 mm, já os machos de *P. flava* apresentam comprimento total do cefalotórax e abdômen entre 5.71 mm – 10.28 mm e as fêmeas entre 2.85 mm – 13.28 mm (Santos & Brescovit 2003). Fêmeas e machos imaturos de *P. rubrolineata* apresentam coloração branca, com manchas bege e pretas sobre o dorso, enquanto machos adultos tem abdômen de cor bege. Indivíduos imaturos de *P. flava* apresentam habilidade críptica, se camuflando ao substrato principalmente com colorações esverdeadas, amareladas e avermelhadas. Fêmeas adultas parecem manter a coloração presente em seu último instar, enquanto machos maduros apresentam coloração fixa laranja-avermelhada (Santos & Brescovit 2003; Observação própria 2020).

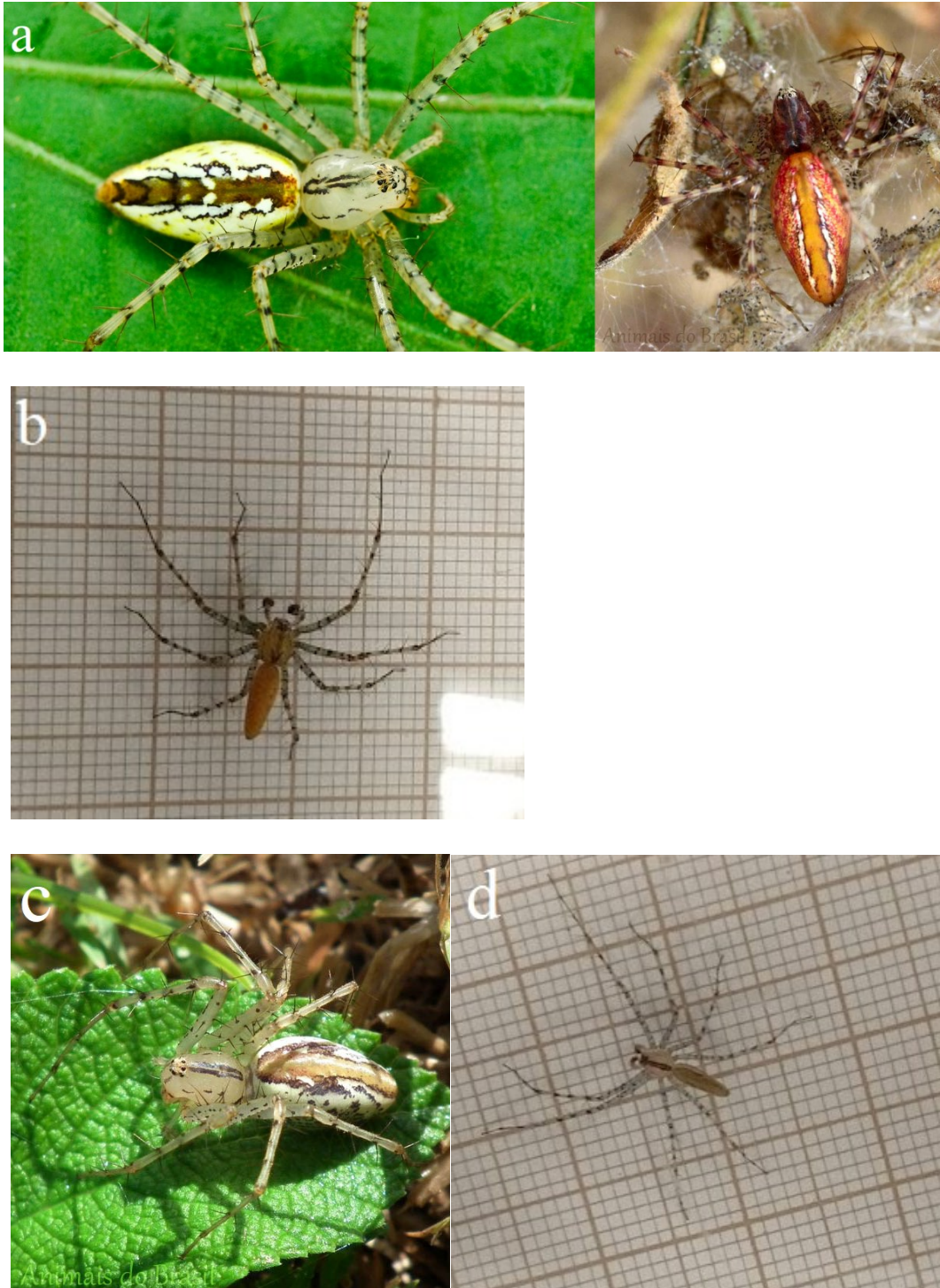


Figura 1. a. Fêmeas de *Peucetia flava* apresentando diferentes colorações. b. Macho de *P. flava*. c. Fêmea de *Peucetia rubrolineata*. d. Macho de *P. rubrolineata*. Imagens a e c adaptadas de insetologia.com.br

Área de coleta

Os indivíduos de *P. flava* e *P. rubrolineata* utilizados para coleta de dados dos padrões de corte e cópula foram, em parte, coletados na reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (18°59'S, 48°18'O) (Fig. 1). A reserva tem cerca de 127 hectares, contendo diversos ecossistemas característicos do bioma Cerrado. A coleta foi concentrada em duas principais áreas: ao longo de trilhas, em bordas de mata de Cerrado *sensu strictu*, onde são abundantes arbustos de *Chamaecrista neesiana* sobre os quais pode-se facilmente encontrar indivíduos de ambas as espécies; e em área alterada de uma fazenda ao lado da reserva contendo arbustos de *Mimosa setosa var. paludosa* sobre os quais é possível encontrar indivíduos de *P. flava* com certa facilidade.

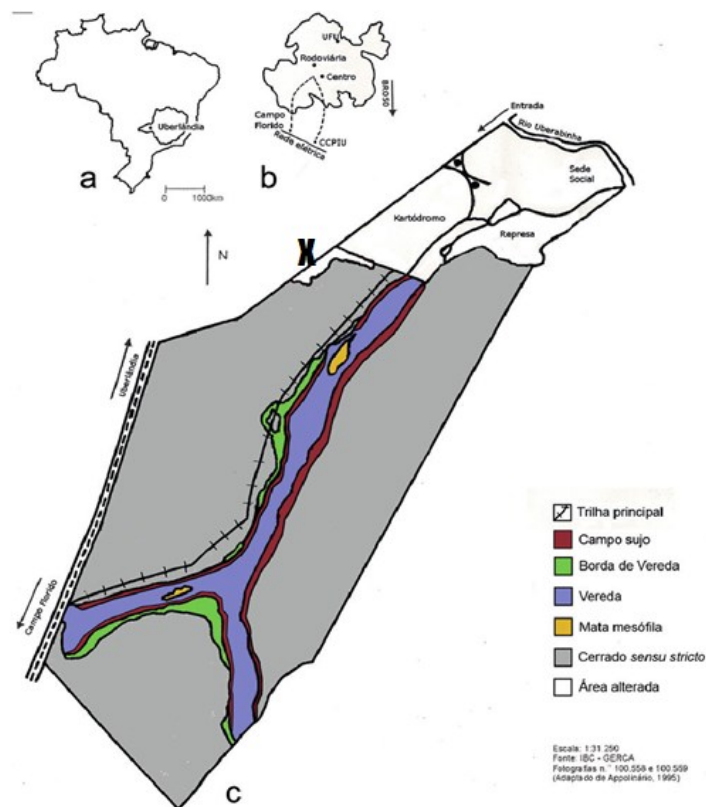


Figura 2. a. Localização do município de Uberlândia no Estado de Minas Gerais, Brasil. b. Localização do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (CCPIU). c. Distribuição das fitofisionomias na Reserva (Adaptado de: Apolinário, 1995; Bacci et al., 2016). Indivíduos coletados ao longo da trilha principal e na região marcada por “X”.

Coleta e criação dos indivíduos

As coletas iniciaram-se em dezembro de 2018, no final da primavera e início do verão, quando ambas espécies são mais abundantes devido ao nascimento e dispersão de filhotes, e se estenderam até novembro de 2020, durante a primavera. Foram coletados 79 indivíduos de *P. rubrolineata*, estando 67 deles em estágio imaturo de desenvolvimento, e 62 indivíduos de *P. flava*, estando 48 deles também em estágio imaturo. Eles eram capturados utilizando tubos de plástico e levados para serem criados em laboratório. Dos indivíduos maduros coletados, três indivíduos de *P. flava* e de *P. rubrolineata* eram fêmeas grávidas que oviporaram em laboratório, dando origem a 54 e 57 indivíduos respectivamente. Outros 150 indivíduos de *P. rubrolineata* e 168 indivíduos de *P. flava*, nasceram de cópulas realizadas em laboratório.

Os indivíduos foram criados até a maturidade em potes de plásticos de 10 cm³ e receberam duas larvas de *Palembus dermestoides* (Tenebrionidae) e água borrifada sobre o interior da tampa do pote, duas vezes por semana, num total de quatro larvas por semana por indivíduo. Dos 286 indivíduos de *P. rubrolineata* e 284 de *P. flava* que chegaram a ser cuidados em laboratório, apenas 76 e 82, respectivamente, sobreviveram ou amadureceram a tempo de serem usados em ao menos um pareamento.

Pareamentos reprodutivos

Os pareamentos foram realizados entre os meses de setembro a dezembro de 2019 e 2020, durante a estação reprodutiva de ambas espécies (Villanueva-Bonilla et al. 2018). Foram selecionados apenas indivíduos nascidos em laboratório ou coletados ainda imaturos em campo. Estes diferentes grupos não apresentaram diferenças quanto a sua condição fisiológica e padrão comportamental. Foram realizados um total de 38 pareamentos de *P. rubrolineata* e 41 de *P. flava*, entretanto foram selecionados para descrição e quantificação apenas aqueles em que houve cópula e subsequente oviposição pela fêmea. Todos os machos e fêmeas dos pareamentos selecionados, de ambas as espécies, copularam uma única vez. Foram selecionados 10 pareamentos bem sucedidos de *P. rubrolineata* e 12 de *P. flava*, para servirem de modelo para descrição e quantificação dos padrões de corte e cópula.

Antes dos pareamentos, cada fêmea foi condicionada em um terrário (60 cm de comprimento, 30 cm de altura e 30 cm de largura) com a presença de um ramo fresco de *Chamaecrista neesiana* ou *Mimosa setosa var. paludosa*, recém coletado em campo e fixado a vaso de plástico preenchido com terra, 24 horas antes do pareamento com o macho, para aclimação. Os pareamentos foram realizados sobre uma arena retangular, branca e de plástico (45 cm de comprimento, 30 cm de largura e 10 cm de profundidade), cercada por três cartolinas brancas (1m²), de modo a isolar o casal do observador, ao mesmo tempo em que provia um fundo claro para as filmagens.

As filmagens foram realizadas com câmera Handycam DCR- SR 80 da Sony® e de celular S9 galaxy da Samsung, totalizando 33 horas de gravação, sendo 19 horas para *P. rubrolineata* e 14 horas para *P. flava*. Elas eram iniciadas no momento em que o casal se tocava pela primeira vez e terminadas após 30 minutos de ausência de comunicação entre os indivíduos dos casais. Esses 30 minutos não entraram na contagem do tempo total de corte e cópula.

As observações do comportamento seguiram a metodologia de amostragem sequencial proposta por Altmann (1974). Os padrões de comunicações entre os indivíduos enquanto estes não se encontram em posição de cópula foram consideradas como corte, enquanto que as interações em posição de cópula foram divididas em pré-cópula e episódios de inserções de pedipalpo.

Análise estatística

Para comparar os diferentes padrões comportamentais de *P. flava* e *P. rubrolineata*, foi utilizado o Modelo Linear Generalizado (GLM). Para todas as análises foram utilizados dados de contagem de tempo, assim os testes iniciais foram de Poisson, porém como os dados apresentaram subdispersão foi usado o modelo de Quasipoisson. Realizamos as análises usando o software R. 4.0.0 (R Core Team 2020).

5. RESULTADOS

Comportamentos de corte e cópula

Peucetia flava

Ambos indivíduos do casal percebem a presença do outro logo que o macho é introduzido sobre a planta onde a fêmea encontra-se aclimatada. O macho logo começa a caminhar em um movimento lento, pausando após cada passo, em direção a fêmea que se posiciona de modo a observá-lo. Não foi observado nenhum tipo claro de padrão de corte pré contato.

A fêmea não se afasta do macho, e se mantém imóvel ou o ataca quando ele se aproxima. Ao longo de todo o processo de corte e cópula, a fêmea ataca o macho em média $1,92 (\pm 1,16; N = 12)$ vezes. Ao se aproximar, o macho utiliza seu longo primeiro par de pernas para tocar a fêmea cautelosamente e sentir sua disposição, podendo se afastar e reajustar sua aproximação algumas vezes, até que decida se aproximar mais. Ele então começa a tocá-la vigorosamente utilizando principalmente o primeiro e segundo pares de pernas, no que consiste o primeiro claro padrão de corte (Corte 1) (Fig. 3). Ao longo de todo o processo de corte e cópula ocorrem em média $5,75 (\pm 5,83; N = 12)$ sequências de rápidos toques com as pernas, com uma duração média de $32,92 (\pm 26,88; N = 12)$ segundos.

Ao performar a rápida sequência de toques com as pernas, o macho tenta induzir a fêmea a assumir a posição de cópula. Ela por sua vez, costuma responder, resistir, aos toques do macho por alguns segundos, e ele pode se afastar e tentar uma reaproximação ou insistir nos toques até ela ceder e assumir a posição de cópula.



Figura 3. Corte 1 de *Peucetia flava*. Macho realiza intensos toques com as pernas sobre a fêmea, que responde.

Na posição de cópula, a fêmea se pendura de cabeça para baixo sobre um curto fio de seda. O macho continua a tocá-la vigorosamente, posicionando seu corpo e o corpo da fêmea de modo a poder alcançar o abdômen com seus pedipalpos. Quando frente e frente em posição de cópula, os toques do macho utilizando as pernas passam a se assemelhar mais a empurrões sobre as pernas da fêmeas, enquanto ele mantém os pedipalpos erguidos, retraídos, e tenta fazer com que ela pare de responder aos seus toques e retraia as pernas. Esta etapa pode ser interrompida algumas vezes, com afastamentos (principalmente do macho) e ataques, antes que a fêmea permita que o macho toque seu abdômen com os pedipalpos.

Durante os intervalos de separação entre o casal, que ocorrem ao longo de todas etapas do processo de corte e cópula, o casal fica em média cerca de metade (48,9%) do tempo apenas afastados, sem se comunicar de nenhuma forma perceptível. Entretanto, durante grande parte (51,1%) do tempo, há comunicação através de vibração (Corte 2) (fig. 4). Durante esse curioso comportamento, o indivíduo vibra todo seu corpo e junto com ele, o ramo sobre o qual se encontra. A intensidade das vibrações varia, desde pouco perceptivas à claras vibrações do ramo inteiro. 63,1% do tempo em que se comunicam por vibração, o sinal é emitido apenas pelo macho, 25,8% apenas pela fêmea e 11,2% por ambos indivíduos simultaneamente.



Figura 4. Corte 2. Casal se comunica a distância através de vibrações.

Quando a fêmea deixa de resistir à aproximação do macho, em posição de cópula, e mantém suas pernas retraídas, ele começa então a tocar seu abdômen com golpes rápidos e contínuos utilizando os pedipalpos, da periferia em direção ao epígeno, ao mesmo tempo em que continua a tocá-la freneticamente com as pernas e passa também a realizar empurrões periódicos sobre seu cefalotórax (Pré cópula) (Fig. 5). Ocorrem em média $2,83 (\pm 2,16; N = 12)$ sequências de pré cópula, com duração média de $11,67 (\pm 10,77; N = 12)$ segundos, ao longo de todo o processo de corte e cópula. Essa etapa também pode ser interrompida algumas vezes por ataques da fêmea ou quando o macho decide não ser um bom momento pra tentar a cópula e se afasta. Ele portanto pode voltar a cortejar a fêmea com vibrações e toques, até que decida se aproximar novamente.



Figura 5. Pré Cópula de *Peuceetia flava*. Macho toca freneticamente a fêmea com as pernas, defere golpes rápidos e contínuos com os pedipalpos e realiza empurrões periódicos.

Em algum momento, durante a sequência de pré cópula, o macho decide realizar a cópula (Fig. 6). A inserção do pedipalpo é praticamente instantânea, de difícil captação por câmeras comuns, durando alguns poucos milissegundos. Ocorre em média $1,5 (\pm 0,5; N = 12)$ inserção ao longo de todo o processo de corte e cópula. Na maioria das vezes, no instante após a inserção, e as vezes até mesmo antes da inserção, a fêmea tenta predá-lo, o envolvendo com suas pernas e tentando abocanhá-lo (Fig. 7, a). Entretanto, de modo geral, o macho é capaz de se afastar a tempo ou resistir ao ataque empurrando o cefalotórax da fêmea com suas pernas e se libertando (Fig. 7, b). Houve um registro de canibalismo sexual, no qual a fêmea capturou e devorou o macho antes mesmo dele realizar a inserção do pedipalpo.



Figura 6. Macho de *Peucetia flava* realizando inserção de pedipalpo.



Figura 7. a. Fêmea de *Peucetia flava* tenta predar o macho. **b.** Macho empurra o cefalotórax da fêmea para se libertar.

O tempo médio de todo o processo de corte e cópula, do primeiro toque até o último sinal de comunicação, é de cerca de 11 minutos ($672,1 \pm 473,05$ segundos; $N = 12$). O casal fica em média apenas cerca de três minutos ($179,8 \pm 146,35$ segundos; $N = 12$) em contato, e oito minutos ($494 \pm 369,2$ segundos; $N = 12$) separado. Entretanto, devido às vibrações, o casal fica a maior parte do tempo, cerca de sete minutos ou 64,3% do tempo, se comunicando ativamente.

Peucetia rubrolineata

Logo que o macho é introduzido sobre a planta onde a fêmea encontra-se aclimata, ambos indivíduos percebem a presença do outro. A fêmea se posiciona de modo a observar o macho, que costuma tentar se aproximar por trás, caminhando de forma contínua e relativamente rápida. Não há nenhum tipo de padrão de corte pré contato. De modo geral a fêmea é pacífica e ao longo de todo o processo de corte e cópula a fêmea ataca o macho em média $0,7 (\pm 1,1; N = 10)$ vezes.

Ao se aproximar da fêmea, o macho logo começa a tocá-la com toques rápidos, utilizando principalmente seu primeiro e segundo pares de pernas, no que consiste no primeiro claro padrão de corte (Corte 1, Fig. 8). A fêmea costuma demorar a aceitar a aproximação e se afasta (“foge”) em média $6,4 (\pm 5,7; N = 10)$ vezes, antes que aceite sua aproximação. Quando finalmente ela aceita, o macho utiliza de seus toques com as pernas para rapidamente induzi-la a assumir a posição de cópula, pendurada de cabeça para baixo sobre um curto fio de seda, sem que ela resista, responda, aos seus toques. Ao longo de todo o processo de corte e cópula ocorrem em média $16,7 (\pm 12,43; N = 10)$ sequências de rápidos toques com as pernas (Corte 1), com uma duração média de $5,02 (\pm 1,94; N = 10)$ segundos



Figura 8. Corte 1 de *Peucetia rubrolineata*. Macho toca intensamente a fêmea utilizando as pernas.

Na posição de cópula, a fêmea mantém suas pernas retraídas e imóveis enquanto o macho continua a estimulá-la com toques utilizando as pernas até que alcance a região ventral do abdômen com seus pedipalpos. Quando o casal se estabelece em posição de cópula, a fêmea permanece imóvel, com as pernas retraídas, enquanto o macho para de tocá-la com as pernas e passa a golpear seu abdômen utilizando apenas os pedipalpos. Esta etapa da corte consiste em ciclos de rápidas rajadas de golpes com os pedipalpos, interrompidos por curtas pausas, finalizando numa pausa mais longa em que o macho leva os pedipalpos às quelíceras (Pré cópula, Fig. 9). Ocorrem em média $12,6 (\pm 9,05; N = 10)$ desses ciclos ao longo de todo o processo de corte e cópula, e cada um dura em média $204,1 (\pm 96,16; N = 10)$ segundos.



Figura 9. Pré Cópula de *Peuceetia rubrolineata*. Macho realiza ciclos de rajadas, pausas e limpeza dos pedipalpos.

Durante a etapa de pré cópula, o casal se separa algumas vezes [em média $1,5 (\pm 0,5; N = 10)$ vezes]. Durante os intervalos de afastamento, a fêmea tende a permanecer pendurada em posição de cópula, enquanto o macho caminha ao seu redor (Fig. 10) e logo volta a tocá-la com as pernas no sentido de tentar reassumir a posição de cópula.



Figura 10. Intervalo de afastamento entre o casal.

Os episódios de inserção de pedipalpos (Fig. 11), são longos e tendem a se repetir várias vezes em intervalos relativamente longos, durante os episódios de pré cópula. A fêmea não reage à inserção e o macho não se afasta, e de modo que o casal fica grande parte do tempo em posição de cópula. Ocorrem em média $16,5 (\pm 12,98; N = 10)$ episódios de inserção, que duram em média $10,5 (\pm 11,76; N = 10)$ segundos, ao longo de todo o processo de corte e cópula.



Figura 11. Macho de *Peucetia rubrolineata* realizando inserção de pedipalpos.

Em algum momento o casal se separa pela última vez. A fêmea deixa de aceitar a aproximação do macho ou ele não tenta mais se reaproximar. O processo de corte e cópula como um todo dura em média cerca de 50 minutos ($2995 \pm 1124,12$ segundos; $N = 10$). O casal fica em média cerca de 40 minutos ($2331,1 \pm 915,91$ segundos; $N = 10$) em contato, e cerca de 10 minutos ($663,7 \pm 368,34$ segundos; $N = 10$) separado.

Comparações entre os comportamentos reprodutivos de *P. flava* e *P. rubrolineata*

A duração média de todo o processo de corte e cópula, do primeiro toque até o último sinal de comunicação, é significativamente diferente para as duas espécies (Fig. 12) ($F = 43,38$; $df = 20$; $p < 0,0001$), com *P. rubrolineata* apresentando uma média consideravelmente maior.

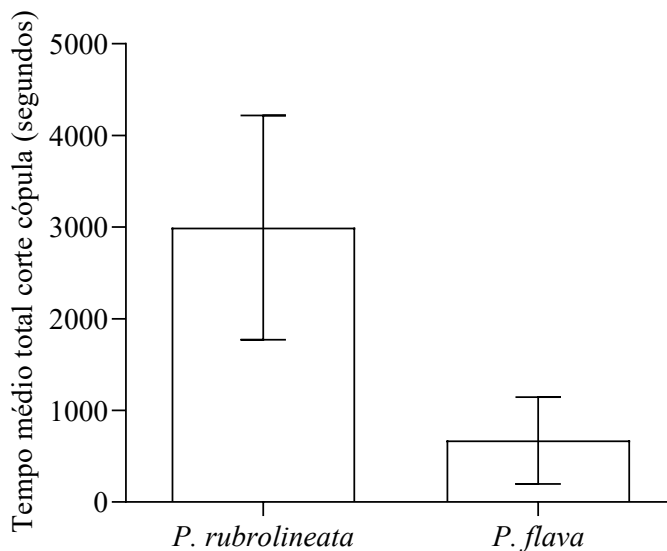


Figura 12. Tempo médio total de corte e cópula (em segundos) de *P. rubrolineata* e *P. flava*.

Os casais de *P. flava* copularam uma quantidade consideravelmente menor de vezes do que os de *P. rubrolineata* (Fig. 14) ($F = 34,513$; $df = 20$; $p < 0,0001$).

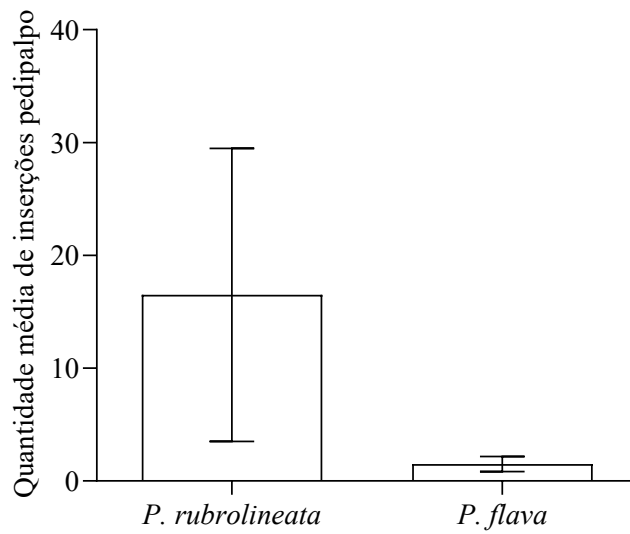


Figura 13. Quantidade média de inserções de pedipalpos para *P. rubrolineata* e *P. flava*.

As fêmeas de *Peucetia flava* tentaram predação os machos em 83,3% das vezes em que os casais dessa espécie estiveram em posição de cópula, o que não ocorreu nenhuma vez para *P. rubrolineata*. Ao longo de todo o processo de corte e cópula, as fêmeas de *P. flava* também atacaram seus pretendentes mais vezes do que as fêmeas de *P. rubrolineata* (Fig. 14) ($F = 5,69$; $df = 20$; $p = 0,027$).

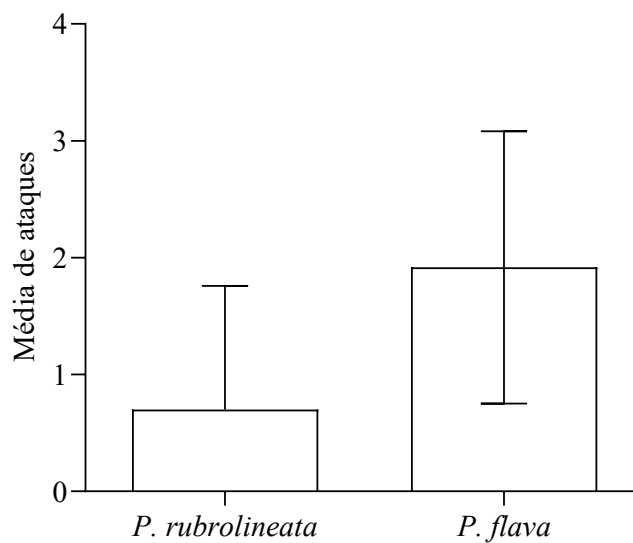


Figura 14. Número médio de ataques das fêmeas de *P. rubrolineata* e *P. flava*.

Os casais de *P. flava* ficaram em média 73,2% do tempo total de corte e cópula separados, enquanto que o contrário ocorre para os casais de *P. rubrolineata*, que ficam em média 77,8% do tempo total de corte e cópula, em contato. Isso fica evidente também quando se compara o tempo médio que os casais das duas espécies ficam em posição de cópula (Fig. 15) ($F = 90,797$; $df = 20$; $p < 0,0001$) e separados (Fig. 16) ($F = 9,40$; $df = 20$; $p < 0,006$).

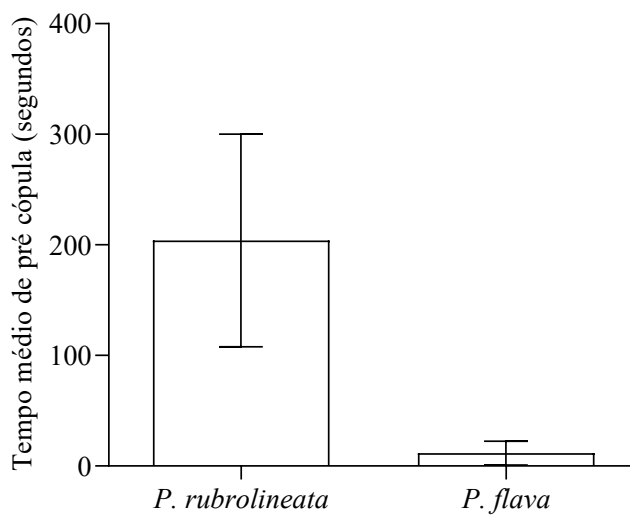


Figura 15. Tempo médio de Pré Cópula (em segundos) para *P. rubrolineata* e *P. flava*.

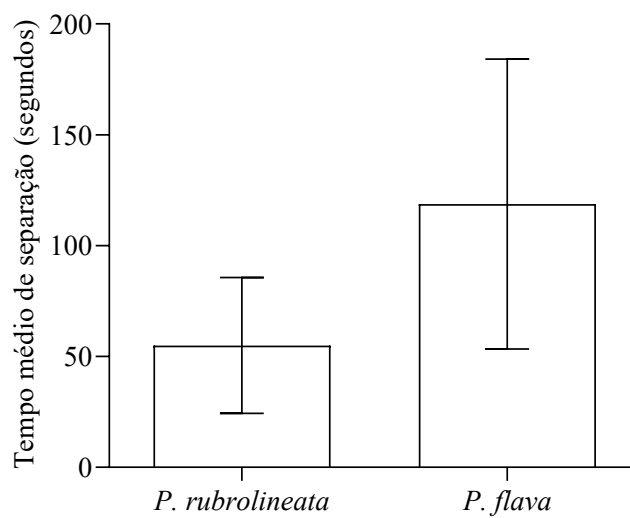


Figura 16. Tempo médio de separação para casais de *P. rubrolineata* e *P. flava*.

Outra diferença marcante é a duração média das sequências de toques intensos com as pernas (Corte 1) nas duas espécies (Fig. 17) ($F= 19,672$; $df = 20$; $p < 0,001$), sendo consideravelmente maior para *P. flava*.

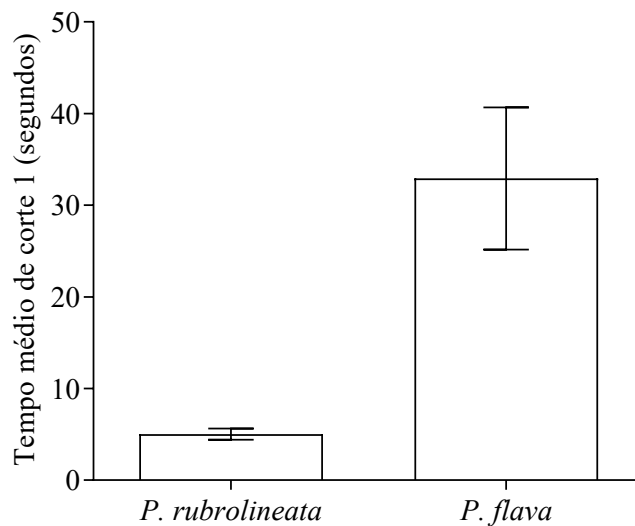


Figura 17. Duração média de Corte 1 para *P. rubrolineata* e *P. flava*.

6. DISCUSSÃO

Peucetia flava e *P. rubrolineata* (e também *P. viridans*) apresentam padrões gerais de corte e cópula muito semelhantes, de modo que começa a emergir um claro padrão para o gênero. Entretanto, quando analisados em detalhes, percebe-se algumas diferenças marcantes entre as espécies, confirmando a hipótese proposta. A duração das diferentes etapas e do processo como um todo, além da quantidade de inserções de pedipalpo e o grau de contato entre os indivíduos dos casais, parecem sofrer influência direta principalmente do risco de predação imposto pelas fêmeas sobre o machos.

No caso de *P. rubrolineata*, como o risco de predação é baixo, a etapa de Pré Cópula é consideravelmente longa, com o macho realizando várias inserções, de longa duração, sem precisar se afastar da fêmea, de modo que os indivíduos ficam grande parte do processo de corte e cópula em contato. Já em *P. flava*, como o risco de predação por parte das fêmeas durante a

etapa de pré cópula, é alto, o macho apresenta comportamento de inserção instantânea de pedipalpo com afastamento imediato, mesmo quando a fêmea não o ataca. Desta forma, a duração da etapa de Pré Cópula, e conseqüentemente de todo o processo, é consideravelmente curta, havendo relativamente poucas inserções de pedipalpo e pouco tempo de contato entre os indivíduos, mesmo com a etapa de Corte 1 apresentando duração relativamente longa. A maior duração da etapa de Corte 1 em *P. flava* parece ser devida ao comportamento da fêmea de responder, resistir, aos toques do macho, enquanto a fêmea de *P. rubrolineata* costuma fugir dos toques nos momentos iniciais, e não responder, resistir, ao macho, ao aceitar sua aproximação, rapidamente assumindo a posição de cópula.

Quanto à *Peuceitia viridans*, a partir da descrição do padrão de corte e cópula realizada por Whitcomb & Eason (1965), fica evidente que ele é consideravelmente mais semelhante ao de *P. flava*. Ambas espécies apresentam vibração como parte essencial da corte e a fêmea de *P. viridans* também responde aos toques das pernas do macho (Corte 1), com essa etapa apresentando duração semelhante nas duas espécies. No comportamento de pré cópula, o macho de *P. viridans*, assim como os de *P. flava*, mantém os toques com as pernas sobre a fêmea e as inserções de pedipalpos são instantâneas em ambas as espécies. Entretanto, a duração da etapa de pré cópula, para *P. viridans*, é intermediária entre *P. flava* e *P. rubrolineata* e a quantidade de inserções é mais próxima de *P. rubrolineata*. Os autores não focaram na questão da agressividade da fêmea, apenas citaram que é normal a fêmea avançar sobre o macho. Não é possível afirmar o quanto as semelhanças e diferenças entre as espécies são devidas a fatores ecológicos, ao acaso, ou à relação filogenética entre elas, dentro do gênero *Peuceitia*, já que esta não é conhecida. Entretanto é interessante destacar que os habitats preferidos de *P. viridans* e *P. flava* apresentam fitofisionomias mais semelhantes.

Para *P. flava* e *P. rubrolineata*, que são espécies simpátricas, proximamente aparentadas e que tem estações reprodutivas que se sobrepõe consideravelmente, é esperado que as principais diferenças apresentadas tenham algum grau de função de isolamento sexual (Dobzhansky 1940; Noor 1999; Mendelson 2003; Servedio & Noor 2003; Coyne & Orr 2004; Svensson et al. 2007), que é uma forma de isolamento reprodutivo na qual o fluxo gênico entre populações é restringido devido a diferenças entre os comportamentos de acasalamento (Mendelson 2003). Esse tipo de isolamento normalmente evolui através de processos ecológicos, nos quais as diferenças entre os padrões de acasalamento das diferentes populações dependem de diferenças entre seus ambientes preferidos (Schluter 2000; Boughman 2001; Boughman et al. 2005).

Como já observado (Villanueva-Bonilla et al. 2019), a principal diferença ecológica entre as espécies é o grau de cobertura vegetal de seus habitats preferidos. É amplamente reconhecido que os graus de cobertura vegetal e complexidade estrutural de um ecossistema, podem afetar predadores invertebrados, como aranhas, através de diversos fatores (Uetz 1991), como: abundância de refúgios contra predação (Gunnarsson 1990; Agrawal & Karban 1997; Roda et al. 2000; Norton et al. 2001; Finke & Denno 2002; Langellotto 2002), abundância de presas (Dobel & Denno 1994; Halaj et al. 1998; Langellotto & Denno 2004), eficiência na captura de presas (Denno et al. 2002; Belcher & Thurston 1982; Leber 1985; Kareiva 1987; Agrawal & Karban 1997; Babbitt & Tanner 1998; Clark & Messina 1998; Roda et al. 2000; Langellotto 2002; Lewis & Eby 2002) e disponibilidade de recursos alimentares alternativos (néctar, pólen) (Patt et al. 1997; Barbosa & Wratten 1998; Bugg & Pickett 1998; Eubanks & Denno 1999; Eubanks & Denno 2000; Landis et al. 2000; Roda et al. 2003), sendo que, de modo geral, para aranhas, habitats mais complexos são relativamente mais seguros e apresentam maior disponibilidade de alimento. A habilidade críptica de *P. flava* pode ser vista como um indicativo da influência de algum desses fatores em seu processo evolutivo, já que normalmente apresenta função de camuflagem, tanto para caçar quanto para evitar ser caçado.

Há evidências de que espécies de aranhas que apresentam maior vulnerabilidade à predação durante o acasalamento costumam apresentar cópulas de menor duração (Jackson 1980; Jackson & Hardin 1982; Jackson & Pollard 1982; Jackson & McNab 1989; Elgar 1995). Já quanto à possível menor disponibilidade de alimento, é sabido que este é um fator que, sendo consistente no ambiente, pode selecionar para altos níveis fixos (genéticos) de agressividade contra possíveis presas, incluindo machos (Hedrick & Riechert 1989, Johnson & Sih 2005, Sih et al. 2004), sendo também um fator fortemente correlacionado à tendência ao canibalismo sexual, como observado em *Peucetia flava*.

Atualmente a teoria mais bem aceita acerca do canibalismo sexual em aranhas, é a do transbordamento agressivo (aggressive-spillover) (Arnqvist & Henriksson 1997). De acordo com ela, maiores níveis de agressividade na fase juvenil seriam mantidos durante a fase reprodutiva adulta, havendo uma forte correlação entre voracidade juvenil e comportamento canibalista na fase reprodutiva. Maiores níveis de voracidade em ínstares juvenis estariam também associados a um maior sucesso na captura de presas (Hedrick & Riechert 1989; Uetz 1992; Johnson 2001; Johnson & Sih 2005), com consequente ganhos de tamanho e fecundidade na fase adulta (Beck & Connor 1992; Higgins 1992; Spence et al. 1996; Arnqvist & Henriksson 1997), respostas antipredador mais rápidas e vigorosas (Riechert & Hedrick 1993; Johnson &

Sih 2005) e também maior agressividade contra coespecíficos (Huntingford 1976; Giles & Huntingford 1984; Bell 2005; Bell & Sih 2007; Dingemans 2007), formando uma verdadeira síndrome comportamental.

A correlação entre os comportamentos que compõe a síndrome ocorre porque a seleção natural favorece uma certa combinação de traços, em detrimento de outras, de modo que o fitness de um traço depende do valor dos outros (Lande & Arnold 1983; Brodie et al. 1995; Svensson et al. 2001; Bell & Sih 2007). Os comportamentos que compõe a síndrome são influenciados por ambos fatores genético e ambiental, como vulnerabilidade à predação (Bell & Sih 2007) e escassez de alimento (Samu et al. 1999; Petersen et al. 2010).

A existência desse carácter em *P. flava* poderia funcionar como uma forte barreira de isolamento sexual entre as espécies em questão e também explicar o porque, apesar da provável relativa menor disponibilidade de alimento em seu ambiente natural, as fêmeas são tão grandes quanto as de *P. rubrolineta*: elas compensariam com o maior sucesso na captura de presas. Além disso, é possível que o canibalismo sexual também sirva como um mecanismo para encurtar a duração do processo de corte e cópula e, conseqüentemente, diminuir o risco de predação (Wilder et al. 2009).

7. CONCLUSÃO

O padrão de corte e cópula do gênero *Peucetia*, parece consistir em quatro principais etapas: (I) Aproximação do macho, podendo ele realizar ou não comportamento de corte; (II) Contato e comunicação através de toques intensos com as pernas, por ambos indivíduos ou apenas pelo macho; (III) Posição de cópula, com os indivíduos pendurados sob um curto fio de seda, voltados para uma mesma direção, com os machos golpeando o abdômen das fêmeas com os pedipalpos e realizando inserções. Nesta etapa os machos podem ou não continuar tocando as fêmeas com as pernas; (IV) Os casais se separam e voltam a assumir a posição de cópula algumas vezes.

Em *P. flava*, a duração mais curta do processo de corte e cópula e a agressividade da fêmea, evidente principalmente na tendência ao canibalismo, associados à sua preferência por ambientes de provável maior vulnerabilidade à predação e menor disponibilidade de

alimento, dado o menor grau de cobertura vegetal e sua habilidade críptica, parecem indicar uma certa trajetória evolutiva tomada pela espécie, ao contrário de sua espécie irmã simpátrica, *P. rubrolineata*. As diferentes pressões seletivas às quais as espécies estão sujeitas, e também suas diferenças comportamentais, principalmente quanto ao nível de agressividade das fêmeas, certamente contribuem para manter as espécies reprodutivamente isoladas.

Os fatos apresentados e sua contextualização, juntamente com os argumentos levantados na discussão, podem contribuir para a literatura da biologia de aranhas de modo geral e também para futuras pesquisas que visem aprofundar na questão do isolamento reprodutivo e processo de especiação, seja deste caso em particular ou do fenômeno em si.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal, A. A., & Karban, R. (1997). Domatia mediate plantarthropod mutualism. *Nature*, 387(6633), 562–563. <https://doi.org/10.1038/42384>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3), 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Arnqvist, G., & Henriksson, S. (1997). Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evolutionary Ecology*, 11(3), 255–273. <https://doi.org/10.1023/A:1018412302621>
- Babbitt, K. J., & Tanner, G. W. (1998). Effects of cover and predator size on survival and development of *Rana* tadpoles. *Oecologia*, 114(2), 258–262. <https://doi.org/10.1007/s004420050444>
- Barbosa, P., & Wratten, S. D. (1998). Influence of plants on invertebrate predators. *Conservation Biological Control*, 83–100. <https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50051-7>
- Beck, M.W. & Connor, E.F. (1992). Factors affecting the reproductive success of the crab spider *Misumenoides formosipes*: The covariance between juvenile and adult traits. *Oecologia* 92, 287±295. <https://doi.org/10.1007/BF00317377>
- Bell, A. M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10(9), 828–834. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>
- Boughman, J. W. (2001). Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature*, 411(6840), 944–948. <https://doi.org/10.1038/35082064>

- Boughman, J. W., Rundle, H. D., & Schluter, D. (2005). parallel evolution of sexual isolation in sticklebacks. *Evolution*, 59(2), 361–373. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00995.x>
- Brady, A. R. (1964). The lynx spiders of North America North of Mexico (Araneae: Oxyopidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 131(13): 432- 518.
- Bristowe, W. S. (1929). The mating habits of spiders, with special reference to the problems surrounding sexual dimorphism. *Proc. Zool. Soc. London* 1929 (2):309-58. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1929.tb07745.x>
- Bristowe, W. S. (1941). *The Comity of Spiders*, Vol. 2. London: Ray Soc. 560 pp.
- Brodie, E.D.I., Moore, A.J. & Janzen, F.J. (1995). Visualizing and quantifying natural selection. *Trends Ecol. Evol.*, 10, 313– 318. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89117-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89117-X)
- Bugg, R.L. & Pickett, C.H. (1998). Introduction: enhancing biological control – habitat management to promote natural enemies of agricultural pests. *Enhancing Biological Control: Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests* (eds. C.H. Pickett & R.L. Bugg), pp. 1–24, University of California Press, Berkeley, USA.
- Clark, T. L., & F. J. Messina. (1998). Foraging behavior of lacewing larvae (Neuroptera: Chrysopidae) on plants with divergent architectures. *Journal of Insect Behavior* 11:303– 317. <https://doi.org/10.1023/A:1020979112407>
- Coyne, J. A. & Orr, H. A (2004). *Speciation* (Sinauer Associates).
- Crane, J. (1949). Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela, Part IV. An analysis of display. *Zoologica*, 34, 159-214. <https://doi.org/10.5962/p.203518>
- Dennis W. Belcher, Richard Thurston, Inhibition of Movement of Larvae of the Convergent Lady Beetle by Leaf Trichomes of Tobacco, *Environmental Entomology*, Volume 11, Issue 1, 1 February 1982, Pages 91–94. <https://doi.org/10.1093/ee/11.1.91>
- Denno, R. F., Gratton, C., Peterson, M. A., Langellotto, G. A., Finke, D. L., & Huberty, A. F. (2002). Bottom-up forces mediate natural enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology*, 83(5), 1443–1458. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1443:BUFMNE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1443:BUFMNE]2.0.CO;2)
- Dill, L. M., Hedrick, A. V. & Fraser, A. (1999). Male mating strategies under predation risk: do females call the shots? *Behavioral Ecology*, 10, 452–461. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.4.452>
- Döbel H.G., Denno R.F. (1994). Predator—Planthopper Interactions. In: Denno R.F., Perfect T.J. (eds) *Planthoppers*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2395-6_11
- Dobzhansky, T. (1940). Speciation as a Stage in Evolutionary Divergence. *The American Naturalist*, 74(753), 312–321. <https://doi.org/10.1086/280899>
- Elgar, M.A (1995). The duration of copulation in spiders: comparative patterns. *Records of the Western Australian Museum Supplement No. 52*: 1-11.

- Eubanks, M. D., & Denno, R. F. (1999). The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology*, 80(4), 1253–1266. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1253:TECOVI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1253:TECOVI]2.0.CO;2)
- Eubanks, M. D., & Denno, R. F. (2000). Host plants mediate omnivore–herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology*, 81(4), 936–947. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0936:HPMOHI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0936:HPMOHI]2.0.CO;2)
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2002). Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology*, 83(3), 643–652. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0643:IPDICS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0643:IPDICS]2.0.CO;2)
- Forsgren, E. (1992). Predation risk affects mate choice in a gobiid fish. *American Naturalist*, 40, 1041–1049. <https://doi.org/10.1086/285455>
- Gerhardt, U. (1933). Neue Untersuchungen zur Sexualbiologie der Spinnen, insbesondere an Arten der Mittelmeerlaender und der Tropen. *Z. Morphol. Oekol. Tiere* 27(1): 1-75. <https://doi.org/10.1007/BF00406040>
- Gerhardt, U., Kaestner, A. (1937). Araneae. In *Handbuck der Zoologie*, Kukenthal 3:395-656. Berlin: W. de Gruyter.
- Godin, J.-G. J. & Briggs, S. E. (1996). Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour*, 51, 117–130. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0010>
- Gong, A. & Gibson, R. M. (1996). Reversal of a female preference after visual exposure to a predator in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 52, 1007–1015. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0248>
- Gunnarsson, B. (1990). Vegetation Structure and the Abundance and Size Distribution of Spruce-Living Spiders. *The Journal of Animal Ecology*, 59(2), 743. <https://doi.org/10.2307/4892>
- Halaj, J., Ross, D., & Moldenke, A. (1998). Habitat Structure and Prey Availability as Predictors of the Abundance and Community Organization of Spiders in Western Oregon Forest Canopies. *The Journal of Arachnology*, 26(2), 203-220.
- Hedrick, A. V. & Dill, L. M. (1993). Mate choice by female crickets is influenced by predation risk. *Animal Behaviour*, 46, 193–196. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1176>
- Hedrick, A.V. & Riechert, S.E. (1989). Genetically-based variation between two spider populations in foraging behavior. *Oecologia* 80, 533±539. <https://doi.org/10.1007/BF00380078>
- Higgins, L.E. (1992). Developmental plasticity and fecundity in the orb-weaving spider *Nephila clavipes*. *J. Arachnol.* 20, 94±106.
- Jackson, R.R. (1980). The mating strategy of *Phidippus johnsoni* (Araneae: Salticidae): II. Sperm competition and the function of copulation. *Journal of Arachnology* 8:217-240.
- Jackson, R.R. & Harding, D.P. (1982). Intraspecific interactions of *Holoplatys sp.* indet., a New Zealand jumping spider (Araneae, Salticidae). *New Zealand Journal of Zoology* 9: 487-510. <https://doi.org/10.1080/03014223.1982.10423881>

- Jackson, R.R. & Macnab, A.M. (1989). Display, mating, and predatory behaviour of the jumping spider *Plexippus paykulli* (Araneae, Salticidae). *New Zealand Journal of Zoology* 16: 151-168. <https://doi.org/10.1080/03014223.1989.10422565>
- Jackson, R.R. & Pollard, S.D. (1982). The biology of *Dysdera crocata* (Araneae, Dysderidae): Intraspecific interactions. *Journal of Zoology, London* 198:197-214. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb02070.x>
- Johnson, J. C., & Sih, A. (2005). Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4), 390–396. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0943-5>
- Kareiva P, (1987). Habitat fragmentation and the stability of predator–prey interactions. *Nature* 326:388–391. <https://doi.org/10.1038/326388a0>
- Kaston, B. J. (1948). Spiders of Connecticut. *Conn. State Geol. Natur. Hist. Surv.* 70: 1-874.
- Koga, T., Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D. & Christy, J. H. (1998). Elevated predation risk changes mating behaviour and courtship in a fiddler crab. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265, 1385–1390. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0446>
- Lande, R. & Arnold, S.J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210± 1226. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1983.tb00236.x>
- Landis, D. A., S. D. Wratten, & G. M. Gurr. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 42:175–210. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Langellotto, G. A. & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Leber, K. M. (1985). The Influence of Predatory Decapods, Refuge, and Microhabitat Selection on Seagrass Communities. *Ecology*, 66(6), 1951–1964. <https://doi.org/10.2307/2937391>
- Lewis, D. B., & Eby, L. A. (2002). Spatially heterogeneous refugia and predation risk in intertidal salt marshes. *Oikos*, 96(1), 119–129. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960113.x>
- Louda, S. M. (1982). Inflorescence spiders: a cost/benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia* 55: 185-191. <https://doi.org/10.1007/BF00384486>
- Mark A. Elgar (1995). The duration of copulation in spiders: comparative patterns. *Records of the Western Australian Museum Supplement No. 52*: 1-11.
- Matthias W. Foellmer & Daphne J. Fairbairn (2004). Males under attack: sexual cannibalism and its consequences for male morphology and behaviour in an orb-weaving spider. *Evolutionary Ecology Research*, 2004, 6: 163–181.
- Mendelson, T. C. (2003). Sexual isolation evolves faster than hybrid inviability in a diverse and sexually dimorphic genus of fish (percidæ: etheostoma). *Evolution*, 57(2), 317–327. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00266.x>

- Noor, M. (1999). Reinforcement and other consequences of sympatry. *Heredity* 83, 503–508. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6886320>
- Norton, A. P., G. English-Loeb, E. Belden. (2001). Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. *Oecologia* 126:535– 542. <https://doi.org/10.1007/s004420000556>
- Olivero, P. A., Mattoni, C. I., Peretti, A. V. (2017). Differences in mating behavior between two allopatric populations of a Neotropical scorpion. *Zoology*, 123, 71–78. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2017.06.009>
- Patt J. M., Hamilton G. C., Lashomb J. H. (1997). Impact of strip-insectary intercropping with flowers on conservation biological control of the Colorado potato beetle. *Adv Hortic Sci* 11:175–181.
- Peckham, G. W. & Peckham, E. G. (1889). Observations on sexual selection in spiders of the Family Attidae. *Occas. Pap. Nat. Hist. Soc. Wis.* 1:1-60.
- Peckham, G. W. & Peckham, E. G. (1890). Additional observation on sexual selection in spiders of the Family Attidae, with some remarks on Mr. Wallace's theory of sexual ornamentation. *Occas. Pap. Nat. Hist. Soc. Wis.* 1:1 17-51.
- Petersen, A., Nielsen, K. T., Christensen, C. B., & Toft, S. (2010). The advantage of starving: success in cannibalistic encounters among wolf spiders. *Behavioral Ecology*, 21(5), 1112–1117. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq119>
- Platnick, N. (1971). The evolution of courtship behaviour in spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society* 2, 40–47.
- Platnick, N. I. (2006). The world spider catalog. Version 6.5, The American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog.html>.
- Riechert, S.E. & Hedrick, A.V. (1993). A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Anim. Behav.* 46, 669±675. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1243>
- Robinson, M. H. (1982). Courtship and Mating Behavior in Spiders. *Annual Review of Entomology*, 27(1), 1–20. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.27.010182.000245>
- Roda, A., Nyrop, J. & English-Loeb, G (2003). Leaf pubescence mediates the abundance of non-prey food and the density of the predatory mite *Typhlodromus pyri* *Exp Appl Acarol* 29, 193.
- Roda, A., Nyrop, J., English-Loeb, G., Dicke, M. (2001). Leaf pubescence and two-spotted spider mite webbing influence phytoseiid behavior and population density. *Oecologia*, 129(4), 551–560. <https://doi.org/10.1007/s004420100762>
- Samu, F., Toft, S., & Kiss, B. (1999). Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(5), 349–354. <https://doi.org/10.1007/s002650050570>

- Santos, A. & Brescovit, A. (2003). A revision of the Neotropical species of the lynx spider genus *Peucetia* Thorell 1869 (Araneae: Oxyopidae). *Insect Systematics & Evolution*, 34(1), 95–116. <https://doi.org/10.1163/187631203788964863>
- Schluter, D. (2000). Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *The American Naturalist*, 156(S4), S4–S16. <https://doi.org/10.1086/303412>
- Schneider, J., & Andrade, M. (2011). Mating behaviour and sexual selection. *Spider Behaviour*, Cambridge University Press, 215–274. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974496.008>
- Servedio, M. R., & Noor, M. A. F. (2003). The Role of Reinforcement in Speciation: Theory and Data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 339–364. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132412>
- Sih A, Bell A, Johnson JC. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19:372–78. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Spence, J.R., Zimmermann, M. & Wojcicki, J.P. (1996). Effects of food limitation and sexual cannibalism on reproductive output of the fishing spider *Dolomedes triton* (Araneae: Pisauridae). *Oikos*. 75, 373±382. <https://doi.org/10.2307/3545877>
- Su, K. F. Y., & Li, D. (2006). Female-biased predation risk and its differential effect on the male and female courtship behaviour of jumping spiders. *Animal Behaviour*, 71(3), 531–537. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.024>
- Svensson, E., Sinervo, B. & Comendant, T. (2001). Condition, genotype-by-environment interaction, and correlational selection in lizard life-history morphs. *Evolution*, 55, 2053–2069. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01321.x>
- Svensson, E. I., Karlsson, K., Friberg, M., & Eroukhmanoff, F. (2007). Gender Differences in Species Recognition and the Evolution of Asymmetric Sexual Isolation. *Current Biology*, 17(22), 1943–1947. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.09.038>
- Turner, M., (1979). Diet and feeding phenology of the Green Lynx Spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae). *J. Arachnol.*, 7:149-154.
- Uetz, G. W. (1991). Habitat structure and spider foraging. *Habitat Structure*, 325–348. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3076-9_16
- Uetz, G.W. (1992). Foraging strategies of spiders. *Trends Ecol. Evol.* 7, 155±159. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90209-T](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90209-T)
- Vasconcellos-Neto, J., Romero, G. Q., Santos, A. J., & Dippenaar-Schoeman, A. S. (2007). Associations of Spiders of the Genus *Peucetia* (Oxyopidae) with Plants Bearing Glandular Hairs. *Biotropica*, 39(2), 221–226. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00250.x>
- Villanueva-Bonilla, G. A., Safuan-Naide, S., & Vasconcellos-Neto, J. (2018). Population dynamics and phenology of two congeneric and sympatric lynx spiders *Peucetia rubrolineata* Keyserling, 1877 and *Peucetia flava* Keyserling, 1877 (Oxyopidae). *Journal of Natural History*, 52(5-6), 361–376. <https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1433339>

- Villanueva-Bonilla, G. A., Safuan-Naide, S., Pires, M. M., & Vasconcellos-Neto, J. (2019). Niche partitioning and coexistence of two spiders of the genus *Peucetia* (Araneae, Oxyopidae) inhabiting *Trichogoniopsis adenantha* plants (Asterales, Asteraceae). *PLOS ONE*, 14(10), e0213887. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213887>
- Westberg, E., Poppendieck, H.-H., & Kadereit, J. W. (2010). Ecological differentiation and reproductive isolation of two closely related sympatric species of *Oenanthe* (Apiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(3), 526–535. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01487.x>
- Whitcomb, W. H., & Eason, R. (1965). The Mating Behavior of *Peucetia viridans* (Araneida: Oxyopidae). *The Florida Entomologist*, 48(3), 163. <https://doi.org/10.2307/3493219>
- Wilder, S. M., Rypstra, A. L., & Elgar, M. A. (2009). The Importance of Ecological and Phylogenetic Conditions for the Occurrence and Frequency of Sexual Cannibalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 21–39. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120238>