

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
BIODIVERSIDADE

**VARIAÇÃO NOS PADRÕES DE ACASALAMENTO DA ARANHA
LEUCAUGE VOLUPIS (TETRAGNATHIDAE) AO LONGO DA
ESTAÇÃO REPRODUTIVA: RELAÇÕES COMPLEXAS ENTRE O
SUCESSO DE ACASALAMENTO E O PAREAMENTO REPRODUTIVO**

William Dias Silva

UBERLÂNDIA, MG

JULHO DE 2024

**VARIAÇÃO NOS PADRÕES DE ACASALAMENTO DA ARANHA
LEUCAUGE VOLUPIS (TETRAGNATHIDAE) AO LONGO DA
ESTAÇÃO REPRODUTIVA: RELAÇÕES COMPLEXAS ENTRE O
SUCESSO DE ACASALAMENTO E O PAREAMENTO REPRODUTIVO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências à defesa de
Mestrado do Programa de Pós-graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade.

ORIENTADOR:

PROF. DR. RAFAEL RIOS MOURA

UBERLÂNDIA, MG

JULHO DE 2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

S586v
2024

Silva, William Dias, 1989-

Varição nos padrões de acasalamento da aranha *Leucauge volupis* (Tetragnathidae) ao longo da estação reprodutiva [recurso eletrônico] : relações complexas entre o sucesso de acasalamento e o pareamento reprodutivo / William Dias Silva. - 2024.

Orientador: Rafael Rios Moura.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2024.5061>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Moura, Rafael Rios, 1989-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade. III.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320 Telefone: (34) 3225-8641 -
www.pggeco.ib.ufu.br - ecologia@umarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 344, PPGECB				
Data:	vinte e seis de julho de dois mil e vinte e quatro	Hora de início:	13:59	Hora de encerramento:	16:19
Matrícula do Discente:	12222ECR013				
Nome do Discente:	William Dias Silva				
Título do Trabalho:	Variação nos padrões de acasalamento da aranha <i>Leucauge volupis</i> (Tetragnathidae) ao longo da estação reprodutiva: Relações complexas entre o sucesso de acasalamento e o pareamento reprodutivo				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia comportamental e evolutiva				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Estratégias reprodutivas e de forrageamento em animais: Abordagens experimentais com artrópodes e sínteses teóricas usando metadados				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Gabriel Máximo Xavier - UFU; Yuri Fanchini Messas - UNICAMP e Rafael Rios Moura - UEMG, orientador(a) do(a) candidato(a).

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

A seguir o(a) 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 **Rafael Rios Moura, Usuário Externo**, em 29/07/2024, às 14:20, 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 **Gabriel Máximo Xavier, Usuário Externo**, em 29/07/2024, às 14:43, 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 **Yuri Fanchini Messas, Usuário Externo**, em 29/07/2024, às 18:29, 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 **5518815** e o código CRC **6E1C262F**.

ÍNDICE

RESUMO.....	05
ABSTRACT.....	06
INTRODUÇÃO.....	07
MATERIAL E MÉTODOS.....	11
RESULTADOS.....	15
DISCUSSÃO.....	18
AGRADECIMENTOS.....	22
TABELAS.....	23
FIGURAS.....	26
REFERÊNCIAS.....	30

Resumo: Quando indivíduos conseguem parceiros e copulam, alguns padrões de acasalamento podem emergir na população e influenciar os efeitos da seleção natural sobre algum atributo. O sucesso de acasalamento por tamanho ocorre quando indivíduos de um dado tamanho monopolizam a maioria das oportunidades de cópula. Após essa etapa, os casais podem dar origem a pareamentos homotípicos ou heterotípicos por tamanho. Isso pode influenciar a variação genética e tem potencial para gerar especiação simpátrica, mas a relação entre esses padrões de acasalamento e sua propensão a mudar temporalmente ao longo da estação reprodutiva raramente são investigadas. Nesse estudo, descrevemos o dimorfismo sexual de tamanho e os comportamentos reprodutivos da aranha *Leucauge volupis*. Também avaliamos as variações temporais no tamanho de indivíduos da espécie ao longo de uma estação reprodutiva e a relação entre o sucesso de acasalamento e os pareamentos reprodutivos por tamanho. Nossas hipóteses foram que (1) os pareamentos por tamanho são homotípicos e (2) indivíduos maiores têm maior sucesso de acasalamento do que os menores. Também investigamos a hipótese alternativa de que (3) os pareamentos são aleatórios quando a variação no tamanho dos indivíduos pareados de um ou de ambos os sexos é baixa, devido à ocorrência de sucesso de acasalamento de uma categoria de tamanho particular. Houve dimorfismo sexual de tamanho, com fêmeas maiores que machos na maioria das medidas corporais. Os pareamentos pela massa foram homotípicos, independente das variações no sucesso de acasalamento e no tamanho dos indivíduos. Os pareamentos pela largura da carapaça foram homotípicos apenas no período da estação reprodutiva em que os machos maiores tiveram maior sucesso de acasalamento. Demonstramos que é importante investigar as relações entre os padrões de acasalamento e suas variações temporais para entender os efeitos da seleção sobre o tamanho.

Palavras-chave: cópula, escolha de parceiros, sucesso de pareamento, competição

Abstract: When individuals find mates and copulate, certain mating patterns may emerge in the population, influencing the effects of natural selection on a particular trait. Mating success by size occurs when individuals of a given size monopolize most copulation opportunities. After this stage, pairings can result in homotypic or heterotypic size pairings. This can affect genetic variation and has the potential to drive sympatric speciation, though the relationship between these mating patterns and their tendency to change over the reproductive season is rarely investigated. In this study, we describe the sexual size dimorphism and reproductive behaviors of the spider *Leucauge volupis*. We also assess temporal variations in the size of individuals of this species over a reproductive season and the relationship between mating success and size-based reproductive pairings. Our hypotheses were that (1) size-based pairings are homotypic and (2) larger individuals have greater mating success than smaller ones. We also explored the alternative hypothesis that (3) pairings are random when the size variation of paired individuals from one or both sexes is low due to the mating success of a particular size category. There was sexual size dimorphism, with females being larger than males in most body measurements. Pairings by body mass were homotypic, regardless of variations in mating success and individual size. Pairings by carapace width were homotypic only during the period of the reproductive season when larger males had greater mating success. We demonstrate the importance of investigating the relationships between mating patterns and their temporal variations to understand the effects of selection on size.

Keywords: copulation, mate choice, mating success, competition

**Variação nos padrões de acasalamento da aranha *Leucauge volupis*
(Tetragnathidae) ao longo da estação reprodutiva: Relações complexas entre
o sucesso de acasalamento e o pareamento reprodutivo**

Introdução

Os pareamentos ou acasalamentos reprodutivos são padrões de cópula comumente observados na natureza, nos quais adultos formam casais com base na similaridade ou dissimilaridade de atributos fenotípicos com maior frequência do que a esperada ao acaso (Ridley 1983; Crespi 1989; Janicke et al. 2019). Pareamentos reprodutivos podem ser medidos usando correlações entre atributos dos casais, que podem ser positivas (homotípicas) ou negativas (heterotípicas) (Crespi 1989). Há evidências na literatura de padrões de pareamentos reprodutivos por diversos atributos fenotípicos em anelídeos, moluscos, artrópodes e vertebrados (Janicke et al. 2019). Dentre estes, o padrão mais frequentemente estudado é o pareamento por tamanho, que tende a ser homotípico na maioria dos grupos animais, com exceção de Mammalia (Moura et al. 2021).

Quando os pareamentos são homotípicos, há um cenário propício para que a seleção disruptiva atue, aumentando a variação genética da população e favorecendo o isolamento reprodutivo de fenótipos extremos (Bolnick e Kirkpatrick 2012). Isso facilita a ocorrência de especiação simpátrica, quando esses pareamentos são consistentes ao longo do tempo (Bank et al. 2012; Bolnick e Kirkpatrick 2012; Comeault e Matute 2016). Já em situações em que os pareamentos são heterotípicos e consistentes ao longo das gerações, a seleção estabilizadora atua mais fortemente, favorecendo fenótipos intermediários e reduzindo a variação genética da população e a possibilidade de haver especiação simpátrica (Kondrashov e Shpak 1998; Kirkpatrick e Ravigné 2002). Portanto,

identificar os padrões de pareamento e sua consistência temporal nos ajuda a fazer inferências mais robustas sobre a direção das mudanças na variação genética das populações e a possibilidade de haver especiação simpátrica.

Os pareamentos reprodutivos podem ocorrer por diferentes mecanismos, como escolha de parceiros, agrupamento espacial ou temporal de indivíduos por tamanho e restrições morfológicas (*e.g.*, tamanho dos órgãos sexuais) e fisiológicas dependentes dos tamanhos dos casais (Crespi 1989; Smith e Brockmann 2014). A escolha de parceiros favorece os pareamentos homotípicos quando indivíduos tendem a escolher parceiros de tamanhos semelhantes (Masumoto 1999) ou quando indivíduos maiores, geralmente machos, têm vantagens na disputa por parceiras e tendem a preferir fêmeas maiores e mais fecundas (Masumoto 1999). Os pareamentos também podem ocorrer quando indivíduos de tamanhos diferentes estão agrupados em locais distintos (Johannesson et al. 1995) ou quando indivíduos de uma dada categoria de tamanho maturam sexualmente primeiro na estação reprodutiva do que indivíduos de outra categoria (Miyashita 1994; Johannesson et al. 1995). Outra possibilidade é que haja restrições morfológicas ou fisiológicas que afetam os pareamentos de modo que indivíduos de tamanhos muito distintos não são capazes de acasalar com sucesso (Brown 1993).

Outro padrão reprodutivo observado na natureza é o sucesso de acasalamento ou pareamento dependente de um atributo fenotípico, que ocorre quando indivíduos de um dado fenótipo se pareiam com parceiros mais frequentemente do que indivíduos solitários de outro fenótipo (Crespi 1989). O tamanho é uma característica especialmente importante nesse contexto quando influencia componentes de história de vida associados à reprodução (Andersson 1994). Em artrópodes, por exemplo, o tamanho das fêmeas normalmente está positivamente correlacionado com a fecundidade (Honěk 1993; Head 1995), o que pode tornar fêmeas grandes mais atraentes para os machos (Moura e

Gonzaga 2017). Os machos grandes também têm vantagens nas disputas por recursos (Vieira e Peixoto 2013) e podem ter acesso preferencial às parceiras, reduzindo as oportunidades de acasalamento de machos pequenos (*e.g.*, Moura e Gonzaga 2017). Essas condições favorecem o sucesso de acasalamento dos indivíduos grandes em detrimento dos pequenos, o que pode nos ajudar a entender em qual contexto é mais provável detectar a ocorrência de pareamentos.

O sucesso de acasalamento determina quais fenótipos terão oportunidades de copular, enquanto os pareamentos reprodutivos ocorrem quando esse subconjunto de indivíduos se pareia com base na similaridade ou dissimilaridade dos fenótipos. Se as forças ecológicas ou evolutivas (*e.g.*, vantagem em disputas intrassexuais e preferência por parceiras) que favorecem um maior sucesso de acasalamento de indivíduos grandes se mantiverem consistentes nas interações reprodutivas, os pareamentos homotípicos podem emergir. Outra possibilidade é que a ocorrência de um maior sucesso de acasalamento de indivíduos grandes pode dificultar a emergência de pareamentos reprodutivos devido à baixa variação no tamanho dos indivíduos pareados. Nesse segundo cenário, o pareamento reprodutivo por tamanho é mais provável de ocorrer quando não há sucesso de acasalamento dependente de tamanho. Outra camada de complexidade dessas interações é identificar em qual sexo ocorre esse efeito. Não há formalizações teóricas das relações entre esses padrões de acasalamento, portanto, o estudo dessas interações pode oferecer percepções sobre os padrões de acasalamento observados em animais. Isso é especialmente importante em casos em que pesquisadores não encontraram padrões de pareamento reprodutivo e concluem que não há efeitos da escolha de parceiros sobre os padrões de acasalamento. Entretanto, a ausência de pareamento pode ser consequência de baixa variação no tamanho dos indivíduos em cópula.

Em aranhas, os pareamentos homotípicos por tamanho parecem ser um padrão comum (ver Chelicerata em Moura et al. 2021), que podem ser gerados pela escolha de parceiros (*e.g.*, Moura e Gonzaga, 2017) e pela disponibilidade temporal de indivíduos com tamanhos diferentes (Miyashita, 1994), mas não há evidência de variação espacial ou de restrições morfológicas ou fisiológicas dependentes do tamanho (ver referências em Moura et al. 2021). No gênero *Leucauge* (Tetragnathidae), não parece haver restrições para o acasalamento relacionadas ao tamanho e a variação espacial pode ocorrer entre diferentes populações, mas parece não haver restrição de deslocamento entre as teias de diferentes parceiras. As interações reprodutivas parecem impor fortes pressões seletivas sobre a escolha de parceiros. A corte tátil dos machos, por exemplo, é importante para a escolha das fêmeas, as quais podem produzir plugs genitais após a cópula que impedem que outros machos consigam se acasalar (Aisenberg 2009; Aisenberg et al. 2015; Segura-Hernández et al. 2020). Portanto, a escolha de parceiros é o mecanismo mais provável de influenciar os padrões de sucesso de acasalamento e pareamento reprodutivo dependente de tamanho, mas ainda é necessário investigar as variações temporais no tamanho dos indivíduos ao longo da estação reprodutiva. Em outras espécies de aranhas, há evidências de que machos grandes têm maior sucesso em confrontos, já que são capazes de proteger as fêmeas contra competidores, e que fêmeas grandes produzem mais ovos ou ovos maiores (Head 1995; Danielson-François et al. 2002) e, por isso, podem ser preferidas pelos machos (*e.g.*, Moura e Gonzaga, 2017). Essas condições podem favorecer a emergência de padrões de acasalamento, mas as descrições desses padrões ainda estão restritas a poucas espécies e famílias de aranhas (ver referências em Moura et al. 2021).

Leucauge volupis (Keyserling, 1893) pode fornecer um bom modelo experimental para estudar variações temporais no tamanho dos adultos ao longo da estação reprodutiva e investigar a relação entre o sucesso de acasalamento e os pareamentos reprodutivos para

melhorar a nossa compreensão sobre como processos microevolutivos interagem e atuam sobre a variação de tamanho das populações. Além disso, descrevemos novas particularidades dos comportamentos reprodutivos dentro do gênero *Leucauge* e identificamos a generalidade dos padrões já observados, um vez que há descrições apenas para as espécies *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1842) e *Leucauge mariana* Taczanowski, 1881 (Aisenberg, 2009; Aisenberg et al., 2015; Anita Aisenberg et al., 2011; Eberhard et al., 1998). Nesse estudo, descrevemos o dimorfismo sexual de tamanho e os comportamentos reprodutivos de *L. volupis*, uma vez que a maioria dos estudos com essa espécie estão limitados à descrição da teia e a interações com parasitoides (Gonzaga et al. 2015). Também investigamos as variações temporais no tamanho dos adultos ao longo de uma estação reprodutiva e a relação entre os padrões de sucesso de acasalamento e pareamento reprodutivo por tamanho. Nossas hipóteses são que os pareamentos por tamanho são homotípicos e indivíduos maiores têm maior sucesso de acasalamento do que os menores. Também investigamos a hipótese alternativa de que os pareamentos são aleatórios quando a variação no tamanho dos indivíduos pareados de um ou de ambos os sexos é baixa, devido à ocorrência de sucesso de acasalamento de uma categoria de tamanho particular.

Material e Métodos

Área de estudo

Conduzimos a coleta de dados em Estrela do Sul, Minas Gerais, Brasil (18°49'27"S, 47°51'47"W). A área de estudo é uma plantação de *Eucalyptus*, cercada por vegetação nativa do Cerrado. O Cerrado apresenta clima Tropical Sazonal, com inverno seco e temperatura média anual entre 22 °C e 23 °C, podendo chegar até 40 °C em

algumas épocas, além de apresentar precipitação média anual entre 1200 mm e 1800 mm (Coutinho 2024). A propriedade é dividida em blocos retangulares com bosques de eucalipto em diferentes estágios de crescimento a árvores espaçadas com 3 m de distância entre si. As aranhas constroem suas teias na base das árvores, prendendo fios de seda a troncos, ramos finos e folhiços.

Espécie de estudo

Leucauge volupis pertence a um gênero composto por 182 espécies, das quais 21 são encontradas no Brasil. Trata-se de uma aranha neotropical que ocorre no Brasil, Paraguai e na Argentina (World Spider Catalog 2024). Os indivíduos constroem teias orbiculares com inclinação de 45° em relação ao solo (Vargas-Gamboa e Barrantes 2021). A estação reprodutiva se inicia quando os machos abandonam as suas teias e ocupam as teias das parceiras, onde ocorre a corte e a cópula (Eberhard et al. 1998). Até o momento, não há descrições na literatura sobre os comportamentos reprodutivos, o dimorfismo sexual e os padrões de cópula de *L. volupis*.

Coleta de dados

Em janeiro de 2023, realizamos três coletas nos dias 12, 19 e 26 de casais encontrados na mesma teia e aranhas solitárias de ambos os sexos. Transportamos as aranhas para o laboratório, onde pesamos todos os indivíduos. Coletamos 30 casais e 131 indivíduos solitários, totalizando 191 indivíduos. Destes, 150 eram fêmeas e 41 eram machos. Coletamos os indivíduos em campo usando tubos Falcon de 15 mL e os pesamos aproximadamente três horas após retornar ao laboratório usando uma balança com precisão de 0.00001 g. Após isso, congelamos as aranhas no freezer a 10 °C e as

armazenamos em álcool etílico 80 %. Posteriormente, realizamos as medidas de dimensões lineares do corpo das aranhas usando um estereomicroscópio Leica 250C, equipado com uma câmera Leica DFC 290. Realizamos o processamento e a medição das imagens no software LAS Application Suite. Medimos a largura da carapaça e do abdômen, o comprimento do corpo e da região da tíbia e da patela (em mm), que são medidas normalmente utilizadas para caracterizar o dimorfismo sexual em aranhas ().

Analizamos o epígino das fêmeas e o pedipalpo dos machos no estereomicroscópio para determinar o estágio de desenvolvimento dos indivíduos subadultos e adultos. Também procuramos pela presença de tampões genitais ou copulatórios nas fêmeas adultas, já que estes foram observados em outras espécies congênicas, como *L. mariana* e *L. argyra* (Aisenberg et al. 2015).

Análises estatísticas

Para descrever o dimorfismo sexual de tamanho, apresentamos os valores de média, desvio padrão, mínimo, máximo, o coeficiente de variação e o índice de dimorfismo sexual, *IDS* (*i.e.*, tamanho da fêmea/tamanho do macho) para cada medida por estágio de desenvolvimento. Fizemos testes t com correção de Welch entre todos os atributos de machos e fêmeas para cada estágio de desenvolvimento (subadultos e adultos).

Construímos modelos lineares gerais, descritos abaixo. Quando esses modelos não atenderam às premissas de homoscedasticidade e homogeneidade de resíduos, construímos modelos lineares generalizados com distribuição de erro Gamma e função de ligação log, usando os pacotes “lme4” (Bates et al. 2015) e “car” (Fox e Weisberg

2019). Avaliamos as premissas de todos os modelos inspecionando gráficos de resíduos construídos usando o pacote “DHARMA” (Hartig 2022).

O agrupamento de medidas de tamanho para casais coletados em diferentes momentos da estação reprodutiva pode produzir resultados espúrios, devido ao Paradoxo de Simpson (Moura et al. 2021). Por isso, avaliamos as diferenças de tamanho entre os sexos coletados nos dias 1, 8 e 15. Inserimos no modelo cada medida de tamanho (massa e largura da carapaça) como variável resposta. A data de amostragem, o sexo e a interação do sexo com a data foram as variáveis preditoras. Como encontramos diferenças entre estágios ontogenéticos, também inserimos o estágio ontogenético como variável preditora. Também detectamos diferenças entre os períodos da estação reprodutiva e, por isso, incluímos a data como variável preditora fixa nos modelos descritos a seguir.

Para investigar os pareamentos reprodutivos em *L. volupis*, usamos duas variáveis operacionais para o tamanho do corpo das aranhas: a largura da carapaça, como uma medida conservativa de tamanho, que não varia dentro de um dado estágio de desenvolvimento (subadulto e adulto), e a massa, como uma medida mais variável dentro de cada estágio (e.g., Moura e Gonzaga 2017). Transformamos as medidas de tamanho do macho e da fêmea em z-score para permitir que elas fossem comparáveis. Para essas medidas, avaliamos como o tamanho da fêmea (variável resposta) está relacionado ao tamanho do macho (variável preditora). Assumimos o tamanho dos machos como variável preditora porque as fêmeas são limitadas aos machos que são atraídos às suas teias. Portanto, o pareamento é mais provável de emergir pela escolha do macho. Também adicionamos a data de coleta e o estágio ontogenético da fêmea como variáveis preditoras, além da interação da data com o tamanho dos machos.

Para descrever o sucesso de acasalamento, testamos como o tamanho da fêmea e do macho (variável resposta em cada modelo) diferiu entre indivíduos pareados e não

pareados (variáveis preditoras). Também adicionamos a data de coleta e a sua interação com a condição de pareamento dos indivíduos (pareado e solitário), além da data de amostragem como variáveis preditoras. Para avaliar se o sucesso de acasalamento reduz a variação no tamanho dos indivíduos, calculamos uma taxa de variabilidade (TV), como:

$$TV = \frac{\text{Tamanho}_{\text{máximo}} - \text{Tamanho}_{\text{mínimo}} \text{ dos indivíduos pareados}}{\text{Tamanho}_{\text{máximo}} - \text{Tamanho}_{\text{mínimo}} \text{ da população}} \times 100$$

A taxa de variabilidade representa o percentual da amplitude de variação no tamanho dos indivíduos pareados em relação aos indivíduos da população. Valores próximos de 100 % representam organismos pareados com uma variabilidade de tamanho semelhantes aos demais indivíduos da população. Valores próximos de 0 correspondem a uma baixa variabilidade de indivíduos pareados relativo à população. Calculamos a taxa de variabilidade para cada período da estação reprodutiva (dias 1, 8 e 15) e calculamos correlações de Pearson (r) correspondentes. Realizamos testes de significância de correlações independentes usando os valores de r dos períodos da estação reprodutiva com o pacote “psych” (Revelle 2024). Esperamos encontrar valores maiores e positivos de r em períodos nos quais a taxa de variabilidade for mais alta.

Fizemos todos os gráficos usando os pacotes de base do R e o pacote “ggplot2”. Estimamos as curvas dos gráficos com o pacote “effects”. Fizemos as análises no R, versão 4.3.2 (R Core Team, 2023).

Resultados

Descrição dos comportamentos reprodutivos

Há evidências de protandria em *L. volupis*, porque encontramos um macho subadulto pareado com uma fêmea subadulta. Também observamos 29 machos adultos pareados com 11 fêmeas subadultas e 18 adultas. Os machos pareados foram encontrados nas teias das fêmeas, as quais não exibiram reações agressivas às presenças deles. Não encontramos evidências de escolha críptica da fêmea. Inspecionamos o epígino de 150 fêmeas no estereomicroscópio, mas não detectamos a presença de tampões genitais.

Dimorfismo sexual e variação temporal no tamanho

Houve diferenças entre os sexos nos estágios subadulto e adultos para a largura da carapaça e o comprimento do corpo (Tabela 1, Tabela S1). As fêmeas foram 1,2 e 1,1 vezes maiores do que os machos para a largura da carapaça e o comprimento do corpo, respectivamente, no estágio subadulto. No estágio adulto, as fêmeas foram entre 1,3 e 1,7 vezes maiores que o machos em massa, comprimento do corpo e largura do abdômen. Já os machos ($4,5 \pm 0,8$ cm) foram maiores que as fêmeas ($3,5 \pm 0,8$ cm) no comprimento da tíbia e da patela.

Identificamos interações das datas de amostragem com os sexos para a massa (sexo: $\chi^2_1 = 39,83$; $P < 0,001$; data de amostragem: $\chi^2_2 = 30,32$; $P < 0,001$; estágio: $\chi^2_1 = 0,17$; $P = 0,679$; interação: $\chi^2_2 = 20,56$; $P < 0,001$; Fig. 1A) e para a largura da carapaça (sexo: $\chi^2_1 = 0,49$; $P = 0,482$; data de amostragem: $\chi^2_2 = 5,82$; $P = 0,055$; estágio: $\chi^2_1 = 7,70$; $P = 0,006$; interação: $\chi^2_2 = 6,74$, $P = 0,034$; Fig. 1B). As fêmeas foram 1,7 vezes mais pesadas nos dias 1 ($12,0 \pm 5,0$ mg) e 15 de amostragem ($11,4 \pm 6,7$ mg) do que no dia 8 ($6,8 \pm 3,6$ mg). Já os machos foram 2,2 e 1,7 vezes mais pesados no dia 15 ($10,3 \pm 6,3$ mg) em comparação com os dias 1 ($4,8 \pm 1,7$ mg) e 8 ($6,2 \pm 3,9$ mg), respectivamente.

As fêmeas apresentaram largura da carapaça 1,2 vezes maior no dia 1 ($1,4 \pm 0,2$ mm) do que no dia 8 ($1,2 \pm 0,2$ mm).

Padrões de pareamento reprodutivo por tamanho

Encontramos pareamento reprodutivo pela massa ($\beta_0 = 4,76$; $\beta_{\text{massa}} = 0,35$; $F_{1,23} = 10,96$; $P = 0,003$; Fig. 2A). Houve um efeito da data de coleta ($F_{2,23} = 7,18$; $P = 0,004$), mas não houve efeitos da interação ($F_{2,23} = 2,13$; $P = 0,141$) ou dos estágios ontogenéticos ($F_{1,23} = 1,69$; $P = 0,084$) sobre as variações de massa das fêmeas.

Também observamos pareamento reprodutivo pela largura da carapaça ($\beta_0 = 1,24$; $\beta_{\text{massa}} = 0,14$; $F_{1,23} = 29,44$; $P < 0,0001$), mas dependeu da interação com o período da estação reprodutiva ($F_{2,23} = 4,93$; $P = 0,016$; Fig. 2B). O pareamento foi positivo apenas no dia 8. A data de amostragem ($F_{2,23} = 0,70$; $P = 0,507$) e os estágios ontogenéticos ($F_{1,23} = 1,37$; $P = 0,254$) não explicaram as variações de largura da carapaça das fêmeas.

As taxas de variabilidade para a massa dos casais nos dias 1, 8, 15 da estação reprodutiva foram 4,7%, 6,0% e 21,8% (Figura 2B) e as correlações entre a massa dos casais foram 0,35, 0,56 e -0,15 para os dias 1, 8, 15, respectivamente (Tabela 2). Não detectamos diferenças entre os valores de r para as medidas de tamanho por dia de amostragem. Para a largura da carapaça, as taxas de variabilidade nos dias 1, 8, 15 foram 62,2%, 74,9% e 71,5% (Figura 2A) e as correlações entre a massa dos casais foram 0,25, 0,82 e -0,17, respectivamente (Tabela 2). Houve uma diferença apenas entre os dias 8 e 15 ($z = 2,1$; $P = 0,04$). Seria esperado que a correlação mais forte, observada no dia 8 ($r = 0,82$), fosse encontrada no dia com maior taxa de variabilidade. Entretanto, a taxa de variabilidade foi similar entre os dias 8 (74,9%) e 15 (71,5%).

Sucesso de acasalamento por tamanho

Houve uma interação entre o sexo e o dia de amostragem ($\chi^2_2 = 20,58$; $P < 0,0001$), que ocorreu devido a uma diferença entre fêmeas pareadas e solitárias (Fig. 3A). As fêmeas solitárias ($11,0 \pm 5,7$ mg) foram 1,5 vezes maiores do que as fêmeas pareadas ($7,3 \pm 3,8$ mg). A diferença na largura da carapaça dos indivíduos dependeu da interação entre a condição, o sexo e o período da estação reprodutiva ($\chi^2_4 = 17,33$; $P = 0,002$). Detectamos uma diferença apenas entre machos pareados e solitárias no dia 8 (Fig. 3B). Os machos pareados ($1,4 \pm 0,3$ mm) foram 1,2 vezes maiores do que os machos solitários ($1,1 \pm 0,2$ mm).

Discussão

As fêmeas de *L. volupis* foram maiores que os machos em termos de massa, comprimento do corpo e largura do abdômen, tanto no estágio subadulto quanto no adulto. É possível que a seleção de fecundidade nas fêmeas explique o seu crescimento. A presença de machos adultos pareados com fêmeas subadultas sugere a ocorrência de protandria, padrão no qual os machos maturam antes das fêmeas, o que pode facilitar a formação de casais no início da estação reprodutiva. Este padrão temporal pode influenciar os mecanismos de escolha de parceiros e os comportamentos de acasalamento. Houve pareamento homotípico pela massa em *L. volupis*, apesar de as fêmeas solitárias serem maiores do que as pareadas. O pareamento também foi homotípico para a largura da carapaça, mas apenas na metade da estação reprodutiva, quando os machos pareados foram maiores do que os solitários. A dependência do pareamento pela largura da carapaça ao longo da estação reprodutiva sugere que a dinâmica de acasalamento pode variar temporalmente. No entanto, não identificamos uma relação consistente entre a taxa

de variabilidade e a força do pareamento homotípico. Nossos achados indicam que o sucesso de acasalamento está relacionado ao tamanho dos indivíduos, mas de maneira complexa e dependente do período da estação reprodutiva.

Dimorfismo sexual remete a qualquer diferença morfológica, fisiológica e comportamental apresentada por machos e fêmeas em uma determinada espécie (Foelix 2011; McLean et al. 2018). Essas diferenças podem ser observadas na variação de diversas características, sendo a mais notada o tamanho do corpo, especialmente em aranhas orbitelas tropicais (Gonzaga et al. 2007; Foellmer e Moya-Laraño 2007; Foelix 2011), nas quais as fêmeas são comumente maiores do que os machos (Hormiga et al. 2000). As fêmeas de *L. volupis* foram mais pesadas e maiores que os machos para as medidas morfológicas utilizadas, com exceção da distância entre a tíbia e a patela. O aumento do tamanho do corpo das fêmeas pode estar relacionado ao aumento da sua fecundidade (Head 1995; Fox e Czesak 2000; Bowden et al. 2013; Koltz e Wright 2020). Com isso, o tamanho das fêmeas pode influenciar a sua atração sexual, com os machos frequentemente preferindo fêmeas maiores e, portanto, mais fecundas (Hoefler 2007). O primeiro par de pernas dos machos foi maior que o das fêmeas, possivelmente porque eles usam suas pernas para cortejá-las e estimulá-las durante a cópula (Elgar et al. 1990; Eberhard et al. 1998; Aisenberg et al. 2015). Ao longo das datas de coletas, machos e fêmeas apresentaram variações em suas massas e na largura da carapaça. Tais flutuações nessas medidas podem estar relacionados a fatores ligados à ontogenia, à disponibilidade de recursos e aos comportamentos reprodutivos (Foelix 2011).

A massa das fêmeas está intimamente relacionada a sua fecundidade, uma vez que fêmeas mais pesadas estão mais aptas a produzir mais ovos ou ovos maiores (Head 1995; Danielson-François et al. 2002; Foelix 2011). Para os machos, a massa pode representar a capacidade de vencer disputas e ter acesso às melhores fêmeas e, como a massa das

parceiras está relacionada à fecundidade, eles tendem a escolher fêmeas mais pesadas (Singer e Riechert 1995; Prenter et al. 2003). A largura da carapaça também remete ao status de qualidade, sinalizando a fecundidade, a atratividade e o sucesso reprodutivo (Beck e Connor 1992; Spence et al. 1996; González-Pisani e Greco 2014). Esse contexto é favorável para que haja um pareamento homotípico pela massa do casal, como encontramos em nosso estudo.

Os padrões de paramento reprodutivo podem surgir por diferentes mecanismos, como a escolha de parceiros. Em várias espécies da família Araneidae, as fêmeas constroem suas teias e ficam à espera dos machos no período reprodutivo. Em contrapartida, os machos procuram ativamente por parceiras adequadas para a cópula. Como as fêmeas ficam limitadas aos machos que conseguem chegar em suas teias, podemos inferir que a formação dos casais depende da escolha do macho (Gonzaga et al. 2007). Em *L. volupis*, observamos um comportamento similar até a formação dos casais, porém os padrões de paramento que emergiram dependeram do período da estação reprodutiva para um dos componentes de tamanho. Machos maiores podem ter vantagens competitivas nas disputas por fêmeas (Vieira e Peixoto 2013) e monopolizar a maioria das oportunidades de cópula. Essa vantagem dos maiores machos pode se manter durante a estruturação dos pareamentos, gerando um pareamento homotípico por tamanho devido à escolha de parceiros e à competição intrasexual. Encontramos suporte à essa hipótese, porque os pareamentos pela largura da carapaça foram homotípicos apenas no período em que os machos maiores monopolizaram a maioria das cópulas. Masumoto (1999) e Persons e Uetz (2005), por exemplo, demonstraram que machos maiores apresentam maior sucesso de acasalamento, mas não investigaram a relação entre o sucesso de acasalamento e os pareamentos reprodutivos. Essa investigação pode elucidar como vantagens dos machos maiores na cópula, como aumentar suas chances de sobrevivência

(Jennions et al. 2001), acessar as melhores fêmeas (Hoefler 2007), vencer disputas (Schütz e Taborsky 2011) e evitar a possibilidade de canibalismo sexual (Persons e Uetz 2005), podem determinar os padrões de pareamento.

A relação entre os padrões de sucesso de acasalamento e de pareamento não foi tão clara em se tratando da massa. É esperado que as fêmeas maiores sejam escolhidas em detrimento das menores (Schäfer e Uhl 2005; Pollo et al. 2019). Entretanto, as fêmeas solitárias de *L. volupis* foram mais pesadas do que as fêmeas pareadas. Mesmo assim, o pareamento foi homotípico pela massa. É possível que as fêmeas mais pesadas já tenham copulado e que estejam investindo em aumentar a sua massa e as suas reservas energéticas para produzir mais ovos, de modo que esse aumento só ocorre após a cópula (Kessler 1971; Simpson 1993; Brown et al. 2003; Foelix 2011).

Nosso estudo preenche lacunas sobre a biologia e os comportamentos reprodutivos de *L. volupis*. Os padrões de acasalamento homotípico observados sugerem que a seleção disruptiva pode estar agindo sobre populações de *L. volupis*, aumentando a variação genética e, potencialmente, facilitando a especiação simpátrica. No entanto, as variações temporais nos padrões de pareamento e de acasalamento indicam que essa pressão seletiva pode não ser constante ao longo do tempo, o que poderia moderar os efeitos da seleção disruptiva. Mais estudos são necessários para identificar quais são as forças evolutivas e ecológicas que estruturam esses pareamentos. Reforçamos a importância de investigar as relações entre os padrões de acasalamento e suas variações temporais, especialmente em espécies promíscuas cuja formação de casais pode mudar ao longo da estação reprodutiva. Essa prática pode ajudar pesquisadores a entenderem com mais acurácia quais são os efeitos da seleção sobre a variação genética das populações.

Agradecimentos

Esse estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG: BIP-00193-24, APQ-03316-22, APQ-02009-21) e pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES: Finance Code 001).

Tabelas

Tabela 1. Medidas de dimorfismos sexual de tamanho de fêmeas e machos subadultos e adultos de *Leucauge volupis*: média \pm d.p. (mínimo – máximo; coeficiente de variação). O índice de dimorfismo sexual foi calculado como a medida de tamanho de fêmeas pela medida de tamanho de machos de cada estágio ontogenético. * representa $P < 0.05$ para testes t entre as medidas de tamanho do corpo dos sexos. O índice de dimorfismo sexual (*IDS*) foi calculado como a medida de tamanho da fêmea dividida pela medida de tamanho do macho.

Medidas de tamanho do corpo	Sexo		IDS (fêmea/macho)	
	Fêmea		Subadultos	Adultos
	Subadulto	Adulto		
Massa (mg)	8,3 \pm 4,9 (1,5 - 19,0; 59%)	11,0 \pm 5,7 (1,3 - 26,0; 52%)	1.2	1.7*
Largura da carapaça (mm)	1,2 \pm 0,4 (0,7 - 2,6; 31%)	1,4 \pm 0,2 (0,1 - 2,3; 14%)	1.2*	1.0
Comprimento do corpo (mm)	1,6 \pm 0,4 (1,0 - 3,0; 27%)	1,9 \pm 0,4 (0,9 - 4,1; 21%)	1.1*	1.7*
Largura do abdômen (mm)	4,1 \pm 1,0 (2,8 - 7,1; 26%)	4,5 \pm 0,8 (2,3 - 10,0; 18%)	1.3	1.3*
Comprimento da tibia-patela (mm)	2,7 \pm 0,9 (1,1 - 4,1; 32%)	3,5 \pm 0,8 (0,4 - 7,5; 23%)	1.0	0.8*
	Macho			
	Subadulto	Adulto		
Massa (mg)	7,2 \pm 3,1 (3,6 - 12,6; 43%)	6,6 \pm 4,8 (1,7 - 20,0; 73%)		
Largura da carapaça (mm)	1,0 \pm 0,1 (0,8 - 1,1; 13%)	1,4 \pm 0,3 (1,0 - 2,5; 24%)		
Comprimento do corpo (mm)	1,4 \pm 0,2 (1,1 - 1,7; 17%)	1,3 \pm 0,3 (1,0 - 2,6; 24%)		
Largura do abdômen (mm)	3,2 \pm 0,6 (2,4 - 3,8; 17%)	3,4 \pm 1,0 (2,4 - 7,3; 29%)		
Comprimento da tibia-patela (mm)	2,7 \pm 0,7 (1,7 - 3,8; 26%)	4,5 \pm 0,8 (1,7 - 6,0; 18%)		

Tabela 2. Taxa de variabilidade da massa e da largura da carapaça de machos e fêmeas e comparação entre as correlações de cada medida de tamanho pelos dias de amostragem.

Amostragem	Medidas de tamanho			
	Massa		Largura da carapaça	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
Dia 1	100%	32,9%	90,7%	37,5%
Dia 8	29,5%	47,4%	74,4%	74,9%
Dia 15	86,9%	61,4%	100%	70,2%
Correlações	Massa		Largura da carapaça	
Dia 1 x Dia 8	$r_1 = 0,35; r_8 = 0,56$	$z = 0,50; P = 0,62$	$r_1 = 0,25; r_8 = 0,82$	$z = 1,67; P = 0,09$
Dia 1 x Dia 15	$r_1 = 0,35; r_{15} = -0,15$	$z = 0,96; P = 0,34$	$r_1 = 0,25; r_{15} = -0,17$	$z = 0,79; P = 0,43$
Dia 8 x Dia 15	$r_8 = 0,56; r_{15} = -0,15$	$z = 1,24; P = 0,22$	$r_8 = 0,82; r_{15} = -0,17$	$z = 2,10; P = 0,04$

Tabela S1. Resultados de modelos lineares generalizados com distribuição de erro Gamma e função de ligação log para cada medida de tamanho do corpo dos sexos. No modelo, inserimos cada medida de tamanho, como variável resposta, e os estágios ontogenéticos, a data de amostragem, o sexo, bem como a interação do sexo com a data, como variáveis preditoras. * representa valor de $P < 0,05$.

Preditores	Massa		
	χ^2	gl	<i>P</i>
Sexo	39.83	1	< 0.0001*
Data	30.32	2	< 0.0001*
Estágio	0.17	1	0.679
Interação	20.56	2	< 0.0001*
Largura da carapaça			
Sexo	0.4933	1	0.482
Data	5.8155	2	0.055
Estágio	7.7048	1	0.005*
Interação	6.7393	2	0.034*
Comprimento do corpo			
Sexo	41.975	1	< 0.0001*
Data	0.369	2	0.831
Estágio	5.293	1	0.021*
Interação	10.971	2	0.004*
Largura do abdômen			
Sexo	43.411	1	< 0.0001*
Data	7.838	2	0.020*
Estágio	2.734	1	0.098
Interação	14.076	2	0.0009
Comprimento tibia + patela			
Sexo	11.931	1	0.0005*
Data	21.356	2	< 0.0001*
Estágio	17.229	1	< 0.0001*
Interação	0.355	2	0.837

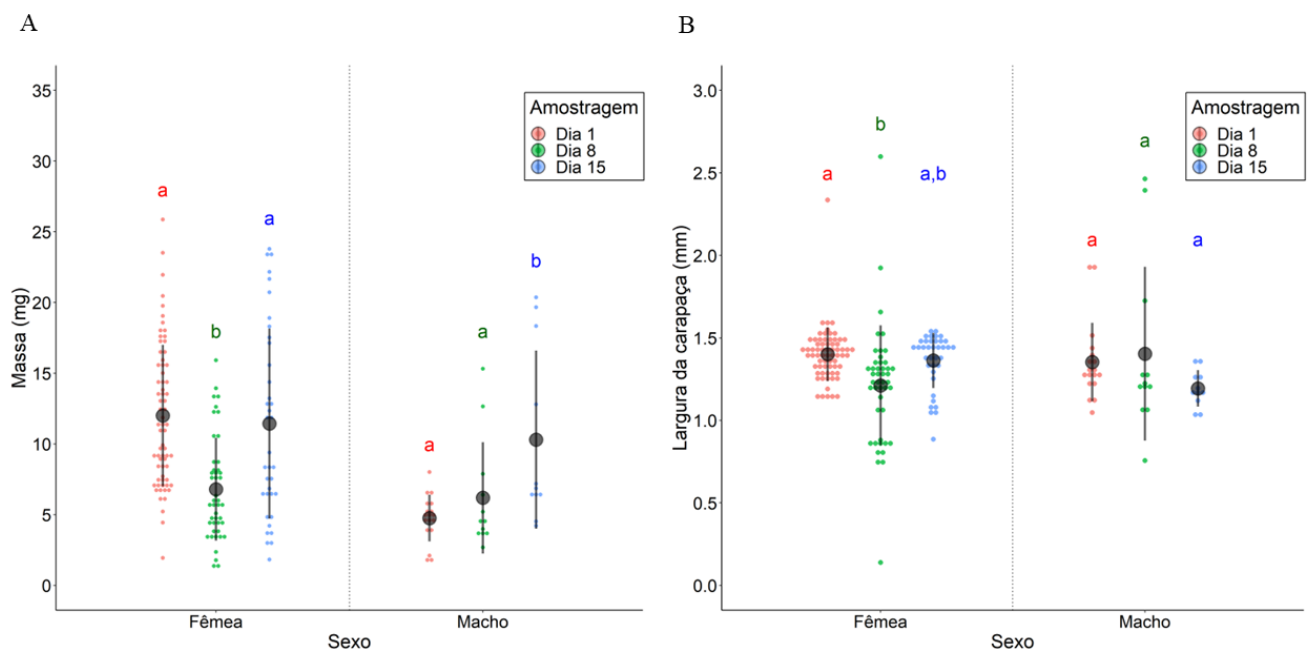


Figura 1. Diferença na massa (A) e na largura da carapaça (B) de machos e fêmeas entre os períodos da estação reprodutiva. Os pontos e as barras pretas representam a média e o desvio padrão, respectivamente. Os pontos coloridos representam os valores de cada amostragem. As letras descrevem os resultados do teste *post hoc*, nas quais letras iguais correspondem a $P > 0,05$ e letras diferentes a $P < 0,05$.

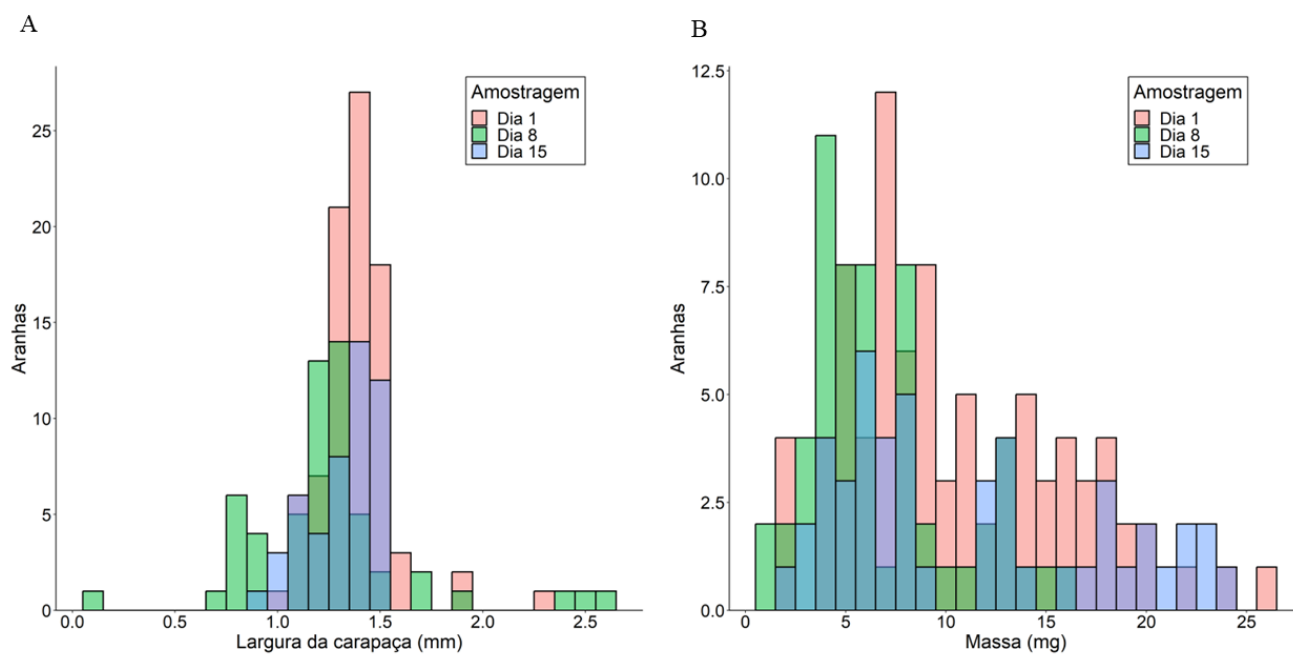


Figura 2. Distribuição da largura da carapaça e da massa das aranhas por período de amostragem (representados pelas cores diferentes nos gráficos).

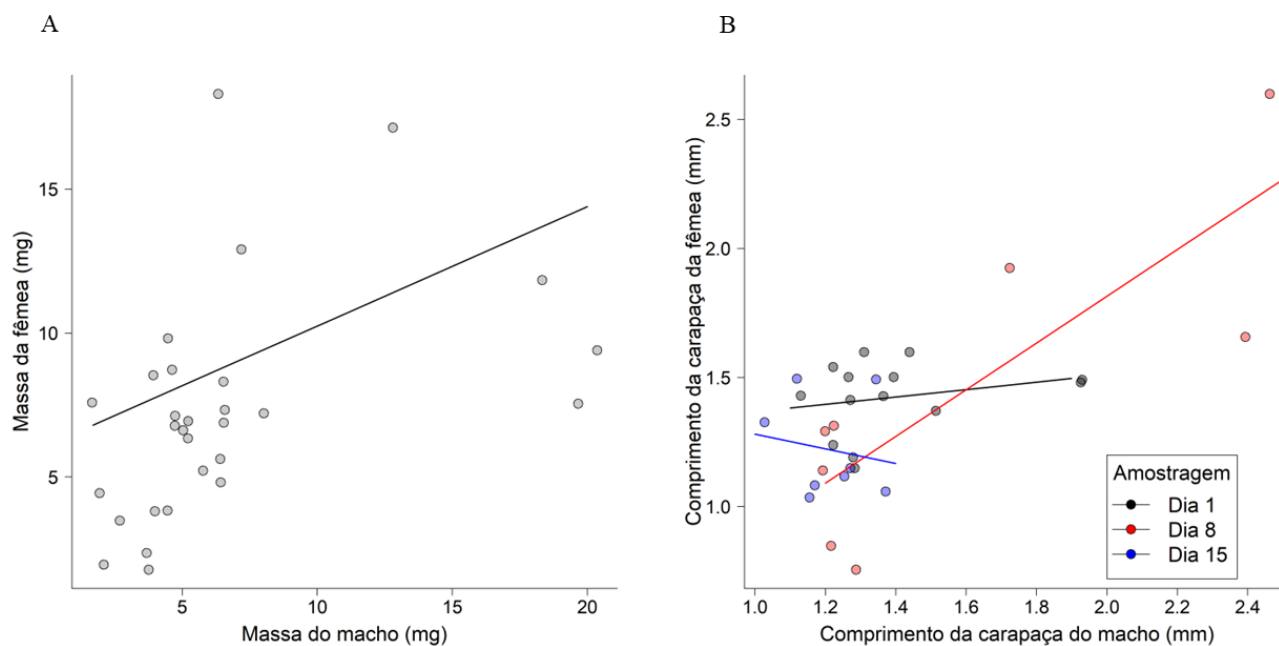


Figura 3. (A) Relação da massa do macho com a massa da fêmea ao longo da estação reprodutiva e (B) da largura da carapaça do macho e da fêmea por período da estação reprodutiva. Os pontos representam os valores da amostragem em A e as cores diferentes em B representam os valores de amostragem por período da estação reprodutiva.

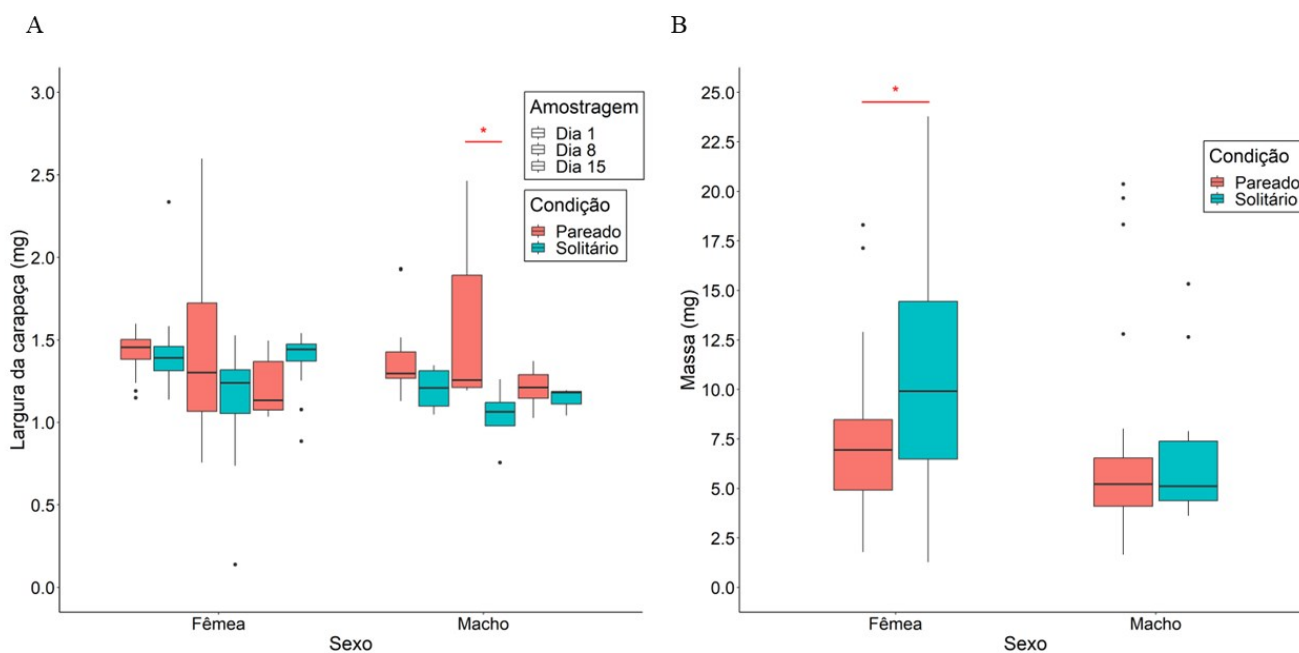


Figura 4. (A) Comparação da largura da carapaça de fêmeas e machos entre a condição dos indivíduos (pareado e solitário) e os períodos da estação reprodutiva e (B) da massa dos sexos pela condição. Os asteriscos (*) representam diferenças detectadas nos testes *post hoc*.

Referências

Aisenberg A (2009) Male performance and body size affect female re-mating occurrence in the orb-web spider *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae). *Science of Nature* 96:1127–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01701.x>

Aisenberg A, Barrantes G (2011) Sexual behavior, cannibalism, and mating plugs as sticky traps in the orb weaver spider *Leucauge argyra* (Tetragnathidae). *Naturwissenschaften* 98:605–613. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0807-y>

Aisenberg A, Barrantes G, Eberhard WG (2015) Hairy kisses: Tactile cheliceral courtship affects female mating decisions in *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:313–323. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1844-2>

Aisenberg A, Barrantes G, Eberhard WG (2015) Post-copulatory sexual selection in two tropical orb-weaving *Leucauge* spiders. In: Peretti AV, Aisenberg A (eds) *Cryptic female choice in arthropods*. Springer International Publishing, Cham, pp 79–108. https://doi.org/10.1007/978-3-319-17894-3_4

Andersson M (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press, New Jersey. <https://doi.org/10.1515/9780691207278>

Bank C, Hermisson J, Kirkpatrick M (2012) Can reinforcement complete speciation? *Evolution*: 66:229–239. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01423.x>

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*: 67:. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Beck MW, Connor EF (1992) Factors affecting the reproductive success of the crab spider *Misumenoides formosipes*: The covariance between juvenile and adult traits. *Journal of Arachnology*: 92:287–295. <https://doi.org/10.1007/BF00317377>

Bolnick DI, Kirkpatrick M (2012) The relationship between intraspecific assortative mating and reproductive isolation between divergent populations. *Current Zoology*: 58:484–492. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.3.484>

Bowden JJ, Høye TT, Buddle CM (2013) Fecundity and sexual size dimorphism of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) along an elevational gradient in the Arctic. *Polar Biology*: 36:831–836. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1308-6>

Brown CA, Sanford BM, Swerdon RR (2003) Clutch size and offspring size in the wolf spider *Pirata sedentarius* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*: 31:285–296. <https://doi.org/10.1636/m01-62>

Brown WD (1993) The cause of size-assortative mating in the leaf beetle *Trirhabda canadensis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*: 33:151–157. <https://doi.org/10.1007/BF00216595>

Comeault AA, Matute DR (2016) Reinforcement's incidental effects on reproductive isolation between conspecifics. *Current Zoology*: 62:135–143. <https://doi.org/10.1093/cz/zow002>

Coutinho LM (2024) Cerrado. In: *Ecologia USP*. https://ecologia.ib.usp.br/cerrado/aspectos_clima.htm. Accessed 28 Jun 2024.

Crespi BJ (1989) Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*: 38:980–1000. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80138-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80138-1)

Danielson-François A, Fetterer CA, Smallwood PD (2002) Body condition and mate choice in *Tetragnatha elongata* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*: 30:20–30. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2002\)030\[0020:BCAMCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2002)030[0020:BCAMCI]2.0.CO;2)

Eberhard WG, Bernhard A, Huber, et al (1998) Courtship, copulation, and sperm transfer in *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae) with implications for higher classification. *Journal of Arachnology* 26:342–368.

Foelix RF (2011) *Biology of spiders*, 3rd ed. Oxford University Press, Oxford; New York.

Foellmer MW, Moya-Laraño J (2007) Sexual size dimorphism in spiders: Patterns and processes. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T (eds) *Sex, size and gender roles*, 1st ed. Oxford University Press, Oxford, pp 71–82. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199208784.003.0008>

Fox CW, Czesak ME (2000) Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology*: 45:341–369. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.341>

Fox J, Weisberg S (2019) *An R companion to applied regression*, 3rd ed. Sage, Thousand Oaks, CA.

Gonzaga M, Quero A, Rios Moura R, et al (2007) Ecologia e comportamento de aranhas. In: *Ecologia e comportamento de aranhas*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp 221–241.

Gonzaga MO, Teixeira Pêgo P, Meira FA, et al (2015) Changes to web architecture of *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae) induced by the parasitoid *Hymenoepimecis jordanensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Behaviour*: 152:181–193. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003238>

González-Pisani X, Greco LL (2014) Comparative reproductive effort and fecundity in the spider crabs, *Leurocyclus tuberculatus* and *Libinia spinosa* (Majoidea, Brachyura). *Zoological Science*: 31:244–250. <https://doi.org/10.2108/zs130089>

Hartig F (2022) DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models.

Head G (1995) Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (Class Araneae). *Evolution*: 49:776. <https://doi.org/10.2307/2410330>

Hoefler CD (2007) Male mate choice and size-assortative pairing in a jumping spider, *Phidippus clarus*. *Animal Behaviour*: 73:943–954. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.017>

Honěk A (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos*: 66:483. <https://doi.org/10.2307/3544943>

Hormiga G, Scharff N, Coddington JA (2000) The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in orb-weaving spiders (Araneae, Orbiculariae). *Systematic Biology*: 49:435–462. <https://doi.org/10.1080/10635159950127330>

Janicke T, Marie-Orleach L, Aubier TG, et al (2019) Assortative mating in animals and its role for speciation. *The American Naturalist*: 194:865–875. <https://doi.org/10.1086/705825>

Jennions MD, Moller AP, Petrie M (2001) Sexually selected traits and adult survival: A meta-analysis. *The Quarterly Review of Biology*: 76:3–36. <https://doi.org/10.1086/393743>

Johannesson K, Rolan-Alvarez E, Ekendahl A (1995) Incipient reproductive isolation between two sympatric morphs of the intertidal snail *Littorina saxatilis*. *Evolution*: 49:1180. <https://doi.org/10.2307/2410443>

Kessler A (1971) Relation between egg production and food consumption in species of the genus *Pardosa* (Lycosidae, Araneae) under experimental conditions of food-abundance and food-shortage. *Oecologia*: 8:93–109. <https://doi.org/10.1007/BF00345629>

Kirkpatrick M, Ravigné V (2002) Speciation by natural and sexual selection: Models and experiments. *The American Naturalist*: 159–S35. <https://doi.org/10.1086/338370>

Koltz AM, Wright JP (2020) Impacts of female body size on cannibalism and juvenile abundance in a dominant arctic spider. *Journal of Animal Ecology*: 89:1788–1798. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13230>

Kondrashov AS, Shpak M (1998) On the origin of species by means of assortative mating. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265:2273–2278. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0570>

Masumoto T (1999) Size assortative mating and reproductive success of the funnel-web spider, *Agelena limbata* (Araneae; Agelenidae). *Journal of Insect Behavior* 12:353–361. <https://doi.org/10.1023/A:1020891522460>

McLean CJ, Garwood RJ, Brassey CA (2018) Sexual dimorphism in the arachnid orders. *PeerJ* 6. <https://doi.org/10.7717/peerj.5751>

Miyashita T (1994) Size-related mating and mate guarding in the orb-web spider *Nephila clavata* (Araneae, Araneidae). *Journal of Insect Behavior* 7:289–296. <https://doi.org/10.1007/BF01989736>

Moura RR, Gonzaga MO (2017) Temporal variation in size-assortative mating and male mate choice in a spider with amphisexual care. *Scientific Nature* 104:28. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1448-6>

Moura RR, Gonzaga MO, Pinto NS, et al (2021) Assortative mating in space and time: patterns and biases. *Ecology Letters* 24:1089–1102. <https://doi.org/10.1111/ele.13690>

Persons MH, Uetz GW (2005) Sexual cannibalism and mate choice decisions in wolf spiders: influence of male size and secondary sexual characters. *Animal Behaviour* 69:83–94. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.12.030>

Pollo P, Muniz DG, Santos ESA (2019) Be prudent if it fits you well: male mate choice depends on male size in a golden orb-weaver spider. *Animal Behaviour* 156:11–20. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.030>

Prenter J, Elwood RW, Montgomery IW (2003) Mate guarding, competition and variation in size in male orb-web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour* 66:1053–1058. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2266>

R Development Core Team (2023) R: A language and environment for statistical computing.

Revelle W (2024) psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research. Northwestern University, Evanston, Illinois. R package version 2.4.6. <https://CRAN.R-project.org/package=psych>

Ridley M (1983) The explanation of organic diversity: The comparative method and adaptations for mating. Clarendon Press, Oxford.

Schäfer MA, Uhl G (2005) Sequential mate encounters: female but not male body size influences female remating behavior. *Behavioral Ecology* 16:461–466. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari013>

Schütz D, Taborsky M (2011) Sexual selection in the water spider: female choice and male-male competition. *Ethology* 117:1101–1110. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01965.x>

Segura-Hernández L, Aisenberg A, Vargas E, et al (2020) Tuning in to the male: evidence contradicting sexually antagonistic coevolution models of sexual selection in *Leucauge mariana* (Araneae Tetragnathidae). *Ethology Ecology & Evolution* 32:175–189. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1682058>

Simpson MR (1993) Reproduction in two species of arctic arachnids, *Pardosa glacialis* and *Alopecosa hirtipes*. *Canadian Journal of Zoology* 71:451–457. <https://doi.org/10.1139/z93-065>

Singer F, Riechert SE (1995) Mating system and mating success of the desert spider *Agelenopsis aperta*. *The Journal of Arachnology* 23:313–322. <https://doi.org/10.1007/BF00167792>

Smith MD, Brockmann HJ (2014) The evolution and maintenance of sexual size dimorphism in horseshoe crabs: an evaluation of six functional hypotheses. *Animal Behaviour* 96:127–139. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.08.005>

Spence JR, Zimmermann M, Wojcicki JP (1996) Effects of food limitation and sexual cannibalism on reproductive output of the nursery web spider *Dolomedes triton* (Araneae: Pisauridae). *Oikos* 75:373. <https://doi.org/10.2307/3545877>