



INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA  
TECNOLOGIA GOIANO – IF GOIANO - CÂMPUS RIO  
VERDE PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

**A GUERRA DOS SEXOS: DOS CONFLITOS SEXUAIS À EVOLUÇÃO DO  
CANIBALISMO SEXUAL PRÉ-COPULATÓRIO EM ARANHAS.**

Autor: Alisson Montanheiro Valentim

Orientador: Prof. Dr. Matheus de Souza Lima Ribeiro

Co-orientador: Dr. Alessandro Ribeiro de Moraes

Co-orientador: Dr. Iderval da Silva Junior Sobrinho

**RIO VERDE-GO**

**Março – 2019**



INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA  
TECNOLOGIA GOIANO – IF GOIANO - CÂMPUS RIO  
VERDE PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

**A GUERRA DOS SEXOS: DOS CONFLITOS SEXUAIS À EVOLUÇÃO DO  
CANIBALISMO SEXUAL PRÉ-COPULATÓRIO EM ARANHAS.**

Dissertação apresentada ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano - Câmpus Rio Verde, como parte das exigências para o título de Mestre, do Programa de Pós-Graduação – *Stricto sensu* em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Matheus de Souza Lima Ribeiro

Co-orientador: Dr. Alessandro Ribeiro de Moraes

Co-orientador: Dr. Iderval da Silva Junior Sobrinho

Mestrando: Alisson Montanheiro Valentim

**RIO VERDE-GO**

**Março – 2019**

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP  
Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
**Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano**

M155g Montanheiro Valentim, Alisson  
A guerra dos sexos: dos conflitos sexuais à evolução do canibalismo sexual pré-copulatório em aranhas / Alisson Montanheiro Valentim; orientador Matheus de Souza Lima Ribeiro; co-orientador Iderval da Silva Junior Sobrinho. -- Rio Verde, 2019.  
60 p.

Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Conservação) -- Instituto Federal Goiano, Campus Rio Verde, 2019.

1. Dolomedes triton. 2. Modelos Baseados em Indivíduos. 3. Comportamento reprodutivo de aranhas. 4. Dinâmica comportamental. I. de Souza Lima Ribeiro, Matheus, orient. II. da Silva Junior Sobrinho, Iderval, co-orient. III. Título.

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO**

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610/98, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, a disponibilizar gratuitamente o documento no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, em formato digital para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

**Identificação da Produção Técnico-Científica**

- |  |   |
|--|---|
| <input type="checkbox"/> Tese  | <input type="checkbox"/> Artigo Científico              |
| <input checked="" type="checkbox"/> Dissertação                      | <input type="checkbox"/> Capítulo de Livro              |
| <input type="checkbox"/> Monografia – Especialização                 | <input type="checkbox"/> Livro                          |
| <input type="checkbox"/> TCC - Graduação                             | <input type="checkbox"/> Trabalho Apresentado em Evento |
| <input type="checkbox"/> Produto Técnico e Educacional - Tipo: _____ |   |

Nome Completo do Autor: Alisson Montanheiro Valentim

Matrícula: 2017102310840024

Título do Trabalho: A GUERRA DOS SEXOS: DOS CONFLITOS SEXUAIS À EVOLUÇÃO DO CANIBALISMO SEXUAL PRÉ-COPULATÓRIO EM ARANHAS.

**Restrições de Acesso ao Documento**

Documento confidencial:  Não  Sim, justifique: \_\_\_\_\_

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano: 21/05/2019

O documento está sujeito a registro de patente?  Sim  Não

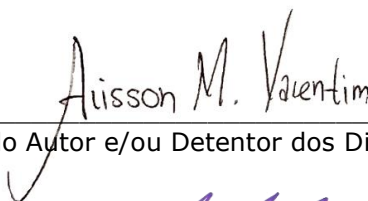
O documento pode vir a ser publicado como livro?  Sim  Não

**DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA**

O/A referido/a autor/a declara que:

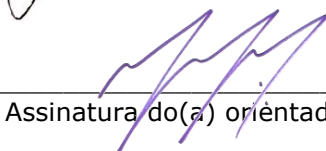
- o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;
- obteve autorização de quaisquer materiais inclusos no documento do qual não detém os direitos de autor/a, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;
- cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

Rio Verde, 23/05/2019.  
Local Data



Assinatura do Autor e/ou Detentor dos Direitos Autorais

Ciente e de acordo:



Assinatura do(a) orientador(a)

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
GOIANO – CAMPUS RIO VERDE  
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA E INOVAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E  
CONSERVAÇÃO


A GUERRA DOS SEXOS: DOS CONFLITOS SEXUAIS À  
EVOLUÇÃO DO CANIBALISMO SEXUAL PRÉ-  
COPULATÓRIO EM ARANHAS

Autor: Alisson Montanheiro Valentim  
Orientador: Matheus de Souza Lima Ribeiro

*TITULAÇÃO:* Mestre em Biodiversidade e Conservação – Área de  
concentração Conservação dos Recursos Naturais.

APROVADA em 22 de março de 2019.

  
Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Luciana Cristina Vitorino  
*Avaliadora interna*  
IF Goiano / Rio Verde

  
Dr. Frederico Augusto Martins Valtuille  
Faleiro  
*Avaliador externo*  
UFG / Goiânia

  
Prof. Dr. Matheus de Souza Lima Ribeiro  
*Presidente da Banca*  
UFJ / Jataí

*Aos meus pais pelo apoio inestimável que me proporcionaram chegar até aqui...*

*Principalmente à minha mãe.*

## AGRADECIMENTOS

O mundo mudou, posso senti-lo na água, posso senti-lo na terra, posso sentir o cheiro no ar... Muito do que havia está perdido, pois nenhum dos que se lembra, está vivo. Ondas de um poder a muito esquecido estão de volta à direita de todo o mundo... Por isso mesmo que, a todos que permaneceram ao meu lado, aqueles que continuam a lutar nestes tempos atuais, lhes devo meus sinceros agradecimentos e devoção a nossa resistência. Primeiramente agradeço aos meus pais que nunca deixaram de apoiar minhas decisões. Entendo o quanto deve ser difícil deixar um filho desbravar seus caminhos sozinho. Por isso, os agradeço muito pelo amor incondicional e pela confiança. Agradeço principalmente à minha mãe que mesmo em seu estado de saúde nunca deixou de cuidar de mim. Nos últimos dias da minha escrita ela pensava mais se eu estava dormindo ou comendo do que a própria saúde. Obrigado mesmo mãe. Te amo muito.

Em segundo lugar, devo muito aos meus orientadores Matheus e Iderval. Devo lhes dizer, eles me suportaram muito! Eu sei o quanto é difícil trabalhar comigo. Já convivo comigo mesmo a 29 anos, sei muito bem do que estou falando. E mesmo sendo difícil assim eles continuaram a acreditando em mim. Digo com certeza que são os melhores professores que conheci durante meu período de graduação. O Matheus sempre soube traduzir absolutamente tudo o que queria testar no nosso modelo, ele basicamente transforma qualquer sistema biológico em códigos matemáticos e operacionais no computador. O Iderval de outra forma sempre tem uma referência para quase tudo o que eu conheço dentro da biologia. Além de ótimos profissionais que contribuíram muito para este trabalho acontecer, são pessoas excelentes. Tenho orgulho de lhes chamar de amigos e alegria por todo esse tempo trabalhando juntos. Por isso, muito obrigado por fazerem uma enorme diferença na minha vida. E que nosso time continue juntos nos próximos trabalhos.

Outro professor que devo mencionar é Alessandro. O orientador de quase todos os frequentadores do Laboratório de Biologia Animal do IFGoiano. Portanto, sua reputação já o precede. De fato, um excelente professor e excelente pessoa. Sempre acrescentou algo aos meus conhecimentos sobre o comportamento animal. Sou muito agradecido pelos bons conselhos. E é claro à todos os meus colegas de luta do LABAN, os quais marcaram muito minha vida no IFGoiano. Acho que eles nem sabem o quanto me ajudaram a continuar persistente neste programa de mestrado. Eles não precisavam fazer nada, apenas ter a companhia deles no laboratório já me fazia ter certeza que estava no caminho certo. Como o Alessandro sempre dizia, “mesmo que não precise, venha ao laboratório... às vezes pode ter alguém aqui que possa mudar a sua visão sobre seu próprio trabalho”. À todos do LABAN, mantenham-se fortes e unidos nestes tempos tenebrosos, pois o que mais aprendi neste mestrado foi o valor da amizade e não lutar sozinho.

## Sumário

<b>RESUMO</b> .....	6
<b>ABSTRACT</b> .....	7
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	8
<i>Canibalismo sexual pós-copulatório</i> .....	9
<i>Canibalismo sexual pré-copulatório</i> .....	11
<b>BIOLOGIA DA ESPÉCIE <i>DOLOMEDES TRITON</i></b> .....	18
<i>Habitat e hábitos alimentares</i> .....	19
<i>Ciclo de vida e fenologia</i> .....	20
<i>Reprodução</i> .....	21
<i>Distribuição geográfica e padrão de dispersão</i> .....	23
<b>INDIVIDUAL BASED-MODEL E SEU DIFERENCIAL NOS MODELOS BIOLÓGICOS</b> ...	23
<b>OBJETIVO</b> .....	25
<b>METODOLOGIA</b> .....	26
<i>Modelo demográfico</i> .....	26
<i>Hipóteses-Cenários e previsões do modelo</i> .....	30
<b>RESULTADOS</b> .....	37
<i>Médias de tamanho corporal ao longo das gerações</i> .....	37
<i>Médias de latências ao longo das gerações</i> .....	40
<i>Valor adaptativo médio ao longo das gerações</i> .....	43
<i>Taxa de canibalismo e de acasalamento</i> .....	46
<b>DISCUSSÃO</b> .....	48
<i>Os conflitos sexuais influenciam nos tamanhos corporais e latência dos indivíduos?</i> .....	48
<i>Os conflitos sexuais modificam a pressão seletiva sobre o CS-PRE?</i> .....	50
<i>A evolução do CS-PRE é influenciada pelos conflitos sexuais?</i> .....	51
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	53



## RESUMO

As aranhas são conhecidas por possuírem um relacionamento entre machos e fêmeas não tão harmônico. A reprodução pode ser um risco para os machos. Para as fêmeas, a reprodução pode significar refeição fácil. Do lado dos machos, seus interesses são sobreviver e conseguir uma cópula. As fêmeas por sua vez querem a melhor qualidade e viabilidade da sua prole. Neste contexto de conflitos sexuais, o canibalismo aparece como o resultado mais extremo do choque de interesses entre machos e fêmeas. Nós discutimos aqui, o quanto estes conflitos podem ter influenciado na estabilização do comportamento agressivo nas populações de aranhas, como um enfoque maior na espécie *Dolomedes triton*. Testamos esta influência com um modelo demográfico baseado em indivíduos (IBM), simulando virtualmente a dinâmica reprodutiva da *D. triton* com diversos cenários em que podem influenciar a frequência do canibalismo pré-copulatório desta espécie. A espécie alvo é bastante conhecida por canibalizar um macho cortejante antes mesmo da cópula acontecer. Acabando ali com o sucesso reprodutivo e acarretando custos aos fitness não somente para os machos como também para as fêmeas. A frequência do canibalismo sexual dessa espécie pode estar associada não somente com o nível de agressividade da fêmea, mas também com a interação entre o fenótipo agressivo do macho e suas estratégias para evitar o canibalismo. Os machos de várias espécies de aranhas são conhecidos por possuírem estratégias reprodutivas que diminuem a taxa de canibalismo e/ou aumente sua sobrevivência. Portanto, diferentemente da grande parte dos trabalhos com canibalismo sexual, nosso modelo está considerando o quanto os machos e suas interações com as fêmeas afetam a dinâmica evolutiva e populacional do comportamento ao longo das gerações.

**PALAVRAS CHAVE:** *Dolomedes triton*; Modelos Baseados em Indivíduos; Comportamento reprodutivo de aranhas; Dinâmica comportamental.

## ABSTRACT

Spiders are known to have a relationship between males and females not so harmonic. Reproduction can be a risk for males. For females, reproduction can mean easy meal. On the males side, their interests are to survive and get a copulation. Females in turn want the best quality and viability of their offspring. In this context of sexual conflicts, cannibalism appears as the most extreme result of the clash of interests between males and females. We discuss here how much these conflicts may have influenced the stabilization of aggressive behavior in spider populations as a major focus on *Dolomedes triton* species. We tested this influence with an individual-based demographic model (IBM), simulating virtually the reproductive dynamics of *D. triton* with several scenarios in which they may influence the frequency of pre-copulatory cannibalism of this species. The target species is well known for cannibalizing a courting male even before the copulation takes place. It ends there with reproductive success and brings costs to fitness not only for males but also for females. The frequency of sexual cannibalism of this species may be associated not only with the level of aggressiveness of the female, but also with the interaction between the aggressive male phenotype and its strategies to avoid cannibalism. Males of various species of spiders are known to have reproductive strategies that decrease the rate of cannibalism and/or increase their survival. Therefore, unlike most of the work on sexual cannibalism, our model is considering how much males and their interactions with females affect the evolutionary and population dynamics of behavior over generations.

**KEY WORDS:** *Dolomedes triton*; Models Based on Individuals; Reproductive behavior of spiders; Behavioral dynamics.

## INTRODUÇÃO

O canibalismo sexual tem intrigado os cientistas por décadas e talvez até por séculos, tanto que vem sendo descrito desde os estudos de Darwin (1871). Em uma das obras de Darwin, *Sexual Selection and the Descent of Man*, é relatado um caso de canibalismo de uma aranha da espécie *Theridion lineatum* em que seus colegas naturalistas Blackwall e De Geer observaram uma fêmea envolvendo um macho em sua teia e em seguida o devorando. Tal fato deixa De Geer horrorizado e indignado, como é relatado por Blackwall. Portanto, até este período o canibalismo sexual era ainda pouco observado, mas já despertava a curiosidade dos estudiosos. Desde então, o interesse sobre o assunto vem aumentando, sendo o foco dos estudos em diversos grupos de Artrópodes, principalmente nos últimos 30 anos (Polis, 1981; Buskirk, 1983; Elgar e Crespi, 1992; Johns e Maxwell, 1997; Prenter et al., 2004, Boisseau et al. 2016).

Em aranhas é comum a ameaça de predação vir de indivíduos coespecíficos, principalmente da fêmea em relação aos machos. Em muitas espécies de aranhas, o macho é um item de presa comum entre as fêmeas (Zimmermann e Spence, 1989). O canibalismo sexual tem sido observado em pelo menos 30 espécies, incluindo membros de todas as ordens de aracnídeos e três ordens de insetos (Polis, 1981). Conceitualmente, o canibalismo sexual é o comportamento em que uma fêmea de determinada espécie animal preda um macho que poderia ser um potencial parceiro de cópula (Prenter et al., 2004). O caso contrário em que machos predam fêmeas no momento da cópula, mesmo que raro, ainda pode ser encontrado em algumas espécies (citação). O canibalismo sexual ainda pode ser dividido em outras categorias, como canibalismo sexual pré-copulatório (antes da cópula), pós-copulatório (depois da cópula) e ainda pode acontecer durante a cópula (Elgar e Crespi, 1992). A explicação mais comum para o canibalismo sexual considera apenas dimorfismo sexual de aranhas, considerando, especialmente, a diferença de tamanho que existe entre fêmeas e machos. A diferença de tamanho a favor da fêmea faz com que elas ataquem os machos e os reconheçam como presas. Dessa forma, os machos não passam de mais uma presa para a fêmea, com os quais eventualmente se acasalam. Entretanto, como o canibalismo sexual pode ocorrer antes, durante ou depois da cópula, o momento do consumo do macho em relação ao acasalamento é crítico para entender os custos e benefícios no valor adaptativo (*fitness*) de machos e fêmeas, assim como a intensidade e direção da seleção em atributos masculinos (Newman & Elgar 1991). Portanto, para cada tipo de canibalismo existe um conjunto de explicações que os diferem quanto ao porquê de serem encontrados em determinada espécie, assim como diferem quanto às estratégias de acasalamento das espécies.

### *Canibalismo sexual pós-copulatório*

No canibalismo pós-copulatório (CS-POS), o macho pode representar um valor nutricional complementar para a fêmea compor sua prole (Elgar e Schneider, 2004), ou seja, o consumo do macho pode ter uma resposta positiva no aumento da fertilidade da fêmea. O benefício para as fêmeas que mostram este tipo de comportamento é, portanto, aumentar a viabilidade e produção dos seus ovos. O consumo do macho pode representar não somente um ganho de fertilidade para a fêmea, mas também uma forma da fêmea compensar os custos relacionados ao seu desenvolvimento e segurança. A cópula em si representa um custo para a fêmea por passar muito tempo em um mesmo local exposta a predadores e inerte, perdendo oportunidades de forrageamento. O macho representa uma oportunidade acessível e sem muito esforço da fêmea para compensar tais custos. Na espécie *Latrodectus geometricus*, por exemplo, os machos acoplam às fêmeas pelos órgãos copuladores, de forma que, quando tentam se separar, o órgão copulador do macho se quebra podendo leva-lo à morte por hemorragia (Segoli et al., 2008). Após a cópula, a fêmea, sem esforço algum, já possui uma presa em sua teia, é o macho agora morto ou próximo da morte. Este é um padrão bem recorrente em espécies que exibem o CS-POS, o bulbo ou embolo do pedipalpo dos machos se lesiona ou se quebra totalmente, tornando-se inutilizável para se reproduzir novamente (Foelix, et al. 2011). Dessa forma, quando o canibalismo ocorre após o acasalamento, os machos são improváveis ou incapazes de se acasarem múltiplas vezes (Persons & Uetz, 2005). Por outro lado, as fêmeas podem se acasalar múltiplas vezes, levando assim a um sistema de acasalamento poliândrico (Elias, et al., 2011). Isto ainda pode variar, dependendo da espécie as fêmeas que acasalam e em seguida canibalizam um macho, são menos receptivas para outros acasalamentos (Snow e Andrade, 2004).

O canibalismo sexual pós-copulatório pode ter um efeito mínimo na seleção de ornamentos masculinos (Persons e Uetz, 2005). Neste caso a escolha da fêmea não está necessariamente relacionada a caracteres morfológicos visíveis, a seleção sexual é indireta e críptica. Em algumas espécies pode existir uma seleção sexual indireta das fêmeas, em que machos se engajam em uma intensa competição espermática e de guarda da fêmea (Prenter et al., 2006; Schneider et al., 2006). Em seu estudo com *Argiope bruennichi*, Schneider et al. (2006) demonstra que as fêmeas podem ainda escolher qual esperma de qual macho que copulou irá ser usado (escolha críptica da fêmea) para a fertilização de seus ovos. Podendo ainda canibalizar um macho durante a cópula caso já tiver sido inseminada anteriormente por outro. O tamanho do macho pode ser um fator de preferência das fêmeas, que decidem com quais machos irão acasalar e quais irão canibalizar após a cópula. De forma geral, as fêmeas que exibem CS-POS atacam mais frequentemente os machos maiores, por resultarem em um maior acréscimo da fertilidade feminina (Schneider e Elgar, 2001, Foellmer e Fairbairn 2003, 2004). Em *Argiope keyserlingi*, as fêmeas demoram mais para atacar machos menores depois da

cópula (Elgar et al., 2000). Dessa forma, os machos menores possuem um sucesso reprodutivo maior. Porém, isto não quer dizer que machos menores possuem uma maior capacidade física de fugir do canibalismo (Elgar et al. 2000), apenas possuem uma preferência maior para se acasalar com as fêmeas.

Quando não existe nenhuma relação de tamanho, massa ou escolha críptica da fêmea, o tempo da cópula é o fator determinante no CS-POS dessa espécie. Já que o canibalismo acontece depois da cópula, quanto mais o macho demora engajado em uma cópula, maior seu risco de ser canibalizado (Boisseau et al., 2016). Por outro lado, maior também será a chance de paternidade, garantindo que mais espermatozoides sejam inoculados na fêmea. Em algumas espécies os machos podem tentar inserir ambos pedipalpos na fêmea durante a cópula para aumentar essa quantidade de espermatozoides, porém pouquíssimos machos sobrevivem a uma segunda inserção de pedipalpo (Snow e Andrade, 2004; Schneider et al., 2006). Portanto, segundo Schneider et al. (2006), a regulação de um tempo ótimo de cópula é extremamente importante entre garantir a paternidade e evitar o canibalismo. Dessa forma, um possível viés de vantagem de *fitness* para os machos no CS-POS é a certeza da paternidade da prole, que pode chegar a casos mais extremos quando o macho se auto sacrifica. Se entregar à fêmea após a cópula, sem qualquer resistência ao canibalismo (Andrade, 1996), aumentaria sua certeza de ser o pai da próxima prole.

Porém, este não é o único caso encontrado em que o macho tenta elevar seu sucesso reprodutivo ao máximo para contrabalancear com o canibalismo sexual pós-copulatório. Um bom exemplo disto é o comportamento de guarda de parceira (*mate guarding*) da espécie *Nephila fenestrata*, em que os machos se mantêm por horas acoplados às fêmeas, impedindo que outros machos tenham a mesma oportunidade de copular (Fromhage e Schneider, 2004). No trabalho de Fromhage e Schneider (2005), os autores chegaram à conclusão de que a guarda da parceira não foi traduzido significativamente em certeza de paternidade, por outro lado o sucesso reprodutivo do macho foi diretamente correlacionado com o acasalamento oportunista. Os machos que abordaram uma fêmea enquanto se alimentavam de uma mosca conseguiram obter sucesso na cópula, inclusive sem ser canibalizados após a cópula. Ou seja, nessa espécie os machos se aproveitam de fêmeas que estão ocupadas se alimentando para aumentar sua chance de sobrevivência ao canibalismo e ainda evitar que outros machos se aproximem com a guarda da parceira. Além disto tudo, os machos de *Nephila fenestrata* ainda deixam uma espécie de tampão (feito do seu próprio embolo quebrado) na entrada do epígino da fêmea, impedindo que outros machos consigam fertilizar a fêmea (Fromhage e Schneider, 2006). O tampão copulatório (*Mating plug*) é uma estratégia comum entre várias espécies animais, sobretudo em aranhas, em que os machos possuem uma intensa competição espermática (Schneider, 2006; Nessler et al., 2006). Em outras espécies de aranhas não necessariamente o tampão

pode ser feito pela quebra do órgão copulatório do macho. Em vez disso, podem ser feitos por uma secreção expelidas por glândulas presentes nos pedipalpos dos machos (Suhm et al., 1996). Ainda existe outra forma de tampão copulatório em que, intrigantemente, o macho usa seu corpo inteiro para obstruir a entrada do epígeno da fêmea, o qual permanece inteiramente acoplado a ela depois de sua morte espontânea (através de reações fisiológicas naturais do macho) sem qualquer interferência da fêmea (Foellmer e Fairbairn, 2003).

Em suma, os interesses da fêmea no CS-POS circundam a viabilidade da prole e a sua fertilidade, enquanto que para os machos a certeza de paternidade e de cópula são seus maiores interesses. Estes conflitos de interesses entre machos e fêmeas (conflitos sexuais) foram talvez o que fixou evolutivamente o canibalismo nas gerações ao longo do tempo evolutivo. Ou pelo menos desencadeou o comportamento nas populações de aranhas. As desvantagens do canibalismo sendo equilibrado pelas suas vantagens permitiram que o comportamento evoluísse até as espécies atuais. Alguns autores ainda enfatizam que o canibalismo sexual é o ápice ou a consequência extrema da expressão dos conflitos sexuais entre machos e fêmeas (Jhons e Maxwell, 1997; Elgar e Crespi, 1992), que leva às últimas consequências como o auto sacrifício dos machos citado anteriormente. A pressão seletiva que a fêmea exerce sobre o macho, na forma de canibalismo sexual, faz com que apareçam repostas evolutivas extremas como estas nas espécies de aranhas. Por sua vez, as repostas dos machos (como o tampão copulatório) também exercem uma pressão sobre a fecundidade das fêmeas, que podem responder agressivamente com o canibalismo. Cria-se, assim, um ciclo antagonista de adaptações coevolutivas, como em um sistema de presa e predador, uma corrida armamentista em que cada sexo busca otimizar seus próprios interesses e *fitness*, que termina nos conflitos sexuais e consequentemente no canibalismo sexual. A seleção deve estabilizar naturalmente este comportamento nas populações de modo que chegue a um equilíbrio ótimo para ambos os sexos.

### *Canibalismo sexual pré-copulatório*

O canibalismo sexual pré-copulatório (CS-PRE) ou também chamado de canibalismo prematuro, é um peso ainda maior para os machos das espécies de aranhas, pois os machos são canibalizados antes mesmo de copularem. Enquanto o sucesso reprodutivo do macho é totalmente perdido no momento do canibalismo, a fêmea também perde uma oportunidade de reproduzir. Se ela irá se reproduzir em um outro momento, vai depender da sua motivação em predar ou copular com o novo macho. Por sua vez, esta motivação pode estar relacionada com a preferência da fêmea por determinada característica dos machos, ou seja, uma seleção sexual. Portanto, diferentemente do CS-POS, o canibalismo pré-copulatório pode atuar sim nos caracteres masculinos, tanto em ornamentos

morfológicos quanto nos fenótipos comportamentais (Persons & Uetz, 2005). Dessa forma, um dos interesses da fêmea e, conseqüente, benefício do CS-PRE, é a escolha de machos com maiores valores adaptativos (provavelmente aumentando a média de aptidão dos descendentes) e a rejeição de machos de baixo valor adaptativo (os quais sofrerão o canibalismo) (Hebets, 2003). A fêmea seleciona os machos que contribuirão com a qualidade da sua prole e não tanto com a quantidade. No cenário de CS-PRE, o consumo do macho nem sempre representa um ganho na fertilidade da fêmea (Johnson e Sih, 2005).

Determinadas características nos machos podem dar algum indicativo de alta qualidade para as fêmeas, as quais geralmente estão associadas ao cortejo. Um exemplo disto é o da aranha-lobo (*Schizocosa uetzi*), em que as fêmeas possuem um acasalamento preferencial pelos machos com padrões familiares de coloração (preta ou marrom) dos pares de pernas dianteiros (Hebets 2003). Ou seja, um acasalamento preferencial pelo igual, em que as fêmeas canibalizam os machos que possuem um padrão de sequência de cor das pernas diferente das delas. Aparentemente a maioria das aranhas-lobo macho possuem alguma ornamentação (tufos de cerdas e pigmentações diferentes) nas patas dianteiras que auxiliam na visualização e aceitação do cortejo (vibrações rítmicas) (Hebets e Uetz, 2000). Estas cerdas variam muito de espécie para espécie e quanto a preferência das fêmeas, principalmente no gênero *Schizocosa* (Hebets e Uetz, 2000). Na espécie *Schizocosa ocreata*, as fêmeas possuem uma preferência por tufos maiores que está relacionado com machos maiores, conseqüentemente as fêmeas estão também selecionando um tamanho corporal maior nos machos (Persons & Uetz, 2005). A aceitação do cortejo não é exclusivo das aranhas-lobo, a ação da seleção sexual sobre o cortejo é típico em aranhas que exibem o CS-PRE. Na espécie *redback spider* australiana (*Latrodectus hasselti*) as fêmeas canibalizam os machos que antes da cópula desempenharem um tempo de cortejo abaixo do esperado pela fêmea ( $\approx 100$ min) e geralmente copulam com os machos que atingem ou ultrapassam esse limite (Stoltz e Andrade, 2009).

A preferência por tamanho é mais evidente em espécies de aranhas que exibem o CS-PRE. Em *Dolomedes fimbriatus*, por exemplo, as fêmeas canibalizam machos menores antes da cópula e acasalam com machos maiores (Arnqvist, 1992). Da mesma forma na espécie *Araneus diadematus*, os machos maiores também são menos canibalizados. Apesar de que o comportamento de pseudocópula também influenciou significativamente no sucesso reprodutivo do macho dessa espécie, estimulando as fêmeas para se tornarem mais propícias ao acasalamento (Elgar e Nash, 1988). Ao que parece, um padrão para espécies com CS-PRE é que as fêmeas apresentam uma preferência por machos maiores. Apesar de que o maior tamanho do macho, em um cenário com canibalismo pré-copulatório, às vezes pode estar mais relacionado com a sua capacidade de escapar da fêmea (Arnqvist e Henriksson, 1997). Contrariando isto, as fêmeas de *Anelosimus studiosus* parecem possuir uma

preferência por machos menores, isto por causa de uma diferença de agressividade, machos menores são menos agressivos em suas abordagens e, portanto, mais aceitos pelas fêmeas (Pruit et al., 2011). Ainda existem espécies como a *Dolomedes triton* que aparentemente não exibe nenhum tipo de preferência de acasalamento relacionado ao tamanho, não existe nenhuma discriminação das fêmeas em atacar machos maiores ou menores (Johnson e Sih, 2005).

Diferentemente do CS-POS, em um sistema de acasalamento com canibalismo pré-copulatório, os machos possuem múltiplas oportunidades de cópula (Persons & Uetz, 2005). Criando um sistema reprodutivo poligínico, e muitas vezes as fêmeas que são monogâmicas (Elias, et al., 2011). Espécies de aranhas em que as fêmeas acasalam apenas uma vez pode ser uma estratégia relacionada ao cuidado parental (Wojcicki, 1992). Em muitas espécies de aranhas-lobo, o cuidado parental das fêmeas é mais estendido e elaborado em comparação a outras espécies de aranhas (Rovner et al., 1973). E as fêmeas podem se tornar bem mais agressivas e menos receptivas a novas cópulas após já terem copulado uma vez (Herberstein et al., 2002), aumentando assim a probabilidade de canibalismo do macho. Somado à virgindade da fêmea, a idade do sexo feminino também é um fator determinante na probabilidade de canibalismo, fêmeas mais velhas e já acasaladas possuem uma propensão ao CS-PRE muito maior do que fêmeas juvenis e virgens (Montraveta e Ortega, 1990; Kreiter et al., 2000). Por isso, em algumas espécies os machos podem coabitar com fêmeas ainda juvenis, esperando até se tornarem maduras reprodutivamente aumentando assim seu sucesso reprodutivo diminuindo as chances de serem canibalizados (Pruit et al., 2011). Em algumas espécies, esta estratégia pode resultar em algo inesperadamente negativo para o macho. Para a espécie *Dolomedes triton*, por exemplo, a coabitação de machos com fêmeas juvenis pode até lhes conferir alguma vantagem no aumento da sua sobrevivência e paternidade inicialmente, porém a longo prazo as fêmeas usam a coabitação como uma forma de “pista ambiental” da demografia dos machos em sua decisão se irão canibalizar os machos cortejantes ou não. Geralmente, fêmeas de *D. triton* que conviveram com machos durante sua fase juvenil possuem uma maior propensão em atacar os machos na fase adulta, isto porque a fêmea percebe o maior número de machos em sua área de vida e “decide” que o CS-PRE não teria um efeito tão negativo em sua fertilidade (Johnson, 2004).

A coabitação, com exceção do exemplo anterior, é uma estratégia geralmente bem-sucedida para que os machos consigam evitar o canibalismo pré-copulatório e aumentem sua taxa de paternidade (Jackson, 2007). Além desta, existem diversas outras estratégias que os machos usam para aumentar sua probabilidade de sobrevivência. Os machos podem evitar o canibalismo simplesmente evitando fêmeas mais agressivas, percebendo qualquer reação agressiva no início do cortejo ou até diferenciando quimicamente os hormônios das fêmeas mais ou menos agressivas. Em *Anelosimus studiosus*, as fêmeas possuem um polimorfismo do comportamento social (antissocial



solitária e social cooperativa) que é correlacionado com o comportamento agressivo (antissocial = agressivas; social = amenas) (Pruit e Riechert, 2009). Dessa forma, os machos que percebem o nível de agressividade da fêmea, ao abordá-la, podem aumentar sua chance de sobrevivência. Tal percepção, segundo os autores, pode ser por pistas químicas dos hormônios que as fêmeas deixam nas teias (Pruit e Riechert, 2009). Porém, os machos podem simplesmente evitar de abordarem fêmeas solitárias usando a estratégia de coabitação. Sinais químicos, como feromônios, são um fator importante na maioria dos cortejos em aranhas (Gaskett, 2006) e parecem ter uma grande importância também para os machos nos cenários com CS-PRE. Nas aranhas *redback* australianas (*Latrodectus hasselti*), os machos podem discriminar entre fêmeas virgens e que já acasalaram através de sinais químicos (Stoltz et al., 2007), o que lhes dão uma vantagem em sua sobrevivência já que fêmeas não virgens possuem uma maior propensão em canibalizá-los. Outro exemplo de uso de sinais químicos é o da espécie *Agelenopsis aperta*, em que os machos liberam um feromônio no ar através da vibração das suas patas no momento do cortejo, induzindo a fêmea cortejada para um estado de quiescência para, então, iniciar a cópula (Becker et al. 2005).

Outra estratégia interessante dos machos é fingir a sua própria morte, uma estratégia mais comum como anti-predador (conhecida como tanatose) também é usada no contexto copulatório. Em uma espécie de Lycosidae (*Pisaura mirabilis*), além de usar a tanatose, os machos carregam alguma presa em suas quelíceras para oferecer às fêmeas como presente nupcial (Bilde et al. 2006). Com uma mosca ou mariposa em sua boca, os machos ficam completamente imóveis, simulando estarem mortos, quando abordam uma fêmea. No momento que a fêmea começa a comer a presa, subitamente o macho “volta à vida” e rapidamente consegue copular com ela, escapando do canibalismo pré-copulatório. Os machos de *P. mirabilis* combinam duas estratégias diferentes (além do acasalamento oportunista), a tanatose e o presente nupcial, sendo esta última um tipo de estratégia muito comum entre os machos de aranhas para evitar de serem canibalizados (Bilde et al. 2007). Os presentes nupciais (*Nuptial Gifts*) são um tipo de acasalamento oportunista em que o macho se aproveita de uma oportunidade de cópula enquanto a fêmea está ocupada se alimentando, porém neste caso quem captura a presa é o próprio macho e a leva até a fêmea, fazendo parte da estratégia de cortejo da espécie (Vahed, 2007). Em alguns casos os presentes nupciais representam uma forma de esforço reprodutivo do macho positivamente correlacionado com a fertilidade da fêmea e o investimento na sua prole (Costa-Schmidt et al., 2008; Pereira, 2009). Neste caso o macho pode apenas oferecer os presentes nupciais a fêmea e não copular no mesmo momento (Costa-Schmidt et al., 2008).

Visto todos os exemplos anteriores, podemos concluir que os interesses dos machos em um cenário com CS-PRE é garantir a sua sobrevivência e aumentar a sua probabilidade de se acasalar. Sendo o canibalismo pré-copulatório um comportamento que quando acontece o macho não tem mais

uma chance de se acasalar, o comportamento poligínico dos machos é justificável. É uma forma de aumentar suas chances de ter um sucesso reprodutivo e todas as estratégias acima, para aumentar sua chance de sobrevivência, são para que este sucesso seja ainda maior. Em contrapartida, seguindo a mesma lógica dos conflitos sexuais usada no CS-POS, os interesses da fêmea neste cenário é aumentar o valor adaptativo da sua prole. Assim, o canibalismo pré-copulatório é uma forma de seleção sexual imediata e objetiva, ou seja, a pressão seletiva sobre os machos será sempre muito alta. Isto é o que mais o CS-PRE se difere do CS-POS, além de todas as diferenças estratégicas e de custos-benefícios mostradas na **Tabela 1**. Adicionalmente, o canibalismo sexual pré-copulatório pode ser também uma forma de mitigar os custos da competição intra-específica que a estratégia de coabitação dos machos impõe sobre as fêmeas (Moya-Laraño et al., 2003), podendo ser também uma forma de controle populacional dos machos (Zimmermann e Spence, 1992). Com uma maior competição por recursos devido ao maior número de indivíduos em sua área de vida, as fêmeas podem ter um déficit em sua taxa de forrageamento, atrasando seu desenvolvimento durante a fase juvenil. Como consequência, em sua fase adulta, as fêmeas podem se tornar mais agressivas e atacar os machos mais frequentemente, usando o CS-PRE como uma compensação nutricional ao seu atraso no desenvolvimento. Assim, as fêmeas com maior déficit nutricional (normalmente as de menor tamanho corporal) serão mais agressivas com os machos durante a reprodução.

*Tabela 1- Resumo das principais diferenças entre os dois tipos de canibalismo sexual*

Fatores	Canibalismo Pós-copulatório	Canibalismo Pré-copulatório
<b>Resposta Nutricional</b>	Majoritariamente representativa	Pouco ou nula
<b>Resposta à Fertilidade</b>	Maioria representativa	Pouco* ou nula
<b>Sistema de acasalamento</b>	Maioria Poliândrico	Maioria Poligínico
<b>Escolha da fêmea</b>	Indireta ou Escolha críptica da fêmea	Direta: Tamanho, ornamentos, cortejo e etc. Indireta*
<b>Estratégia do macho</b>	Guarda da fêmea	Presentes nupciais e Percepção química
<b>Interesses Macho/Fêmea</b>	Certeza de Paternidade/Produção de prole	Certeza de cópula/Qualidade da prole
<b>Hipótese(s)</b>	Compensação à fertilidade da fêmea	Forrageamento adaptativo, Transferência de agressividade e Seleção Sexual.

Esta explicação para o canibalismo pré-copulatório é uma hipótese chamada de forrageamento adaptativo (*Adaptive Foraging*), em que o desenvolvimento ontogenético da fêmea determina o seu nível de agressividade e a taxa de canibalismo sexual na idade adulta (Newman e Elgar, 1991). Então, o CS-PRE pode ser mais do que uma forma de expressão das preferências reprodutivas das fêmeas, também pode ser uma estratégia adaptativa quando o valor do macho como presa é maior do que seu valor como parceiro (Prenter et al., 2006). Um estudo com a espécie *Lycosa tarentula*, é discutido esta ideia de que as fêmeas limitadas nutricionalmente na fase juvenil se tornam mais agressivas na

fase adulta. Neste trabalho as fêmeas controle, que não tiveram uma suplementação extra de presas durante a fase juvenil, canibalizaram muito mais os machos em comparação com as fêmeas que foram bem alimentadas durante seu desenvolvimento até a fase adulta (Moya-Laraño et al., 2013). Outro exemplo é da espécie *Dolomedes triton* já citada aqui, em que umas das explicações para o seu canibalismo pré-copulatório também foi o forrageamento adaptativo das fêmeas (Johnson e Sih, 2005b). Contudo, as explicações para este comportamento de forrageamento adaptativo ainda são incertas. O mesmo autor desse exemplo anterior desenvolveu outro trabalho com essa espécie em que esta hipótese não foi corroborada com seus próprios dados (Johnson e Sih, 2005a). Em um trabalho anterior a estes também não obteve dados suficientes para que comprovasse a influência da limitação nutricional na taxa de canibalismo, em que o consumo do macho não teve um aumento significativo no tamanho fixo (tamanho final do indivíduo adulto depois de todas as fases de mudas) e na fertilidade da fêmea (Spence et al., 1996). Mesmo o trabalho de Moya-Laraño e colaboradores (2013), o tamanho fixo final da fêmea adulta não se diferenciou significativamente entre os grupos controle e de fêmeas alimentadas. Portanto, outras hipóteses devem ser exploradas, além do forrageamento adaptativo, para explicar o canibalismo sexual pré-copulatório.

Uma hipótese alternativa para explicar o CS-PRE é dada por Arnqvist e Henriksson, (1997). Nesse caso, o desenvolvimento ontogenético determinaria que as fêmeas competitivamente superiores em sua fase juvenil (e.g. com maior taxa de forrageamento) seriam as mais agressivas, transferindo este comportamento para o contexto da cópula durante a fase adulta. Dessa forma, esta hipótese é uma lógica inversa do forrageamento adaptativo, pois as fêmeas melhor nutridas (normalmente aquelas com maior tamanho corporal) serão as mais agressivas na fase adulta. Johnson e Sih (2005a) testaram essa hipótese com a *Dolomedes triton* e mostraram que as fêmeas maiores na idade adulta foram as mais ativas no forrageamento e a latência (tempo de reação em que um indivíduo sai do repouso e ataca uma presa) com que predaram uma presa heteroespecífica foi a mesma com que elas canibalizaram um macho antes da cópula. Concluíram que as fêmeas mais agressivas no contexto de forrageamento durante a fase juvenil também apresentaram maior agressividade no contexto reprodutivo. Essa hipótese é chamada de transferência de agressividade (*Aggressive Spillover*) (Arnqvist e Henriksson, 1997; Johnson e Sih, 2005a). Neste contexto, o canibalismo pré-copulatório pode ser um efeito colateral do comportamento agressivo da fêmea, em que o consumo do macho é apenas a expressão natural do nível de agressividade feminina.

A agressividade tem um caráter de aumentar a taxa de forrageamento do indivíduo, obtendo um alto valor nutricional em seu desenvolvimento e em sua capacidade competitiva população, sendo, por fim, traduzido em fecundidade para as fêmeas. Se a agressividade for um fenótipo herdável para a espécie este pode ser convertido para canibalismo de machos (Riechert, 1993; Riechert et al., 2001).

Indo ainda mais adiante, se o comportamento agressivo além de herdável, conferir determinadas vantagens em diferentes contextos, este fenótipo pode ser facilmente estabilizado em uma população. Por exemplo, quanto mais as fêmeas forem agressivas no contexto de forrageamento, maiores serão as distâncias que ela irá se locomover (ousadia) para ir atrás de presas e menor será seu tempo de reação em capturá-las (latência). As vantagens disto serão maiores ganhos nutricionais e, conseqüentemente, menor tempo de maturação sexual. Estas vantagens que a agressividade confere podem ter aumentado a frequência do comportamento nas próximas gerações e como em um efeito carona elevou a frequência do canibalismo junto. Porém, ao mesmo tempo, as fêmeas mais agressivas também serão aquelas que menos terão sucesso reprodutivo e mais irão se expor aos predadores, sendo estas as desvantagens deste comportamento. À toda esta lógica que envolve comportamentos correlacionados (reprodutivo/forrageamento/anti-predador) através de contextos diferentes (acasalamento/predação) e diferentes custos-benefícios, é dada o nome de síndromes comportamentais (Sih et al., 2004). Uma abordagem para analisar um comportamento em vários contextos diferentes da biologia da espécie, correlacionando com outros através dos seus efeitos. E a transferência de agressividade é justamente isto, uma forma de explicar o porquê da agressividade da fêmea através dos seus custos e benefícios em contextos diferentes. Através dos benefícios da agressividade nos contextos de forrageamento e distribuição, este comportamento ainda é viável evolutivamente apesar dos seus custos e efeitos colaterais em termos reprodutivos.

Neste contexto, estes benefícios não são exclusivos das fêmeas. Da mesma forma que as fêmeas possuem vantagens por serem agressivas no contexto de forrageamento, os machos também têm. Se o comportamento agressivo for herdável, ele irá se manifestar em ambos os sexos. Para os machos, a agressividade confere vantagem reprodutiva em casos de disputa por fêmeas (Prenter et al., 2006; Pruit et al., 2011). Voltando à espécie *Anelosimus studiosus*, existe uma correlação entre os machos com maior taxa de forrageamento na fase juvenil serem os mais agressivos na fase adulta e ganharem muito mais o acesso às fêmeas (Pruit et al., 2011). Outra vantagem é que os machos mais agressivos também se deslocam mais intensamente em busca de uma cópula e abordam as fêmeas de forma mais rápida, indiscriminadamente, ignorando inicialmente o nível de agressividade dela. Assim, os machos mais agressivos ganham vantagens reprodutivas sobre outros machos. Esta característica do nível de agressividade do macho pode ser chamada de síndrome de ousadia e timidez (*boldness/shyness syndrome*), quanto maior a sua agressividade mais o macho será ousado em contextos diferentes (não somente reprodutivo). A desvantagem maior de tudo isso é que a agressividade sendo vantajosa para os machos nos contextos citados, irá ser herdada pelas próximas gerações e aumentará ainda mais a agressividade na população. A longo prazo aumentará o comportamento de canibalismo das fêmeas ainda mais, que, por sua vez, fará muito mais machos morrerem. Este é o grande problema de toda

esta abordagem de transferência comportamental e síndromes comportamentais. Qual será o limiar de agressividade para que este comportamento continue estável nas populações até hoje?

Os conflitos sexuais ainda são uma boa forma de responder esta questão. Todas as estratégias, motivações, preferências sexuais, vantagens e desvantagens, custos-benefícios e hipóteses que foram apresentadas nesta sessão, foram propostas por diferentes autores que consideraram espécies variadas em seus estudos. Mas o que todas elas têm em comum são os conflitos sexuais que, naturalmente, equilibram as vantagens e desvantagens entre machos e fêmeas através da seleção sexual. Assim, propomos que a dinâmica e comportamento de ambos os sexos são importantes para entender as consequências ecológicas e evolutivas do canibalismo sexual nas espécies de aranhas. Aqui, integramos variados cenários que simulam a dinâmica e o comportamento de interação entre machos e fêmeas em um modelo baseado em indivíduos (IBM – *Individual-Based Modeling*) para avaliar algumas hipóteses sobre canibalismo sexual em aranhas apresentadas acima. Entre os tipos de canibalismo sexual, o CS-PRE é aquele que possui origens e explicações mais incertas. E dentre todas as espécies citadas até agora que exhibe este tipo de canibalismo, aquela que mais possui lacunas dentro do conhecimento sobre como explicar seu comportamento sexual é a *Dolomedes triton*. Existe uma grande contradição na literatura em explicar o porquê de as fêmeas canibalizarem os machos antes da cópula, especialmente se a motivação do comportamento é nutricional ou um efeito colateral do nível de agressividade individual. Além disso, ainda não se sabe qual o papel do macho nesse contexto do canibalismo sexual e como seu comportamento afeta a dinâmica demográfica e evolutiva das populações. Portanto, a partir da próxima parte do trabalho iremos focar apenas nesta espécie (*D. triton*) e neste tipo de canibalismo sexual (CS-PRE).

## **BIOLOGIA DA ESPÉCIE *DOLOMEDES TRITON***

Dentro da sub-ordem Araneomorphae, a espécie *Dolomedes triton* (Walckenaer, 1837) pertence ao subgrupo Entelegynae e à família Pisauridae (muito relacionadas com a família Lycosidae das aranhas-lobo), conhecidas fora do Brasil como *six-spotted fishing spiders* (aranha-pescadora de seis pintas). São aranhas com um padrão de oito olhos organizados em duas fileiras, uma superior com olhos de diâmetros maiores e outra inferior com diâmetro um pouco menor (Wegner, 2011). Possuem um padrão de manchas bem característico da espécie, com seis pontos claros na carapaça na parte superior do abdome (Bradley, 2013). De um modo geral, os membros do gênero *Dolomedes* são grandes, aranhas bastante robustas, com o comprimento corporal variando de uma espécie para outra em cerca de 35 mm (Carico, 1972), apresentando dimorfismo sexual bastante evidente, sendo que a

fêmea possui um tamanho corporal maior que o macho (Zimmermann e Spence, 1992). Em média, incluindo as pernas, uma fêmea de *D. triton* pode chegar a 60 mm, descontando o comprimento das pernas chega a 20 mm e os machos de 9 a 13 mm (Zimmermann e Spence, 1991; Carico, 1973). Além dos pontos claros, também possuem faixas claras ao longo de todo corpo, com padrão de coloração esverdeado claro ao bronzeado que se misturam bem com a vegetação herbácea, musgos e plantas aquáticas em que geralmente estão associadas (Carico, 1973).

### *Habitat e hábitos alimentares*

Como seu próprio epíteto específico (*triton* de “Tritão”, deus mensageiro do mar da mitologia grega) e nomes populares sugerem, são espécies intimamente associadas à água. Pode-se dizer que são aranhas semiaquáticas pelo grau de interação com corpos d’água, como lagos, lagoas ou cursos lentos de água e alagados. Semiaquático se entende por organismos que passam parte da vida na água, mas que respiram o oxigênio do ar (Ward, 1992). *Dolomedes triton* é uma espécie que se encontra tipicamente perto das margens de lagos, sob alguma folha da serapilheira suspensa na lâmina d’água ou também sob alguma planta aquática (Graham, et al. 2003). Também são capazes de andar sobre o filme da superfície da água sem necessidade de um apoio devido a pequenas cerdas hidrofóbicas em suas patas (Foelix, et al., 2011). Os indivíduos de *D. triton* trocam de microhabitat ao longo de suas fases de desenvolvimento, da “teia-berçário” para o chão e depois para a superfície da água (Zimmermann e Spence, 1998). Isto pode evitar canibalismo, predadores e competição intraespecífica entre jovens e adultos.

Dependendo também do quanto se desenvolvem, podem ser mais encontradas em determinado ambiente, sob a superfície da água, sob a vegetação ou à margem seca. Juvenis pequenas são mais encontradas próximas a margens secas ou um pouco menos sob a vegetação próxima a margem da água, e muito pouco na superfície da água; ao contrário das juvenis grandes que são mais encontradas sob a superfície da água, pouco sob a vegetação e quase nada próximas as margens secas (Zimmermann e Spence, 1998). Quando atingem a fase adulta, as aranhas se aproximam mais das margens úmidas ou da superfície da água, ou para procurar cópula ou para procurar suas presas. Machos adultos podem ser frequentemente encontrados coabitando próximos (até 20 cm) de fêmeas perto da idade adulta, e não é incomum encontrar dois ou três machos coabitando com uma única fêmea (Johnson, 2004). Bleckmann e Rovner (1984) encontraram uma densidade populacional média de 0,3 aranhas/m<sup>2</sup> na costa de um lago em Ohio, Estados Unidos. Zimmermann e Spence (1992), contrariamente, encontraram uma densidade de 1,1 aranha/m<sup>2</sup> em um pequeno lago artificial no Canadá. Já Jordan e colaboradores (1994) constataram que a densidade média de *D. triton* em um

refúgio silvestre na Flórida chega a 0,25 indivíduos/m<sup>2</sup>, majoritariamente encontrados em campos úmidos de vegetações (*Cladium jamaicense*) próximas de cursos d'água.

Devido ao seu hábito semiaquático, certamente a alimentação da *D. triton* permeia de espécies que vivem neste tipo de habitat, que vai desde pequenos invertebrados que se encontram próximos a lamina d'água ou às margens na vegetação, anuros de pequeno porte que ficam à beira de lagos ou lagoas, até pequenos peixes que nadam próximos à superfície (Carico, 1973). Por esse motivo são chamadas de aranhas-pescadoras, uma excelente predadora com grande impacto e importância sobre as comunidades neustônicas (Zimmermann e Spence, 1989). São caçadoras diurnas que ficam horas paradas sobre a superfície da água até serem estimuladas por uma presa, dotando de uma visão muito boa e podem mergulhar para capturar sua presa (Wise, 1993). Dentre os itens de presa citados acima, segundo Zimmermann e Spence (1989), o mais abundante na dieta alimentar de *D. triton* são os insetos, em que são predadoras de nove ordens diferentes e de variadas espécies. Além destes, outros artrópodes que compõe a comunidade neustônica também são predados pela *D. triton*, como Entognatha e Collembola. Até mesmo outros aracnídeos também são itens de sua dieta, inclusive da mesma espécie, ou seja, fêmeas que praticam canibalismo sexual com machos que iniciam uma cópula.

### *Ciclo de vida e fenologia*

O ciclo de vida da *D. triton* é semivoltino, o tempo entre duas gerações é superior a um ano, ou seja, uma geração nova surge a cada dois anos (Zimmermann e Spence, 1998). Adultos podem ser encontrados durante todo ano, mas são encontrados principalmente em estações quentes. Aparentemente a temperatura é um fator determinante na reprodução da *D. triton*. De maneira geral, o período reprodutivo da espécie é de abril a setembro, por serem os meses mais quentes na América do Norte (continente endêmico da espécie) (Carico 1973). Entretanto, o período reprodutivo e outros aspectos fenológicos podem variar dependente da latitude. Na Flórida, ao sul dos Estados Unidos, por exemplo, adultos são encontrados durante o período de dezembro a abril, e as primeiras ootecas são encontradas logo em Abril. Mais ao Norte, os ovos são encontrados no final de junho a setembro (Carico 1973; Zimmermann e Spence 1992). No estado da Virginia, aos arredores do *College Lake*, ootecas são encontradas em grande frequência durante agosto e próximo de Setembro (Carico 1973). O crescimento das juvenis também é sazonalmente restrito, ocorrendo um crescimento rápido entre abril e Agosto e mais lento entre setembro e abril (Zimmermann e Spence, 1998). O fator temperatura também é importante na sobrevivência até o estágio adulto, sendo que, de acordo com os experimentos de Zimmermann e Spence (1998), as aranhas submetidas a um ambiente controlado à

25 °C obtiveram uma maior taxa de sobrevivência até a fase adulta do que indivíduos submetidos a temperaturas entre 12 e 16 °C em que nenhum deles tornaram-se adultos. O frio de fato é uma adversidade ambiental tal que durante o primeiro inverno, as juvenis hibernam em microhabitats terrestres longe da água. Após a hibernação continuam seu desenvolvimento até a fase adulta.

O tempo em que juvenis se desenvolvem até o estágio adulto também varia em função da temperatura. Em Alberta, Canadá, os indivíduos de *D. triton* demoram dois anos para completar seu desenvolvimento, hibernando duas vezes em diferentes estágios de muda. Em regiões árticas ou de frio muito intenso, este tempo pode passar de dois anos até atingirem a maturidade sexual, porém não passam de duas fases de hibernação. Entretanto, em regiões mais temperadas, que atingem temperaturas mais elevadas entre 23 a 25°C e maiores períodos de exposição à luz, o desenvolvimento da espécie pode ser direto da fase juvenil para a fase adulta sem nenhuma fase de hibernação. Nestas condições, machos atingem a fase adulta em uma média de 4 semanas e fêmeas em média de 5 semanas. Juvenis menores podem demorar de 13 a 30 semanas para terminar o desenvolvimento nestas mesmas condições. Portanto, os períodos de hibernação em *D. triton* são facultativos, existem populações que possuem apenas uma hibernação (não chegando a fase adulta no mesmo ano), outras hibernam duas vezes (chegando a fase adulta na segunda hibernação) e uma última que não hiberna chegando a fase adulta diretamente. O tempo total então para uma população de *D. triton* chegar a idade adulta vai depender da latitude de sua localização, do tamanho corporal médio considerando o dimorfismo sexual e da quantidade de mudas em função do tamanho corporal. A taxa de sobrevivência a fase adulta é em torno de 12%.

### **Reprodução**

Como dito inicialmente, a espécie *D. triton* faz parte do subgrupo Entelegynae, em que os ductos copulatórios e de fertilização da fêmea são separados, o órgão copulador dos machos são mais complexos (são multiparticionados) em comparação às espécies Hoplogyneae, formado um encaixe espécie específico do tipo chave-fechadura (Foelix, et al. 2011). Isto traz algumas consequências para o sistema de acasalamento da espécie. Sendo o epígeno feminino separado em dois ductos, a preferência da fertilização dos óvulos é do primeiro macho que copula com a fêmea, diminuindo a competição espermática (Wojcicki, 1992). Frequentemente, em várias espécies de aranhas Entelegynae, o embolo (parte apical do pedipalpo em que se acopla na entrada do epígeno) de um macho se quebra ou se colapsa após a cópula por causa do esforço de tração de todo complexo de partes do pedipalpo e da especificidade de encaixe (Foelix, et al. 2011), conseqüentemente aquele pedipalpo estará inutilizável, levando a este macho não acasalar novamente. Porém, dentro do gênero



*Dolomedes* isto não é verdadeiro ou pelo menos infrequente (Carico, 1973), não existem registros de machos de *D. triton* que perdem seus órgãos copuladores ou pelo menos a sua funcionalidade após o acasalamento. De modo geral, fêmeas de *D. triton* acasalam apenas uma vez em toda sua vida, enquanto machos podem acasalar mais de uma vez durante seu ciclo de vida e até mais de uma vez no dia (com intervalo de pelo menos 6 horas da última cópula) (Wojcicki, 1992), ao contrário de várias outras espécies de aranhas (Foelix, et al. 2011). O que limita a reprodução dos machos é a quantidade de esperma nos pedipalpos, os quais são carregados desigualmente (Wolfgang, 1987), e o canibalismo pré-copulatório que podem sofrer das fêmeas (Jhonson e Sih, 2005, Prenter, 2006). Se conseguirem copular novamente, normalmente os machos revezam cada pedipalpo do seu par em cada cópula (Wojcicki, 1992).

Assim que chegam a fase adulta de maturação sexual, os indivíduos vão deixando seus respectivos microhabitats. Os machos vão à procura das fêmeas para copular; as fêmeas são mais estacionárias após atingir a idade reprodutiva (Foelix, et al. 2011). Ao abordar uma fêmea e esta se mostrar receptiva, a cópula acontece. Acontecendo a cópula, os óvulos são fertilizados internamente e poucas horas depois (~3h) as fêmeas já iniciam a ovoposição, que, normalmente, demora cerca de 6 minutos em aranhas (Wise, 2006). Os ovos são depositados em ootecas e guardados em teias berçário (*nursery webs*) (Wegner, 2011). A construção de teias-berçário é mais uma das características na qual a *D. triton* é conhecida como *nursery web spiders* e configura um tipo de cuidado parental da espécie (Johnson e Sih, 2007). As fêmeas depositam cerca de 600 ovos dentro de uma ooteca (Zimmermann e Spence 1992) e a guardam agressivamente até a eclosão dos ovos. De modo geral, para aranhas do porte da *D. triton*, a eclosão dos ovos acontece depois de cerca de duas semanas após a ovoposição, em que as pré-larvas utilizam de dentículos chamados de “*egg teeth*” como um auxílio para eclodirem os ovos (Foelix, et al. 2011). De um ano para o outro a produção de ovos pode cair drasticamente e raramente fêmeas produzem uma segunda ooteca e se alguma delas produzir, a quantidade de ovos também será bastante reduzida (Zimmermann e Spence 1992). A razão sexual dos juvenis emergentes raramente se diferencia de 1:1 inicialmente, mas sendo a dinâmica reprodutiva protândrica, os machos adultos emergem mais cedo que as fêmeas (como são menores poucas mudas já é o bastante para atingirem a idade reprodutiva). Contudo, assim que as fêmeas adultas começam a emergir na população, o número de machos começa a diminuir, isto por causa do canibalismo sexual (Zimmermann e Spence 1992, Jhonson e Sih, 2005). À medida que a população de machos começa a declinar, a população se torna quase que exclusivamente de fêmeas depois de um tempo, até que estas também diminuem, mas mais lentamente que os machos (Zimmermann e Spence 1992; Valentim e Sobrinho Jr., 2015). A expectativa de vida da espécie normalmente varia em torno de dois anos, podendo chegar a quase 3 anos em altas latitudes (Carico, 1973). Normalmente

fêmeas sobrevivem mais tempo do que machos, porém não mais do que algumas semanas após os machos e à ovoposição, além disto os machos possuem uma probabilidade a mais de morrerem pelo canibalismo (Foelix, et al. 2011).

### *Distribuição geográfica e padrão de dispersão*

A *Dolomedes triton* tem uma ampla distribuição geográfica, maior que qualquer outra espécie de *Dolomedes* do Neártico (Carico 1973). Sua distribuição se estende de Ontário e Maine para o sudeste da Flórida e Texas, sul do Canadá, oeste e sudeste do Alasca, sudeste da Ilha Yucatan e Chiapas, México. Também existem estudos da espécie com populações localizadas na região central de Alberta, a 100 km do noroeste de sua capital Edmonton nos arredores do lago George Field, no Canadá (Zimmermann e Spence, 1992, 1998). Ainda no Canadá, no extremo nordeste do país, se encontra algumas populações de *D. triton*, mais especificamente na província de Quebec e outras províncias marítimas pertencentes ao Canadá no Atlântico como Nova Brunswick e Nova Escócia (Knysh e Giberson, 2012). De fato, das nove espécies de *Dolomedes* que ocorrem na América do Norte, cinco delas se encontram no Canadá (Carico 1973; Paquin et al. 2010). Os indivíduos da espécie quase sempre tentam evitar ambientes áridos ou secos (Carico, 1973), por isso, as principais formas de dispersão são passivas, como o “balonismo” (*ballooning*) (Bell et al. 2005; Frost et al., 2013; Suter, 1991; Carico, 1973) e o “velejamento” (*sailing*) (Suter, 1999; Shultz, 1987). O balonismo é um comportamento típico entre as aranhas em que os indivíduos tecem um fio de teia que os mantêm suspensos no ar pela quebra da resistência com o ar (Humphrey, 1987). Aranhas que usam este tipo de dispersão aérea podem se deslocar por grandes distâncias em até 322Km, alcançando 4,3km de altura (Bristowe, 1939). Porém, em *Dolomedes triton*, este comportamento está mais relacionado com juvenis recém-nascidos (Suter, 1991). O padrão de dispersão mais associadas com indivíduos adultos é o “velejamento”, em que os indivíduos assumem uma posição aerodinâmica na lâmina d’água e esperam um vento favorável para serem transportada para o outro lado de um lago ou qualquer corpo d’água (Suter, 1999). Estes padrões de dispersão passivos podem estar envolvidos na ampla distribuição da espécie por quase toda a América do Norte (Carico, 1973).

### **INDIVIDUAL BASED-MODEL E SEU DIFERENCIAL NOS MODELOS BIOLÓGICOS**

Os modelos mais clássicos de dinâmica populacional e de seleção, por exemplo, não conseguem considerar e prever toda a variabilidade ao nível dos indivíduos que influencia o crescimento de uma

população ou a evolução de uma característica. Além disto, a estocasticidade dos sistemas naturais não cabe toda dentro de um simples modelo, podendo se tornar muito arbitrários por não conseguir parametrizar todos os fatores do ciclo de vida de uma espécie. Quanto mais parâmetros e variáveis se adicionam em um modelo, maior é sua capacidade de reproduzir o mundo real (realismo). Porém, modelos muito complexos se tornam caóticos e difíceis de controlar, assim como o mundo real. Certos parâmetros individuais como tamanho corporal, peso e condição nutricional são difíceis de serem controlados em um modelo clássico. Em consequência disto, a variabilidade entre indivíduos de uma população pode ser perdida. Por outro lado, os *Individual based-models* (IBMs), ou seja, os Modelos Baseados em Indivíduos, consideram justamente os fatores individuais que influenciam uma população (DeAngelis e Grimm 2014). Cada indivíduo tem seu valor parametrizado na construção do modelo e cada valor individual contribui na distribuição da média populacional (Uchmahski & Grimm, 1996). A modelagem baseada em indivíduos é basicamente um conjunto de regras determinadas pelo modelador em que cada detalhe de um sistema ecológico pode ser representado independentemente (Grimm, 1999). Todas as regras do modelo são voltadas para os indivíduos e suas interações (Giacomini, 2007). Nos IBMs, não existe uma equação geral que determine e controle o fenômeno alvo. Os IBMs, por sua vez, possuem um nível de detalhamento e veracidade muito maiores que os modelos clássicos (Giacomini, 2007) e não possuem o risco de se tornarem arbitrários. O foco do modelamento é diminuído para podermos entender e contabilizar as diferenças individuais, permitindo, assim, análises mais robustas sobre: variação espacial; interações locais; ciclos de vida e desenvolvimento ontogenético; variabilidade fenotípica, plasticidade e comportamento; variabilidade genética e evolução (DeAngelis & Mooij, 2005).

Devido a todos esses fatores, uma vez que discriminam as características e propriedades individuais, os IBMs são ideais para explorar os efeitos globais a partir do conjunto de interações entre as partes (DeAngelis e Grimm 2014). No contexto do canibalismo sexual, por exemplo, os IBMs permitem explorar os efeitos ecológicos e evolutivos sobre as populações, como um todo, a partir das interações individuais entre machos e fêmeas. Com um IBM, podemos delinear um conjunto de regras que controlam as interações individuais e, conseqüentemente, a chance de ocorrer o canibalismo sexual. Considerando as diferenças individuais, podemos avaliar como a variabilidade fenotípica de uma população é influenciada por diferentes fatores do ciclo de vida dos indivíduos. Em um contexto evolutivo, o valor adaptativo dos indivíduos e seus fenótipos depende das interações que ocorreram no passado e determina a probabilidade de cada tipo de interação (e.g., acasalamento, canibalismo) que o indivíduo terá no futuro.

## OBJETIVO

Dentre as espécies apresentadas aqui, o canibalismo sexual précopulatório da *Dolomedes triton* é até o momento o mais inconclusivo quanto as suas causas e evolução nas populações. Alguns trabalhos sobre esta espécie discutem duas hipóteses principais que tentam explicar seu comportamento canibalístico, as quais foram chamadas de *aggressive spillover* e *adaptive foraging*, discutidas anteriormente. Porém, até o presente momento existe uma falta de consenso de qual é a melhor hipótese que explique o canibalismo sexual da *D. triton*. Visto essa lacuna no conhecimento sobre a espécie, resolvemos aplicar algumas hipóteses que tentam explicar o CS-PRE em outras espécies para sabermos se são possíveis explicações para o comportamento da *D. triton*. Sendo assim o objetivo geral desse trabalho é simular como o canibalismo précopulatório controla a dinâmica demográfica de populações virtuais sob as diferentes hipóteses que explicam este comportamento.

Testaremos como hipótese nula como o canibalismo précopulatório não é guiado por nenhuma preferência sexual da fêmea ou do macho, nem mesmo existirá alguma vantagem reprodutiva de um indivíduo sobre o outro, ou seja, toda a simulação será determinada aleatoriamente. Neste caso o canibalismo précopulatório não pode ser explicado sob nenhuma vantagem que ele pode dar na reprodução ou sobrevivência dos indivíduos e tão quanto pelos conflitos sexuais. É objetivo deste trabalho também testar hipóteses que irão contra essa nulidade das causas do canibalismo précopulatório. Estas hipóteses alternativas predizem que o canibalismo sexual pode sim conferir alguma vantagem a sobrevivência ou reprodução direto ou indiretamente e os conflitos sexuais podem ter uma influência na evolução do comportamento. Dentre essas está a chamada Transferência de Agressividade, que determina uma vantagem na sobrevivência da fêmea. Assim como, as hipóteses nomeadas por nós como *feeling* e *boldness* em que os machos podem sentir e avaliar o nível de agressividade da fêmea ou quando tomam a primeira iniciativa de abordá-la, respectivamente. Dessa forma, o CS-PRE pode ser explicado pelas vantagens que ele confere aos indivíduos na sobrevivência e na reprodução de ambos os sexos, assim como a interação entre eles pode ser o fator determinante na evolução do comportamento. Em suma, pretendemos avaliar as consequências ecológicas da dinâmica demográfica em populações de aranhas que exibem o CS-PRE, e o papel dos conflitos sexuais na evolução do comportamento. E especificamente, deseja-se: (1) simular diferentes cenários que integram a dinâmica e o comportamento de interação entre machos e fêmeas em um modelo baseado em indivíduos (IBM – “*Individual-Based Modeling*”) e (2) avaliar quais hipóteses sobre

canibalismo sexual gera resultados mais semelhantes às evidências empíricas em um contexto de modelagem orientada por padrão (POM – “*Pattern-Oriented Modeling*”).

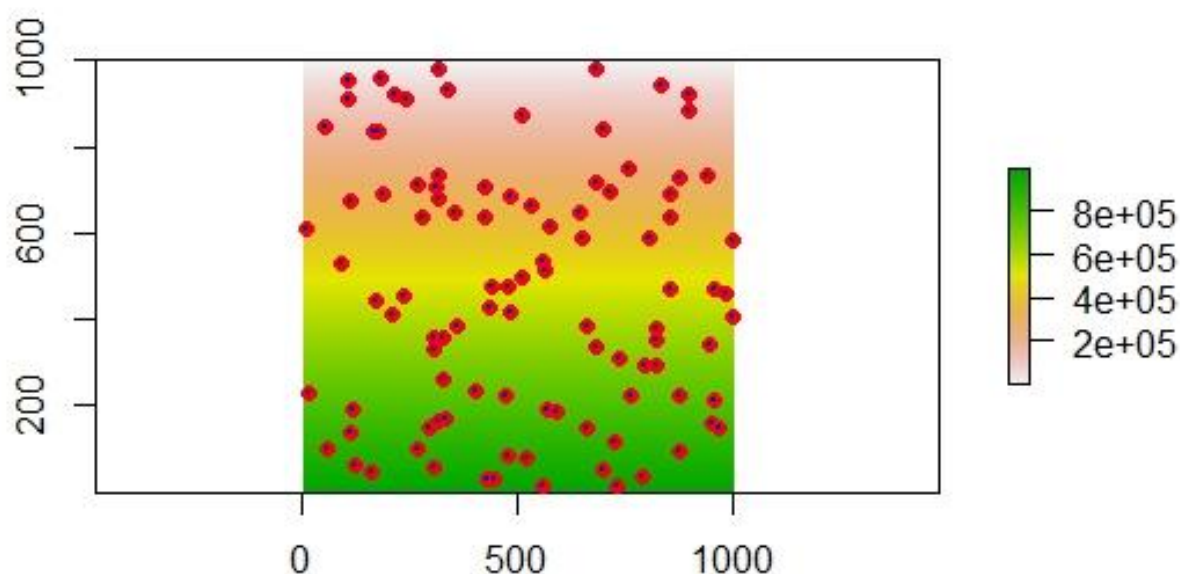
## METODOLOGIA

### *Modelo demográfico*

Para avaliar as hipóteses de canibalismo sexual e suas consequências ecológicas e evolutivas, foi construído um modelo de dinâmica demográfica sob a abordagem dos Modelos Baseados em Indivíduos (*IBM, Individual-Based Model*). Para calibrar o IBM, os dados da biologia e história de vida de *Dolomedes triton* foram todos coletados na literatura através de diferentes estudos experimentais e com populações naturais. Foram usados os seguintes parâmetros da biologia da espécie: tamanho corporal, latência e razão sexual. Os dois primeiros são determinantes da probabilidade de canibalismo. Juntos, tamanho corporal e latência representam a probabilidade dos machos em acasalar (ou sua capacidade de escapar do canibalismo) e a propensão das fêmeas em canibalizar. O tamanho corporal dos indivíduos foi obtido de distribuições de frequência da largura máxima da carapaça (medida obtida pela circunferência do cefalotórax) de machos e fêmeas obtidas em Zimmerman e Spence (1997). Uma vez que *D. triton* apresenta dimorfismo sexual, foram construídas distribuições de frequências com médias diferentes para machos e fêmeas. Uma distribuição normal com média de 4,2 mm e desvio padrão de 0,3 mm (valores entre 3,4mm e 4,8mm) representou o tamanho corporal para os machos e média de 5,6 mm e desvio padrão de 0,3 mm (valores entre 5mm e 6,4mm) para as fêmeas (Zimmerman e Spence, 1997).

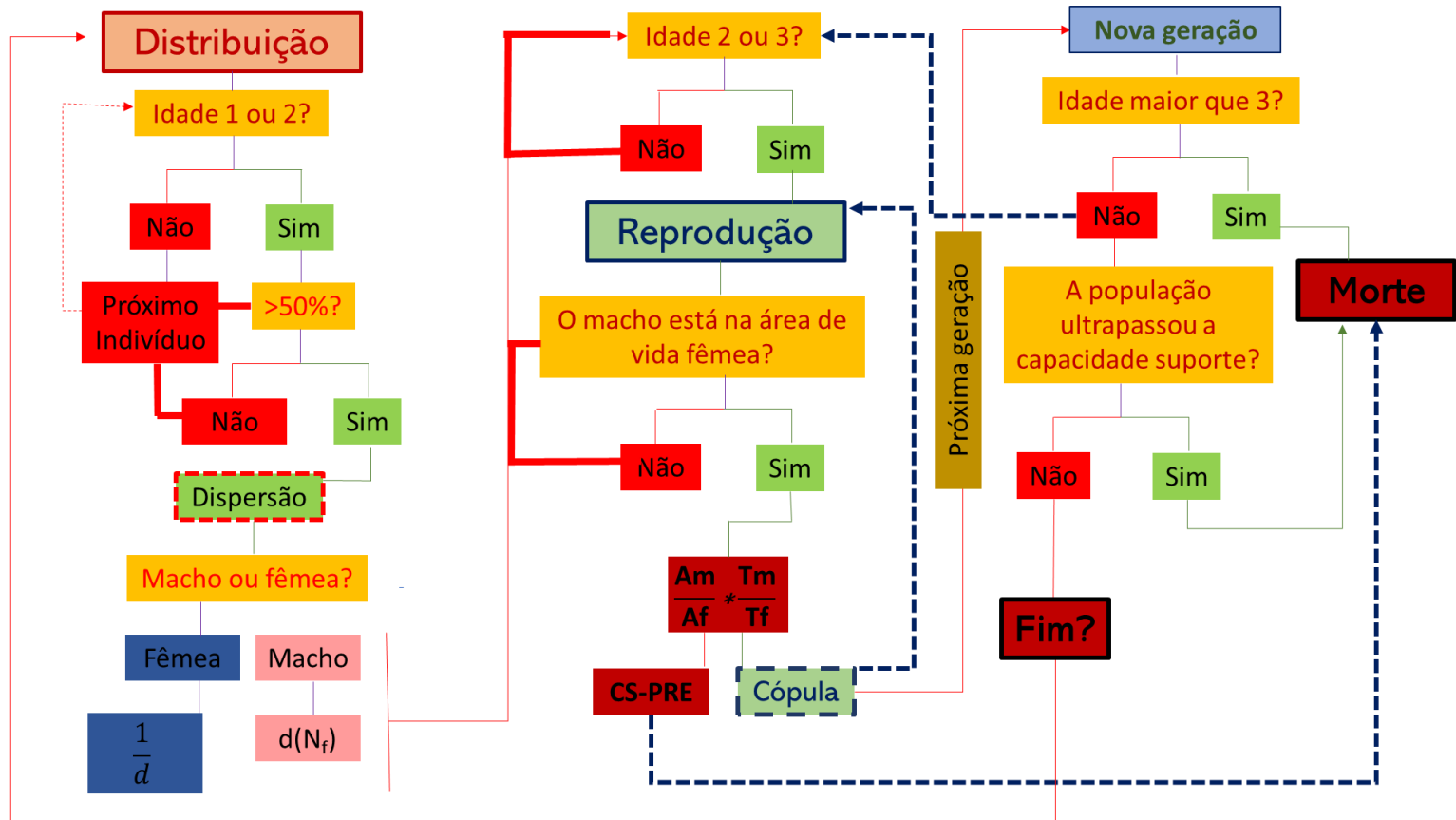
A latência inicial foi igualmente determinada para machos e fêmeas com média de 22,19 minutos e desvio padrão de 16,81 minutos, conforme Johnson e Sih (2005). A latência é o tempo que o indivíduo leva para reagir a uma determinada situação e determina a agressividade das fêmeas e dos machos sob o comportamento de canibalismo sexual. Nesse caso, a agressividade é igual ao inverso da latência ( $a = \frac{1}{L}$ ); quanto maior a latência, menor a agressividade do indivíduo (mais tempo a fêmea levaria para atacar o macho ou o macho demoraria mais tempo para escapar do ataque). A partir dessas distribuições normais, os valores de tamanho corporal e latência foram normalizados para que suas dimensões (mm e min) fossem proporcionais entre si e comparáveis entre machos e fêmeas. Dessa forma, o tamanho mínimo e máximo de cada variável variam proporcionalmente entre 0 e 1 em cada sexo. Por exemplo, o tamanho máximo para as fêmeas, que é de 6,4mm, se torna igual a 1 depois da normalização e a mesma coisa para latência. A partir destes dados, construímos uma população inicial de *D. triton* nos programas *R* (versão 3.5.2) integrado com o *RStudio*, em que foi

atribuído os valores de tamanho corporal e latência para cada indivíduo de uma população inicial de 100 machos e 100 fêmeas, considerando a proporção de 1<sub>macho</sub>:1<sub>fêmea</sub> de acordo com a razão sexual média que se encontra naturalmente em *D. triton*, segundo Zimmerman e Spence (1992). Além destes valores anteriores, também foi determinada a idade (de 1 a 3, não determinamos unidade de tempo)



**Figura 1 - Ambiente virtual 1000x1000 criado no R-project onde os indivíduos se posicionam aleatoriamente.** Cada ponto deste é um indivíduo, em que os pontos vermelhos são as fêmeas e os machos estão representados em azul. Cada *pixel* deste ambiente virtual pode estar ocupado por um ou mais indivíduos e representa um microhabitat do mundo real.

de cada indivíduo seguindo as fases ontogenéticas de desenvolvimento de *D. triton* (Zimmerman e Spence, 1998). A idade 1 representa os indivíduos na fase juvenil, enquanto as idades 2 e 3 representam os indivíduos em idade reprodutiva. Todos os indivíduos morrem ao atingirem a idade 3. Foi necessário estabelecer as três idades (e não apenas juvenis vs. adultos) para que houvesse sobreposição de gerações e a prole pudesse sobreviver e reproduzir com a geração parental. Para considerar dispersão e fluxo gênico nas simulações, cada indivíduo foi alocado em uma posição no espaço. O espaço virtual destes indivíduos foi criado com um milhão de posições (uma matriz de 1.000 colunas e 1.000 linhas) e os indivíduos foram aleatoriamente alocados em uma determinada célula (**Figura 1**). Cada célula desse espaço virtual simula um micro-habitat diferente onde podem existir mais de um indivíduo. Todas essas informações foram criadas e colocadas em um *data frame* na programação do R, onde contêm todas as informações de cada parâmetro para cada indivíduo.



**Figura 2 - Fluxograma esquemático dos passos da programação do IBM.** Existe três ciclos maiores em nosso modelo, Distribuição (em laranja), Reprodução (em verde) e Morte (em vermelho). Cada um deste ciclos maiores existe um conjunto de regras e decisões que a programação do modelo deve tomar para seguir com o passo seguinte. Cada passo depende da decisão do anterior para poder seguir até completar o ciclo inteiro de toda programação. As principais regras e condições estão representadas pelas caixas amarelas e as decisões por “sim” ou “não”. Lembrando que este é um esquema do que acontece na programação do modelo. Cada passo deste pode representar mais de uma linha de código da programação. Este é um esquema geral do nosso modelo e representa também o que está acontecendo em um cenário controle (*random*).

Com a população inicial criada, determinamos as regras do IBM para simular a dinâmica demográfica sob efeito de canibalismo sexual. As regras criadas em nosso IBM foram determinadas por um conjunto de condições a cada passo do ciclo de vida da população simulada (**Figura 2**). Cada condição em cada passo do IBM pode variar dependendo da simulação que será rodada, mudando a combinação de hipóteses. O fluxograma da **Figura 2** representa um esquema geral de como funciona nosso IBM que seria um cenário de acasalamento aleatório. O primeiro passo do IBM consiste em garantir a possibilidade de os indivíduos dispersarem no espaço virtual. A dispersão dos indivíduos foi determinada pelo sexo e idade. Apenas indivíduos jovens, com idades 1 e 2, dispersam em nosso modelo. A probabilidade para que os indivíduos nascidos em uma célula dispersem para outra posição do espaço virtual é de 50% inicialmente (segundo Grahlan 2002). Este valor é uma estimativa para que os indivíduos juvenis de *D. triton* na natureza. Segundo Frost et al. 2013, a dispersão não depende tanto da densidade populacional do local de nascimento, mas sim de fatores ambientais (Frost et al.

2013). Foi limitado aos indivíduos um raio de dispersão de três células; os indivíduos não dispersam por lugares desconhecidos e distantes, como uma medida pra garantir as condições de umidade necessárias para sua sobrevivência (Carico, 1973, Grahan 2003). Uma vez que deixam suas posições iniciais, as fêmeas dispersam aleatoriamente no espaço virtual. A probabilidade de uma fêmea dispersar para uma determinada posição é indiretamente proporcional à sua distância para a posição inicial que ela se encontra. Para os machos, além da distância, a chance de dispersarem para uma célula que tenha uma fêmea é maior do que para células que não tenham nenhuma fêmea e esta chance aumenta proporcional ao número de fêmeas. A razão biológica disto é que os feromônios da fêmea podem atrair os machos pelos rastros de teias que ela deixa por onde passa (Gaskett, 2007). Dessa forma, a dispersão do macho também será em função da localização da fêmea; caso não tiver fêmeas no seu raio de dispersão, apenas a distância afeta esta probabilidade.

Determinadas as condições de dispersão, os indivíduos poderão reproduzir dado sua idade e um raio de alcance de encontro entre machos e fêmeas. Apenas indivíduos com idades 2 e 3 se reproduzem. Estando em idade reprodutiva, um macho só será apto a se acasalar com uma fêmea caso ele esteja dentro do raio de alcance reprodutivo dela. Este raio reprodutivo é dado pela distância de deslocamento do macho e fêmea somados (3 células cada), ou seja, um alcance de 6 células. Para cada fêmea da população, são selecionados os machos que estejam dentro do seu raio de alcance reprodutivo. Em cada encontro, estabelece-se a probabilidade de sobrevivência pela interação da agressividade (inverso da latência) e tamanho corporal de machos e fêmeas. Esta interação foi dada pela razão da agressividade do macho pela fêmea multiplicado pela razão entre o tamanho do macho pelo tamanho da fêmea  $\left(\frac{A_m}{A_f} * \frac{T_m}{T_f}\right)$ . O produto dessas duas razões foi usado como a probabilidade de sobrevivência do macho em determinado encontro com uma fêmea (**Figura 2**). Os machos sobreviventes obrigatoriamente acasalam no nosso modelo. Portanto, a probabilidade de sobrevivência determina a

própria probabilidade de acasalamento. Como um pressuposto do modelo, a probabilidade máxima de sobrevivência é de 0,99, ou seja, o macho sempre terá uma chance de ser canibalizado em cada encontro, mesmo sendo o maior e mais agressivo dos machos. Da mesma forma, a probabilidade mínima de sobrevivência é 0,01, ou seja, o macho sempre terá uma chance (1%) de sobreviver ao ataque de uma fêmea e reproduzir, mesmo sendo o menor e menos agressivo deles. Com essa lógica, a probabilidade de canibalismo, em um encontro entre machos e fêmeas, é o complemento da probabilidade de sobrevivência, ou seja:  $1 - \left(\frac{A_m}{A_f} * \frac{T_m}{T_f}\right)$ . Em cada encontro, a relação entre os níveis de agressividade e de tamanho corporal do macho e da fêmea variam, determinando, assim, a dinâmica de reprodução (sobrevivência) e canibalismo na população. Dessa forma, o conjunto de encontros entre machos e fêmeas determina o valor adaptativo de cada fenótipo dadas as distribuições



de frequência de agressividade e tamanho corporal dos machos e fêmeas em um determinado momento. O valor adaptativo de cada fenótipo é dado pelo produto entre tamanho corporal e agressividade do indivíduo.

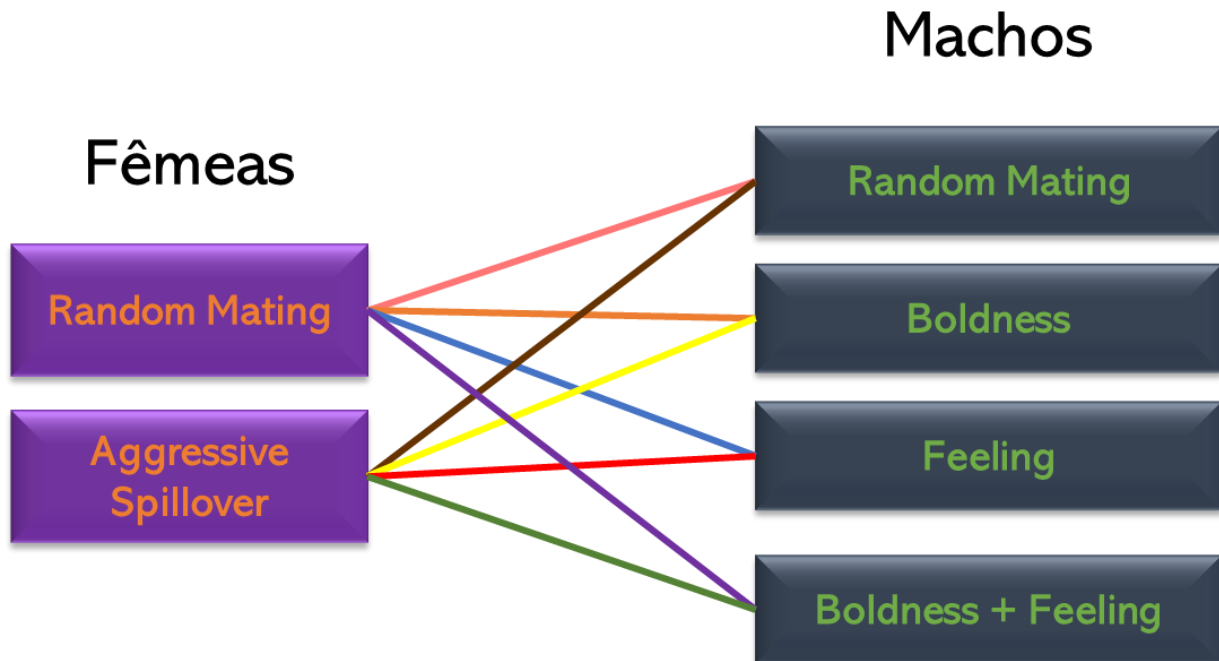
Seguindo a estatística de Fisher (1918) e assumindo que a herdabilidade do fenótipo é igual a 1 (herança da característica sem interferência ambiental, relação de dominância ou qualquer outro fator), a média do valor adaptativo da prole, em cada acasalamento, é a média do valor adaptativo dos pais deste encontro e sua variância é igual à variância em toda a população. Assim, o valor do tamanho corporal e latência de cada indivíduo na prole foi extraído aleatoriamente de uma curva normal com a média dos pais e o desvio padrão da população. Para cada acasalamento, o número de nascituros foi determinado em função do tamanho corporal da fêmea, conforme equação apresentada em Ghrhan (2002):  $N_j = -485,9 + 147,6 \cdot BS_f$  em que  $N_j$  é o número de juvenis nascituros e  $BS_f$  é o tamanho corporal da fêmea (mm).

Para evitar subestimativas irrealistas da equação linear acima, o valor mínimo de prole produzida foi determinado em 100 juvenis, seguindo as evidências de Ghrhan (2002). Uma vez acasaladas, as fêmeas não acasalam novamente (Wojcicki, 1992), mas podem continuar canibalizando machos em novos encontros (Herberstein et al., 2002). Em oposição, os machos que se acasalaram (portanto, sobreviveram ao encontro), ainda poderão se acasalar novamente caso estejam dentro do raio de encontro de outras fêmeas (Wojcicki, 1992). Os machos canibalizados são retirados da população imediatamente. Para finalizar a dinâmica demográfica, as idades dos indivíduos são atualizadas (cada indivíduo passa para a próxima fase do desenvolvimento) e aqueles que ultrapassam a idade 3 morrem, pois extrapolam a expectativa de vida de acordo com o ciclo de vida da espécie (Zimmerman e Spence, 1997). Ao final do ciclo reprodutivo, os indivíduos excedentes à capacidade suporte ( $K = 20.000$ ) morrem, limitando o crescimento populacional em função da densidade.

### *Hipóteses-Cenários e previsões do modelo*

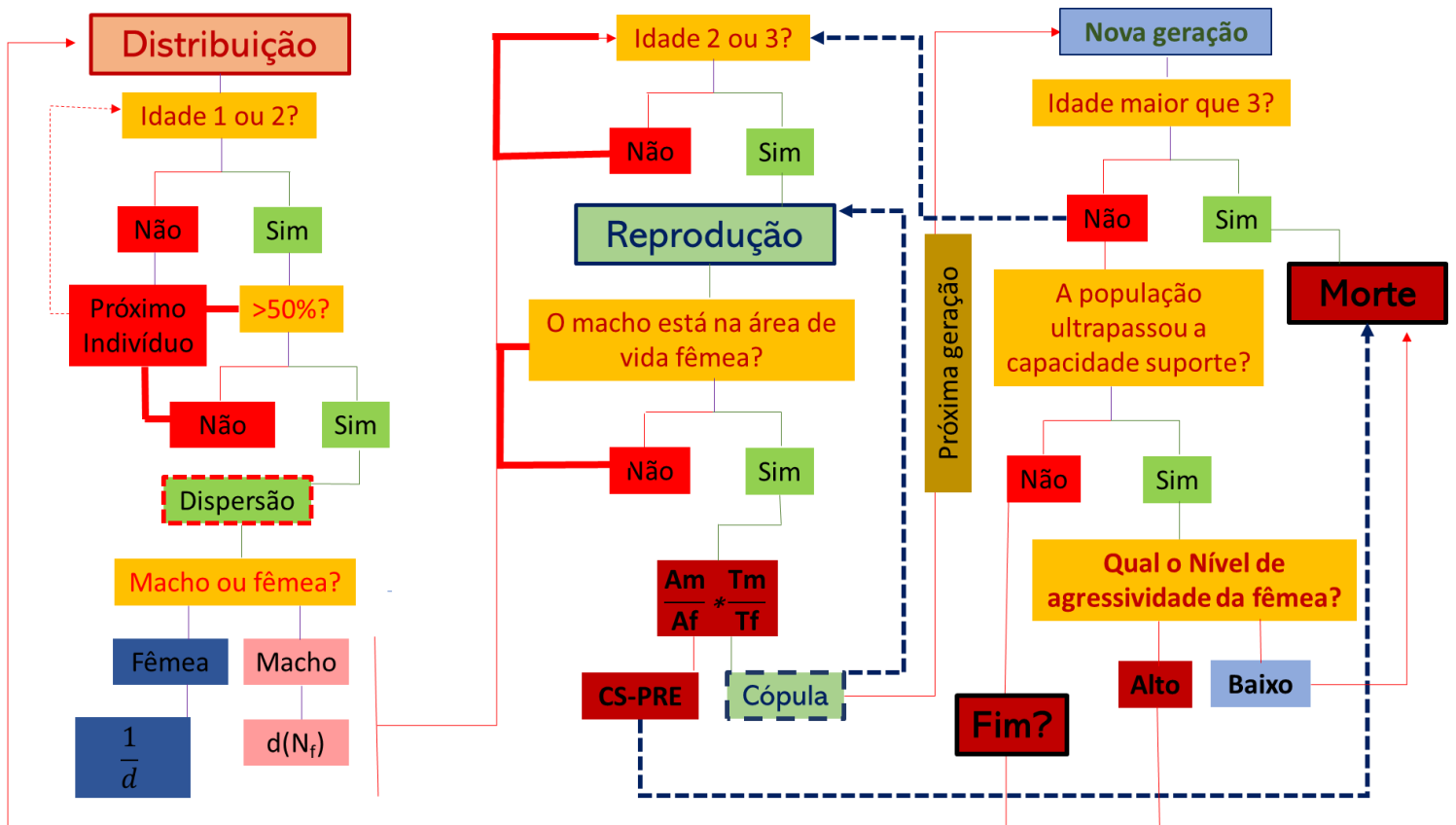
Com o modelo descrito acima, simulamos a dinâmica demográfica de *D. triton* seguindo diferentes hipóteses que explicam a manutenção do seu comportamento de canibalismo sexual pré-copulatório. Cada hipótese representa um cenário de prioridade de encontros entre machos e fêmeas, bem como sua sobrevivência dependente da densidade. Portanto, os cenários alteram as duas últimas fases do modelo demográfico, reprodução e mortalidade, como descrito abaixo. No total, foram considerados três cenários diferentes, um para as fêmeas (*aggressive spillover*) e dois para os machos (*boldness* e *feeling*), além do cenário controle (*random mating*) para ambos os sexos (**Figura 3**). No cenário

controle (hipótese nula), não existe vantagens de um indivíduo para o outro, não existe preferências de acasalamento e mortalidade, os encontros entre machos e fêmeas e a eliminação dos indivíduos excedentes à capacidade de suporte são determinados de forma totalmente ao acaso (*random mating*) (**Figura 2**).



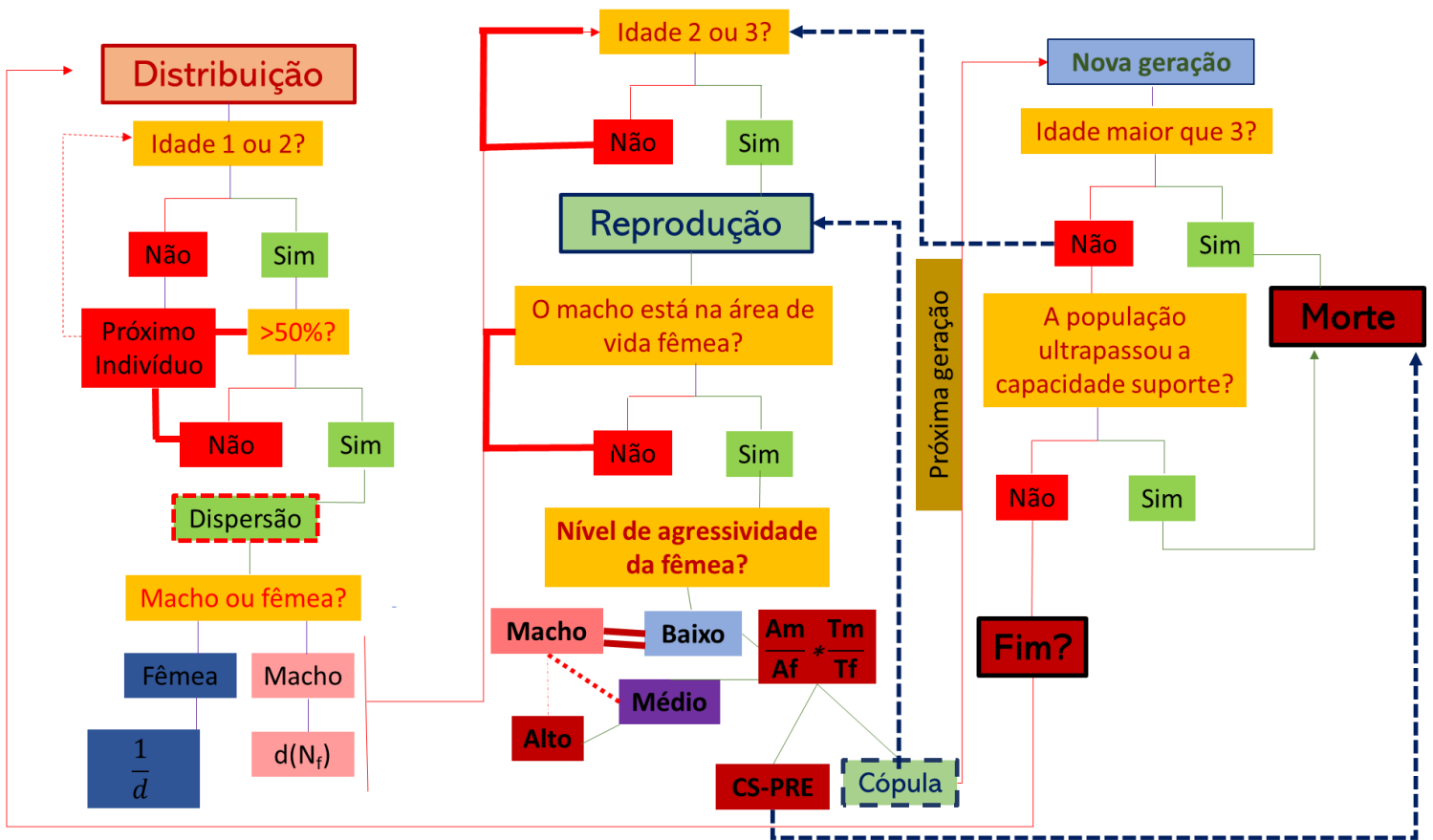
**Figura 3 - Esquema de interação entre os cenários das fêmeas e dos machos.** Cada linha que liga os cenários representa uma simulação que será feita em nosso modelo. Cada cenário é uma hipótese que tenta explicar o canibalismo sexual précopulatório na visão de um sexo. As cores de cada linha são as mesmas da legenda dos gráficos dos resultados, é a cor que representa cada simulação interagindo os cenários. A interação dos cenários (ou hipóteses) é uma forma de simular se ambos os sexos da espécie afetam a dinâmica do comportamento.

O cenário “*aggressive spillover*” simula a hipótese de transferência de agressividade entre as atividades de forrageamento e reprodução das fêmeas (**Figura 4**). Essa hipótese assume que o canibalismo sexual é um efeito colateral na reprodução por vantagem de sobrevivência das fêmeas agressivas. As fêmeas mais agressivas atacam suas presas com maior frequência, têm maior sucesso de forrageamento e apresentam maior taxa de sobrevivência por estarem melhor nutridas. A sobrevivência diferencial faz com que as fêmeas agressivas aumentem, em proporção, na população e encontrem mais frequentemente com os machos reprodutores. Como são agressivas por natureza, acabam atacando os machos e canibalizando-os com maior frequência (efeito colateral). A hipótese de transferência de agressividade não assume nenhuma vantagem reprodutiva intrínseca à agressividade das fêmeas. Assim, no cenário “*aggressive spillover*”, as fêmeas menos agressivas são prioritariamente eliminadas da população quando excedem a capacidade de suporte (são eliminadas em ordem decrescente de latência ou crescente de agressividade), enquanto sua ordem de acasalamento é aleatória (não há prioridade reprodutiva).



**Figura 4 - Fluxograma esquemático dos passos da programação do cenário *Aggressive Spillover*.** Note que no último maior ciclo da programação (Morte) existe uma condição a mais diferente do fluxograma geral (cenário *random*) perguntando pela agressividade da fêmea. Dessa forma, neste cenário a morte da fêmea não será apenas determinada aleatoriamente seguindo uma capacidade suporte. Mas de outra forma, a fêmea com o maior nível de agressividade (menor latência) será aquela que poderá sobreviver a mais um ciclo da programação se a população excedeu a capacidade suporte, caso ainda sua idade permitir. Sendo assim, as fêmeas mais agressivas terão uma vantagem em sua sobrevivência, pois foram as que mais forragearam em sua fase juvenil.

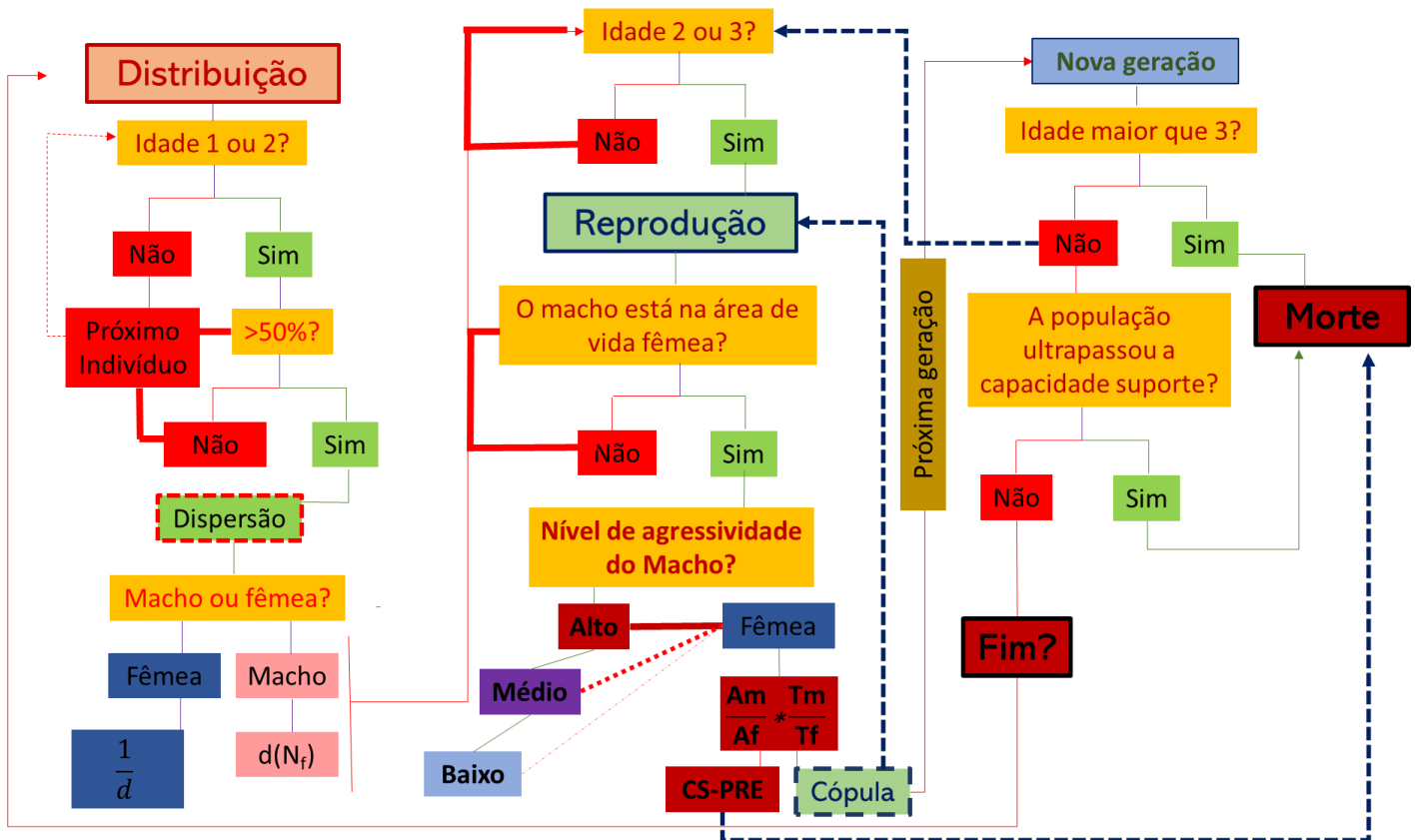
Tirando o foco das fêmeas, assumimos que os machos têm tanto uma capacidade de priorizar as fêmeas disponíveis para acasalamento (*boldness*), quanto decidir com quais fêmeas se acasalam ou não (*feeling*). Baseado na hipótese que os machos mais agressivos possuem uma maior iniciativa em cortejar as fêmeas (iniciam o cortejo mais rapidamente), o cenário “*boldness*” (**Figura 6**) determina a prioridade de acasalamento conforme a ordem decrescente da latência dos machos disponíveis para reprodução no raio de encontro de cada fêmea. No cenário “*feeling*” (**Figura 5**), simulamos a hipótese que os machos conseguem decidir com quais fêmeas devem ou não reproduzir, conforme a relação entre os custos (canibalismo) e benefícios (acasalamento) de cada encontro. Na natureza, os machos podem evitar o canibalismo simplesmente evitando fêmeas mais agressivas, percebendo qualquer reação agressiva no início do cortejo ou até diferenciando quimicamente os hormônios das fêmeas mais ou menos agressivas (Pruit e Riechert, 2009). Nesse cenário, estabelecemos que os machos só se aproximam das fêmeas que oferecem uma probabilidade de



**Figura 5 - Fluxograma esquemático dos passos da programação do cenário *Feeling*.** Neste cenário note a mudança no ciclo da reprodução em que é adicionado uma nova condição sobre a agressividade da fêmea. Aqui o macho irá decidir com qual fêmea irá se acasalar de acordo com o nível de agressividade da fêmea. As fêmeas menos agressivas têm uma maior chance de serem escolhidas pelos machos, é o que a linha dupla em direção à caixa “baixo” em azul quer dizer. A linha única tracejada significa que o macho tem uma possibilidade menor de escolher fêmeas com um nível de agressividade médio. Por fim a linha única tracejada e translúcida quer dizer que os machos tem uma probabilidade mínima de escolherem uma fêmea muito agressiva. Portanto, neste caso as fêmeas menos agressivas possuem uma vantagem na reprodução e o macho possui um poder de escolha. Após a decisão do macho a decisão do encontro do casal será tomada normalmente.

acasalamento maior que a de canibalismo (fêmeas menores e menos agressivas que eles). Caso contrário, a aproximação com a fêmea (consequentemente, um possível canibalismo) não acontece por decisão do macho (ele pode fugir no ambiente natural). Uma vez que os cenários “*boldness*” e “*feeling*” não determinam sobrevivência diferencial (mas apenas reprodução diferencial), a ordem de eliminação dos machos excedentes à capacidade de suporte foi determinada de forma aleatória em ambos os casos. Na figura 3 é mostrado ainda que para os machos criamos um cenário adicional unindo as hipóteses “*boldness*” e “*feeling*”. Dessa forma neste cenário adicional, a reprodução diferencial dos machos é determinada pela sua capacidade de “sentir” a fêmea mais agressiva e de ser o primeiro a abordá-la.

Simulamos a dinâmica demográfica combinando todos os cenários entre machos e fêmeas (**Figura 3**). As interações entre os cenários dos machos e das fêmeas mostradas na figura 3, representa



**Figura 6 - Fluxograma esquemático dos passos da programação do cenário *Boldness*.** Dentro do mesmo ciclo da Reprodução do cenário masculino anterior, aqui a condição adicionada já é sobre a agressividade do macho. Neste caso o macho com o maior nível de agressividade é o que tomara a iniciativa primeiro para abordar a fêmea em caso em que exista mais de um macho dentro da área de vida da fêmea. As linhas em direção a fêmea significam a probabilidade do macho abordar a fêmea, quanto mais enfáticas maior a probabilidade. Dessa forma existe uma vantagem e uma prioridade no acasalamento para machos mais agressivos.

a influência dos conflitos sexuais na dinâmica do comportamento de canibalismo sexual da *D. triton* e os cenários controle (*random*) quando os conflitos não possuem uma significância no comportamento. Portanto, as simulações com estas interações poderão nos responder qual é a verdadeira influência dos conflitos sexuais na manutenção do CS-PRE. Cada interação entre os cenários foi simulada durante um período de 100 gerações e guardamos todas as informações das populações resultantes de cada geração. As informações guardadas serão nossas variáveis resposta que serão analisadas para determinar o resultado do modelo, as quais serão: taxa de canibalismo, taxa de reprodução, média dos tamanhos corporais, média das latências e valores adaptativos médios ao longo do tempo. Iremos comparar cada uma dessas variáveis em cada interação de cenários simuladas para sabermos como se comporta dependendo das condições de cada cenário. Além disso, também iremos comparar as variáveis resposta com os dados empíricos da literatura para termos uma resposta

final de qual tipo de cenário o canibalismo sexual précopulatório pode ter sido estabelecido e evoluído no mundo real.

Em ordem, a taxa de canibalismo poderá nos dar um valor da proporção de CS-PRE que está ocorrendo na população ao longo das gerações, se está aumentando ou diminuindo e em qual velocidade em cada interação simulada. Ou seja, veremos se a taxa de canibalismo pode comprometer a sobrevivência da população em cada cenário chegando a valores muito extremos. Logo, a taxa de reprodução é o que se espera estar do outro lado da balança, o crescimento populacional das populações simuladas irá depender basicamente do equilíbrio entre a taxa de canibalismo e de reprodução os quais serão uma resposta as condições de cada cenário. Se um canibalismo irá acontecer ou não, esta decisão irá depender do encontro entre machos e fêmeas, e de cada condição imposta nas regras dos cenários. Esta decisão será tomada através da equação que calcula a probabilidade de sobrevivência:  $1 - \left(\frac{A_m}{A_f} * \frac{T_m}{T_f}\right)$ . A partir dessa probabilidade será retirado quantos canibalismos aconteceram e se em um encontro não houve canibalismo, automaticamente a cópula foi bem sucedida. Dos indivíduos sobreviventes que irão compor as gerações ao longo do tempo serão tiradas as médias do tamanho corporal e da latência. Dessa forma descobriremos se os indivíduos serão maiores ou mais agressivos ao longo das gerações. Isto irá nos mostrar de que forma os fenótipos dos indivíduos estão sendo selecionados a medida do tempo em cada condição imposta nos cenários. Ou seja, quais fenótipos estão tendo alguma vantagem na sobrevivência ou na reprodução e se está tendo algum tipo de preferência de acasalamento determinada pela tendência da curva, se é por indivíduos maiores ou menores, mais ou menos agressivos. A força dessa seleção sobre os fenótipos dos indivíduos será medida pela média dos valores adaptativos ao longo das gerações em cada simulação. O valor adaptativo dos fenótipos será medido pelo o quanto cada indivíduo contribui para a próxima geração, ou seja, se o indivíduo sobrevive até a reprodução e consegue se acasalar, seu fenótipo irá ser passado à próxima geração. No caso dos machos a sobrevivência e sucesso reprodutivo depende de que tipo de fêmea irá encontrar. As fêmeas terão condições apenas à sua sobrevivência e no cenário de “*aggressive spillover*”, portanto a seleção agirá sobre as fêmeas que possuem um fenótipo desfavorável as condições deste cenário. Sendo uma razão entre machos e fêmeas, o valor adaptativo dos fenótipos (agressividade e tamanho corporal) em si será dado pelo encontro do casal, ou seja, o valor adaptativo é determinado em cada encontro de machos e fêmeas. O resultado desta razão será o próprio valor adaptativo do encontro, a mesma razão usada na programação do modelo na decisão probabilística se irá acontecer o canibalismo ou cópula  $\left(\frac{A_m}{A_f} * \frac{T_m}{T_f}\right)$ . É exatamente esta decisão que irá nos dar o valor adaptativo dos fenótipos e a força de seleção sobre eles. Após o cálculo dos valores adaptativos de cada encontro, será feita uma média dos valores e

uma regressão linear com os valores adaptativos médios para podermos perceber graficamente esta força de seleção sobre os fenótipos.

Esperamos com as interações dos cenários dos machos e fêmeas, além de testar as hipóteses que tentam explicar o canibalismo sexual da *Dolomedes triton*, também testar como os conflitos sexuais podem influenciar na dinâmica deste comportamento. Por esse motivo simularemos um cenário controle (*random*) para entender até onde os conflitos sexuais são importantes, onde neste caso os acasalamentos só dependerão da dispersão dos indivíduos. Em uma simulação com ambos cenários *random-random*, por exemplo, os conflitos sexuais não irão interferir na taxa de canibalismo ou reprodução. As frequências dos fenótipos de tamanho e agressividade variarão dependendo apenas dos encontros de machos e fêmeas, de qual será o resultado destes encontros de acordo com a equação entre as razões dos fenótipos. O resultado desses encontros na simulação *random-random* é esperado que a agressividade aumente (latência diminui), pois quanto maior a agressividade e tamanho do macho, maior suas chances de se acasalar, não existindo nenhuma discriminação por parte das fêmeas nem dos machos no acasalamento. Dessa forma a taxa de canibalismo poderá aumentar à medida que a agressividade aumenta também. De modo geral o que se espera para as simulações com o cenário *random* que não envolve conflitos sexuais é que a agressividade aumente rapidamente na população. Podendo haver alguma diferença na velocidade da curva quando envolve os cenários *boldness* e *feeling* dos machos. Com o cenário *boldness*, no encontro entre os casais pode aumentar a frequência de machos mais agressivos, já que eles possuem uma maior iniciativa de cortejar as fêmeas. No cenário *feeling* a agressividade e a taxa de canibalismo pode ser amenizada pois o macho terá uma tendência maior de escolher a fêmea menos agressiva. Por outro lado, nas simulações que tiverem interações entre cenários que causem algum conflito sexual é esperado que as taxas de canibalismo sejam contrabalanceadas pelas condições dos cenários dos machos e com isso tenha um crescimento menos acentuado. Porém, uma simulação com uma interação entre *aggressive spillover* e *boldness*, por exemplo, poderia aumentar ainda mais a agressividade da população, já que no primeiro cenário a agressividade confere uma vantagem na sobrevivência da fêmea e no segundo a agressividade confere uma vantagem a mais no sucesso reprodutivo do macho. Já em uma simulação com *aggressive spillover* e *feeling* o efeito poderá ser o contrário, este seria o ápice do conflito sexual que estamos testando. De um lado a fêmea mais agressiva possui uma vantagem na sobrevivência, porém, do outro lado o macho possui uma tendência maior de escolher a fêmea menos agressiva, jogando a média de agressividade da população para baixo. Acontecendo um contrabalanceamento das taxas de canibalismo e acasalamento muito maior que em outras simulações. Cada simulação de cenários, portanto, possui um nível de conflito sexual diferente que pretendemos testar, desde uma simulação que não existe conflitos (*random-*

*random*) até simulações que os interesses de machos e fêmeas se chocam completamente (*aggressive spillover* e *feeling*).

## RESULTADOS

### *Médias de tamanho corporal ao longo das gerações*

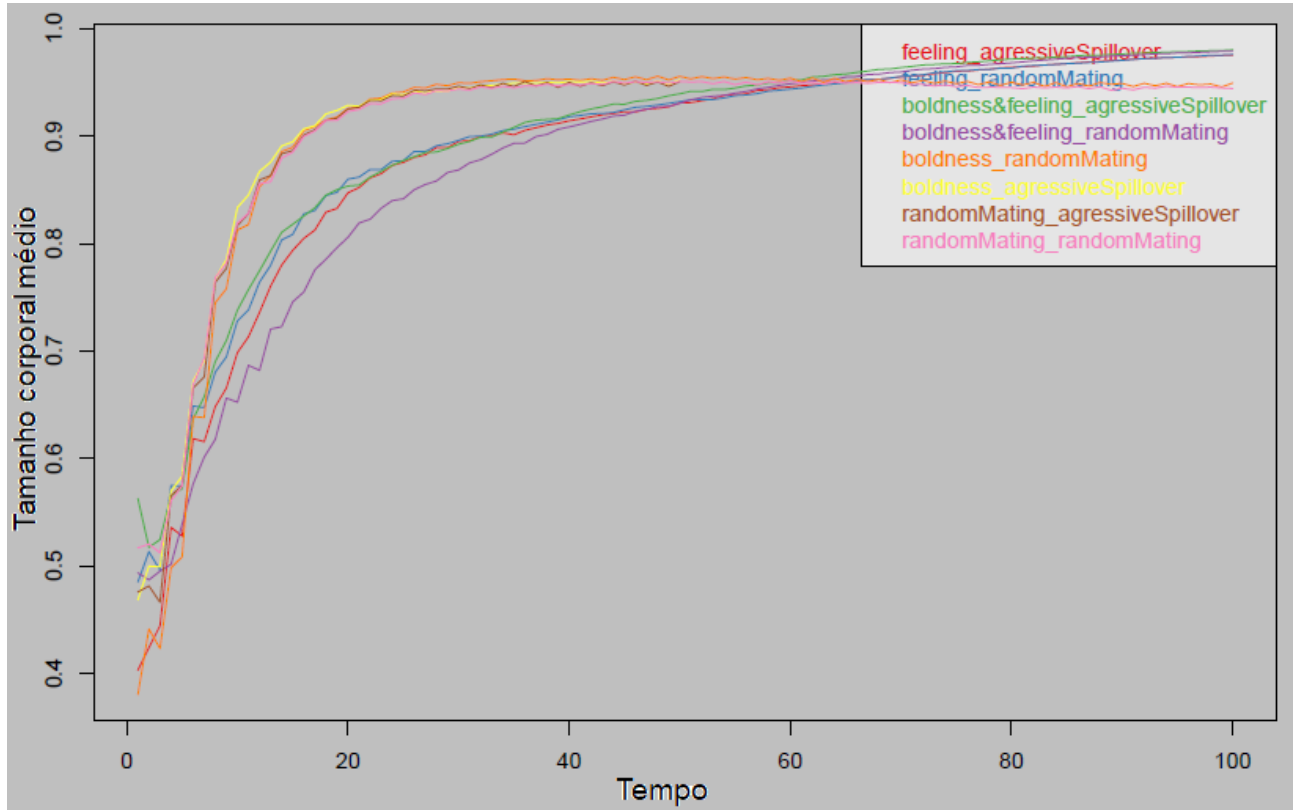
Após o fim das 100 gerações, em cada simulação dos cenários, foram geradas as médias do tamanho corporal das populações criadas a cada geração (**Figura 7**). As médias do tamanho corporal nos indicam como esta característica é influenciada pela dinâmica comportamental do CS-PRE ao longo do tempo, ou seja, de que forma este fenótipo está sendo selecionado na espécie. Proporcionalmente, os tamanhos de machos e fêmeas foram os mesmos em cada simulação. De modo geral, todos os cenários atingiram rapidamente o máximo de tamanho corporal de cada sexo em poucas gerações (**Figura 7**). Maiores variações de tamanho corporal entre as simulações aconteceram apenas no início das primeiras gerações. Ao longo que foi passando várias gerações as médias se tornaram praticamente as mesmas e as populações terminaram com tamanhos corporais significativamente parecidos. Porém é notável uma separação até o tempo 50 entre as simulações com cenários que possuem muito, pouco ou nenhum conflito sexual. E cada tipo de interação, pelo menos até a metade das gerações, variou diferentemente quanto ao tamanho corporal, divergindo em grupos diferentes. As interações entre os cenários *random mating – random mating* (rosa), *random mating - aggressive spillover* (marrom), *boldness - aggressive spillover* (amarelo) e *boldness - random mating* (laranja), apresentaram uma curva do tamanho corporal muito semelhante entre si, não tendo diferenças significativas na distribuição de tamanhos, formando o primeiro grupo de padrão semelhante. Sendo estas interações as que mais rapidamente aumentaram a média do tamanho corporal de machos e fêmeas nas populações. Destes quatro cenários citados, 3 deles possuem o cenário *random* sem conflitos sexuais, o que talvez fez com que tivessem um padrão parecido de curvas da média corporal.

Em contrapartida, os cenários com conflitos sexuais em si, envolvendo o cenário *feeling* (*boldness& feeling – random mating*, em roxo; *boldness& feeling - aggressive spillover*, em verde; *feeling - random mating*, em azul; *feeling - aggressive spillover*, em vermelho) geraram uma maior variabilidade de tamanhos corporais (**Figura 8**), aumentando os valores de média corporal mais lentamente (com atraso) do que cenários sem conflitos sexuais. De toda forma, foram estas simulações destes cenários que tiveram os maiores tamanhos corporais quando chegaram ao fim. Um

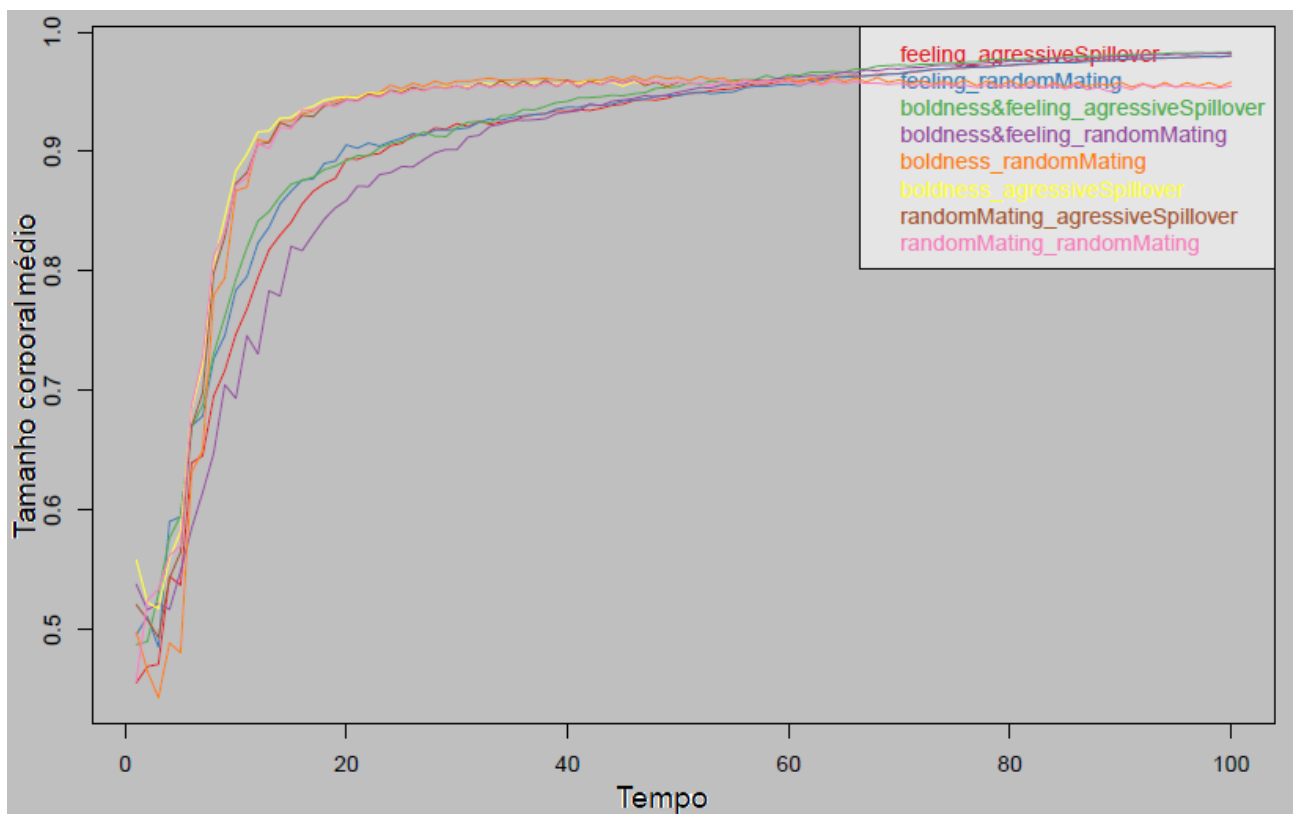


destaque é para a simulação com os cenários *boldness& feeling – random mating* que teve um crescimento da curva da média do tamanho corporal mais amortecido e com a maior variabilidade dentre todos. E por fim, a simulação *feeling - agressive spillover* teve uma posição mais intermediária,

### Machos

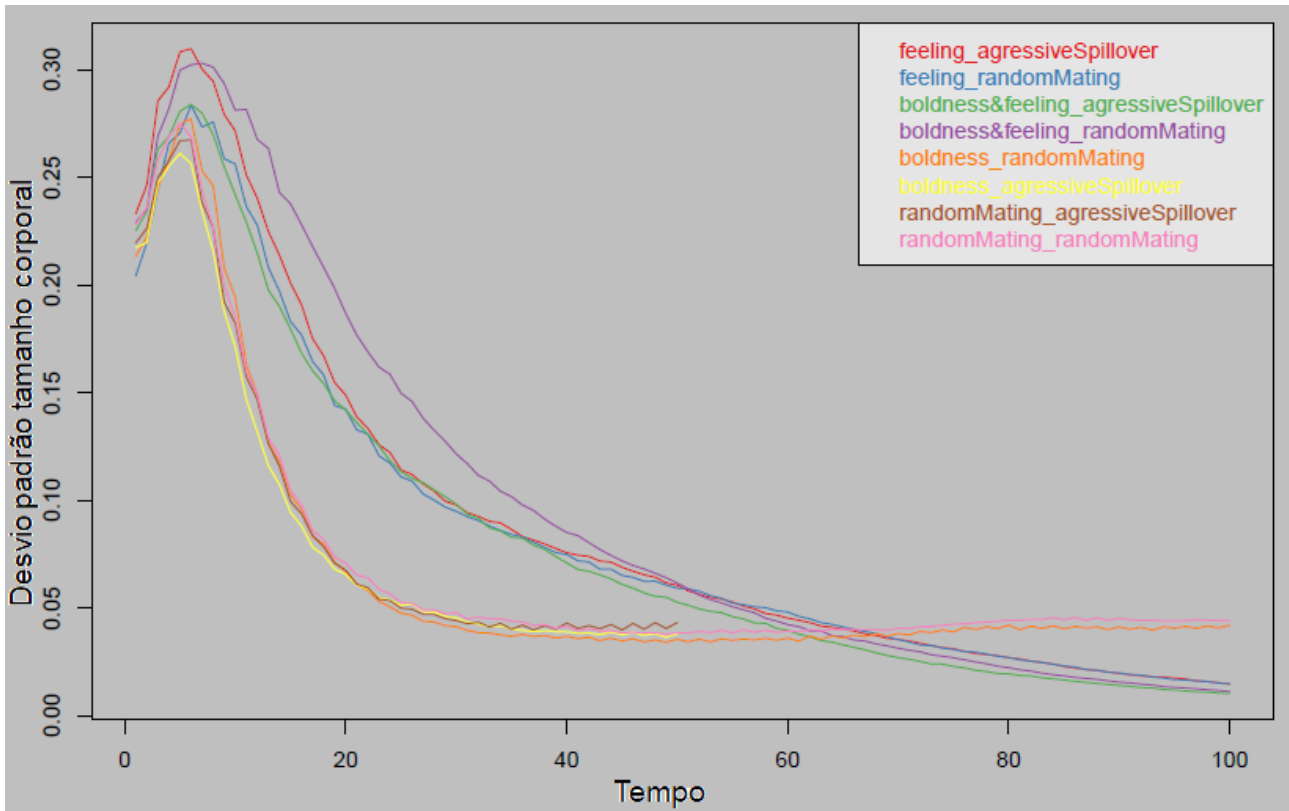


### Fêmea

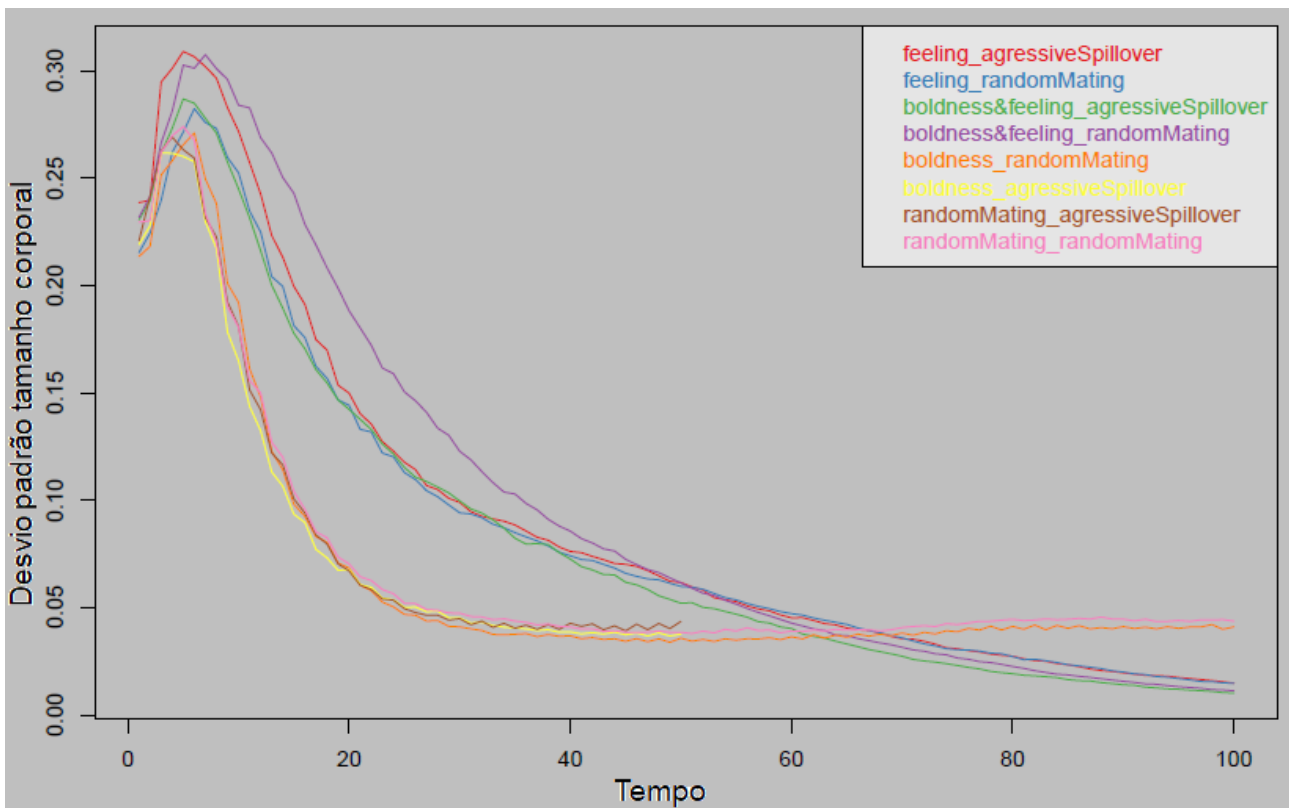


**Figura 7 - Tamanho corporal médio de machos e fêmeas durante 100 gerações.** Nestes gráficos os tamanhos corporais (eixo y) estão amostrados em função das gerações (eixo x). Acima está o gráfico das médias corporais dos machos em cada simulação (legenda) e abaixo estão os tamanhos corporais das fêmeas. Em todas as simulações obtemos quase os mesmos padrões de tamanhos corporais em machos e fêmeas, alcançando os valores extremos rapidamente.

## Fêmeas



## Machos



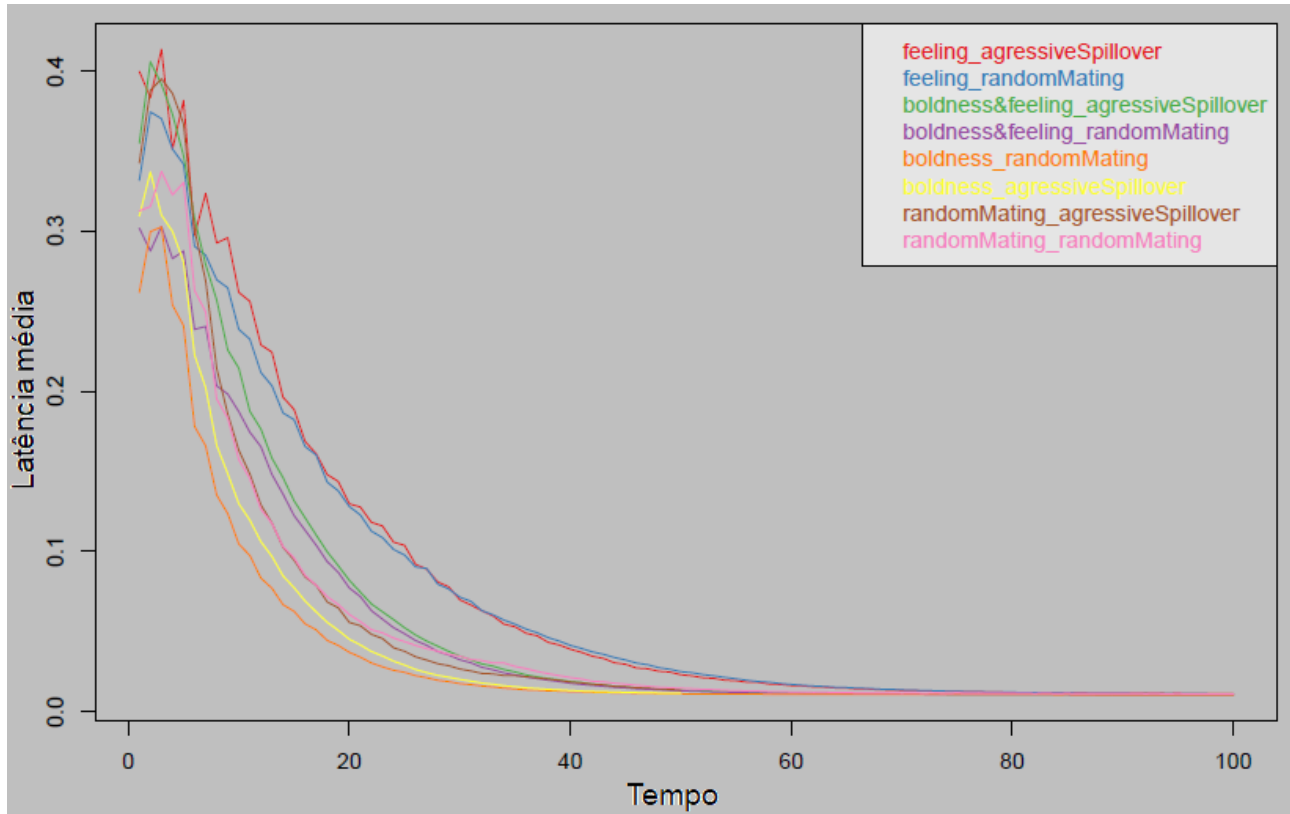
**Figura 8 - Desvio padrão das médias de tamanho corporal de machos e fêmeas através de 100 gerações.** Nestes gráficos os desvios padrão (eixo y) estão amostrados em função das gerações (eixo x). Acima está o gráfico das médias corporais das fêmeas em cada simulação (legenda) e abaixo estão os tamanhos corporais dos machos. Em todas as simulações obtemos quase os mesmos padrões de desvios padrão em machos e fêmeas, com baixa variabilidade de modo geral.

em relação a todas as outras simulações. Contudo, ao que parece, todas as simulações que tiveram o cenário *feeling* do macho envolvido se comportaram diferentemente daquelas que não possuíam este cenário, produzindo curvas bem mais amortecidas e com maior diversidade de tamanhos corporais. Ainda assim, em todas simulações é notável que os maiores tamanhos corporais foram rapidamente fixados nas populações

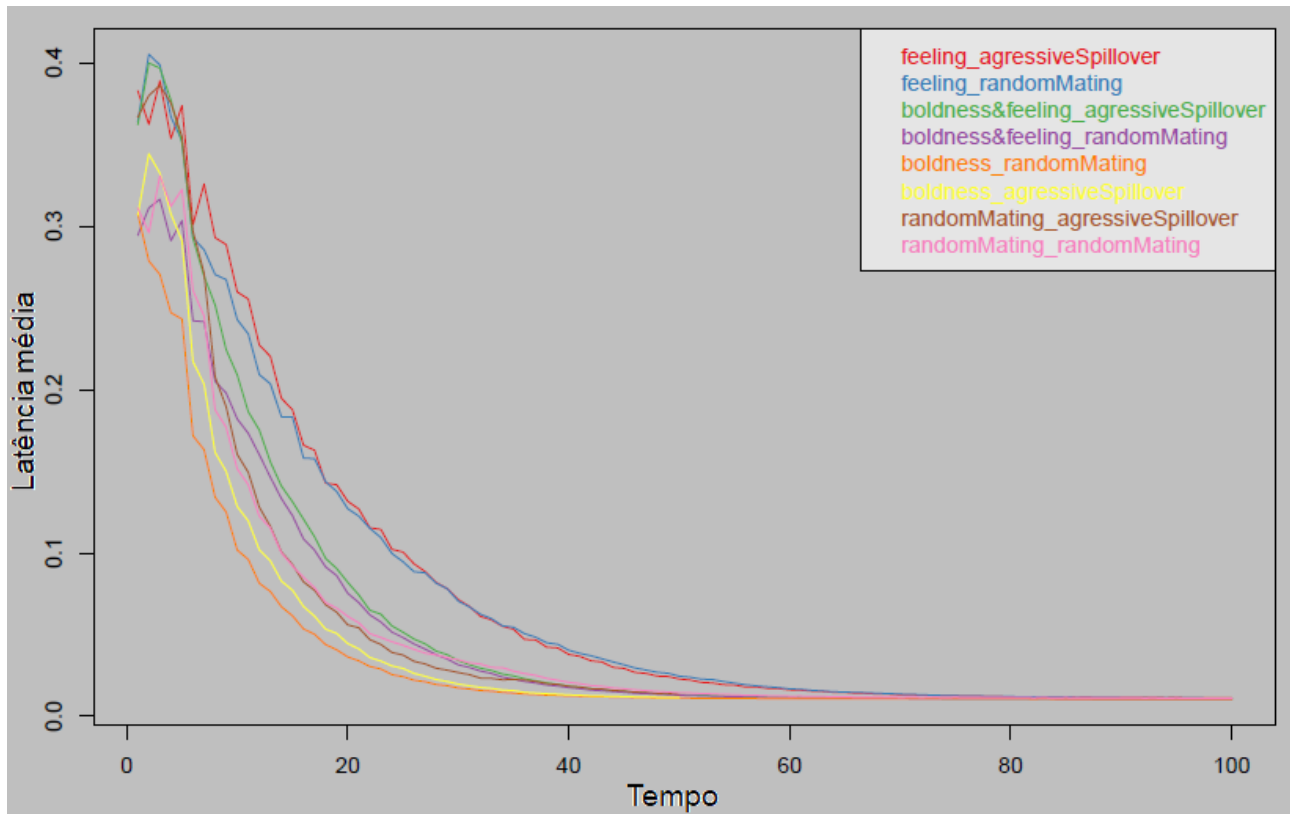
### *Médias de latências ao longo das gerações*

As latências médias foram feitas a cada geração para cada simulação dos conjuntos de cenários (**Figura 9**). A média das latências é uma forma de medirmos a dinâmica da agressividade ao longo do tempo, ou seja, de que forma a agressividade está sendo selecionada dentro de cada cenário testado. Lembrando que a agressividade é o que determina o canibalismo sexual, e a latência representa o inverso da agressividade (quanto maior a latência menor a agressividade). Mais uma vez as simulações que tiveram interações com o cenário *feeling* tiveram uma maior diversidade de fenótipos e um *delay* mais acentuado da curva. Em destaque as simulações *feeling-aggressive spillover* (vermelho) e *feeling-random mating* (azul) foram as que tiveram uma maior latência média. Além de uma maior variabilidade (fig. 9), outra diferença para os outros cenários foi que as gerações iniciais começaram com altos valores de latência, ou seja, menos agressivos (**Figura 10**). O mais oposto desses cenários foi a simulação com *boldness-random mating* (laranja), em que foi a que se destacou inicialmente com os menores valores de latência média, ou seja, com indivíduos mais agressivos. Apesar destes destaques, de maneira geral todas as simulações obtiveram os menores valores de latência rapidamente, em 50 tempos mais ou menos, e diferente do tamanho corporal médio, todas as simulações alcançaram e estabilizaram no mesmo valor mínimo de latência. A maior diferença quanto a isso foi o tempo e a velocidade com que se estabilizaram nos menores valores de latência. As simulações com apenas *feeling* (em vermelho e azul) demoraram um pouco mais para se estabilizarem. A diferença entre as simulações é gradativa quando se observa no gráfico, quanto mais se simula um conflito sexual entre os cenários de machos e fêmeas, maior os valores de latência média e mais tempo leva para se estabilizarem. Portanto, mais uma vez, as simulações com *feeling* foram as que mais tiveram uma diferença no comportamento das curvas de média e variabilidade de latência. Contudo, os maiores níveis de agressividade foi unanime em todas as simulações, se fixando na população rapidamente em poucas gerações.

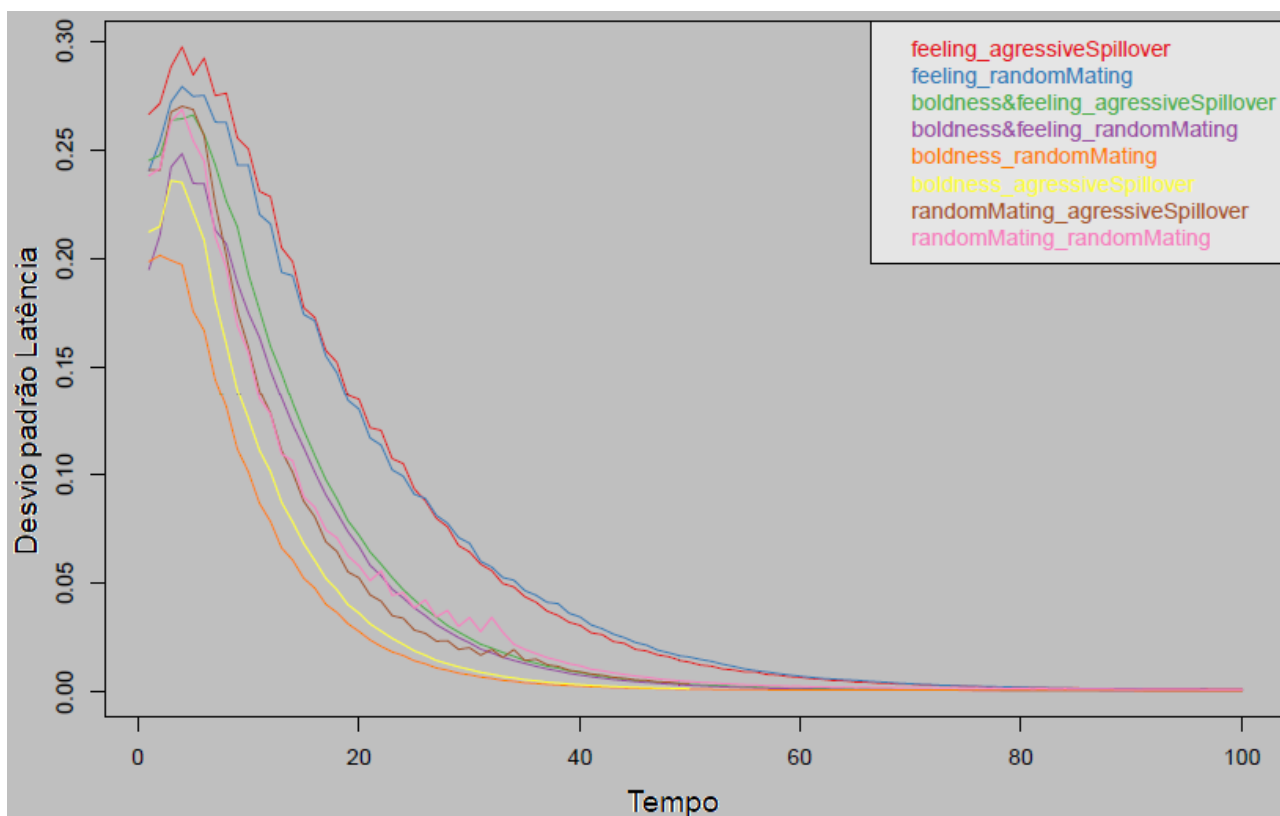
## Machos



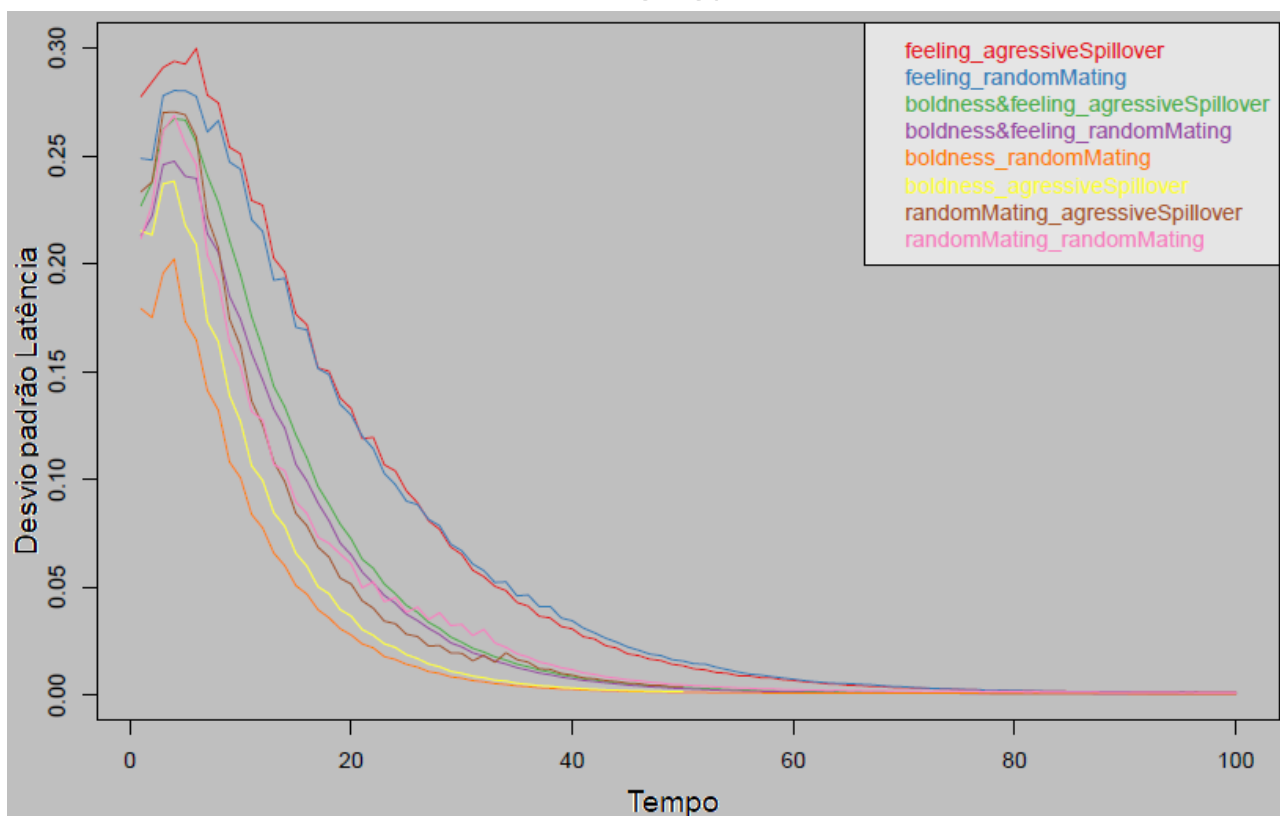
## Fêmea



**Figura 9 - Latência média de machos e fêmeas durante 100 gerações.** Nestes gráficos a latência média (eixo y) estão amostradas em função das gerações (eixo x). Acima está o gráfico das médias de latência dos machos em cada simulação (legenda) e abaixo estão os tamanhos corporais das fêmeas. Em todas as simulações obtemos quase os mesmos padrões de latência em machos e fêmeas, alcançando os valores extremos rapidamente.



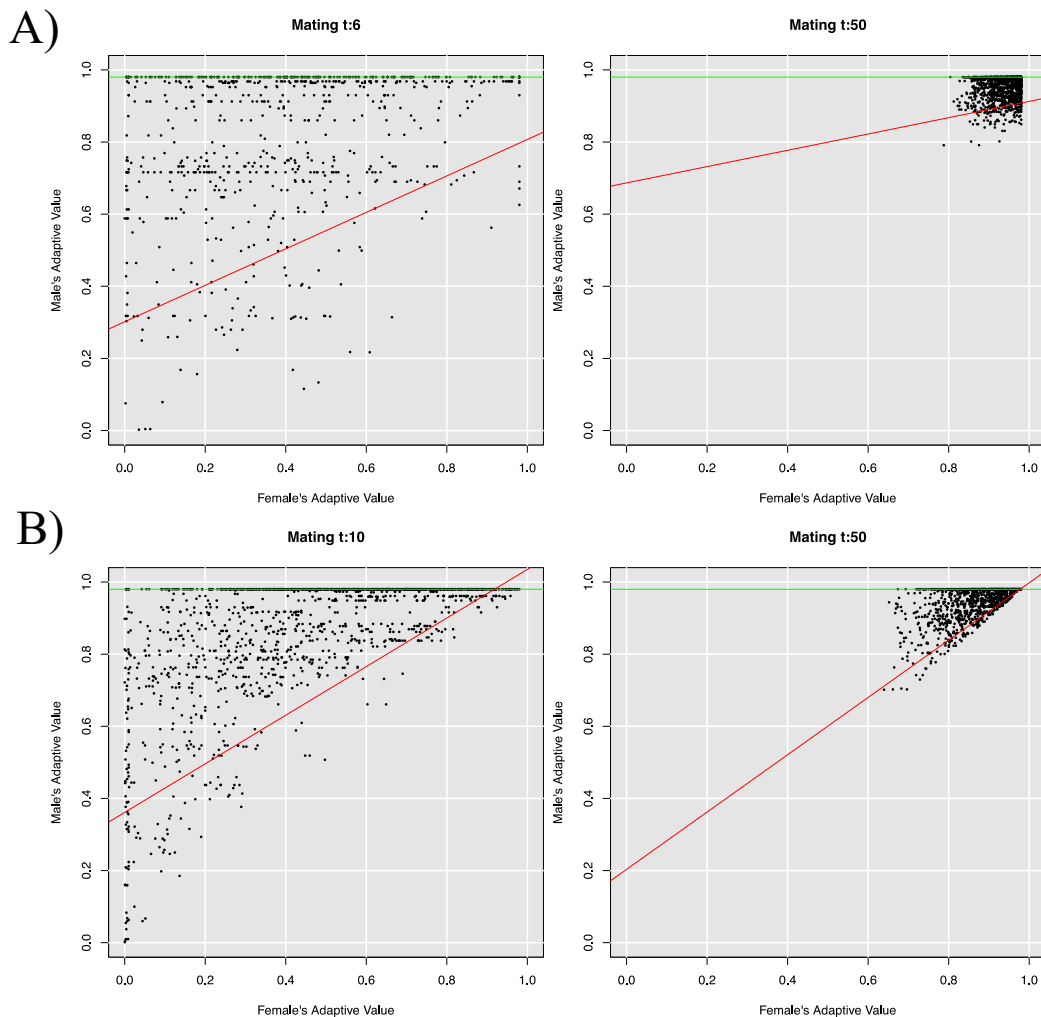
Fêmea



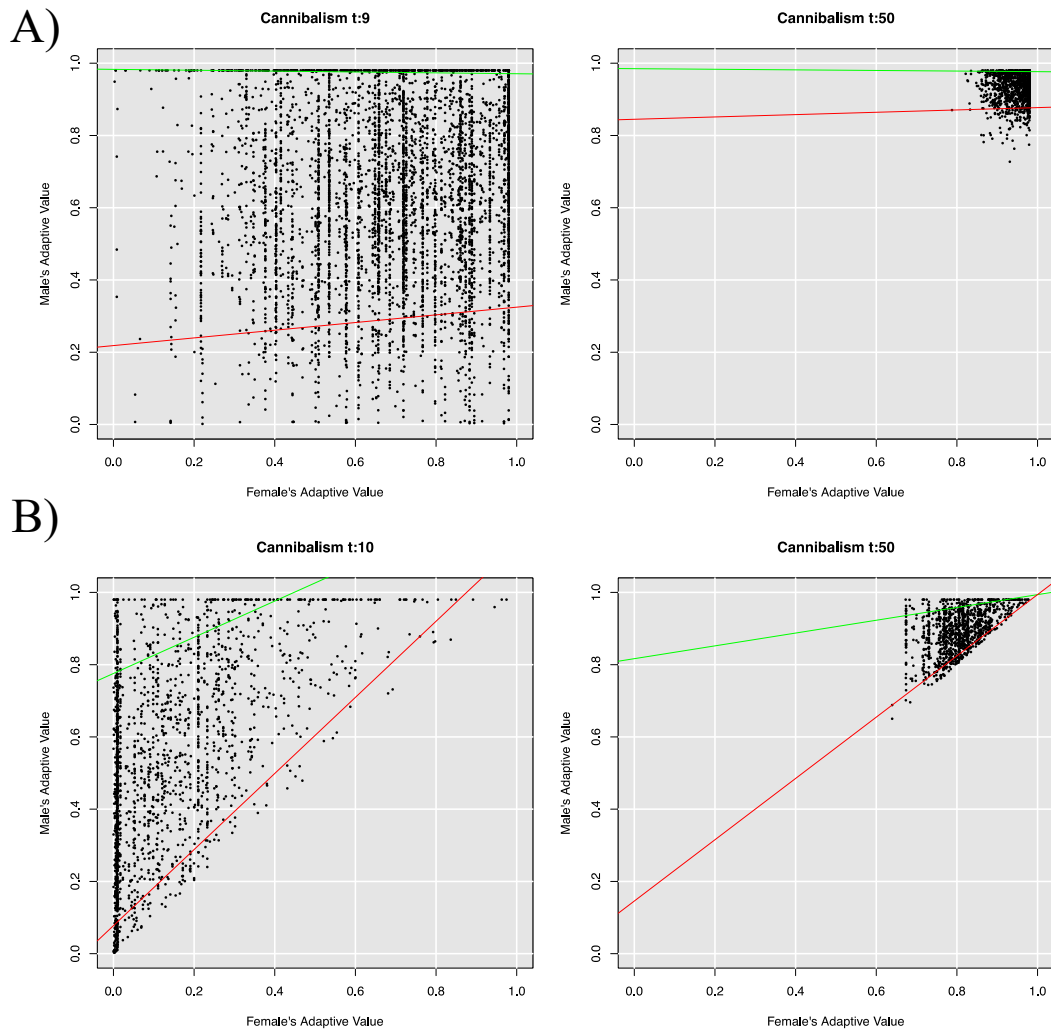
**Figura 10 - Desvio padrão das médias de Latência de machos e fêmeas através de 100 gerações.** Nestes gráficos os desvios padrão (eixo y) estão amostrados em função das gerações (eixo x). Acima está o gráfico das médias corporais dos machos em cada simulação (legenda) e abaixo estão os tamanhos corporais das fêmeas. Em todas as simulações obtemos quase os mesmos padrões de desvios padrão em machos e fêmeas, com baixa variabilidade de modo geral.

### Valor adaptativo médio ao longo das gerações

O valor adaptativo foi obtido a partir da interação entre as agressividades e tamanhos corporais de machos e fêmeas, ou seja, do produto (multiplicação) da razão destes valores. O valor adaptativo, de ambos fenótipos, está em função da sobrevivência e sucesso reprodutivo em um encontro entre machos e fêmeas, por isso esta variável é uma razão entre os fenótipos dos dois sexos. É, portanto, o valor adaptativo do encontro que está sendo considerado aqui, o quanto daquele fenótipo está sendo selecionado. Determinou-se também que a média dos valores adaptativos dos pais será igual a média da prole. Foi medido, através desta variável resposta, a força da seleção sobre os níveis de agressividade e tamanho corporal em função de cada tipo de interação entre machos e fêmeas. Visto os resultados anteriores de que as simulações com o cenário *feeling* foram as que mais se diferenciaram das outras, teremos adiante uma relação dos valores adaptativos apenas das simulações



**Figura 11 - Relação entre o valor adaptativo da fêmea (eixo-X) e do macho (eixo-Y) em cada evento de acasalamento.** Painel esquerdo representa os eventos de acasalamento no início das simulações (tempo 10) e, direito, no final das simulações (tempo 50). Painel superior (A) representa os cenários sem conflito sexual (random vs random) e, inferior (B), com conflito sexual (feeling vs. aggressive spillover).

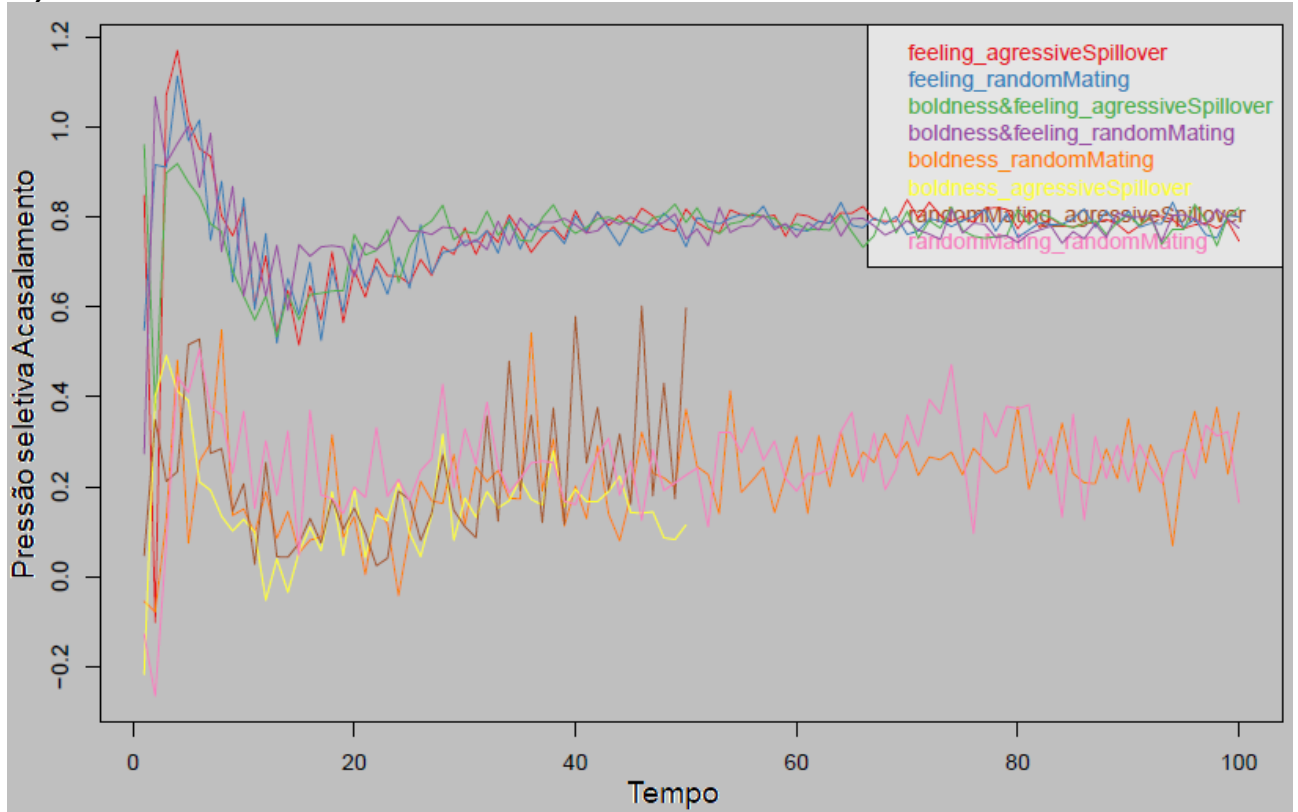


**Figura 12 - Relação entre o valor adaptativo da fêmea (eixo-X) e do macho (eixo-Y) em cada evento de canibalismo.** Painel esquerdo representa os eventos de canibalismo no início das simulações (tempo 10) e, direito, no final das simulações (tempo 50). Painel superior representa os cenários sem conflito sexual (*random vs random*) e, inferior, com conflito sexual (*feeling vs. aggressive spillover*).

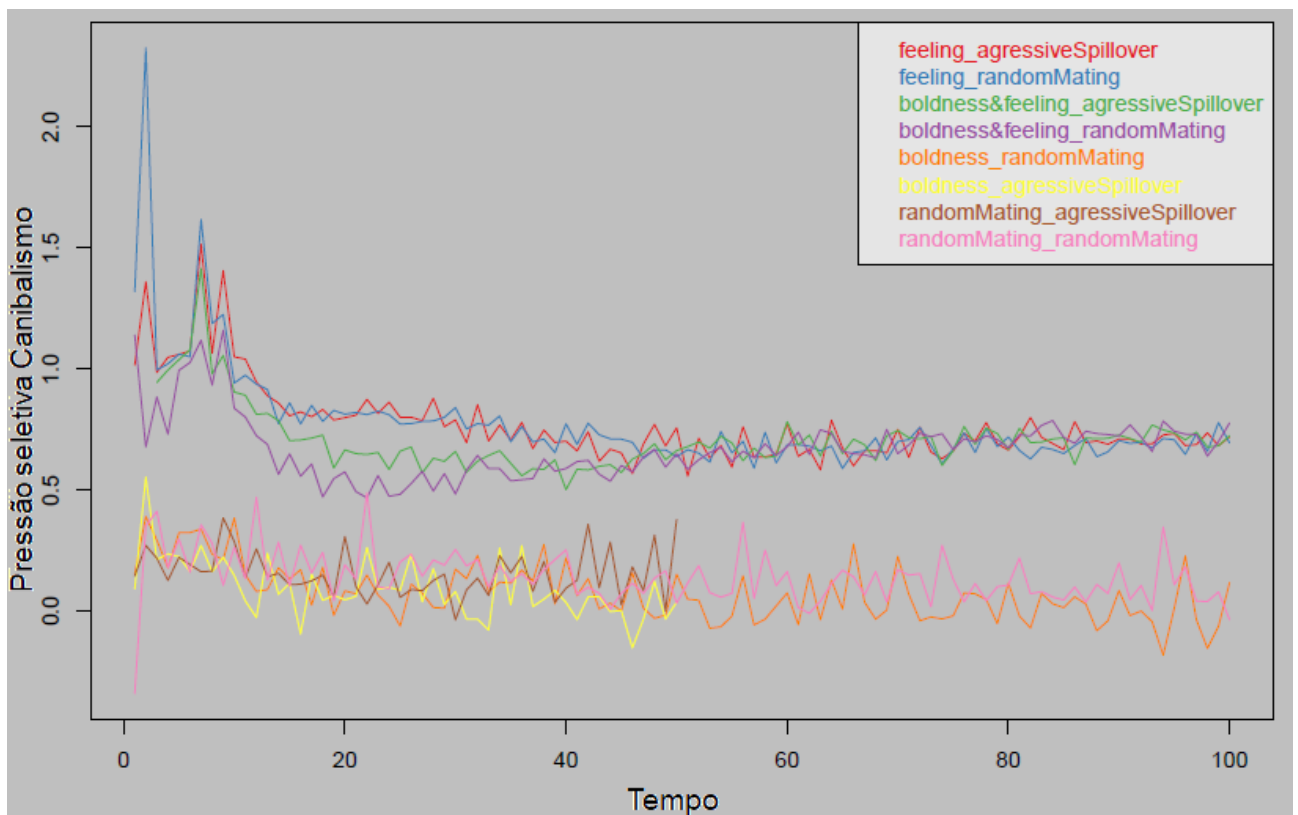
com cenários *random – random* e *feeling – aggressive spillover* (Figura 11 e Figura 12). Nas figuras 11 e 12, os gráficos “A” da parte superior representam a simulação com os cenários *random-random* e os gráficos “B” representam a simulação com os cenários *feeling – aggressive spillover*. Os tempos mostrados nos gráficos foram o tempo 10 (esquerda) e 50 (direita), após o tempo 50 não há muita diferença no padrão que está sendo mostrado. Cada ponto dos gráficos representa um valor adaptativo do encontro quando acontece o acasalamento (fig. 11) e quando ocorre o canibalismo (fig. 12). A reta vermelha representa a regressão linear feita a partir de todos os pontos dos valores adaptativos médios dos encontros e a reta em verde é somente o quartil do limite superior dos valores.

De modo geral, a relação entre os valores adaptativos dos casais (machos e fêmeas que acasalaram ou foram canibalizados) formou um envelope de restrição triangular. Essa restrição

A)



B)



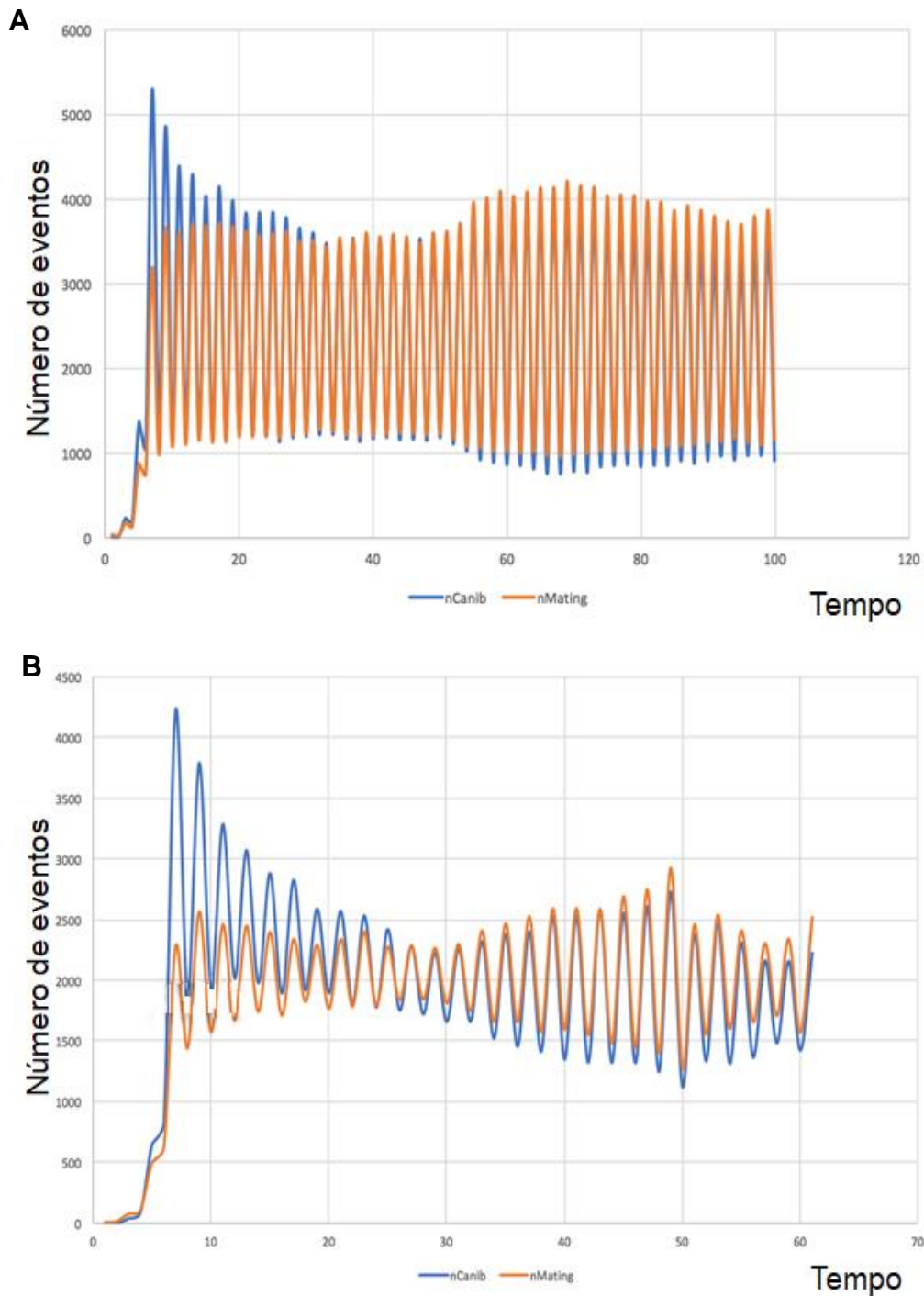
**Figura 13 - Pressão seletiva dos fenótipos em cada simulação durante 100 gerações em dois contextos diferentes.** Nestes gráficos estão os ângulos de inclinação (*slopes*) que determinam as pressões seletivas (eixo y) nos fenótipos de tamanho corporal e agressividade em cada simulação (legenda) através das 100 gerações (eixo x). As pressões seletivas se mostraram maiores no contexto de acasalamento (A) do que no contexto do canibalismo (B).



demonstrou a direção dos valores adaptativos dos encontros dos fenótipos ao longo do tempo. As fêmeas (eixo-X) pequenas e pouco agressivas acasalaram tanto com machos (eixo-Y) pequenos e pouco agressivos quanto grandes e muito agressivos, mas fêmeas grandes e muito agressivas só se acasalaram com machos também grandes e muito agressivos. A borda inferior desse triângulo representa o limite acessível das interações sexuais (acasalamento ou canibalismo) e seu ângulo de inclinação (*slope*) da regressão linear indica a força da pressão seletiva. O *slope* da pressão seletiva em ambas as simulações indica que os indivíduos pequenos e pouco agressivos são excluídos da população ao longo do tempo. Isso pode explicar nos resultados anteriores o porquê dos maiores valores de agressividade e tamanho corporal foram fixados rapidamente (fig. 7 e 9). Visto o ângulo de inclinação, em ambos contextos de acasalamento e canibalismo, a simulação com conflito sexual (*feeling vs. aggressive spillover*), a pressão seletiva foi bem maior que na simulação com cenários sem conflitos sexuais (*random vs random*) (**Figura 11** e **Figura 12**). No contexto reprodutivo (acasalamento, fig. 11), a pressão seletiva foi maior do que no contexto de canibalismo, sendo que na simulação *random vs random* a pressão seletiva foi praticamente estável no contexto de canibalismo (fig. 12). Os *slopes* das pressões seletivas em todas as simulações de cenários são mostrados na **Figura 13**, evidenciando uma clara separação entre as simulações com *feeling* e com *random mating* quanto a diferença da pressão seletiva dos fenótipos. As simulações com *feeling* sofreram as maiores pressões seletivas em comparação aos cenários com *random mating* (fig. 13). Comparando os contextos de acasalamento e canibalismo, no primeiro (fig. 13A) a pressão seletiva teve um peso bem maior que no segundo (fig. 13B), além de ter uma variação bem menor quanto a amplitude dos valores. Portanto, existe uma grande pressão seletiva sob as características de agressividade e tamanho corporal na *Dolomedes triton*, principalmente na reprodução da espécie. E os conflitos sexuais sofrem um maior peso dessa pressão, restringindo os valores adaptativos dos fenótipos em uma área de restrição bem definida.

### *Taxa de canibalismo e de acasalamento*

A taxa de canibalismo e acasalamento foi retirada do número de machos que foram canibalizados e quantos copularam, respectivamente (**Figura 14**). Quantos canibalismos e quantos acasalamento aconteceram foi uma decisão colocada no modelo como uma probabilidade de sobrevivência a cada encontro de machos e fêmeas. Isto refletiu a dinâmica do canibalismo em si e o quanto a pressão seletiva está agindo sobre ele em cada simulação de diferentes cenários. Mais uma vez focamos nas simulações *random -random* (fig. 14A) e *feeling – aggressive-spillover* (fig. 14B) por serem os cenários mais relevantes e comparativos para a análise dos resultados. Nos gráficos da



**Figura 14 - Taxas de acasalamento e canibalismo em duas simulações diferentes.** Acima estão a ocorrência de acasalamentos e canibalismos durante as 100 gerações. Na simulação com *random-random* **(A)** demorou consideravelmente menos para o número de acasalamentos se igualasse ao número de canibalismos se comparado com a simulação *feeling – aggressive spillover* **(B)**.

figura 14, em laranja representa o número de acasalamentos e em azul o número de canibalismos. Em ambas simulações, a taxa de canibalismo dá um salto grande nas primeiras gerações, se destacando bastante da taxa de acasalamentos. Somente depois de algumas gerações mais tarde que as taxas se

tornaram iguais e equivalentes no final da simulação. A mesma quantidade de canibalismo foi o que ocorreu de acasalamento, tanto que as taxas se sobrepõem na metade do tempo determinado para frente. Em ambas simulações também, a taxa de acasalamento só se igualou à taxa de canibalismo quando a primeira começou a diminuir, sendo isto mais evidente na simulação *feeling – aggressive-spillover* (fig. 14B). Mesmo que esse decréscimo no número de canibalismo foi proporcional entre as duas simulações. O que mais diferencia as simulações é o tempo que as taxas de canibalismo e acasalamento se sobrepõem. As taxas se tornaram iguais mais rapidamente na simulação com cenários *random -random* (fig. 14A), enquanto que na simulação *feeling – aggressive-spillover* (fig. 14B) as taxas se tornaram iguais bem mais tardiamente. A simulação *feeling – aggressive-spillover* teve um número menor de canibalismos, porém também teve um número menor de acasalamentos, pois as taxas se tornaram significativamente iguais ao longo do tempo. A mesma coisa para a simulação *random -random*, por mais que obteve maiores taxas de canibalismo, a taxa de acasalamento também foi proporcionalmente grande. Portanto, as diferenças entre as simulações quanto as taxas de canibalismo e acasalamento, é que na simulação *feeling – aggressive-spillover* existiu uma retração maior das taxas e a velocidade em que se tornam iguais. A grande quantidade de canibalismos só respondeu com um menor número de acasalamentos apenas no início das gerações das populações simuladas de *D. triton*. Não houve uma inversão dessa lógica para as simulações que tinham conflitos sexuais, ou seja, o número de acasalamentos não aumentou significativamente que supere o número de canibalismo. Ao contrário, foram proporcionalmente iguais mesmo com conflito sexual, diferente do esperado.

## DISCUSSÃO

### *Os conflitos sexuais influenciam nos tamanhos corporais e latência dos indivíduos?*

Em geral, todos os cenários levaram machos e fêmeas a possuírem valores extremos de tamanho corporal (fig. 7) e latência (fig. 9), próximos ao máximo e mínimo, respectivamente, e com baixa variabilidade entre os indivíduos (figs. 8 e 10). Em nossas simulações, as populações aumentaram rapidamente a frequência dos indivíduos maiores e mais agressivos, até que estas características foram permanentemente fixadas. Isto aconteceu independentemente de qual tipo de cenários estavam sendo simulados. O que nos leva a acreditar que o tamanho corporal pode ser de fato um fator determinante nas chances de ocorrerem o canibalismo sexual. E talvez até um fator de seleção indireta

das fêmeas, os machos maiores estão sendo selecionados indiretamente pelas fêmeas. Algo que ainda não foi proposto em trabalhos anteriores. Outros trabalhos não consideraram um tempo geração como foi considerado em nossas simulações. Por isso que em estudos com a espécie *Dolomedes triton* como o de Johnson e Sih (2005) não puderam dizer sobre a existência de uma seleção sexual indireta. Apenas que na espécie *D. triton* não foi encontrado nenhum fator discriminante como tamanho corporal na decisão da fêmea em canibalizar o macho ou não (Johnson e Sih, 2005b). Isto se mostra o contrário dos nossos resultados, é evidente o aumento das médias de tamanho corporal ao longo das gerações, denotando uma seleção para os maiores tamanhos corporais. O crescimento da agressividade em nossas populações simuladas pode ser também outro ponto a favor da consideração desta característica como um fenótipo sob seleção em populações reais. A manutenção deste fenótipo pode ser o que determina a taxa de canibalismo na espécie em ambientes naturais. Em todas as simulações, a latência média também foi fixada rapidamente em poucas gerações, o que pode ser um indicativo de que a agressividade é uma característica que está sendo selecionada por essa população. Podendo ser mais uma vez um tipo de seleção indireta devido as vantagens que a agressividade pode conferir a sobrevivência e reprodução dos indivíduos. Um ponto contra a estes resultados é que em nenhum dos cenários testados, as médias de latência e tamanho corporal foram parecidos com os valores encontrados em literatura (Johnson e Sih, 2005a; Zimmerman e Spence, 1992), possuindo uma variabilidade muito mais baixa do que se era esperado. Nem mesmo as simulações que tiveram algum nível de conflito sexual foram condizentes com os valores de tamanho e latência do mundo real. Dessa forma os conflitos sexuais não responderam ao esperado de que podem equilibrar ou alterar as médias de agressividade e tamanho corporal da população. Todas as simulações levaram a indivíduos maiores e mais agressivos. É nítido como cada simulação influenciou de alguma maneira nas médias de tamanho e latência, cada condição de um cenário quanto a sobrevivência ou reprodução do indivíduo resultou em alguma diferença na curva dessas variáveis. Porém essas diferenças foram muito poucas e apenas no início até a metade das gerações. Em uma escala evolutiva, essas diferenças no tempo de fixação dos fenótipos, são muito pouco significativas.

A simulação controle *random - random*, já se esperava que o nível de latência e tamanho corporal rapidamente se tornaria próximo do máximo como aconteceu, pois os machos não possuem nenhum poder de decisão ou forma de evitar o canibalismo. Dessa forma, tanto os machos como as fêmeas maiores e mais agressivos sempre vão estar em vantagem e assim aumentar rapidamente a frequência da agressividade na população. Todas as outras simulações com conflitos não tiveram muitas diferenças quanto a isso. Entretanto, as populações simuladas incorporando a dinâmica masculina *feeling* atingiram os valores extremos de tamanho corporal e latência mais tardiamente que os cenários sem dinâmica masculina. Em especial, o cenário combinando a dinâmica masculina

*feeling* e a dinâmica feminina *aggressive spillover* simulou populações mais equilibradas, com valores de tamanho corporal e latência com maior variabilidade (fig. 9), como o esperado para este tipo de interação. O macho possuindo uma capacidade de perceber a agressividade da fêmea, mesmo os machos menores e menos agressivos podem ter uma segunda chance com outra fêmea menos agressiva caso resolver não cortejar a primeira. Assim a pressão seletiva é maior sobre as fêmeas mais agressivas e favorece as fêmeas menos agressivas, o que fez a curva da latência média desta simulação ter um atraso maior até se fixar nos valores menores de latência. Mesmo a simulação *feeling – random mating*, que tinha um cenário controle da fêmea, ainda se diferenciou das demais simulações tendo uma variabilidade próxima da simulação *feeling - aggressive spillover*. Pois ainda o macho possui um papel ativo na chance de acontecer o CS-PRE. Portanto, o grande diferencial destes resultados certamente é o cenário *feeling* em que todas as simulações que possuíam uma interação com este, tiveram valores de latência e tamanho um pouco mais próximos do real.

### *Os conflitos sexuais modificam a pressão seletiva sobre o CS-PRE?*

Os resultados dos valores adaptativos médios explicam a velocidade com que os fenótipos de agressividade e tamanho corporal se fixaram rapidamente. A pressão seletiva sobre essas características foi alta nas duas simulações. O ângulo de inclinação da regressão linear dos valores adaptativos médios dos encontros nos mostrou o quão fortemente os fenótipos estão sendo selecionados. Indivíduos maiores e mais agressivos foram sendo selecionados se tornando mais frequentes a cada geração. Podendo os maiores tamanho corporais uma característica de seleção sexual e a agressividade pode ter sido selecionada conjuntamente. Porém, com a pressão seletiva alta sobre as características é normal que ao longo do tempo só se encontre indivíduos maiores e mais agressivos. Além de que os machos maiores e mais agressivos foram os únicos que conseguem se acasalar com as fêmeas igualmente maiores e mais agressivas. Isso fez com que o ângulo de inclinação da pressão seletiva restringisse ainda mais para somente estes fenótipos ao longo das gerações. Por esse motivo as médias de latência e tamanho corporal chegaram a valores extremos tão rapidamente independentemente da interação de cenários. É provável que a grande pressão sobre os fenótipos fez com que as simulações não se diferenciassem muito entre si.

Mesmo com a latência tão baixa, as populações não se extinguíram mesmo com uma agressividade tão alta. Com o nível de agressividade que as populações alcançaram, era esperado que a taxa de canibalismo aumentasse e levasse a extinção da população. Porém não foi isso que aconteceu em nossas simulações. Uma possível explicação é que os valores dos *slopes* das figuras 11 e 12 indicam que a pressão seletiva conferida pela reprodução é mais forte que aquela determinada pelo

canibalismo. Se a pressão do canibalismo fosse maior, provavelmente haveria queda do número de machos e a população sucumbiria. Outra possível explicação para isso é que, como consequência da pressão seletiva aumentando os indivíduos maiores e mais agressivos na população, as frequências de acasalamentos e canibalismos se equiparam ao longo do tempo (fig. 13). No início das simulações, há mais canibalismo que acasalamento porque fêmeas muito agressivas encontram machos pouco-agressivos e a probabilidade de canibalismo se torna maior que a de acasalamento. No final, com indivíduos cada vez mais agressivos em geral, fêmeas muito-agressivas só encontram com machos também muito-agressivos, de modo que as probabilidades de canibalismo e acasalamento se equiparam.

Embora esse processo de aumento de agressividade seja observado em geral, os cenários que consideram as decisões dos machos durante os acasalamentos e incorporam a dinâmica de conflito sexual, mostram essa diferença entre as probabilidades de canibalismo e acasalamento de forma ainda mais explícita ao longo do tempo. Devido aos machos escolherem as fêmeas menores e menos agressivas, seu sucesso reprodutivo aumenta com o tempo e a probabilidade de acasalamento se torna maior e mais constante que a de canibalismo no cenário *feeling*. O equilíbrio é garantido quando a pressão seletiva atua em oposição durante o acasalamento e a mortalidade. Os machos (com poder de escolha e não inertes) preferem as fêmeas menores e menos agressivas durante o acasalamento, enquanto as fêmeas maiores e mais agressivas (com vantagem no forrageamento, portanto mais nutridas) têm menores chances de morrerem por limitação de recursos. O que explica as maiores pressões seletivas nos cenários com *feeling*. A pressão sobre os fenótipos mais extremos é maior quando o macho prefere a fêmea menos agressiva, porém são as mais agressivas que possuem vantagens de forrageamento. Os cenários *feeling* em interação com *agressive spillover*, que apresentam uma combinação explícita de conflito sexual, indica claramente que as dinâmicas do macho e da fêmea (e não apenas da fêmea, como foca a literatura) são importantes e decisivas para manter o comportamento de canibalismo sexual em um contexto evolutivo.

### *A evolução do CS-PRE é influenciada pelos conflitos sexuais?*

Dentre a maioria dos estudos com canibalismo sexual, o comportamento das fêmeas têm sido o principal (se não o único) foco das hipóteses que explicam a dinâmica do canibalismo sexual em aranhas. Principalmente quando se trata da espécie *Dolomedes triton*. Até a presente data, não se tem registros de uma hipótese que propõe a interação entre machos e fêmeas para explicar a dinâmica do canibalismo sexual pré-copulatório. Nossos resultados estão demonstrando como estas interações entre machos e fêmeas podem ser importantes para explicar a evolução do comportamento através dos

conflitos sexuais. De maneira geral, os resultados nos mostram a importância de incluir o macho na dinâmica do comportamento. Todas simulações em que o macho teve um papel ativo na dinâmica comportamental, se diferenciaram daquelas que o macho não teve nenhuma ação. De toda forma, as médias de latência, tamanho corporal e taxa de canibalismo chegaram à valores extremos muito rapidamente em todas simulações. Indiferentemente se a simulação tinha uma interação com conflito sexual ou não, todas se comportaram muito parecidas. Por isso que os conflitos sexuais à longo prazo não foram muito significativos em nossos testes, não servindo para concluirmos um grande papel na evolução do comportamento. Contudo, a inclusão de um papel do macho pareceu pelo menos uma forma de mitigar os custos do canibalismo sexual na população e estabilizar a dinâmica demográfica para que a população não se extinga. Visto que a pressão seletiva sobre a agressividade e o tamanho corporal foi bastante considerável, esse papel do macho pode ser uma solução ao porque as populações de *Dolomedes triton* estão estáveis até hoje.

A hipótese *feeling* que testamos em nossas simulações pode ser a mais aplicável para explicar a estabilização do CS-PRE da *Dolomedes triton*. A pressão seletiva deve ser forte em ambos os sexos para que comportamento não comprometa a população mesmo com altos valores de agressividade. E para que essa pressão seletiva seja igual, é necessário que o macho tenha um papel ativo na dinâmica comportamental. É provável então que os machos da espécie *D. triton* tenham algum mecanismo de escolha que reduza suas chances de ser canibalizados. Sugerimos primeiramente que o macho pode perceber o quanto a fêmea é agressiva, mas bem como pode ser uma preferência sexual do macho por fêmeas menos agressivas. Ainda assim, não podemos inferir isto sem mais estudos sobre. Pois acima de tudo, esta hipótese não se diferenciou tão grandemente das outras nulas. E existe ainda a possibilidade do cenário *feeling* ter apenas atrasado a dinâmica do comportamento. Com as decisões que programamos para este cenário pode ter acontecido de atrasar a reprodução e os encontros de machos e fêmeas, o que resultou em um menor tempo que a agressividade e tamanho corporal chegaram a valores maiores. Esses problemas da própria metodologia e programação do nosso modelo pode ter sido também o que resultou as poucas diferenças entre as simulações. Devido aleatoriedade da abordagem do modelo (IBM) é provável que várias simulações de uma mesma interação de cenários possam nos dar um padrão mais confiável do que mostramos neste trabalho. Talvez dando um resultado diferente e mais próximo do esperado em que os conflitos interfiram no canibalismo sexual mais do que em nossos resultados. Contudo, se mesmo dessa forma os conflitos sexuais não se diferenciarem tanto em comparação ao cenário controle, podemos talvez sugerir uma hipótese de neutralidade da dinâmica comportamental em um trabalho futuro.

## REFERÊNCIAS

- Andrade, M. C. B. 1996. Sexual selection and male sacrifice in the Australian redback spider. *Science*, 271, 70–72.
- Arnqvist, G. (1992) Courtship behaviour and sexual cannibalism in the fishing spider, *Dolomedes fimbriatus* (Clerck) (Aranea: Pisauridae). *J. Arachnol.* 20, 222-226.
- Arnqvist, G., Henriksson, S. (1997) Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evol Ecol* 11:255–273
- Becker, E., Riechert, S., & Singer, F. (2005). Male induction of female quiescence/catalepsis during courtship in the spider, *Agelenopsis aperta*. *Behaviour*, 57-70.
- Bilde T, Tuni C, Elsayed R, Pekár S, Toft S (2007) Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation? *Anim Behav* 73:267–273
- Bilde, T., Tuni, C., Elsayed, R., Pekár, S., & Toft, S. (2006). Death feigning in the face of sexual cannibalism. *Biology Letters*, 2(1), 23-25.
- Bleckmann, H. & J. S. Rovner. 1984. Sensory ecology of a semi-aquatic spider (*Dolomedes triton*). I. Roles of vegetation and wind-generated waves in site selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 14:297-301.
- Buskirk, R. E., Frohlich, C., & Ross, K. G. (1984). The natural selection of sexual cannibalism. *The American Naturalist*, 123(5), 612-625.
- Bradley, R. A. (2013), *Common spiders of North America*. University of California Press Berkeley and Los Angeles, California. American Arachnological Society.
- Carico, J. E. (1972). The Nearctic Spider Genus *Pisaurinae* (Pisauridae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 79(4), 295-310.
- Carico, J. E. (1973), *The Nearctic Species of the Genus Dolomedes* (Araneae: Pisauridae). Library of the museum of comparative Zoology (Harvard).
- Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E., & de Araújo, A. M. (2008). Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, Paratrechalea). *Naturwissenschaften*, 95(8), 731-739.
- Darwin, C. 1871. *Sexual Selection and the Descent of Man*. London: Murray.
- DeAngelis, D. L., & Grimm, V. (2014). Individual-based models in ecology after four decades. *F1000Prime Rep*, 6(39), 6.
- DeAngelis, D. L., & Mooij, W. M. (2005). Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 147-168.
- Elias, D. O., Andrade, M. C., & Kasumovic, M. M. (2011). Dynamic population structure and the evolution of spider mating systems. *Advances in Insect Physiology*, 41, 65.



- Elgar, M. A. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. In: *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa* (Ed. by M. A. Elgar & B. J. Crespi), pp. 128–155. Oxford: Oxford Scientific.
- Elgar, M. A. & Nash, D. R. 1988. Sexual cannibalism in the garden spider *Araneus diadematus*. *Animal Behaviour*, 36, 1511–1517.
- Elgar, M. A., & Crespi, B. J. (1992). *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (No. 591.53 E53).
- Elgar, M. A., & Schneider, J. M. (2004). Evolutionary significance of sexual cannibalism. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 135-164.
- Elgar, M. A., Schneider, J. M. & Herberstein, M. E. 2000. Female control of paternity in the sexually cannibalistic spider *Argiope keyserlingi*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267, 2439–2443
- Fernández-Montraveta, C., & Ortega, J. (1990). Some aspects of the reproductive behavior of *Lycosa tarentula fasciiventris* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 257-262.
- Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 52:399-433
- Foelix, R. F. (2011), *Biology of spiders*. Oxford University Press. USA.
- Foellmer, M. W., & Fairbairn, D. J. (2003). Spontaneous male death during copulation in an orb-weaving spider. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl\_2), S183-S185.
- Foellmer, M. W., & Fairbairn, D. J. (2005). Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia*, 142(4), 653-662.
- Fromhage, L., & Schneider, J. M. (2004). Safer sex with feeding females: sexual conflict in a cannibalistic spider. *Behavioral Ecology*, 16(2), 377-382
- Fromhage, L., & Schneider, J. M. (2006). Emasculation to plug up females: the significance of pedipalp damage in *Nephila fenestrata*. *Behavioral Ecology*, 17(3), 353-357.
- Frost, C. M., Graham, A. K., & Spence, J. R. (2013). Abiotic conditions rather than resource availability cues determine aerial dispersal behaviour in spiderlings of *Dolomedes triton* (Araneae: Pisauridae). *The Canadian Entomologist*, 145(1), 29-39.
- Gaskett, A. C. (2007). Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biological Reviews*, 82(1), 27-48.
- Giacomini, H. C. (2007). Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazonica*, 431-446.

- Graham, A. K., Buddle, C. M., & Spence, J. R. (2003). Habitat affinities of spiders living near a freshwater pond. *The Journal of Arachnology*, 31(1), 78-90.
- Hebets, E. A., & Uetz, G. W. (2000). Leg ornamentation and the efficacy of courtship display in four species of wolf spider (Araneae: Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(4), 280-286.
- Hebets, E. A. (2003). Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(23), 13390-13395.
- Herberstein, M., Schneider, J., & Elgar, M. (2002). Costs of courtship and mating in a sexually cannibalistic orb-web spider: female mating strategies and their consequences for males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(5), 440-446.
- Jackson, R. R. (1986). Cohabitation of males and juvenile females: a prevalent mating tactic of spiders. *Journal of natural history*, 20(5), 1193-1210.
- Johns, P. M., & Maxwell, M. R. (1997). Sexual cannibalism: who benefits?. *Trends in ecology & evolution*, 12(4), 127-128.
- Johnson, J. C. (2001). Sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): an evaluation of two explanations for female aggression towards potential mates. *Animal Behaviour*, 61(5), 905-914.
- Johnson, J. C. (2004). Cohabitation of juvenile females with mature males promotes sexual cannibalism in fishing spiders. *Behavioral Ecology*, 16(1), 269-273.
- Johnson, J. C., & Sih, A. (2005a), Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4), 390-396.
- Johnson, J. C. (2005b), The role of body size in mating interactions of the sexually cannibalistic fishing spider *Dolomedes triton*. *Ethology*, 111(1), 51-61.
- Johnson, J. C., & Sih, A. (2007). Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74(5), 1131-1138.
- Jordan, F., Jelks, H. L., & Kitchens, W. M. (1994). Habitat use by the fishing spider *Dolomedes triton* in a northern Everglades wetland. *Wetlands*, 14(3), 239.
- Moya-Laraño, J., Orta-Ocaña, J. M., Barrientos, J. A., Bach, C., & Wise, D. H. (2003). Intriguing compensation by adult female spiders for food limitation experienced as juveniles. *Oikos*, 101(3), 539-548.
- Nessler, S. H., Uhl, G., & Schneider, J. M. (2006). Genital damage in the orb-web spider *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae) increases paternity success. *Behavioral Ecology*, 18(1), 174-181.
- Newman, J.A. and Elgar, M.A. (1991) Sexual cannibalism in orb-weaving spiders: An economic model. *Am. Nat.* 138, 1372-1395.

- Pereira, R. B. (2009). Comportamento sexual e a importância do presente nupcial na reprodução de *Thaumasia* sp. nov. (Araneae: Pisauridae).
- Persons, M. H., & Uetz, G. W. (2005). Sexual cannibalism and mate choice decisions in wolf spiders: influence of male size and secondary sexual characters. *Animal Behaviour*, 69(1), 83-94.
- Polis, G. A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 225-251.
- Pruitt, J. N., & Riechert, S. E. (2009). Sex matters: sexually dimorphic fitness consequences of a behavioural syndrome. *Animal Behaviour*, 78(1), 175-181.
- Pruitt, J. N., Riechert, S. E., & Harris, D. J. (2011). Reproductive consequences of male body mass and aggressiveness depend on females' behavioral types. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(10), 1957-1966.
- Prenter, J., MacNeil, C., & Elwood, R. W. (2006). Sexual cannibalism and mate choice. *Animal Behaviour*, 71(3), 481-490.
- Rovner, J. S., G. A. Higashi, R. F. Foelix: Maternal behaviour in wolf spiders: the role of abdominal hairs. *Science* 182 ( 1973) 1153–1155.
- Riechert, S. E., & Smith, J. M. (1989). Genetic analyses of two behavioural traits linked to individual fitness in the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Animal Behaviour*, 37, 624-637
- Riechert, S. E., & Jones, T. C. (2008). Phenotypic variation in the social behaviour of the spider *Anelosimus studiosus* along a latitudinal gradient. *Animal Behaviour*, 75(6), 1893-1902.
- Segoli, M., Arieli, R., Sierwald, P., Harari, A. R., & Lubin, Y. (2008). Sexual cannibalism in the brown widow spider (*Latrodectus geometricus*). *Ethology*, 114(3), 279-286.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution*, 19(7), 372-378
- Schneider, J. M., Gilberg, S., Fromhage, L., & Uhl, G. (2006). Sexual conflict over copulation duration in a cannibalistic spider. *Animal Behaviour*, 71(4), 781-788.
- Schneider, J. M., & Elgar, M. A. (2001). Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Araneioidea): female and male perspectives. *Behavioral Ecology*, 12(5), 547-552.
- Shultz, J. W. (1987). Walking and surface film locomotion in terrestrial and semi-aquatic spiders. *Journal of Experimental Biology*, 128(1), 427-444.
- Snow, L. S. E. & Andrade, M. C. B. 2004. Pattern of sperm transfer in redback spiders: implications for sperm competition and male sacrifice. *Behavioral Ecology*, 15, 785–792.
- Stoltz, J. A., Elias, D. O., & Andrade, M. C. B. (2009). Male courtship effort determines female response to competing rivals in redback spiders. *Animal Behaviour*, 77(1), 79-85.

- Suter, R. B. (1991). Ballooning in spiders: results of wind tunnel experiments. *Ethology Ecology & Evolution*, 3(1), 13-25.
- Suter, R. B. (1999). Cheap transport for fishing spiders (Araneae, Pisauridae): the physics of sailing on the water surface. *Journal of Arachnology*, 489-496.
- Suhm M, Thaler K, Alberti G, 1996. Glands in the male palpal organ and the origin of the mating plug in Amaurobius species (Araneae: Amaurobiidae). *Zool Anz* 234:191–199.
- Vahed, K (2007) All that glitters is not gold: sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology* 113:105–127.
- Valentim, A. M e Sobrinho Jr, I. S. (2015). Escolheu não percebeu, a quelícera comeu: modelagem ecológica e evolutiva para o comportamento sexual de Dolomedes triton (Araneae:Pisauridae). Trabalho de Monografia. UFG – Regional Jataí.
- Ward, J. V. (1992). *Aquatic insect ecology. 1. Ecology and habitat.* John Wiley & Sons, Inc..
- Wegner, G. S. (2011), *Spider Identification Guide – IPM Institute of North America.* BASF
- Wojcicki, J. P. (1992). A description of the reproductive biology of the fishing spider Dolomedes triton (Walck.)(Araneae: Pisuridae) in central Alberta.
- Zimmermann, M. e Spence, J.R. (1989) Prey use of the fishing spider Dolomedes triton: An important predator of the neuston community. *Oecologia* 80, 187-194.
- Zimmermann, M. e Spence, J.R. (1992) Adult population dynamics and reproductive effort of the fishing spider Dolomedes triton (Araneae, Pisauridae) in central Alberta. *Can. J. Zool.* 70, 2224-2233.
- Zimmermann, M., & Spence, J. R. (1998). Phenology and life-cycle regulation of the fishing spider Dolomedes triton Walckenaer (Araneae, Pisauridae) in central Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 76(2), 295-309.