



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Trabalho de Conclusão de Curso

**Custos dependentes do investimento reprodutivo sobre a capacidade de  
forrageio de fêmeas de *Paratrechalea ornata* (Araneae)**

**Pietro Pollo**

Orientador: Aldo Mellender de Araújo

Co-orientador: Luiz Ernesto Costa-Schmidt

Porto Alegre, novembro de 2015.

**Custos dependentes do investimento reprodutivo sobre a capacidade de forrageio de  
fêmeas de *Paratrechalea ornata* (Araneae)**

Orientador: Aldo Mellender de Araújo

Co-orientador: Luiz Ernesto Costa-Schmidt

Banca examinadora:

Nelson J. Rosa Fagundes (Universidade Federal do Rio Grande do Sul)

Victor Hugo Valiati (Universidade do Vale do Rio dos Sinos)

Manuscrito formatado segundo as regras editoriais da revista *Animal Behaviour*,  
com algumas alterações na diagramação para melhor compreensão.

Porto Alegre, novembro de 2015.

## 1 **Resumo**

2 Cuidado parental normalmente envolve ganhos na sobrevivência da prole em detrimento de  
3 dispêndios energéticos e reprodutivos ao cuidador. O transporte de ovos junto ao animal  
4 consiste em um cuidado parental também custoso, inclusive podendo comprometer a  
5 locomoção, o que pode interferir na habilidade de forrageio do animal. O presente estudo  
6 explorou os custos na capacidade de capturar uma presa gerados por investimento reprodutivo  
7 em fêmeas de *Paratrechalea ornata* (Araneae, Trechaleidae), que transporta a ooteca aderida  
8 junto às suas fiandeiras após oviposição. A hipótese desse trabalho prevê que investimentos  
9 em cuidado maternal levam à custos diretamente proporcionais na habilidade de  
10 forrageamento das fêmeas. Observou-se um padrão onde a chance de capturar uma presa por  
11 fêmeas de *P. ornata* diminui proporcionalmente com o investimento reprodutivo da fêmea,  
12 antes mesmo da postura dos ovos. Os resultados demonstram haver custos ao genitor ao  
13 exercer cuidado parental e, de acordo com a hipótese neste caso, sugerem possibilidades  
14 específicas no contexto da espécie, que apresenta a oferta de presentes nupciais por parte dos  
15 machos.

16

17 **Palavras-chave:** investimento reprodutivo; cuidado parental; transporte de ovos;  
18 forrageamento; Lycosoidea.

# 1 **Introdução**

2 Quando se fala em cuidado parental, não raro pensa-se no próprio exemplo humano e  
3 de outros mamíferos de zelar pelas crias até atingirem uma determinada maturidade (Royle et  
4 al., 2012). No entanto, o conceito amplo de cuidado parental vai muito além de encarregar-se  
5 dos jovens, sendo, na verdade, qualquer característica parental que aumente o valor adaptativo  
6 da prole, normalmente ao dispêndio energético ou reprodutivo do genitor (Clutton-Brock,  
7 1991). Isso significa que o cuidado parental envolve inclusive etapas pré-natais, a exemplo da  
8 gestação em mamíferos, que é extremamente custosa (Gittleman & Thompson, 1988; Royle et  
9 al., 2012).

10 Amplamente encontrado em animais ovíparos, a guarda dos ovos em um lugar fixo  
11 também exige um certo sacrifício do cuidador, pois o priva de forragear (Royle et al., 2012), a  
12 exemplo do opilião *Iporangaia pustulosa*, cujo macho sofre redução da massa e volume  
13 corporal proporcional ao tempo de atenção dado aos ovos (Requena et al., 2012). No entanto,  
14 o zelo aos ovos pode ocorrer de forma móvel (*i.e.*, ao carregá-los consigo após a oviposição)  
15 em alguns animais e, por isso, é considerado um cuidado parental menos dispendioso pois, em  
16 alguns casos, permite o cuidador forragear (Royle et al., 2012). Todavia, os cuidadores nesse  
17 caso não estão isentos de custos, muito pelo contrário: transportar os ovos implica menor  
18 eficiência locomotora que repercute negativamente na habilidade de forrageio e fuga frente a  
19 predadores (Crowl & Alexander, 1989; Kight & Ozga, 2001; Colancecco et al., 2007). No  
20 isópodo *Porcellio laevis* Latreille, 1804, não só as fêmeas portadoras de ovos são mais lentas  
21 que as outras fêmeas, como na verdade gastam mais energia e possuem menor capacidade de  
22 digerir o alimento (Kight & Ozga, 2001; Lardies, 2004). Em baratas d'água (*Belostoma*  
23 *flumineum*), machos portadores de ovos capturam muito menos presas do que indivíduos que  
24 não estejam executando esse tipo de atividade (Crowl & Alexander, 1989). Apesar de sete  
25 ordens de aracnídeos carregarem a prole consigo (Polis & Sissom, 1990), as repercussões de

1 tal cuidado parental aos genitores têm sido extremamente negligenciadas. Por exemplo,  
2 aranhas confeccionam ootecas (*i.e.*, saco de ovos envolvido em inúmeras camadas de seda) e  
3 fêmeas de inúmeras espécies do grupo Lycosoidea as transportam junto de si (Foelix, 2011),  
4 mas somente uma espécie desse grupo (*Pardosa milvina* (Hentz, 1844)) foi investigada à  
5 respeito dos custos gerados à mãe, que mostrou evidente perda na eficiência de forrageio e  
6 maior predação do genitor (Colancecco et al., 2007).

7 *Paratrechalea* Carico, 2005 é um outro gênero pertencente ao grupo Lycosoidea e  
8 contém determinadas espécies que apresentam um comportamento muito peculiar: o macho  
9 oferece presas capturadas envoltas em seda como forma de presente nupcial durante o cortejo  
10 (Costa-Schmidt et al., 2008). Entre essas espécies, *Paratrechalea ornata* (Mello-Leitão, 1943)  
11 ocorre no nordeste do Rio Grande do Sul e, como outras aranhas do grupo Lycosoidea, as  
12 fêmeas mantêm os ovos consigo por meio da confecção de uma ooteca que ancoram nas  
13 próprias fiandeiras. Apesar da grande atenção dada a essa espécie e o respectivo sistema de  
14 seleção sexual (*e.g.*, Albo et al., 2014; Klein et al. 2014; Trillo et al., 2014), os custos  
15 ocorridos em fêmeas provenientes desse cuidado parental ainda não foram avaliados. De  
16 acordo com Kokko & Jennions (2008), é imprescindível investigar o cuidado parental que  
17 ocorre em um sistema para compreender a evolução da seleção sexual nele, pois são fatores  
18 intimamente conectados.

19 O principal objetivo do presente estudo foi testar a hipótese de que fêmeas portadoras  
20 de ooteca em *P. ornata* diferem na habilidade de capturar uma presa em relação a fêmeas não  
21 portadoras. Para verificar se a taxa e latência de captura de uma presa em condições  
22 experimentais sofrem influências do esforço reprodutivo em um sentido mais amplo, outros  
23 dados independentes (*e.g.*, peso, tamanho) também foram analisados.

24

25

# 1 **Material e métodos**

## 2 ***Modelo e área de estudo***

3 *Paratrechalea* é um gênero de aranhas semi-aquáticas de hábito noturno cuja  
4 distribuição é associada às bacias hidrográficas de certas regiões da América do Sul (Carico,  
5 2005; Costa-Schmidt et al., 2008). A estação reprodutiva de *P. ornata* se estende de outubro à  
6 fevereiro.

7 Fêmeas adultas de *P. ornata*, com (n = 35) e sem ooteca (n = 25), foram coletados na  
8 margem do Rio do Ouro (29°35'06.7"S 50°16'57.3"W) no município de Maquiné (Rio Grande  
9 do Sul, Brasil), entre às 20h e 23h. Os espécimes foram mantidos em potes plásticos de 6,5  
10 cm de diâmetro e 6 cm de altura até serem utilizados nos experimentos. O tempo entre a  
11 coleta dos indivíduos e a realização dos testes não passou de 24 horas.

12

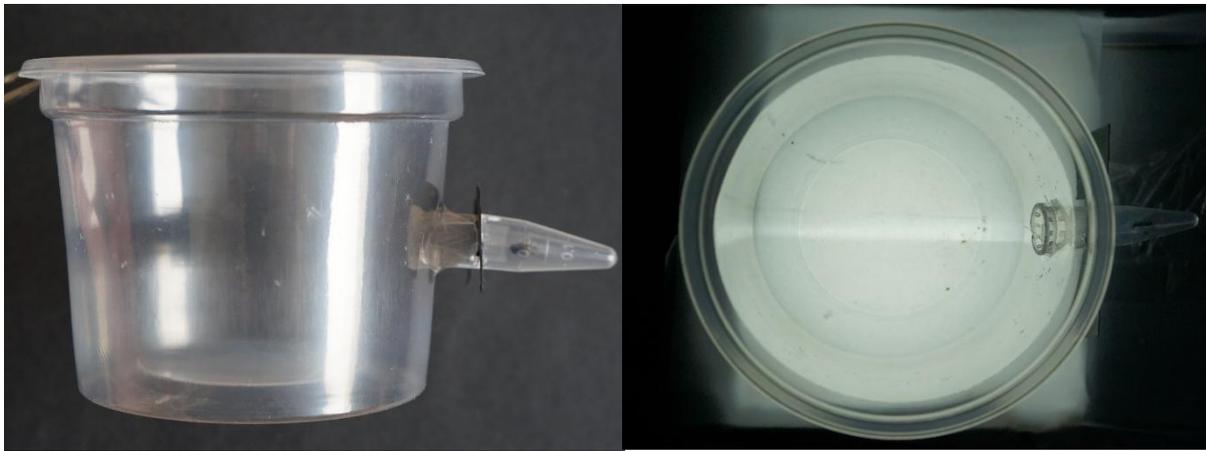
## 13 ***Experimentos***

14 A fim de verificar se a habilidade de forrageio das fêmeas com ooteca difere das fêmeas  
15 sem ooteca em *P. ornata*, foram realizados testes que quantificassem a taxa e a latência de  
16 captura de uma presa. Como arena experimental, um receptáculo contendo uma barreira de  
17 material cartonado (tubo Eppendorf® de 1,5 mL,) foi acoplado na parede de um pote plástico  
18 de 6,5 cm de diâmetro e 6 cm de altura (Figura 1). Cada teste consistiu em prender uma  
19 mosca doméstica (*Musca domestica*), coletada em campo, dentro do receptáculo e colocar  
20 uma fêmea com ou sem ooteca (ordem aleatória) no pote plástico. Após, o pote era colocado  
21 sobre uma fonte luminosa opaca e de cor branca e, depois de um minuto de aclimatização, a  
22 barreira que impedia a mosca de sair do receptáculo era retirada. O teste começava no instante  
23 em que a mosca saía do receptáculo para dentro do pote, pois a partir deste momento estaria  
24 disponível para a aranha, a qual teria cinco minutos (300 s) para capturar a mosca. Se a mosca

1 demorasse mais que cinco minutos para sair do receptáculo, o teste era interrompido e a  
2 aranha foi utilizada posteriormente em outro teste.

3 Medimos duas variáveis: (1) ocorrência de predação: variável binária, representando o  
4 sucesso ou fracasso na captura da presa pela aranha (0: mosca não capturada, 1: mosca  
5 capturada); (2) latência de captura: variável quantitativa contínua, representando o intervalo  
6 de tempo (em segundos) entre o primeiro contato físico da mosca com a aranha até o  
7 momento em que a aranha capturou a mosca.

8



9

10 Figura 1. Arena experimental utilizada nos testes de captura da presa. Vista lateral e superior (com fonte  
11 luminosa abaixo), respectivamente.

12

### 13 *Análises exploratórias das variáveis quantitativas independentes*

14 Foram feitas algumas descrições importantes sobre o conjunto de dados amostrado em  
15 campo, especialmente sobre aquelas variáveis cuja distribuição de probabilidades podem  
16 interferir nas análises centrais deste estudo.

17 Foram descritas detalhadamente cada uma das seguintes variáveis: largura do  
18 cefalotórax (mm); massa das fêmeas (g); massa das ootecas (g); massa total (g), variável esta  
19 resultante da soma da massa das fêmeas com a massa das ootecas (ver **Material**  
20 **suplementar**). A obtenção destes valores seguiu protocolos tradicionalmente estabelecidos

1 em estudos com aranhas, onde as massas foram diretamente medidas em uma balança digital  
2 analítica de semi-precisão (OHAUS Adventurer Pro, precisão 0,0001 g). Outra variável  
3 operacional escolhida para verificar o tamanho dos indivíduos foi a largura do cefalotórax,  
4 medida linear de fácil obtenção e tradicionalmente utilizada em estudos ecológicos  
5 envolvendo aranhas, inclusive para *P. ornata* (Costa-Schmidt & Araújo, 2008). O protocolo  
6 de obtenção da largura do cefalotórax consistiu em fotografar dorsalmente os espécimes em  
7 um microscópio estereoscópico. A partir da foto, utilizando o programa *ImageJ* (Rasband,  
8 1997), mediu-se a distância linear entre os dois pontos mais extremos da largura do  
9 cefalotórax, resultando em uma medida linear devidamente calibrada por uma escala de  
10 referência em milímetros. A largura do cefalotórax de cada fêmea foi medida três vezes,  
11 sendo o valor médio aquele utilizado nas análises subsequentes.

12

### 13 *Análise dos dados*

14 O efeito do investimento reprodutivo sobre a habilidade de forrageamento das fêmeas  
15 pode se manifestar em vários níveis, desde uma maneira mais direta pela redução na chance  
16 de captura das presas, ou por meios mais sutis, como na redução da probabilidade de captura  
17 e/ou na latência de captura de uma nova presa. Estes componentes foram avaliados por meio  
18 de duas medidas relativas do investimento reprodutivo, onde em algumas análises utilizou-se  
19 uma variável categórica de dois níveis (fêmeas sem ooteca vs. fêmeas com ooteca), enquanto  
20 que em outras uma variável quantitativa contínua foi usada, representada pelo resíduo da  
21 regressão entre a massa total e os efeitos aditivos do investimento reprodutivo e da largura do  
22 cefalotórax (daqui por diante denominado por resíduos da massa total; detalhes no **Material**  
23 **suplementar**).

24 O mesmo conjunto de análises foi aplicado em três momentos distintos dos  
25 experimentos (denominados por cortes temporais na base de dados observados): durante o

1 primeiro quarto do tempo total do experimento (75 s), na metade do tempo total do  
2 experimento (150 s), e no tempo final do experimento (300 s). Ao aplicar este procedimento,  
3 avaliou-se como os efeitos das variáveis independentes se comportam em relação o tempo  
4 experimental considerado. É importante ressaltar que apesar de ter aplicado este  
5 procedimento, as comparações entre os padrões temporais devem ser vistas com muita  
6 cautela, por conta da dependência dos dados utilizados entre os intervalos de tempo  
7 considerados.

8

### 9 *Frequência da captura da presa entre os grupos experimentais*

10 O primeiro nível de análise do efeito do investimento reprodutivo sobre a habilidade  
11 de forrageio das fêmeas foi em relação à frequência de captura de presas. Calculou-se a razão  
12 das chances de captura de presas entre fêmeas sem ooteca e fêmeas com ooteca, que de  
13 acordo com a hipótese do trabalho prevê que as chances de captura para fêmeas sem ooteca  
14 sejam maiores do que para fêmeas com ooteca. A análise foi realizada através de um teste  
15 exato de Fisher, que por tratar-se de uma tabela de contingência de 2x2 é análogo à análise  
16 das razões de chances de captura da presa entre os tratamentos experimentais.

17

### 18 *Probabilidade de captura das presas*

19 O segundo nível de análise foi em relação à probabilidade de captura de presas pelas  
20 fêmeas nas duas categorias de investimento reprodutivo (com e sem ooteca). Para tanto, uma  
21 regressão logística foi aplicada sobre o registro de sucesso/fracasso na captura da presa pelas  
22 fêmeas, tendo como variáveis descritoras o investimento reprodutivo (com ou sem ooteca) e  
23 os resíduos da massa total das fêmeas.

24 Por ser uma análise exploratória, optou-se por utilizar um procedimento de seleção de  
25 modelos, onde o Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc)

1 foi utilizado como critério de escolha do modelo mais plausível. Foram investigados três  
2 modelos com interpretações biológicas explícitas ao problema investigado, apresentados na  
3 Tabela 1, além de um quarto modelo que assume que nenhum dos fatores avaliados explica a  
4 probabilidade de captura da presa pelas fêmeas (modelo nulo).

5

6 Tabela 1. Modelos logísticos avaliados no procedimento de seleção de modelos para explicar a probabilidade de  
7 captura da presa pelas fêmeas. **Captura**: registro do sucesso/fracasso na captura da presa por uma fêmea;  
8 **InvRep**: variável categórica de investimento reprodutivo (com e sem ooteca); **Resíduos**: resíduos da massa total  
9 das fêmeas.

Modelo	Hipótese biológica
<b>Captura ~ InvRep + Resíduos</b>	Quanto maior o resíduo da massa total, menor a probabilidade de captura, sendo que esta regra é mais acentuada para fêmeas com ooteca.
<b>Captura ~ Resíduos</b>	Quanto maior o resíduo da massa total, menor a probabilidade de captura.
<b>Captura ~ InvRep</b>	Fêmeas com ooteca apresentam uma menor probabilidade de captura de presa.
<b>Captura ~ 1</b>	Nenhum dos fatores considerados explica a distribuição observada dos dados.

10

### 11 *Latência de captura das presas*

12 O último nível de análise diz respeito à latência para captura das presas pelas fêmeas  
13 em relação ao grau de investimento reprodutivo. A latência foi definida pelo intervalo de  
14 tempo entre o primeiro contato da presa com a aranha e o momento em que a presa foi  
15 efetivamente capturada. A hipótese deste trabalho prevê que fêmeas com ooteca deverão levar  
16 mais tempo para conseguir capturar uma presa do que quando comparadas com fêmeas sem  
17 ooteca. Para este conjunto de análise apenas o efeito qualitativo do investimento reprodutivo  
18 foi considerado (fêmeas com ou sem ooteca).

1           Investigou-se as diferenças de latência através de árvores de inferência condicional  
2 baseadas em modelos de análise de sobrevivência. Este é um método gráfico bastante  
3 intuitivo, onde o modelo indicado é testado contra o modelo nulo livre de efeitos. Caso seja  
4 observado dependência entre a latência observada e as variáveis indicadas, a análise retorna  
5 estimativas binárias para o conjunto de dados, que aqui são representadas pelo investimento  
6 reprodutivo qualitativo, juntamente com um valor de significância para a divisão proposta.

7

#### 8 *Pacotes estatísticos utilizados*

9           Todas as análises foram realizadas no ambiente R de análises estatísticas (R Core  
10 Team, 2014), utilizando funções específicas obtidas em pacotes direcionados às análises  
11 desejadas. Para as análises descritivas, utilizamos as funções “shapiro.test” para testar a  
12 normalidade das distribuição dos dados, sendo que para o teste das variâncias utilizamos a  
13 função “var.test”, ambas do pacote “stats” (R Core Team, 2014). Ainda do pacote “stats”,  
14 utilizamos as funções “lm” para a análise de covariância e a função “glm” para as regressões  
15 logísticas, assumindo uma distribuição binomial vinculada à função *logit* como função de  
16 ligação. Para os procedimentos de seleção de modelos, os valores do Critério de Informação  
17 de Akaike corrigido para amostras pequenas foram obtidos através da função “AICc” do  
18 pacote “bbmle” (Bolker & R Core Team, 2014). Para as análises de sobrevivência, foram  
19 utilizada a função “Surv” do pacote “survival” (Therneau & Grambsch, 2000; Therneau,  
20 2014), sobre a qual foi aplicada a função “ctree” do pacote “party” para a aplicação do  
21 método árvores de inferência condicional (Hothorn et al., 2006).

22

## 23 **Resultados**

24           Como o argumento central deste trabalho envolve o potencial efeito do investimento  
25 reprodutivo das fêmeas sobre a sua habilidade de forrageamento, estas variáveis foram

1 estatisticamente testadas a fim de corroborar algumas premissas da hipótese verificada. Um  
 2 resumo dos resultados dos testes aplicados é apresentado na Tabela 2. A descrição de cada  
 3 uma das variáveis pode ser encontrada detalhadamente no **Material suplementar**.

4

5 Tabela 2. Resultados dos testes estatísticos (teste T para amostras independentes) relativos às variáveis  
 6 quantitativas independentes utilizadas nos modelos lineares avaliados. Valores das variáveis representadas pelas  
 7 suas médias e seus respectivos desvios padrão. Todas as variáveis foram testadas para normalidade e igualdade  
 8 de variâncias. Apenas a massa das fêmeas apresentou diferença nas variâncias entre os grupos, e assim foi  
 9 aplicado um teste T para amostras independentes com variâncias diferentes.

Variável	Sem ooteca (n = 25)	Com ooteca (n = 35)	Estatística	g.l.	p
<b>Largura do cefalotórax (mm)</b>	4,36 ± 0,24	4,32 ± 0,20	t = 0,69	58	0,4914
<b>Massa da fêmea (g)</b>	0,174 ± 0,046	0,129 ± 0,020	t = 4,53	30,497	< 0,001
<b>Massa da ooteca (g)</b>	-	0,090 ± 0,033	-	-	-
<b>Massa total (g)</b>	0,174 ± 0,046	0,219 ± 0,042	t = -3,91	58	< 0,001

10

### 11 *Frequência da captura da presa entre os grupos experimentais*

12 Em relação à frequência de captura, os resultados parcialmente indicaram que fêmeas  
 13 sem ooteca apresentariam maiores chances de captura do que fêmeas com ooteca. Apenas no  
 14 tempo de 75 s as estimativas foram significativas, sendo que para os momentos subsequentes  
 15 as estimativas não descartam a possibilidade de igualdade de chances de captura (Tabela 3),  
 16 muito embora os valores observados mantém a direção prevista pela hipótese de trabalho.

17

18 Tabela 3. Resumo do teste exato de Fisher (uni-caudal) relativo à frequência de captura de presas em relação ao  
 19 investimento reprodutivo das fêmeas (sem ooteca, n = 25; com ooteca, n = 35). A chance de captura é calculada  
 20 pela razão entre o número de sucessos capturas e o número de fracassos. A razão de chances e o intervalo de

1 confiança foram estimados pela análise, e diz respeito às chances de uma fêmea sem ooteca capturar uma presa  
 2 em relação às chances de uma fêmea com ooteca capturar uma presa.

Base de dados	Chance de captura		Razão das chances	Intervalo de confiança		p
	Sem ooteca	Com ooteca		Inferior	Superior	
75 s	22/3	22/13	4,23	1,17	$\infty$	0,0279
150 s	23/2	26/9	3,90	0,86	$\infty$	0,0764
300 s	23/2	27/8	3,34	0,72	$\infty$	0,1195

3

#### 4 *Probabilidade de captura das presas*

5 A probabilidade de captura das presas apresentou um padrão consistente entre os  
 6 diferentes cortes temporais na base de dados, corroborando com a hipótese de trabalho que  
 7 fêmeas com maior investimento reprodutivo sofrem uma redução na probabilidade de captura  
 8 da presa. Para todos os momentos considerados houve um empate entre o modelo saturado,  
 9 que considera as duas medidas de investimento reprodutivo (qualitativo e quantitativo), com  
 10 outro modelo de investimento reprodutivo (Tabela 4). Enquanto que na fase mais inicial do  
 11 experimento a classificação qualitativa se mostrou tão eficaz na definição da probabilidade de  
 12 captura, para as outras duas fases a classificação quantitativa foi igualmente plausível (Tabela  
 13 4, Figura 2).

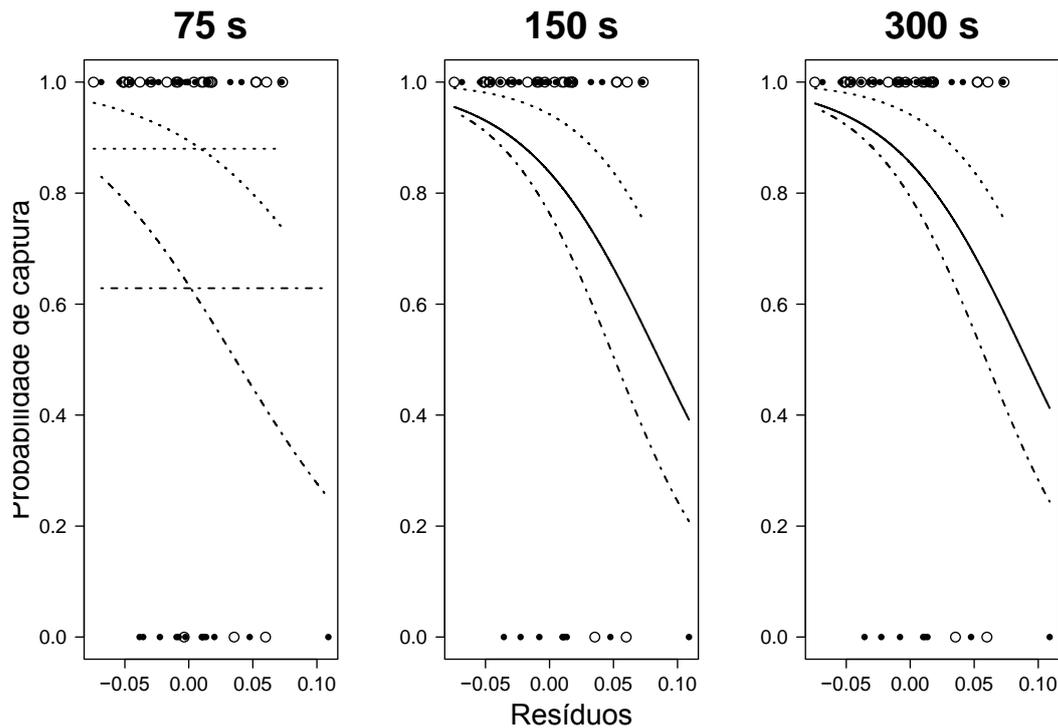
14

15 Tabela 4. Resultados do procedimento de seleção de modelos logísticos para explicar a probabilidade de captura  
 16 da presa pelas fêmeas. Apenas os modelos igualmente plausíveis são apresentados. **InvRep**: variável categórica  
 17 de investimento reprodutivo (com e sem ooteca); **Resíduos**: resíduos da massa total das fêmeas; **AICc**: Critério  
 18 de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas;  **$\Delta$ AICc**: diferença entre o valor de AICc do modelo  
 19 em questão em relação ao modelo de menor valor de AICc; **gl**: graus de liberdade do modelo; **Peso**: medida  
 20 aproximada da probabilidade relativa da plausibilidade dos modelos avaliados.

Base de dados	Modelos selecionados	AICc	$\Delta$ AICc	gl	Peso
75 s	Captura ~ InvRep + resíduos	68,1	-	3	0,482

	Captura ~ InvRep	68,7	0,7	2	0,345
<b>150 s</b>	Captura ~ InvRep + resíduos	55,2	-	3	0,563
	Captura ~ resíduos	57,0	1,8	2	0,226
<b>300 s</b>	Captura ~ InvRep + resíduos	53,2	-	3	0,460
	Captura ~ resíduos	54,0	0,8	2	0,300

1



2

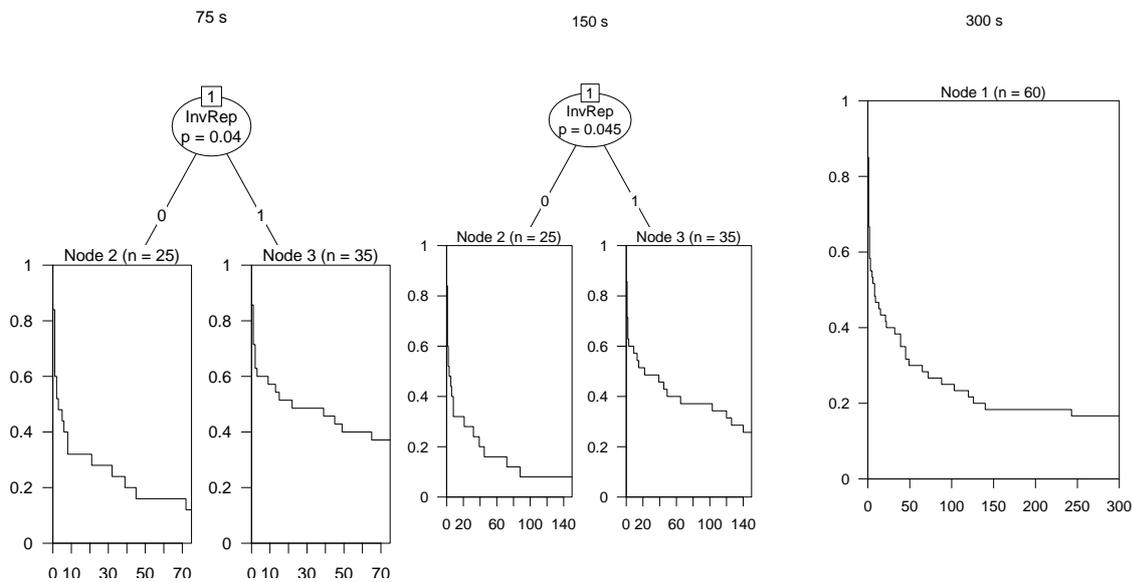
3 Figura 2. Valores observados para o sucesso e fracasso na captura de presas (pontos) e as estimativas das  
 4 probabilidades derivadas da seleção de modelos (linhas) para cada um dos momentos de corte da base de dados  
 5 observados. **Pontos brancos:** fêmeas sem ooteca; **Pontos pretos:** fêmeas com ooteca; **Linhas pontilhadas:**  
 6 estimativas para as fêmeas sem ooteca; **Linhas tracejadas:** estimativas para as fêmeas com ooteca; **Linhas**  
 7 **contínuas:** estimativas baseadas apenas na classificação quantitativa do investimento reprodutivo (resíduos da  
 8 massa total).

9

### 10 *Latência de captura das presas*

11 Apenas nos dois primeiros cortes temporais realizados no base de dados corroboraram  
 12 com a previsão decorrente da hipótese de trabalho, onde fêmeas com investimento

1 reprodutivo levariam mais tempo para capturar uma presa do que fêmeas sem investimento  
2 reprodutivo (Figura 3). No corte temporal final (300 s), as estimativas geradas pelo modelo  
3 não descartam a possibilidade de que as latências sejam as mesmas entre os grupos  
4 experimentais.



5  
6 Figura 3. Gráficos resultantes da análise das árvores de inferência condicional para a latência de captura das  
7 presas e os diferentes grupos experimentais de investimento reprodutivo (InvRep; fêmeas sem ooteca, n = 25;  
8 fêmeas com ooteca, n = 35). Os valores de p apresentados nas figuras indicam a significância do efeito do  
9 investimento reprodutivo sobre a latência de captura.

10

## 11 **Discussão**

12 O transporte dos ovos junto ao genitor é visto em peixes, anfíbios, artrópodes e até  
13 mesmo em lulas (Oppenheimer, 1970; Duellman & Maness, 1980; Seibel et al., 2005, Foelix,  
14 2011) e agrega maior valor adaptativo da prole por possivelmente protegê-los de predadores,  
15 patógenos, dessecação e hipóxia (Royle et al., 2012). Em contrapartida, esse tipo de cuidado  
16 parental gera certos dispêndios, a exemplo do presente estudo, cujos resultados evidenciam os  
17 custos sobre a habilidade de forrageio associados ao investimento reprodutivo em *P. ornata*.  
18 O transporte da ooteca representa não só um objeto que dificulta a locomoção da fêmea, como  
19 sobretudo um peso extra que tende a aumentar com o tempo (devido à maturação dos ovos),

1 somando ainda mais custos gradativamente. Colancecco et al. (2007) também encontrou um  
2 decréscimo na habilidade de capturar uma presa em *Pardosa milvina* quando a fêmea portava  
3 uma ooteca, apesar de não ter constatado custos proporcionais ao tamanho do saco de ovos.  
4 Os modelos preditivos aqui apresentados (Tabela 4, Figura 2) apoiam a ideia de que o  
5 investimento reprodutivo, que começa antes mesmo da postura dos ovos e da confecção da  
6 ooteca, consiste em custo por representar um sobrepeso à aranha, o qual dificulta sua  
7 habilidade de predação a presa. A análise fracionada dos dados referentes à latência da captura  
8 da mosca (Figura 3) confere uma maior aproximação das informações coletadas com uma  
9 situação real em campo, pelo fato de uma presa estar disponível somente em um curto período  
10 de tempo para a aranha em seu ambiente natural.

11 Para obter sucesso no forrageio, uma aranha necessita sentir e localizar a presa para  
12 finalmente conseguir capturá-la em um segundo momento. Em *Cupiennius salei* (Keyserling,  
13 1877), a habilidade de capturar uma presa depende da percepção de vibrações do substrato, do  
14 fluxo de ar gerado pela presa e de sinais visuais (Fenk et al., 2010; Klopsch et al., 2012), o  
15 que não deve diferir significativamente do sistema sensorial necessário para forragear em *P.*  
16 *ornata*, pois *C. salei* também é uma aranha noturna de hábito predador cursorial. Nos  
17 experimentos aqui realizados, apesar da análise proposta evidenciar o peso extra que as  
18 aranhas carregam (proporcional ao esforço reprodutivo) como principal fator de interferência  
19 na habilidade de forrageio das fêmeas, a maior latência para captura da presa encontrada em  
20 fêmeas portadoras de ovos pode ser explicada não ser só pela maior dificuldade em mover-se,  
21 como também por uma certa letargia a fim de conservar energia, gerando uma defasagem  
22 entre o momento de percepção da presença de uma presa e o momento de ação da aranha.  
23 Aranhas normalmente têm um metabolismo lento e podem sobreviver por longos períodos  
24 sem comida (Anderson, 1970, 1974), o que torna plausível a justificativa de um estado

1 entorpecido pelas fêmeas portadoras de ooteca, pois assim minimizariam os custos do cuidado  
2 parental exercido.

3 Ainda que este estudo não tenha investigado as vantagens e desvantagens explícitas do  
4 transporte da ooteca por fêmeas de *P. ornata*, é muito provável que a prole tenha  
5 sobrevivência gravemente prejudicada se o saco de ovos for abandonado. O cuidado parental  
6 em questão não só influencia diretamente quanto tempo a fêmea fica fora do conjunto de  
7 acasalamento (*mating pool*, *i.e.*, não receptível), como também repercute em possível  
8 decréscimo do estado fisiológico e, conseqüentemente, redução do valor reprodutivo residual  
9 da mãe. De fato, no início da estação reprodutiva de *P. ornata*, há relatos de ootecas  
10 abandonadas em seu hábitat natural (Costa-Schmidt, observação pessoal), o que reflete uma  
11 possível falta de compensação dos custos à mãe em troca das vantagens conferidas à prole  
12 nesse período.

13 Em *P. ornata*, machos oferecem presentes nupciais ao cortejar fêmeas (Costa-Schmidt et  
14 al., 2008), que além de servirem de critério para escolha de parceiros (Albo et al., 2013),  
15 também representam uma fonte extra de energia (Boggs, 1995; Toft & Albo, 2015), gerando  
16 uma oportunidade ímpar de conseguir recursos nutritivos facilmente. Ao comprovar-se os  
17 custos do investimento reprodutivo na habilidade de forrageio e sabendo-se que não raro  
18 fêmeas “roubam” o presente nupcial do macho, especula-se que as fêmeas não receptivas (*i.e.*,  
19 portadoras de ooteca) possam tirar proveito da situação. Interessantemente, machos de  
20 *Paratrechalea* só constroem presentes nupciais quando expostos a estímulos que indicam  
21 presença de fêmeas (Albo et al., 2009); contudo, Macedo-Rego (2014) concluiu que eles não  
22 conseguem diferir sinais químicos de fêmeas virgens de sinais de fêmeas recém-copuladas. A  
23 possibilidade desse cenário revela-se maior pelo fato dos machos se distribuírem de forma  
24 homogênea pelo hábitat dessas aranhas, estando presentes tanto nos locais ocupados por  
25 fêmeas receptivas quanto nas regiões habitadas por fêmeas carregando uma ooteca (Spindler,

1 2015). Machos conseguem diferenciar o status reprodutivo de fêmeas em muitas espécies de  
2 artrópodes (Wyatt, 2003; Gaskett, 2007), mas as fêmeas poderiam manipular a própria  
3 atratividade química se lhes é vantajoso (Gaskett, 2007) e, assim, enganar os machos. Dito  
4 isso, o efeito negativo do transporte da ooteca em conjunto com a falta de discernimento dos  
5 machos repercutiria vantagem às fêmeas em detrimento aos indivíduos do sexo masculino e  
6 explicaria o padrão achado por Spindler (2015).

7 O estudo apresentado aqui com *P. ornata* mostrou-se um caso que pode ser sustentado  
8 pela teoria do cuidado parental, pois confirma custos para os indivíduos que o proveem; neste  
9 caso, envolvendo a capacidade de forrageio. As repercussões do investimento maternal visto  
10 aqui devem ser investigados à longo termo para compreender como o decréscimo da  
11 habilidade de capturar uma presa pode impactar o valor adaptativo da fêmea. Não somente,  
12 custos e ganhos provindos do cuidado maternal em *P. ornata* devem ser contabilizados em  
13 estudos de seleção sexual dessa espécie.

14

## 15 **Referências bibliográficas**

16 Anderson, J. F. (1970). Metabolic rates of spiders. *Comparative Biochemistry and Physiology*,  
17 33, 51-72.

18 Anderson, J. F. (1974). Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and  
19 *Filistata hibernalis* (Hentz). *Ecology*, 55, 576-585.

20 Albo, M. J., Costa-Schmidt, L. E., & Costa, F. G. (2009). To feed or to wrap? Female silk  
21 cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal*  
22 *of Zoology* 277(4), 284-290.

23 Albo, M. J., Toft, S., & Bilde, T. (2013). Sexual selection, ecology and evolution of nuptial  
24 gifts in spiders. In: R. Macedo, & G. Machado (Eds.), *Sexual selection: perspectives*  
25 *and models from the Neotropics* (pp. 183-200). Philadelphia, PA: Elsevier Inc.

- 1 Albo, M. J., Melo-Gonzalez, V., Carballo, M., Baldenegro, F., Trillo, M. C., & Costa, F. G.  
2 (2014). Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in  
3 spiders. *Animal Behaviour* 92, 25-31.
- 4 Boggs, C. L. (1995). Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary  
5 implications. In: S. R. Leather, & J. Hardie (Eds.). *Insect reproduction* (pp. 215-242).  
6 Boca Raton, FL: CRC Press.
- 7 Bolker, B., & R Core Team. (2014). bbmle: Tools for general maximum likelihood  
8 estimation. R package version 1.0.17. <http://CRAN.R-project.org/package=bbmle>.
- 9 Carico, J. E. (2005). Descriptions of two new spider genera of Trechaleidae (Araneae,  
10 Lycosoidea) from South America. *Journal of Arachnology* 33(3), 797-812.
- 11 Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton, NJ: Princeton  
12 University Press.
- 13 Colancecco, M., Rypstra, A. L., & Persons, M. H. (2007). Predation and foraging costs of  
14 carrying eggsacs of different mass in the wolf spider *Pardosa milvina*. *Behaviour*  
15 144, 1003-1018.
- 16 Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E., & de Araújo, A. M. (2008). Nuptial gifts and sexual  
17 behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, *Paratrechalea*).  
18 *Naturwissenschaften* 95(8), 731-739.
- 19 Costa-Schmidt, L. E., & de Araújo, A. M. (2008). Sexual dimorphism in chelicerae size in  
20 three species of nuptial-gift spiders: a discussion of possible functions and driving  
21 selective forces. *Journal of Zoology* 275(3), 307-313.
- 22 Crawl, T. A., & Alexander, J. E. (1989). Parental care and foraging ability in male waterbugs  
23 (*Belostoma flumineum*). *Canadian Journal of Zoology* 67(2), 513-515.
- 24 Duellman, W. E., & Maness, S. J. (1980). The reproductive-behavior of some hyloid marsupial  
25 frogs. *Journal of Herpetology* 14(3), 213-222.

- 1 Fenk, L. M., Hoinkes, T., & Schmid, A. (2010). Vision as a third sensory modality to elicit  
2 attack behavior in a nocturnal spider. *Journal of Comparative Physiology a-  
3 Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 196(12), 957-961.
- 4 Foelix, R. (2011). *Biology of spiders* (3rd ed.). Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- 5 Gaskett, A. C. (2007). Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions.  
6 *Biological Reviews* 82(1), 27-48.
- 7 Gittleman, J. L., & Thompson, S. D. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction.  
8 *American Zoologist* 28(3), 863-875.
- 9 Hothorn, T., Hornik, K., & Zeileis, A. (2006). Unbiased recursive partitioning: a conditional  
10 inference framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15(3), 651-  
11 674.
- 12 Kight, S. L., & Ozga, M. (2001). Costs of reproduction in the terrestrial isopod *Porcellio*  
13 *laevis* Latreille (Isopoda: Oniscidea): brood-bearing and locomotion. *Journal of the*  
14 *Kansas Entomological Society* 74(3), 166-171.
- 15 Klein, A. L., Trillo, M. C., Costa, F. G., & Albo, M. J. (2014). Nuptial gift size, mating  
16 duration and remating success in a Neotropical spider. *Ethology Ecology &*  
17 *Evolution* 26(1), 29-39.
- 18 Klopsch, C., Kuhlmann, H. C., & Barth, F. G. (2012). Airflow elicits a spider's jump towards  
19 airborne prey. I. Airflow around a flying blowfly. *Journal of the Royal Society*  
20 *Interface* 9(75), 2591-2602.
- 21 Kokko, H., & Jennions, M. D. (2008). Parental investment, sexual selection and sex ratios.  
22 *Journal of Evolutionary Biology* 21(4), 919-948.
- 23 Lardies, M. A., Cotoras, I. S., & Bozinovic, F. (2004). The energetics of reproduction and  
24 parental care in the terrestrial isopod *Porcellio laevis*. *Journal of Insect Physiology*  
25 50(12), 1127-1135.

- 1 Macedo-Rego, R. C. (2014). *Dilemas sexuais de uma aranha produtora de presentes*  
2 *nupciais: efeitos da fome e da competição por fêmeas sobre o esforço de*  
3 *acasalamento dos machos* (Dissertação de Mestrado). São Paulo, Brasil:  
4 Universidade de São Paulo.
- 5 Oppenheimer, J. R. (1970). Mouthbreeding in fishes. *Animal Behaviour* 18, 493-503.
- 6 Polis, G. A., & Sissom, W. D. (1990). Life history. In: G. A. Polis (Ed.), *The biology of*  
7 *scorpions* (pp. 161-223). Standford, CA: Stanford University Press.
- 8 R Core Team. (2014). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation  
9 for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- 10 Rasband, W.S. (1997). Software ImageJ, U. S. National Institutes of Health. Bethesda,  
11 Maryland, USA. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- 12 Requena, G. S., Buzatto, B. A., Martins, E. G., & Machado, G. (2012). Paternal care  
13 decreases foraging activity and body condition, but does not impose survival costs to  
14 caring males in a Neotropical arachnid. *PLoS One* 7(10), e46701.
- 15 Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (2012). *The evolution of parental care*. Oxford,  
16 U.K.: Oxford University Press.
- 17 Seibel, B. A., Robison, B. H., & Haddock, S. H. D. (2005). Post-spawning egg care by a  
18 squid. *Nature* 438(7070), 929-929.
- 19 Spindler, C. S. (2015). *Padrão espacial e temporal no investimento reprodutivo em aranhas*  
20 *doadoras de presentes nupciais do gênero Paratrechalea Carico, 2005 (Araneae,*  
21 *Trechaleidae)* (Dissertação de Mestrado). São Leopoldo, Brasil: Universidade do  
22 Vale do Rio dos Sinos.
- 23 Therneau, T. (2014). A Package for survival analysis in S. R package version 2.37-7.  
24 <http://CRAN.R-project.org/package=survival>.

- 1 Therneau, T. M., & Grambsch P. M. (2000). Modeling survival data: extending the Cox  
2 model. Springer, New York.
- 3 Toft, S., & Albo, M. J. (2015). Optimal numbers of matings: the conditional balance between  
4 benefits and costs of mating for females of a nuptial gift-giving spider. *Journal of*  
5 *Evolutionary Biology* 28(2), 457-467.
- 6 Trillo, M. C., Melo-Gonzalez, V., & Albo, M. J. (2014). Silk wrapping of nuptial gifts as  
7 visual signal for female attraction in a crepuscular spider. *Naturwissenschaften*  
8 *101*(2), 123-130.
- 9 Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste*.  
10 Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

11

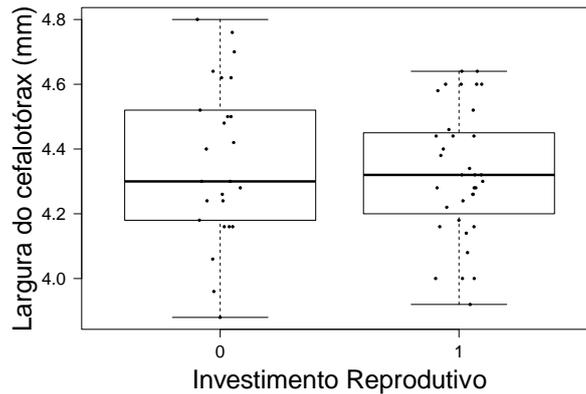
## 12 **Material suplementar**

### 13 *Análises exploratórias das variáveis quantitativas independentes*

#### 14 *Largura do cefalotórax*

15 Uma premissa importante do desenho experimental é que os grupos de fêmeas  
16 utilizadas em cada tratamento tivessem uma distribuição de tamanho corporal similar. A  
17 variável operacional escolhida para verificar esta premissa foi a largura do cefalotórax,  
18 medida linear de fácil obtenção e tradicionalmente utilizada em estudos ecológicos  
19 envolvendo aranhas (Costa-Schmidt & Araújo, 2008). A largura do cefalotórax das fêmeas de  
20 cada grupo experimental apresentou a mesma distribuição de tamanho (Tabela 22), sendo a  
21 distribuição observada apresentada na Figura S1.

22

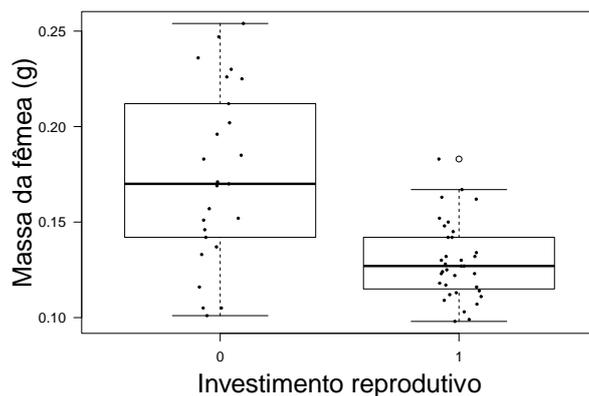


1  
 2 Figura S1. Gráfico de caixas para a largura do cefalotórax (mm) das fêmeas de *Paratrechalea ornata* em cada  
 3 um dos grupos experimentais em relação ao investimento reprodutivo (0: sem ooteca, n = 25; 1: com ooteca, n =  
 4 35). Pontos pretos representam as observações individuais.

5  
 6 *Massa das fêmeas*

7 A premissa relativa à massa das fêmeas, e corroborada pelos dados observados (Tabela  
 8 22), era de que fêmeas sem ooteca apresentassem uma massa maior do que fêmeas com  
 9 ooteca. Isso é explicado pelo fato de que as fêmeas sem ooteca ainda terem a massa de ovos  
 10 em suas gônadas em diferentes graus, somando um importante aporte de massa,  
 11 especialmente em indivíduos em estágio avançado na confecção dos ovos. Muito embora a  
 12 massa das fêmeas dos grupos avaliados tenha apresentado uma distribuição normal, a  
 13 variância das mesmas diferiu significativamente ( $F = 5,31$ ,  $gl_{\text{num}} = 24$ ,  $gl_{\text{denom}} = 34$ ,  $p <$   
 14  $0,0001$ ), onde fêmeas sem ooteca apresentaram uma maior variância do que fêmeas com  
 15 ooteca ( $\text{var}_{\text{sem}} = 0,0021$ ;  $\text{var}_{\text{com}} = 0,0004$ ). Esta variação pode ser explicada por conta dos  
 16 dados serem provenientes de uma amostragem de indivíduos adultos de campo, ou seja, não  
 17 teve nenhum controle sobre o histórico reprodutivo das fêmeas amostradas, nem mesmo do  
 18 estágio de maturação dos ovos em suas gônadas. A S2 apresenta a distribuição dos dados  
 19 observados para cada um dos grupos experimentais.

20

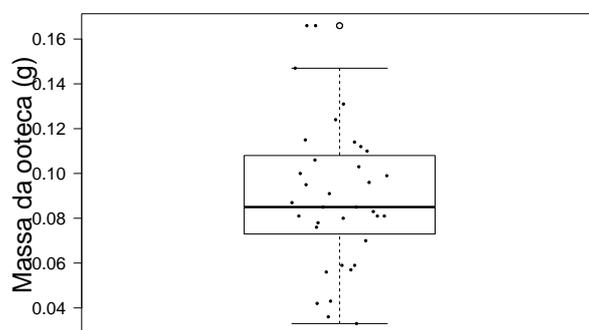


1  
 2 Figura S2. Gráfico de caixas para a massa das fêmeas (g) de *Paratrechalea ornata* em cada um dos grupos  
 3 experimentais em relação ao investimento reprodutivo (0: sem ooteca, n = 25; 1: com ooteca, n = 35). Pontos  
 4 pretos representam as observações individuais.

5  
 6 *Massa da ooteca*

7 Não havia uma premissa clara sobre a massa das ootecas, apenas que elas deveriam  
 8 seguir um distribuição normal. Obviamente não há uma comparação a ser feita entre a massa  
 9 da ooteca entre os grupos experimentais, pois fêmeas sem ooteca tem massa de ooteca igual a  
 10 zero. Na Figura S3 é apresentada a distribuição da massa da ootecas no grupo de fêmeas com  
 11 ooteca.

12

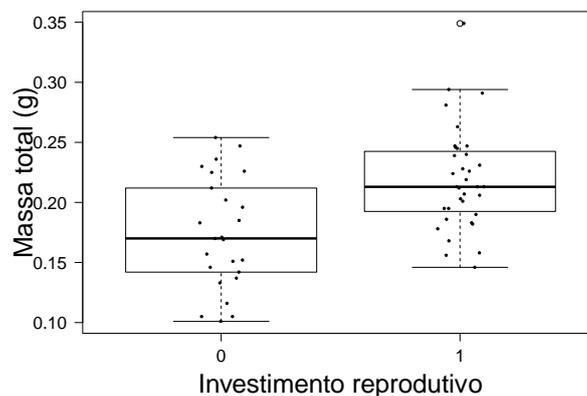


13  
 14 Figura S3. Gráfico de caixas para a massa das ootecas (g) de *Paratrechalea ornata* para o grupo de fêmeas com  
 15 ooteca (n = 35). Pontos pretos representam as observações individuais.

## 1 *Massa total das fêmeas*

2           Assumindo que a habilidade de forrageamento de uma fêmea esteja relacionada à  
3 massa extra que esteja transportando, não há um argumento claro suficiente para acreditar que  
4 a mesma quantidade de massa de ovos ainda no trato reprodutivo da fêmea não tenha o  
5 mesmo efeito que a massa de ovos que compõem a ooteca. Ao considerar a massa total  
6 composta pela massa da fêmea e a massa da ooteca, foi avaliado o efeito deste conjunto sobre  
7 a habilidade de forrageamento, e não o efeito de uma potencial restrição mecânica do  
8 transporte de uma estrutura externa, como no caso da ooteca. A premissa em relação à massa  
9 total é que fêmeas sem ooteca apresentem valores médios menores que fêmeas com ooteca,  
10 não apenas por conta da maturação diferencial dos ovos dentro das fêmeas, como pela  
11 maturação diferencial das ninfas dentro da ooteca. A comparação entre os grupos  
12 experimentais foi corroborada pelos dados (Tabela 22), e uma descrição gráfica destes valores  
13 é apresentada na Figura S4.

14



15

16           Figura S4. Gráfico de caixas para a massa total das fêmeas (g) de *Paratrechalea ornata* em cada um dos grupos  
17 experimentais em relação ao investimento reprodutivo (0: sem ooteca, n = 25; 1: com ooteca, n= 35). Pontos  
18 pretos representam as observações individuais.

19

1 *Massa total como uma medida de investimento reprodutivo*

2 Dado que a massa total da fêmea seja composta por um componente estrutural  
3 intrínseco da fêmea e um componente reprodutivo, assumiu-se que o investimento  
4 reprodutivo pudesse ser avaliado para além da dicotomia com/sem ooteca, através da  
5 quantificação da massa total controlada pelo tamanho da fêmea. Assim, através de um análise  
6 de covariância entre a massa total da fêmea controlada pelas duas classes de investimento  
7 reprodutivo e a largura do cefalotórax, investigou-se se a premissa de uma aproximação  
8 quantitativa do investimento reprodutivo pudesse ser sustentada pelos dados observados. O  
9 resumo do modelo é apresentado na Tabela S1. Como não houve efeito do fator de interação  
10 entre as variáveis independentes, foi assumido que uma medida quantitativa do investimento  
11 reprodutivo seria aquela representada pelo resíduo da regressão entre a massa total e os efeito  
12 aditivos das duas classes de investimento reprodutivo e da largura do cefalotórax (modelo não  
13 apresentado). Assim, valores positivos dos resíduos indicam fêmeas com maior investimento  
14 reprodutivo, enquanto que valores negativos indicariam fêmeas com baixo investimento  
15 reprodutivo.

16 Muito embora elegante, esta aproximação assume a premissa de que todas as fêmeas estariam  
17 em suas plenas capacidades fisiológicas estruturais (massa ideal para o seu tamanho),  
18 penalizando apenas o investimento reprodutivo por eventuais valores abaixo do esperado pelo  
19 modelo.

20

21 Tabela S1. Resumo estatístico da análise de covariância entre o massa total das fêmeas (g) controlada pela  
22 classificação de investimento reprodutivo (sem ooteca, n = 25; com ooteca, n = 35), pela a largura do cefalotórax  
23 (mm) e pelo termo de interação entre as duas variáveis independentes.

Variável	gl	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F	p
<b>Investimento Reprodutivo</b>	1	0,0298	0,0298	20,990	< 0,0001

---

<b>Largura do cefalotórax</b>	1	0,0320	0,0320	22,532	< 0,0001
<b>Investimento : Largura</b>	1	0,0013	0,0013	0,952	0,3334
<b>Resíduos</b>	56	0,0796	0,0014		

---

1