



Universidade de Brasília  
Programa de Pós-graduação em Biologia Animal

**COMPORTAMENTO SEXUAL E A IMPORTÂNCIA DO PRESENTE  
NUPCIAL NA REPRODUÇÃO DE *Thaumasia* sp. nov. (Araneae:  
Pisauridae)**

Rommel Bastos Pereira

Orientador: Dr. Paulo César Motta

Dissertação apresentada no Programa  
de Pós-graduação em Biologia Animal da  
Universidade de Brasília para a obtenção  
do grau de Mestre em Biologia Animal.

---

Brasília – DF, 2009



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

Dissertação de Mestrado

**Rommel Bastos Pereira**

Título:

**“COMPORTAMENTO SEXUAL E A IMPORTÂNCIA DO PRESENTE  
NUPCIAL NA REPRODUÇÃO DE *Thaumasia* sp. nov. (Araneae:  
Pisauridae)**

**Comissão Examinadora:**

***Prof. Dr. Paulo César Motta***  
**Presidente/orientador**  
**UnB**

***Dr. Luiz Ernesto Costa –Schmidt***  
**Membro Titular Externo**  
**UFRGS**

***Dra. Rosana Tidon***  
**Membro Titular Interno**  
**UnB**

## **Sumário**

<b>Índice de Figuras</b>	V
<b>Índice de Tabelas</b>	Vi
<b>Agradecimentos</b>	Vii
<b>Resumo</b>	Viii
<b>Abstract</b>	X
<b>1. Introdução</b>	1
<b>1.1. Aspectos da ecologia comportamental de aranhas semiaquáticas</b>	3
<b>1.1.2. Habitat</b>	3
<b>1.1.3. Estratégias de defesa em algumas aranhas semiaquáticas</b>	5
<b>1.1.4. Alguns aspectos sobre o comportamento de corte e cópula em aranhas</b>	7
<b>1.1.5. Fecundidade</b>	9
<b>2. Objetivos</b>	10
<b>3. Materiais e Método</b>	11
<b>3.1. Descrevendo aspectos comportamentais de <i>Thaumasia</i> sp. nov.</b>	11
<b>3.2. Reprodução (corte, cópula e fecundidade em <i>Thaumasia</i> sp. nov)</b>	13
<b>3.3. Fecundidade</b>	16
<b>4. Resultados</b>	16
<b>4.1. <i>Thaumasia</i> sp.nov.</b>	16
<b>4.2. Deslocamento</b>	19
<b>4.3. Comportamento de caça</b>	20

4.4. Defesa	22
4.5. Descrição do repertório de pré-corte, corte e cópula de <i>Thaumasia</i> sp.nov.	25
4.6. Desempenho por grupo com relação ao repertório de pré-corte, corte e cópula	35
4.7. Influência do tamanho do presente nupcial no tempo de cópula	38
4.8. Influência do presente nupcial na produção de filhotes	39
5. Discussão	42
5.1. Importância do presente nupcial	44
5.1.1. Como proteção contra o canibalismo sexual	44
5.1.2. Como investimento parental	46
5.1.3. Presente nupcial como esforço de cópula	47
<b>Considerações finais</b>	49
<b>Bibliografia</b>	51

## Índice de Figuras

<b>Figura 1</b>	<i>Thaumasia</i> sp. nov. carregando a ooteca. (Foto: José Carlos Franco)	2
<b>Figura 2</b>	Teia berçário com aranha guardando os filhotes. (Foto: José Carlos Franco)	3
<b>Figura 3</b>	A. Vista parcial da margem esquerda da lagoa 1 (Foto: Eslei Xavier). B. vista parcial da margem direita da lagoa 2 (Foto: Paulo C. Motta)	12
<b>Figura 4</b>	Pote para acondicionamento individual. (Foto: José Carlos Franco)	14
<b>Figura 5</b>	Aquário–arena mostrando as duas plataformas. (Foto: José Carlos Franco)	15
<b>Figura 6</b>	Fêmeas de <i>Thaumasia</i> sp. nov. de dia sobre <i>Eichhornia grassipes</i> . (Foto: Eslei Xavier)	17
<b>Figura 7</b>	A. Vista fronto – dorsal mostrando a faixa branca na lateral do corpo (Foto: Ângelo Zerbini). B. Vista ventral de <i>Thaumasia</i> sp. nov. mostrando abdômen branco. (Foto: José Carlos Franco).	18
<b>Figura 8</b>	Bulbo do macho, vista retrolateral e epígino vista ventral (Desenhos: Ivan Malinov)	19
<b>Figura 9</b>	Movimento de remada (Desenhos: Ivan Malinov)	20
<b>Figura 10</b>	<i>Thaumasia</i> sp. nov. ancorada pelas perna IV (Desenhos: Ivan Malinov)	21
<b>Figura 11</b>	A. <i>Thaumasia</i> sp. nov. parcialmente submersa. B. <i>Thaumasia</i> sp. nov. totalmente submersa (Fotos: Eslei Xavier)	23
<b>Figura 12</b>	<i>Ancylometes concolor</i> (seta vermelha) espreitando <i>Thaumasia</i> sp. nov. (seta branca)	24
<b>Figura 13</b>	Lycosidae sp. (Foto: Eslei Xavier)	25

<b>Figura 14</b>	Seqüência do repertório de corte e cópula	28
<b>Figura 15</b>	Total de cópulas por grupo. Área hachuriada indica que não houve cópula	37
<b>Figura 16</b>	Relação dos tempos de cópulas e o tamanho do presente nupcial	38
<b>Figura 17</b>	Variação dos tempos de cópula no grupo 2 (presa pequena) e grupo 3 (presa grande)	39
<b>Figura 18</b>	Relação do tamanho do presente nupcial com o número de filhotes	41
<b>Figura 19</b>	Vista fronto-dorsal de 3 <i>Thaumasia</i> sp. nov. ancoradas em <i>Pistia stratiotes</i> . Um macho (seta vermelha) no canto superior esquerdo, uma fêmea no meio e outra no canto inferior direito	46

## Índice de Tabelas

<b>Tabela 1</b>	Comportamentos comuns aos gêneros <i>Dolomedes</i> , <i>Thalassius</i> e <i>Thaumasia</i> sp. nov. (Araneae: Pisauridae)	6
<b>Tabela 2</b>	Descrição do repertório de pré-corte, corte e cópula de <i>Thaumasia</i> sp. nov.	34
<b>Tabela 3</b>	Relação entre os tamanhos do macho e da fêmea e o número de filhotes viáveis produzidos (largura da carapaça entre as Pernas II e III, em mm)	40
<b>Tabela 4</b>	Comparação entre o comportamento de corte e cópula de <i>Thaumasia</i> sp. nov. e outras espécies de Pisauridae e Trechaleidae.	43

## **Agradecimentos**

À minha mãe, Marly Bastos Pereira, minha avó, Carmem de Moraes Rêgo, ambas *in memorium*, e ao meu pai pelo amor, carinho e por terem sempre me ensinado a nunca desistir dos meus sonhos, pilares que me sustentaram e sustentam em todos os sentidos.

A Paulo César Motta (Tri), orientador, amigo, cujo apoio foi indispensável para a conclusão dessa etapa da minha vida. A todos do Laboratório de Aracnídeos, em especial Wellington Modesto, Hélio Souza, Rafael Lara, Geraldo Brito Jr., Eslei Xavier, Ângelo Zerbini, Ivan Malinov, Janaína Rodrigues, Aline Zimmermann, Felipe Gawryszewski, e a Roger Ledo e Gabriel Horta do Laboratório de Herpetologia. A J. E. Carico pela identificação da espécie e a Adalberto Santos pelas sugestões durante a qualificação.

À família Goulart por ter disponibilizado seu local de lazer com toda a estrutura para que eu pudesse realizar minhas pesquisas.

Aos amigos Fabiano de Cristo, Raquel, José Carlos Franco e Andréia Moreira. À Patrícia Batista pelas horas deliciosas de bate-papo e por me deixar sempre usar o seu computador.

A todos que diretamente me ajudaram a concluir essa dissertação: Ivan Malinov (desenhos e campo), Ângelo Zerbini, Tri, José Carlos Franco (fotos), Aline Zimmermann (campo), Anderson Schmidt (Preto), Eslei Xavier (fotos e apoio tecnológico), Rogério de Melo (imagens). Perdoe-me se deixei alguém de fora.

À Universidade de Brasília pelo apoio logístico.



## Resumo

A ordem Araneae possui 109 famílias dentre as quais destacamos a Pisauridae. Esta família abriga as chamadas aranhas de teia-berçários (“nursery-web spiders”), e aranhas com forte associação com a água. Muito embora seus representantes sejam conhecidos e considerados modelos interessantes para estudos comportamentais, ainda são poucos os estudos realizados com eles e portanto pouco se sabe sobre a ecologia comportamental da maioria dos representantes dessa família. Talvez um dos seus representantes mais estudados seja a *Pisaura mirabilis*, cujo macho presenteia a fêmea com um presente nupcial quando da corte. No Brasil, a família Pisauridae conta com um total de 32 espécies distribuídas em 4 gêneros (*Architis*, *Dolomedes*, *Thaumasia* e *Nilus*). Nosso objeto de estudo consiste em uma espécie nova do gênero *Thaumasia*, que foi encontrada nos arredores de uma cidade satélite de Brasília, Planaltina (15°38'36”S, 47°41'41”W). Assim, os objetivos desta dissertação foram: (1) descrever a ecologia comportamental de *Thaumasia* sp. nov.; (2) descrever o comportamento de pré-corte, corte e cópula de *Thaumasia* sp. nov.; (3) Verificar a importância do presente nupcial para a corte e cópula; (4) Verificar se o tamanho do presente nupcial influencia no tempo de cópula e na produção de ovos da fêmea; (5) Verificar se o presente nupcial em *Thaumasia* sp. nov. funciona como uma proteção contra o canibalismo sexual. A ecologia comportamental de *Thaumasia* sp. nov. foi descrita através de observações em campo em um total de 120 horas. Cada sessão de observação teve duração de 2 horas.

O comportamento de pré-corte, corte e cópula foi descrito juntando-se observações feitas em campo e experimentos em laboratório. Aranhas jovens e subadultas foram capturadas e mantidas em condições de laboratório até atingirem a maturidade sexual e então foram divididas em 3 grupos com 15 casais cada, de acordo com o tamanho da presa oferecida pelo macho: grupo 1 (controle) não recebeu nenhuma presa, grupo 2 recebeu presas pequenas e grupo 3 recebeu presas grandes, assim podemos testar também os objetivos (3), (4) e (5). A importância do presente nupcial ficou comprovada uma vez que os machos do grupo 1, que não receberam presa, não cortejaram nem copularam, enquanto machos dos outros dois grupos cortejaram e alguns copularam. A Influência do presente nupcial no tempo de cópula e na produção individual de ovos foi corroborada, contudo quando analisamos a diferença da produção de ovos entre os tratamentos, a hipótese não se confirma. Não confirmamos a hipótese de que o presente nupcial serviria como proteção contra um possível ataque da fêmea. Nossos estudos identificaram vários pontos em comum entre *Thaumasia* sp. nov. e outros membros de outros gêneros da família Pisauridae e com alguns membros de outras famílias, contudo mais estudos são necessários para que possamos compreender a real função do presente nupcial em *Thaumasia* sp. nov.

## Abstract

The Araneae order has 109 families among which we highlight the Pisauridae. This family houses the nursery-web spiders and spiders strongly associated with water. Although its representatives are well-known and considered interesting models for behavioral studies, this family is still poorly known. The most studied representative of this group is the spider *Pisaura mirabilis* which male presents the female a prey wrapped up in silk, the nuptial gift, during the courtship. In Brazil the Pisauridae family accounts a total of 32 species distributed in 4 genera (*Architis*, *Dolomedes*, *Thaumasia* e *Nilus*). The object of this study is a new species from the genus *Thaumasia* that was found in the outskirts of a satellite city of Brasília-DF, Planaltina (15°38'36"S, 47°41'41"W). Hence, the purposes of this dissertation were: (1) describe the behavioral ecology of *Thaumasia* sp. nov.; (2) describe the pre-courtship, courtship and mating behaviors of *Thaumasia* sp. nov.; (3) analyze the importance of the nuptial gift for the courtship and mating; (4) analyze whether the size of the nuptial gift has any influence on the duration of the copula and in the egg production; (5) verify whether the nuptial gift in *Thaumasia* sp. nov. protects the male against sexual cannibalism. The behavioral studies of *Thaumasia* sp. nov. were done through 120 hours of field observations.

As for the pre-courtship and mating behaviors, sub-adults and young spiders were collected and reared under laboratory conditions until they mature sexually, then they were separated into three groups: group 1 (no preys), group 2 (small preys) and group 3 (large preys). The importance of the nuptial gift was established since no males from group 1 neither courted nor mated, whilst some males from the other two not only courted the females but some have actually mated. The influence of the size of the gift on the copula duration was verified in our studies, we could not establish a relation between the size of the gift and the egg production. As for the nuptial gift working as a protection against sexual cannibalism, our studies did not confirm this since no male was attacked and/or eaten by any females. Many common aspects between *Thaumasia* sp. nov. and other representatives from others genera within the Pisauridae family were identified by our work. This dissertation presents some aspects on the reproductive behavior of a new species, but it also exposes the necessity of many other studies in order to provide a full comprehension of the real role of the nuptial gift not only in the Pisauridae family but mainly in the Araneae order.

# 1. INTRODUÇÃO

As aranhas formam um grupo de artrópodes extremamente bem sucedido, que conta hoje com aproximadamente 40.700 espécies (Platnick, 2009) e que podem ser encontradas em quase todos os ambientes da terra, das ilhas Árticas até os desertos mais secos. Elas conquistaram todos os ambientes ecológicos, com exceção do ar e do mar aberto (Foelix, 1996), e são excepcionais pela sua dependência da predação como estratégia trófica, sendo predadoras obrigatórias (Coddington & Levi, 1991).

A ordem Araneae abriga 109 famílias e 3733 gêneros (Platnick, 2009). Uma dessas famílias é a Pisauridae, que possui 53 gêneros e 339 espécies (Platnick, 2009). Seus membros possuem distribuição mundial, tamanhos e estilos de vida bem diferentes, podendo ser caçadores de vida livre no chão e em plantas, associados com ambientes aquáticos, ou tecedores de teias (Sierwald, 1997; Penney, 2004). A família Pisauridae remonta pelo menos a 60 m.a.a conforme descoberta de uma nova espécie no âmbar de Burmese (Penney, 2004). Contudo, a família é fracamente definida, já que não existem sinapormofias morfológicas, conhecidas além do fato de que algumas espécies tecem a teia-berçário para os filhotes recém eclodidos (Penney, 2004). No Brasil a família conta com 4 gêneros, *Architis* Simon, 1898 (16 espécies), *Dolomedes* Latreille, 1804 (1 espécie), *Thaumasia* Perty, 1833 (6 espécies) e *Nilus* Cambridge, 1878 (1 espécie) (Platnick, 2009). Nesta família encontramos espécies de aranhas que são consideradas semi-aquáticas e, embora sejam modelos interessantes para estudos ecológicos e comportamentais, esse grupo permanece pouco estudado (Sierwald, 1997; Penney, 2004; Santos, 2007). Os membros da família mais bem estudados são, sem dúvida, a *Pisaura mirabilis* Clerck, 1757

e os membros do gênero *Dolomedes*. A primeira é muito estudada com relação ao presente nupcial que os machos oferecem às fêmeas quando da corte, já as *Dolomedes* são famosas por causa do canibalismo sexual (Arnqvist, 1992; Sierwald, 1997; Jonhson, 2001; Jonhson & Sih, 2005). Uma característica comum a alguns membros da família Pisauridae é o modo peculiar da fêmea carregar a ooteca. Ela usa as quelíceras, apoiando a ooteca contra o esterno (Fig. 1). Outro aspecto importante é a construção da teia-berçário (Fig. 2) que consiste em uma teia que as fêmeas tecem assim que os filhotes estão para eclodir, daí o nome em inglês “nursery-web spiders”. Os filhotes permanecem na teia sob a guarda da mãe até que comecem a se dispersar (Arnqvist, 1992; Foelix, 1996; Sierwald, 1997).



**Figura 1.** *Thaumasia* sp. nov. carregando a ooteca. (Foto: José Carlos Franco).



**Figura 2.** Teia berçário com aranha guardando filhotes. (Foto: José Carlos Franco).

## **1.1 ASPECTOS DA ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE ARANHAS SEMI-AQUÁTICAS**

### **1.1.1 Habitat**

O meio em que um organismo vive influencia como ele funciona. Muitos dos atributos básicos da vida, como por exemplo, o tamanho e forma do organismo, o modo como se movimenta, reproduz, captura alimento e a natureza de suas capacidades sensoriais depende desta relação (Schultz, 1987). Um grande número de artrópodes forrageiam e evitam predadores através da locomoção nas superfícies de lagos e córregos. A conquista da água por esses organismos implicou em mudanças morfológicas e fisiológicas como, por exemplo, a composição dos tecidos da superfície corporal.

Contudo, nenhuma criatura depende mais criticamente da estrutura de seus tecidos do que os artrópodes que caminham sobre a água. A aspereza de sua superfície é crítica para repelir a água (hidrofobicidade), gerar impulso enquanto deslizam pela superfície d'água, reduzir o arrasto, gerar flutuabilidade e permitir a respiração quando estiverem submersos. O tegumento áspero e pilífero dos artrópodes que andam na água desempenha um papel importante na manutenção da hidrofobicidade (Bush *et al.*, 2008).

O uso da água como habitat pelas aranhas é bem ilustrado na família Cybaeidae, única família que possui uma espécie, *Argyroneta aquatica* Clerck 1757, que é considerada totalmente aquática, já que vive submersa dentro de uma bolha de seda. Contudo, ela, ainda precisa retirar oxigênio do ar para respirar (Stratton *et al.*, 2004). A família Pisauridae é, também, conhecida por possuir alguns representantes intimamente associados à água, como por exemplo os gêneros *Dolomedes* e *Thalassius* (Carico, 1973; Sierwald, 1988; Gorb & Barth, 1994; Arnqvist & Henriksson, 1997; Airamé & Sierwald, 2000; Suter *et al.*, 2003), sendo que a interação de algumas espécies desses gêneros com a água é tanta que elas são consideradas semiaquáticas (Stratton *et al.*, 2004). Essa associação pode ter começado a 60 m.a.a., conforme descoberta fóssil de um novo representante dessa família, *Palaeohygropona myanmarensis*, no âmbar de Burmese e que constitui o registro fóssil mais antigo de uma aranha com adaptações morfológicas especializadas para a viver e se locomover na água (Penney, 2004). Mas a associação com água não é exclusividade das duas famílias acima citadas, já que as famílias Ctenidae, Trechaleidae, Lycosidae e Sparassidae possuem representantes associados de uma forma ou de outra, à água (Suter *et*



*al.*, 2003; Airamé & Sierwald, 2000). As aranhas semiaquáticas usam a lâmina d'água para encontrar parceiros, para escapar de predadores ou ainda como território de caça, chegando, como no caso das *Dolomedes* e *Thalassius* a preda vertebrados, como pequenos peixes e girinos (Suter, 2003), mas, no geral, alimentam-se primariamente de artrópodes que ficam presos na lâmina d'água (Sierwald, 1988; Arnqvist & Henriksson, 1997; Suter *et al.*, 2003).

### **1.1.2 Estratégias de defesa em algumas aranhas semiaquáticas**

Aranhas semiaquáticas sujeitam-se a serem predadas sempre que se expõem na lâmina d'água e entre os muitos potenciais predadores delas encontram-se sapos, rãs, peixes, aves e outras aranhas (Suter, 2003). As aranhas, no geral, recorrem primariamente à camuflagem para passarem despercebidas, caso essa falhe, via de regra lançam mão de uma rápida fuga. Poucas recorrem ao veneno como forma de defesa, como é o caso da *Phoneutria* (Cloudsey-Thompson, 1995). Aranhas semiaquáticas deslocam-se normalmente sobre a lâmina d'água utilizando o movimento de remada. Essa técnica é também utilizada quando a velocidade não é necessária para a fuga. Quando a velocidade é necessária, o recurso utilizado é sempre o galope, onde a aranha se locomove aos saltos pela superfície d'água. O mergulho é também utilizado pelas aranhas semiaquáticas quando sob forte estresse ou ainda, como ocorre em *Dolomedes triton* Walckneer 1837, saltar verticalmente quando o ataque vem por baixo (Suter *et al.*, 1997; Suter & Gruenwald, 2000; Suter *et al.*, 2003 Stratton *et al.*, 2004).

Algumas estratégias de defesa utilizadas pelas aranhas semi-aquáticas, assim como outros comportamentos, são comuns às várias espécies conforme mostra a Tabela 1.

**Tabela 1.** Comportamentos comuns aos gêneros *Dolomedes*, *Thalassius* e *Thaumasia* sp. nov. (Araneae: Pisauridae).

COMPORTAMENTO	<i>Dolomedes</i> (Shultz, 1987; Suter <i>et al.</i> , 1997; Suter & Gruenwald, 2000)	<i>Thalassius</i> (Sierwald, 1988)	<i>Thaumasia</i>
Ancoragem ao substrato sólido	Pernas III e/ou IV	Pernas III e/ou IV	Pernas III e/ou IV
Captura de presa	Através de vibrações n'água. Modo pulo lançado.	Através de vibrações na água. Puxada para quelíceras com pernas I.	Através de vibrações na água. Puxada para quelíceras com pernas I quando a presa está perto. Modo pulo lançado.
Dieta	Pequenos artrópodes e pequenos vertebrados.	Pequenos artrópodes e pequenos vertebrados.	Pequenos artrópodes.
Deslocamento sobre a lâmina d'água	Remada	Remada	Remada
Estratégias de defesa	Remada Galope Mergulho	Remada Galope Mergulho	Remada Galope Mergulho

### 1.1.3 Alguns aspectos sobre comportamento de corte e cópula em aranhas

A reprodução, segundo Darwin (1859), é o objetivo primordial de qualquer organismo, e para que esta ocorra com sucesso alguns obstáculos deverão ser superados. A corte, um mecanismo de comunicação intersexual, é uma das estratégias que é essencial ao eventual sucesso reprodutivo (Robinson, 1982).

O comportamento de corte em aranhas é constituído por padrões ritualizados, preparatórios para a cópula e imprescindíveis para que a fêmea não confunda o macho com um predador, outra espécie, outra fêmea, etc., e que passam, de modo geral, pelas seguintes etapas: (1) contato direto entre macho e fêmea; (2) precisa de reconhecimento químico (feromônios) da fêmea pelo macho, e (3) reconhecimento visual da fêmea pelo macho (Foelix, 1996). As aranhas possuem um variado repertório no que diz respeito à corte. Por exemplo, os salticídeos usam demonstrações visuais conspícuas e os licosídeos recorrem a sinalizações que envolvem vibrações pelo substrato, emissão de sons (estridulação), sinais químicos e visuais. Os pisaurídeos, por sua vez, utilizam uma combinação dos padrões acima descritos em sua corte (movimentos dos palpos e pernas e vibrações pelo substrato) (Robinson, 1982). No caso de aranhas associadas à água, como por exemplo, a *Dolomedes triton*, o substrato onde ocorre a corte é a superfície d'água, onde as vibrações que partem do corpo do macho geram ondas concêntricas por toda superfície da lâmina d'água (Bleckmann & Bender, 1987). Alguns pisaurídeos, como a *Pisaurina mira* Walckneer 1837, usam seda para amarrar as pernas da fêmea na hora do acasalamento (Bruce & Carico, 1988), outros agregam à corte o presente nupcial.

O presente nupcial consiste em qualquer forma de transferência de nutrientes do macho para a fêmea durante ou diretamente após a corte e/ou cópula (Vahed, 1998). Esses nutrientes podem vir na forma de presas capturadas pelo macho, partes do corpo do macho ou mesmo o corpo todo ou, ainda, produtos glandulares do macho, tais como secreções salivares (Vahed, 1998). No caso dos pisaurídeos, o presente consiste em uma presa que o macho captura, envolve em seda e oferece à fêmea. A ocorrência do presente nupcial dentro da ordem Araneae ainda é pouco registrada, sendo que os poucos casos foram observados dentro da família Pisauridae e o mais bem estudado é em *Pisaura mirabilis* (Drengsgaard & Toft, 1999). Mais recentemente, registrou-se a ocorrência do presente nupcial também em *Paratrechalea ornata* Mello-Leitão 1943 e *Paratrechalea galianoae* Carico 2005 (Trechaleidae, Costa-Schmidt *et al.*, 2008).

Com relação à cópula, as aranhas desenvolveram muitas variações no que concerne às posições (Foelix, 1996). Contudo, pode-se reduzir estas a três ou quatro tipos básicos, sendo que uma determinada posição de cópula não necessariamente caracteriza uma família (Foelix 1996). No tipo 1, característico das aranhas errantes ancestrais (Mesothelae, Mygalomorphae e Haplogynae), o macho aproxima-se da fêmea pela frente, esta levanta seu prossoma e então ele insere um ou ambos os palpos na abertura genital da fêmea. O tipo 2 é largamente disseminado entre as aranhas de teia, onde a posição é basicamente a mesma do tipo 1, mas ambos os parceiros ficam na teia de cabeça para baixo, com inserções consecutivas dos palpos do macho. Já o tipo 3 é encontrado entre as aranhas errantes derivadas (Lycosidae, Salticidae, Clubionidae e Thomisidae).

O macho sobe no prossoma da fêmea e depois gira ou para a esquerda ou para a direita do opistossoma dela. A fêmea gira o seu abdome de tal forma que um dos palpos do macho possa ser inserido. Uma quarta posição é encontrada em *Cheiracanthium* sp. (Miturgidae), onde as aranhas ficam vis a vis com suas partes ventrais em contato.

#### **1.1.4 Fecundidade**

O investimento em termos de energia e recursos na produção de gametas e no cuidado da prole feito pelas fêmeas é maior que os dos machos (Trivers, 1972). Os machos podem aumentar o sucesso reprodutivo simplesmente copulando com várias fêmeas, enquanto que para esta apenas uma cópula é suficiente para fertilizar seus ovos (Darwin, 1859). A fecundidade de uma fêmea envolve relações entre o número de filhotes, o tamanho desses e o tamanho da fêmea (Killebrew & Ford, 1985; Stålhandske, 2001; Hansen *et al.*, 2008). Em aranhas, além dos fatores acima mencionados, são importantes também o número de ovos depositados e o tempo entre as posturas (Head, 1995). Contudo, esses mesmos aspectos dificultam a análise do tema em organismos vivos, pois levam em consideração outros fatores que são difíceis de medir como, por exemplo, a idade da primeira reprodução, o tempo de vida do organismo e a taxa de sobrevivência dos filhotes (Suter, 1990). A disponibilidade de alimento (Anderson, 1974; Spence *et al.*, 1996), e até mesmo a duração do fotoperíodo (Miyashita, 1987), são fatores que também têm sido considerados para determinar a grau de fecundidade em aranhas. Quanto ao tempo de cópula, este varia enormemente entre aranhas, mesmo entre as espécies do mesmo gênero, contudo, não possui relação com a taxa de fecundidade, pelo menos em *Pardosa agrestis* Westring 1861, segundo Szirányi *et al.* (2005). No entanto Stålhandske (2001) comprovou que cópulas mais longas resultaram em mais ovos fertilizados em *Pisaura mirabilis*.

## 2. OBJETIVOS

Aspectos comportamentais são importantes em estudos filogenéticos e comparativos, uma vez que fornecem subsídios, principalmente, para análises sobre a evolução de traços comportamentais dentro de uma família ou entre famílias e esses aspectos tornam-se ainda mais relevantes quando o objeto de estudo é uma espécie nova pertencente a uma família e um gênero ainda carentes de estudos no Brasil. Por isso, esse trabalho teve como objetivo descrever o comportamental reprodutivo de *Thaumasia* sp. nov., com ênfase no papel do presente nupcial que é ofertado pelo macho.

### 2.1 Objetivos específicos

- Descrever o comportamento de pré-corte, corte e cópula de *Thaumasia* sp.nov.
- Verificar a importância do presente nupcial para a corte e cópula. A hipótese a ser testada é que apenas machos com presente apresentam repertório de corte e copulam.
- Verificar se o tamanho do presente nupcial influencia no tempo de cópula e na produção de ovos da fêmea. A hipótese a ser testada é que machos com presente nupcial de maior tamanho copularão por mais tempo e a fêmea produzirá um maior número de ovos.
- Verificar se o presente nupcial em *Thaumasia* sp. nov. funciona como uma proteção contra o canibalismo sexual. A hipótese é que a presença do presente nupcial diminui a probabilidade de o macho ser canibalizado.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 Descrevendo aspectos comportamentais de *Thaumasia* sp. nov.

As observações foram feitas em duas lagoas artificiais. Uma é usada como área de lazer abrigando várias espécies de peixes. O excesso de matéria orgânica resulta em uma população grande de *Pistia stratiotes*, o que gera uma limpeza constante, como a retirada da vegetação flutuante e das margens e isto, inevitavelmente, perturba a população local de aranhas. A segunda lagoa é mais preservada quanto a ação antrópica.

Para traçarmos um perfil comportamental de *Thaumasia* sp. nov. realizamos um trabalho de observação em campo em 2 lagoas artificiais (Figs. 3 a-b) nas proximidades da cidade de Planaltina – DF (15°38'36"S, 47°41'41"W) entre os anos de 2007 (meses de janeiro-março) e 2008 (fevereiro-junho). As observações foram feitas sempre aos finais de semana e iniciaram às 18h, com duração de 2 horas, sendo reiniciada nos dias subsequentes a partir da hora que foi interrompida, assim, a observação que começou em uma sexta-feira às 18h foi interrompida às 20h e recomeçada no dia seguinte neste último horário indo até as 22h e assim sucessivamente até alcançarmos às 6h e um total de 120 horas de observação. Para tanto, foram utilizados um bloco de anotação, lápis, máquina fotográfica e lanterna de cabeça. Todas as atividades realizadas pelas aranhas observadas foram anotadas. Não foram feitos transectos, apenas observações dos grupos de aranhas que se colocavam na lâmina d'água.

Nessa etapa nenhuma coleta foi realizada. Os resultados foram estatisticamente analisados utilizando-se o R 2.8.0 R Development Core Team, 2007, testes ANCOVA, Chi-quadrado com correção de Yates, Spearman e regressão múltipla por passos.

**A**



**B**



**Figura 3.** **A.** Vista parcial da margem esquerda da lagoa 1. (Foto: Eslei Xavier). **B.** Vista parcial da margem direita da lagoa 2. (Foto: Paulo C. Motta).



**A**



**B**



**Figura 3. A.** Vista parcial da margem esquerda da lagoa 1. (Foto: Eslei Xavier). **B.** Vista parcial da margem direita da lagoa 2. (Foto: Paulo C. Motta).

### 3.2 Reprodução (corte, cópula e fecundidade em *Thaumasia* sp. nov.)

A coleta de indivíduos subadultos foi realizada na cidade satélite de Planaltina próximo a Brasília, em uma área de chácaras (15°38'36"S, 7°41'41"W). Os experimentos foram realizados no Laboratório de Aracnídeos da Universidade de Brasília, em ambiente com temperatura controlada entre 20 e 22 °C, filmados (Panasonic PV GS 500) e seus dados anotados.

Os indivíduos coletados jovens ou subadultos foram mantidos individualmente em potes de plásticos (Fig. 4). Foram alimentados *ad libitum* com baratas *Leurolestes circumvagans* criadas em laboratório, até a maturidade sexual. Após a última muda, os adultos receberam uma presa (*Leurolestes circumvagans*) pequena (de 1 a 7mm), por dia, durante a semana que antecedeu o experimento. Foram utilizados 90 indivíduos. Os indivíduos foram separados em três grupos, cada um com 30 aranhas, formando 15 casais. No grupo 1, os machos não receberam presas para ofertarem como presente nupcial. Nos outros dois grupos, foram oferecidas como presas baratas (*L. circumvagans*), categorizadas conforme o tamanho (comprimento), em pequenas (de 1 a 7 mm) e grandes (de 8 a 24mm). Antes de serem oferecidas, as presas foram colocadas no congelador por 30-40 segundos para que ficassem letárgicas, e assim pudessem ser mais facilmente manipuladas e medidas. Os machos do grupo 2 receberam presas pequenas para serem oferecidas como presente nupcial, e no grupo 3, o presente nupcial foi grande. Os indivíduos foram usados apenas uma vez. Após os experimentos, todas as aranhas utilizadas foram preservadas individualmente, em álcool 80%.

Como medidas, usou-se a largura do cefalotórax entre as pernas II e III (Tabela 4) com um paquímetro digital (Electronic Digital Caliper 0-150 mm). Isto foi feito para verificarmos o efeito da alimentação no crescimento dos indivíduos, e de certa forma, tentar reduzir ao máximo o efeito dessa variável nos resultados, já que o tamanho da fêmea pode influenciar em sua taxa de fecundidade (Head, 1995) e o tamanho do macho pode ser um fator de escolha da fêmea (Brunn *et al.*, 2004).



**Figura 4.** Pote para acondicionamento individual. (Foto: José Carlos Franco).

Como arena para os experimentos, foi utilizado um aquário de vidro (50cm x 30cm x 40cm), com uma lâmina d'água de 5cm de altura e dois pedaços retangulares de isopor de cerca de 10cm<sup>2</sup> presos nas extremidades opostas do aquário servindo como substrato sólido (Fig. 5). As fêmeas foram introduzidas em uma das extremidades da arena. Após 24h, os machos foram colocados na extremidade oposta à da fêmea.

A presa foi introduzida 10 min após o macho, na lâmina d'água, próximo a este, evitando-se assim que a presa fosse capturada pela fêmea. O experimento teve a duração de 1h por casal. O tempo começou a ser contado a partir da colocação da presa. Como corte determinou-se qualquer movimento contínuo e repetido feito pelo macho após a captura da presa, e como cópula, o período efetivo em que o(s) pedipalpo(s) do macho ficaram inseridos no epígino. Ao final de cada experimento, o aquário-arena era limpo, a água trocada, e as placas de isopor lavadas, eliminando-se assim quaisquer vestígios de linhas-reboque dos indivíduos anteriores. Os experimentos aconteceram no início da noite (às 18h30min), respeitando-se o início do período de atividades das aranhas, conforme observações preliminares em campo.



**Figura. 5.** Aquário-arena mostrando as duas plataformas. (Foto: José Carlos Franco)

As fêmeas que copularam foram mantidas em recipientes de plástico, individualmente, com uma lâmina d'água (0,5 cm), e alimentadas com *L. circumvagans* 2 vezes por semana. Assim que a fêmea confeccionava a ooteca o intervalo de tempo entre a feitura desta e a eclosão dos filhotes era registrado. Uma vez que os filhotes eclodiam, a fêmea era separada, os filhotes eutanaziados em álcool 80% e contados. A ooteca era recolhida, aberta com uma tesoura pequena e era verificada a existência de filhotes mortos ou não eclodidos. O sucesso reprodutivo das fêmeas e a influência do tamanho do presente nupcial foram obtidos comparando-se a produção de filhotes viáveis entre os grupos. As análises estatísticas foram feitas utilizando-se o teste ANCOVA.

### **3.3 Fecundidade**

Os indivíduos utilizados nessa etapa do nosso estudo foram os mesmos usados nos experimentos anteriores. Para determinar se o tamanho do presente influenciaria na produção de ovos pela fêmea, todos os filhotes eclodidos tanto do grupo 2 quanto do 3 foram eutanaziados e contados posteriormente. Os não eclodidos e os que eventualmente morreram dentro da ooteca foram descartados. As análises estatísticas foram feitas usando-se o teste Chi-quadrado com correção de continuidade de Yates.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 *Thaumasia* sp. nov.

*Thaumasia* sp. nov. habita corpos de água parada ou com leve correnteza, onde permanecem escondidas entre a vegetação das margens ou entre as folhas da vegetação flutuante durante o dia saindo para a lâmina d'água quando anoitece, muito embora possa, eventualmente, ser encontrada sobre a vegetação aquática durante o dia (Fig. 6). É uma aranha de pequeno porte (comprimento total de 7 mm – 11 mm, n = 90), a carapaça é moderadamente mais larga do que comprida, olhos típicos de pisaurídeos procurvos em forma de cunha. *Thaumasia* sp. nov. possui o corpo de coloração marrom que pode variar do claro ao escuro. Ambos os sexos possuem faixa branca lateral ao redor do prossoma e do opistossoma e pintas brancas na carapaça e no abdômen cuja parte ventral é branca (Fig. 7). A intensidade da faixa e das pintas, assim como o número destas últimas, é variável. O esterno é lanceolado sendo mais largo do que comprido. As fêmeas possuem a carapaça mais larga (n = 45,  $\pm 5,25$  mm,  $\sigma = 0,056$ ) do que os machos (n = 45,  $\pm 4,7$  mm,  $\sigma = 0,061$ ). A comparação dos tamanhos entre os machos dos três grupos mostrou uma diferença significativa, onde aparentemente os machos do grupo 3 eram maiores do que os dos outros dois grupos (teste Kruskal-Wallis, n = 45,  $\chi^2 = 9,31$ , gl = 2, p = 0.009), enquanto que entre as fêmeas não houve diferença significativa (teste Kruskal-Wallis, n = 45,  $\chi^2 = 2,07$ , gl = 2, p = 0.36).

Em ambos os sexos a perna maior é a I (machos,  $\pm 30$  mm,  $\sigma = 0,039$ ,  $n = 45$ ; fêmeas,  $\pm 31$  mm,  $\sigma = 0,041$ ,  $n = 45$ ). *Thaumasia* sp. nov. possui o corpo de coloração marrom que pode variar do claro ao escuro. Os órgãos sexuais, que em aranhas são fundamentais para a identificação da espécie, encontram-se ilustrados na figura 8.



**Figura 6.** Fêmeas de *Thaumasia* sp. nov. de dia sobre *Eichhornia crassipes*.

(Foto: Eslei Xavier).

**A.**

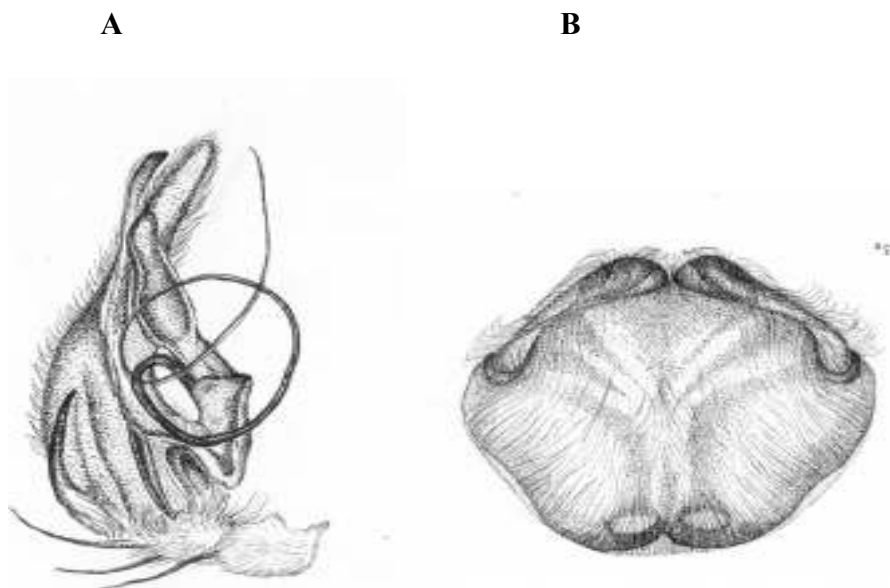


**B.**



**Figura 7. A.** Vista fronto-dorsal mostrando a faixa branca na lateral do corpo.(Foto: Ângelo Zerbini). **B.** Vista ventral mostrando o abdômen branco. (Foto: Jose Carlos Franco).

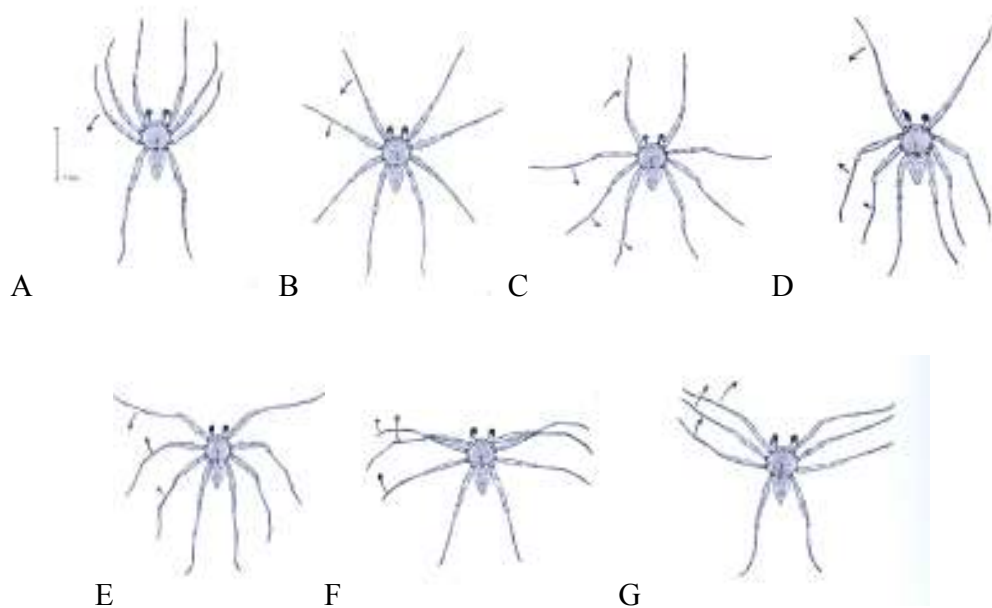




**Figura 8.** A. Bulbo do macho, vista retrolateral. B. Epígino, vista ventral.  
(Desenhos: Ivan Malinov)

#### 4.2 Deslocamento

*Thaumasia* sp.nov. desloca-se por sobre a lâmina d'água através do movimento de remada que consiste em a aranha esticar para frente do corpo as pernas I, II e III, deixando as pernas IV esticada para trás, para em seguida puxar para trás as pernas que estavam esticadas para frente. Este movimento sincronizado empurra a aranha para frente (Fig.9), e encontra paralelo em outros gêneros da família Pisauridae, como *Dolomedes* (Suter *et al.*, 1997; Suter *et al.*, 2004 & Stratton *et al.*, 2004).

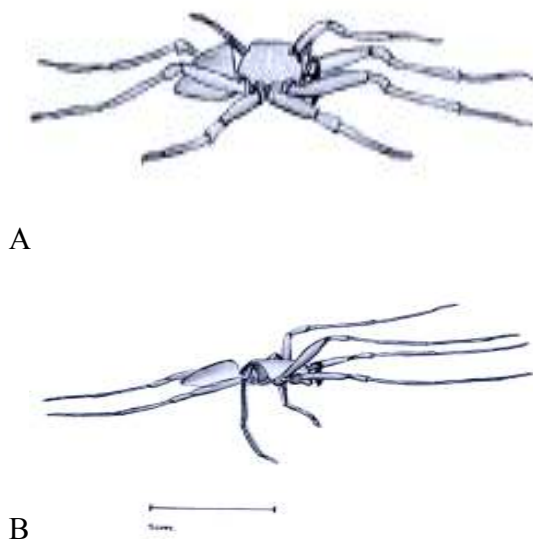


**Figura 9.** Movimento de remada. (A) pernas I, II e III são esticadas para frente, início da remada; (B-D) puxada para trás das pernas I, II e III; (E-G) movimento contrário ao anterior onde a aranha volta as pernas I, II e III para a posição inicial do movimento. Escala 1 cm. (Desenhos: Ivan Malinov).

### 4.3 Comportamento de caça

Em posição de caça, *Thaumasia* sp. nov. fica ancorada pelas últimas pernas (III e IV) em qualquer substrato sólido, espalhando as demais pernas por sobre a lâmina d'água ou esticando as pernas I para frente (Fig. 10A). Uma vez que tenha assumido a posição de caça, *Thaumasia* sp. nov. responderá rapidamente a qualquer vibração gerada por um inseto que tenha ficado preso na tensão da lâmina d'água. O modo de captura varia de um pulo lançado em cima da presa (Fig. 10B) ou quando esta está muito perto, a aranha simplesmente a puxa para as quelíceras com uma das pernas I. Este último modo de captura foi observado apenas em adultos.

Uma vez capturada a presa, *Thaumasia* sp. nov. geralmente começa a devorá-la em cima da lâmina d'água movendo-se posteriormente para um substrato sólido. Os jovens podem, eventualmente, capturar insetos que inadvertidamente voem muito baixo perto deles. Para tanto recorrem a um salto (3 observações pessoais em campo apenas para jovens). Ao contrário de outras espécies de pisaurídeos que predam pequenos vertebrados, como *Dolomedes triton* (Arnqvist, 1992), não houve nenhuma observação, em campo de *Thaumasia* sp. nov. predando vertebrados (peixes, girinos, rãs ou lagartos), limitando-se, aparentemente, a uma dieta exclusivamente de insetos.



**Figura 10.** **A.** *Thaumasia* sp. nov. ancorada pelas pernas IV. **B.** Lançando-se para água.(Desenhos: Ivan Malinov). Escala 1 cm.

#### 4.4 Defesa

Com relação à defesa, as seguintes estratégias foram observadas para *Thaumasia* sp. nov. A remada, é o movimento utilizado quando a aranha é perturbada, mas não é perseguida ou não se encontra sob grande estresse. O galope é utilizado quando há necessidade de velocidade na fuga ou como resposta rápida a um encontro inesperado com um potencial predador. Por exemplo, quando ao chegar a um substrato sólido, um indivíduo encontra uma outra espécie de aranha (n = 8 observações pessoais em campo). O galope é também utilizado pela *Thaumasia* sp. nov. quando esta precisa se deslocar rapidamente por superfícies sólidas (n = 2 observações pessoais em campo e 5 em condições de laboratório). Outra estratégia de defesa é o mergulho que consiste no movimento de se deslocar para a parte de baixo de um substrato sólido que esteja por sobre a água. Ao fazer isso o corpo de *Thaumasia* sp. nov. fica coberto de bolhas de ar. Muito embora estas estratégias de defesa estejam bem caracterizadas em *Thaumasia* sp. nov., não nos foi possível determinar uma ordem de uso. Aparentemente, o uso dessas estratégias depende do nível de ameaça da aranha. Porém, acredita-se que, em *Dolomedes*, tanto o galope quanto o mergulho sejam estratégias usadas quando o indivíduo está sobre forte ameaça (Suter *et al.*, 2003). Em condições de laboratório e muito provavelmente devido a limitação de espaço, o mergulho foi a técnica de defesa mais utilizada pela *Thaumasia* sp. nov. que pode ficar submersa por mais de uma hora, com o corpo parcial ou totalmente submerso (Fig. 11).

**A**

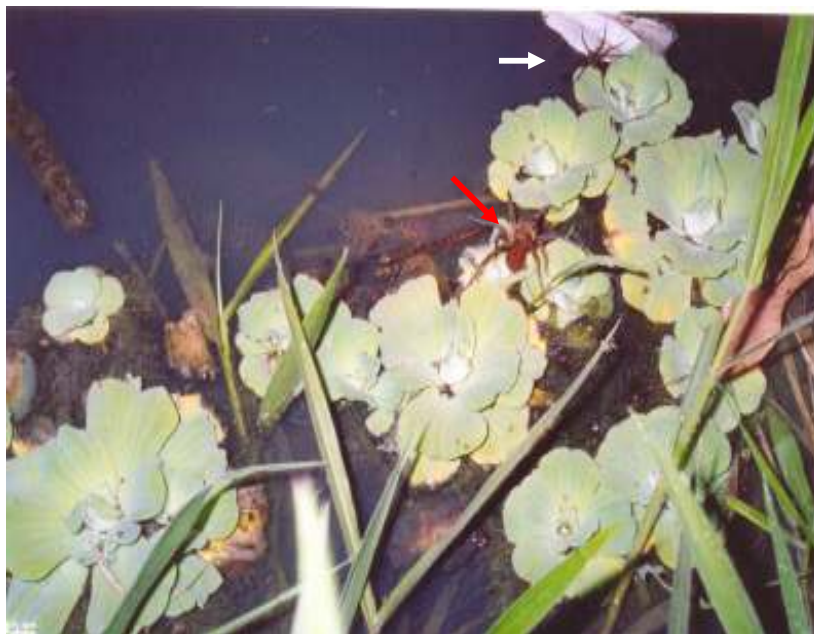


**B**

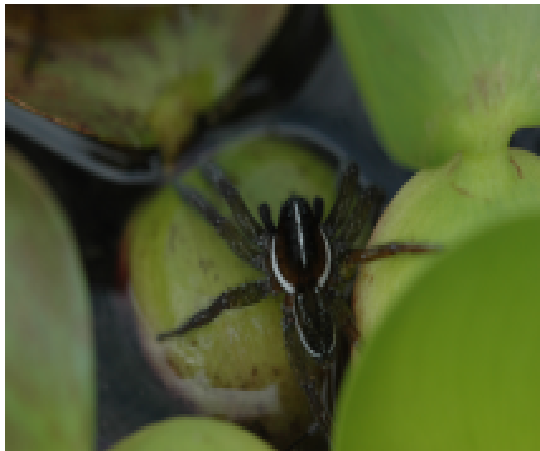


**Figura 11.** **A.** *Thaumasia* sp. nov. parcialmente submersa. **B.** *Thaumasia* sp. nov. totalmente submersa. (Fotos: Eslei Xavier).

A eficácia das aranhas da família Pisauridae em utilizar a água em vários contextos (forragear, procurar por parceiros, defesa etc), sugere que os ancestrais dessa família foram bem sucedidos, em parte, devido a eficácia dessas estratégias de deslocamento (Stratton *et al.*, 2004). Dentre os muitos predadores de *Thaumasia* sp. nov. que pudemos observar em ação predatória no campo, destacamos as aranhas *Ancylometes concolor* Perty 1833 (Ctenidae n = 03 observações) (Fig. 12) e Lycosidae (n = 11 observações todas contra filhotes) (Fig. 13). Muito embora existam peixes e sapos nas lagoas, não observamos nenhuma aranha sendo predada por vertebrados.



**Figura 12.** *Ancylometes concolor* (seta vermelha) espreitando *Thaumasia* sp. nov. (seta branca) no canto superior direito.



**Figura 13.** Lycosidae sp. (Foto: Eslei Xavier).

#### **4.5 Descrição do repertório de pré-corte, corte e cópula**

A Tabela 2 contém o repertório de corte e cópula de *Thaumasia* sp. nov. . Nele registramos dezenove movimentos executados durante a corte e cópula da aranha acima. Os movimentos estão distribuídos em cinco padrões de comportamentos listados abaixo.

**Pré-corte.** Uma vez acomodada no aquário, a fêmea, normalmente, ficava parada, para depois procurar abrigo na parte superior do aquário (tampa) onde permanecia até anoitecer quando descia para uma das plataformas de isopor. Na plataforma a fêmea assumia a posição de caça, ancorando-se com as pernas traseiras (III e IV) e esticando as pernas I e II por sobre a lâmina d'água. Quando introduzido, o macho, que podia ser colocado em uma plataforma oposta à da fêmea ou na mesma desta, geralmente ficava imóvel, ignorando a presença da fêmea e após um certo tempo deslocava-se para lâmina d'água assumindo a posição de caça.

Nessa etapa, nenhum contato físico foi feito por nenhum dos dois, que permaneciam inativos. Não nos foi possível observar a linha reboque posta pela fêmea, nem observamos nenhum contato do macho com a linha, muito menos, observamos o macho confeccionando a teia espermática. Aparentemente o contato com a linha reboque não é necessário para a excitação do macho, nem para o início da corte. Supomos que essa excitação possa vir do contato visual ou, ainda, por percepção química (feromônios) ou mecânica (estridulação).

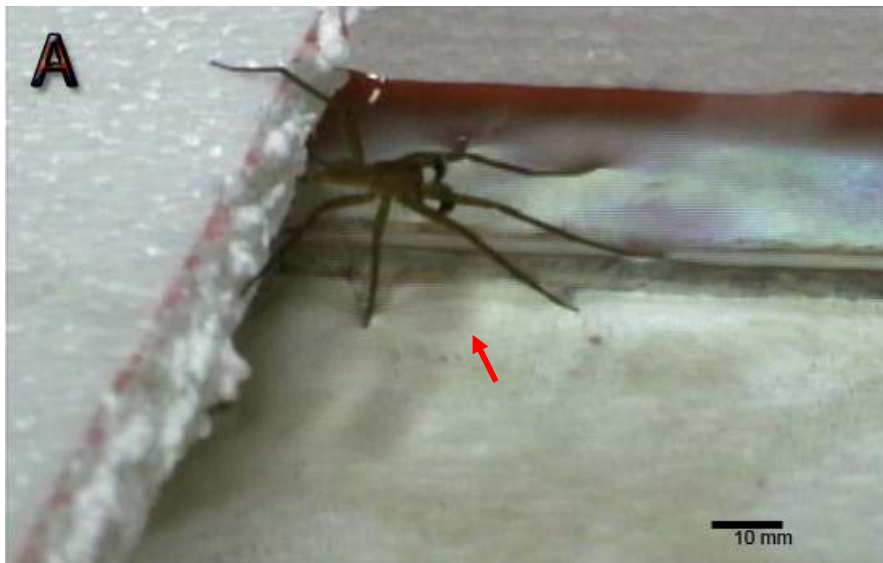
**Corte.** Iniciada com a introdução da presa na lâmina d'água a presa e a captura desta pelo macho. Após a captura da presa, o macho a manipulava constantemente com os palpos e começava uma seqüência de tremidas de corpo o que produzia pequenas ondas na água geradas a partir do seu corpo (Fig.14A). Em seguida o macho deslocava-se para cima da plataforma de isopor e começava a tremer o corpo com movimentos para baixo e para cima, sacudindo o abdômen, alternando com batidas das pernas I e II contra o substrato, deslocava-se em pequenos pulos de forma aparentemente aleatória, alternando os pulos com os movimentos de tremor de corpo, batida no substrato e esfregadas das tíbias metatarsos das pernas I e II ou II e III. Em seguida posicionava-se em frente à fêmea com as pernas I levantadas e flexionadas para trás. A fêmea respondia esfregando as pernas II, movimento este que era repetido pelo macho (Fig. 14B). Depois este se deslocava em direção à fêmea tocando-a com as suas pernas dianteiras até que encostavam os palpos (Fig.14C). A fêmea permanecia com as pernas I levantadas e flexionadas para trás.



**Confecção do presente nupcial.** O macho colocava a presa no substrato e começava cobri-la com seda encostando as fiandeiras em vários pontos ao redor da presa sempre tocando a fêmea com as suas pernas I e/ou II e sempre encostando os palpos no substrato (Fig.14D - E). Em seguida removia o presente do substrato com as quelíceras, mantendo-o em frente à fêmea com o corpo elevado e as pernas I flexionadas em direção à fêmea em um ângulo de 90°, balançando o abdômen. Em seguida, a fêmea deslocava-se em direção ao macho buscando o presente em suas quelíceras (Fig.14H).

**Cópula.** A fêmea pegou o presente das quelíceras do macho e este iniciou o giro para posicioná-la para a inserção dos palpos. No giro as aranhas ficavam em posição contrária lateralmente posicionados, ou seja, a parte anterior do macho voltada para a parte posterior da fêmea, então ocorria a inserção do primeiro palpo (Fig.14I – J). A primeira separação foi feita pelo macho que logo após voltou a procurar a fêmea com toques das pernas I e II, buscando também o presente que agora ela segurava. A segunda inserção foi igual à primeira, só que com o outro palpo e para o lado contrário da primeira.

**Fim da cópula.** A fêmea começava a tocar continuamente com seus palpos os palpos do macho. Esse movimento podia vir acompanhado de pequenas tremidas de corpo. O macho tentava ficar com o presente e se não conseguisse, se afastava da fêmea (Fig.14K – L).



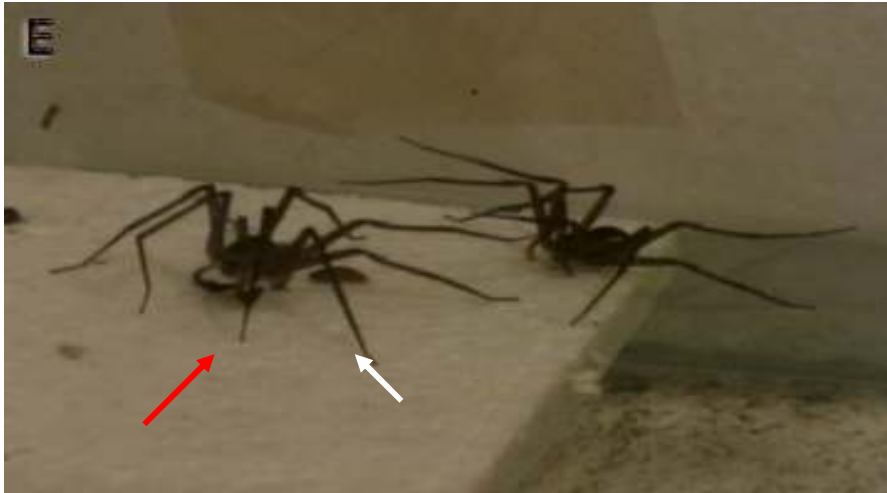
**Figura 14 A.** Ondas (seta vermelha) geradas pelas tremidas do corpo do macho. **B.** Fêmea esfregando pernas II (seta branca).



**Figura 14 C.** Macho (seta vermelha) deslocando-se em direção à fêmea.



**Figura 14 D.** Macho (seta vermelha) iniciando a confecção do presente nupcial (seta branca).



**Figura 14 E.** Macho cobrindo a presa com seda (seta branca) e prensando a seda contra o substrato (seta branca).



**Figura 14 F.** Macho (seta vermelha) cobrindo presa (seta branca) com seda.



**Figura 14 G.** Macho (seta vermelha) finalizando confecção do presente nupcial (seta branca).



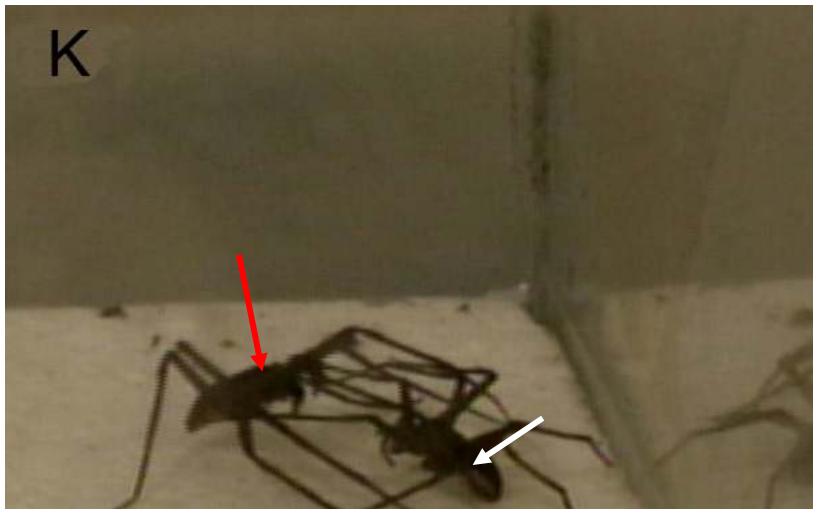
**Figura 14 H.** Fêmea (seta branca) agarrando o presente nas quelíceras do macho.



**Figura 14 I.** Macho (seta vermelha) iniciando giro para posicionar-se para inserção do primeiro palpo.



**Figura 14 J.** Cópula. Macho (seta vermelha), fêmea (seta branca). As setas indicam também a posição do prossoma de cada indivíduo.



**Figura 14. K.** Fim da cópula início da separação. Macho deixa presente com a fêmea. **L.** Separação total, fim da cópula. Macho (seta vermelha), fêmea (seta branca).

**Tabela 2.** Descrição do repertório de pré-corte, corte e cópula de *Thaumasia* sp. nov.

<b>Comportamento</b>	<b>Sexo</b>	<b>Descrição</b>
Movimento dos palpos	<b>M</b>	Esfregar os palpos pelo corpo da presa.
Ondulação da lâmina d'água	<b>M</b>	Início da corte. Vibrações na água que geram ondas.
Deslocamento I	<b>F</b>	Deslocamento em direção ao macho ainda na água.
Deslocamento II	<b>M</b>	Deslocamento para uma superfície sólida.
Dança	<b>M</b>	Consiste em balançar e tremer o corpo para cima e para baixo avançando em pequenos pulos enquanto balança o opistossoma para cima e para baixo.
Esfregação das pernas	<b>M</b>	Esfregar Pernas II contra a I enquanto se movimenta.
Flexão I	<b>M</b>	Flexão das pernas I em ângulo de 90° no ar e movimentos espasmódicos delas para cima e para baixo.
Flexão II	<b>M</b>	Parado flexiona as pernas I para trás e por cima do cefalotórax.
Incentivo	<b>F</b>	Esfregar das Pernas II.
Resposta ao incentivo	<b>M</b>	Movimento em direção à fêmea com uma das pernas I flexionada para trás, enquanto toca as pernas dianteiras da fêmea com as suas até os palpos de ambos se tocarem.
Confecção do presente nupcial	<b>M</b>	Cobrir a presa com fios de seda em movimentos circulares e para frente e para trás. Os palpos sempre em contato com o substrato. O macho mantém contato com a fêmea através das pernas dianteiras durante o processo de confecção.
Elevação	<b>M</b>	Elevação do corpo para arrancar o presente do substrato. Com o corpo totalmente elevado, o macho coloca as pernas I em ângulo de 90° e mexe o opistossoma para cima e para baixo em frente a fêmea.
Aceite do presente	<b>F</b>	Movimento em direção às quelíceras do macho para pegar o presente nupcial.
Agarração	<b>F/M</b>	Ambos indivíduos em posição ereta vis a vis mantêm-se unidos pela presa.
Giro	<b>M</b>	Giro do corpo para esquerda, enquanto o corpo da fêmea vai deslocando-se para direita ambos em posição decúbito lateral. de modo que as quelíceras do macho ficam apontadas para o opistossoma da fêmea e as desta apontadas para o opistossoma dele. Aqui ocorre a inserção do primeiro palpo.
Separação I	<b>M</b>	O macho separa-se da fêmea, mas não se afasta muito. Caso a fêmea permaneça no local ele volta a tocá-la com suas pernas dianteiras para inserir o outro palpo.
Giro II	<b>M</b>	Repetição do giro I em direção contrário ao giro I. Inserção do segundo palpo.
Separação II	<b>M/F</b>	Ambos indivíduos ficam unidos pela presa em suas quelíceras. A fêmea dá leves e contínuos toques com seus palpos nos palpos do macho ou começa a sacudir o corpo indicando o fim da cópula.



#### **4.6. Desempenho por grupo com relação ao repertório de pré-corte, corte e cópula**

##### **GRUPO 1**

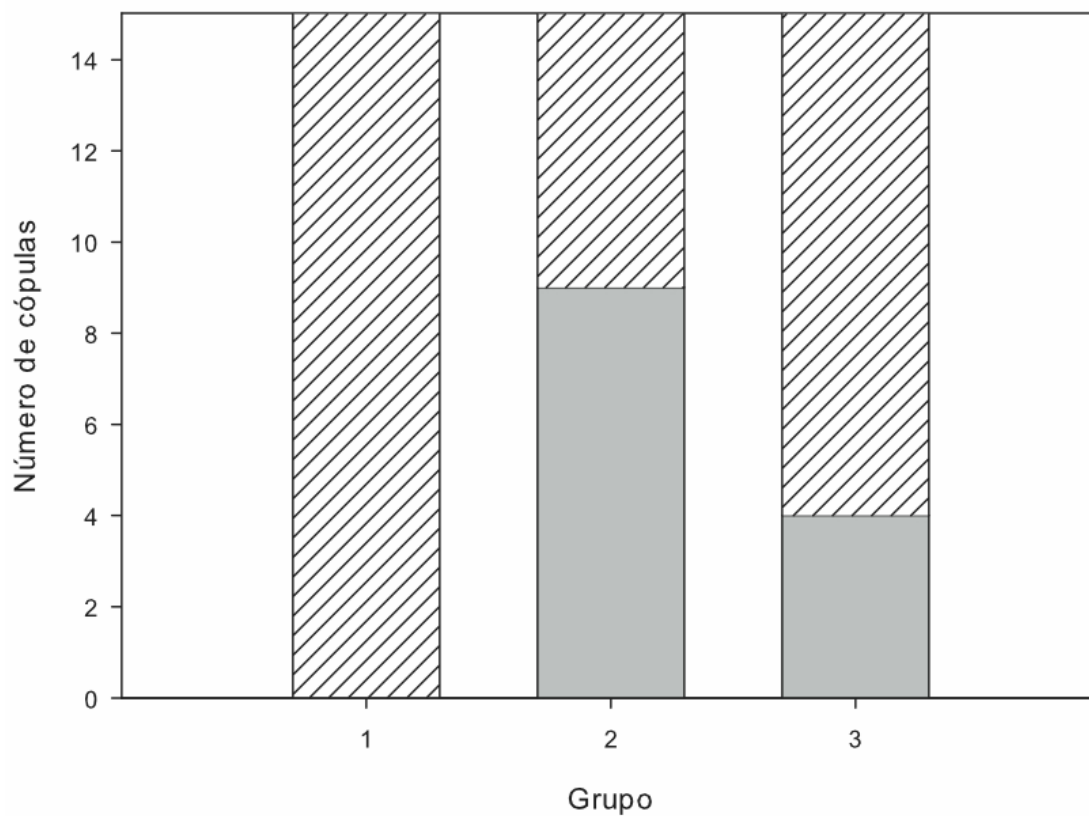
O grupo 1 não recebeu nenhuma presa para ser usada como presente nupcial. Os machos desse grupo quando colocados no aquário-arena na mesma plataforma da fêmea ou na oposta a ela, não apresentaram nenhum repertório de corte e, conseqüentemente, não houve cópula, ficando ambos indivíduos parados em cima da plataforma ou em posição de caça. Também não houve nenhuma observação de tentativa por parte das fêmeas de predar os machos.

##### **GRUPO 2**

Três eventos desse grupo foram encerrados logo no início porque a fêmea capturou a presa antes do macho. Os 12 machos restantes obtiveram sucesso em capturar a presa oferecida, e assim que o fizeram começaram a apresentar o repertório de corte. O tempo entre a captura da presa e o início da corte variou entre 1min30s a 5min. Três machos foram rejeitados pelas fêmeas, pois estas não respondiam à corte e fugiam dos machos subindo pelas paredes do aquário ou deslocando-se em direção oposta ao macho. Nove machos obtiveram sucesso de cópula e apenas 4 conseguiram fazer uma segunda inserção, os 5 restantes, embora voltassem a apresentar o repertório de corte, não obtiveram respostas por parte das fêmeas. Não pudemos determinar a seqüência de inserção dos palpos. As cópulas tiveram duração de 35 segundos e todas foram terminadas pelas fêmeas com um tremor de corpo ou com um esfregar e/ou batidas repetidas dos palpos contra os palpos do macho.

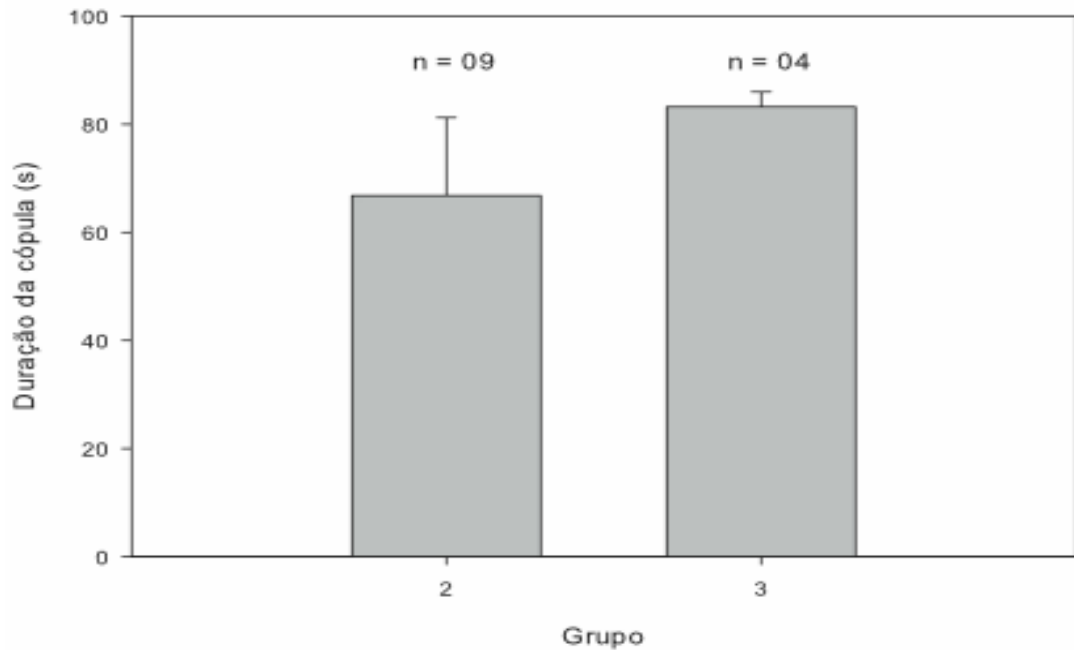
### GRUPO 3

Os machos responderam efetivamente assim que a presa foi introduzida, mas presas com tamanho superior a 15mm, embora atacadas, eram imediatamente liberadas pelo macho, que não mais voltava a atacá-la. Isto implicou em uma não apresentação do repertório de corte e, conseqüentemente, esses machos (n = 8) ficaram sem copular. Os 7 machos restantes capturaram suas presas e apresentaram o repertório de corte. Contudo, 3 machos foram atacados pelas fêmeas que fizeram uma tentativa de tomar a presa dos machos. Estes repeliram as fêmeas prontamente, que se afastaram. Entretanto, esses machos também não copularam, pois não voltaram a cortejar as fêmeas. Os 4 machos restantes obtiveram sucesso de cópula com inserção dos dois palpos. Entretanto, apenas em uma cópula foi possível identificar a seqüência de inserção de pedipalpos. No casal de nº 11 o macho inseriu a palpo esquerdo para em seguida inserir o direito. As cópulas tiveram duração aproximada de 50 segundos. As cópulas desse grupo foram, também, terminadas pelas fêmeas com uma tremida do corpo ou batidas de seus palpos contra os do macho. Nossos experimentos demonstraram que a diferença no número de cópulas entre os grupos 2 e 3 não foi significativa (n = 13, teste qui-quadrado com correção de Yates,  $X^2 = 2,17$ , gl = 1, p = 0,14). O desempenho de cópulas dos três grupos está representado na figura 15.



**Figura 15.** Total de cópulas por grupo. Área hachuriada indica que não houve cópula.

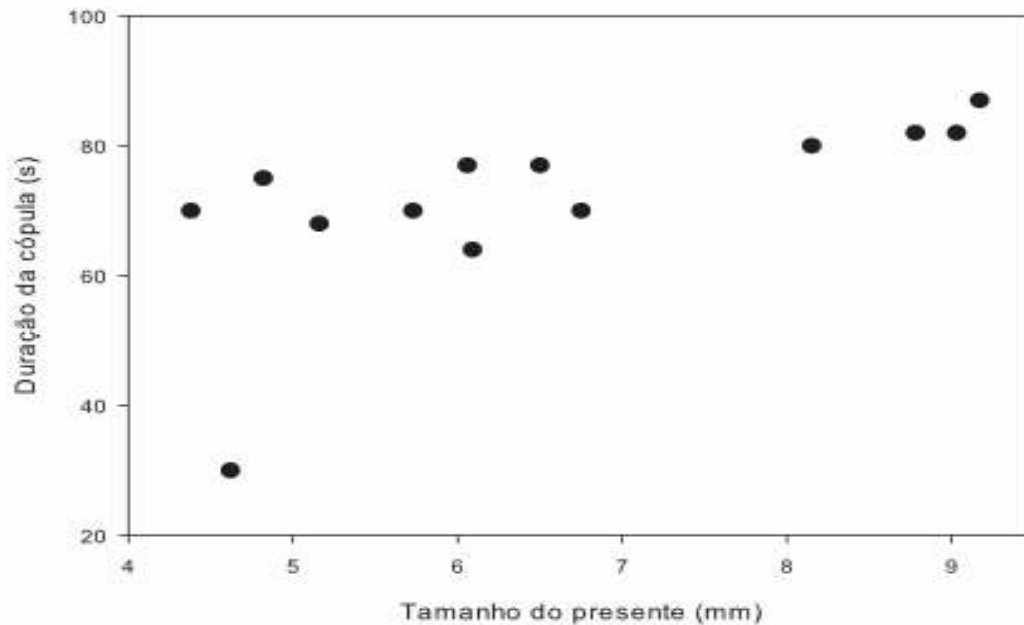
Em nenhum dos grupos observamos o macho confeccionando a teia espermática, tocando a linha - reboque da fêmea ou tocando o corpo da fêmea de qualquer forma antes da introdução e captura da presa.



**Figura 17.** Variação dos tempos de cópula no grupo 2 (presa pequena) e grupo 3 (presa grande).

#### **4.7. Influência do tamanho do presente nupcial no tempo de cópula**

O tamanho do presente nupcial influenciou significativamente no tempo de cópula entre os grupos 2 e 3 ( $n = 13$ , correlação de Spearman,  $r^2 = 0,77$ ,  $p = 0,002$ ) (Fig. 16). A média dos tempos foi de 55,90 s para o grupo 2 e 80,75 s para o grupo 3. O tempo de cópula variou significativamente, também, dentro dos grupos à medida que variava o tamanho da presa (teste Mann-Whitney,  $U = 45$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0,003$ ) (Fig.17).



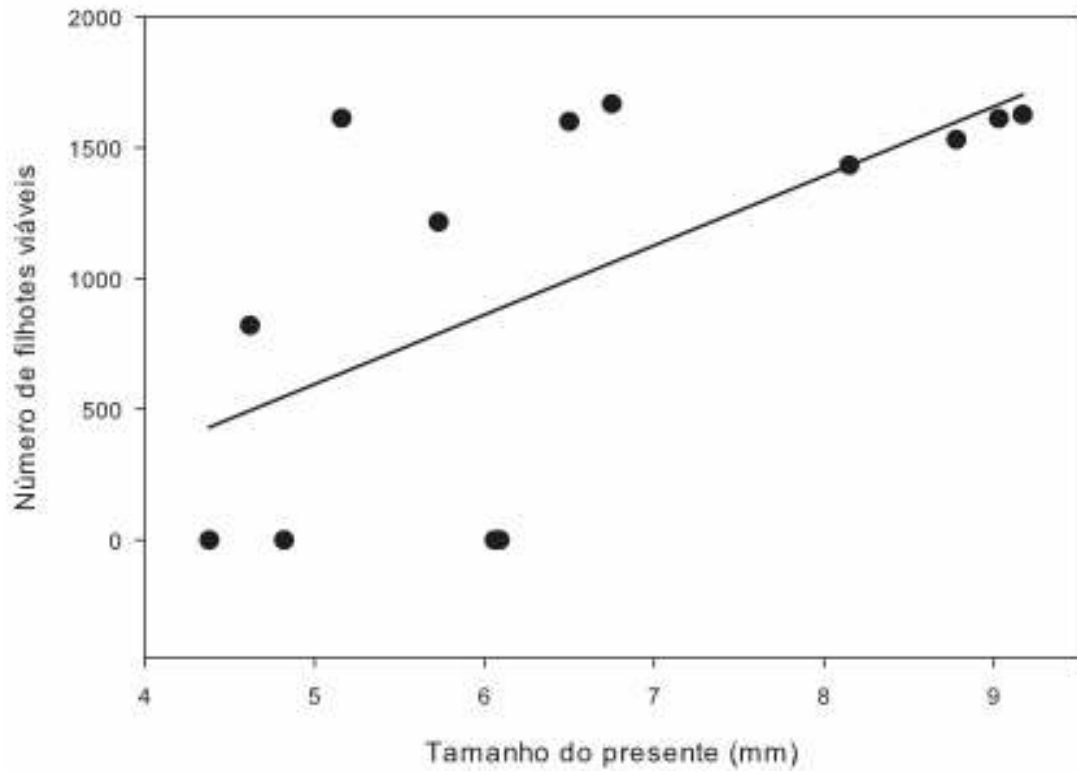
#### 4.8. Influência do presente nupcial na produção de filhotes

As fêmeas do grupo 1, grupo onde os machos não receberam presas, não copularam e conseqüentemente, não confeccionaram ootecas. No grupo 2, onde os machos receberam presas pequenas, apenas nove das 15 fêmeas copularam e dessas apenas cinco confeccionaram ootecas viáveis. Consideramos, aqui, como ootecas viáveis àquelas que resultaram em filhotes eclodidos. Em apenas quatro casos, todos no grupo 2, três estavam vazias e uma foi abandonada dois dias após ter sido confeccionada e não vingou. O número total de filhotes produzidos pelas fêmeas do grupo 2 foi de 6914 filhotes. No grupo 3, apenas quatro fêmeas copularam e todas confeccionaram ootecas viáveis produzindo um total de 6201 filhotes (Tabela 3).

A variação do número de filhotes entre os tratamentos não foi significativa (ANCOVA,  $n = 9$ ,  $F_{2,10} = 2.32$ ,  $p = 0.14$ ). Contudo quando analisamos o tamanho da presa independente do grupo 1 ou 2, observamos uma diferença significativa entre a produção de filhotes viáveis e o tamanho do presente (Regressão múltipla de passos  $F_{1,11} = 6.75$ ,  $\beta = 0.62 \pm 0.24$ ,  $R^2 = 32,40\%$ ,  $p = 0.02$ ) (Fig. 18). O tamanho das fêmeas não influenciou significativamente na produção de filhotes (ANCOVA,  $\beta = 0.36 \pm 0.39$ ,  $p = 0.39$ ,  $n = 9$ ).

**Tabela 3.** Relação entre o tamanho do macho e da fêmea e o número de filhotes viáveis produzidos (largura da carapaça entre as pernas II e III, em mm).

CASAS	Grupos		Filhotes viáveis produzidos
	♂	♀	
<b>Grupo 2</b>			
<b>1</b>	3,51	4,30	820
<b>5</b>	4,00	5,33	1612
<b>6</b>	4,00	4,50	1215
<b>10</b>	4,45	5,08	1600
<b>14</b>	4,00	5,33	1667
<b>Grupos 3</b>			
	♂	♀	
<b>5</b>	5,82	6,31	1433
<b>7</b>	4,50	4,00	1531
<b>8</b>	5,4	6,00	1611
<b>11</b>	3,36	5,00	1626



**Figura 18.** Relação do tamanho do presente nupcial com número de filhotes.

## 5. DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho mostraram a forte associação que *Thaumasia* sp. nov. possui com a água. A associação de aranhas com o meio aquático, segundo Suter *et al.* (2004) teria aparecido pelo menos duas vezes de forma independente, e que uma dessas vezes teria sido nas famílias que formam a base do cladograma GST de licosídeos e ctenídeos, onde estariam as famílias Pisauridae, Lycosidae e Trechaleidae.

Nós encontramos pontos em comum no que se refere aos repertórios de corte e cópula entre *Thaumasia* sp. nov. e outros pisaurídeos semi-aquáticos (Tabela 4) Contudo, destacamos o fato de que não nos foi possível observar o processo de indução espermiática nem o toque na linha – reboque da fêmea pelos machos. Apesar desse resultado ser uma diferença significativa no comportamento reprodutivo entre as espécies de Pisauridae semiaquáticas necessita de uma investigação mais profunda, já que não pudemos confirmar a ausência desses comportamentos em *Thaumasia* sp. nov, apenas não os observamos.



**Tabela 4.** Comparação entre o comportamento de corte e cópula de *Thaumasia* sp.nov. e outras espécies de Pisauridae e Trechaleidae.

<i>ESPÉCIE</i>	<i>CORTE</i>	<i>MACHO DURANTE A CORTE</i>	<i>FÊMEA DURANTE A CORTE</i>	<i>CANIBALISMO</i>
<i>Thaumasia</i> sp.nov.	Iniciada com o presente nupcial	Repertório de corte com vários estágios de dança, batidas e esfregões de pernas. Posição hiperflexionada	Inativa no início, depois aproxima-se devagar até se alimentar do presente quando permite a cópula	Ausente
<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Arnqvist, 1992)	Contato do macho com a linha-reboque da fêmea	Repertório de corte com vários estágios de dança	Fêmeas inativas	Presente
<i>Paratrechaea ornata</i> e <i>P. azul</i> (Costa-Schmidt et al., 2008)	Contato do macho com fios de seda da fêmea e movimentos estroboscópicos	Movimentos estroboscópicos, batidas, esfregões de pernas, posição hiperflexionada	Limpa palpos e pernas com a boca, hiperflexiona, assume posição frontal ao macho, levanta a perna I, toca palpo do macho, permite a monta	Presente
<i>Pisaura mirabilis</i> (Bruun et al., 2003)	Iniciada com o presente nupcial	Toca a fêmea com o primeiro par de pernas.	Inativa no início, aproximando-se do macho em seguida	Ausente
<i>Thalassius spinosissimus</i> (Sierwald, 1988)	Contato com a linha da fêmea com os palpos e batida na linha com as pernas dianteiras	Intenso tremor do opistossoma, toque no prossoma da fêmea com as pernas dianteiras e batidas no opistossoma da fêmea. Machos usam a amarração	Puxa a linha com os palpos e as pernas dianteiras, reforçando a postura de descanso.	Não informado

que, ao contrário do experimento de Stålhndske (2001) que obteve corte e cópula com machos que não possuíam presente nupcial, os machos de *Thaumasia* sp. nov. não apresentaram o repertório de corte na ausência de presas para confeccionar o presente nupcial. *Thaumasia* sp. nov. possui pontos em comum com espécies de outros gêneros da mesma família (Tabelas 1 e 4), isto reforça a necessidade de mais estudos acerca da filogenia desse grupo. Nossos resultados mostraram também a importância do presente nupcial na estratégia reprodutiva de *Thaumasia* sp. nov. e como ele afeta o sucesso reprodutivo dos machos. Outros aspectos sobre o presente nupcial são discutidos a seguir.

## **5.1. Importância do presente nupcial**

### **5.1.1. Como proteção contra o canibalismo sexual**

O canibalismo sexual consiste em o macho ser predado pela fêmea durante a corte, cópula ou imediatamente após esta (Polis, 1981; Arnqvist & Henriksson, 1997; Johns & Maxwell, 1997) e o momento em que o canibalismo ocorre define sua significância evolutiva. Enquanto o canibalismo pré-copulatório contraria os interesses reprodutivos, o canibalismo pós-copulatório pode ser visto como investimento parental (Fromhage *et al.*, 2003). Muitas hipóteses têm sido levantadas acerca desse comportamento, contudo ainda há pouco consenso sobre o assunto (Thornhill, 1976). Em *Thaumasia* sp. nov., o presente nupcial aparentemente não tem a função de proteger o macho contra ataques da fêmea, uma vez que nenhum macho foi atacado antes ou após a cópula, mesmo no grupo onde os machos teoricamente estariam mais propensos a um ataque, pois não possuíam presas para ofertarem.

Esta tolerância de um indivíduo para com o outro foi verificado em campo, também (Fig. 19). Contudo, gostaríamos de levantar duas hipóteses. A de que o presente nupcial nesta espécie serviria para proteger o macho contra a predação durante a cópula (canibalismo durante a cópula), pois ao assumir a posição de cópula, *Thaumasia* sp. nov. invertem as posições ficando as quelíceras da fêmea muito próximas ao opistossoma do macho, uma posição que lembra muito a posição de cópula da *Latrodectus mactans* Fabricius 1775, e que a falta de uma ação predatória da fêmea para com o macho possa ser justamente em virtude da ausência do presente nupcial. Nesse caso um macho desprovido de uma presa evitaria uma aproximação com a fêmea, pois, ao contrário, estaria se expondo a um potencial ataque. O fato de não termos observado canibalismo sexual em *Thaumasia* sp. nov. não implica dizer que o canibalismo em geral não ocorra na espécie. Aranhas adultas sempre que tiverem a chance atacam pelo menos os jovens (obs.pessoal em campo, n = 3). Uma possível explicação para que isso não ocorra com aranhas maduras possa estar no baixo dimorfismo de tamanho entre os sexos. Um outro comportamento que não foi observado em *Thaumasia* sp. nov. foi a realização de tanatose entre as inserções dos palpos ou ao término da cópula, como acontece com *Pisaura mirabilis* (Hansen *et. al.*, 2008).



**Figura 19.** Vista fronto-dorsal de três *Thaumasia* sp. nov. ancoradas em *Pistia stratiotes*. Um macho (seta vermelha) no canto superior esquerdo, uma fêmea no meio e outra no canto inferior direito.

### **5.1.2. Como investimento parental**

Trivers (1972) define investimento parental como qualquer investimento feito pelos pais em sua prole que aumente as chances desta de sobreviver e conseqüentemente obter sucesso reprodutivo. O macho pode compensar a disparidade de investimento de várias maneiras, uma delas é fornecendo comida à sua prole, alimentando-os diretamente ou indiretamente através da fêmea (Trivers, 1972).

Nossos resultados mostram que o tamanho do presente em *Thaumasia* sp. nov. afetou significativamente a produção de filhotes e que portanto, provavelmente funcione como investimento parental. Stålhandske (2001) indica o contrário em seu trabalho com *P. mirabilis*.

A fecundidade em aranhas pode ser influenciada, dentre outros fatores, pelo tamanho do corpo da fêmea Head (1995), hipótese esta corroborada por Stålhandske (2001) com seus experimentos com *P. mirabilis*. Contudo, nossos estudos não apontaram em *Thaumasia* sp. nov. uma relação positiva entre o tamanho da fêmea e a taxa de fecundidade. Head (1995) inclui, ainda, a estratégia reprodutiva como um dos fatores que influenciam na fecundidade da fêmea, o que nos fez levantar algumas perguntas para serem respondidas em futuros trabalhos, como por exemplo, (1) se a fecundidade da fêmea em *Thaumasia* sp. nov. dependeria muito mais do número de cópulas, e conseqüentemente, do número de presentes, do que do tamanho dos mesmos. (2) se o tamanho do presente de fato influencia a fecundidade da fêmea, não ficariam os machos mais propensos a capturarem presas grandes?, No entanto, em nossos experimentos, presas que excederam 15mm foram rejeitadas pelos machos. Para isso, precisaríamos observar se a fêmea de *Thaumasia* sp. nov. é poliândrica e se em frente a dois machos com presas de tamanhos diferentes escolheria o que tivesse a maior.

### **5.1.3. Presente nupcial como esforço de cópula do macho**

Nenhum macho do grupo 1 apresentou o repertório de corte, nem copulou ao contrário do que ocorreu nos outros dois grupos. Portanto, esses resultados indicam fortemente que em *Thaumasia* sp. nov. o presente nupcial sirva para atrair a fêmea para copular, conclusão que compartilhamos com Stålhandske (2001).

A ausência do presente nupcial parece inibir o macho que só parece se aperceber da presença da fêmea quando captura uma presa dando início à corte. Essa inibição, contudo, pode ser uma proteção contra um possível ataque por parte da fêmea, conforme hipótese levantada no item 5.1.1.

Como não conseguimos observar nenhum contato do macho com a linha reboque da fêmea nem ele fazendo a indução espermiática, acreditamos que fatores químicos, como emissão de feromônios pelo ar ou mecânicos através da estridulação, estejam envolvidos no processo de excitação do macho. Nesse trabalho encontramos uma relação positiva entre o tamanho do presente e a duração da cópula o que segundo Stålhandske (2001), serviria para aumentar a transferência de esperma e conseqüentemente aumentaria também a taxa de fecundidade. Contudo, em nossos experimentos todas as cópulas foram terminadas pelas fêmeas indicando aparentemente que o controle da duração da cópula está com as fêmeas e não relacionado, pelo menos não tão intrinsecamente, com o tamanho do presente.

Mais recentemente surgiram outras hipóteses sobre a função do presente nupcial em aranhas. Para Bilde *et al.* (2007) o forrageamento seria o verdadeiro contexto do presente, enquanto que para Stålhandske (2002), o instinto maternal seria provavelmente a razão para a manutenção do presente referindo-se à forma e a cor que se assemelhariam a ooteca. Muito embora os indivíduos neste estudo estivessem bem alimentados e que a forma do presente nupcial aqui não lembrasse uma ooteca, não testamos essas hipóteses, pois não faziam parte dos objetivos deste trabalho, ficando para experimentos futuros.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos estudos demonstraram pontos convergentes entre os gêneros *Dolomedes*, *Thalassius* e *Thaumasia* da família Pisauridae, com relação a comportamentos como estratégia de defesa, deslocamentos e captura de presa. Quanto ao presente nupcial, sua importância para a espécie objeto do estudo foi comprovada uma vez que sem presa os machos não apresentam repertório de corte e, por conseguinte, não copulam. Esta dependência em relação ao presente vai de encontro com experimentos feitos por Stålhandske (2001), onde machos e fêmeas virgens de *Pisaura mirabilis* copularam sem a presença do presente nupcial. Nesse mesmo estudo, foi encontrado que quanto maior o presente, maior o tempo de cópula, influenciando a taxa de fecundidade, o que, também, foi verificado em *Thaumasia* sp. nov.

Quanto à hipótese sobre ser o presente nupcial uma forma do macho se proteger contra um eventual ataque da fêmea, nossos resultados não apontam para essa direção, muito pelo contrário, pois nenhum macho sem presente foi atacado e canibalizado, na verdade machos sem presente nupcial tendem a ser ignorados pelas fêmeas ou ignoram estas (ver hipótese no item 5.1.1).

Estudos adicionais que testem com mais profundidade as hipóteses discutidas aqui juntamente com análises filogenéticas, talvez possam esclarecer a real função do presente nupcial na ordem Araneae e principalmente em quantas famílias ele ocorre.

Concluindo, *Thaumasia* sp. nov. é uma aranha semiaquática, de hábitos noturnos e que pode ser facilmente encontrada em corpos de água parada ou com uma leve corrente. Este é o primeiro registro de ocorrência de presente nupcial em um pisaurídeo para o Brasil. Isso juntamente com a facilidade de ser encontrada, torna *Thaumasia* sp. nov. um excelente material de estudo para se tentar entender questões ecológicas e evolutivas sobre a família Pisauridae. Esperamos que os resultados deste trabalho sirvam para estimular mais estudos sobre a família e sobre esta nova espécie, bem como o papel do presente nupcial em aranhas.



## BIBLIOGRAFIA

- Airamé, S. & Sierwald, P. 2000. Hunting and feeding behavior of one *Heteropoda* species in lowland rainforest on Borneo (Araneae, Sparassidae). *Journal of Arachnology* 28: 251-253.
- Anderson, J. F. 1974. Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filistata hibernalis* (Hentz). *Ecology* 55: 576-585.
- Arnqvist, G. 1992. Courtship behavior and sexual cannibalism in the semi-aquatic fishing spider, *Dolomedes fimbriatus* (Clerck) (Araneae: Pisauridae). *Journal of Arachnology* 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. *Evolutionary Ecology* 11: 255-273.
- Bilde, T., Tuni, C., Elsayed, R., Pekar, S. & Toft, S. 2007. Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation? *Animal Behaviour* 73: 267-273.
- Bleckmann, H. & Bender, M. 1987. Water surface waves generated by the male pisaurid spider *Dolomedes triton* (Walckenaer) during courtship behavior. *Journal of Arachnology* 15: 363-369.

- Bruce, A. J. & Carico, E. J. 1988. Silk use during mating in *Pisaurina mira* (Walckenaer) (Araneae: Pisauridae). *Journal of Arachnology* 16: 1-4.
- Bruun, L.E., Michaelsen, K.R., Sørensen, A., Nielsen, M.H. & Toft, S. 2004. Mating duration of *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae) depends on size of the nuptial gift and not on male size. *Arthropoda Selecta* 1: 35-39.
- Bush, J. W. M., Hu, D. L. & Prakash, M. 2008. The integument of water-walking arthropods form and function in *Advances in Insects Physiology. Insects Mechanics and Control*. Jérôme Casas & Stephen J. Simpson 34: 118-181.
- Carico, J. E., 1973. The nearctic species of the genus *Dolomedes* (Araneae: Pisauridae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 11: 7.
- Coddington, J. A. & Levi, H. W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 565-592.
- Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E. & Araújo, A. M. 2008. Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, *Paratrechalea*). *Naturwissenschaften* 95: 731-739.
- Cloudsey-Thompson, J. L. 1995. A review of the anti-predator devices of spiders. *Bulletin of the British Arachnology Society* 10 (3): 81-96.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Drengsgaard, L. I. & Toft, S. 1999. Sperm competition in a nuptial feeding spider *Pisaura mirabilis*. *Behaviour* 136: 877-897.
- Foelix, R. F. 1996. *Biology of Spiders*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Gorb, S.N. & Barth, F.G., 1994. Locomotor behavior during prey-capture of fishing spider, *Dolomedes plantarius* (Araneae: Araneidae): galloping and stopping. *Journal of Arachnology* 22: 89-93.
- Hansen, L. S., González, S. F., Toft, S. & Bilde, T. 2008. Thanatosis as an adaptive male mating strategy in the nuptial gift-giving spider *Pisaura mirabilis*. *Behavioral Ecology* 19: 546-551.
- Head, G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). *Society for the Study of Evolution* 49 (4): 776-781.
- Johns, P.M. & Maxwell, M. R., 1997. Sexual cannibalism: who benefits?. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 127-128.
- Jonhson, J. C., 2001. Sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): an evaluation of two explanations for female aggression towards potential males. *Animal Behaviour* 61: 905-914.
- Johnson, J. C. & Sih, A. 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 390-396.
- Killebrew, D.W. & Ford, N.B. 1985. Reproductive tactics and female body size in the green lynx spider *Peucetia viridans* (Araneae, Oxyopidae). *Journal of Arachnology* 13: 375-382.

- Miyashita, K. 1987. Development and egg sac production of *Achaearanea tepidariorum* (C.L.Koch) (Araneae, Theridiidae) under long and short photoperiods. *Journal of Arachnology* 15: 51-58.
- Penney, D. 2004. A new genus and species of Pisauridae (Araneae) in Cretaceous Burmese amber. *Journal of Systematic Palaeontology* 2 (2): 141-145.
- Platnick, N. 2009. The world spider Catalogue. The American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.htm>., acessado em janeiro de 2009.
- Polis, G. A., 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 225-251.
- R 2.8.0. R Development Core Team, 2007
- Robinson, M.H. 1982. Courtship and mating behavior in spiders. *Annual Review of Entomology* 27:1-20.
- Santos, A. J. 2007. A phylogenetic analysis of the nursery-web spider family Pisauridae, with emphasis on the genera *Architis* and *Staberius* (Araneae: Lycosoidea). *Zoologica Scripta*, 36: 489-507.
- Shultz, J.W. 1987. Walking and surface film locomotion in terrestrial and semi-aquatic spiders. *Journal of Experimental Biology* 128: 427-444.
- Sierwald, P. 1988. Notes on the behavior of *Thalassius spinosissimus* (Arachnida: Araneae: Pisauridae). *Psyche* 95: 243-252.

- Sierwald, P. 1997. Phylogenetic analysis of the pisaurine nursery web spiders with revisions of *Tetragonophthalma* and *Perenethis* (Araneae: Lycosoidea, Pisauridae). *Journal of Arachnology* 25: 361-407.
- Spence, J. R., Zimmermann, M. & Wojcicki, P. J. 1996. Effects of food limitation and sexual cannibalism on reproductive output of the nursery web spider *Dolomedes triton* (Araneae: Pisauridae). *Oikos* 75: 373-382.
- Stålhandske, P. 2001. Nuptial gift in spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology* 12: 691-697.
- Stålhandske, P. 2002. Nuptial gifts of male spiders function as sensory traps. *The Royal Society of London Bulletin* 269: 905-908.
- Stratton, G. E., Suter, R. B. & Miller, P. R. 2004. Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 63-78.
- Suter, R. B. 1990. Determinants of fecundity in *Frontinella pyramitela* (Araneae, Linyphiidae). *Journal of Arachnology* 18: 263–269.
- Suter, R. B., Rosenberg, O., Loeb, S., Wildman, H. & Long Jr, J. H. 1997. Locomotion on the water surface: propulsive mechanisms of the fisher spider *Dolomedes triton*. *The Journal of Experimental Biology* 200: 2523-2538.
- Suter, R. B. & Gruenwald, J. 2000. Predator avoidance on the water surface? Kinematics and efficacy of vertical jumping by *Dolomedes* (Araneae, Pisauridae). *Journal of Arachnology* 28: 201-210.
- Suter, R.B., Stratton, G & Miller, P.R. 2003. Water surface locomotion by spiders: distinct gaits in diverse families. *Journal of Arachnology* 31: 428-432.

- Suter, R. B., 2003. Trichobothrial mediation of an aquatic escape response: directional jumps by the fishing spider *Dolomedes triton*, foil frog attacks. *Journal of Insect Science* 3:19.
- Suter, R. B., Stratton, G. E. & Miller, P.R. 2004. Taxonomic variation among spiders in the ability to repel water: surface adhesion and hair density. *Journal of Arachnology* 32: 11-21.
- Szirányi, A., Kiss, B., Samu, F. 2005. The function of long copulation in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae) investigated in a controlled copulation experiment. *Journal of Arachnology* 33: 408–414.
- Thornhill, R. 1976. Sexual selection and paternal investment in insects. *The American Naturalist* 97: 153-163.
- Trivers, R. L. 1972. *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Aldine Publishing Company/Chicago.
- Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biology Review* 73: 43-78.