
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Mateus Scavassa Stevanato

O CANIBALISMO SEXUAL NO GÊNERO
***LATRODECTUS* WALCKENAER, 1805: UMA**
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Rio Claro - SP

2024

Mateus Scavassa Stevanato

**O CANIBALISMO SEXUAL NO GÊNERO *LATRODECTUS*
WALCKENAER, 1805: UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharelado em Ciências Biológicas.

Orientador(a): José Paulo Leite Guadanucci

Rio Claro - SP
2024

S843c

Stevanato, Mateus Scavassa

O CANIBALISMO SEXUAL NO GÊNERO
LATRODECTUS WALCKENAER, 1805: UMA
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA / Mateus Scavassa
Stevanato. -- Rio Claro, 2024

36 p. : tabs., fotos

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado -
Ciências Biológicas) - Universidade Estadual
Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: José Paulo Leite Guadanucci

1. Canibalismo Sexual. 2. Latrodectus. 3. Revisão

bibliográfica. 4. Araneae. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp.

Dados fornecidos pelo autor(a).

Mateus Scavassa Stevanato

**O CANIBALISMO SEXUAL NO GÊNERO LATRODECTUS
WALCKENAER, 1805: UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharelado em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. José Paulo Leite Guadanucci

Prof. Dr. Claudio José Von Zuben

Prof. Dr. Arthur Galleti Lima

Aprovado em: 11 de Novembro de 2024

Assinatura do discente

Assinatura do(a) orientador(a)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de primeiramente agradecer meus pais e meu irmão, Edson, Selma e Leo, por sempre me apoiarem e incentivarem durante toda minha vida.

Aos meus amigos de Piracicaba, Helô, Naty, Vitor, Fernanda, Lays, João, Kenji, Bia, Lucas, Julia e Murilo. Por, além de me acompanharem desde sempre nessa vida, terem mantido minha cabeça no lugar durante todos esses meus anos de faculdade.

Meus amigos de Rio Claro, Dory, Hades, Corruíra, Resort Thalita, Mabê, Thabata, Júlio, Bel e Cynthia, pela nossa amizade que surgiu durante esses seis anos na UNESP, e por terem deixado todo esse processo mais leve, e me ajudando no que foi necessário. Um agradecimento especial à Luana, que foi minha dupla em tudo que era possível, e até no que nem era necessário, durante a faculdade.

Gostaria de agradecer também meu orientador, José Paulo, além de toda a ajuda durante esse trabalho, por ter dado a oportunidade de estudar um tema que sou apaixonado desde criança.

E por fim, gostaria de agradecer todas as pessoas que apoiaram uma criança cujo passatempo era capturar aranhas em potes de plástico e ler sobre animais peçonhentos, esse trabalho definitivamente não existiria sem vocês!

RESUMO

O canibalismo é o ato de um indivíduo se alimentar de outro da mesma espécie. Dentro do canibalismo existe o canibalismo sexual, que é definido como o ato da fêmea matar e consumir o macho em algum estágio da corte e/ou cópula. Esse comportamento é comumente observado em aranhas e popularmente associado às aranhas do gênero *Latrodectus*, que são conhecidas pelo mundo como “widow spiders” (“aranhas-viúvas”). Ao contrário do que muitos acreditam, o canibalismo sexual não ocorre em todas as cópulas de *Latrodectus*, porém em *L. hasselti* e *L. geometricus* o macho realiza um giro pós cópula e se sacrifica para a fêmea. Houve um aumento no número de publicações em relação ao tema no decorrer das últimas décadas, para o gênero *Latrodectus*. Neste trabalho foi realizada uma revisão sistemática do assunto, procurando traçar o conhecimento já construído anteriormente. Foram utilizados os sites de base de dados “JSTOR”, “Science Direct” e “PubMed” para encontrar os trabalhos. Após uma triagem de 326 artigos, 37 foram selecionados para essa revisão. O canibalismo sexual nesse gênero é um tema amplo que ainda tem muitos aspectos a serem melhor compreendidos, havendo espécies que o comportamento ainda nem foi descrito, mostrando diversas possibilidades futuras de explorar esse gênero e esse comportamento mais a fundo.

Palavras-chave: canibalismo sexual, *Latrodectus*, revisão sistemática, Araneae.

ABSTRACT

Cannibalism is the act of an individual feeding on another of the same species. Within cannibalism there is sexual cannibalism, which is defined as the act of the female killing and consuming the male at some stage of courtship and/or copulation. This behavior is commonly observed in spiders and popularly associated with spiders of the genus *Latrodectus*, which are known around the world as "widow spiders". Contrary to what many believe, sexual cannibalism does not occur in all *Latrodectus* copulations, however in *L. hasselti* and *L. geometricus* the male performs a post-copulation turn and sacrifices himself to the female. There has been an increase in the number of publications on the topic over the last few decades, for the genus *Latrodectus*. In this work, a systematic review of the subject was carried out, seeking to outline the knowledge already built previously. The database sites "JSTOR", "Science Direct" and "PubMed" were used to find the works. After screening 326 articles, 37 were selected for this review. Sexual cannibalism in this genus is a broad topic which still has many aspects to be better understood, with species whose behavior has not yet been described, showing several future possibilities for exploring this genus and this behavior in more depth.

Keywords: sexual cannibalism; *Latrodectus*; systematic review; Araneae.

Title in english: Sexual cannibalism in the genus *Latrodectus* Walckenaer, 1805: A bibliography review.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	7
2 METODOLOGIA.....	13
2.1 Revisão bibliográfica sistemática.....	13
2.2 Critérios.....	13
3 RESULTADOS.....	14
4 DISCUSSÃO.....	17
4.1 Espécies encontradas nos artigos.....	17
4.2 Canibalismo pré-copulatório.....	18
4.3 Canibalismo pós-copulatório e o sacrifício dos machos.....	18
4.4 Canibalismo sexual como ferramenta para seletividade.....	21
4.5 Evitação do canibalismo pelos machos.....	22
4.6 Evolução.....	24
4.7 Papéis sexuais.....	26
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	28
REFERÊNCIAS.....	29
APÊNDICE – ARTIGOS TRIADOS NA REVISÃO.....	36

1 INTRODUÇÃO

Os organismos vivos do nosso planeta estão em constante interação entre si, interações que podem ser interespecíficas e intraespecíficas, e também benéficas ou prejudiciais para os organismos da comunidade (MOREIRA, 2015). Alguns exemplos de interações interespecíficas são o mutualismo, protocooperação, parasitismo, predação, competição e comensalismo, e alguns exemplos de interações intraespecíficas são a competição e o canibalismo (CAIN, BOWMAN & HACKER, 2018).

O canibalismo é uma interação que ocorre em diversos organismos do reino animal; é o ato de um indivíduo se alimentar de outro da mesma espécie, podendo ocorrer na forma de um irmão comendo o outro, adultos se alimentando de sua prole, ou realizado como uma forma de defesa de território. Canibalismo também pode ser causado por fatores ambientais, como falta de recursos, estresse, alta densidade populacional (FOX, 1975; POLIS, 1981; BUSKIRK et.al., 1984).

Dentro do comportamento de canibalismo existe o canibalismo sexual. De acordo com Elgar (1992), esse comportamento é definido pela fêmea matando e consumindo o macho em algum estágio da corte e/ou cópula; o oposto, macho se alimentar da fêmea, também pode ocorrer, mas é mais raro. O canibalismo sexual é observado há muito tempo na natureza, inclusive sendo relatado na obra "Sexual Selection and the Descent of Man" de Charles Darwin em 1871, em que foi observado por seus colegas Blackwall e De Geer uma aranha fêmea devorando o macho, comportamento esse que deixou De Geer horrorizado e indignado. Nessa época o canibalismo sexual ainda não era muito estudado, mas já despertava curiosidade nos pesquisadores, fazendo com que muitas pesquisas relacionadas ao tema ocorressem no final do século XX (ELGAR, 1992; FOX, 1975; POLIS, 1981; BUSKIRK et.al., 1984).

Um outro fator importante é o momento da cópula em que o ato canibalístico ocorre, podendo ser antes do ato de cópula (pré-copulatório) ou após o ato (pós-copulatório). Na primeira variante o macho é canibalizado antes mesmo de conseguir reproduzir, perdendo totalmente seu sucesso reprodutivo, e fêmea

também perde uma chance de cópula. A motivação pelo canibalismo pré-copulatório pode ser associado a seletividade das fêmeas em relação aos machos, que escolhem machos com melhores caracteres adaptativos (ornamentos morfológicos, tamanho do macho, fenótipos comportamentais) e canibalizam os machos com baixo valor adaptativo (PERSONS & UETZ, 2005; HEBETS, 2003; VALENTIM, 2019). Nesses casos em que a cópula em si não ocorre, Arnqvist e Henriksson (1997) argumentaram que a seleção natural não favorece o canibalismo sexual pré copulatório. Importante mencionar que o comportamento de canibalismo sexual envolve tanto as tentativas da fêmea de consumir o macho quanto o macho de evitar o canibalismo (ELGAR & SCHNEIDER, 2004).

No caso do canibalismo sexual pós-copulatório outros fatores devem ser levados em consideração, uma vez que o macho consegue sucesso reprodutivo. O consumo do macho então pode representar uma nutrição complementar para a fêmea e sua prole, aumentando a fertilidade e beneficiando a viabilidade dos ovos, visto que após a cópula, sem necessidade de maior deslocamento, a fêmea já tem uma presa em sua teia, o próprio macho (ELGAR & SCHNEIDER, 2004; VALENTIM, 2019). Fatores determinantes para a ocorrência do canibalismo pós-copulatório envolvem o tamanho do macho, escolha críptica da fêmea¹ e o tempo da cópula, uma vez que quanto mais demorado é o ato, mais chances do macho ser canibalizado, mas também são maiores as chances de sucesso reprodutivo (BOISSEAU et al., 2016; SCHNEIDER et al., 2006; SCHNEIDER & ELGAR, 2001).

Em 1992, Elgar realizou uma amostragem sobre canibalismo sexual, mostrando que esse comportamento é altamente distribuído em grupos de invertebrados como gastrópodes, copépodes, insetos, e principalmente em aracnídeos, aparecendo casos em todas as ordens, porém essa distribuição não é equilibrada, e sim concentrada em certos táxons dentro desses grupos, sendo um comportamento recorrente em espécies de aranhas.

A ordem Araneae é megadiversa, possuindo mais de 50 mil espécies, organizadas em 135 famílias (WSC, 2024), sendo o segundo maior grupo de

¹ Se trata de alterações na morfologia ou fisiologia no trato reprodutivo da fêmea, que vão participar da seleção dos gametas masculinos que irão fecundar os óvulos (EBERHARD, 2015).

Arachnida, ficando atrás somente de Acari (BEAULIEU et al. 2019). As aranhas são divididas em 3 infra-ordens: Liphistiomorphae, Mygalomorphae e Araneomorphae, e as duas últimas estão reunidas na subordem Opisthothelae e a primeira na subordem Mesothelae, subordem essa encontrada apenas na Ásia (BRESCHOVIT et al, 2002).

Um gênero da infraordem Araneomorphae popularmente associado ao comportamento de canibalismo sexual é *Latrodectus* Walckenaer, 1805, fator que é refletido inclusive em seu nome popular ao redor do mundo, “widow-spiders” (aranhas-viúvas), associado ao ato da fêmea poder consumir o macho. Esse gênero faz parte da família Theridiidae (Sundevall, 1833), que é uma das famílias de aranhas mais diversas do planeta, possuindo 129 gêneros e 2510 espécies (WSC, 2024) .

Atualmente são listadas 35 espécies de *Latrodectus* no World Spider Catalog, 2024: *L. antheratus* Badcock, 1932, *L. apicalis* Butler, 1877, *L. bishopi* Kaston, 1938, *L. cinctus* Blackwall, 1865, *L. corallinus* Abalos, 1980, *L. curacaviensis* Müller, 1776, *L. dahli* Levi, 1959, *L. diaguila* Carcavallo, 1960, *L. elegans* Thorell, 1898, *L. erythromelas* Schmidt & Klaas, 1991, *L. garbae* Rueda & Realpe, 2021, *L. geometricus* C. L. Koch, 1841, *L. hasselti* Thorell, 1870, *L. hesperus* Chamberlin & Ivie, 1935, *L. hurtadoi* Rueda & Realpe, 2021, *L. hystrix* Simon, 1890, *L. indistinctus* O. Pickard-Cambridge, 1904, *L. karrooensis* Smithers, 1944, *L. katipo* Powell, 1871, *L. lilianae* Melic, 2000, *L. mactans* Fabricius, 1775, *L. menavodi* Vinson, 1863, *L. mirabilis* Holmberg, 1876, *L. obscurior* Dahl, 1902, *L. occidentalis* Valdez-Mondragón, 2023, *L. pallidus* O. Pickard-Cambridge, 1872, *L. quartus* Abalos, 1980, *L. renivulvatus* Dahl, 1902, *L. revivensis* Shulov, 1948, *L. rhodesiensis* Mackay, 1973, *L. thoracicus* Nicolet, 1849, *L. tredecimguttatus* Rossi, 1790, *L. umbukwane* B. M. O. G. Wright, C. D. Wright, Lyle & Engelbrecht, 2019, *L. variegatus* Nicolet, 1849 e *L. variolus* Walckenaer, 1837.

Latrodectus é caracterizado por aranhas pequenas, fêmeas podendo variar de 3.2mm à 23mm e os machos de 2.8mm à 3mm. Os machos possuem um êmbolo longo e com diversas espirais, e as fêmeas possuem um epígino esclerotizado e a vulva com dois receptáculos em forma de halteres emparelhados. Esses animais possuem uma carapaça larga na região torácica e um cefalotórax

liso, seguido de um abdômen que é grande e subesférico nas fêmeas e delgado e cilíndrico nos machos, apresentando pernas moderadamente longas, sendo mais robustas nas fêmeas (VANUYTVEN, 2021). O coloração dessas aranhas é dimórfica, os machos possuem cores variegadas ou coloridas, e as fêmeas cores com padrão mais fraco e escuros, podendo ser identificadas por uma marca vermelha, amarela ou laranja em formato de ampulheta na parte ventral do abdômen (GWALTNEY-BRANT et al., 2011; VANUYTVEN, 2021).

A distribuição das aranhas deste gênero é bem ampla ao redor do mundo, são encontradas em todos os continentes com exceção da Antártica. Isso se dá devido a diversos fatores que pode ser encontrados nas espécies de *Latrodectus*, como uma tolerância a diversas temperaturas (JOHNSON et al., 2019), eficácia reprodutiva, alto sucesso na dispersão dos filhotes (ANTONIALLI-JÚNIOR & GUIMARÃES, 2014), comportamento semi-social em algumas espécies (ANDRADE & MACLEOD, 2015), além de uma alta plasticidade para invasão de algumas espécies; como *L. geometricus* que já foi introduzida em dois continentes (BAYRAM et al., 2008). Essa ampla distribuição do gênero faz com que ele tenha um alto contato com as pessoas.

Esse contato é relevante devido à importância médica que as aranhas do gênero *Latrodectus* possuem, com um veneno que causa alta liberação de neurotransmissores e gera uma manifestação neurotóxica de alta morbidade (CARUSO et al., 2021). Mesmo tendo uma baixa letalidade, acidentes causados por essas aranhas pode ser letal, tendo casos fatais registrados nos Estados Unidos, África do Sul, América do Sul, Madagascar, Itália e Austrália, fazendo com que o latrodectismo seja considerado o tipo mais sério de araneísmo ao redor do mundo (JELINEK et al., 1997; SANAEI-ZADEH, 2017).

O comportamento de canibalismo no gênero *Latrodectus* pode ser observado em mais de um período da vida dessas aranhas, a primeira alimentação de muitos filhotes consiste em consumir seus próprios irmãos (FOSTER, 1984). Comportamento canibalístico também é observado em juvenis em cativeiro, estando associado à escassez de alimento, sendo mais comum as aranhas maiores predarem as menores. Foi observado por Foster (1992) que o canibalismo é uma estratégia de crescimento nas fêmeas de *Latrodectus*, uma vez que as

fêmeas canibais crescem e atingem a maturidade mais rapidamente que as que não apresentam esse comportamento.

Quando se trata do canibalismo sexual, ao contrário do que é acreditado popularmente, não é um comportamento que ocorre em todas as espécies de *Latrodectus*, nem em todas as vezes que ocorre a cópula (KASTON, 1970). A cópula em *Latrodectus* se inicia com a maturação do macho, que vai carregar seu sêmen em seus palpos e sai em procura de uma parceira, ao encontrar a teia de uma fêmea se inicia o comportamento de corte, que consiste de vibrações e espasmos, além do comportamento de cortar a teia da fêmea até encontrá-la, o macho então lança teia para amarrar o abdômen e pernas da fêmeas, localiza o epígino, inserindo o êmbolo de cada palpo alternadamente, inoculando o sêmen (KASTON, 1970). Após esse comportamento é quando pode ocorrer o canibalismo, que é ligado a situações diferentes dependendo da espécie. Em *L. mactans* é dito por Gertsch (1979) que na maioria das vezes o macho se retira da cópula ileso. Em *L. hasselti*, por outro lado, é observado um estágio a mais na cópula, em que após injetar o sêmen o macho faz um giro², deixando seu abdômen próximo a boca da fêmea, que libera fluídos digestivos e segura o abdome do macho com suas quelíceras, consumindo o macho, esse estágio a mais também pode ser observado em *L. geometricus* (FOSTER, 1992; FOSTER, 1995; SEGOLI et al., 2008).

Desde sua primeira observação o canibalismo sexual intriga os cientistas, gerando a curiosidade de descobrir mais sobre o comportamento. Pode-se observar em sites de base de dados um aumento no número de publicações em relação ao tema, do gênero *Latrodectus*, no decorrer das últimas décadas, trabalhos esses que, com o avanço da ciência, conseguiram ser mais complexos que os realizados no século passado. O gênero *Latrodectus* é um símbolo popular do canibalismo sexual, apresentando um dos raros casos de machos que se sacrificam após a cópula, como em *L. hasselti* (FOSTER, 1992). Devido à importância médica do grupo, algumas vezes os estudos comportamentais são deixados em segundo plano. Os motivos desse comportamento canibalístico podem variar de acordo com a espécie e da situação, sendo colocado por Kaston (1970) que pode estar ligado à fome da fêmea, Breene & Sweet (1985) associam

² O termo em inglês "somersault", encontrado nos artigos, foi, nesse trabalho, traduzido para "giro" pelo autor.

as condições fisiológicas da cópula, além de estar associado ao simples fato das fêmeas serem muito maiores que os machos (VALENTIM, 2019).

Ainda não há uma revisão recente desse comportamento no gênero *Latrodectus* como um todo. Este trabalho visa elaborar essa revisão, agregando os conhecimentos existentes sobre o canibalismo sexual dessas aranhas em um único lugar.

2 METODOLOGIA

2.1 Revisão bibliográfica sistemática

Neste trabalho foi realizada uma revisão da literatura sobre os estudos a respeito do comportamento de canibalismo sexual no gênero *Latrodectus*. A função de uma revisão é utilizar fontes bibliográficas de outros autores para fundamentar teoricamente tema (BOTELHO et al., 2011), possuindo duas categorias: narrativas e sistemáticas, essa segunda se dividindo em quatro outros métodos: meta-análise, revisão sistemática, revisão qualitativa e revisão integrativa (ROTHER, 2007).

No método da revisão sistemática, são aplicado estratégias científicas que limitam o viés da seleção de artigos, podendo então haver a sintetização de todos os estudos relevantes em um tópico específico, abrindo chance de uma avaliação do tema (PERISSÉ; GOMES; NOGUEIRA, 2001).

2.2 Critérios

Neste trabalho foi realizada uma revisão da literatura sistemática a partir de artigos encontrados nos sites de base de dados "JSTOR", "Science Direct" e "PubMed", priorizando trabalhos em inglês e português. Para pesquisar nestas bases de dados foram utilizadas as palavras chave "*Latrodectus*", "widow spiders" e "sexual cannibalism". Para melhorar triagem dos artigos alguns critérios de exclusão foram estabelecidos, sendo eles: artigos que não abordarem aranhas do gênero *Latrodectus*, artigos que não tratem sobre o comportamento de canibalismo sexual, itens que não sejam artigos científicos e artigos aos quais o acesso não seja possível.

3 RESULTADOS

Após ser pesquisados as palavras chave “*Latrodectus*”, “widow spiders” e “sexual cannibalism” nos três sites de busca delimitados para esse estudo, foram encontrado 326 resultados, 13 resultados no PubMed, 161 no JSTOR e 152 no ScienceDirect. Também foi feita a pesquisa dos termos em português (“canibalismo sexual”, “aranhas viúvas”) mas não se obteve resultados.

Então foi feita uma triagem dos artigos, aplicando dos critérios de exclusão delimitados na metodologia, sobrando apenas 37 artigos que estavam aptos perante as definições estabelecidas.



Gráfico 1: Porcentagem dos critérios que eliminaram os artigos excluídos durante a triagem da pesquisa.

Como pode ser observado no Gráfico 1, a grande maioria das exclusões se decorreram à artigos que não se tratavam do tema procurado, isso ocorreu pois o sistema de busca dos sites davam como resultados qualquer artigo que as palavras chaves apareciam em sua totalidade, mas muitas vezes esse artigo não falava sobre o tema em si, apenas cita um exemplo no decorrer do texto ou utiliza de referências sobre canibalismo sexual ou do gênero *Latrodectus*. Não sendo aptos para serem utilizados nessa revisão.

Ao se tratar do ano de publicação dos artigos selecionados, é possível observar no Gráfico 2, foram encontrados uma grande maioria de artigos mais atuais, principalmente entre os anos 2010-2019. Porém ainda terão mais 5 anos de estudo na última categoria (2020-2029), existindo uma tendência no aumento nesse número de trabalhos na atualidade.



Gráfico 2: Ano de publicação dos artigos incluídos na pesquisa.

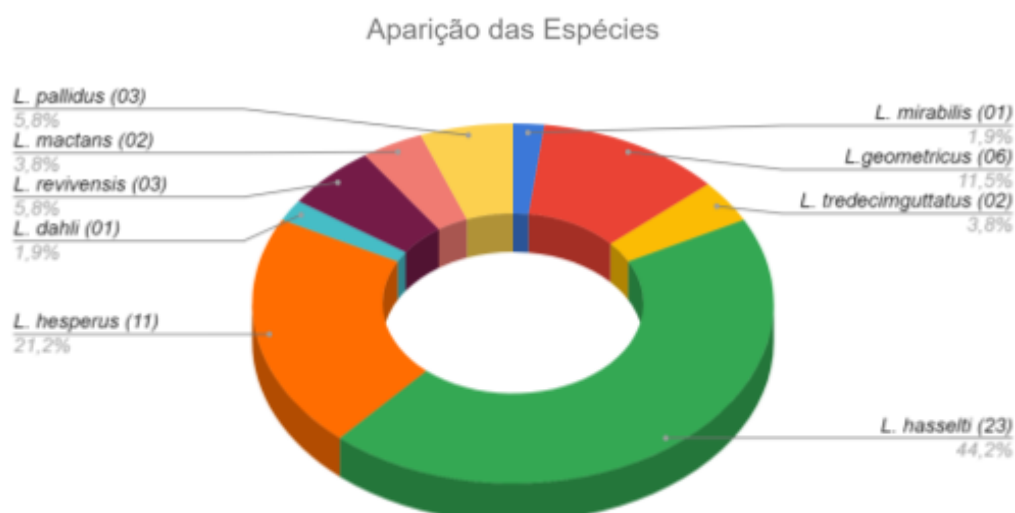


Gráfico 3: Porcentagem da presença das espécies de *Latrodectus* encontradas nos artigos triados. (Pode se observar que o número total de aparições das espécies está excedendo o total de artigos incluídos na pesquisa (37), isso se deve ao fato de que diversos artigos tratam de duas ou mais espécies).

Como podemos ver no Gráfico 3, das 35 espécies do gênero listadas pelo World Spider Catalog, em 2024, apenas 9 foram encontradas nos artigos selecionados, sendo essas: *L. tredecimguttatus*, *L. mirabilis*, *L. geometricus*, *L. hasselti*, *L. hesperus*, *L. dahli*, *L. revivensis*, *L. mactans* e *L. pallidus*.

Conseguimos observar que a grande quantidade de artigos que tratam da espécie *L. hasselti*, seguido de *L. hesperus* e *L. geometricus*. As demais espécies apareceram em quantidades baixas e parecidas entre si, muitas vezes aparecendo em conjunto com outras no artigo ou apenas sendo citadas em tabelas junto de outras espécies de aranhas, e não tendo um estudo aprofundado sobre ela, como é o caso de *L. dahli*.

4 DISCUSSÃO

4.1 Espécies encontradas nos artigos

Das nove espécies que apareceram nos artigos incluídos nesta revisão, é importante citar que apenas duas ocorrem no Brasil, *L. geometricus* (SIMÓ et al., 2013) e *L. mactans* (LIRA, 1995), existe uma terceira espécie do gênero que ocorre em nosso país, *L. curacaviensis* (BUCHERL, 1969), mas que não apareceu em nenhum resultado da pesquisa bibliográfica. Portanto, essa revisão está pautada, na sua grande maioria, em espécies exóticas ao Brasil.

Luciana Baruffaldi e Maydianne C.B. Andrade (2021) apontam que apesar de existirem mais de 30 espécies de *Latrodectus* distribuídas ao redor do mundo a maioria da literatura sobre comportamento acaba se concentrando nas espécies da Austrália (*L. hasselti*), América do Norte (*L. hesperus*) e Israel (*L. pallidus*), junto com *L. geometricus* que é uma espécie invasora e cosmopolita (GARB, 2004). É possível observar que essas, com exceção de *L. pallidus*, foram as espécies que mais apareceram nessa revisão. Para a maioria das espécies não existe informações detalhadas sobre os comportamentos envolvendo canibalismo sexual, muitas vezes esse comportamento é analisado a partir do encontro de machos mortos na teia das fêmeas em vez de um estudo detalhados sobre a espécie (BARUFFALDI & ANDRADE, 2021).

Entre as três espécies que mais apareceram, a aranha australiana *L. hasselti* está em primeiro lugar com uma grande diferença (23 artigos), possivelmente pelo estágio extra em sua cópula, descrito por Foster (1992, 1995), e muito estudado por Maydianne C.B. Andrade durante os anos 90 e anos 2000, em que o macho realiza um giro, se sacrificando e facilitando o comportamento de canibalismo da fêmea, gerando mais aberturas para estudos e artigos tratando dessa espécie.

Curiosamente, *L. hesperus* aparece em segundo lugar (11 artigos), mesmo sendo uma espécie que não apresenta sacrifício do macho e raramente apresenta qualquer canibalismo sexual pós-copulatório (KASTON, 1970). Possivelmente devido ao fato dela normalmente aparecer pareadas com outras espécies, servindo

como comparativo de comportamento com espécies que o canibalismo sexual ocorre com mais frequência.

4.2 Canibalismo pré-copulatório

Apesar do canibalismo sexual não fazer parte essencial da reprodução de *L. hesperus*, ele aparece de forma pré-copulatória (SCOTT CE & ANDRADE, 2020; JOHNSON et al., 2011; BARUFFALDI & ANDRADE, 2015). Fêmeas dessa espécie que se encontram agrupadas possuem uma maior chance de exibir esse comportamento, se comparadas com fêmeas isoladas (SCOTT CE & ANDRADE, 2020). Esse comportamento também é associado a fêmeas com fome. Johnson (2011) partiu desse princípio para testar a relação dos sinais químicos das teias das fêmeas com a preferência dos machos por fêmeas famintas ou saciadas, mostrando que ataques pré-copulatórios são comuns nas fêmeas famintas, mas inexistentes nas fêmeas saciadas, em *L. hesperus*.

Em *L. hasselti* o canibalismo pré-copulatório pode ser observado como um método de seleção de machos pelas fêmeas, principalmente quando os machos são de tamanhos diferentes, competindo pela mesma fêmea (STOLTZ, ELIAS & ANDRADE, 2009). Porém, Stoltz, Elias e Andrade (2009) observaram que essa forma de canibalismo não é utilizada pelas fêmeas como punição quando os machos competindo são de tamanhos parecidos.

Outra espécie que o canibalismo pré-copulatório aparece é em *L. pallidus*, em um estudo sobre as consequências do dano na genitália dos machos, foram realizados testes de acasalamentos, onde 6 dos 21 machos testados foram canibalizados, e 5 dessas fêmeas que canibalizaram os machos não produziram ootecas, indicando que possivelmente esses canibalismos foram pré-copulatórios. Nessa espécie o canibalismo sexual não aparece como uma estratégia de acasalamento, já que não há casos de machos canibalizados após a inseminação da fêmea (SEGOLI et al., 2008).

4.3 Canibalismo pós-copulatório e o sacrifício dos machos

Em 1996, Maydianne C. B. Andrade publicou um trabalho importante para a compreensão do canibalismo sexual em *Latrodectus*. O trabalho intitulado "Sexual

Selection for Male Sacrifice in the Australian Redback Spider”, explorou os benefícios do comportamento de sacrifício para o macho de *L. hasselti*. O estudo mostrou que o macho gira seu corpo 180 graus e aproxima o abdômen das quelíceras da fêmea para facilitar o canibalismo. Isso aumenta o tempo de cópula, pois, enquanto a fêmea consome o macho, seus palpos permanecem inseridos e continuam inseminando a fêmea. Assim, a transferência de espermatozoides é maior e a paternidade do macho pode dobrar.

Além disso, machos que copulam com fêmeas virgens e são canibalizados diminuem as chances dessas fêmeas de se acasalar com outros machos no futuro, aumentando ainda mais sua paternidade. Mesmo quando não são canibalizados, os machos de *L. hasselti* raramente sobrevivem muito após a cópula, e acabam sendo predados, ou morrendo de desidratação ou fome (MILIUS, 1999). Outro benefício do comprometimento terminal é a grande dificuldade de machos encontrarem fêmeas na natureza, uma vez que 80% morrem sem copular (ANDRADE, 2003).

Anteriormente a esse trabalho, muito se associava o canibalismo sexual à uma questão nutricional para a fêmea. Não levando em conta o dimorfismo sexual presente no gênero *Latrodectus*, onde o macho possui apenas 2% do peso da fêmea, com impacto nutricional mínimo (ANDRADE, 1996).

As fêmeas de *L. hasselti* possuem duas espermatecas, que lhes permitem ter uma escolha pós-copulatória, deixando o macho inseminar uma ou as duas espermatecas. Quando dois machos inseminam espermatecas diferentes, há uma proporção da paternidade de praticamente 50%, mas quando inseminam a mesma espermateca, o primeiro macho teve uma paternidade muito maior (90%) (SNOW & ANDRADE, 2005). Logo, o cenário mais vantajoso para o macho seria tentar inseminar ambas as espermatecas. Somado com a dificuldade de encontrar com fêmeas nesse gênero, o alto investimento no acasalamento, até a ponto do sacrifício, vale a pena (GAGE, 2005; SNOW & ANDRADE, 2005).

O comportamento de sacrifício afeta na evolução, ou não, de outros fatores em *L. hasselti*. Diversas aranhas machos de espécies monogâmicas, que é o caso de *L. hasselti*, apresentam esgotamento de espermatogênese (MICHALIK &

RITTSCHOF, 2011). Porém esse esgotamento não aparece em *L. hasselti*, possivelmente porque o canibalismo e o auto-sacrifício tornam essa característica desnecessária (MODANU et al., 2013).

Indo além do giro sacrificial dos machos de *L. hasselti*, foi observado por Andrade e colaboradores (2005) que em 7% dos machos que cortejam as fêmeas fazem uma constrição no abdômen. Essa constrição, aumentou a mobilidade e sobrevivência dos machos após uma simulação de canibalismo (incisão transversal na superfície dorsal do abdômen como uma lâmina, realizada a machos anestesiados), aumentando as chances para esses machos acasalarem uma segunda vez. Essa característica não foi descrita em outras espécies, como *L. hesperus*, e pode ser um traço derivado do comportamento de sacrifício.

Em *L. geometricus* o canibalismo sexual também faz parte da estratégia de acasalamento da espécie, com o sacrifício do macho. Sendo mais comum em fêmeas virgens (SEGOLI et al., 2008). Diferentemente de *L. hasselti*, que o canibalismo sexual está relacionado a cópulas mais longas, em *L. geometricus*, quando o macho realiza o giro sacrificial (maior chance de canibalismo), as cópulas são menores (WANER et al., 2018).

Baruffaldi e Andrade (2021) descreveram pela primeira vez o canibalismo sexual na espécie sul-americana *L. mirabilis*, tendo um dos maiores índices de ocorrência em todo o gênero. Durante a cópula desta espécie a fêmea agarra e segura as primeiras, ou diversas, pernas do macho com as quelíceras, e as enrola com teia, após prender as pernas do macho com teia, a fêmea utiliza suas pernas e movimentos abdominais para trazer o abdômen do macho para suas presas, onde começa a consumi-lo, enquanto o macho continua com a inserção do palpo na espermateca da fêmea. A cópula termina quando a fêmea move o corpo do macho para longe do seu abdômen, retirando o palpo de sua abertura genital (epígeno), e prosseguindo com o consumo do macho.

Essa foi a primeira descrição de um comportamento de canibalismo sexual em que o macho é consumido durante a transferência de esperma como resultado de uma ação inicial da fêmea, diferente de *L. hasselti* e *L. geometricus*, em que a

ação que dita o canibalismo é o giro do macho (ANDRADE, 1996; SEGOLI et al., 2008; BARUFFALDI & ANDRADE, 2021).

Há espécies que o canibalismo sexual pós-copulatório ocorre mas de forma menos comum ou menos estudada. Em *L. revivensis*, o canibalismo ocorre apenas em 13% dos casos, uma taxa baixa em comparação com outras espécies do gênero (SEVEG ORI et al., 2003). Nessa espécie o canibalismo sexual pós-copulatório foi proposto como uma estratégia da fêmea impedir a monopolização de ambas as espermatecas pelos machos, principalmente quando se tratando de machos pequenos (PRENTER, MACNEIL & ELWOOD, 2006).

Em *L. tredecimguttatus* o canibalismo sexual é visto como uma forma da fêmea terminar a cópula, associado ao tamanho das fêmeas, onde, mais comumente, fêmeas menores consomem seus parceiros. O canibalismo ocorre durante a inserção do palpo do macho, que continua inserido durante o processo (GOLOBINEK et al., 2021).

4.4 Canibalismo sexual como ferramenta para seletividade

O canibalismo sexual é uma poderosa forma de seleção de parceiros pelas fêmeas, podendo definir o momento que uma cópula acaba (canibalismo pós-copulatório) ou impedir que uma cópula sequer comece (canibalismo pré-copulatório).

Stoltz e Andrade (2010) estudaram a relação do canibalismo sexual em *L. hasselti* com os limites de duração da corte e do acasalamento. Foi identificado um limite de 100 min de corte, em que após esse tempo, a chance do canibalismo prematuro é diminuída. Outro fator que influencia é a competição entre machos na teia da fêmea, comum em *L. hasselti*. Quando eles estão competindo entre si, acabam focando menos no processo de cortejar a fêmea, aumentando as taxas de canibalismo pré-copulatório.

As fêmeas de *L. hasselti* possuem duas espermatecas, que podem ser inseminadas pelo mesmo macho ou machos diferentes, afetando diretamente a paternidade, permitindo um controle da fêmea sobre a inseminação. Apesar dos

machos escolherem qual espermateca eles querem inseminar, a fêmea determina se essa cópula irá ocorrer (SNOW & ANDRADE, 2005).

Quando há mais de um macho competindo pela mesma fêmea na natureza, as fêmeas são mais propensas a matar machos menores após a primeira cópula e machos maiores na segunda cópula. Esse padrão delimita que a fêmea impede que machos menores copulem duas vezes, dividindo a paternidade entre as espermatecas, mas permite duas cópulas de machos maiores (SNOW & ANDRADE, 2005). Porém, quando a competição ocorre entre dois machos de tamanho semelhante, não há grandes ocorrências de canibalismo como seletividade. Isso indica que as fêmeas possuem menor chance de matar machos que não atingem seus requisitos de tempo de corte se detectarem a presença de um rival de tamanho semelhante em sua teia (STOLTZ, ELIAS & ANDRADE, 2009).

A questão da agressividade da fêmea também entra em vigor nesse processo de seletividade. Uma fêmea menos agressiva pode fazer melhores escolhas de parceiro, sendo mais seletiva e/ou tendo menos chances de canibalizar o macho, enquanto uma fêmea mais agressiva pode maximizar consumo de energia e produção reprodutiva pós acasalamento (DIRIENZO & AONUMA, 2017).

4.5 Evitação do canibalismo pelos machos

Elgar e Schneider (2004) colocam que o canibalismo sexual não envolve apenas as tentativas da fêmea de consumir o macho, mas também as estratégias do macho de evitar ser canibalizado.

Em *L. hesperus*, onde o canibalismo pré-copulatório é presente, os machos apresentam um maior comportamento de corte e tentativa de acasalamento quando estão em teias de fêmeas saciadas do que quando comparadas com fêmeas famintas. Os machos utilizam sinais químicos na teia para fazer essa distinção, já que ataques pré-copulatórios são comuns em fêmeas com fome e raro em fêmeas que conseguiram se alimentar. Assim, isso é uma maneira do macho evitar o canibalismo (JOHNSON et al., 2011; BARUFFALDI & ANDRADE, 2015).

Essa questão de saciedade, no entanto, não se aplica aos machos de *L. hasselti*. Não há uma pressão seletiva para evitar fêmeas que podem consumi-los, pois o canibalismo nessa espécie aumenta a paternidade e é uma estratégia de inseminação. Porém uma fêmea bem saciada pode indicar maior sucesso na maternidade, mas não se sabe porque os machos não escolheriam essas fêmeas, mesmo sem o malefício do canibalismo (BARUFFALDI & ANDRADE, 2015).

Durante a corte de diversas espécies de *Latrodectus*, o macho corta e reduz a teia da fêmea. Em *L. hesperus*, o macho tende a reduzir mais a teia de fêmeas agressivas, aumentando o sucesso de acasalamento, possivelmente gerando uma forma mais rápida de escapar da fêmea caso ela decida atacar. Outra alternativa, é que os machos podem reduzir mais a teia de fêmeas mais agressivas como uma forma de ajudar na transmissão de sinais sexuais, permitindo que a fêmea reconheça o macho como um pretendente, e não como uma presa (DIRIENZO et al., 2019).

Outra estratégia do macho tentar evitar o canibalismo encontrada em *L. geometricus* e *L. hasselti* é a possibilidade do acasalamento com uma fêmea em estado sub-adulto (imaturo) (BIAGGIO et al., 2016). O estado sub-adulto é o estágio final antes da última muda, quando se tornará adulta. Quando há uma cópula neste estado, ocorre uma corte mais lenta, maior chances de inseminação de ambas as espermatecas, e a chance de copular uma outra fêmea no futuro, visto a ausência de canibalismo. Para realizar a cópula nesse momento, os machos devem abrir uma camada fina de exoesqueleto que cobre a espermateca da fêmea (SENTENSKÁ et al., 2022; BIAGGIO et al., 2016).

Apesar desses benefícios, os machos de *L. geometricus* preferem cortejar fêmeas adultas do que as imaturas, investindo em uma corte mais custosa, que inclui o auto-sacrifício. Tendo maior chance de sucesso da oviposição em fêmeas adultas, estando devidamente maturadas, compensando os custos de energia e fitness de uma corte longa que termina em canibalismo, (SENTENSKÁ et al., 2022; SENTENSKÁ & UHL & LUBIN, 2020; WANER et al., 2018).

Uma outra possível desvantagem da cópula imatura é que as fêmeas podem vir a copular novamente no futuro quando adulta, diluindo então o esperma do

macho que já copulou. Por mais que essa segunda cópula após adulta ainda não tenha sido observada (WANER et al., 2018; SENTENSKÁ & UHL & LUBIN, 2020).

4.6 Evolução

Em uma revisão feita por Jeremy Miller (2007) foi pontuado que o comportamento de sacrifício dos machos evoluiu pelo menos cinco vezes nas aranhas araneóides, grupo do qual *Latrodectus* faz parte. Em todos esses táxons o macho se mostrou bem menor que a fêmea, além de ser um comportamento que aparece associado do acúmulo de machos perto da fêmea, ambas características comuns em *Latrodectus*, principalmente *L. hasselti* (ANDRADE, 1996). Além desses fatores, o sacrifício do macho evoluiu em linhagem com mutilação da genital durante a cópula, também presente em *L. hasselti* (ANDRADE, 1996), já que os malefícios do canibalismo são mínimos caso o macho já não possa acasalar novamente devido aos danos na genital (MILLER, 2007).

Em *L. mirabilis*, durante a cópula, a fêmea agarra e segura as pernas do macho com as quelíceras, utilizando de suas pernas e movimentos abdominais para trazer o abdômen do macho para suas presas, enquanto o macho continua com a inserção dos palpos. Esse período de inserção pode ser traçado um paralelo com o comportamento de sacrifício de *L. hasselti* e *L. geometricus*, ambas espécies que apresentam danos na genital durante o acasalamento, possivelmente sendo um precursor evolutivo desse sacrifício (BARUFFALDI & ANDRADE, 2021; MILLER, 2007; WANER et al., 2018).

Em uma revisão sobre o uso de teia na corte de aranhas Scott e colaboradores (2018) colocam o sacrifício de *L. hasselti* e *L. geometricus* como uma possível evolução extrema do comportamento do presente nupcial³ visto em alguns artrópodes, mas ainda não foram feitos estudos para provar essa hipótese.

³ Presente nupcial são itens materiais transferidos durante a cópula, funcionando como um esforço paternal, aumentando o sucesso reprodutivo e/ou o número de prole do macho (GWYNNE, 2008).

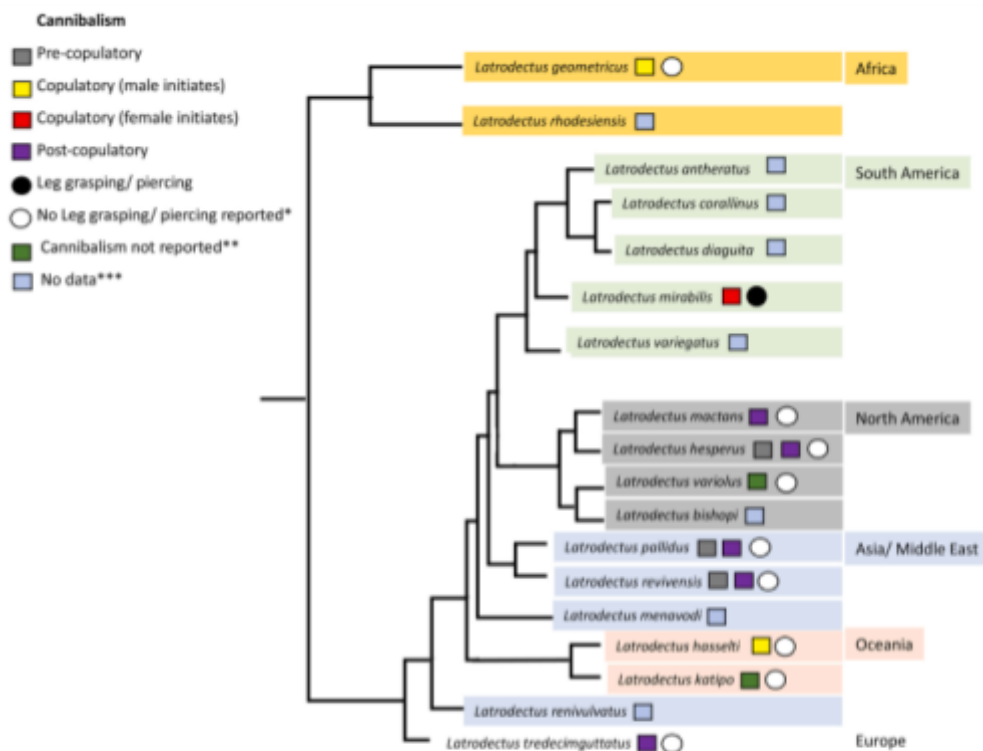


Figura 1: Ilustração de cladograma sobre o comportamento de canibalismo sexual em 18 espécies de *Latrodectus*, utilizando majoritariamente da filogenia proposta por Garb et al. (2004).

Fonte: BARUFFALDI & ANDRADE (2021)

Na Figura 1 podemos observar um cladograma sobre o comportamento de canibalismo sexual no gênero *Latrodectus* proposto por Baruffaldi e Andrade (2021), mostrando de maneira ampla os conhecimentos que existem sobre as espécies. É evidente a falta de informação referente às espécies sul americanas do gênero. Esse cladograma proposto coloca em evidência que o comportamento de canibalismo sexual pode ter evoluído repetidamente, com mecanismos diferentes, no gênero *Latrodectus*, uma vez que observamos o canibalismo iniciado pelo macho (sacrifício) em dois pontos diferentes da filogenia, e características singulares a uma espécie, como o início do canibalismo pela fêmea e o agarramento das pernas do macho em *L. mirabilis* (BARUFFALDI & ANDRADE, 2021). Outro fator evolutivo observado é como o canibalismo sexual pós-copulatório provavelmente é uma característica plesiomórfica para as espécies não africanas.

Com um aumento de estudos detalhando o acasalamento de espécies, junto com uma filogenia robusta, *Latrodectus* poderia ser colocado como um clado

modelo para estudar o canibalismo sexual, conflito e o controle da fêmea na reprodução (BARUFFALDI & ANDRADE, 2021).

4.7 Papeis sexuais

Dois artigos analisam a espécie *L. hasselti* em relação às ideias de papeis sexuais de A.J. Bateman, publicado em 1948 no artigo “Intrasexual Selection in *Drosophila*,”. O Princípio de Bateman propõe que as diferenças no investimento parental levam diretamente a uma distorção na proporção de machos ou fêmeas sexualmente ativos, ligada com a seleção sexual. Normalmente os papeis sexuais são vistos com o macho tendo um menor investimento e a fêmea um maior investimento sexual, selecionando entre os machos disponíveis. Partindo do princípio que por o macho produzir mais gametas, eles tendem a ter comportamento mais promíscuo, e a fêmea por produzir menos gametas, que são maiores, tendem a ter uma maior seletividade de parceiros. O sucesso reprodutivo do macho seria reproduzir com o maior número de fêmeas possível, e o da fêmea reproduzir apenas uma vez. Existindo também um papel sexual reverso em algumas espécies.

Andrade e Kasumovic (2005) testaram a seletividade dos machos em relação às teias das fêmeas. Foi visto que o gradiente da seleção sexual é maior nos machos dessa espécie, não indicando uma reversão nos papeis sexuais. Quando o macho apresentou alguma seletividade com a fêmea, era apenas em relação ao status de acasalamento dela, não implicando seleção sexual. O investimento terminal em *L. hasselti*, exibido pelo comportamento de sacrifício, limita o potencial de reprodução do macho para apenas uma cópula. Apesar de forma extremamente não-promíscua, tem evidência de seletividade da fêmea com o macho, além da competição entre machos ao chegarem na teia da fêmea, uma marca registrada dos papeis sexuais convencionais, sistemas que a seleção sexual fortemente molda as características nos machos .

Posteriormente esse trabalho de 2005 foi utilizado por Tang-Martinez, em 2016, para sua revisão “Rethinking Bateman's Principles: Challenging Persistent Myths of Sexually Reluctant Females and Promiscuous Males”.

Um artigo se destacou por tratar sobre papéis sexuais no âmbito social humano, em vez da área de comportamento animal. O estudo "Sexual stereotypes: the case of sexual cannibalism", de 2013, realiza uma revisão da literatura sobre canibalismo sexual no intuito de observar viés de linguagem utilizado pelos cientistas ao escrever sobre assuntos relacionados aos sexos, e se o estereótipo de um macho ativo/fêmea passiva é passado através dessa linguagem. Ao elaborar sobre *L. hasselti*, os autores pontuam em como muitos dos trabalhos utilizam as palavras "sacrifício" e "suicídio" ao se referirem aos comportamentos do macho, colocando essa macho em uma posição nobre, enquanto a fêmea fica em contraste como uma predadora. Esses termos são carregados de significados que aderimos para qualidades humanas, e que não deveriam ser levados em conta ao descrever comportamentos de animais (DOUGHERTY et al., 2013).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar de limitada a apenas três sites de busca, essa revisão mostrou como o canibalismo sexual no gênero *Latrodectus* é vasto e extremamente presente no gênero, tanto no âmbito da ciência quanto no imaginário popular, e mesmo sendo um comportamento descrito pela primeira vez a bastante tempo ainda possui aberturas para publicações e trabalhos novos. Também foi evidente a maneira como algumas espécies tiveram um grande destaque, em comparação com a completa ausência de outras, mostrando possibilidades futuras de explorar esse gênero e esse comportamento mais a fundo, estudando o canibalismo sexual em espécies de *Latrodectus* que ainda não foram observadas por esse ângulo, podendo então traçar filogenias mais rebuscadas e levar *Latrodectus* a um possível clado modelo para o canibalismo sexual.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, M. C. B. Sexual Selection for Male Sacrifice in the Australian Redback Spider. **Science**, v. 271, n. 5245, p. 70–72, 5 jan. 1996;
- ANDRADE, M. C. B. Risky mate search and male self-sacrifice in redback spiders. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 4, p. 531–538, 1 jul. 2003;
- ANDRADE, B.; GU, L.; STOLTZ, J. A. Novel male trait prolongs survival in suicidal mating. **Biol Lett.** v. 1, n. 3, p. 276–279, 22 set. 2005;
- ANDRADE, M., MACLEOD, E. Potential for CFC in black widows (genus *Latrodectus*): mechanisms and social context. In: Peretti A, Aisenberg A, editors. Cryptic female choice in arthropods: Springer;. p. 27-53. 2015;
- ANDRADE, M. C. B., KASUMOVIC, Michael M. Terminal Investment Strategies and Male Mate choice: Extreme Tests of Bateman. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, n. 5, p. 838–847, 1 nov. 2005;
- ANTONIALLI-JÚNIOR, William Fernando, GUIMARÃES, Ingrid. Aggregation behavior in spiderlings: a strategy for increasing life expectancy in *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae). **Sociobiology**. ;59(2):463. doi: 10.13102/sociobiology.v59i2.611. 2014;
- BARUFFALDI, L.; ANDRADE, M. C. B. Female control of a novel form of cannibalism during copulation in a South American widow spider. **Behavioural Processes**, v. 188, p. 104406, jul. 2021;
- BARUFFALDI, L.; ANDRADE, M. C. B. Contact pheromones mediate male preference in black widow spiders: avoidance of hungry sexual cannibals? **Animal Behaviour**, v. 102, p. 25–32, 1 abr. 2015;
- BATEMAN, A. J. Intra-sexual selection in *Drosophila*. **Heredity**, v. 2, n. 3, p. 349–368, dez. 1948;
- BAYRAM, A. et al. A brown widow spider new for the Turkish araneo-fauna: *Latrodectus geometricus* C. L. Koch, 1841 (Araneae; Theridiidae). **Turk J Arachnol.** 1:98-103. 2008;

BEAULIEU, Frédéric. et al. Acari of Canada. In: Langor DW, Sheffield CS (Eds) **The Biota of Canada – A Biodiversity Assessment. Part 1: The Terrestrial Arthropods**. **ZooKeys** 819: 77-168. <https://doi.org/10.3897/zookeys.819.28307>. 2019;

BIAGGIO, M. D. et al. Copulation with immature females increases male fitness in cannibalistic widow spiders. **Biology Letters**, v. 12, n. 9, p. 20160516, set. 2016;

BOISSEAU, Romain P., et al., Sexual and nonsexual cannibalism have different effects on offspring performance in redback spiders, **Behavioral Ecology**, Volume 28, Issue 1, 01 January-February, Pages 294–303, <https://doi.org/10.1093/beheco/arw159>. 2017;

BRENE, R. G, SWEET, M. H. Evidence of insemination of multiple females by the male black widow spider *Latrodectus mactans* (Araneae:Theridiidae). **Journal of Arachnology** 13, 331-6. 1985;

BRESCOVIT, A.D.; BONALDO, A.B., BERTANI, R. & RHEIMS, C.A. 4.3 Araneae.In: Adis, J. (Ed.). Amazonian Arachnida and Myriapoda. Sofia: **Pensoft Publishers**, p. 303-343. 2002;

BUCHERL, W. Biology and Venoms of the Most Important South American Spiders of the Genera *Phoneutria*, *Loxosceles*, *Lycosa*, and *Latrodectus*. **American Zoologist**, v. 9, n. 1, p. 157–159, fev. 1969;

CAIN, Michael L.; BOWMAN, William D.; HACKER, Sally D. **Ecologia**. Porto Alegre: Grupo A, 2018. E-book. ISBN 9788582714690. Disponível em: <https://app.minhabiblioteca.com.br/#/books/9788582714690/>. Acesso em: 17 jul. 2024;

CARUSO, Marjolly Brigido et al. Widow spiders in the New World: a review on *Latrodectus* Walckenaer, 1805 (Theridiidae) and latrodectism in the Americas. **Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases**, [s. l.], 22 out. 2021. DOI <https://doi.org/10.1590/1678-9199-JVATITD-2021-0011>. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/jvatitd/a/QBWggNQ7rWSG5XVx3BgY9g/#>. Acesso em: 25 mar. 2024.

DIRIENZO, N. et al. Correction to: Bringing down the house: male widow spiders reduce the webs of aggressive females more. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 73, n. 2, 25 jan. 2019;

DOUGHERTY, L. R.; BURDFIELD-STEEL, E. R.; SHUKER, D. M. Sexual stereotypes: the case of sexual cannibalism. **Animal Behaviour**, v. 85, n. 2, p. 313–322, fev. 2013;

EBERHARD, W. G. Cryptic Female Choice and Other Types of Post-copulatory Sexual Selection. **Springer eBooks**, p. 1–26, 1 jan. 2015;

FOSTER, L.M. Cannibalism: a growth strategy for *Latrodectus* female spiders (Theridiidae: Araneae). Paper presented at the **XIIIth International Congress of Arachnology**, Brisbane, Australia, July 1992;

FOSTER, L.M. The Australian redback spider (*Latrodectus hasselti*): its introduction and potential for establishment and distribution in New Zealand. In Laird, M. (ed.), **Commerce and the Spread of Harmful Pests and Disease Vectors**: 273-289. Praeger Press, New York. 1984;

FOSTER, Lyn. The behavioural ecology of *Latrodectus hasselti* (Thorell), the Australian Redback Spider (Araneae: Theridiidae): a review. **Records of the Western Australian Museum Supplement**, [s. l.], ed. 52, p. 13-24, 1995;

FOX, Laurel R. "Cannibalism in Natural Populations." **Annual Review of Ecology and Systematics**, vol. 6, pp. 87–106, 1975;

GARB, J.; GONZALEZ, A.; GILLESPIE, R. The black widow spider genus *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae): phylogeny, biogeography, and invasion history. [s.d.]. 2004;

GOLOBINEK, R.; GREGORIČ, M.; KRALJ-FIŠER, S. Body Size, Not Personality, Explains Both Male Mating Success and Sexual Cannibalism in a Widow Spider. **Biology**, v. 10, n. 3, p. 189, 3 mar. 2021;

GWALTNEY-BRANT, S. M.; DUNAYER, E.; YOUSSEF, H. Terrestrial Zootoxins. **Veterinary Toxicology**, p. 781–801, 2018;

GWYNNE, D. T. Sexual Conflict over Nuptial Gifts in Insects. **Annual Review of Entomology**, v. 53, n. 1, p. 83–101, jan. 2008;

HEBETS, E. A. Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 100(23), 13390-13395. 2003;

JELINEK , George A. Widow spider envenomation (latrodectism): A worldwide problem. **Wilderness and Environmental Medicine**, [s. l.], v. 8, p. 226-231, 1997;

JOHNSON, J. Chadwick, et al.. Urban heat island conditions experienced by the Western black widow spider (*Latrodectus hesperus*): extreme heat slows development but results in behavioral accommodations. **PLoS One**;14(9):e0220153. PMID: 31490963. doi: 10.1371/journal.pone.0220153. 2019;

JOHNSON, J. C. et al. Male black widows court well-fed females more than starved females: silken cues indicate sexual cannibalism risk. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 2, p. 383–390, ago. 2011;

KASTON, B. J. Comparative biology of American black widow spiders. **San Diego Soc. Nat. Hist. Trans.** 16, 33–82. 1970;

LIRA-DA-SILVA, R. M. et al. Estudo retrospectivo de latrodectismo na Bahia, Brasil. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 28, p. 205–210, 1 set. 1995;

MENDES, K. D. S.; SILVEIRA, R. C. C. P.; GALVÃO, C. M. Revisão integrativa: método de pesquisa para a incorporação de evidências na saúde e na enfermagem. **Texto & Contexto Enfermagem**, Florianópolis, v. 17, n. 4, p. 758-764, out./dez. 2008;

MICHALIK, P.; RITTSCHOF, C. C. A Comparative Analysis of the Morphology and Evolution of Permanent Sperm Depletion in Spiders. **PLoS ONE**, v. 6, n. 1, p. e16014, 11 jan. 2011;

MILLER, J. A. REPEATED EVOLUTION OF MALE SACRIFICE BEHAVIOR IN SPIDERS CORRELATED WITH GENITAL MUTILATION. **Evolution**, v. 61, n. 6, p. 1301–1315, jun. 2007;

MILIUS, Susan. “Who’s Dying for Sex?” **Science News**, vol. 156, no. 20, pp. 312–14. 1999;

MODANU, M.; MICHALIK, P.; ANDRADE, M. C. B. Mating system does not predict permanent sperm depletion in black widow spiders. **Evolution & Development**, v. 15, n. 3, p. 205–212, 23 abr. 2013;

MOREIRA, C., Interações Ecológicas, Rev. **Ciência Elem.**, V3(01):059. doi.org/10.24927/rce2015.059. 2015;

PERISSÉ, A. R. S.; GOMES, M. M.; NOGUEIRA, S. A. Revisões sistemáticas (inclusive metanálises) e diretrizes clínicas. [s.l.] **Medicina baseada em evidências: princípios e práticas**, 2001;

POLIS, G. A. The evolution and dynamics of intraspecific predation. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 12:225-251.1981;

ROTHER, E. T. Revisão sistemática x revisão narrativa. **Acta Paulista de Enfermagem**, São Paulo, v. 20, n. 2, p. v-vi , jun. 2007;

TANG-MARTÍNEZ, Z. Rethinking Bateman’s Principles: Challenging Persistent Myths of Sexually Reluctant Females and Promiscuous Males. **The Journal of Sex Research**, v. 53, p. 532–559, mai. 2016;

VALENTIM, Alisson Montanheiro. **A GUERRA DOS SEXOS: DOS CONFLITOS SEXUAIS À EVOLUÇÃO DO CANNIBALISMO SEXUAL PRÉ-COPULATÓRIO EM ARANHAS**. Programa de PósGraduação – *Stricto sensu* em Biodiversidade e Conservação. (Mestrado), [S. l.], 2019;

VANUYTVEN, Herman. The Theridiidae (Araneae) of the World. A key to the genera with their diagnosis and a study of the body length of all known species. **Arachnological Contributions. Newsletter Belgian Arachnological Society**, [s. l.], v. 35, 14 fev. 2021;

PERSONS, M. H., & UETZ, G. W. Sexual cannibalism and mate choice decisions in wolf spiders: influence of male size and secondary sexual characters. **Animal Behaviour**, 69(1), 83-94. 2005;

PRENTER, J.; MACNEIL, C.; ELWOOD, R. W. Sexual cannibalism and mate choice. **Animal Behaviour**, v. 71, n. 3, p. 481–490, mar. 2006;

SANAEI-ZADEH, Hossein. Spider bite in Iran. **Electron Physician**. 9(7):4703. PMID: 28894524. doi: 10.19082/4703. 2017;

SCHNEIDER, J. M., & ELGAR M. A. Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Araneoidea): female and male perspectives. **Behavioral Ecology**, 12(5), 547-552. 2001;

SCHNEIDER, J. M. et al. Sexual conflict over copulation duration in a cannibalistic spider. **Animal Behaviour**, 71(4), 781-788. 2006;

SCOTT, C. E.; MCCANN, S.; ANDRADE, M. C. B. Black widows as plastic wallflowers: female choosiness increases with indicators of high mate availability in a natural population. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, 2 jun. 2020;

SEGEV, O.; ZIV, M.; LUBIN, Y. THE MALE MATING SYSTEM IN A DESERT WIDOW SPIDER. **Journal of Arachnology**, v. 31, n. 3, p. 379–393, dez. 2003;

SEGOLI, M.; LUBIN, Y.; HARARI, A. R. Frequency and consequences of damage to male copulatory organs in a widow spider. **Journal of Arachnology**, v. 36, n. 3, p. 533–537, 1 dez. 2008;

SENTENSKÁ, L.; UHL, G.; LUBIN, Y. Alternative mating tactics in a cannibalistic widow spider: do males prefer the safer option? **Animal Behaviour**, v. 160, p. 53–59, fev. 2020;

SENTENSKÁ, L. et al. Risky business: males choose more receptive adults over safer subadults in a cannibalistic spider. **Behav Ecol.**, p. 688–697, abr. 2022;

SIMÓ, M. et al. Habitat, redescription and distribution of *Latrodectus geometricus* in Uruguay (Araneae: Theridiidae). **Biota Neotropica**, v. 13, n. 1, p. 371–375, mar. 2013;

SNOW, L. S. E.; ANDRADE, M. C. B. Multiple sperm storage organs facilitate female control of paternity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1568, p. 1139–1144, 27 maio 2005;

STOLTZ, J. A.; ELIAS, D. O.; ANDRADE, M. C. B. Male courtship effort determines female response to competing rivals in redback spiders. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 1, p. 79–85, jan. 2009;

World Spider Catalog (WSC). Version 24. **Natural History Museum Bern**, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on 25/03/2024. doi: 10.24436/2. 2024.

APÊNDICE – ARTIGOS TRIADOS NA REVISÃO

Durante a realização desta revisão 326 artigos foram encontrados nas pesquisas, dos quais foram triados e 37 selecionados para compor a revisão em si. Abaixo está um link para uma planilha contendo todos os artigos triados e quais deles foram selecionados.

<https://drive.google.com/drive/folders/11wHpniNx3wJKhXssUk1tMKZnQurqkTk1?usp=sharing>

