

**ENGAÑO DURANTE EL CORTEJO:
FACTORES EXTRÍNSECOS E INTRÍNSECOS
DETERMINAN LAS TÁCTICAS ALTERNATIVAS
DE APAREAMIENTO EN ARAÑAS CON REGALO
NUPCIAL**



Camila Pavón

Montevideo, Uruguay 2019

TESIS DE GRADO CIENCIAS BIOLÓGICAS

Tutora: Dra. María Jose Albo

Co-tutora: Dra. Valentina Franco-Trecu

Tribunal:

Dr. Daniel Naya. Departamento de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Dra. Laura Quintana. Departamento de Neurofisiología, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, MEC.

Dr. Bruno Buzatto. Department of Biological Sciences, Macquarie University.

Agradecimientos

Sin dudas tengo que comenzar por agradecer a María José, por ser una excelente tutora que en todo momento dedicó su máximo en guiarme, acompañarme e impulsarme y cuyo apoyo y disposición fueron de un valor inexplicable en mi experiencia y aprendizaje, y fundamentales para mis logros alcanzados. Y a Valentina, de quien tuve la suerte de aprender gracias a su increíble dedicación, y cuyo apoyo y aportes fueron elementales en muchas de mis decisiones.

Mi siguiente agradecimiento es hacia el Tribunal evaluador conformado por el Dr. Daniel Naya, la Dra. Laura Quintana y el Dr. Bruno Buzatto, quienes además de evaluar el trabajo realizado, aportaron conocimiento, puntos de vista, y perspectivas muy valiosas para mi actual y futuro trabajo.

Continuando, este trabajo no hubiera sido posible sin el trabajo, el apoyo y la compañía de Mauro, Laura, Mariana, Irene y Silvina, quienes dedicaron tiempo, esfuerzo, ideas y discusiones a lo largo de todo el proceso, enriqueciéndolo y reforzándolo.

Un especial agradecimiento a Fernando, Carlos y Estefanía que no solo me introdujeron tempranamente en el mundo del comportamiento arácnido, sino también en el de la investigación, y sobre todo por mostrarme lo maravilloso de vivir de la pasión por la naturaleza.

Agradecer también a todos los compañeros del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Mariana, Lorena, Iván, Macarena, Anita, Andrea, Rodrigo, Paulina, Verónica, Patricia, Ivana, Diego, Leticia, Nadia, Sabrina, que además de su apoyo, el simple hecho de compartir el espacio con ellos hizo que esta experiencia fuera sumamente enriquecedora y única.

Por último, agradezco especialmente a mi familia y amigos. A mis padres, que fueron un apoyo incondicional en todo momento, mi hermano, mis abuelas, mis tías y mis primos, que supieron interesarse, escuchar y aprender, a mis compañeros de la vida, Mateo, Sofía, Camila, Federico, Paula, Fernanda, Meche, Daniela, María Florencia, Ana, Tatiana, Nicolás y Ainara, que también supieron escuchar y aconsejarme siempre que fue necesario, y a quienes compartieron la carrera conmigo, de forma muy cercana y significaron un apoyo y estímulo muy importantes, Julieta, Sofía, Lucía, Jimena, Ana, Marcos, Guillermo, Joaquín, Matilde, Marcio, Catalina, Tania, Clara, Santiago, Florencia, Joaquín, y Vera.

Índice

Resumen.....	5
Introducción.....	6
Objetivo	8
Metodología.....	9
Resultados.....	14
Discusión.....	20
Bibliografía.....	24

Resumen

Especies donde los machos ofrecen regalos nupciales cuyo contenido puede variar, constituyen modelos óptimos para el estudio de los factores que determinan el mantenimiento de diferentes tácticas de apareamiento. Este es el caso de los machos de la araña *Paratrechalea ornata*, los cuales pueden ofrecer presas frescas (regalos nutritivos), así como restos de presa o partes vegetales (regalos simbólicos) envueltos en seda. Las hembras aceptan machos con ambos tipos de regalo por igual, pero rechazan la cópula con machos sin regalo. Es entonces que en esta especie el éxito reproductivo de los machos dependerá no solo de la competencia pre-copulatoria, sino además de la disponibilidad de recursos alimenticios y la habilidad de los individuos para obtenerlos y producir regalos nupciales. El objetivo de este trabajo fue examinar, en una población con 45% de regalos simbólicos, cómo factores extrínsecos (recursos alimenticios y competencia pre-copulatoria) e intrínsecos (diferencias individuales en comportamiento) afectan la ocurrencia de regalos simbólicos. Se asignaron 54 machos a tres tratamientos: *Simbólico* (machos sin disponibilidad de presa; n = 18), *Nutritivo-Simbólico* (machos con disponibilidad de presa; n = 18) y *Nutritivo-Simbólico-Competencia* (machos con disponibilidad de presa enfrentados a un macho competidor; n = 18). Todos contaron con disponibilidad de exoesqueletos de larvas de insectos para producir regalos simbólicos y cada macho fue expuesto a cinco hembras diferentes (una cada cuatro días), en el mismo tratamiento. La proporción de regalos simbólicos fue de 84% en el grupo *Simbólico*, 26% en el *Nutritivo-Simbólico* y 12% en el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia*, indicando que, como era esperable, la ausencia de presa favorece el ofrecimiento de regalos simbólicos. La competencia resultó en un decremento en la proporción de regalos simbólicos, aunque no estadísticamente significativo, y junto con el tamaño del macho determinaron su inversión en el cortejo. No se encontró consistencia individual en las tácticas de apareamiento, ni tampoco en los comportamientos asociados al cortejo. Los resultados de este estudio muestran que el regalo nupcial en *P. ornata* es una estrategia condicional, con dos tácticas de apareamiento asociadas al contexto en el que se encuentra el macho, así como a su tamaño corporal.

Introducción

En especies donde los machos son donadores de regalos nupciales, obtener recursos alimenticios para producir dichos regalos es crucial, y resulta determinante para su éxito reproductivo. Esto se debe a que los machos que ofrecen regalo nupcial acceden a un mayor número de cópulas y obtienen mayor paternidad comparado con los machos que no ofrecen regalo nupcial (Vahed, 1998; Stalhandske, 2001; Lewis et al., 2014). De hecho, se ha demostrado en insectos y arañas que este rasgo sexual puede ser condición y/o tamaño dependiente del macho, actuando como un indicador de calidad a través del cual las hembras podrían elegir pareja (Jia et al., 2000; Wedell & Ritchie, 2004; Engels & Sauer, 2006; Hall et al., 2009; Albo et al., 2011a; Prokop & Semelbauer, 2017). Esto sugiere que la eficiencia en la producción del regalo nupcial no sólo se encuentra determinada por la disponibilidad de recursos en el ambiente, sino también por la habilidad individual de cada macho para explorar y conseguir estos recursos necesarios para cortejar y ofrecer un regalo nupcial a la hembra. En múltiples especies animales, se ha demostrado que los individuos de una población pueden variar consistentemente en un comportamiento en particular, difiriendo entonces en sus tendencias comportamentales independientemente del contexto (Sih et al., 2004; Réale et al., 2007). Estas diferencias individuales, por ejemplo en la habilidad de competir y/o forrajear, pueden comprender rasgos de personalidad y tener efectos sobre el éxito reproductivo de los individuos (Dingemanse & Wolf, 2010; Dall et al., 2012; Wolf & Weissing, 2012). Además, es posible el establecimiento de correlaciones entre determinados comportamientos, denominándoseles como síndromes comportamentales cuando expresan consistencia diferencial entre individuos (Sih et al., 2004). Así, dentro de una misma población, puede haber individuos más audaces que otros, que consistentemente expresen una serie de comportamientos relacionados a esta audacia de forma similar frente a los diferentes contextos. En especies con regalos nupciales, estas diferencias individuales pueden verse reflejadas en la calidad del regalo producido. A pesar de esto, las diferencias individuales en el comportamiento de ofrecer regalos nupciales han sido raramente consideradas y evaluadas dentro del contexto de los síndromes comportamentales (Prokop & Semelbauer, 2017).

El comportamiento de ofrecer regalos nupciales es además particularmente interesante en especies donde los machos pueden ofrecer a las hembras regalos no sólo con contenidos nutritivos, si no también no nutritivos o simbólicos (Preston-Mafham, 1999; LeBas & Hockman, 2005; Albo et al., 2011a). Dicha variación comportamental puede ser explicada como resultado de tácticas alternativas de apareamiento (AMTs por su sigla en inglés) en la población, mantenidas por una estabilidad evolutiva conocida como Estrategias Evolutivamente Estables (Smith & Price, 1973; Gross, 1996). En general, se predice que las AMTs emergen cuando existe una competencia intensa por el acceso a las cópulas (Brockmann et al., 2008), por ejemplo, cuando la proporción sexual operacional (OSR) refleja escasez de hembras ya sea por una

escasez en la cantidad relativa de hembras o por una limitación en la disponibilidad de ciertos recursos (e.g., alimento, territorio) (Gross, 1996; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). Dado que estas condiciones varían a lo largo de la estación reproductiva, es esperable que se creen diferentes oportunidades temporales para el éxito de los fenotipos alternativos (Hendrickx et al., 2015). La evolución de los regalos simbólicos y la co-ocurrencia con los nutritivos presenta una oportunidad para estudiar como factores extrínsecos (disponibilidad de recursos y competencia por pareja), en interacción con factores intrínsecos (diferencias individuales en comportamiento), afectan la frecuencia de dichas tácticas (Preston-Mafham, 1999; LeBas & Hockman, 2005; Albo et al., 2011a).

Aunque poco estudiados, los regalos nupciales en forma de presa son típicos de las familias de araña Pisauridae y Trechaleidae (Bristowe, 1958; Costa-Schmidt et al., 2008), en donde se sugiere que ha aparecido de forma independiente (Albo et al., 2017). Además, en ambas familias se ha documentado recientemente la existencia de una variación en el contenido del regalo (regalo simbólico), que ha sido sugerida como una táctica alternativa de apareamiento (Albo et al., 2011a, 2014a). La especie *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae) es una araña semiacuática que se encuentra asociada a los cauces de ríos y arroyos y se distribuye en el sur de América del Sur (Carico, 2005). En esta especie, el macho puede capturar una presa y envolverla en seda (regalo nutritivo), pero también puede ofrecer objetos no nutritivos, como partes vegetales o restos de presas, envueltos en seda (regalo simbólico). Las hembras son poliándricas y favorecen la ocurrencia y duración de la cópula con los machos que ofrecen un regalo (independientemente del contenido) por sobre aquellos que no lo hacen (Albo & Costa, 2010). Se ha sugerido que debido a que los regalos están envueltos en seda (camuflados), las hembras no pueden reconocer el contenido del mismo durante el cortejo previo a la copula (Trillo et al., 2014). Ambos tipos de regalo son aceptados en igual proporción y los machos consiguen cópulas sin diferencias en la duración (Albo et al., 2014a). Esto indicaría que la seda podría favorecer la táctica del macho cuando el contenido no es nutritivo. Por otro lado, durante el cortejo pre-copulatorio los machos pueden ofrecer presas sin envolver, siendo generalmente rechazados por las hembras, acto que usualmente resulta en la producción del regalo por parte del macho, envolviendo la presa en seda (Albo et al., 2014a). Estudios en poblaciones naturales de Uruguay han reportado proporciones de regalos simbólicos que varían entre 45-90%, dependiendo de las condiciones ambientales de cada población (Albo et al., 2016; Franco-Trecu et al., 2017; Pavón-Peláez et al., 2017a; b).

En este escenario, la hipótesis propuesta es que la táctica de apareamiento empleada por los machos será afectada por la interacción ambiente-individuo. La inversión en el contenido del regalo (táctica de apareamiento) será modelada mayoritariamente por la disponibilidad de presas y por la competencia pre-copulatoria. Dado que las AMTs emergen en condiciones de recursos alimenticios limitados (Gross, 1996; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996) se predice que la proporción de regalos simbólicos aumentará en ambientes donde la disponibilidad de presas sea menor.

Además, dado que la competencia pre-copulatoria también favorece la aparición de AMTs (Brockmann et al., 2008), se predice que para una oferta de presas dada, los machos ofrecerán regalos simbólicos más a menudo en presencia de machos competidores. Pero los factores extrínsecos pueden encontrarse interactuando con los intrínsecos. Estudios previos en *P. ornata* indican que en ausencia de presas, un 35% de los machos no ofrecen regalos simbólicos, comprometiendo así su éxito en la cópula (Albo et al., 2014a), lo que sugiere que estos machos solo producen regalos nutritivos (machos muy honestos). Esto significa que el tipo de táctica varíe entre individuos debido a los distintos atributos individuales. Se conoce que el tamaño del macho puede afectar los comportamientos de cortejo, incluyendo el tipo de regalo producido. De hecho, en otra araña donadora de regalos los machos de tamaño pequeño ofrecen principalmente regalos simbólicos (Prokop & Semelbauer, 2017). Además, dado que la habilidad del macho para capturar presas es determinante en el tipo de regalo producido, se predice la existencia de un efecto del individuo (en comportamiento) sobre la táctica de apareamiento.

Objetivo general

Evaluar el efecto de factores extrínsecos e intrínsecos en la táctica de apareamiento (regalo nutritivo o simbólico) adoptada por los machos de la araña *Paratrechalea ornata*.

Objetivos específicos

- 1- Evaluar el efecto de la disponibilidad de presas sobre la táctica de apareamiento en machos de *P. ornata*.
- 2- Examinar el efecto de la competencia pre-copulatoria sobre la táctica de apareamiento.
- 3- Evaluar la consistencia en la táctica de apareamiento a nivel individual.

Metodología

Recolecta y mantenimiento

Se recolectaron 60 machos y 60 hembras de una población de *P. ornata* asociada al río Santa Lucía en Paso del Molino, Minas, Lavalleja. La proporción de regalos simbólicos para esta población es del 45% (Albo et al., 2016; Franco-Trecu et al., 2017; Pavón-Peláez et al., 2017a; b). Se recolectaron sólo individuos subadultos, antes de su desarrollo sexual, con el fin de utilizar individuos sin experiencia reproductiva para los experimentos. Debido a que el período reproductivo de *P. ornata* es entre los meses de setiembre a diciembre, la colecta se realizó en el mes de agosto, momento del año en el cual la mayoría de los individuos se encuentran en estadios inmaduros. Los individuos recolectados fueron transportados y acondicionados en el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), donde fueron criados individualmente en frascos de plástico

transparente (8cm de diámetro y 7cm de alto) con sustrato de pedregullo y agua proporcionada mediante un algodón humedecido. Todas las arañas fueron mantenidas en un cuarto de cría a temperatura de $26.2 \pm 2.7^{\circ}\text{C}$ (media \pm desvío estándar), de forma de acelerar su desarrollo y fueron alimentadas dos veces a la semana con 10 moscas de la fruta (*Drosophila* sp.) cada vez. Una vez alcanzada la adultez, los individuos fueron trasladados a un cuarto experimental con temperatura de $21.2 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$ (media \pm desvío estándar), manteniéndose las mismas condiciones de alimentación. Los individuos fueron expuestos a las experiencias 20 días después de la última muda, asegurando de esta forma su receptividad reproductiva (Klein et al., 2012). Todos los individuos fueron asignados a los grupos experimentales al azar y al final de las experiencias todos fueron medidos (ancho del cefalotórax) para registrar su tamaño corporal.

Diseño experimental

Se crearon tres grupos experimentales: *Simbólico*, *Nutritivo-Simbólico* y *Nutritivo-Simbólico-Competencia* (descripción detallada abajo). La comparación de *Simbólico* vs. *Nutritivo-Simbólico* se utilizó para contrastar las diferencias comportamentales en ausencia y presencia de presa, mientras que la comparación *Nutritivo-Simbólico* vs. *Nutritivo-Simbólico-Competencia* sirvió para contrastar las diferencias comportamentales en ausencia y presencia de competidor. En los tres grupos experimentales los machos fueron expuestos repetidamente a cinco hembras distintas cada cuatro días, permitiendo evaluar la repetitividad de los comportamientos reproductivos. Todos los experimentos se llevaron a cabo en terrarios de vidrio transparentes (30 x 14 cm de base, 20 cm de altura) con pedregullo como sustrato simulando las condiciones naturales y se colocó agua en una caja de Petri. Siguiendo protocolos previos (Albo et al., 2014a; Albo & Peretti, 2015), se colocó a la hembra 24hs antes de la experiencia, con el fin de permitirle depositar la seda con feromonas necesarias para estimular el cortejo del macho (Albo et al., 2009).

1- Efecto de la presencia de presa sobre la táctica de apareamiento

Con el fin de evaluar el efecto de la presencia de presa sobre la táctica de apareamiento empleada por el macho, se expusieron machos a hembras (estímulo sexual) en uno de dos grupos experimentales: *Simbólico* y *Nutritivo-Simbólico*. En el grupo *Simbólico* ($n = 18$), cada macho fue expuesto a una hembra en ausencia de presa y presencia de exoesqueletos de larva de *Tenebrio molitor* (ítem no nutritivo), teniendo la oportunidad de envolver y ofrecer sólo un regalo simbólico. En el segundo grupo, *Nutritivo-Simbólico* ($n = 18$), cada macho fue expuesto a una hembra en presencia de exoesqueletos y de una presa viva (*Musca domestica*), teniendo la posibilidad de envolver y ofrecer tanto un regalo simbólico como uno nutritivo. Al momento del experimento, para los grupos *Simbólico* y *Nutritivo-Simbólico* se colocó al macho dentro del terrario conteniendo seis exoesqueletos de larvas de tenebrio distribuidos uniformemente por el pedregullo, además de la hembra. Para el grupo *Nutritivo-Simbólico*, una vez que el macho inició

el cortejo (evidenciado por una rápida vibración de los pedipalpos y primer par de patas), cuidadosamente se le ofreció una mosca viva por medio de una pinza. Para los casos en los que el macho no agarró la mosca en el primer ofrecimiento, se repitió esta acción cada 15 minutos durante toda la experiencia hasta que agarrara la mosca viva o un exoesqueleto. Usualmente las hembras vírgenes de *P. ornata* son menos selectivas (Albo et al., 2014a) y es probable que se muestren receptivas frente al contacto con un macho aún si la presa no está envuelta en seda. Para homogeneizar la respuesta de receptividad de las hembras, en los casos en los que el macho hiciera contacto con ésta sin haber envuelto la presa, se simuló el rechazo por parte de la hembra alejándola cuidadosamente mediante el uso de un pincel suave y de forma de no alterar el comportamiento del macho. El experimento finalizó una vez que el macho ofreció un regalo a la hembra, y se evitó la cópula con el fin de mantener a los individuos vírgenes para las siguientes experiencias. En la Figura 1 se indican las potenciales secuencias de comportamientos del macho y sus correspondientes duraciones de los experimentos.

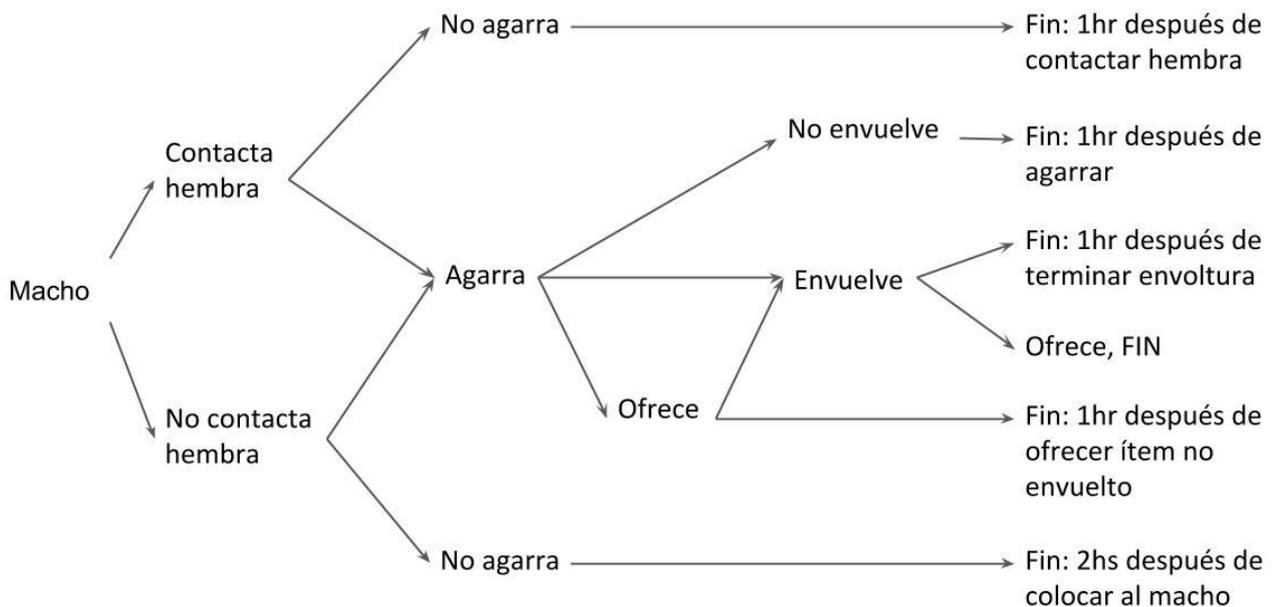


Figura 1. Representación esquemática de las potenciales secuencias comportamentales y de la determinación del final del experimento de acuerdo a la actividad del macho. Se tomaron como referencia los comportamientos de contactar a la hembra, agarrar un ítem, ofrecer el ítem no envuelto, y envolver el ítem agarrado.

2- Efecto de la competencia pre-copulatoria sobre la táctica de apareamiento

Para evaluar el efecto de la competencia pre-copulatoria sobre la táctica de apareamiento, se utilizaron los resultados obtenidos del grupo *Nutritivo-Simbólico* del objetivo específico 1 como grupo control, con disponibilidad de presas en ausencia de competencia pre-copulatoria. El tratamiento experimental para este caso fue el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia*, en el que se evaluaron las frecuencias de las tácticas de apareamiento bajo el efecto de la competencia pre-copulatoria (con disponibilidad de presas). En este grupo (n = 18), cada macho focal fue

expuesto al mismo protocolo que en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, pero además el terrario contó con la presencia de un macho competidor (de similar tamaño al macho focal). Para el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* al momento de comenzar el experimento se retiró a la hembra y se colocaron al macho focal y al macho competidor en simultáneo dentro del terrario. Se esperó a que hicieran contacto, y se encerró al macho competidor para evitar su intervención en las siguientes etapas del experimento, dentro de un recipiente de 5cm de diámetro y 8cm de alto hecho de una malla de orificios de 0.1cm², que permitió el contacto de las patas a través de esta. Luego de encerrar al macho competidor, se introdujo en el terrario a la hembra y se colocaron los exoesqueletos de larvas de tenebrio esparcidos por el pedregullo. A partir de este momento se continuó con el mismo procedimiento experimental detallado para el grupo *Nutritivo-Simbólico* (objetivo específico 1).

3- Consistencia individual en la táctica de apareamiento

Para estudiar el efecto de las diferencias individuales de comportamiento sobre la táctica de apareamiento, se expuso repetidamente a cada macho (n = 54) de los tres grupos experimentales antes mencionados (*Simbólico*, *Nutritivo-Simbólico* y *Nutritivo-Simbólico-Competencia*) a cinco experiencias de cortejo con distintas hembras secuencialmente cada cuatro días.

Unidades comportamentales registradas

Durante todos los experimentos se registraron las siguientes unidades comportamentales:

- * Latencia de cortejo: tiempo transcurrido desde el momento en que el macho focal fue colocado en el terrario hasta el inicio del cortejo, evidenciado por una rápida vibración de los pedipalpos y primer par de patas.
 - * Latencia de agarrar: tiempo transcurrido desde el inicio del cortejo hasta el momento en que el macho agarró un ítem (exoesqueleto o mosca viva).
 - * Tipo de ítem agarrado: exoesqueleto o mosca viva.
 - * Latencia de envolver: tiempo transcurrido desde el momento en que el macho agarra el ítem hasta el comienzo de su envoltura.
 - * Ocurrencia de envoltura: presencia/ausencia.
 - * Número de envolturas: cantidad de envolturas realizadas para la producción del regalo.
 - * Duración de la envoltura: tiempo total resultante de la suma de las duraciones individuales de cada envoltura realizada.
 - * Latencia de ofrecer: tiempo transcurrido desde el momento en que el macho finalizó la última envoltura hasta el acto de ofrecer el regalo envuelto a la hembra.
 - * Duración total del cortejo: tiempo transcurrido desde el momento en que el macho inicia las vibraciones de pedipalpos y patas hasta el momento del ofrecimiento del regalo envuelto.
- Para el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* además se registró:

- * Latencia de competencia: tiempo transcurrido desde el momento en que se introducen ambos machos en el terrario hasta la primera interacción activa (enfrentamiento).

Análisis de datos

Los análisis estadísticos fueron llevados a cabo utilizando software libre R (Core Team, 2018). Para analizar las variables comportamentales registradas, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs), seleccionando la distribución más adecuada para cada una mediante el paquete *fitdistrplus* (Delignette-Muller & Dutang, 2015). Para todos los análisis estadísticos se incluyó en los modelos el tamaño de los machos como efecto fijo. Esto es porque dicha variable puede afectar la inversión del macho en el cortejo, y en particular de la producción del regalo nupcial (Prokop & Semelbauer, 2017; Albo et al., 2019). Por otro lado, se conoce que la demanda energética del individuo, relacionada a su peso (Gillooly et al., 2001), determina la manera en la que este percibe el ambiente, y por tanto puede tener también un importante efecto en sus comportamientos (Kisdi et al., 1998; Macedo-Rego et al., 2016). Debido a que todos los individuos fueron alimentados por igual, las diferencias generadas entre machos con distintas demandas energéticas fueron evaluadas mediante GLMMs, incorporando un estimado de la demanda energética de los machos ($\text{peso}^{3/4}$) como efecto fijo. Dado que el peso y el tamaño del macho se correlacionan, en estos modelos no se incluyó el tamaño de los machos.

Para todas las variables dependientes a estudiar, se comenzó por el modelo completo (efectos fijos e interacción), simplificándolo mediante la eliminación gradual de términos no significativos. La selección del modelo se realizó por medio del Criterio de Información de Akaike (AIC), utilizando el criterio $\Delta\text{AIC} > 2$ como indicador de que dos modelos eran significativamente diferentes (Burnham & Anderson, 2002). En caso de que el ΔAIC fuera menor a 2 se seleccionó el modelo con mayor cantidad de variables independientes significativas. Se realizó el análisis de residuales para los modelos seleccionados (Pinheiro & Bates, 2000) con el fin de verificar su correcto ajuste.

1- Efecto de la presencia de presa sobre la táctica de apareamiento

Se analizó el efecto de la presencia de presa sobre el tipo de táctica empleada mediante un test de Chi-cuadrado sobre la probabilidad de producir un regalo simbólico en el grupo *Nutritivo-Simbólico* utilizando como modelo nulo las probabilidades obtenidas del grupo *Simbólico*. El efecto de la presencia de presa en la probabilidad de que el macho agarre un ítem cualquiera (exoesqueleto o mosca) fue analizado por medio de un GLMM con distribución binomial (función link *logit*). La variable respuesta fue si el macho agarró (1) o no agarró (0) un ítem cualquiera. La disponibilidad de presa (Grupo: *Simbólico* / *Nutritivo-Simbólico*), el tamaño del macho y su interacción se incluyeron como efectos fijos, y la identidad del macho como efecto aleatorio. La probabilidad de envolver un ítem (presa o exoesqueleto) fue evaluada de igual manera que la probabilidad de agarrar un ítem.

2- Efecto de la competencia pre-copulatoria sobre la táctica de apareamiento

Se analizó el efecto de la competencia pre-copulatoria sobre la probabilidad de que el macho produzca un regalo simbólico (1) o uno nutritivo (0), nuevamente mediante un GLMM con distribución binomial y función link *logit*. Se incluyeron como efectos fijos la presencia de competencia (Grupo: *Nutritivo- Simbólico / Nutritivo-Simbólico-Competencia*), el tamaño del macho y su interacción, y como efecto aleatorio la identidad del macho. Además, se analizó el efecto de la competencia pre-copulatoria sobre varios comportamientos de cortejo del macho. Por un lado, se analizaron los comportamientos previos a la producción del regalo nupcial: la latencia de cortejo (GLMM distribución gamma), la latencia de agarrar exoesqueleto (GLMM distribución gamma), la latencia de agarrar mosca (GLMM distribución *log normal*) y la acción de agarrar un ítem (GLMM distribución binomial). En estos modelos se incluyó la presencia de competencia (Grupo: *Nutritivo-Simbólico / Nutritivo-Simbólico-Competencia*), el tamaño del macho y su interacción como efectos fijos y la identidad del macho como efecto aleatorio. Por otro lado, los comportamientos relacionados a la inversión en la producción del regalo: la latencia de envolver (GLMM distribución gamma), la acción de envolver un ítem (GLMM distribución binomial), la duración total de la envoltura (GLMM distribución gamma), el número de envolturas (GLMM distribución poisson), la latencia de ofrecer el regalo (GLMM distribución *log normal*), y la duración total del cortejo (GLMM distribución *log normal*). En estos modelos se incluyó como efectos fijos el tipo de regalo producido, el tamaño del macho y la presencia de competencia (Grupo: *Nutritivo-Simbólico/Nutritivo-Simbólico-Competencia*) y sus interacciones, y la identidad del macho como efecto aleatorio.

3- Consistencia individual en la táctica de apareamiento

Para caracterizar la consistencia individual en el comportamiento de los machos, utilizamos el paquete de rptR (Nakagawa & Schielzeth, 2010) para estimar la repetitividad en diferentes comportamientos. Este análisis describe la partición relativa de la varianza en fuentes de varianza dentro del grupo y entre grupos, y la medida obtenida (repetitividad-R) varía de 0 (alta varianza individual o baja repetitividad) a 1 (baja varianza dentro del individuo o alta repetitividad). Por ende, la repetitividad en actividades comportamentales puede clasificarse en pobremente repetitiva ($R < 0.25$), moderadamente repetitiva ($0.25 < R < 0.50$), y altamente repetitiva ($R > 0.50$) (Nakagawa & Schielzeth, 2010). La incertidumbre es calculada utilizando un procedimiento de remuestreo (bootstrap paramétrico) con 1000 iteraciones. Este análisis se implementó en cada grupo por separado (*Simbólico, Nutritivo-Simbólico y Nutritivo-Simbólico-Competencia*) para analizar la consistencia en la táctica empleada (regalo nutritivo o simbólico), y también en los comportamientos asociados al cortejo. Dado que los comportamientos con baja repetitividad pueden representar plasticidad de los individuos o pueden ser fijos en la población, en estos casos se comparó la varianza de los individuos en cada grupo con la varianza del grupo (población). Para el comportamiento de producir un regalo (envolver un ítem en seda) se utilizó

un test de Chi-cuadrado. Los comportamientos se clasificaron en dos categorías y se evaluó la consistencia individual de los machos en relación a cada una:

-La primera categoría consideró los comportamientos relacionados a la “**honestidad**” del macho, analizando los comportamientos indicadores de la inversión realizada por el macho en el regalo nupcial; específicamente se consideró: el tipo de regalo producido, la duración de la envoltura y el número de envolturas (indicadores de la cantidad de seda depositada).

-La segunda categoría agrupó los comportamientos asociados al nivel de “**actividad**” del macho, incluyendo todas las variables relacionadas con los tiempos, tales como la duración del cortejo, las latencias de cortejo, de agarrar un ítem, de envolver el ítem y, para el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia*, la latencia de competencia.

Resultados

1- Efecto de la presencia de presa sobre la táctica de apareamiento

Para el grupo *Simbólico* en el 84% de los experimentos los machos agarraron un ítem (exoesqueleto), mientras que en el grupo *Nutritivo-Simbólico* esto ocurrió en el 94% de los casos (mosca o exoesqueleto). De los experimentos en los que los machos agarraron un ítem, en el 84.2% del grupo *Simbólico* y 83.5% del grupo *Nutritivo-Simbólico* produjeron un regalo (envolvieron en seda el ítem agarrado). De estos últimos en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, la proporción de regalos simbólicos fue de 26%, siendo significativamente menor que en el grupo *Simbólico* (Chi = 19.97, $p < 0.001$).

Se encontraron diferencias en el tamaño de los machos entre ambos grupos, siendo los del grupo *Simbólico* de menor tamaño que los del grupo *Nutritivo-Simbólico* (promedio \pm desvío estándar: Grupo *Simbólico* = 3.95 ± 0.37 mm, Grupo *Nutritivo-Simbólico* = 4.32 ± 0.29 mm; $F_{1, 34} = 10.4$, $p = 0.003$).

La probabilidad de agarrar un ítem fue afectada de manera significativa por el tamaño del macho y el grupo experimental, así como por su interacción (Tabla 1, Figura 2). Tanto en el grupo *Simbólico* como en el *Nutritivo-Simbólico*, los machos de tamaños intermedios fueron los que tuvieron mayor probabilidad de agarrar un ítem. En el grupo *Simbólico*, los machos de menor tamaño tendieron a no agarrar un ítem (exoesqueleto), mientras que lo opuesto ocurrió en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, donde los que no agarraron un ítem (mosca o exoesqueleto) fueron los machos de mayor tamaño. Respecto a la probabilidad de envolver el ítem, no hubo efectos significativos de ninguna de las variables estudiadas (Tabla 1, Figura 2).

Tabla 1. Parámetros estimados con sus correspondientes p-valores de los Modelos Lineales Generalizados Mixtos seleccionados para explicar el efecto del grupo (*Simbólico/Nutritivo-Simbólico*) y el tamaño del macho en la probabilidad de agarrar un ítem y de producir regalo. Los modelos incluyen la identidad del macho (ID del macho) como efecto aleatorio (incluido como intercepto). Resultados significativos (p-valor ≤ 0.05) se muestran en negrita.

Efectos fijos	Agarrar ítem		Envolver ítem	
	Estimado	P valor	Estimado	P valor
Intercepto	-7.551	0.109	-0.874	0.768
Grupo Nutritivo-Simbólico	25.072	0.014		
Tamaño del macho (mm)	2.449	0.050	0.659	0.361
Grupo * Tamaño	-5.694	0.016		

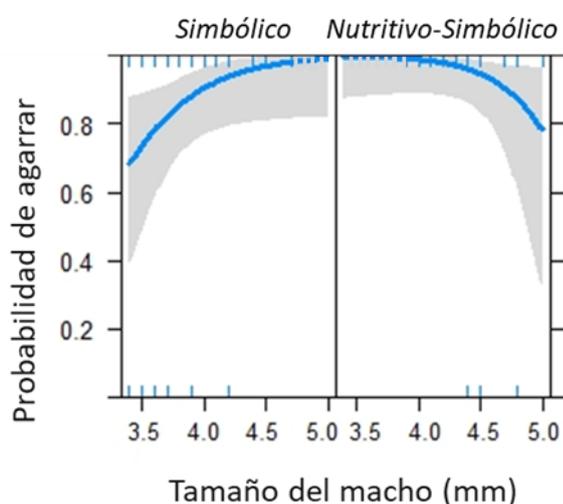


Figura 2. Probabilidad de agarrar un ítem cualquiera en función del tamaño corporal para los grupos *Simbólico* y *Nutritivo-Simbólico*.

La ausencia de presa aumentó el número de machos que ofreció regalo simbólico en comparación con los que lo hacen en presencia de presa. Tanto la disponibilidad de presa como el tamaño del macho afectan la tendencia a agarrar o no un ítem del medio, mientras que la producción de regalos no se vio afectada por estas variables.

Se encontraron diferencias en las demandas energéticas de los machos entre ambos grupos, presentando los del grupo *Simbólico* menores demandas que los del grupo *Nutritivo-Simbólico* (promedio \pm desvío estándar: Grupo *Simbólico* = 0.18 ± 0.02 , Grupo *Nutritivo-Simbólico* = 0.20 ± 0.02 ; $F_{1, 35} = 11.33$, $p = 0.002$). Los modelos que incluyeron la demanda energética como efecto aleatorio indicaron que la misma tuvo un efecto significativo, además del grupo y la interacción entre ambos sobre la probabilidad de agarrar un ítem cualquiera (Tabla 2). En ausencia de presa (grupo *Simbólico*), a mayor demanda energética aumentó la probabilidad de agarrar un ítem

(exoesqueleto), mientras que en presencia de presa (grupo *Nutritivo-Simbólico*) a mayor demanda, la probabilidad de agarrar un ítem disminuyó (exoesqueleto o mosca) (Figura 3). No se encontró un efecto significativo de ninguna de las variables evaluadas sobre la probabilidad de envolver el ítem (Tabla 2, Figura 3).

Tabla 2. Parámetros estimados con sus correspondientes p-valores de los Modelos Lineales Generalizados Mixtos seleccionados para explicar el efecto del grupo (*Simbólico/Nutritivo-Simbólico*) y la demanda energética del macho en la probabilidad de agarrar un ítem y de producir regalo. Los modelos incluyen la identidad del macho (ID del macho) como efecto aleatorio (incluido como intercepto). Resultados significativos (p-valor ≤ 0.05) se muestran en negrita.

Efectos fijos	Agarrar Ítem		Envolver ítem	
	Estimado	P valor	Estimado	P valor
Intercepto	-4.846	0.147	-0.261	0.906
Grupo Nutritivo-Simbólico	19.556	0.016		
Demanda energética	37.797	0.050	10.781	0.345
Grupo * Tamaño	-91.665	0.017		

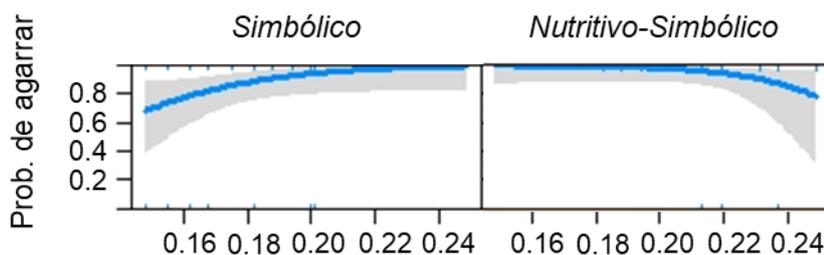


Figura 3. Probabilidad de agarrar un ítem cualquiera en función de la demanda energética para los grupos *Simbólico* y *Nutritivo-Simbólico*.

2- Efecto de la competencia pre-copulatoria sobre la táctica de apareamiento.

En la mayoría de los experimentos, tanto en el grupo *Nutritivo-Simbólico* (94%) como en el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* (92%), los machos agarraron un ítem (mosca o exoesqueleto). Para el primer grupo en el 83.5% de los experimentos los machos que agarraron un ítem lo envolvieron en seda produciendo un regalo, mientras que en el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* ese porcentaje fue de 87%. En el *Nutritivo-Simbólico-Competencia* el porcentaje de regalos simbólicos fue de 12% y en el grupo *Nutritivo-Simbólico* fue del 26%. El modelo seleccionado como mejor modelo no incluyó el tamaño del macho, e indicó un efecto marginal del grupo (*Nutritivo-Simbólico / Nutritivo-Simbólico-Competencia*) sobre el tipo de regalo producido (Tabla 3, Figura 4).

No hubo diferencias en el tamaño de los machos entre estos dos grupos (promedio \pm desvío estándar: Grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* = 4.17 ± 0.21 mm; Grupo *Nutritivo-Simbólico* = 4.31 ± 0.30 mm, $F_{1,33} = 2.32$, $p = 0.137$).

Tabla 3. Parámetros estimados y p-valores resultantes del Modelo Lineal Generalizado Mixto que explica el efecto del grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*) sobre el tipo de regalo producido. El modelo incluye la identidad del macho como efecto aleatorio (intercepto).

Tipo de regalo		
Efectos fijos	Estimado	P valor
Intercepto	-2,131	<0,001
Grupo Nutritivo-Simbólico	1,000	0.056

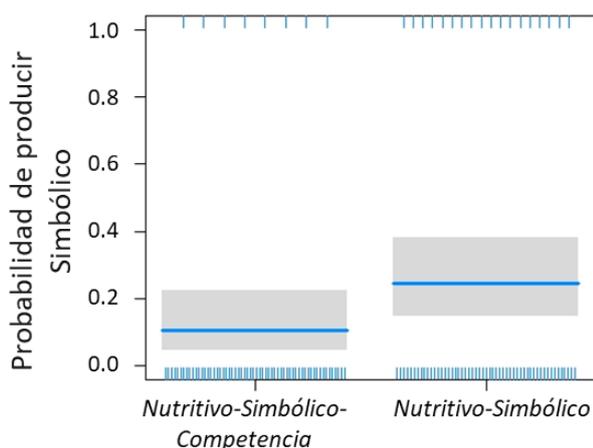


Figura 4. Probabilidad de producir regalo simbólico en relación al grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*).

En cuanto a los comportamientos relacionados a la inversión en la producción del regalo nupcial, la duración del cortejo fue afectada por el tamaño del macho y su interacción con el grupo (*Nutritivo-Simbólico / Nutritivo-Simbólico-Competencia*), y el modelo seleccionado no incluyó el tipo de regalo (Tabla 4). En el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* los machos de mayor tamaño tuvieron una duración de cortejo menor que los pequeños, mientras que lo opuesto ocurrió en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, donde los machos pequeños tuvieron menor duración de cortejo (Figura 5).

La latencia de envolver fue afectada por el tipo de regalo (Simbólico/Nutritivo) y su interacción con el grupo, y el modelo seleccionado no incluyó el tamaño del macho (Tabla 4). En ambos grupos los machos que agarraron mosca demoraron más tiempo en comenzar a envolver en comparación con los machos que agarraron exoesqueleto. Los machos que agarraron exoesqueleto en el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* demoraron más tiempo en comenzar a envolver que los machos que agarraron exoesqueleto en el *Nutritivo-Simbólico* (Figura 6A).

La duración de la envoltura fue afectada por la interacción entre el tipo de regalo producido y el grupo, y el modelo seleccionado no incluyó el tamaño del macho (Tabla 4). En el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia*, los machos que envolvieron exoesqueletos demoraron menos

que los que envolvieron moscas, mientras que, en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, la envoltura de los exoesqueletos tuvo mayor duración que la de las moscas (Figura 6B).

Tabla 4. Parámetros estimados y p-valores resultantes de Modelos Lineales Generalizados Mixtos con distribución Inorm (Duración de cortejo) y gamma (Latencia de producir regalo y Duración de envoltura) para explicar el efecto del grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*), el tipo de regalo y el tamaño del macho para los comportamientos asociados a la producción del regalo. Los modelos incluyen la identidad del macho como efecto aleatorio (intercepto). Resultados significativos (p-valor ≤ 0.05) se muestran en negrita

Efectos fijos	Duración del cortejo		Latencia de envolver		Duración de la envoltura	
	Estimado	P valor	Estimado	P valor	Estimado	P valor
Intercepto	3.745	<0.001	0.045	<0.001	0.273	<0.001
Grupo Nutritivo-Simbólico	0.025	0.790	-0.001	0.842	0.017	0.652
Tipo de regalo simbólico			0.077	0.026	0.094	0.228
Tamaño del macho (mm)	-0.169	0.040				
Grupo*Tipo de regalo			0.115	0.040	-0.189	0.030
Grupo*Tamaño	0.231	0.022				

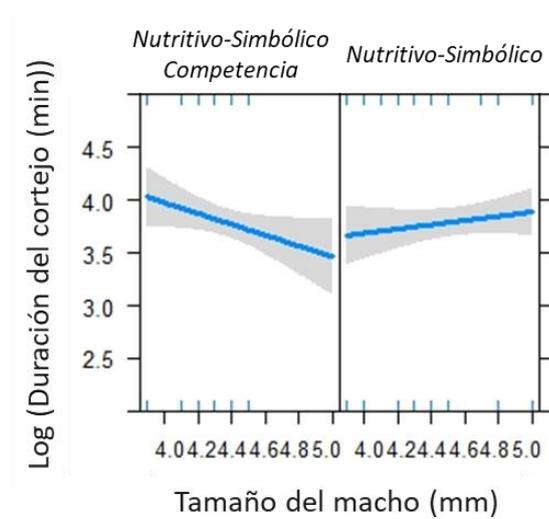


Figura 5. Duración del cortejo en función del tamaño del macho para los grupos *Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*.

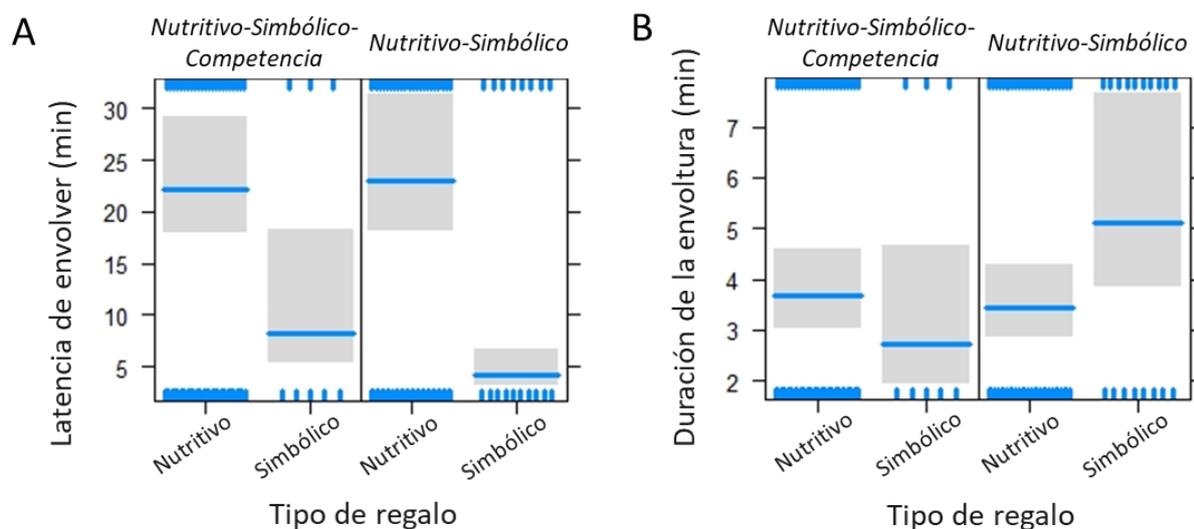


Figura 6. Latencia de envolver un regalo (A), y duración de la envoltura (B), en función del tipo de regalo Nutritivo o Simbólico, para los grupos *Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*.

La latencia de cortejo, la latencia y la acción de agarrar un ítem, la acción de envolver un ítem y la latencia de ofrecer un regalo envuelto no estuvieron influenciadas ni por el grupo (*Nutritivo-Simbólico/Nutritivo-Simbólico-Competencia*), el tipo de regalo (Simbólico/Nutritivo), o el tamaño del macho (Tablas 5 y 6).

Tabla 5. Parámetros estimados y p-valores resultantes de Modelos Lineales Generalizados Mixtos con distribución gamma (Latencia de cortejo y Latencia de agarrar) y binomial (Agarrar Ítem) para explicar el efecto del grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*) y el tamaño del macho. Los modelos incluyen la identidad del macho (ID del macho) como efecto aleatorio.

Efectos fijos	Latencia de cortejo (min)		Latencia de agarrar (min)				Agarrar Ítem	
	Estimado	P valor	Exoesqueleto		Mosca		Estimado	P valor
Intercepto	0,076	<0.001	0,042	<0.001	1,016	<0.001	2,773	<0.001
Grupo Nutritivo-Simbólico					-0,152	0,693		
Tamaño del macho (mm)	-0,002	0,829	-0,007	0,217			-0,332	0,272

Tabla 6. Parámetros estimados y p-valores resultantes de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (con distribución binomial (Producción de regalo), Inorm (Latencia de ofrecer regalo) para explicar el efecto del grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*), el tipo de regalo (Simbólico/Nutritivo) y el tamaño del macho. Los modelos incluyen la identidad del macho (ID del macho) como efecto aleatorio.

Efectos fijos	Envolver ítem		Latencia de ofrecer	
	Estimado	P valor	Estimado	P valor
Intercepto	1,751	<0.001	1,635	<0.001
Tipo de regalo simbólico	1,725	0,105	0,011	0,963

La presencia de un competidor no varía la probabilidad ni de agarrar un ítem ni de envolverlo, pero sí aumenta la proporción de regalos nutritivos (significancia marginal). La presencia de competencia afecta la latencia y la duración de envoltura de los regalos simbólicos, mientras que, en interacción con el tamaño del macho, también afecta la duración del cortejo.

Los GLMMs donde se incluyó el efecto de la demanda energética, mostraron que la latencia de envolver fue el único comportamiento afectado significativamente por la demanda energética en interacción con el tipo de regalo. El modelo seleccionado no incluyó al grupo (Tabla 7). Los machos que produjeron regalos nutritivos con mayores demandas energéticas tuvieron mayor latencia de envoltura, mientras que los machos con regalo simbólico y mayor demanda energética disminuyeron esta latencia (Figura 7). En las tablas 8 y 9 se muestran los resultados de los modelos seleccionados para los restantes comportamientos estudiados, a excepción de los modelos para el tipo de regalo, la duración de envoltura y la probabilidad de envolver, ya que resultaron iguales a los del primer análisis realizado.

Tabla 7. Parámetros estimados y p-valores resultantes de Modelos Lineales Generalizados Mixtos con distribución gamma (Latencia de producir regalo para explicar el efecto del tipo de regalo y la demanda energética del macho para los comportamientos asociados a la producción del regalo. Los modelos incluyen la identidad del macho como efecto aleatorio (intercepto). Resultados significativos (p-valor ≤ 0.05) se muestran en negrita

Latencia de envolver		
Efectos fijos	Estimado	P valor
Intercepto	0.044	<0.001
Tipo de regalo simbólico	0.142	<0.001
Demanda energética	-0.001	0.813
Demanda*Tipo de regalo	0.060	0.024

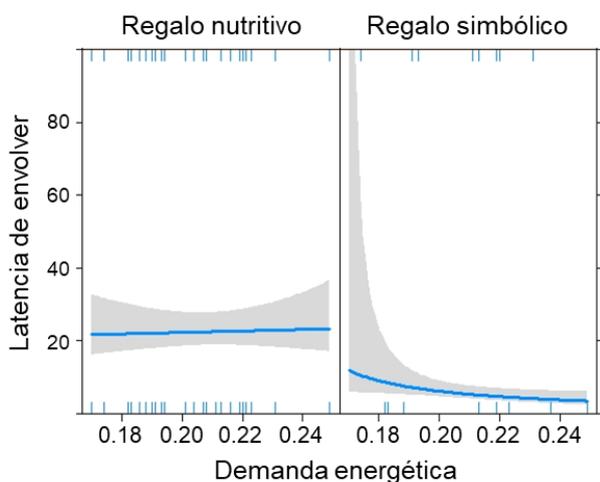


Figura 7. Latencia de envolver un regalo en función de la demanda energética y del tipo de regalo Nutritivo o Simbólico.

Tabla 8. Parámetros estimados y p-valores resultantes de Modelos Lineales Generalizados Mixtos con distribución Inorm (Duración de cortejo) y gamma (Latencia de cortejo y Latencia de agarrar) para explicar el efecto del grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*), el tipo de regalo (Simbólico/Nutritivo) y la demanda energética del macho. Los modelos incluyen la identidad del macho (ID del macho) como efecto aleatorio.

Efectos fijos	Duración del cortejo		Latencia de cortejo (min)		Latencia de agarrar (min)			
	Estimado	P valor	Estimado	P valor	Exoesqueleto	P valor	Mosca	P valor
Intercepto	3.848	<0.001	0.077	<0.001	0.043	<0.001	-0.229	0.918
Demanda energética	-0.268	0.824	-0.004	0.550	-0.008	0.177	5.815	0.596

Tabla 9. Parámetros estimados y p-valores resultantes de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (con distribución binomial (Agarrar ítem) y Inorm (Latencia de ofrecer regalo) para explicar el efecto del grupo (*Nutritivo-Simbólico-Competencia* y *Nutritivo-Simbólico*), el tipo de regalo (Simbólico/Nutritivo) y la demanda energética del macho. Los modelos incluyen la identidad del macho (ID del macho) como efecto aleatorio.

Efectos fijos	Agarrar ítem		Latencia de ofrecer	
	Estimado	P valor	Estimado	P valor
Intercepto	6.061	0.102	3.032	0.003
Demanda energética	-16.082	0.362	-6.881	0.163

3- Consistencia individual en la táctica de apareamiento

Comportamientos asociados a la honestidad del macho.

En el grupo *Simbólico* el 33% de los machos produjo siempre (en las 5 experiencias) un regalo simbólico, y el 5% no produjo regalo en ninguna de las experiencias. El 62% restante de los machos varió entre producir y no producir un regalo, durante las experiencias. La repetitividad para la acción de producir regalo fue baja y se estimó en 0.24 (95% CI = [0.009, 0.624], $p = 0.001$), pero fue un comportamiento altamente realizado por los individuos y por tanto considerado fijo en la población (Chi = 43.56, $p < 0.001$). En relación a la inversión realizada en seda por parte del macho, la repetitividad para la duración total de la envoltura en este grupo se estimó en 0.24 (95% CI = [0.002, 0.452], $p < 0.001$), y para el número de envolturas fue de 0.07 (95% CI = [0.000, 0.200], $p < 0.001$). Ambos comportamientos presentaron variación entre individuos (Anexo 1), considerándolo plástico a nivel individual.

En el grupo *Nutritivo-Simbólico* el 39% de los machos produjo un regalo nutritivo siempre que produjo regalo y el 5% produjo un regalo simbólico siempre que produjo regalo. El 56% restante de los machos varió entre producir un regalo nutritivo y un regalo simbólico durante las experiencias. La repetitividad para la acción de producir regalo en este grupo fue baja, de 0.16 (95% CI = [0.000, 0.365], $p = 0.046$), y fue un comportamiento altamente realizado por todos los individuos y considerado fijo en la población (Chi = 45.43, $p < 0.001$). En relación a la inversión realizada en seda por parte del macho, la repetitividad para la duración total de la envoltura fue de 0.14 (95% CI = [0.000, 0.342], $p = 0.042$), y para el número de envolturas fue de 0.07 (95% CI

= [0.000, 0.267], $p = 0.032$). Ambos comportamientos presentaron variación entre individuos (Anexo 1), considerándolo plástico a nivel individual.

En el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* el 53% de los machos produjo un regalo nutritivo siempre que produjo regalo y no hubo machos que produjeran siempre un regalo simbólico. El 47% restante de los machos varió entre producir un regalo nutritivo y un regalo simbólico durante las experiencias. La repetitividad para la acción de producir un regalo fue baja, de 0.01 (95% CI = [0.000, 0.172], $p = 0.999$), y fue un comportamiento altamente expresado por todos los individuos y considerado fijo en la población ($\chi^2 = 57.15$, $p < 0.001$). En relación a la inversión realizada en seda por parte del macho, la repetitividad para la duración total de la envoltura fue de 0.06 (95% CI = [0.000, 0.268], $p = 0.275$), y para el número de envolturas fue de 0.11 (95% CI = [0.000, 0.262], $p = 0.075$). Ambos comportamientos presentaron variación entre individuos (Anexo 1), considerándolo plástico a nivel individual.

Comportamientos asociados a la actividad del macho.

Los valores de repetitividad estimados para la duración del cortejo, y las latencias de cortejo, de agarrar un ítem, y de envolver el ítem en los tres grupos expresaron repetitividades bajas, clasificadas como pobremente repetitivas ($R < 0.25$) o moderadamente repetitivas ($0.25 < R < 0.50$) (ver tablas 10, 11 y 12) con variación entre individuos (Anexo 2). La latencia de competencia en el grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia* presentó un índice de repetitividad bajo, y una alta similitud entre las varianzas de los individuos, con promedios cercanos a los 20 minutos de latencia (Figura 8), considerándolo relativamente fijo a nivel poblacional.

Tabla 10. Parámetros estimados de repetitividad y p-valores para la acción de envolver un ítem, la duración de cortejo, y las latencias de cortejo, de contacto, de agarrar un ítem, y de envolver, para el grupo *Simbólico*.

Variable	R	SE	IC 95%	P
Latencia de cortejo	0.33	0.101	[0.116, 0.503]	0.001
Latencia de agarrar un ítem	0.29	0.112	[0.061, 0.503]	0.001
Latencia de envolver	0.15	0.104	[0, 0.361]	0.070
Duración de cortejo	0.18	0.112	[0, 0.405]	0.049

Tabla 11. Parámetros estimados de repetitividad y p-valores para la acción de producir un regalo, la duración de cortejo, y las latencias de cortejo, de contacto, de agarrar un ítem, y de envolver, para el grupo *Nutritivo-Simbólico*.

Variable	R	SE	IC 95%	P
Latencia de cortejo	0.23	0.120	[0.020, 0.445]	0.010
Latencia de agarrar un ítem	0.22	0.106	[0.007, 0.417]	0.013
Latencia de envolver	0.08	0.083	[0, 0.290]	0.195
Duración de cortejo	0.16	0.106	[0, 0.388]	0.084

Tabla 12. Parámetros estimados de repetitividad y p-valores para la acción de producir un regalo, la duración de cortejo, y las latencias de competencia, de cortejo, de agarrar un ítem, y de envolver, para el grupo Nutritivo-Simbólico-Competencia.

Variable	R	SE	IC 95%	P
Latencia de competencia	0.00	0.047	[0, 0.158]	1,00
Latencia de cortejo	0.02	0.054	[0, 0.181]	0.471
Latencia de agarrar un ítem	0.25	0.113	[0.016, 0.465]	0.003
Latencia de envolver	0.00	0	[0, 0]	1,00
Duración de cortejo	0.06	0.075	[0, 0.257]	0.275

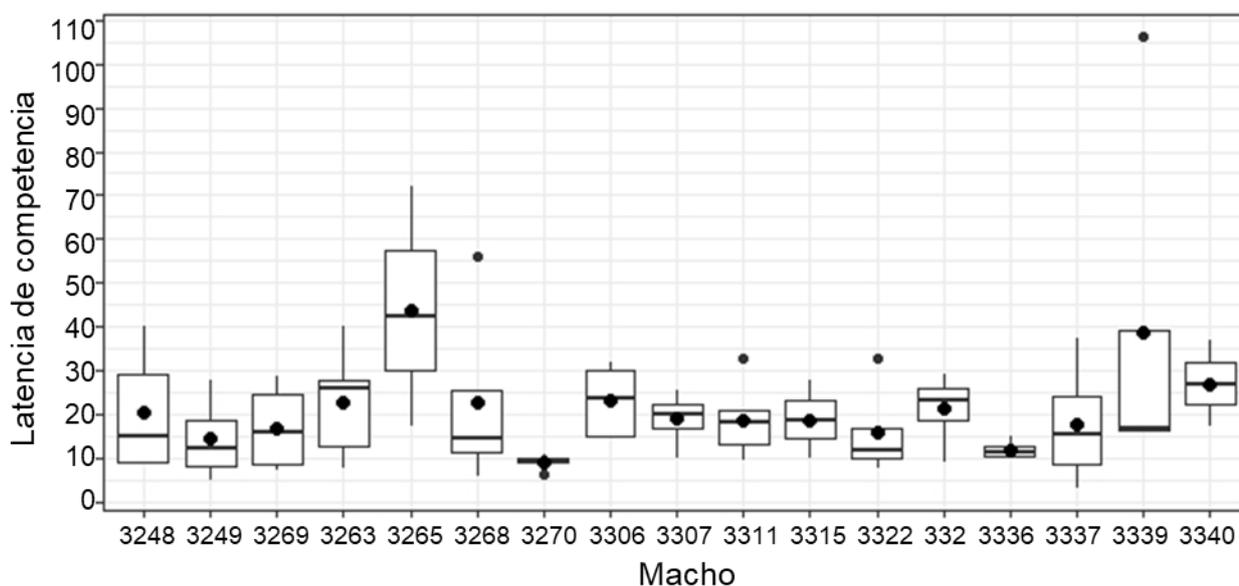


Figura 8. Latencia de competencia para cada macho del grupo *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.

En resumen, no se encontró consistencia individual en las respuestas de los individuos para los comportamientos asociados al cortejo y las tácticas de apareamiento. La acción de envolver un ítem parece ser un comportamiento fijo en la población, al igual que la latencia de competencia. Para el resto de los comportamientos se encontró la existencia de plasticidad en la respuesta de los individuos.

Discusión

A modo general, los resultados indican que los machos de *Paratrechalea ornata* presentan alta plasticidad en la táctica de apareamiento y en los comportamientos asociados al cortejo. Además, la producción de regalos simbólicos y nutritivos es dependiente no sólo del contexto sino también del tamaño del macho. Los regalos nupciales en forma de presa envuelta en seda que presentan las arañas parecen haber surgido independientemente en las familias Trechaleidae y Pisauridae, siendo la táctica ancestral el regalo nutritivo (Albo et al., 2014b, 2017). En este sentido, se ha sugerido que el carácter surge como un aporte nutritivo para las hembras (y, en cierta medida, hacia la descendencia del propio macho), con la posterior

modificación y aparición del regalo simbólico como táctica alternativa (Albo et al., 2011b, 2014b; Toft & Albo, 2015). Las tácticas alternativas de apareamiento se caracterizan por presentar un éxito reproductivo diferencial y dependiente del contexto, además de presentarse en menor proporción dentro de la población, en comparación con la táctica dominante (Taborsky & Brockmann, 2010). De acuerdo al marco teórico, éstas aparecen cuando los recursos (comida/pareja) son limitados y existe alta competencia (Gross, 1996; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). En este escenario, es de esperar que en ausencia de presa la cantidad de regalos simbólicos ofrecidos se incremente, al igual que frente a la presencia de un competidor (Brockmann et al., 2008). Además, dado que el regalo nupcial es un carácter que conecta las capacidades de depredación y captura del macho con sus capacidades reproductivas, se esperaba encontrar que la decisión en la táctica de apareamiento estuviera también modelada por características del propio individuo.

Los resultados muestran que en ausencia de una presa la producción de un regalo simbólico se ve favorecida como una táctica alternativa en *P. ornata*, en acuerdo con el marco teórico (Gross, 1996; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). En esta especie existe fuerte presión de selección sexual sobre el comportamiento de producir un regalo dado que aquellos machos que no ofrecen regalo nupcial, en general, ven reducidas sus oportunidades de cópula (Albo & Costa, 2010). Esto lleva a los machos a envolver en seda objetos no nutritivos generando regalos simbólicos en ausencia de presas. De hecho, en otra especie de araña donadora de regalo nupcial se ha comprobado que la producción de un regalo simbólico es una forma de minimizar el costo que conlleva el contenido del regalo, aumentando el éxito de cópula, a pesar de disminuir el éxito frente a la competencia espermática (Albo et al., 2011b).

Contrario a lo esperado, los machos de *P. ornata* no recurrieron al regalo simbólico como táctica alternativa frente a la competencia pre-copulatoria, si no que la táctica favorecida en esta condición parece ser el regalo nutritivo (probabilidad marginal). Estos resultados contrastan con la hipótesis propuesta en este trabajo, que establece que las tácticas alternativas de apareamiento emergen bajo intensa competencia por pareja, o al menos esto no sucedería cuando hay disponibilidad de recursos alimenticios con los que producir un regalo nupcial nutritivo. Estudios en poblaciones naturales de *P. ornata* correlacionan la inestabilidad ambiental (en temperatura y precipitaciones) con una alta proporción de regalos simbólicos (Albo et al., 2016; Franco-Trecu et al., 2017; Pavón-Peláez et al., 2017a; b). Estos resultados apoyan la idea de que en este tipo de ambientes la acción de la selección sexual es débil (Candolin et al., 2007). De hecho, las hembras de esta especie aceptan la cópula con ambos tipos de regalo con similar frecuencia (Albo et al., 2014a). Esta relajación de las presiones selectivas sobre la táctica favorecería que la competencia por el acceso a las cópulas no afecte la frecuencia de las diferentes tácticas. Por otro lado, se conoce que la competencia post-copulatoria puede ocasionar el aumento en la inversión de los machos en sus caracteres reproductivos. En sistemas poligínicos como ciertas especies de peces, la demanda de esperma es alta, pero aun

así frente a la competencia post-copulatoria los machos aumentan su inversión en la misma (Fitzpatrick et al., 2016; Mccullough et al., 2018). En *P. ornata*, el regalo nutritivo aumenta la fecundidad de las hembras (Pandulli-Alonso et al., 2017) y se ha evidenciado la posibilidad de que éstas sesguen el almacenamiento de espermatozoides a favor de los machos con este tipo de regalo (Albo & Peretti, 2015). Por lo tanto, el aumento en la proporción de regalos nutritivos en presencia de un competidor se podría interpretar como una inversión a favor de asegurar la paternidad, aumentando la fecundidad de la hembra y beneficiando la descendencia, dado el efecto de la competencia post-copulatoria. Bajo este escenario, sería adecuado estudiar la paternidad asociada a ambos tipos de regalos con el fin de identificar el éxito reproductivo de los machos.

Además de la tendencia generada por la competencia sobre el tipo de táctica empleada, se evidenciaron efectos significativos sobre la inversión en tiempos asociados al cortejo de los machos. Primero, en ausencia de competidor los machos que realizan regalos simbólicos invierten más tiempo y seda en la envoltura. En *P. ornata* la seda blanca beneficia a los machos aumentando la atracción de las hembras (Trillo et al., 2014), por lo que los machos que producen regalos con mayor cantidad de seda (necesarias para adquirir el color blanco) serán más exitosos en el acceso a cópulas. Se ha propuesto además, que la envoltura en seda favorece el engaño al enmascarar el contenido del regalo (Ghislandi et al., 2017). Por ende, invertir tiempo y seda en el regalo simbólico en ausencia de competidor, puede estar favoreciendo la aceptación de la hembra. Sin embargo, en presencia de un macho competidor, parece primar la velocidad para llegar antes a la hembra, y por tanto esta inversión extra en seda para el regalo simbólico se reduce. Segundo, se conoce que la inversión de tiempo en el cortejo representa costos para los machos que están asociados a la búsqueda de la hembra, la vibración de patas y palpos y la producción del regalo (Macedo-Rego et al., 2016). Se ha reportado en arañas con regalo nupcial que la condición corporal del macho afecta positivamente la inversión en el regalo (Macedo-Rego et al., 2016; Prokop & Semelbauer, 2017). Esto podría sugerir que la inversión en el tiempo del cortejo se encuentre también determinada por la condición del macho, y dado que en este diseño todos los machos fueron alimentados por igual, la condición podría reflejarse principalmente en el tamaño de los individuos. Esto podría explicar que en ausencia de competencia la inversión en cortejos de larga duración sea un costo que afrontan principalmente los machos de tamaños grandes. Mientras que en presencia de un competidor los machos grandes disminuyen el tiempo de cortejo, posiblemente porque la condición corporal se relaciona positivamente con el acceso a cópulas (Albo et al., 2014a). En acuerdo con la literatura, estos resultados muestran que el tamaño del macho en interacción con el ambiente determina la inversión del macho en el cortejo (Brockmann, 2001). Tercero, contrariamente a lo observado hasta ahora, la presencia de un macho competidor se relacionó con un aumento en la latencia de envoltura de los regalos simbólicos. Estos machos en lugar de priorizar la velocidad podrían estar demorando el comienzo de la envoltura por dedicarse a buscar otro ítem de mejor calidad.

Pero el diseño experimental de este trabajo determinó que, una vez agarrado un exoesqueleto, cesaba el ofrecimiento de mosca. La mayor latencia de envoltura de las moscas comparada con la de los exoesqueletos probablemente se haya debido a que los machos pueden dedicar tiempo en comer parte de la presa previo a comenzar a envolverla. En presencia de un competidor, esperaríamos que aceleraran el inicio de la envoltura y ofrecieran la presa entera en menos tiempo. Sin embargo, no hubo un efecto de la competencia sobre esta latencia.

Además, en este trabajo se encontró un efecto del tamaño del macho sobre la elección de agarrar una presa o un ítem no nutritivo. En ausencia de una presa los machos pequeños tuvieron menor probabilidad de agarrar un ítem, al igual que los machos grandes en presencia de una presa. Sin embargo, debido a la asignación azarosa de los machos a los diferentes tratamientos, se detectaron diferencias en el tamaño de los machos entre ambos grupos. Esto determinó la ausencia de machos grandes en el grupo *Simbólico* y de machos pequeños en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, por lo que no es posible realizar la correcta comparación. A pesar de esto, lo que se observa es que los machos de tamaños intermedios tienden a agarrar un ítem tanto en presencia como en ausencia de presa. En el caso de los machos pequeños que quedaron en el grupo *Simbólico*, quizás la ausencia de presa sea una limitante para un cortejo eficaz, mientras que las buenas condiciones de los machos grandes en el grupo *Nutritivo-Simbólico* permitan que no inviertan en regalo a pesar de tener la posibilidad de producir tanto regalos nutritivos como simbólicos. Por otro lado, en relación al peso de los individuos, las diferencias en demandas energéticas podrían ocasionar diferencias en su percepción del ambiente, modificando sus comportamientos (Macedo-Rego et al., 2016). Sin embargo, la demanda energética no tuvo efectos significativos en la táctica, ni en los comportamientos asociados al cortejo. La única variable afectada fue la latencia de envolver. Los machos que agarran una presa viva, y tienen demandas energéticas altas, demoran el comienzo de la envoltura, posiblemente para alimentarse de la presa. Esto puede deberse a que percibieron un ambiente más estresante. En cambio, los machos que agarran un exoesqueleto disminuyen la latencia de envoltura, y no varía con respecto a la demanda energética. El elevado intervalo de confianza para las menores demandas es debido a la falta de individuos que expresen esos valores de demandas en el grupo *Simbólico*. En cuanto al efecto de la demanda energética en la probabilidad de agarrar un ítem en ausencia o presencia de presa, debido a las diferencias encontradas en las demandas entre grupos, no es posible obtener conclusiones claras. Sin embargo, los patrones opuestos entre grupos podrían indicar la importancia de la percepción del ambiente por parte del macho. En el grupo *Simbólico*, los machos con demandas energéticas menores y que por tanto percibieron el ambiente de mejor manera posiblemente prefieran agarrar un ítem nutritivo en vez de uno simbólico, pero al no contar con el primero, disminuye la probabilidad de agarrar. Mientras que, en el grupo *Nutritivo-Simbólico*, los machos con demandas mayores, que perciben un ambiente menos favorable, podrían estar evitando ambos tipos de regalo con el fin de evadir la inversión en su envoltura.

Finalmente, dado que en general las hembras seleccionan machos que ofrecen regalo (Albo & Costa, 2010), tanto el comportamiento de producir un regalo como los comportamientos de captura, se encuentran estrechamente relacionados, y bajo fuerte presión selectiva. Por tanto, se esperaba que la relación entre los comportamientos que hacen al macho un buen cazador y los comportamientos de cortejo tomara forma de un síndrome comportamental (Sih et al., 2004; Dall et al., 2012; Wolf & Weissing, 2012). De esta forma, los machos más activos ofrecerían regalos nutritivos en mayor frecuencia (honestos), mientras que los menos activos ofrecerían regalos simbólicos en mayor proporción. En este contexto, se esperaba que los individuos presentaran algunos comportamientos de forma consistente, empleando la misma táctica en todas sus experiencias y que variara entre individuos. En cambio, la baja repetitividad encontrada en la táctica de apareamiento empleada por los machos indica que la misma es un comportamiento plástico, posiblemente asociada a variables extrínsecas. No obstante, un índice de repetitividad bajo puede indicar también que dicho comportamiento se encuentra fijo en la población, y que por tanto, más allá de que el individuo sea consistente en su actuar, no se diferencie de los demás. De hecho, el bajo índice de repetitividad encontrado para la acción de envolver un ítem se corresponde con su alta probabilidad de ocurrencia, indicando que es un comportamiento fijo para todos los machos, ya que representa la posibilidad de reproducirse (Albo & Costa, 2010; Trillo et al., 2014). En un mismo sentido, ocurrió que la latencia de competencia varió poco entre individuos, indicando posiblemente que el tiempo que demoran en interactuar con un macho próximo también se encuentra relativamente fijo en la población. A pesar de estos casos en particular, el resto de los comportamientos asociados al cortejo que fueron estudiados indicaron la existencia de plasticidad individual. La alta variación en las condiciones ambientales que experimentan los individuos de esta especie (Albo et al., n.d.) favorece los rasgos flexibles que incrementen el éxito reproductivo acorde con las condiciones (Via & Lande, 1985; Montiglio et al., 2018).

El estudio de la plasticidad fenotípica y su rol ecológico y evolutivo es un campo altamente productivo y con bases fuertes que permite el planteo de nuevas e interesantes preguntas (Pigliucci, 2001, 2005). En el caso de *P. ornata*, los recursos alimenticios se encuentran agrupados, y en algunas ocasiones son efímeros (blooms de insectos en cursos de agua), por lo que ser más activo y audaz podría considerarse el síndrome más exitoso. De hecho, la interacción entre la plasticidad del individuo y el contexto social en el que se encuentra puede determinar la personalidad que exprese el mismo. Individuos de personalidad tímida cuando se encuentran aislados pueden volverse más audaces que cuando se encuentran entre co-específicos (Belgrad & Griffen, 2017). Por lo tanto, a pesar de la plasticidad encontrada en los comportamientos asociados al cortejo de los machos de *P. ornata*, no se puede descartar una posible asociación entre el éxito en obtener recursos y la inversión en la reproducción (Montiglio et al., 2018). A través de la exposición repetida y consecutiva de los machos fue posible evaluar la consistencia individual (repetitividad) en varios comportamientos como una primera

aproximación al tema, ya que la consistencia individual constituye uno de los requisitos fundamentales para considerar la presencia de un síndrome comportamental (Sih et al., 2004; Wolf & Weissing, 2012). Sin embargo, aquí se evaluaron comportamientos de cortejo del macho, y la identificación de síndromes comportamentales requiere evaluar distintos comportamientos, estudiados en diferentes contextos.

En conclusión, los resultados de este trabajo presentan al regalo nupcial en *P. ornata* como una estrategia condicional, con dos tácticas de apareamiento asociadas al contexto en el que se encuentra el macho, así como a su tamaño. Estos hallazgos junto con el alto porcentaje (mayor a 50%) de regalos simbólicos encontrado en las poblaciones naturales (Albo et al., 2016; Franco-Trecu et al., 2017) revelan que la táctica del regalo simbólico en esta especie no se corresponde con el marco teórico y la definición de las tácticas alternativas de apareamiento en el reino animal (Smith & Price, 1973; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996; Brockmann et al., 2008). Futuros estudios enfocados en el éxito reproductivo de los machos según el tipo de regalo en diferentes poblaciones son necesarios y brindarán nueva información sobre los procesos evolutivos que han modelado los comportamientos reproductivos en esta especie

Perspectivas

A partir de este trabajo surgen diversas formas de profundizar el enfoque y el conocimiento acerca del modelo de estudio y las tácticas de apareamiento que el mismo presenta. A modo de obtener resultados más completos, podría evaluarse el efecto de la percepción del medio por parte del macho (en tanto a disponibilidad de recursos y competencia), a lo largo de un período más prolongado (semanas) previo al momento del cortejo. La condición corporal de los machos es un factor determinante de su inversión en la reproducción, por lo que futuros trabajos podrían enfocarse en corroborar el rol del tamaño corporal y de la condición de los machos a través de evaluar su desempeño en el cortejo entre distintos tratamientos de alimentación y mantenimiento. Además, en este trabajo se discute sobre el posible efecto de la competencia post-copulatoria (espermática), el cual podría evaluarse de manera experimental mediante la exposición de machos a hembras ya copuladas.

Por último, las conclusiones de este trabajo presentan un marco ideal para estudiar los factores ecológicos que favorecen la evolución de la plasticidad fenotípica en este modelo. A nivel poblacional pueden evaluarse las distintas condiciones locales y los distintos grados de plasticidad que podrían tener asociadas. Mediante experimentos de trasplante recíproco es posible estudiar el efecto de las condiciones ambientales sobre la expresión de las distintas frecuencias en las tácticas de apareamiento en las poblaciones de esta araña. A nivel individual, podría evaluarse si un mismo macho varía el tipo de regalo producido de acuerdo con el contexto inmediato exponiéndolo repetidamente a situaciones de cortejo, y variando la condición en la que se lo expone (disponibilidad de presas o competencia).

Bibliografía

- ALBO MJ, L BIDEGARAY-BATISTA, J BECHSGAARD, EL CRUZ DA SILVA, T BILDE & F PÉREZ-MILES. 2017. Molecular Phylogenetic Analyses Show that Trechaleidae and Lycosidae are Sister Groups. *Arachnology* 17:169–176.
- ALBO MJ, LE COSTA-SCHMIDT & FG COSTA. 2009. To feed or to wrap? Female silk cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal of Zoology* 277:284–290.
- ALBO MJ & FG COSTA. 2010. Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour* 79:1031–1036.
- ALBO MJ, V FRANCO-TRECU, FJ WOJCIECHOWSKI, S TOFT & T BILDE. 2019. Maintenance of deceptive gifts in a natural spider population: ecological and demographic factors. *Behavioral Ecology*:1–8.
- ALBO MJ, V MELO-GONZÁLEZ, M CARBALLO, F BALDENEGRO, MC TRILLO & FG COSTA [online]. 2014a. Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. *Animal Behaviour* 92:25–31. Elsevier Ltd.
- ALBO MJ, C PAVÓN-PELÁEZ, V FRANCO-TRECCU & DE NAYA. no date. Climatic variation and environmental predictability determine the evolution of deceptive nuptial gifts (en preparación).
- ALBO MJ, C PAVÓN-PELÁEZ, V FRANCO-TRECU, S TOFT & T BILDE. 2016. How ecological conditions affect worthless gifts probability in spiders? P. in: 16th International Behavioral Ecology Congress.
- ALBO MJ & A V. PERETTI. 2015. Worthless and nutritive nuptial gifts: mating duration, sperm stored and potential female decisions in spiders. *PLoS ONE* 10:1–15.
- ALBO MJ, S TOFT & T BILDE. 2011a. Condition dependence of male nuptial gift construction in the spider *Pisaura mirabilis* (Pisauridae). *Journal of Ethology* 29:473–479.
- ALBO MJ, S TOFT & T BILDE. 2014b. Sexual Selection, Ecology, and Evolution of Nuptial Gifts in Spiders. Pp. 183–200, in: *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*. ACADEMIC PRESS.
- ALBO MJ, G WINTHER, C TUNI, S TOFT & T BILDE [online]. 2011b. Worthless donations: Male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. *BMC Evolutionary Biology* 11:329. BioMed Central Ltd.
- BELGRAD BA & BD GRIFFEN. 2017. Habitat quality mediates personality through differences in social context. *Oecologia* 184:431–440. Springer Berlin Heidelberg.
- BRISTOWE WS. 1958. *The World of Spiders*. P. in.: Collins, London.
- BROCKMANN HJ. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior* 30:1–51.
- BROCKMANN HJ, RF OLIVEIRA & M TABORSKY. 2008. Integrating mechanisms and function:

Prospects for future research. Pp. 471–489, in: *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach* (RF Oliveira, M Taborsky & HJ Brockmann, eds.). Cambridge University Press.

- BURNHAM KP & DR ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference. P. in.: CANDOLIN U, T SALESTO & M EVERS. 2007. Changed environmental conditions weaken sexual selection in sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology* 20:233–239.
- CARICO JE [online]. 2005. Descriptions of Two New Spider Genera of Trechaleidae (Araneae, Lycosoidea) From South America. *Journal of Arachnology* 33:797–812.
- CORE TEAM R [online]. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.r-project.org/>>.
- COSTA-SCHMIDT LE, JE CARICO & AM DE ARAÚJO. 2008. Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, *Paratrechalea*). *Naturwissenschaften* 95:731–739.
- DALL SRX, AM BELL, DI BOLNICK & FLW RATNIEKS. 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters* 15:1189–1198.
- DELIGNETTE-MULLER ML & C DUTANG. 2015. fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software* 64:1–34.
- DINGEMANSE NJ & M WOLF [online]. 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3947–3958.
- ENGELS S & KP SAUER. 2006. Resource-dependent nuptial feeding in *Panorpa vulgaris*: An honest signal for male quality. *Behavioral Ecology* 17:628–632.
- FITZPATRICK JL, DJD EARN, C BUCKING, PM CRAIG, S NADELLA, CM WOOD, et al. 2016. Postcopulatory consequences of female mate choice in a fish with alternative reproductive tactics. *Behavioral Ecology* 27.
- FRANCO-TRECU V, D NAYA, C PAVÓN-PELÁEZ, M COLINA & MJ ALBO. 2017. Factores ecológicos afectan las tácticas alternativas de apareamiento en una araña con regalo nupcial. P. in: LX Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Chile, XXIV Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile.
- GHISLANDI PG, M BEYER, P VELADO & C TUNI. 2017. Silk wrapping of nuptial gifts aids cheating behaviour in male spiders. *Behavioral Ecology*.
- GILLOOLY JF, JH BROWN, GB WEST, VM SAVAGE & EL CHARNOV. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248–2251.
- GROSS MR [online]. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution* 11:92–98.
- HALL MD, LF BUSSIÈRE & R BROOKS. 2009. Diet-dependent female evolution influences male lifespan in a nuptial feeding insect. *Journal of Evolutionary Biology* 22:873–881.
- HENDRICKX F, B VANTHOURNOUT & M TABORSKY. 2015. Selection for costly sexual traits

- results in a vacant mating niche and male dimorphism. *Evolution* 69:2105–2117.
- JIA Z, Z JIANG & SK SAKALUK. 2000. Nutritional condition influences investment by male katydids in nuptial food gifts. *Ecological Entomology* 25:115–118.
- KISDI É, G MESZÉNA & L PÁSZTOR [online]. 1998. Individual optimization: Mechanisms shaping the optimal reaction norm. *Evolutionary Ecology* 12:211–221. Kluwer Academic Publishers.
- KLEIN AL, MC TRILLO & MJ ALBO [online]. 2012. Sexual receptivity varies according to female age in a Neotropical nuptial gift-giving spider. *Journal of Arachnology* 40:138–140.
- KVARNEMO C & I AHNESJÖ. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution* 11:404–408.
- LEBAS NR & LR HOCKMAN. 2005. An Invasion of Cheats: The Evolution of Worthless Nuptial Gifts. *Current Biology* 15:64–67.
- LEWIS SM, K VAHED, JM KOENE, L ENGQVIST, LF BUSSIÈRE, JC PERRY, et al. 2014. Emerging issues in the evolution of animal nuptial gifts. *Biology Letters* 10.
- MACEDO-REGO RC, LE COSTA-SCHMIDT, ESA SANTOS & G MACHADO [online]. 2016. Negative effects of prolonged dietary restriction on male mating effort: Nuptial gifts as honest indicators of long-term male condition. *Scientific Reports* 6:1–8. Nature Publishing Group.
- MCCULLOUGH EL, BA BUZATTO & LW SIMMONS. 2018. Population density mediates the interaction between pre- and postmating sexual selection. *Evolution*.
- MONTIGLIO PO, M DAMMHAHN, G DUBUC MESSIER & D RÉALE. 2018. The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72.
- NAKAGAWA S & H SCHIELZETH. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists. *Biological Reviews* 85:935–956.
- NEFF BD & EI SVENSSON. 2013. Polyandry and alternative mating tactics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 368:20120045.
- PANDULLI-ALONSO I, A QUAGLIA & MJ ALBO. 2017. Females of a gift-giving spider do not trade sex for food gifts: A consequence of male deception? *BMC Evolutionary Biology* 17:1–8. *BMC Evolutionary Biology*.
- PAVÓN-PELÁEZ C, M COLINA, V FRANCO-TRECU, D NAYA, C KRUK & MJ ALBO. 2017a. El ambiente ripario y su influencia sobre comportamiento reproductivo en arañas. P. in: I Jornadas científicas Profesor Clemente Estable.
- PAVÓN-PELÁEZ C, V FRANCO-TRECU & MJ ALBO. 2017b. Mantenimiento de tácticas alternativas de apareamiento en una araña con regalo nupcial. P. in: V Congreso Latinoamericano de Aracnología.
- PIGLIUCCI M. 2001. Phenotypic plasticity. Pp. 58–69, in: *Evolutionary Ecology. Concepts and case studies* (CW Fox, DA Roff & DJ Fairbairn, eds.). Oxford University Press.
- PIGLIUCCI M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in*

Ecology & Evolution 20:481–486.

- PINHEIRO JC & DM BATES. 2000. Nonlinear mixed-effects models : Basic concepts and motivating examples. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*:273–304.
- PRESTON-MAFHAM KG [online]. 1999. Courtship and mating in *Empis* (*Xanthempis*) *trigramma* Meig., *E. tessellata* F., and *E. (Polyblepharis) opaca* F. (Diptera: Empididae) and the possible implication of “cheating” behavior. *Journal of Zoology* 247:239–246.
- PROKOP P & M SEMELBAUER [online]. 2017. Biometrical and behavioural associations with offering nuptial gifts by males in the spider *Pisaura mirabilis*. *Animal Behaviour* 129:189–196. Elsevier Ltd.
- RÉALE D, SM READER, D SOL, PT MCDUGALL & NJ DINGEMANSE. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291–318.
- SIH A, A BELL & JC JOHNSON. 2004. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19:372–378.
- SMITH JM & GR PRICE. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15–18.
- STALHANDSKE P. 2001. Male and female reproductive strategies in the nursery web spider *Pisaura mirabilis*.
- TABORSKY M & H BROCKMANN [online]. 2010. Alternative reproductive tactics and life history phenotypes. *Animal behaviour: evolution and ...*:537–586.
- TOFT S & MJ ALBO. 2015. Optimal numbers of matings: the conditional balance between benefits and costs of mating for females of a nuptial gift-giving spider. *Journal of Evolutionary Biology* 28:457–467.
- TRILLO MC, V MELO-GONZÁLEZ & MJ ALBO. 2014. Silk wrapping of nuptial gifts as visual signal for female attraction in a crepuscular spider. *Naturwissenschaften* 101:123–130.
- VAHED K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews* 73:43–78.
- VIA S & R LANDE. 1985. Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evolution* 39:505.
- WEDELL N & MG RITCHIE. 2004. Male age, mating status and nuptial gift quality in a bushcricket. *Animal Behaviour* 67:1059–1065.
- WOLF M & FJ WEISSING [online]. 2012. Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 27:452–461. Elsevier Ltd.

Anexo 1

Representaciones gráficas de los comportamientos asociados a la honestidad del macho.

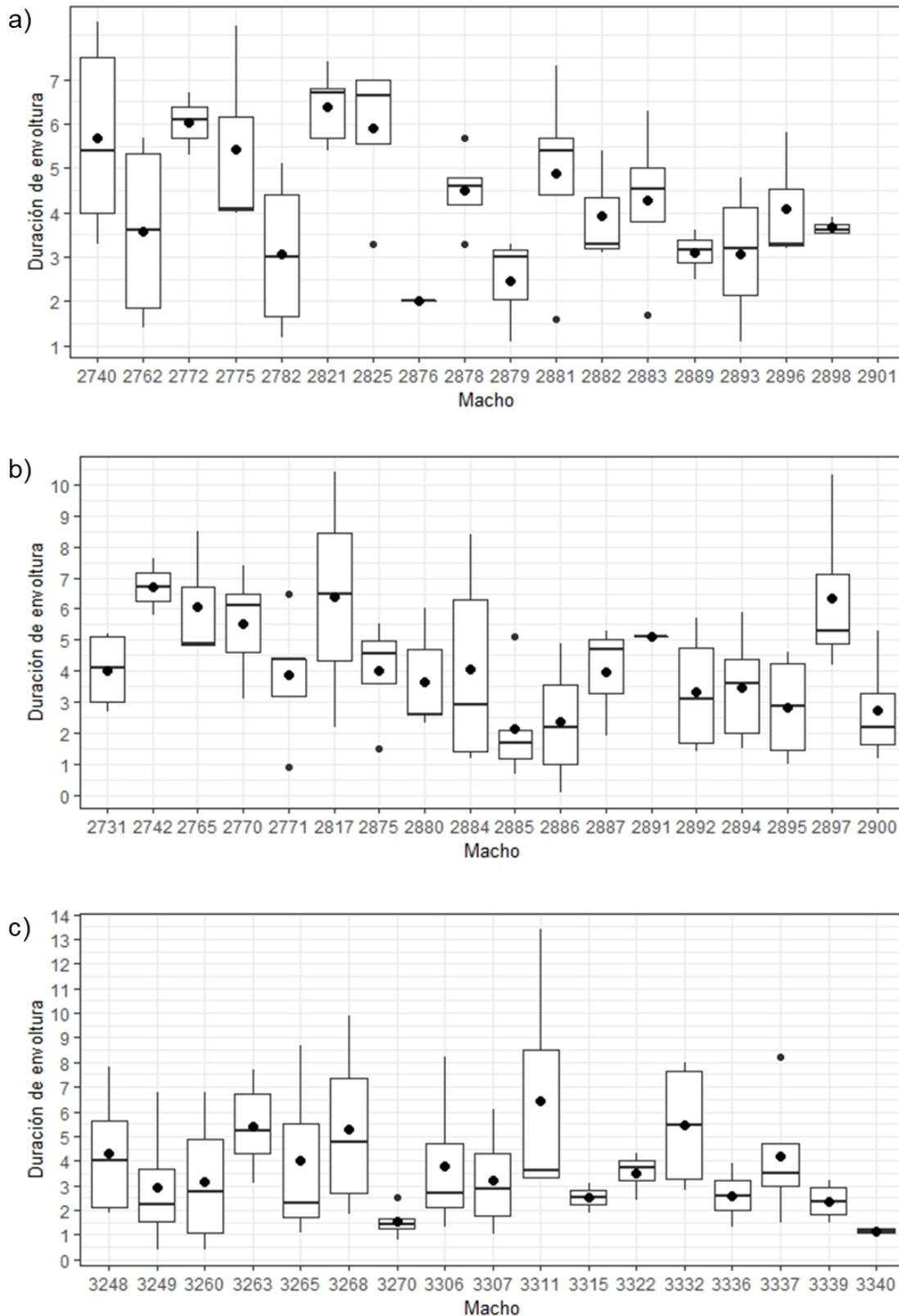


Figura 1. Duración de envoltura para cada macho del grupo a) *Simbólico*, b) *Nutritivo-Simbólico*, c) *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.

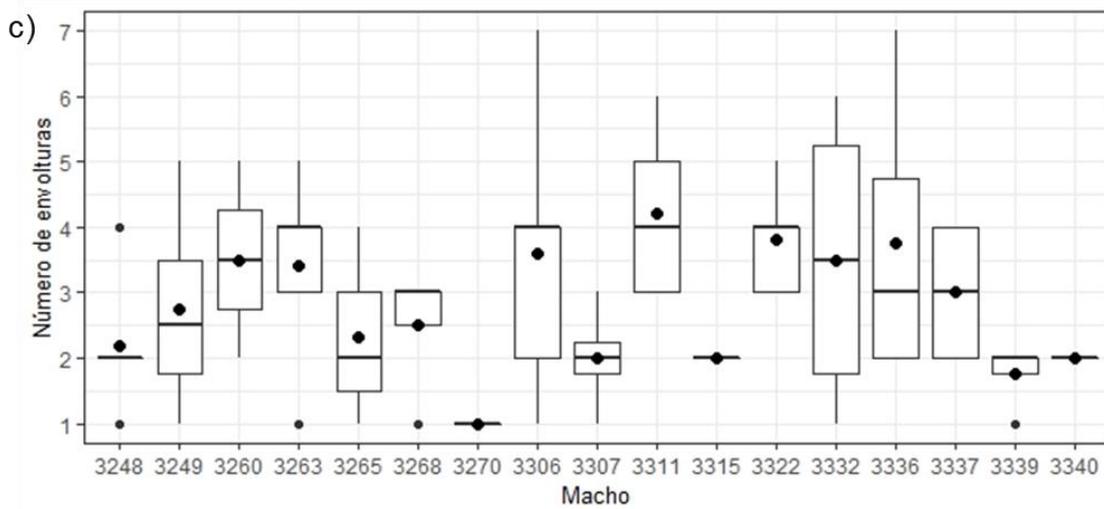
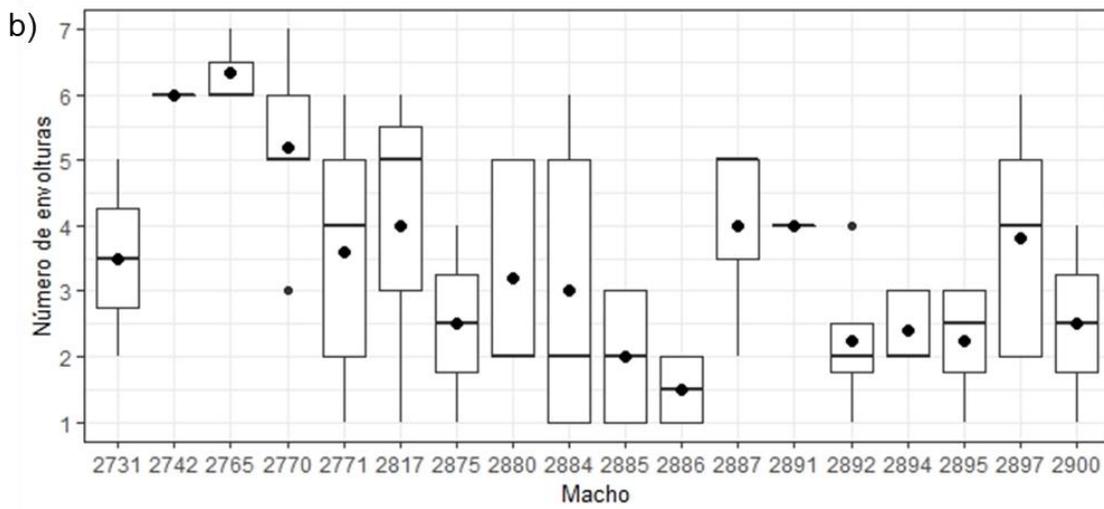
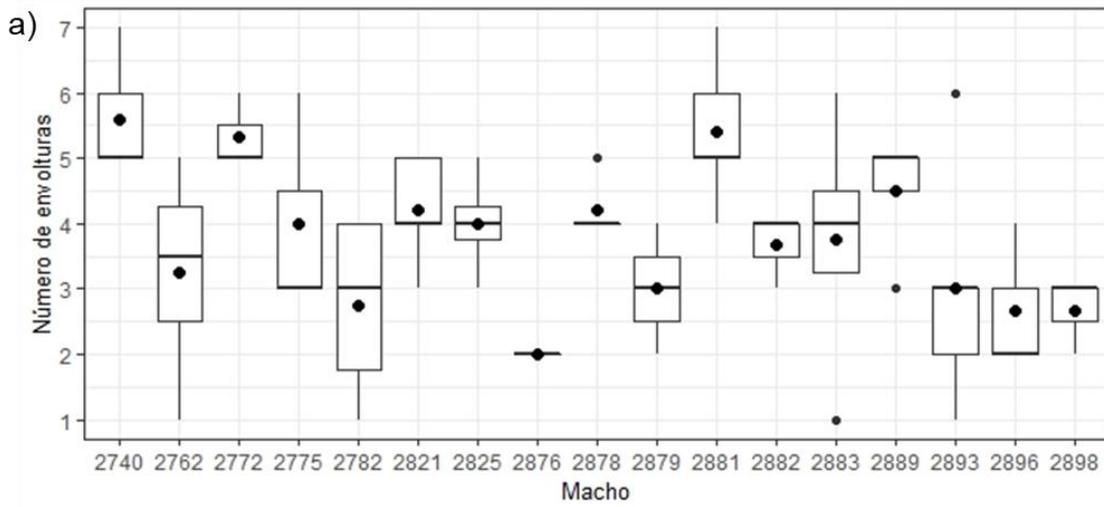


Figura 2. Número de envolturas para cada macho del grupo a) *Simbólico*, b) *Nutritivo-Simbólico*, c) *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.

Anexo 2

Representaciones gráficas de los comportamientos asociados a la actividad del macho.

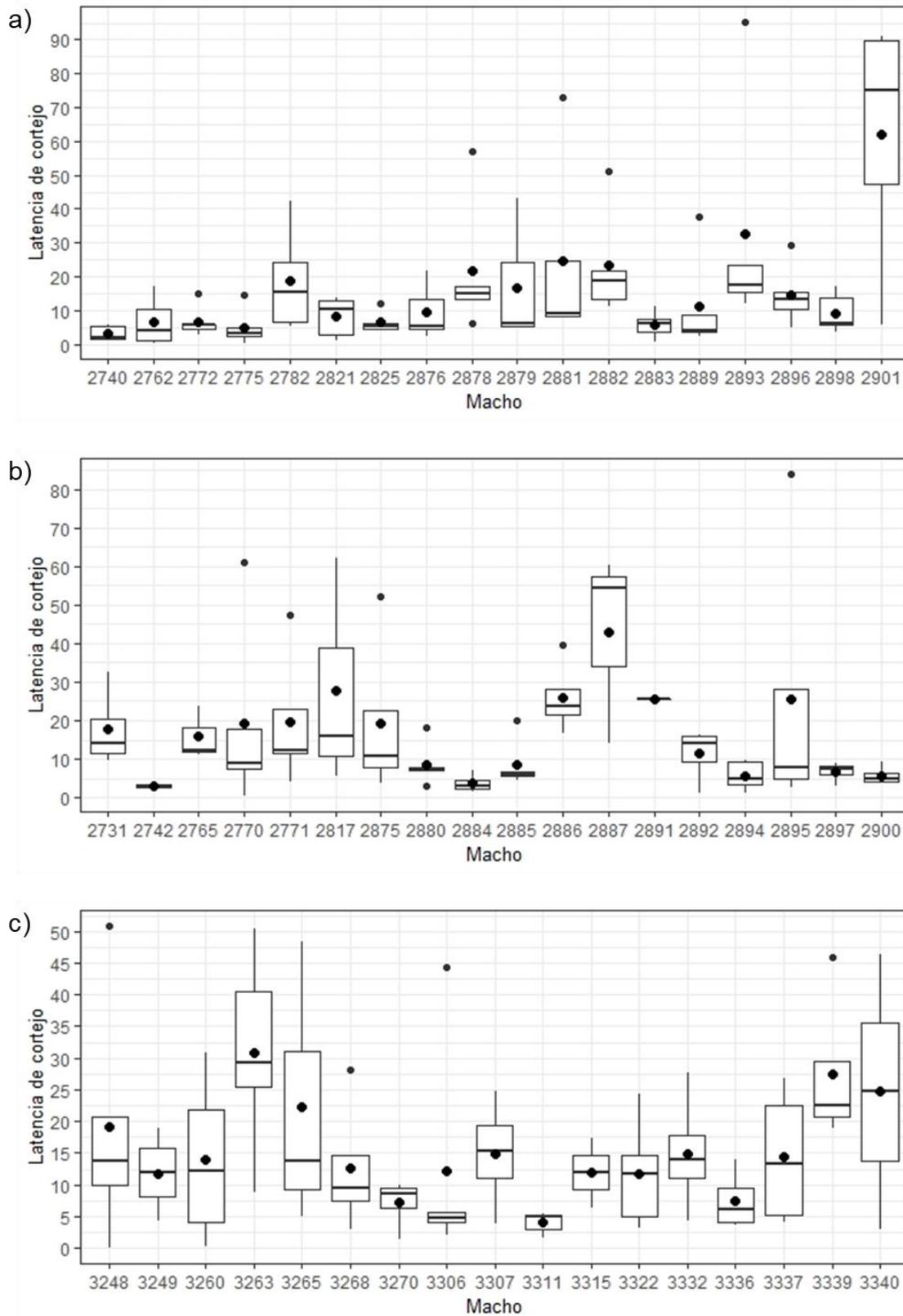


Figura 1. Latencia de cortejo para cada macho del grupo a) *Simbólico*, b) *Nutritivo-Simbólico*, c) *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.

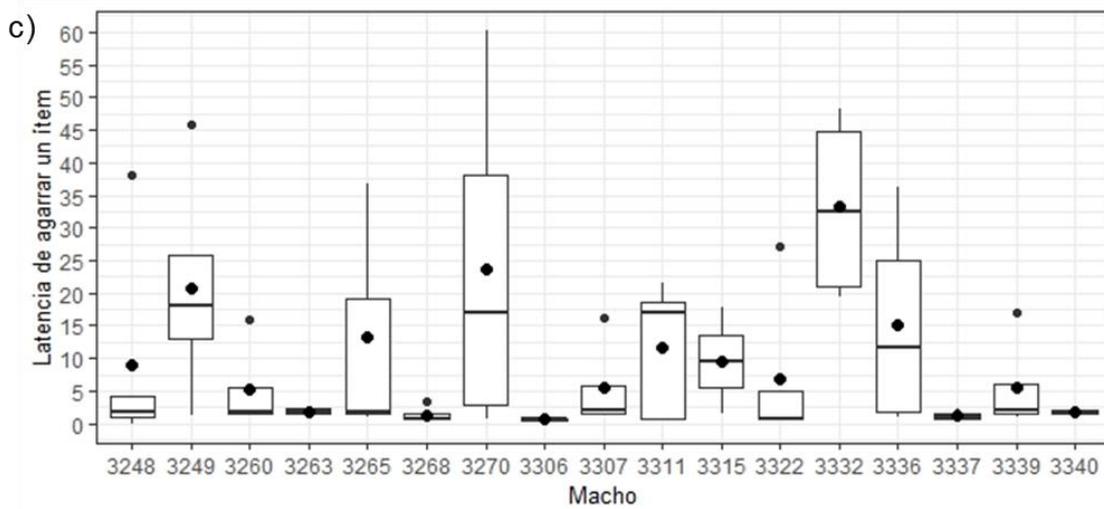
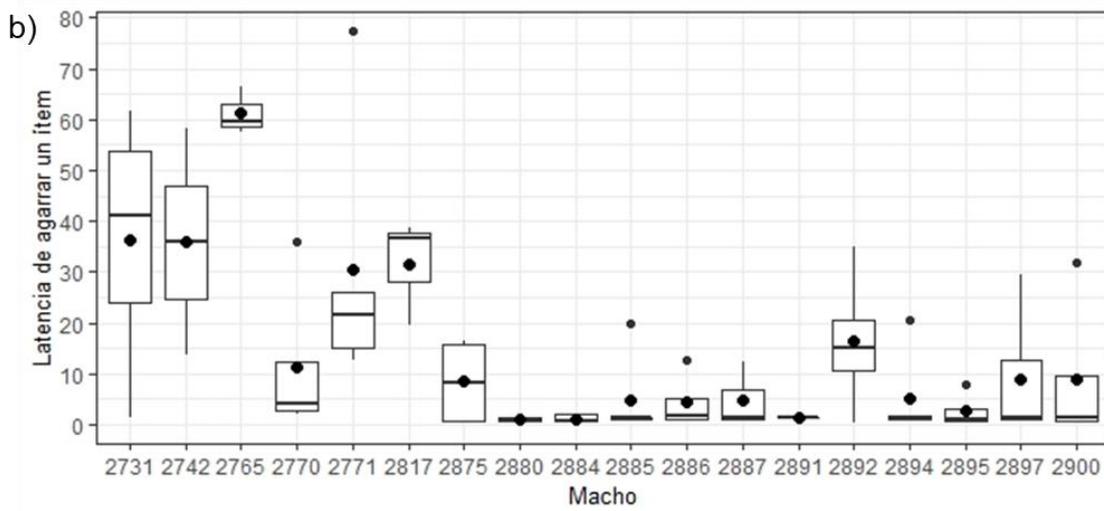
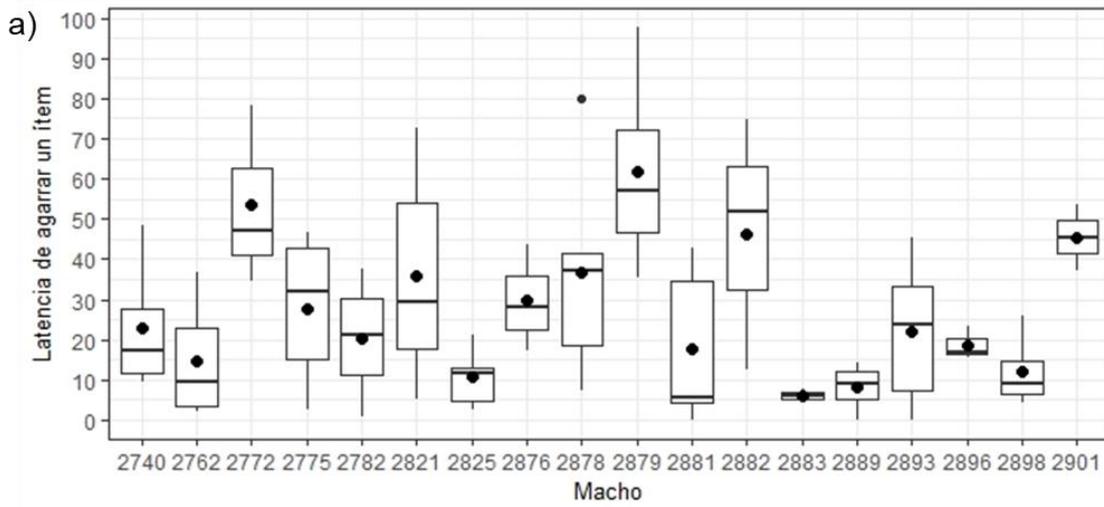


Figura 2. Latencia de agarrar un ítem para cada macho del grupo a) *Simbólico*, b) *Nutritivo-Simbólico*, c) *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.

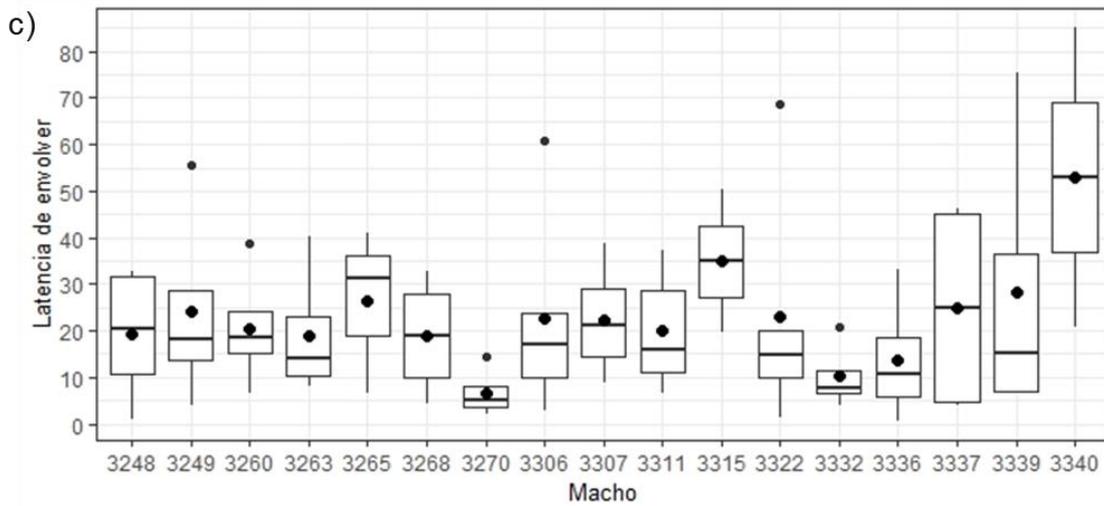
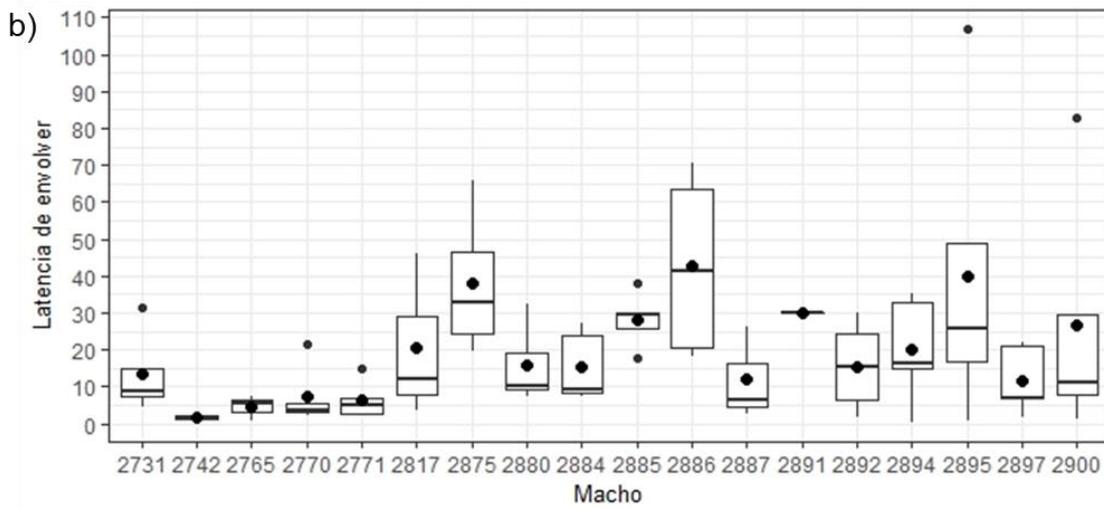
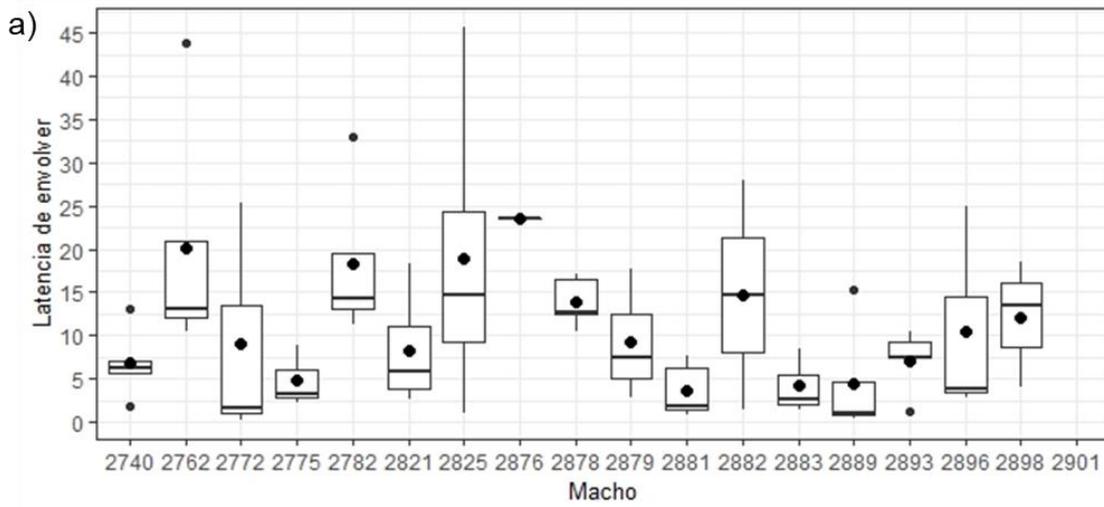


Figura 3. Latencia de envolver para cada macho del grupo a) *Simbólico*, b) *Nutritivo-Simbólico*, c) *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.

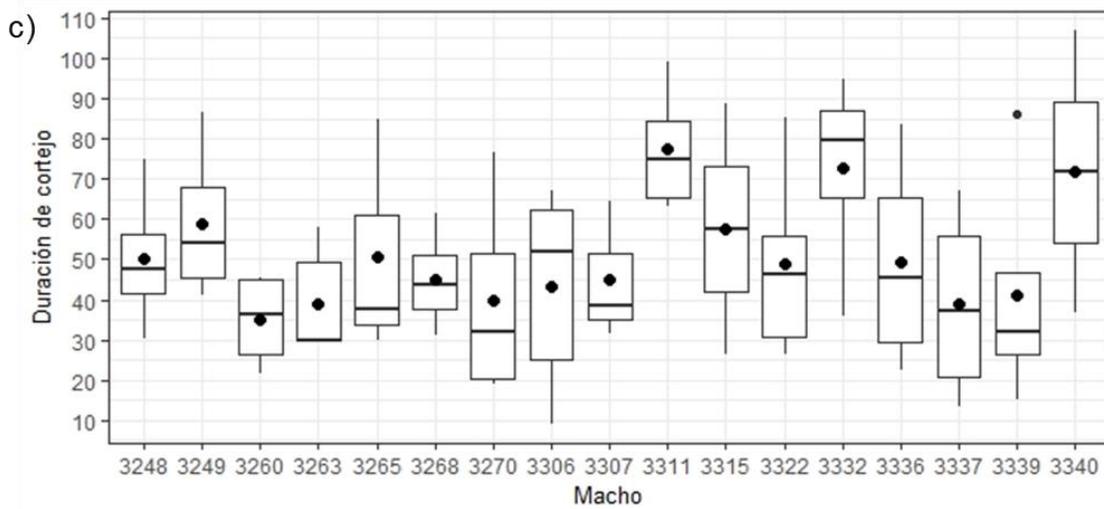
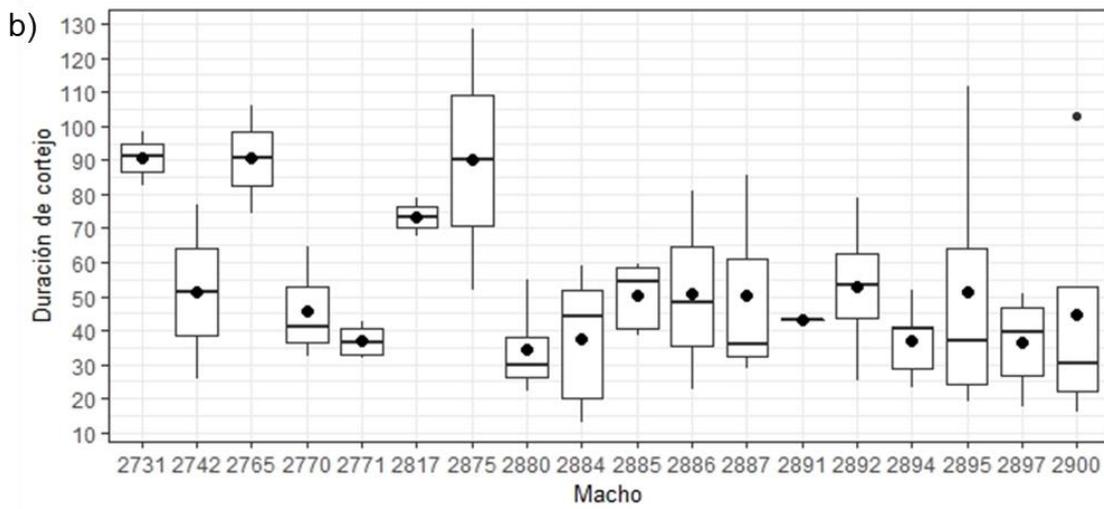
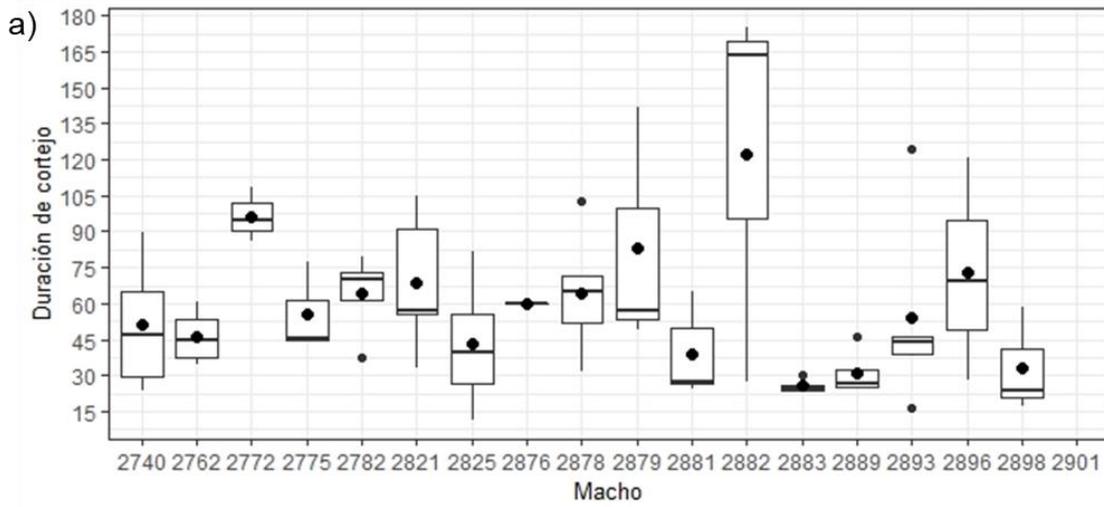


Figura X. Duración de cortejo para cada macho del grupo a) *Simbólico*, b) *Nutritivo-Simbólico*, c) *Nutritivo-Simbólico-Competencia*.