

Trabajo final de carrera

COSTOS EN SEDA LIMITAN LA EXPRESIÓN DE TÁCTICAS ALTERNATIVAS DE APAREAMIENTO EN ARAÑAS CON REGALO NUPCIAL



Foto: Diego Battiste

Licenciatura en Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Leila Almanza Vico

C.I: 5.105.312-7

Orientadora: María José Albo^{1, 2}

- 1- Sección Entomología, Facultad de Ciencias, UdelaR, Montevideo, Uruguay.
- 2- Instituto de Investigaciones Clemente Estable, Uruguay

Índice

Resumen	3
Introducción	4
Objetivo e hipótesis	6
Metodología	6
Resultados	10
Discusión	16
Bibliografía	19

Resumen

La plasticidad fenotípica permite a los organismos ajustar los rasgos sexuales en función del ambiente y sus propios atributos optimizando su éxito de supervivencia y reproducción. Se conoce que los individuos de menor calidad (e.g., baja condición corporal, menor tamaño) pueden emplear tácticas alternativas de apareamiento, asociadas con rasgos que son menos costosos de producir y mantener, pero también menos ventajosos en términos de fertilizaciones. Más aún, exhibir rasgos más exagerados puede también implicar costos para machos de alta calidad, si una mayor inversión de recursos limita su capacidad para otras demandas fisiológicas. En la araña neotropical *Paratrechalea ornata*, los machos son plásticos y pueden modificar el rasgo sexual al producir dos tipos de regalos nupciales envueltos en seda: nutritivos (presas frescas) o alternativamente simbólicos (restos de presas y/o objetos no nutritivos). Esta táctica alternativa es beneficiosa dado que les permite acceder al mismo número de cópulas que cuando ofrecen un regalo nutritivo. La envoltura en seda puede ser costosa para los machos en pobre condición corporal debido al alto gasto energético, pero se desconoce si existen otros costos asociados al tipo de regalo. Si bien los machos que producen regalos simbólicos a partir de objetos no nutritivos reducen los costos asociados a la captura de presas, estos carecen del beneficio de consumir parte de la misma. En este trabajo se hipotetiza que estos machos tienen mayores costos de inversión en seda comparado con los que ofrecen regalos nutritivos o simbólicos con restos de presas y pueden consumir parcial o totalmente la presa capturada. En el laboratorio, se evaluó la condición corporal de los machos, la ocurrencia de regalos y la cantidad de seda invertida durante tres días consecutivos, obteniendo tres experimentos diarios y un total de 9 regalos por individuo en dos grupos: Simbólico y Nutritivo. Se encontró que los machos del grupo Simbólico disminuyeron tanto su condición corporal como la ocurrencia de regalos de 70% a 40%, así como la cantidad de seda a lo largo del tiempo. En oposición, los machos del grupo Nutritivo lograron mantener e incluso aumentar su condición corporal, maximizando la producción de regalos (promedio 90%) y agregando más seda a los mismos. Se contrastaron estos resultados con datos de campo, analizando el contenido de 58 regalos recolectados en la población de estudio y comparando con los obtenidos previamente en otras poblaciones naturales (N = 438). Se encontró que los regalos conformados por objetos no nutritivos representan menos del 10% del total de los regalos simbólicos examinados. Estos resultados evidencian que los costos asociados a la inversión en seda en los regalos simbólicos formados por objetos no nutritivos limitan su producción. Esto explica su baja frecuencia en las poblaciones naturales y refleja la capacidad de los machos para ajustar sus tácticas alternativas según la disponibilidad de presas en el ambiente y su propia condición corporal.

Palabras claves: condición corporal, envoltura en seda, plasticidad fenotípica, selección sexual

Introducción

La selección sexual promueve gran diversidad de rasgos sexuales, desde despliegues complejos hasta ornamentos llamativos, que aumentan el éxito reproductivo en los individuos favoreciendo la evolución de múltiples estrategias reproductivas (Andersson, 1994; Andersson & Simmons, 2006; Clutton-Brock, 2007; Wiens & Tuschhoff, 2020). Esta diversidad no es únicamente resultado de diferencias genéticas, sino que también es consecuencia de la plasticidad fenotípica, es decir, de la capacidad de los individuos para ajustar sus rasgos en función del ambiente y sus propios atributos (Scheiner, 1993; West-Eberhard, 1989, 2003; Pigliucci, 2001; Snell-Rood, 2013; De Lisle & Rowe, 2023). De esta forma, la plasticidad permite que los rasgos se moldeen en respuesta a condiciones cambiantes optimizando su expresión (Stearns, 1989; Whitman & Agrawal, 2009). No obstante, la elaboración y el mantenimiento de estos rasgos pueden ser costosos. La señalización sexual depende de la capacidad del individuo para soportar los costos asociados a la producción de estos rasgos, lo que puede limitar la expresión en machos de menor calidad (e.g., baja condición corporal, menor tamaño) (Dougherty, 2021). Es así que la teoría del handicap, propone que las señales deben ser costosas para ser fiables y sólo los individuos de alta calidad podrían pagar estos costos (Zahavi, 1975). Sin embargo, también pueden existir costos reproductivos en machos de alta calidad dado que exhibir rasgos más exagerados, puede implicar una mayor inversión de recursos limitando su capacidad para otras demandas fisiológicas (Emlen, 2008; Dougherty, 2021; Podos, 2022; Svensson, 2023). Un ejemplo de esto se observa en escarabajos del género *Trypoxylus* donde los machos que desarrollan cuernos más grandes ganan los combates y dado que este rasgo es preferido también obtienen mayor acceso a las hembras. Sin embargo, estos machos deben invertir una gran cantidad de recursos en el desarrollo y mantenimiento de esta estructura limitando el desarrollo de otros rasgos como las gónadas, y consecuentemente afectando su éxito de fertilización (Emlen, 2008).

Las especies donadoras de regalos nupciales donde los machos pueden modificar el regalo ofrecen una oportunidad para profundizar sobre los costos de la plasticidad fenotípica en los rasgos sexuales (LeBas & Hockham, 2005; Albo et al., 2011). En general, los machos de estas especies producen y transfieren materiales (más allá de los gametos) a las hembras durante el cortejo y la cópula (Vahed, 1998, 2007; Gwynne, 2008; Lewis & South, 2012; Albo, Toft, et al., 2014a). Los regalos pueden ser endógenos, es decir, elaborados internamente por los machos, como el espermatofilax en grillos (Sakaluk, 1984; Gershman et al., 2012), exógenos, incluyendo materiales obtenidos del ambiente como presas en moscas danzantes (Kessel, 1955), o la combinación de ambos tipos como las presas envueltas en seda en arañas (Bristowe, 1958; Costa-Schmidt et al., 2008). Más allá de la diversidad de formas en que los regalos nupciales han evolucionado, en varias especies se conoce que la expresión de este rasgo sexual depende de la condición corporal (Simmons & Siva-Jothy, 1998; Engels & Sauer, 2006; Albo et al., 2011; Macedo-Rego et al., 2016). Esto implica que solo los machos con buenos niveles de condiciones corporales o mejores atributos pueden producir regalos. Consecuentemente, estos machos maximizan sus oportunidades reproductivas dado que en estas especies las hembras raramente aceptan machos sin regalos (Vahed, 1998, 2007; Gwynne, 2008; Lewis & South, 2012; Andersson & Simmons, 2006). La producción de regalo nupcial está bajo fuertes presiones selectivas, lo que ha resultado en la evolución de regalos sin valor nutricional (Thornhill, 1976; Preston-Mafham, 1999; LeBas & Hockham, 2005; Albo et al., 2011a, 2014b). Se ha reportado que los machos de varias especies de arañas, pueden modificar el contenido de los regalos y en vez de envolver en seda presas frescas (regalos nutritivos) utilizan una táctica alternativa de apareamiento envolviendo restos de presas

e incluso pequeñas partes vegetales (regalos simbólicos) (Albo et al., 2011a, 2014b). Dado que, en estas especies, las hembras solo distinguen el contenido del regalo una vez aceptan la cópula y comienzan a consumirlo, los machos que ofrecen regalos simbólicos maximizan sus probabilidades de copular (Albo et al., 2011a, 2014b). Análogo a las tácticas alternativas descritas para otros taxones (Brockmann, 2001; Brockmann & Taborsky, 2008; Engqvist & Taborsky, 2016), producir regalos simbólicos se considera la táctica más económica en términos de energía, tiempo y recursos necesarios para el apareamiento (Albo et al., 2011a, 2014b; Ghislandi et al., 2017; Pavón-Peláez et al., 2022). Sin embargo, existe un vacío en el entendimiento de los costos asociados a la producción de regalos simbólicos y su rol como táctica alternativa “económica” de apareamiento en arañas. Esto es probablemente consecuencia de que carecemos de un análisis que integre ambas partes del regalo, considerando tanto la parte exógena (contenido) como la endógena (seda).

La producción del regalo nupcial en arañas implica varias instancias, desde la obtención de la presa u objeto hasta el empaquetamiento con hilos de seda del mismo (Lang, 1996; Costa-Schmidt et al., 2008; Albo et al., 2009). Usualmente, los machos depositan el objeto sobre una sábana de seda y lo cubren con más seda. Esta acción de envoltura en seda se repite varias veces lo que refuerza el paquete y la señal del rasgo. En algunas poblaciones de la especie Neotropical *Paratrechalea ornata* los porcentajes de regalos simbólicos varían de 0 a 80% a lo largo de la estación reproductiva (Pavón-Peláez et al., 2024a). Esta variación en el contenido del regalo depende de la interacción del tamaño (y condición) de los machos con las presas disponibles y los niveles de competencia post-copulatoria. Se ha reportado que los machos que presentan pobre condición corporal, usualmente evitan el hambre y ganan energía consumiendo parte de la presa y ofreciendo sus restos (Albo et al., 2014b). Sin embargo, los machos grandes y en buenas condiciones también pueden producir regalos simbólicos, independientemente de la disponibilidad de presas, cuando tienen altas chances de asegurar la paternidad (Albo et al., 2023; Pavón-Peláez et al., 2024a). Se presume que estos machos, han acumulado suficientes recursos alimenticios y no necesitan consumir una presa, por lo que envuelven en seda objetos no nutritivos. Esto, además reduce potenciales costos comparado con la producción de un regalo nutritivo que involucra la búsqueda, captura e inmovilización con veneno de la presa. Por su parte, la seda de los regalos, que se encuentra asociada a glándulas ubicadas en el abdomen, puede ser costosa de producir (Shultz, 1987; Craig et al., 2000). De hecho, se ha sugerido que la envoltura en seda del regalo puede actuar como un indicador honesto de la calidad del macho, siendo que aquellos en pobre condición corporal reducen la cantidad de seda invertida (Trillo et al., 2014; Macedo-Rego et al., 2016). Asimismo, recientemente, se ha encontrado que los machos grandes y en buenas condiciones corporales pueden agregar más seda cuando el regalo es simbólico, aparentando regalos más grandes y atractivos (Pavón-Peláez et al., 2022; Albo et al., 2023), lo que reforzaría el éxito de esta táctica (Pandulli-Alonso et al., 2022).

En suma, hasta el momento se conoce que todos los machos, independientemente del tamaño o la condición corporal, pueden modificar la parte exógena del regalo, ofreciendo a las hembras regalos nutritivos que incluyen presas frescas, o simbólicos con restos de presas o partes vegetales. No obstante, considerando similares costos de depredación en la búsqueda de presas u objetos para la producción del regalo, esta variación en el contenido del regalo parece imponer diferencias en la inversión energética de los machos. Esto se debe a que, en los dos primeros casos los machos pueden consumir parcial o totalmente la presa, ganando así energía, mientras que esto no ocurre cuando utilizan

objetos no nutritivos. Por otro lado, los machos enfrentan un costo inevitable asociado a la parte endógena del regalo, ya que la producción de seda está fuertemente condicionada por su alimentación. En este marco, se plantea la hipótesis de que los regalos simbólicos con objetos no nutritivos como contenido son costosos de producir. El costo de la envoltura en seda es mayor para los machos que ofrecen este tipo de regalos simbólicos en comparación con aquellos que utilizan presas para producir regalos, ya sea nutritivos o simbólicos. Esto se debe a que, en un escenario donde no hay presas disponibles, los machos no tienen oportunidad de alimentarse y ganar energía, pero deben sostener el gasto de seda al producir regalos con objetos no nutritivos.

Para evaluar el costo de producción de los tipos de regalo (nutritivo con presas; simbólico con objetos no nutritivos), en el laboratorio se asignaron machos de *P. ornata* (pertenecientes a la población de la Quebrada de los cuervos) en buenas condiciones alimenticias a dos grupos experimentales y un Control. El grupo Simbólico, incluyó machos con la oportunidad de envolver en seda un objeto no nutritivo (exoesqueleto de larvas de insecto) y el grupo Nutritivo conformado por machos que envolvieron en seda una presa fresca (mosca doméstica) recién capturada. Cada macho, fue expuesto a 9 hembras diferentes en un período de tres días consecutivos, resultando en tres experimentos diarios por individuo. En el grupo Control, los machos permanecieron sin actividad experimental durante el mismo periodo de tiempo. Durante estos días, los machos no fueron alimentados excepto el grupo Nutritivo que recibía una presa para producir el regalo. Cada macho se pesó antes y después del experimento, lo que permitió examinar los cambios en la condición corporal a lo largo del tiempo y su relación con la ocurrencia de regalo, la duración de las envolturas y cantidad de seda utilizada en el mismo. Se esperaba que la condición corporal de los machos que producen regalos simbólicos disminuyera a lo largo de los días experimentales, ya que no tienen oportunidad de obtener alimento lo que impacta negativamente en su peso. Además, se estimaba que esta disminución en la condición corporal conllevara altos costos de inversión en seda, lo que a su vez disminuye tanto la ocurrencia de producción de regalos, como la cantidad de seda invertida. Por el contrario, se predecía que la condición corporal en los machos que ofrecen regalos nutritivos aumentara o se mantuviera constante en el tiempo, dado que pueden alimentarse de parte de la presa antes de envolver en seda, lo que les permite obtener energía y mantener su peso. Esto significa que no se esperaba efectos negativos en la inversión en seda asociada con los regalos nutritivos. De acuerdo con los resultados esperados de los grupos experimentales, se esperaba encontrar bajas frecuencias de regalos simbólicos producidos a partir de objetos no nutritivos en poblaciones naturales. Los resultados de laboratorio fueron contrastados con datos de campo, donde se analizó el contenido de 58 regalos nupciales recolectados en la población de estudio y se comparó con los obtenidos previamente en otras poblaciones naturales (Albo et al., 2023; Pavón-Peláez et al., 2024b). Además, se examinó la condición corporal de los machos en relación al tipo de regalo simbólico que transportaban, bajo la predicción de que la inversión en seda con objetos no nutritivos reflejaría una pobre condición corporal de los individuos.

Materiales y Métodos

Recolecta y mantenimiento de las arañas

La araña *P. ornata* (Trechaleidae) se caracteriza por sus hábitos semiacuáticos, encontrándose asociada a cauces de río y arroyos distribuidos por el sur de América del Sur (Carico, 2005). Se realizaron recolectas de juveniles y subadultos de *Paratrechalea ornata* en zonas ribereñas del Arroyo Yermal Chico (Quebrada de los Cuervos,

Departamento de Treinta y Tres, 32°55'30.50" S 54°27'33.10W) en el mes de abril y noviembre 2024. Para esto se obtuvieron los permisos del Ministerio de Ambiente (SNAP: Sistema Nacional de Áreas Protegidas y Dirección Nacional de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos; Expediente: R/DN/0029/20), Uruguay. Dado que los individuos de esta especie tienen actividad nocturna, las recolectas se realizaron durante la noche (entre las 20:00 y las 00:00 h). Las arañas fueron transportadas a la Sección Entomología de la Facultad de Ciencias, se colocaron individualmente en recipientes de plástico (8cm de diámetro y 7 cm de altura) con pequeñas piedras como sustrato y algodón húmedo. Los individuos se mantuvieron en un cuarto experimental a temperatura ambiente (~25°C) con fotoperíodo natural y se alimentaron tres veces a la semana con una dieta alternada de 3 moscas domésticas (*Musca domestica*) y 15 moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*). Se realizó un seguimiento diario de los individuos para registrar la ocurrencia de mudas y el momento en que alcanzaron la edad adulta. Una vez adultos, las arañas fueron adjudicadas a los grupos experimentales (detalles a continuación) y 20 días después de la última muda, momento a partir del cual alcanzan plena madurez sexual (Klein et al., 2012), se utilizaron en los experimentos de comportamiento.

Inversión en seda del macho en los tipos de regalos nupciales

Con el fin de examinar el costo de producción de cada tipo de regalo se crearon dos grupos experimentales (Nutritivo, Simbólico) y un grupo Control. El grupo Simbólico (N=16), incluyó machos con oportunidad de envolver en seda un objeto no nutritivo tal como un exoesqueleto de larva de escarabajo (*Tenebrio molitor*), mientras que el grupo Nutritivo (N=16), se integró por machos con oportunidad de envolver en seda una mosca recién capturada (*Musca domestica*). El diseño experimental consistió en exponer cada macho a 9 hembras diferentes en un período de tres días consecutivos, lo que resultó en 3 experimentos diarios por individuo y un total de 288 experimentos, 144 en cada grupo experimental. Los machos fueron alimentados por última vez, cuatro días previo a cada ensayo, de esta forma se controló de que todos los individuos estuvieran en similar condición corporal. Cada macho fue pesado antes y después del ensayo y expuestos a las hembras de forma aleatoria. Los resultados obtenidos en relación a la condición corporal de los machos se contrastaron con un grupo Control que incluyó 16 machos que no recibieron alimento ni tuvieron actividad experimental. Siguiendo el mismo protocolo de alimentación y pesado previamente descrito, se obtuvieron los 9 pesos de cada individuo durante tres días consecutivos.

Los experimentos se realizaron en recipientes experimentales de plástico (8cm de diámetro x 7cm de altura) con pequeñas piedras como sustrato. Teniendo en cuenta protocolos previos (Albo et al., 2014b; Albo & Peretti, 2015), se colocó la hembra en el recipiente experimental 24h antes de comenzar el ensayo, permitiéndole habituarse y depositar la seda que estimula el cortejo del macho y la producción del regalo (Albo et al., 2009). El día del ensayo, se expuso el macho a la hembra y se registraron los comportamientos de producción de regalo nupcial y cortejo. Una vez que el macho comenzó a cortejar (vibraciones rápidas de las patas delanteras y pedipalpos) y contactar a la hembra, con el fin de evitar la cópula, la pareja se separó mediante un pincel y la hembra se encerró en un vaso de vidrio. En el grupo Simbólico, una vez que se encerró a la hembra, se distribuyeron uniformemente por el terrario 6 exoesqueletos. En el grupo Nutritivo, se esperó hasta que el macho comenzó nuevamente a cortejar y se le ofreció una mosca viva para la producción del regalo. Estos procedimientos han resultado eficientes en esta especie, ya que cuando no hay presas disponibles los machos recolectan objetos no nutritivos del sustrato, mientras que cuando hay presas voladoras pueden

detectar las vibraciones de las alas y capturarlas en el aire (Albo et al., 2009; Albo & Costa, 2010; Brum et al., 2012; Albo et al., 2014; Albo & Peretti, 2015).

Cada experimento finalizó luego de que el macho produjera el regalo, con 5 minutos de espera luego de la última envoltura. En el caso de que los machos no hicieran regalo, se finalizó a los 60 minutos. Entre cada uno de los tres experimentos diarios realizados por individuo, se contempló una demora de 30 minutos. Durante cada experimento comportamental se registró la ocurrencia de la envoltura en seda (producción de regalo nupcial) y la duración de la envoltura en seda. La duración total de la envoltura en seda incluyó la suma de todas las duraciones individuales de cada envoltura. Al comenzar el primer experimento y al finalizar cada experimento, se registró el peso de cada macho con una balanza de precisión de 0.0001g (Radwag AS 310/C/2) obteniendo así cuatro pesos diarios por cada macho. Una vez concluidos todos los experimentos, se midió el tamaño de machos (ancho del cefalotórax, mm) con un calibre 150mm digital (SATA), y se calculó el índice de condición corporal como los residuos de la regresión lineal del peso corporal en relación al tamaño del individuo (Jakob et al. 1996). Los machos fueron asignados al azar en los dos grupos experimentales. Se verificó que el peso y la condición inicial (previo a los experimentos) para los machos del grupo Simbólico y Nutritivo fuera similar, mientras los machos del grupo Control, que fueron recolectados en otra fecha diferente, fueron más pequeños y tuvieron menor condición corporal (Figura 2, Tabla 1, Tukey Test a posteriori: $p_{\text{Nutritivo-Simbólico}} = 0.157$, $p_{\text{Nutritivo-Control}} = 0.006$, $p_{\text{Simbólico-Control}} < 0.001$). Dado que los machos pueden invertir más cantidad de presas en los regalos ofrecidos a hembras en mejor condición corporal (Solano-Brenes et al., 2021), también se midió y registró el peso de las hembras utilizadas de forma de controlar esta variable en los análisis de datos.

Al finalizar cada experimento se registró el peso de los regalos producidos por cada macho y se verificó que los regalos producidos a partir de moscas fueran finalmente nutritivos. Para eso se sustrajo el peso promedio de la seda y se comparó el peso del contenido de los mismos (promedio = $0.011 \pm \text{SE} = 0.0003$) con el peso de 30 moscas (promedio = $0.015 \pm \text{SE} = 0.0002$) (Estimado = -0.32, SE = 0.22, $p = 0.15$). Se seleccionaron los regalos de un subconjunto de 9 machos del grupo Simbólico y 10 del grupo Nutritivo y se examinó la cantidad de seda depositada en cada regalo a través del peso de la seda. Se pesó la seda del tercer y noveno regalo (días 1 y 3, respectivamente) de cada macho, siendo que representaron el mayor número de la muestra. Se realizó la extracción de la seda de los regalos bajo lupa binocular, separando el contenido cuidadosamente con pinzas de disección. La seda extraída se colocó en un tubo Eppendorf con la etiqueta del macho y número de regalo correspondiente. El peso de la seda se obtuvo teniendo en cuenta la modificación realizada por Ghislandi (2017) al protocolo de Lang (1996). La seda extraída se secó durante 2.5 hs en un horno de secado (Pablo Ferrando S.A, Uruguay) a 70°C y se pesó utilizando una balanza de precisión de 0.00001g (Sartorius) en Facultad de Química, UdelaR.

Variación del contenido de los regalos simbólicos en poblaciones naturales

Con el propósito de comprender las frecuencias de los tipos de regalos simbólicos (restos de presas/objetos no nutritivos) en las poblaciones naturales. Se realizaron muestreos de campo en población de estudio de la Quebrada de los Cuervos, durante setiembre-noviembre del 2024. Siguiendo protocolos previamente establecidos (Albo et al., 2023, Pavón-Peláez et al., 2024) se recolectaron 58 machos con regalo nupcial, se pesaron los individuos utilizando una balanza de precisión de 0.001g (Radwag WTC 200) y se

midieron con un calibre 150 mm digital (SATA). Una vez tomadas todas las medidas, los individuos fueron liberados al día siguiente en el mismo sitio de recolección. Los regalos fueron acondicionados en tubos Eppendorf con sus respectivas etiquetas de identificación por macho y trasladados al laboratorio, donde se pesaron con una balanza de precisión de 0.0001g (Radwag AS 310/C/2). Luego de pesados los regalos, se examinó su contenido bajo lupa binocular y se categorizaron como Nutritivos (conteniendo presas frescas) o Simbólicos (conteniendo restos de presas secos y objetos no nutritivos). La clasificación entre regalos Nutritivos y Simbólicos se verificó mediante el peso de los regalos (media $\pm$ SE = regalos Nutritivos = 0.009 ± 0.004 , N = 19; regalos Simbólicos = 0.001 ± 0.0002 , N = 39; Estimado = $0.009 \pm$ SE = 0.003 , $p = 0.01$), mientras que la diferenciación dentro de los tipos de Simbólicos se realizó a través de inspección visual (Figura 1). Los resultados de esta población fueron analizados y comparados con un conjunto de 438 regalos de los que 273 eran simbólicos, estos fueron previamente recolectados bajo el mismo protocolo en tres poblaciones de Uruguay: Valle del Lunarejo, Paysandú; Minas, Lavalleja; Montes de Queguay, Rivera (Albo et al., 2023; Pavón-Peláez et al., 2024b). Para analizar la cantidad de seda de los regalos de campo de la población de estudio, se siguió el mismo protocolo de extracción y pesado de la seda realizado en el laboratorio.

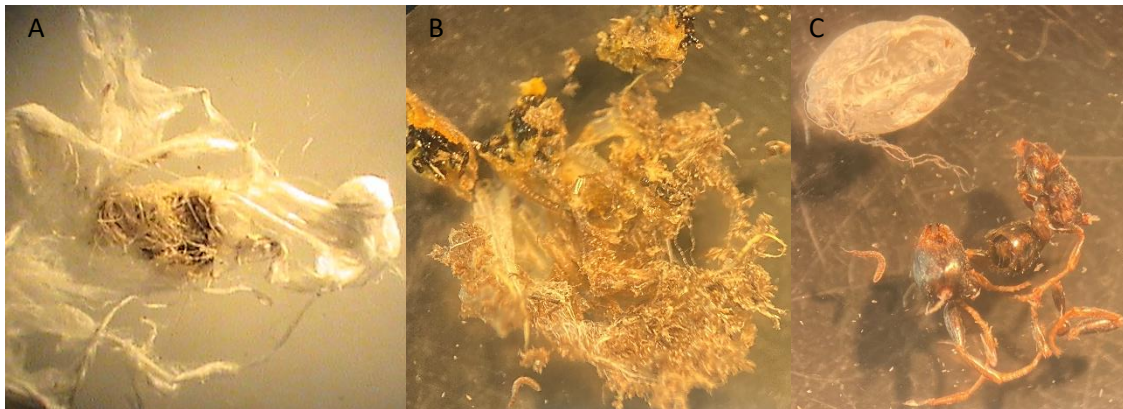


Figura 1. Contenidos de los regalos nupciales recolectados en la Quebrada de los cuervos, Treinta y tres. Se disectaron e inspeccionaron bajo lupa binocular 58 regalos. A) Regalo Simbólico con objetos no nutritivos, B) Regalo Simbólico con restos de presas, C) Regalo Nutritivo con presa fresca.

Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (Core Team, 2023). Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMMs) del paquete lmerTest. Para los datos de laboratorio, durante los análisis exploratorios se realizó una matriz de correlaciones para comprobar que las variables incluidas en los modelos no estuvieran correlacionadas entre sí ($r \leq 0.70$). En todos los modelos la identidad de los individuos (machos y hembras) y días (1, 2, 3) como co-variable fueron incluidos como efectos aleatorios. La variable “días” se consideró como categórica cuando fue incluida en los efectos aleatorios, pero continua en los efectos fijos dado que se buscaba examinar tendencias a lo largo del tiempo. La selección de modelos se realizó mediante significancia, es decir que todos los modelos iniciales consideraron las interacciones dobles entre las variables explicativas con relevancia biológica y subsecuentemente fueron reducidos por términos de no significancia hasta obtener un modelo más sencillo. Complementando este análisis, se consideró selección de modelos mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Anderson & Burnham, 2002). El ajuste de los modelos se verificó a partir de la visualización de la desviación de los residuos utilizando la librería DHARMa (Harting, 2022).

Para el análisis de los datos de laboratorio, primero se analizó la condición corporal de los machos mediante un GLMM con distribución Gaussiana, considerando como efectos fijos el grupo (Simbólico, Nutritivo y Control), los días (1, 2, 3, como variable continua) y la ocurrencia de regalo (presencia: 1, ausencia: 0). Con este modelo, se verificó que la presencia de regalo en experimentos previos no afectó la condición de los individuos (Tabla 1S material suplementario). En segundo lugar, se utilizaron GLMMs (con distribución Binomial y Gaussiana) para analizar diferencias en la ocurrencia de regalo (1, 0), la duración de la envoltura en seda (min) y el peso de la seda (g), considerando como efectos fijos el grupo (Simbólico y Nutritivo), los días (1, 2 y 3) y la condición corporal de machos y hembras. Para el análisis de los datos de campo, se utilizó un GLMM con distribución Binomial para evaluar el contenido del regalo (0: objetos no nutritivos, 1: restos de presa, 2: presa fresca) en relación a la población de origen (Quebrada, Queguay, Lunarejo, Minas) y la condición corporal de los machos, con mes (setiembre, octubre, noviembre, diciembre) y año (2015, 2016, 2017, 2019, 2022, 2024) combinados como efectos aleatorios. Se utilizó un GLMM con distribución Gaussiana para evaluar el efecto del tipo de regalo (Simbólico o Nutritivo) y la condición de los machos sobre el peso de la seda (g).

Resultados

Inversión en seda del macho en los tipos de regalos nupciales

La condición corporal de los machos fue influenciada por el grupo a lo largo de los días, con una interacción significativa entre ambas variables (Tabla 1, Figura 2). En el grupo Simbólico, la condición disminuyó a lo largo de los días, mientras que, aumentó para los machos del grupo Nutritivo. Los machos del grupo Nutritivo consumieron, en promedio, el 32% de la presa previo a envolverla en seda y producir el regalo. Por el contrario, la condición corporal de los machos del grupo Control no se vio influenciada por los días y fue similar a lo largo del tiempo experimental (Tabla 2S material suplementario).

Tabla 1. Condición corporal de los machos a lo largo de los días experimentales. Parámetros estimados con su correspondiente error estándar y p-valor resultante del Modelo Lineal Generalizado Mixto (distribución Gaussiana) explicando el efecto del grupo (Simbólico, Nutritivo), los días (1, 2, 3) y la interacción de ambas variables sobre la condición corporal (regresión lineal del peso ~ tamaño) de los machos. El modelo incluyó la identidad del macho (Macho ID) y de la hembra (Hembra ID) como efectos aleatorios y la co-variable días (categórica). Los resultados significativos se muestran en negrita.

	Efectos fijos	Estimado	SE	Z valor	P valor
Condición del macho	Grupo Simbólico (intercepto)	0.015	0.007	2.359	0.031
	Grupo Nutritivo	-0.010	0.003	-3.755	<0.001
	Día	-0.002	0.001	-2.330	0.023
	Grupo Nutritivo* Día	-0.016	0.001	3.590	<0.001
	Efectos aleatorios	SD	Día (2,3)		
Condición del macho	Día/Macho ID	0.003	0.001	0.001	
	Hembra ID	0.002	0.003	0.003	

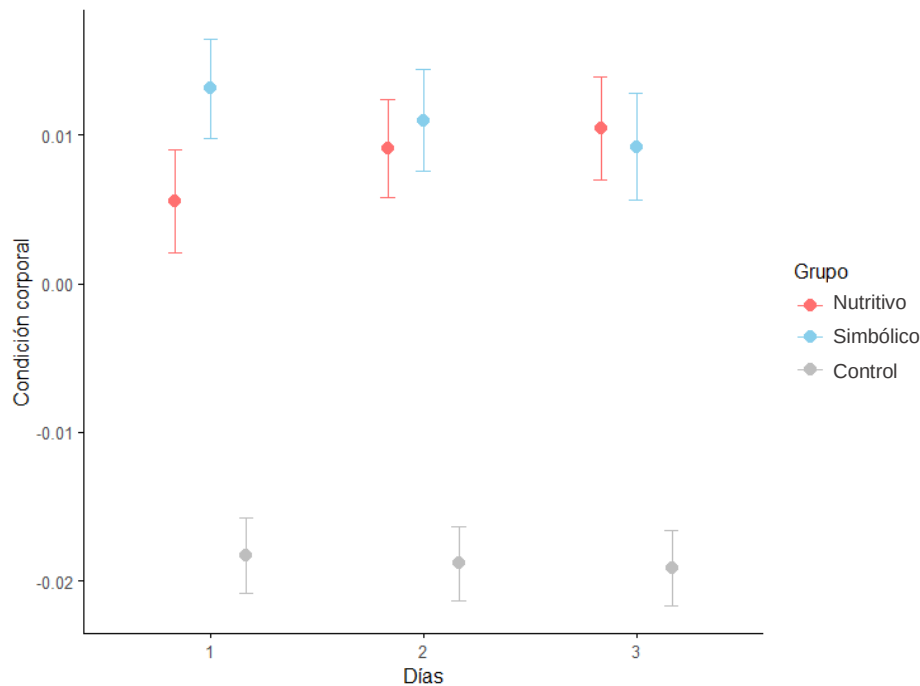


Figura 2. Condición corporal de los machos a lo largo de los días experimentales. Media y error estándar de la condición corporal (regresión lineal del peso $\sim$ tamaño) de los machos en función de los días y el grupo: Nutritivo (rojo), Simbólico (celeste) y Control (gris). Notese que el test de Tukey a posteriori indica diferencias en el peso inicial de los machos entre los dos grupos experimentales y el Control: $p_{\text{Nutritivo-Simbólico}} = 0.157$, $p_{\text{Nutritivo-Control}} = 0.006$, $p_{\text{Simbólico-Control}} < 0.001$.

La producción de regalos, evaluada a través de la ocurrencia de envoltura en seda de un exoesqueleto o una presa, varió significativamente entre los grupos experimentales, en relación a la condición corporal de los machos y a lo largo de los días. En el grupo Simbólico, en promedio el 61.4% de los experimentos resultaron en que los machos envolvieran un exoesqueleto en seda. En cambio, en el grupo Nutritivo, en promedio el 90.3% de los machos envolvieron en seda de una presa fresca. La probabilidad de producir regalos disminuyó en ambos grupos (con significancia marginal) a lo largo de los días. En el grupo Simbólico, la probabilidad de producir regalos fue de aproximadamente 70% el día 1, disminuyendo de manera pronunciada a un 40% en el día 3. Por otro lado, en el grupo Nutritivo, esta probabilidad fue inicialmente de un 100% disminuyendo levemente a un 85% el último día (Tabla 2, Figura 3AB). Se encontró una interacción significativa entre la condición corporal de los machos y el grupo, lo que podría indicar que la condición corporal influyó de manera diferente en la decisión de producir regalo en cada grupo. En el grupo Nutritivo, los machos en pobre condición corporal presentaron una baja probabilidad de producir regalos (20%), mientras que esta probabilidad aumentó significativamente (100%) en los machos con buena condición corporal (Tabla 2, Figura 3A). En contraste, en el grupo Simbólico, los machos en pobre condición corporal presentaron alta probabilidad de producir regalos (95%), mientras que aquellos con buena condición mostraron una probabilidad baja (20%) (Tabla 2, Figura 3AB).

Tabla 2. Producción de regalos simbólicos y nutritivos a lo largo de los días experimentales. Parámetros estimados con su correspondiente error estándar y p-valor resultante del Modelo Lineal Generalizado Mixto explicando el efecto del grupo (Simbólico, Nutritivo), los días (1, 2, 3) y la condición corporal de los machos y hembras sobre la probabilidad de producir un regalo nupcial (distribución Binomial), duración de las envolturas en seda (distribución Gaussiana) y el peso de la seda (distribución Gaussiana). El modelo incluyó la identidad del macho (Macho ID) y de la hembra (Hembra ID) como efectos aleatorios y la co-variable días (categórica). Los resultados significativos se muestran en negrita.

	Efectos fijos	Estimado	SE	Z valor	P valor
Ocurrencia regalo	Grupo Simbólico (intercepto)	0.14	0.61	0.23	0.82
	Grupo Nutritivo	-4.35	1.21	3.59	<0.001
	Día	-0.57	0.29	-1.94	0.05
	Condición del macho	1.97	0.41	-1.26	0.21
	Grupo*Condición del macho	-2.49	1.01	-2.47	0.01
Duración envolturas	Grupo Simbólico (intercepto)	0.18	0.02	7.76	<0.001
	Grupo Nutritivo	1.82	0.67	2.71	0.01
	Día	-0.54	0.33	-1.59	0.12
	Condición del macho	-0.24	0.31	-0.75	0.45
	Grupo Nutritivo*Día	0.86	0.42	2.07	0.04
Peso de la seda	Grupo Simbólico (intercepto)	-7.58	0.53	-15.09	<0.001
	Grupo Nutritivo	-1.07	0.24	-4.13	0.03
	Día	-1.05	0.45	2.29	<0.001
	Condición del macho	1.37	10.79	0.13	0.90
	Condición de la hembra	-13.80	7.54	-1.83	0.08
	Efectos aleatorios	SD	Día (2,3)		
Ocurrencia regalo	Día/Macho ID	1.08	2.30	0.76	
	Hembra ID	0.002	0.003	0.003	
Duración envolturas	Día/Macho ID	1.96	1.23	0.85	
	Hembra ID	0.00	0.99	0.12	
Peso de la seda	Día/Macho ID	0.00	0.00		
	Hembra ID	0.00	0.00		

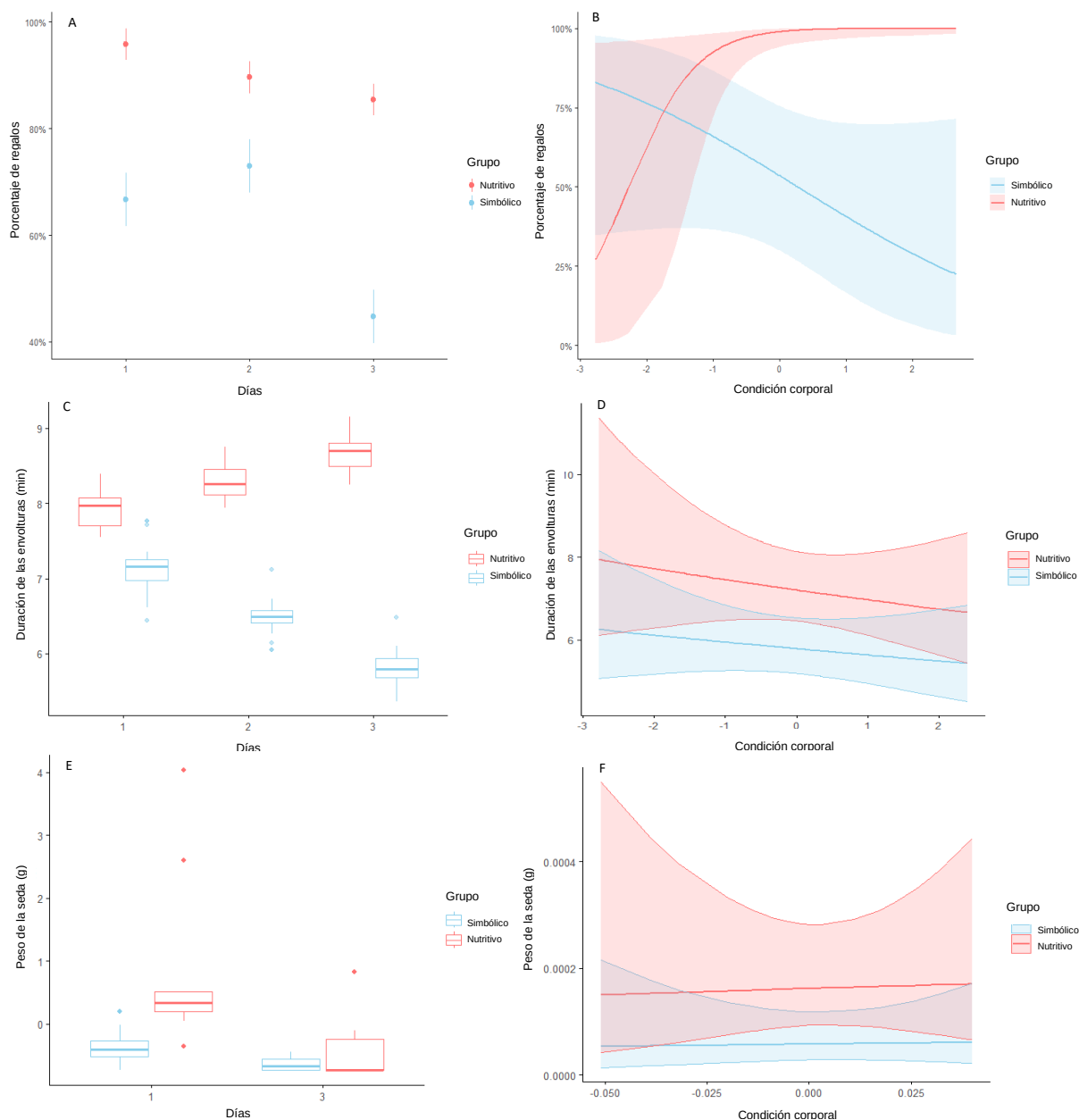


Figura 3. Producción de regalos simbólicos y nutritivos a lo largo de los días experimentales. Probabilidad de producir un regalo (%), duración de las envolturas (min) y peso de la seda (g) en función de los días (A, C, E) y la condición corporal de los machos (B, D, F) para el grupo Simbólico (color celeste) y Nutritivo (color rojo).

La duración de la envoltura en seda, calculada como el tiempo en el que los machos depositaron seda en los regalos, disminuyó significativamente en el grupo Simbólico a lo largo de los días. El modelo retiene la condición corporal de los machos, pero sin efecto significativo sobre esta variable (Tabla 2, Figura 3CD; Tabla 3S material suplementario).

La cantidad de seda depositada en los regalos, medida como el peso de la seda, fue influenciada significativamente por el grupo experimental (Simbólico, Nutritivo) y los días, pero no por la condición corporal de los machos. El peso de la seda disminuyó progresivamente del día 1 al día 3 en ambos grupos, siendo significativamente menor en los regalos simbólicos respecto a los nutritivos (Tabla 2, Figura 3EF).

Para ninguna de estas 3 variables se encontró un efecto de la condición corporal de las hembras.

Variación del contenido de los regalos simbólicos en poblaciones naturales

En la población de estudio, se encontró que la frecuencia de regalos simbólicos es en promedio de 67% con una variación de 40-75% entre fechas. En un 92% el contenido de estos regalos incluyó restos de presas envueltas en seda, mientras que el 8% restante incluyó objetos no nutritivos. Similarmente, cuando se analizaron el resto de las poblaciones, se encontró que los regalos simbólicos producidos a partir de objetos no nutritivos también están en baja frecuencia de aproximadamente 8% (Tabla 3). No se encontró relación de la condición corporal de los machos y el contenido de los regalos simbólicos en las poblaciones estudiadas (Figura 4, Tabla 4).

Tabla 3. Frecuencias de regalos simbólicos recolectados en poblaciones naturales. Se incluye el número total de regalos, el porcentaje de regalos simbólicos y el porcentaje de contenidos: restos de presas y objetos no nutritivos en Quebrada de los cuervos, Queguay, Lunarejo y Minas.

Población	Total regalos		Regalos Simbólicos		
	N regalos	Regalos nutritivos (%)	Regalos simbólicos (%)	Restos de presas (%)	Objetos no nutritivos (%)
Quebrada de los Cuervos	58	33	67	92	8
Queguay	127	17	83	94	6
Lunarejo	151	42	58	94	6
Minas	102	59	41	88	12

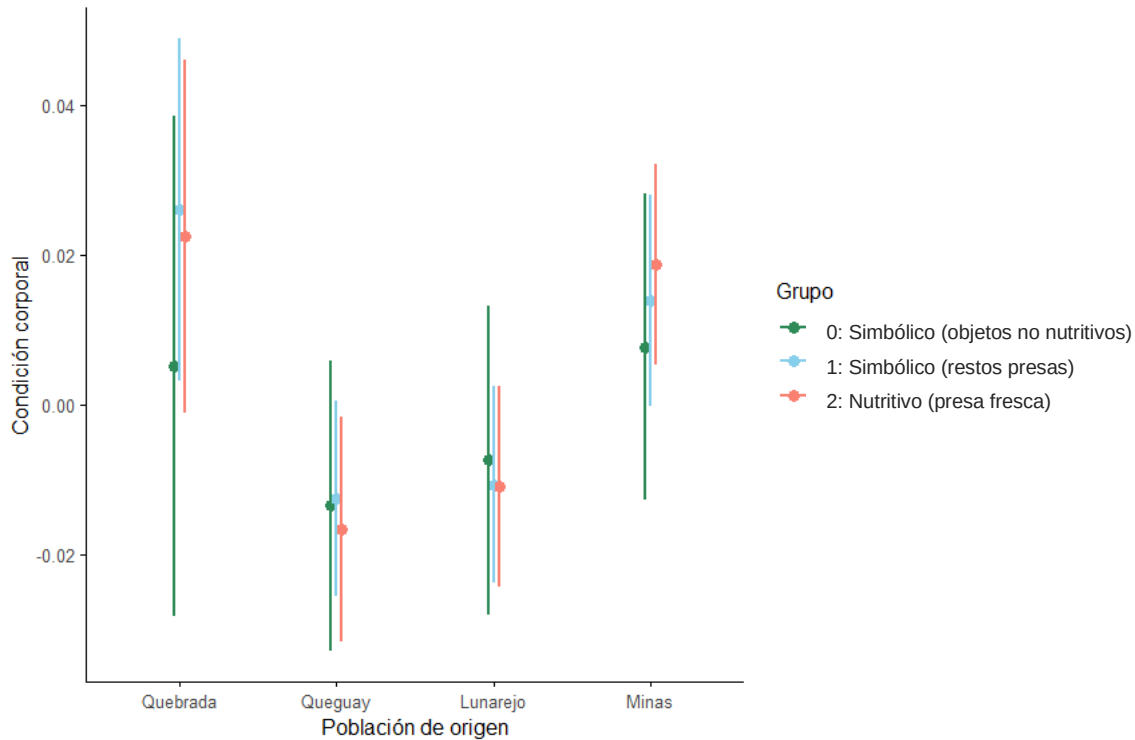


Figura 4. Contenido de los regalos simbólicos recolectados en poblaciones naturales. Media y error estándar de la condición corporal (regresión lineal del peso ~ tamaño) de los machos en función de las poblaciones naturales (Quebrada de los cuervos, Queguay, Lunarejo y Minas) y el contenido de los regalos simbólicos (0: objetos no nutritivos, 1: restos de presas) y nutritivos (2: presa fresca).

Tabla 4. Contenido de los regalos recolectados en poblaciones naturales. Parámetros estimados con su correspondiente error estándar y p-valor resultante del Modelo Lineal Generalizado (distribución Binomial), explicando el efecto de la condición corporal de los machos sobre el contenido de los regalos simbólicos (objetos no nutritivos y restos de presas) y nutritivos. El modelo incluyó población (Quebrada, Queguay, Lunarejo y Minas) y la combinación de año y mes como efectos aleatorios.

	Efectos fijos	Estimado	SE	Z valor	P valor
Contenido regalos	Intercepto	3.21	0.35	9.23	<0.01
	Condición del macho	13.52	11.43	1.18	0.24
	Efectos aleatorios		SD		
Contenido regalos	Año Mes		0.59		
	Población		0.00		

La cantidad de seda, calculada a través del peso de la seda, depositada en los regalos de campo de la población de estudio (Quebrada de los cuervos) no fue afectada por la condición corporal de los machos (Tabla 5, Figura 5B). El modelo mostró diferencias marginales entre los tipos de regalos. El análisis exhaustivo de este efecto con el test a posteriori de Tukey muestra que el peso de la seda fue significativamente mayor para los regalos nutritivos comparado con los regalos simbólicos conformados con restos de presas, pero en relación a los simbólicos conformados con partes vegetales (Tabla 5, Figura 5A, $p_{\text{Nutritivo-Simbólico0}} = 0.106$, $p_{\text{Nutritivo-Simbólico1}} = <0.001$, $p_{\text{Simbólico0-Simbólico1}} = 0.997$).

Tabla 5. Inversión en seda en los de regalos simbólicos y nutritivos en la población de estudio. Parámetros estimados con su correspondiente error estándar y p-valor resultante del Modelo Lineal Generalizado (distribución Gaussiana), explicando el efecto del grupo (Nutritivo, Simbólico (0: objetos no nutritivos, 1: restos de presas)) y la condición corporal de los machos sobre la cantidad de seda en los regalos de campo. Los resultados significativos se muestran en negrita.

	Efectos fijos	Estimado	SE	Z valor	P valor
Peso de la seda	Simbólico 0 (intercepto)	-8.82	0.70	-12.51	<0.001
	Nutritivo	1.29	0.74	1.73	0.09
	Simbólico (1)	-0.33	0.74	-0.46	0.65
	Condición del macho	-1.39	7.10	-0.19	0.85

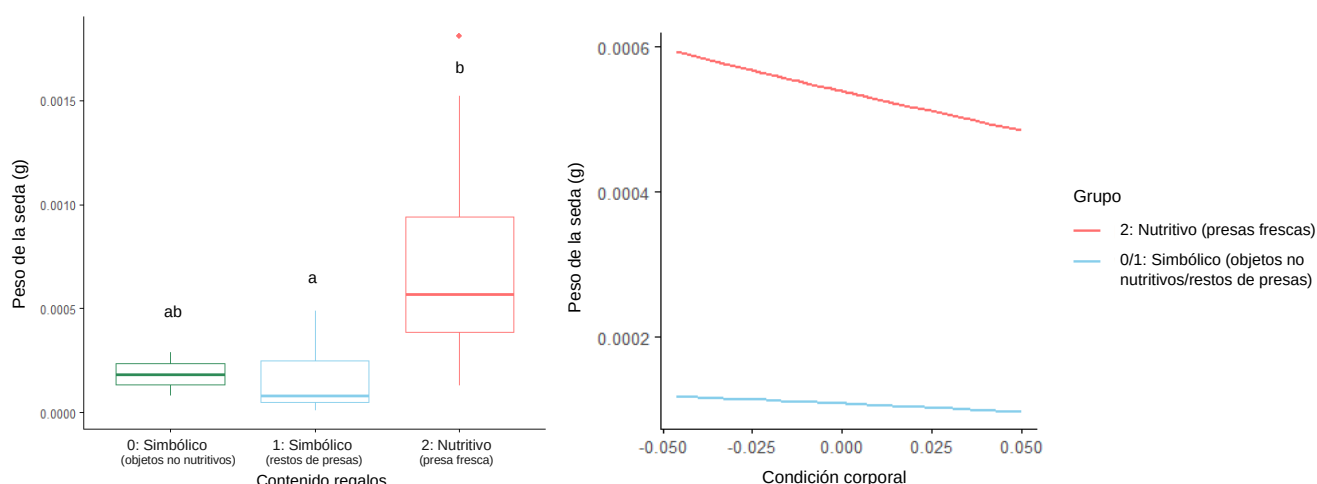


Figura 5. Peso de la seda de regalos recolectados en poblaciones naturales. En función del tipo de regalo: Nutritivo (presas frescas), Simbólico (contenido de los regalos simbólicos, 0: objetos no nutritivos y 1: restos de presas) y condición corporal de los machos (A, B). Diferencias significativas entre los grupos (Nutritivo, Simbólico (0,1) resultantes del test de Tukey a posteriori se muestran con distintas letras.

Discusión

Los resultados verifican la hipótesis planteada mostrando que los regalos simbólicos producidos a partir de objetos no nutritivos, como partes vegetales, son más costosos de producir que aquellos producidos a partir de presas (ya sean simbólicos o nutritivos). De acuerdo con esto, este tipo de regalos se mantienen en bajas frecuencias en todas las poblaciones naturales estudiadas de la especie *P. ornata*. Los experimentos comportamentales revelaron que los machos del grupo Simbólico redujeron la producción de regalos y la cantidad de seda invertida a lo largo del tiempo, con un cambio pronunciado a partir del tercer día. Sin embargo, a pesar de esta modulación, la capacidad de compensación energética fue muy baja y su condición corporal igual disminuyó con los días. El costo fisiológico de producción del regalo en estas arañas, está mayoritariamente asociado a la parte endógena del regalo, es decir, la envoltura en seda. Este costo es suficientemente elevado como para imponer límites energéticos en un corto plazo incluso en individuos que inicialmente presentan buenas condiciones corporales, como se ha encontrado en otros taxones (Emlen, 2008; Dougherty, 2021; Podos, 2022; Svensson, 2023). Por el contrario, los regalos elaborados a partir de presas, ya sean simbólicos o nutritivos permiten a los machos compensar los costos de producción al consumir toda o una porción de la presa antes de elaborar el empaquetado del regalo. Este retorno energético se observa en los machos del grupo Nutritivo que consumen cerca del 30% de la misma previo a envolverla en seda y ofrecerla a la hembra. Consecuentemente, aumentan su condición corporal a lo largo de los días experimentales. Este resultado permite descartar un posible costo asociado a la captura de la presa y uso del veneno para su inmovilización durante la producción de regalos nutritivos en los machos que mantienen buenas condiciones alimenticias.

La condición corporal ha sido señalada en trabajos previos como un factor clave que limita la inversión en seda en arañas donadoras de regalos. En particular, se ha observado que los machos en pobre condición corporal reducen la cantidad de seda en el regalo (Albo et al., 2011; Trillo et al., 2014; Macedo-Rego et al., 2016). Esto es consistente con lo reportado en insectos, donde se ha demostrado que los regalos nupciales endógenos, producidos internamente por los individuos, son condición dependiente (Engqvist & Sauer, 2003; Andrade & Mason, 2000; Engels & Sauer, 2006). Este es el caso de los mecópteros del género *Panorpa*, donde los machos en pobre condición alimenticia producen regalos de seda más pequeños lo que reduce su probabilidad de cópula en comparación con aquellos de mejor condición (Andrade & Mason, 2000). En arañas, se ha sugerido que la envoltura en seda refuerza la señal de atracción hacia la hembra y actúa como un indicador honesto de la calidad del macho (Trillo et al., 2014). De hecho, algunos estudios sugieren que los machos pueden depositar más cantidad de seda cuando el contenido del regalo es simbólico, probablemente para compensar la falta de valor nutritivo, camuflar su contenido y aumentar su atractivo (Pavón-Peláez et al., 2022; Ghislandi et al., 2017). Bajo la teoría del handicap las señales deben ser costosas para ser fiables, por tanto, solo los individuos de alta calidad podrían asumir estos costos (Zahavi, 1975). De esta manera, los machos que invierten más seda en sus regalos, incluso cuando son simbólicos, podrían estar señalando su calidad y capacidad para asumir un mayor gasto energético. Además, la seda también puede beneficiar al macho a prolongar la cópula, ya que le permite asegurar la posesión del regalo, lo que evita que la hembra escape con el regalo antes de finalizar la transferencia espermática, como se ha observado en la araña donadora de regalos *Pisaura mirabilis* (Andersen et al., 2008). Contrario a lo previamente reportado, los regalos nutritivos obtenidos para la población de estudio

presentaron una mayor cantidad de seda que los regalos simbólicos, lo que se alinea con la duración de las envolturas examinada para ambos grupos. Este resultado del peso de la seda fue consistente a lo largo de los días y se observó tanto en los regalos producidos en laboratorio como en los recolectados a campo. Con los antecedentes actuales, resulta difícil interpretar este dato contrastante siendo que una miríada de factores podrían explicarlo. En principio es importante considerar que los estudios previos analizaron los primeros y únicos regalos producidos por los machos (Pavón-Peláez et al., 2022; Ghislandi et al., 2017), mientras que en el presente trabajo se examinó el peso de la seda del tercer regalo correspondiente al primer día experimental. Esto permite sugerir que quizás los primeros regalos, cuya seda no fue pesada, podrían haber contenido cantidades diferentes de seda en comparación con los terceros. Sin embargo, esta incógnita deberá de ser estudiada en un estudio futuro.

A modo general, los resultados reflejan la amplia plasticidad fenotípica de los machos, ya que ajustan la producción del regalo y la inversión en seda según su condición corporal, optimizando así su esfuerzo reproductivo en ambientes cambiantes (Pigliucci, 2001). Estas arañas, son semiacuáticas y habitan ambientes riparios, donde la disponibilidad de presas para alimentarse y producir regalos nupciales es altamente variable a lo largo del período reproductivo, fluctuando de la abundancia a la escasez en días o incluso horas (Albo et al., 2023; Pavón-Peláez et al., 2024b). La plasticidad fenotípica de los machos en la producción del regalo nupcial permite una considerable flexibilidad en la toma de decisiones en este tipo de ambientes. Se conoce que la producción de regalos simbólicos está vinculada a la disponibilidad de recursos alimenticios y la intensidad de la competencia post-copulatoria en relación al tamaño (condición) de los machos (Pavón-Peláez et al., 2024a). Excepto en los machos de mayor tamaño, todos los machos adoptan la táctica alternativa de producir regalos simbólicos cuando no hay presas disponibles y las hembras han copulado múltiples veces (alta competencia post-copulatoria) (Pavón-Peláez et al., 2024a). Debido a la preferencia de las hembras por los machos que ofrecen regalos, contar un regalo envuelto en seda, sin importar el contenido, resulta ventajoso (Albo & Costa, 2010; Albo et al., 2014b). Aunque esta táctica, está inevitablemente restringida por los costos energéticos involucrados en la inversión en seda (este trabajo), los machos maximizan la producción del rasgo sexual para eventualmente acceder a un mayor número de cópulas (Albo & Costa, 2010; Macedo-Rego et al., 2021). El hecho que los machos sin disponibilidad de presas mantengan una alta producción de regalos simbólicos durante dos días (seis regalos), no solo confirma la importancia de ofrecer un regalo durante el cortejo (Albo & Costa, 2010), sino que evidencia una alta capacidad de mantenimiento del rasgo sexual. En la naturaleza, es común observar a los machos caminar en busca de pareja mientras transportan el regalo (Albo et al., 2023; Pavón-Peláez et al., 2024b). Es esperable que los machos produzcan varios regalos por noche, siendo que las hembras se quedan con el regalo luego de la cópula e incluso lo pueden robar durante el cortejo (Pandulli-Alonso et al., 2017). El número de regalos producidos estará finalmente ajustado por la condición corporal del macho, la cual también es fundamental para mantener el vigor durante el cortejo y lograr acceder a la cópula (Albo et al., 2014a).

Las tácticas alternativas de apareamiento son parte de una estrategia condicional en la que los individuos eligen la táctica que maximiza su éxito reproductivo en relación a su tamaño, condición o estatus (Mokkonen & Lindstedt, 2016; Gross, 1996). A diferencia de la táctica dominante, las tácticas alternativas son menos costosas de producir, pero también menos beneficiosas en términos reproductivos, lo que explica su baja frecuencias en las poblaciones (Brockmann, 2001; Brockmann & Taborsky, 2008; Engqvist &

Taborsky, 2016). En algunos taxones, como escarabajos, los machos dominantes compiten por las hembras con cuernos exagerados, mientras que los subordinados emplean tácticas de menor costo, como adquirir cópulas a través de estrategias de infiltración en los nidos. Esta táctica alternativa permite que los machos maximicen su éxito reproductivo según su condición y contexto ecológico (Gross, 1996; Emlen, 2008; Brockmann & Taborsky, 2008). En arañas, las hembras obtienen beneficios reproductivos, como una mayor fecundidad, al aceptar cópulas con machos que ofrecen regalos nutritivos (Pandulli-Alonso et al., 2017; Toft & Albo, 2016). Dado que para las hembras los regalos simbólicos representan un costo, suelen reducir la duración de cópula cuando los machos emplean esta táctica alternativa (Albo et al., 2011b; Pavón-Peláez et al., 2024b). Sin embargo, en algunas poblaciones de *P. ornata* los regalos simbólicos, ya sea en forma de restos de presas o las partes vegetales, han sido la excepción. Esto se debe a que esta táctica puede encontrarse en altas frecuencias en poblaciones naturales (Albo et al., 2014b). Recientemente, se ha reportado que estas elevadas frecuencias se mantienen principalmente en ambientes altamente cambiantes, con gran variación climática (Albo et al., 2023; Pavón-Peláez et al., 2024b). En estas poblaciones, los machos que emplean regalos simbólicos logran acceso y duración de cópula comparables a aquellos que ofrecen regalos nutritivos, considerados la táctica dominante (Pavón-Peláez et al., 2024b). El análisis de los datos de campo muestra que los regalos producidos a partir de objetos no nutritivos se encuentran en baja frecuencia (menos del 10%) en todas las poblaciones estudiadas. Dado que el beneficio reproductivo para los machos es similar entre los regalos que contienen partes vegetales y aquellos con restos de presas, los nuevos resultados sugieren que el principal factor que limita la producción de regalos con partes vegetales es el costo asociado a la inversión en seda. Esto indica que el empleo de una u otra táctica alternativa depende exclusivamente de la condición corporal de los machos. Así, los machos regulan estratégicamente la producción del regalo nupcial, utilizando la táctica dominante de ofrecer un regalo nutritivo cuando hay presas disponibles y empleando las alternativas cuando estas son limitadas. Además, dependiendo de la condición corporal, los machos en condiciones relativamente pobres pueden consumir la presa para ganar energía y luego ofrecer los restos, mientras que cuando su condición es buena, pueden optar por envolver partes vegetales.

En conclusión, este trabajo demuestra que los machos de la araña *P. ornata* son capaces de producir varios regalos por noche sin limitaciones fisiológicas o energéticas. Además, es esperable que varíen la táctica empleada dependiendo del conjunto de factores ecológicos (disponibilidad de presas) e individuales (condición corporal) durante las horas de actividad reproductiva. La capacidad de los machos para ajustar tanto la cantidad de seda como el tipo de regalo les permite optimizar su esfuerzo reproductivo sin comprometer excesivamente su condición corporal, la cual también es necesaria para acceder exitosamente a cópulas. Este trabajo deja en evidencia la carencia de entendimiento existente sobre la regulación de las tres tácticas de apareamiento que los individuos emplean en un contexto natural. Finalmente, ofrece nuevas perspectivas sobre cómo los costos asociados a la producción de un rasgo sexual pueden influir en el mantenimiento y la evolución de las estrategias reproductivas.

Bibliografía

- **Albo, M. J., Costa-Schmidt, L. E., & Costa, F. G. (2009).** To feed or to wrap? Female silk cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal of Zoology*, 277(4), 284–290. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00539.x>
- **Albo, M. J., & Costa, F. G. (2010).** Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*, 79(5), 1031–1036. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.01.018>
- **Albo, M. J., Toft, S., & Bilde, T. (2011).** Condition dependence of male nuptial gift construction in the spider *Pisaura mirabilis* (Pisauridae). In *Journal of Ethology* (Vol. 29, Issue 3, pp. 473–479). <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0281-1>
- **Albo, M. J., Winther, G., Tuni, C., Toft, S., & Bilde, T. (2011).** Worthless donations: Male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. In *BMC Evolutionary Biology* (Vol. 11, Issue 1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-329>
- **Albo, M. J., Toft, S., & Bilde, T. (2014).** Sexual selection, ecology, and evolution of nuptial gifts in spiders. In *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics* (pp. 183–200). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416028-6.00007-4>
- **Albo, M. J., Melo-González, V., Carballo, M., Baldenegro, F., Trillo, M. C., & Costa, F. G. (2014).** Evolution of worthless gifts is favoured by male condition and prey access in spiders. In *Animal Behaviour* (Vol. 92, pp. 25–31). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.018>
- **Albo, M. J., & Peretti, A. v. (2015).** Worthless and nutritive nuptial gifts: Mating duration, sperm stored and potential female decisions in spiders. *PLoS ONE*, 10(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129453>
- **Albo, M. J., Pavón-Peláez, C., Villar, M. M., Buzatto, B. A., & Tomasco, I. (2023).** Stressful environments favor deceptive alternative mating tactics to become dominant. *BMC Biology*, 21(1). <https://doi.org/10.1186/s12915-023-01664-5>
- **Andersson, M. (1994).** *Sexual Selection*. https://books.google.com/books/about/Sexual_Selection.html?hl=es&id=QV65DwAAQBAJ
- **Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002).** Avoiding Pitfalls When Using Information-Theoretic Methods. In *Source: The Journal of Wildlife Management* (Vol. 66, Issue 3).
- **Andersson, M., & Simmons, L. W. (2006).** Sexual selection and mate choice. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 21, Issue 6, pp. 296–302). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.015>
- **Andersen, T., Bollerup, K., Toft, S., & Bilde, T. (2008).** Why do males of the spider *Pisaura mirabilis* wrap their nuptial gifts in silk: Female preference or male control? *Ethology*, 114(8), 775–781. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01529.x>
- **Andrade, M. C. B., & Mason, A. C. (2000).** Male condition, female choice, and extreme variation in repeated mating in a scaly cricket, *Ornebius aperta* (Orthoptera: Gryllidae: Mogoplistinae). In *Journal of Insect Behavior* (Vol. 13, Issue 4).
- **Arnqvist, G., & Rowe, Locke. (2005).** *Sexual conflict*. 330. https://books.google.com/books/about/Sexual_Conflict.html?hl=es&id=JLfwwPqsHnMC

- **Bristowe, W. (1958).** The World of Spiders. *Persee.FrF BourlièreRevue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1959•persee.Fr. https://www.persee.fr/doc/revec_0040-3865_1959_num_13_2_4200_t1_0274_0000_5
- **Jane Brockmann, H. (2001).** *The Evolution of Alternative Strategies and Tactics*. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 30, pp. 1-51). Academic Press.
- **Brockmann, H. J., & Taborsky, M. (2008).** Alternative reproductive tactics and the evolution of alternative allocation phenotypes. *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*, 25–51.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511542602.003>
- **Brum, P. E. D., Costa-Schmidt, L. E., & Araújo, A. M. de. (2012).** It is a matter of taste: Chemical signals mediate nuptial gift acceptance in a neotropical spider. *Behavioral Ecology*, 23(2), 442–447. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr209>
- **Carico, J. E. (2005).** Descriptions of two new spider genera of Trechaleidae (Araneae, Lycosoidea) from South America. *Journal of Arachnology*, 33(3), 797–812.
<https://doi.org/10.1636/H03-71.1>
- **Clutton-Brock, T. (2007).** *Sexual selection in males and females*. *Science (New York, N.Y.)*, 318(5858), 1882–1885. <https://doi.org/10.1126/science.1133311>
- **Craig, C. L., Riekel, C., Herberstein, M. E., Weber, R. S., Kaplan, D., & Pierce, N. E. (2000).** Evidence for Diet Effects on the Composition of Silk Proteins Produced by Spiders. *Mol. Biol. Evol.*, 17(12), 1904–1913.
www.esrf.fr/computing/expg
- **Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E., & de Araújo, A. M. (2008).** Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, Paratrechalea). *Naturwissenschaften*, 95(8), 731–739. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0379-7>
- **De Lisle, S. P., & Rowe, L. (2023).** Condition dependence and the paradox of missing plasticity costs. *Evolution Letters*, 7(2), 67–78.
<https://doi.org/10.1093/evlett/qrad009>
- **Emlen, D. J. (2008).** *The Evolution of Animal Weapons*. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39(1), 387–413.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173>
- **Engqvist, L., & Sauer, K. P. (2003).** Influence of nutrition on courtship and mating in the scorpionfly *Panorpa cognata* (Mecoptera, Insecta). *Ethology*, 109, 911–928. www.blackwell.de/synergy
- **Engqvist, L., & Taborsky, M. (2016).** The evolution of genetic and conditional alternative reproductive tactics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1825). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2945>
- **Engels, S., & Sauer, K. P. (2006).** Resource-dependent nuptial feeding in *Panorpa vulgaris*: An honest signal for male quality. *Behavioral Ecology*, 17(4), 628–632. <https://doi.org/10.1093/beheco/ark007>
- **Gershman, S. N., Mitchell, C., Sakaluk, S. K., & Hunt, J. (2012).** Biting off more than you can chew: sexual selection on the free amino acid composition of the spermatophylax in decorated crickets. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1738), 2531. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2011.2592>
- **Ghislandi, P. G., Beyer, M., Velado, P., & Tuni, C. (2017).** Silk wrapping of nuptial gifts aids cheating behaviour in male spiders. *Behavioral Ecology*, 28(3), 744–749. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx028>
- **Gross, M. R. (1996).** Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2), 92–98.

- **Gwynne, D. T. (2008).** Sexual conflict over nuptial gifts in insects. In *Annual Review of Entomology* (Vol. 53, pp. 83–101).
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093423>
- **Harting, F. (2022).** *DHARMA | Diagnostics for Hierarchical Regression Models*.
<https://florianhartig.github.io/DHARMA/>
- **Kessel, E. L. (1955).** The mating activities of balloon flies. *Systematic zoology*, 4(3), 97-104.
- **Klein, A. L., Trillo, M. C., & Albo, M. J. (2012).** Sexual receptivity varies according to female age in a Neotropical nuptial gift-giving spider. *The Journal of Arachnology*, 40(1), 138-140.
- **Lang. (1996).** Silk investment in gifts by males of the nupcial feeding spider *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae). *Behaviour*, 133(9-10), 697-716.
- **LeBas, N. R., & Hockham, L. R. (2005).** An invasion of cheats: The evolution of worthless nuptial gifts. *Current Biology*, 15(1), 64–67.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.12.043>
- **Lewis, S., & South, A. (2012).** The Evolution of Animal Nuptial Gifts. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 44, pp. 53–97). Academic Press Inc.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394288-3.00002-2>
- **Macedo-Rego, R. C., Costa-Schmidt, L. E., Santos, E. S. A., & Machado, G. (2016).** Negative effects of prolonged dietary restriction on male mating effort: Nuptial gifts as honest indicators of long-term male condition. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep21846>
- **Macedo-Rego, R. C., Costa-Schmidt, L. E., & Machado, G. (2021).** Males of a Neotropical spider adjust prey-gift construction but not mate search in response to sperm competition. *Ethology*, 127(8), 661–668.
<https://doi.org/10.1111/eth.13202>
- **Mokkonen, M., & Lindstedt, C. (2016).** The evolutionary ecology of deception. *Biological Reviews*, 91(4), 1020–1035. <https://doi.org/10.1111/BRV.12208>
- **Pandulli-Alonso, I., Quaglia, A., & Albo, M. J. (2017).** Females of a gift-giving spider do not trade sex for food gifts: A consequence of male deception? *BMC Evolutionary Biology*, 17(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0953-8>
- **Pandulli-Alonso, I., Tomasco, I. H., & Albo, M. J. (2022).** The handsome liar: Male spiders offering worthless gifts can benefit increasing mating duration. *Ethology*, 128(3), 215–222. <https://doi.org/10.1111/eth.13258>
- **Pavón-Peláez, C., Franco-Trecu, V., Pandulli-Alonso, I., Jones, T. M., & Albo, M. J. (2022).** Beyond the prey: male spiders highly invest in silk when producing worthless gifts. *PeerJ*, 9. <https://doi.org/10.7717/peerj.12757>
- **Pavón-Peláez, C., Diniz, V. S. R., Paredes-Munguía, W., Teixeira, R. A., Costa-Schmidt, L. E., Santos, A. J., Buzatto, B. A., & Albo, M. J. (2024).** Variability in precipitation weakens sexual selection for nuptial gifts in spiders. <https://doi.org/10.1086/732308>. <https://doi.org/10.1086/732308>
- **Pavón-Peláez, C., Martínez Villar, M., Franco-Trecu, V., & Albo, M. J. (2024).** When all males cheat post-copulatory competition limits worthless gift-giving frequency in spiders. *Evolutionary Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10682-024-10325-0>
- **Pigliucci, M. (2001).** What is Phenotypic Plasticity? *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*, 1–33.
https://books.google.com/books/about/Phenotypic_Plasticity.html?hl=es&id=JoCFupYhdNQC

- **Preston-Mafham, K. G. (1999).** Courtship and mating in *Empis (Xanthempis) trigramma* Meig., *E. tessellata* F. and *E. (Polyblepharis) opaca* F. (Diptera: Empididae) and the possible implications of ‘cheating’ behaviour. *Journal of Zoology*, 247(2), 239–246.
- **Podos, J. (2022).** Costs, constraints and sexual trait elaboration. In *Animal Behaviour* (Vol. 184, pp. 209–214). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.05.021>
- **Sakaluk, S. K. (1984).** Male crickets feed females to ensure complete sperm transfer. *Science*, 223(4636), 609–610.
- **Scheiner, S. M. (1993).** Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 35–68.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>
- **Shultz, J. W. (1987).** The origin of the spinning apparatus in spiders. *Biological Reviews*, 62(2), 89–113. <https://doi.org/10.1111/J.1469-185X.1987.TB01263.X>
- **Snell-Rood, E. C. (2013).** An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85(5), 1004–1011.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>
- **Solano-Brenes, D., Costa-Schmidt, L. E., Albo, M. J., & Machado, G. (2021).** Differential allocation in a gift-giving spider: males adjust their reproductive investment in response to female condition. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1).
<https://doi.org/10.1186/s12862-021-01870-1>
- **Svensson, E. I. (2023).** Why high-condition males might be bad news for females and populations. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (Vol. 120, Issue 12). National Academy of Sciences.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2301989120>
- **Stearns, S. C. (1989).** *The evolutionary significance of phenotypic plasticity* (Vol. 39, Issue 7).
- **Trillo, M. C., Melo-González, V., & Albo, M. J. (2014).** Silk wrapping of nuptial gifts as visual signal for female attraction in a crepuscular spider. *Naturwissenschaften*, 101(2), 123–130. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1139-x>
- **Vahed, K. (1998).** The function of nuptial feeding in insects: Review of empirical studies. In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (Vol. 73, Issue 1, pp. 43–78). <https://doi.org/10.1017/S0006323197005112>
- **Vahed, K. (2007).** All that glitters is not gold: Sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. In *Ethology* (Vol. 113, Issue 2, pp. 105–127). <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01312.x>
- **West-Eberhard, M. J. (1989).** Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 249–278.
- **West-Eberhard, M. J. (2003).** *Developmental plasticity and evolution* (Vol. 816). Oxford University Press.
<https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=7DQNTPYaHLYC&oi=fnd&pg=PR15&dq=West+Eberhard+2003&ots=X10TaRV5cG&sig=cCv7reRiaEcqIyInZu43UwANF3c#v=onepage&q=West%20Eberhard%202003&f=false>
- **Wiens, J. J., & Tuschhoff, E. (2020).** Songs versus colours versus horns: what explains the diversity of sexually selected traits? *Biological Reviews*, 95(4), 847–864. <https://doi.org/10.1111/brv.12593>
- **Whitman, D. W., & Agrawal, A. A. (2009).** What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences, 1–63.

- **Zahavi, A. (1975).** Mate selection-A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53(1), 205–214. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(75\)90111-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(75)90111-3)

Material Suplementario

Tabla S1. Condición corporal de los machos en función de la presencia de regalo y el grupo. Parámetros estimados con su correspondiente error estándar y p-valor resultante del Modelo Lineal Generalizado Mixto (distribución Gaussiana) explicando el efecto de la presencia del regalo y su interacción con el grupo (Simbólico, Nutritivo) y los días (1, 2, 3) sobre la diferencia de la condición corporal (regresión lineal del peso ~ tamaño) de los machos entre el día 1 y 3. El modelo incluyó la identidad del macho (Macho ID) y de la hembra (Hembra ID) como efectos aleatorios y la co-variable días (categórica). Los resultados significativos se muestran en negrita

	Efectos fijos	Estimado	SE	Z valor	P valor
Condición del macho	Intercepto	0.002	0.002	0.924	0.356
	Grupo	0.001	0.001	0.281	0.779
	Día	-0.001	0.001	-2.049	0.046
	Regalo	0.002	0.001	1.473	0.142
	Grupo*Regalo	-0.003	0.002	-1.750	0.082
	Efectos aleatorios	SD	Día (2, 3)		
Condición del macho	Día/Macho ID	0.000	0.003	0.002	
	Hembra ID	0.000	0.001	0.001	

Tabla S2. Condición corporal de los machos del grupo Control en función de los días. Parámetros estimados con su correspondiente error estándar y p-valor resultante del Modelo Lineal (distribución Gaussiana) explicando el efecto de los días (1, 2, 3) sobre la condición corporal (regresión lineal del peso ~ tamaño) de los machos.

	Efectos fijos	Estimado	SE	Z valor	P valor
Condición del macho	Intercepto	-0.018	0.004	-4.664	<0.01
	Día	-0.001	0.002	-0.233	0.816

Tabla S3. Selección de modelos para la duración de las envolturas en función del grupo. Todos los modelos incluyeron la identidad del macho (Macho ID) y de la hembra (Hembra ID) como efectos aleatorios y la co-variable días (categórica). Cond ♂: condición macho; Cond ♀: condición hembra.

Modelo	GL	Log-verosimilitud	P valor
Grupo + Día + Cond ♂ + Cond ♀ + Grupo*Día + Grupo* Cond ♂ + Día* Cond ♂ + Cond ♂ *Cond ♀	22	-498.53	0.96
Grupo + Día + Cond ♂ + Cond ♀ + Grupo*Día + Grupo* Cond ♂ + Cond ♂ * Cond ♀	21	-498.53	0.89
Grupo + Día + Cond ♂ + Cond ♀ + Grupo*Día + Grupo* Cond ♀	20	-498.54	0.79
Grupo + Día + Cond ♂ + Grupo*Día + Cond ♀	19	-498.57	0.16
Grupo + Día + Cond ♂ + Grupo*Día	18	-499.57	