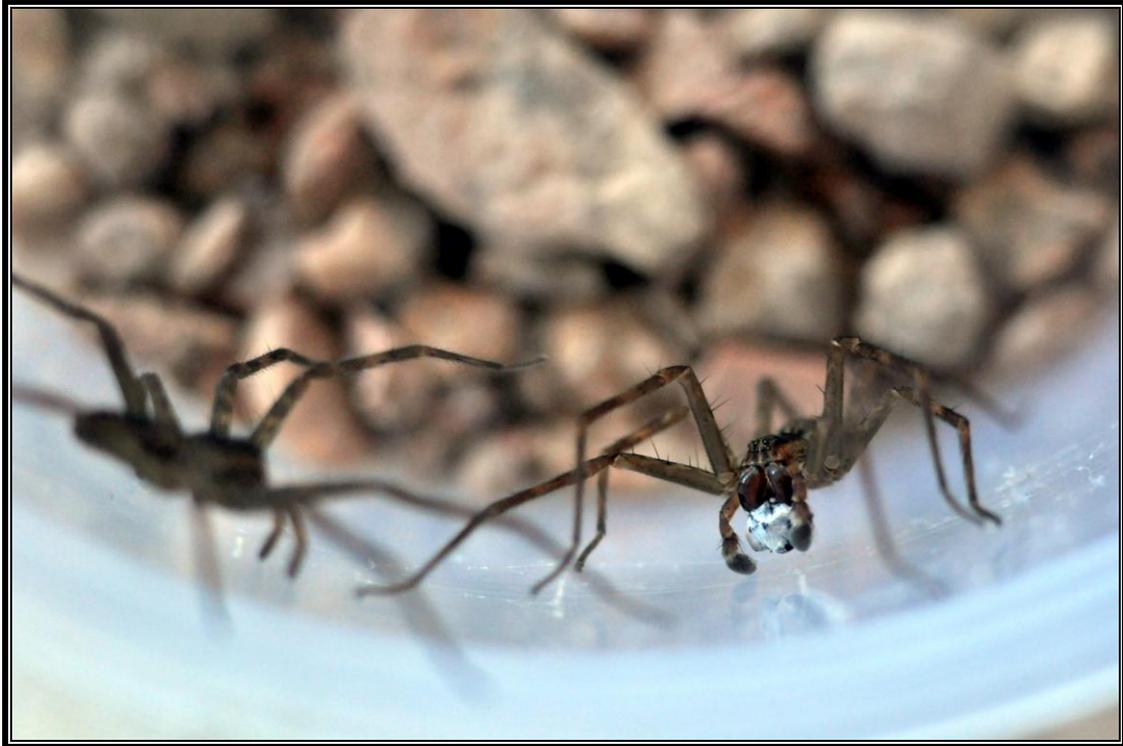


**Múltiples cópulas y potenciales beneficios directos
en una araña con regalo nupcial,
Paratrechalea ornata.**



Irene Pandulli

**TESINA DE GRADO
LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PROFUNDIZACIÓN EN ETOLOGÍA**

**Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, IIBCE.
2014.**

TESINA DE GRADO, LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PROFUNDIZACIÓN EN ETOLOGÍA

Orientadora:

María José Albo Graña.

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable

Tribunal:

Bettina Tassino.

Seccion Etologia, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Gabriel Francescoli

Seccion Etologia, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Foto de portada (M.C Trillo): Tomada en el laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del IIBCE, en Setiembre de 2013. A la derecha se encuentra el macho sosteniendo un regalo nupcial en sus quelíceros, que ofrece a la hembra (izq.).

Índice

Agradecimientos.....	4
Resumen.....	5
Introducción.....	6
Material y métodos.....	10
Resultados.....	12
Discusión.....	15
Bibliografía.....	21

Agradecimientos

En principio quiero agradecer a todos y cada mis compañeros del laboratorio, a quienes comparten cotidianamente el almuerzo, un mate, un momento, un sentimiento, una preocupación, una alegría, mucho. Gracias por los consejos y las enseñanzas; pero también gracias por las bromas, chistes y buen ambiente. Particularmente a Fernando Costa que fue mi puerta de entrada al laboratorio, por su generosidad, dedicación, sus consejos y por siempre tener un minuto para regalarme. Y también, muy especialmente a Majo, por su dedicación, el tiempo brindado, ese entusiasmo que contagia, por confiar en mí, por ser más que una guía una compañera en este proceso. Gracias por los buenos e inolvidables momentos y también gracias por las discusiones.

En segundo lugar, pero no menos importante, quiero agradecer a mi familia, que muchas veces sin entender bien que hago, siempre han estado ahí para apoyarme. Que han confiado en mí, permitiéndome ir buscando mi camino, aunque muchas veces me equivoque. Gracias por soportar mis ausencias en alguna reunión familiar, o que tenga que salir corriendo después del almuerzo dominical para el laboratorio. Y gracias a mi padre especialmente que a pesar de no tener mucho amor por las arañas, supo alojarnos a nosotras y 100 arañas más o menos, que durmieron en su barbacoa dos noches.

Y gracias a mis amigos y pareja que han sido parte de este proceso, por ser siempre mi contención, casi como una familia. Por estar ahí cuando todo sale bien y llego copada charlando, y cuando las cosas no están tan bien y el ánimo no es el mejor. También bancando fines de semana cerquita de Montevideo porque tengo que ir al laboratorio.

Resumen:

En diversos taxones como insectos y arañas, se conoce el uso de regalos nupciales como una estrategia reproductiva. Mediante el regalo los machos pueden aumentar el número y mejorar las características de las cópulas, mientras que las hembras pueden obtener beneficios directos para ellas o indirectos. En la araña Neotropical *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae), el macho ofrece regalos nutritivos (presas frescas) o regalos no nutritivos (restos secos de presas). Durante el cortejo el macho ofrece el regalo y la cópula sucede cuando la hembra lo toma. Una de las hipótesis sobre el origen evolutivo del regalo nupcial es la inversión paternal, que supone que el regalo brinda nutrientes a la hembra, y ésta los utiliza para la descendencia, por lo que la existencia de regalos no nutritivos (simbólicos) es particularmente llamativa. En nuestro país se encontró que solo el 30% de los regalos a campo de *P. ornata* son nutritivos. Predecimos que a pesar de esto, las hembras copulan más frecuentemente con machos que ofrecen regalos nutritivos, ya que éstos mejoran su estado nutricional y fecundidad. El objetivo fue verificar si estas hembras incurren en múltiples cópulas basadas en su condición alimenticia y/o contenido del regalo, y si estos factores influyen en su éxito reproductivo. Se expusieron cada 2 días hasta la puesta de ooteca: a) hembras bien alimentadas a machos con regalos nutritivos, b) hembras bien alimentadas a machos con regalos simbólicos y c) hembras mal alimentadas a machos con regalos nutritivos. Se obvió un cuarto grupo (hembras mal alimentadas con machos con regalos simbólicos) por motivos éticos (mortalidad de hembras). Se encontró que todas las hembras realizaron múltiples cópulas antes de construir la ooteca y la cantidad de cópulas fue similar entre los grupos, sin importar el estado alimenticio, ni el contenido de regalo. Tampoco hubo diferencias en el tiempo de aceptación del regalo, ni en la duración de la cópula entre los grupos. Las hembras bien alimentadas que copularon con machos con regalo nutritivo construyeron ooteca antes y obtuvieron mayor fecundidad que las restantes, lo que apoya la hipótesis de inversión paternal y muestra que para las hembras el regalo nupcial es una vía de obtener nutrientes.

Palabras claves: *Paratrechalea ornata*, regalos nupciales, múltiples cópulas.

Introducción

Charles Darwin (1859) en su teoría de sobre la evolución por selección natural, sostiene que aquellos atributos que incrementan la eficacia biológica de los individuos en términos de supervivencia y fertilidad, aumentarán su frecuencia en la población en sucesivas generaciones. Posteriormente propuso y desarrolló ampliamente la teoría de la selección sexual (Darwin, 1871), sugiriendo que los caracteres que incrementan el éxito reproductivo individual pueden evolucionar aunque supongan un costo en términos de supervivencia. Distinguió dos formas de selección sexual: la competencia entre los machos por acceder a las hembras, o selección intrasexual, y la elección de machos que realizan las hembras, o selección intersexual. La selección sexual puede ocurrir, como planteó Darwin, antes de la cópula, pero también durante o después de la misma, en forma de competencia espermática (Parker, 1984) y elección críptica femenina (Eberhard, 1996).

El esfuerzo reproductivo se materializa en la producción de gametos, el apareamiento y los cuidados parentales. Las hembras invierten muchos recursos en producción de gametos y cuidados parentales, con lo que optimizan la elevada inversión realizada en óvulos. En cambio, los machos invierten, sobre todo, en conseguir apareamientos, por el menor valor que tiene para ellos cada espermatozoide y su capacidad de producirlos en gran número (Bateman, 1948). Esto determina que normalmente sean los machos los que buscan aparearse con el mayor número de hembras posibles, mientras que las hembras serán más selectivas, eligiendo entre los machos. Este patrón estándar de comportamiento sexual, puede alterarse conforme aumente el grado de inversión parental realizado por el macho, pudiéndose llegar a la inversión de los roles sexuales (Gwynne, 1991; Bonduriansky, 2001). Los patrones de comportamiento sexual que se observan en animales son el resultado, por lo tanto, de presiones selectivas que actúan diferencialmente sobre machos y hembras.

Los sistemas de apareamiento se pueden clasificar de acuerdo al número de parejas potenciales en un momento dado. Así hay especies monógamas, en donde un macho se empareja con una sola hembra de forma estable al menos por un período reproductivo; especies polígamas donde un sexo se aparea con varios individuos del otro sexo (poligínicas, un macho con varias hembras; o poliándricas, una hembra con varios machos); y especies promiscuas, en donde machos y hembras copulan múltiples veces con diferentes individuos (Krebs y Davies 1993; Andersson, 1994).

A pesar de que las hembras pueden fecundar todos sus óvulos potenciales con una sola inseminación en una cópula, y que además existen costos inherentes al copular de forma múltiple, como enfermedades venéreas, exposición a depredadores o gasto de tiempo que podría utilizarse en otras actividades (ej: alimentación), los sistemas poliándricos son taxonómicamente muy frecuentes (Jennions y Petrie, 2000; Zeh y Zeh, 2001; Simmons, 2005; Parker y Birkhead, 2013). De hecho se ha propuesto que aceptando múltiples cópulas las hembras pueden adquirir beneficios indirectos, como diversidad genética, “buenos genes” (Zahavi, 1975) e “hijos atractivos” (Fisher, 1930). Pero las hembras pueden también obtener beneficios directos, tales como conseguir cuidado parental de varios machos, adquirir un territorio necesario para alimentación y/o reproducción (Simmons, 2005) o adquirir nutrientes (Gray, 1997b; Fedorka y Mousseau, 2002), como en el caso de los machos que ofrecen regalos nupciales (Vahed, 1998; 2007; Lewis y South, 2012).

Existen muchas y variadas especies que utilizan como estrategia la donación de un regalo nupcial (Vahed, 1998; 2007; Lewis y South, 2012). Éste es ofrecido por el macho a la hembra durante el cortejo y la cópula. Están bien documentados en insectos y pueden consistir en transferencia de sustancias nutritivas, presas capturadas, regurgitaciones, fluidos glandulares, incluso partes del propio cuerpo del macho (Thornhill, 1976; Steele, 1986; Boggs, 1995; Vahed, 1998; 2007; Lewis y South, 2012). Sin embargo, también existen casos en que los machos entregan regalos que no son nutritivos, como hojas o ramas, semillas o bolas de seda, llamados regalos sustitutivos o sin valor (Preston-Mafham, 1999; LeBas y Hockham, 2005). Existen varias hipótesis no excluyentes sobre el origen evolutivo del regalo nupcial: 1) inversión parental, 2) esfuerzo de cópula, 3) defensa del canibalismo (Vahed, 1998) y 4) explotación sensorial (Sakaluk, 2000). Cada una de estas hipótesis parece tener más influencia en algunos sistemas que en otros. 1) El regalo nupcial puede representar una forma de inversión paternal cuando los nutrientes del regalo son usados por la hembra para aumentar el éxito de la descendencia (Thornhill, 1976; Gwynne, 1984; Simmons y Parker, 1989). 2) El regalo nupcial puede representar el esfuerzo de cópula del macho, atrayendo a la hembra, facilitando la posición y prolongando el tiempo de cópula, y consecuentemente incrementar la cantidad de esperma transferido, ventajoso para la competencia espermática (Thornhill, 1976; Simmons y Gwynne, 1991; Eberhard, 1996; Wolfner, 1997; Heifetz et al., 2001; Arniqvist y Rowe, 2005; Sakaluk et al., 2006). 3) Los regalos nupciales protegen a los machos del canibalismo sexual (Vahed, 1998; Stålhandske, 2001). 4) Los regalos nupciales podrían

significar la explotación de una motivación previa de la hembra, o “explotación sensorial”. Explotando sesgos sensoriales de las hembras, los machos pueden atraerlas y obtener mayor éxito reproductivo.

En arañas el regalo nupcial consiste en una presa que el macho atrapa y envuelve en seda (Bristowe and Locket, 1926; Costa-Schmidt et al., 2008). En el marco de la selección sexual existen sólo dos especies de arañas bien estudiadas: la paleártica *Pisaura mirabilis* (Pisauridae) (Austad y Thornhill, 1986) y la neotropical *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae) (Costa-Schmidt et al., 2008). En ambas especies, el macho ofrece el regalo durante el cortejo, y la cópula sucede cuando la hembra acepta el regalo. Mientras la hembra va comiendo, el macho inserta sus órganos copuladores y transfiere el esperma (Bristowe, 1958; Costa-Schmidt et al., 2008; Albo y Costa, 2010). Los machos sin regalo también cortejan y copulan, pero tienen dificultades para mantener la posición de cópula y ven reducida la duración de la misma (Stålhandske, 2001; Albo y Costa, 2010), lo que disminuye la transferencia de esperma (Albo et al., 2013; Albo y Peretti en revisión). Alternativamente, cuando no hay presa disponible los machos de ambas especies donan objetos no nutritivos o “regalos simbólicos” (Albo et al., 2011; 2014). En *P. mirabilis* aproximadamente el 30% de los regalos en el campo son simbólicos (Albo et al., 2011). En concordancia con el alto porcentaje de regalos nutritivos en el campo, la razón más obvia por la que las hembras de *P. mirabilis* son poliándricas es el potencial acceso a comida y el beneficio nutricional que la hembra obtiene en contrapartida de la cópula. De hecho, hembras que en el laboratorio que no son alimentadas, son más proclives a aceptar regalos y cópulas que aquellas que están saciadas (Thornhill, 1984; Bilde et al., 2007; Prokop y Maxwell, 2009). Contrario a esto, y aunque las hembras de *P. ornata* son poliándricas (Klein et al., 2014), el 70% de los regalos en el campo son simbólicos (Albo et al., 2014), lo que pone en duda que las hembras accedan a múltiples cópulas como estrategia adaptativa de forrajeo.

La nutrición es muy relevante para el éxito reproductivo de las hembras (Wise, 2006), entre otros motivos porque acelera la oviposición y aumenta la fecundidad. En este marco los regalos simbólicos son un carácter interesante de estudiar, principalmente porque las hembras podrían estar bajo un engaño y sufrir costos reproductivos asociados a este tipo de regalo. En este trabajo se plantea la hipótesis de que a pesar de la existencia abundante de regalos simbólicos, las hembras de *P. ornata* mantienen su preferencia por los machos que ofrecen regalos nutritivos, ya que éstos mejoran el estado nutricional de la hembra y su descendencia. El objetivo general es verificar si las hembras de la araña *P.*

ornata incurren en múltiples cópulas basadas en su condición alimenticia y/o contenido del regalo, y si estos factores influyen en las características de la cópula, y el éxito reproductivo. Para cumplir con el objetivo, se varió la alimentación de las hembras (bien y mal alimentadas) y el contenido del regalo: nutritivo (presa fresca) y simbólico (restos secos de presa).

Se estudió específicamente:

1- Los efectos de los tratamientos en la frecuencia de cópula y la descendencia

1A- Si existen diferencias en la frecuencia de aceptación de cópulas por parte de las hembras dependiendo de su condición alimenticia y/o contenido del regalo. Se espera que las hembras mal alimentadas tuvieran una mayor frecuencia de aceptación de cópulas con regalo que aquellas bien alimentadas, para potencialmente mejorar su condición nutricional. Además, se espera que las hembras bien alimentadas que reciban regalos simbólicos acepten más cópulas que aquellas bien alimentadas que reciban regalo nutritivo.

1B- Si cambia el éxito reproductivo, medido en términos de la descendencia, con la alimentación y el número de cópulas. Al aumentar el número de cópulas de las hembras mal alimentadas, se espera que estas compensen sus carencias nutritivas, alimentándose con muchos regalos nutritivos, y obtengan una cantidad de descendencia similar a las bien alimentadas. En las hembras bien alimentadas, la descendencia será más numerosa tras recibir regalos nutritivos que tras recibir regalos simbólicos.

2-Los efectos de los tratamientos en las características de la cópula.

- Si existen diferencias en las características de la cópula (latencia de aceptación y duración de la cópula), con la alimentación y el número de cópulas. Tanto la latencia de aceptación como la duración de la cópula se espera que sean más cortas en hembras de menor condición nutricional, ya que su necesidad de obtener alimento las hará aceptar el regalo más rápidamente pero finalizar la cópula poco tiempo luego de iniciada. Entonces, estas variables serán mínimas para las mal alimentadas que reciben regalo nutritivo, intermedias para las bien alimentadas que reciben regalo simbólico, y máximas para las bien alimentadas que recibieron regalo nutritivo.

Material y métodos

Se recolectaron individuos juveniles y subadultos, y también machos adultos, durante el período Agosto-Setiembre de 2013 y Febrero-Marzo de 2014, en zonas ribereñas del Río Santa Lucía, Departamento de Lavalleja, Uruguay (Paso del Molino: 34°16'39.78" S, 55°14'00.61" O). Dichas colectas se llevaron a cabo durante la tarde (levantando piedras) y la noche (sobre piedras contra el agua), momento de mayor actividad de la especie. De noche se utilizaron linternas de minero, cuya luz permite detectar los animales al reflejarse en el *tapetum* de sus ojos (capa reflectiva de tejido asociada a la retina, típica de animales nocturnos). Los individuos inmaduros recolectados se criaron individualmente bajo condiciones de laboratorio, a temperatura promedio de 25.5 °C (± 0.6). Se los alimentó con moscas de la fruta (*Drosophila* sp.) dos veces por semana y se les proveyó de agua. Una vez que alcanzaron el estado adulto, los individuos se trasladaron a un cuarto experimental (21.5 \pm 2.1 °C) bajo el mismo régimen de alimentación durante los siguientes 15 días. Transcurrido ese período los individuos son considerados maduros sexualmente, y son adecuados para experimentos comportamentales (Klein et al., 2014).

Las hembras utilizadas fueron únicamente las que alcanzaron su estado adulto en el laboratorio, garantizando así la virginidad (factor muy importante cuando se quiere establecer el éxito de descendencia). Los machos que fueron utilizados, en cambio, fueron aquellos que maduraron en el laboratorio y también adultos recolectados en el campo, debido a que no tiene relevancia su pasado reproductivo para este estudio.

Para las experiencias se varió el régimen alimenticio de las hembras (BA: bien alimentadas, y MA: mal alimentadas) y el contenido del regalo recibido (N: nutritivo, con presa, y S: simbólico, con restos secos de exoesqueleto). Cada hembra se expuso a su tratamiento día por medio hasta la construcción de la primera ooteca. Con esta metodología cada hembra tuvo la posibilidad de copular cada dos días con un macho diferente. Sólo se analizaron los datos de las hembras que construyeron ooteca.

Por otro lado, los machos siguieron comiendo dos veces por semana. Se realizaron tres tratamientos experimentales: BA-N (n=17): hembras alimentadas a diario y con posibilidad de copular con un macho con regalo nutritivo (presa, *Musca domestica*); BA-S (n=17): hembras alimentadas a diario y con posibilidad de copular con un macho con regalo simbólico (muda de larva de *Tenebrio molitor*); y MA-N (n=11): hembras no alimentadas y con posibilidad de copular con un macho con regalo nutritivo. Se evitó un cuarto grupo (hembras mal alimentadas con machos con regalos simbólicos) por motivos éticos (para evitar la mortalidad de las hembras). Estos tratamientos resultaron en hembras

en muy buenas condiciones alimenticias, en condiciones intermedias y en malas condiciones (BA-N > BA-S > MA-N).

Las experiencias se realizaron en recipientes plásticos transparentes de 15 cm de diámetro y 9 cm de altura, conteniendo un sustrato adecuado (piedras) que simula las condiciones naturales de su ambiente, y un pequeño recipiente con agua. Se colocó a la hembra de 24 a 30 horas antes de comenzar las experiencias para que depositaran su rastro de seda, que al poseer probablemente feromonas sexuales estimula la construcción del regalo por el macho (Albo et al., 2009). Las experiencias constaron de dos etapas; en la primera, mientras la hembra se encerraba bajo un pequeño recipiente de vidrio (3 cm de diámetro) dentro del recipiente plástico grande, se colocaba al macho que iba reconociendo el territorio y la seda de la hembra durante 20 minutos. En la segunda etapa, se liberaba a la hembra, quedando ambos individuos juntos, permitiendo la cópula. Durante la primera etapa, el macho podía construir el regalo nupcial agregando seda a la mosca o la muda de tenebrio. Si la construcción no sucedía en estos 20 min, se retiraba el recipiente que se encontraba encima de la hembra, permitiendo que ambos individuos tuvieran contacto pero imposibilitando la cópula, alejando a la hembra con una pinza (esa exposición y simulación de rechazo estimula al macho a envolver en seda; Albo y Costa, 2010). Luego se volvía a cubrir la hembra y se esperaba otros 20 minutos. Si aun así no se daba la construcción del regalo, se sustituía por un nuevo macho. Esto se repitió hasta dos veces de ser necesario, de forma de poder descartar posibles incompatibilidades entre individuos. En todos los casos se registraron los comportamientos durante media hora si no había cópula, o durante la cópula y hasta 5 minutos después de finalizada, en los casos que hubiese cópula. Durante las experiencias se registró la ocurrencia de construcción de regalo y cuanto demoró en esa actividad, el ofrecimiento por parte del macho, la aceptación de la hembra, la cópula (el número y duración de las inserciones), quién permanece con el regalo una vez terminada la cópula. Luego se controló la fecha de construcción de la ooteca, número de huevos y/o arañitas, fecha de la emergencia de arañitas o si la ooteca era abandonada y/o comida. Las hembras con ooteca fueron colocadas bajo 4 bombitas de luz (60W) que les aumentó la luminosidad y la temperatura (28.0 ± 1.1 °C) durante tres horas al mediodía (de 13 a 16 horas), técnica usada en otras especies para optimizar la emergencia de la descendencia (Albo et al., 2011; 2012). Se suministró agua y comida diariamente (*Drosophila* sp.).

Los datos fueron analizados estadísticamente con el paquete PAST (Hammer et al. 2003) y JMP (SAS). Se analizó la normalidad y la homogeneidad de varianzas con

Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Para la frecuencia de ocurrencia de comportamientos se utilizó el test de Chi-cuadrado. Para analizar duraciones fue utilizado ANOVA o el test de Kruskal-Wallis según los datos cumplieran con las asunciones para test paramétricos o no. Similarmente, para comparaciones de dos muestras independientes se utilizó el test de Student (paramétrico) o el test de Mann-Whitney (no paramétrico). El límite de significación estadística siempre fue $p < 0.05$.

Resultados

1- Efectos de los tratamientos en la frecuencia de cópula y la descendencia.

La cantidad de cópulas fue similar entre las hembras bien alimentadas y que recibieron regalo nutritivo (BA-N), las hembras bien alimentadas que recibieron regalo simbólico (BA-S) y las hembras mal alimentadas que recibieron regalo nutritivo (MA-N) (Tabla 1). Asimismo, la proporción de rechazos fue parecida en los tres tratamientos para el total de las experiencias (Tabla 1).

Tabla 1. Número de cópulas, proporción de rechazos, latencia de emergencia de las arañitas, número de arañitas y número de huevos de hembras bien alimentadas y que recibieron regalo nutritivo (BA-N), hembras bien alimentadas que recibieron regalo simbólico (BA-S) y hembras mal alimentadas que recibieron regalo nutritivo (MA-N). Los datos se muestran como media \pm desvío estándar.

	BA-N	BA-S	MA-N	estadísticos
Número de cópulas	6.29 \pm 2.97 (n=17)	7.94 \pm 5.07 (n=17)	7.00 \pm 2.72 (n=11)	H _{2,44} =0.68 p=0.71
Proporción de rechazos	0.43 \pm 0.24 (n=17)	0.53 \pm 0.21 (n=17)	0.52 \pm 0.12 (n=11)	F _{2, 44} =1.11 p=0.34
Latencia de Emergencia	34.60 \pm 12.69 (n=10)	31.60 \pm 12.48 (n=10)	30.66 \pm 8.20 (n=5)	F _{2,24} =0.24 p=0.79
Número arañitas	44.50 \pm 37.81 (n=14)	27.29 \pm 21.83 (n=14)	27.33 \pm 33.35 (n=9)	F _{2,36} =0.52 p=0.60
Número huevos	17.31 \pm 27.53 (n=13)	7.07 \pm 10.60 (n=14)	11.88 \pm 16.17 (n=8)	H _{2,34} =0.71 p=0.69

Diecisiete hembras construyeron ooteca en BA-N, 17 en BA-S y 11 lo hicieron en MA-N. Se encontraron diferencias significativas en el tiempo que tardan en esa construcción (latencia de oviposición): las hembras BA-N fueron las primeras en construir, respecto a las hembras BA-S y MA-N ($F_{2,46} = 4.40$, $p = 0.02$; Fig. 1). En cambio, el tiempo hasta la emergencia de la descendencia (latencia de emergencia) no fue diferente entre los tres tratamientos (Tabla 1).

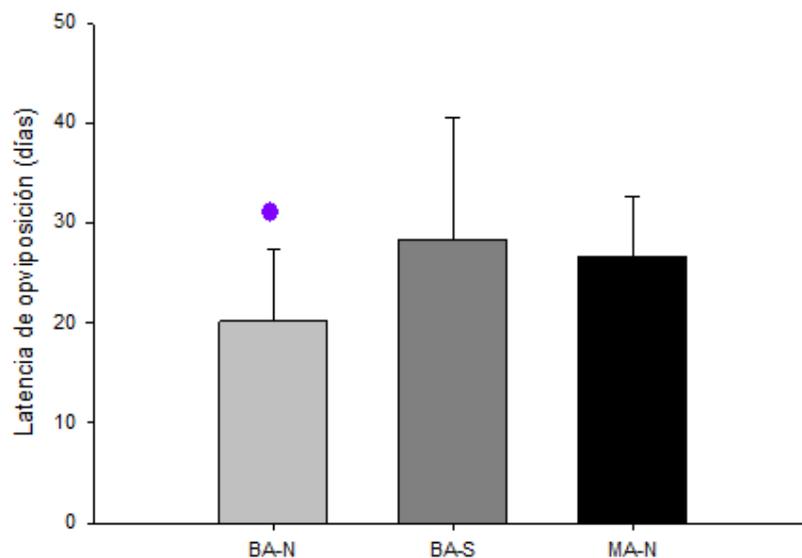


Figura 1. Días necesarios para la construcción de la primera ooteca medido desde la primera cópula (latencia de oviposición) para las hembras bien alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (BA-N), para las bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos (BA-S), y para las mal alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (MA-N). Los datos se muestran como media \pm desvío estándar; las diferencias estadísticamente significativas se señalan con el símbolo \bullet .

Las hembras BA-N presentaron mayor fecundidad (número de arañas y huevos), que aquellas en BA-S y MA-N ($F_{2,39} = 5.35$, $p = 0.009$; Fig. 2a). Sin embargo, el éxito de emergencia de la descendencia fue similar entre BA-N y BA-S y mayor en éstas en comparación con el éxito obtenido por MA-N ($X^2 = 7.03$, $p = 0.03$; Fig. 2b). Tanto el número de arañas como el de huevos fue mayor en las hembras BA-N respecto a las hembras BA-S y MA-N, pero sin presentar diferencias significativas (Tabla 1).

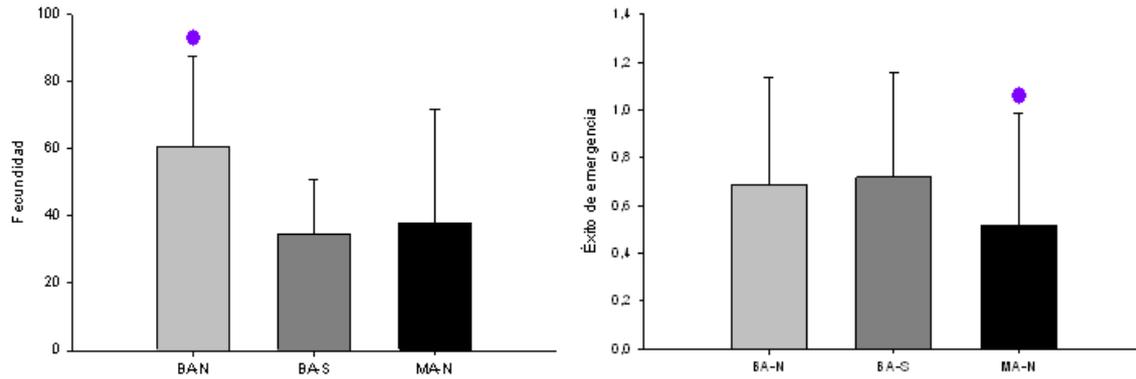


Figura 2. a) Fecundidad (número de arañas y número de huevos) de las hembras bien alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (BA-N), de las bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos (BA-S), y de las mal alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (MA-N); b) éxito de emergencia (arañas sobre el total de fecundidad) de las hembras BA-N, BA-S y MA-N. Los datos se muestran como media \pm desvío estándar; las diferencias estadísticamente significativas se señalan con el símbolo \bullet .

2-Efectos de los tratamientos en las características de la cópula.

Se observó que las hembras en malas condiciones alimenticias se movían más lentamente durante el cortejo y la cópula que aquellas en buenas condiciones alimenticias. Los machos a la vez parecieron percibir esto, ya que se mostraron menos activos, y cortejaron menos frecuentemente a esas hembras. Por otro lado, las hembras bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos parecieron tener una mejor condición física y estuvieron más activas

A pesar de esto, el tiempo de aceptación, medido desde que entran en contacto macho y hembra hasta que la hembra acepta el regalo, y la duración de la cópula fueron similares entre los tres tratamientos (Tabla 2).

Tabla 2: Tiempo de aceptación (min), tiempo de cópula (min), ocurrencia de canibalismo para las hembras bien alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (BA-N), para las bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos (BA-S) y para las mal alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (MA-N). Los datos se muestran como media \pm desvío estándar.

	BA-N	BA-S	MA-N	estadísticos
Tiempo de aceptación (min).	10.92 \pm 5.59 (n=17)	9.56 \pm 5.82 (n=17)	7.57 \pm 2.95 (n=11)	$F_{2,44}=0.71$ $p=0.49$
Tiempo de cópula (min).	11.78 \pm 13.52 (n=17)	7.95 \pm 6.56 (n=17)	10.01 \pm 5.05 (n=11)	$F_{2,44}=0.71$ $p=0.49$
Canibalismo(si/no)	5/190	8/278	7/158	$\chi^2_{2,44}=3.24$ $p=0.19$

Se encontró que algunas hembras aceptaron regalos pero no la cópula; del total de 626 experiencias, en 36 las hembras robaron el regalo. La incidencia de robo de regalo fue mayor en las hembras MA-N (en 20 casos), intermedio en las hembras BA-N (en 13 casos) e ínfimo en las hembras BA-S (en 3 casos) ($X^2_2= 10.62$, $p= 0.005$; Fig. 3).

El canibalismo sexual, donde la hembra devoró al macho durante la experiencia ocurrió de forma similar en los tres tratamientos (Tabla 2).

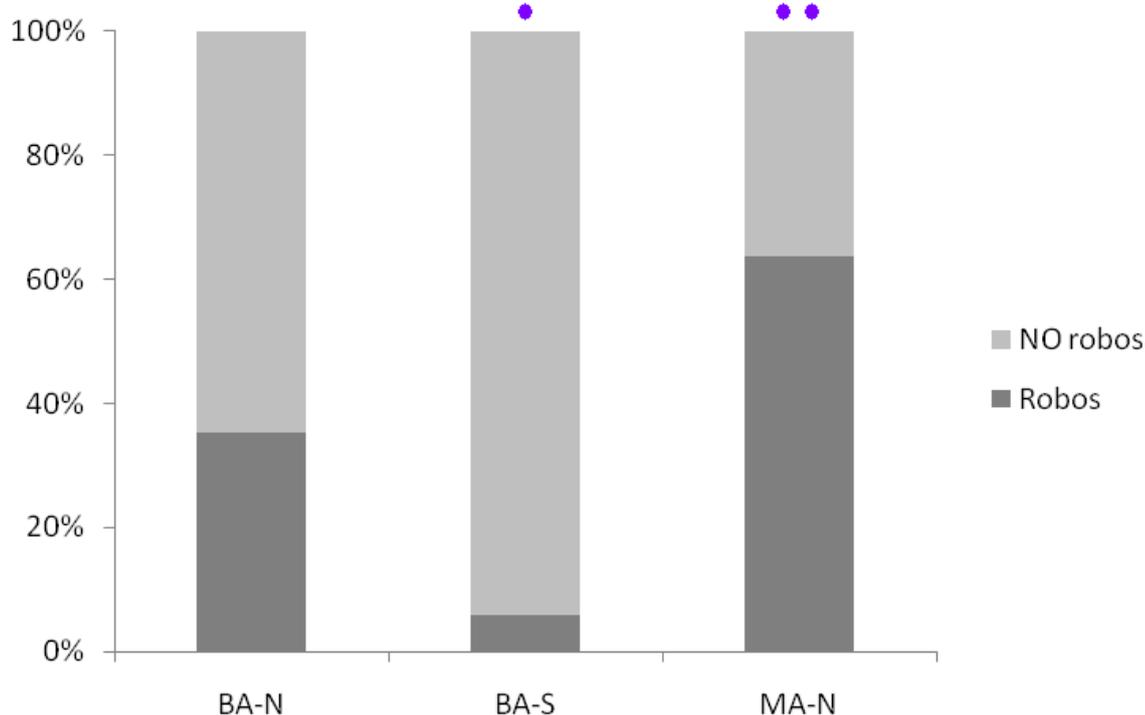


Figura 3: Proporción de hembras que aceptaron el regalo pero no copularon (robo de regalos) del total de las hembras bien alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (BA-N), de las bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos (BA-S), y de las mal alimentadas y que recibieron regalos nutritivos (MA-N). Los datos se muestran como porcentaje, las diferencias estadísticamente significativas se señalan con el símbolo ●.

Discusión

Los resultados confirman que las hembras de *P. ornata* copulan con similar frecuencia tanto con machos que les ofrecen regalo nutritivo, como con aquellos con regalo simbólico, no existiendo una penalización en la aceptación de los simbólicos en comparación con los nutritivos, coincidiendo con lo encontrado por Albo et al. (2014). Esta ausencia de discriminación está probablemente basada en el hecho que las hembras no pueden reconocer el contenido del regalo durante el cortejo, y solamente serían capaces de hacerlo una vez que lo aceptaron, manipularon y comenzaron a comer durante la cópula.

Considerando que los regalos simbólicos son una estrategia común y no una táctica alternativa en *P. ornata*, otra explicación de este resultado podría ser que las hembras ya no perciben el regalo como alimento, sino que reconocen el esfuerzo de cópula realizado por el macho. Aquellos machos capaces de ofrecer un regalo empaquetado en seda indicarían ser de alta calidad. La hembra aceptaría aparearse con éstos porque poseen buenos genes, que serán transferidos a su descendencia, produciendo hijos con similares características (Zahavi, 1975). Esto coincide con el hallazgo de que en *P. ornata* el 70% de los regalos a campo son simbólicos (Albo et al., 2014). Por eso, la estrategia de forrajeo de las hembras mediante cópulas (Thornhill, 1984; Bilde et al., 2007; Prokop y Maxwell, 2009), parece no ser factible en esta especie. Otra hipótesis que explique estos resultados puede ser la de Sakaluk (2000) en relación a la explotación sensorial. En este caso las hembras tendrían una motivación sensorial hacia elementos redondos, chicos y blancos, entonces el macho utilizaría regalos con esa apariencia para atraerlas y obtener más copulas. De hecho recientemente se ha encontrado que las hembras de *P. ornata* son atraídas por el blanco en los quelíceros del macho (Trillo et al., 2014). Aunque también se ha sugerido la existencia de feromonas de atracción en la seda del regalo (Brum et al., 2012).

Por otro lado y contrario a lo esperado, los resultados muestran que tampoco aquellas hembras en pobres condiciones alimenticias incurren en más cópulas, siendo la frecuencia de cópulas similar a la de las hembras en buenas condiciones alimenticias. Este resultado difiere de lo observado en otra araña con regalo nupcial, *P. mirabilis*, donde las hembras en estado hambriento son más proclives a aceptar cópulas y regalos que aquellas que están saciadas (Thornhill, 1984; Bilde et al., 2007; Prokop y Maxwell, 2009). También en insectos se ha observado que las hembras son capaces de modular su tasa de apareamientos en respuesta a la disponibilidad de alimentos, así como en respuesta a otros factores ambientales, como la proporción funcional de sexos, la densidad poblacional, o la presencia de predadores (Arnqvist y Nilsson, 2000).

Debido a que no se encontraron diferencias en el tiempo de aceptación de la cópula, ni en el tiempo de cópula entre los tratamientos, confirma que las hembras de *P. ornata* no penalizan los regalos simbólicos de los machos en comparación con los nutritivos (Albo et al., 2014). Sugestivamente, este resultado también es diferente al observado en *P. mirabilis*, donde las hembras penalizan a los machos con regalo simbólico con una reducción del tiempo de cópula y posiblemente con menor almacenamiento de esperma (Albo et al., 2011; 2013).

Wise (2006) sugiere que las arañas son muy sensibles a la cantidad de alimento que ingieren, pudiendo condicionar incluso aspectos importantes relativos a la reproducción. En este trabajo encontramos que la aceptación indistinta de cópulas por parte de las hembras independiente de su propio estado alimenticio, generó consecuencias diversas. Aquellas hembras en buenas condiciones alimenticias y que aceptaron machos con regalo nutritivo se vieron beneficiadas porque construyeron su primera ooteca antes que las otras, posibilitando tener más ootecas a lo largo de la estación reproductiva. Además, estas hembras BA-N vieron incrementada su fecundidad, o sea que tuvieron un éxito reproductivo más elevado que las demás hembras. Se puede concluir entonces que el regalo nupcial nutritivo en esta especie funciona como inversión paternal (Vahed, 1998), ya que aumenta la fuente de nutrientes, que la hembra podrá usar para mejorar su propia condición física y la cantidad de huevos, incrementando su éxito reproductivo. Estudios preliminares recientes confirman que en *P. ornata* existe una asignación de nutrientes obtenidos del regalo en tejidos somáticos y reproductivos, mostrando que los embriones y la ooteca son los que incorporan la mayor parte de éstos (Costa-Schmidt, 2014). Algo similar se ha observado en otras especies donadoras de regalo nupcial donde las hembras se benefician al aceptar varios regalos y múltiples cópulas, ganando beneficios materiales directos e incrementando el promedio de huevos y la producción de descendencia (Arnqvist y Nilsson, 2000).

Por otro lado, las hembras en buenas condiciones alimenticias pero que copularon con machos con regalo simbólico y aquellas que estaban en malas condiciones alimenticias pero copularon con machos con regalo nutritivo tuvieron similar tiempo de oviposición y fecundidad. Este es otro indicio de que el regalo nupcial nutritivo en esta especie funciona como fuente de nutrientes. Se puede decir que las hembras que aceptan regalos simbólicos sufren costos reproductivos asociados con consecuencias negativas similares a cuando no comen. El acto de apareamiento en sí puede acarrear altos costos para las hembras que incluyen no solo los costos de tiempo y energía en general (Daly, 1978; Thornhill y Alcock, 1983; Watson et al., 1998), sino también riesgos de daño físico (Parker, 1979; Helversen y Helversen, 1991), de infección por parásitos o patógenos (Hurst et al., 1995), y aumento en las tasas de depredación (Wing, 1988; Arnqvist, 1989; Rowe, 1994). Probablemente cuando la disponibilidad de presas es alta en la naturaleza, las hembras de *P. ornata* que reciben regalos simbólicos puedan contrarrestar la falta de alimentación saliendo a forrajear más que aquellas que reciben regalos nutritivos. Esta estrategia les permitiría alcanzar una buena condición física y de esa manera podrían

obtener una buena cantidad de descendientes. Sin embargo, esto no sucederá cuando hay baja disponibilidad de alimento, lo que volvería las cópulas con regalos simbólicos altamente costosas.

En un sólo comportamiento las hembras mal alimentadas se diferencian de las bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos: en el éxito de emergencia de las arañitas. Parece existir una inversión diferencial de los nutrientes obtenidos de alimentos de diferentes fuentes, dependiendo de la condición de la hembra. Por un lado las hembras en malas condiciones alimenticias se las observó más lentas probablemente por falta de energía, por lo cual podrían utilizar los nutrientes principalmente para mejorar su propia condición física. Por otro lado, las hembras bien alimentadas que recibieron regalos simbólicos parecen tener una mejor condición física y de hecho se mostraron más activas, por lo cual podrían utilizar los nutrientes para incrementar su éxito de descendientes. A pesar de ello, la latencia de emergencia de la descendencia fue similar en los tres grupos, lo que indica que el tiempo de desarrollo de los huevos es un periodo estable independientemente de los nutrientes incorporados en éstos y/o de la condición de la hembra.

Las hembras en buenas condiciones alimenticias registraron robos, aunque en menor proporción que las que estaban en malas condiciones alimenticias, que fueron más proclives a atrapar el regalo y huir con él sin que ocurriera cópula. Dada una pobre condición corporal, los potenciales costos de múltiples apareamientos (Jennions y Petrie, 2000; Zeh y Zeh, 2001; Simmons, 2005; Parker y Birkhead, 2013), serán de alto peso. Por ello, aumentar las cópulas, el almacenamiento de esperma y obtener mayor descendencia no les sería redituable, aunque obtengan nutrientes a cambio. Dadas las condiciones cambiantes de su hábitat natural, las hembras de *P. ornata* podrían beneficiarse del robo de regalos en la naturaleza cuando la disponibilidad de presas es baja y el regalo fuese nutritivo. Como se puede ver, los grupos que presentaron más robos fueron aquellos en los cuales los machos ofrecían regalos nutritivos, diferente al grupo en el que los machos ofrecían regalos simbólicos, en el que los robos fueron mínimos. Inicialmente, esto sugiere que las hembras podrían reconocer a priori el contenido del regalo, pero no hay que olvidar que la cantidad de seda y las feromonas asociadas pueden estar influenciando (Trillo et al., 2014; Brum et al., 2014). Por ejemplo, en *Pisaura mirabilis* se indicó que la seda favorece la retención del regalo por el macho y que la hembra no escape prematuramente con él (Bilde et al., 2007), y también se encontró que las hembras pueden irse más fácilmente con

el regalo y sin copular, cuando el regalo no está envuelto en seda que cuando lo está (Stålhandske, 2001, Andersen et al., 2008).

En condiciones de baja disponibilidad de presas, las hembras también podrían beneficiarse canibalizando a los machos. Varias características del comportamiento de cortejo y la cópula en machos de arañas parecen haber evolucionado en respuesta a reducir el riesgo de canibalismo sexual (Elgar, 1992). Y una de las funciones que se le atribuyen a los regalos nupciales es que podrían ser una estrategia de protección frente al canibalismo sexual (Kessel, 1955; Bristowe, 1958). Sin embargo, fue planteado para *P. mirabilis* (Stålhandske, 2001) que el regalo no asegura al macho no ser canibalizado. En éste estudio sobre *P. ornata* se observó algo similar, el canibalismo se registró en los tres grupos estudiados, aunque en escasa cantidad. Entonces, se puede insinuar que el regalo nupcial en este caso atenúa ese comportamiento, aunque no tenemos un grupo control sin regalo para asegurar lo dicho.

Resumiendo, las hembras de *P. ornata* realizan múltiples cópulas de las que obtienen varios regalos. Estos regalos le pueden brindar beneficios directos, como nutrientes, si es una presa, que sumado a su propia alimentación conducirán a una muy buena condición física. Este tipo de regalo funciona entonces como una inversión paternal, porque está dirigido a mejorar la condición de la hembra y al aumento de la posible descendencia, aumentando así el éxito reproductivo. En el caso contrario, que el regalo no tenga nutrientes, desaparece el beneficio anteriormente mencionado, por lo cual la condición de la hembra solo dependerá de su propia capacidad de forrajeo, que a su vez depende de la disponibilidad de presas en ese momento en su hábitat. En estos casos la cópula tiene un mayor costo en proporción, y presenta una baja fecundidad si lo comparamos con hembras que se alimentan y además reciben regalos nutritivos.

Podemos entonces concluir que parte de la hipótesis planteada se cumple, y parte no. No se encontró que las hembras mantuvieran una preferencia por los machos que ofrecen regalos nutritivos, en comparación con los que ofrecen simbólicos, a pesar de la existencia de abundante proporción de regalos simbólicos encontrados en el campo. Pero sí encontramos que los regalos nutritivos mejoran el estado nutricional de la hembra y su descendencia.

Proyecciones a futuro

En primer lugar, sería conveniente aumentar el número de individuos por grupo hasta 20, de esa manera los resultados tendrán más robustez, y aquellos que mostraron tendencias estadísticas se definirán mejor. Sería interesante también, realizar este trabajo en otro período del año, para poder comparar como es la dinámica estudiada en la otra estación reproductiva que presentan estos animales (setiembre-diciembre).

A partir de los resultados encontrados sería atractivo; por un lado, continuar estudiando variables que interfieren en la toma de decisiones de las hembras para copular, y las posibles influencias que tiene el regalo en ello. Y sería muy interesante analizar como la cantidad de seda influye en la elección de la hembra de aceptar o rechazar una cópula. Además, si la aceptación varía en el correr de las experiencias de cópula, o al acercarse al momento de puesta de ooteca; para estudiar también un posible aprendizaje.

Por otro lado, enfocarse en las consecuencias de esas elecciones, como la cantidad de esperma que las hembras almacenan, que proporción de éste corresponde a cada macho, cuales son los padres de las crías, y si las hembras pueden sesgar la paternidad en base a, por ejemplo orden, de llegada, vitalidad del macho u otro aspecto.

Bibliografía:

- Albo, M. J., Bilde, T. y Uhl, G. 2013. Sperm storage mediated by cryptic female choice in a gift-giving spider. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 20131735.
- Albo, M. J. y Costa, F. G. 2010. Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*, 79: 1031–1036.
- Albo, M. J., Costa-Schmidt, L. E. y 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: 284-290.
- 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. *Animal Behaviour*, 92: 25-31.
- Albo, M. J., Toft, S. y Bilde, T. 2012. Female spiders ignore condition-dependent information from nuptial gift wrapping when choosing mates. *Animal Behaviour*, 84: 907-912.
- Albo, M. J., Winther, G., Tuní, C., Toft, S. y Bilde, T. 2011. Worthless donation: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 329.
- Andersen, T., Bollerup, K., Toft, S. y Bilde, T. 2008. Why do males of the spider *Pisaura mirabilis* wrap their nuptial gifts in silk: female preference or male control? *Ethology*, 114: 775-781.
- Andersson, M. B. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Arnqvist, G. 1989. ¿Multiple mating in a water strider: mutual benefits or intersexual conflict? *Animal Behaviour*, 38: 749-756.
- Arnqvist, G. y Nilsson, T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60: 145-164.
- Arnqvist, G. y Rowe, L. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Austad, SN. y Thornhill, R. 1986. Female reproductive variation in a nuptial feeding spider, *Pisaura mirabilis*. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 7: 48-52.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.
- Bilde, T., Tuní, C., Elsayed, R., Pekar, S. y Toft, S. 2007. Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of female's maternal care instinct or foraging motivation? *Animal Behaviour*, 73: 267-273.
- Boggs, C. L. 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. *Insect reproduction*, 215–242.
- Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76: 305–339.
- Bristowe, W. S. 1958. *The World of Spiders*. Collins, London.
- Bristowe, W. S. y Locket, GH. 1926. The courtship of British lycosid spiders and its probable significance. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 96: 317-347.
- Brum, P. E. D., Costa-Schmidt, L. E., Araújo, A. M. 2012. It is a matter of taste: chemical signals mediate nuptial gift acceptance in a neotropical spider. *Behavioral Ecology*, 23: 442-447.

- Costa-Schmidt, L. E. 2014. Prey gift as paternal investment in a predatory gift-giving species.
- Costa-Schmidt, L. E., Carrico, J. E., y Araújo, A. M. 2008. Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, Paratrechalea). *Naturwissenschaften*, 95: 731-739.
- Daly, M. 1978. Cost of mating. *American Naturalist*, 112: 771-774.
- Darwin, C. 1859. *El origen de las especies por la selección natural*. Ediciones Ibéricas y L.C.L.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by cryptic female choice*. Princeton University Press.
- Elgar, M. A. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (Elgar MA, Crespi BJ, eds). Oxford University Press: 128–155.
- Fedorka, K. M. y Mousseau, TA. 2002. Material and genetic benefits of female multiple mating and polyandry. *Animal Behaviour*, 64: 361-367.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Gray, E. M. 1997b: Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behaviour*, 53: 625-639.
- Gwynne, D. T. 1984. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature*, 307: 361-363.
- Gwynne, D T. 1991. Sexual competition among females: What causes courtship role reversal? *Trends in Ecology & Evolution*, 6: 118-121.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2003. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. Version 1.18 (Available t:<http://folk.uio.no/ohammer/past>).
- Heifetz, Y., Tram, U. y Wolfner, M. F. 2001. Male contributions to eggs production: the role of accessory gland products and sperm in *Drosophila melanogaster*. *Proceeding of the Royal Society of London*, 268: 905-908.
- Helversen, D. V. y Helversen, O. V. 1991. Pre-mating sperm removal in the bush cricket *Metaplastes ornatus* Ramme 1931 (Orthoptera, Tettigonidea, Phaneropteridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 391–396.
- Hurst, G. D. D., Sharpe, R. G., Broomfield, A. H., Walker, L. E., Majerus, T. M. O., Zakharov, I. A. y Majerus, M. E. N. 1995. Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, *Adalia bipunctata*. *Ecological Entomology*, 20: 230–236.
- Jennions, M. D. y Petrie, M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75: 21-64.
- Kessel, E.L. 1955. The mating activities of balloon flies. *Systematic Zoology*, 4: 97-104.
- Klein, A. L., Trillo, M. C., Costa, F. G., y Albo, M. J. 2014. Nuptial gift size, mating duration and remating success in the spider *Paratrechalea ornata*. *Ethology, Ecology and Evolution*, 26: 29-39.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B., 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Editorial: Blackwell Science. Third edition. 420pp.

- LeBas, N. R. y Hockham, L. R. 2005. An invasion of cheats: The evolution of worthless nuptial gifts. *Current Biology*, 15: 64-67.
- Lewis, S. M. y South, A. 2012. The evolution of animal nuptial gifts. *Advances in the study of behavior*, 44: 53-97.
- Parker, G. A. 1979: Sexual selection and sexual conflict. *Sexual selection and reproductive competition in Insects*, 123—166.
- Parker, G. A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, 1-60.
- Parker, G. A. y Birkhead, T. R. 2013. Polyandry: the history of a revolution. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368: 20120335.
- 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 implication of “cheating” behavior. *Journal of Zoology*, 247: 239-246.
- Prokop, P. y Maxwell, M. R. 2009. Female feeding and polyandry in the nuptially feeding nursery web spider, *Pisaura mirabilis*. *Naturwissenschaften*, 96: 259-265.
- Rowe, L. 1994. The costs of mating and mate choice in water striders. *Animal Behaviour*, 48: 1049-1056.
- Sakaluk, S. 2000. Sensory exploitation as an evolutionary origin to nuptial food gifts in insects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267: 339-343.
- Sakaluk, S. K., Avery, R. L. y Weddle, C. B. 2006. Cryptic sexual conflict in gift-giving insects: chasing the chase away. *The American Naturalist*, 167: 94-104.
- Simmons, L. 2005. The evolution of Polyandry: Sperm competition, sperm selection, and offspring viability. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 125-146.
- Simmons, L. W. y Gwynne, D. T. 1991. The refractory period of female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): sexual conflict over the remating interval? *Behavioral Ecology*, 2: 276-282.
- Simmons, L. y Parker, G. A. 1989. Nuptial feeding in insects: mating effort versus paternal investment. *Ethology*, 81: 332–343.
- Stålhandske, P. 2001. Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology*, 12: 691–697.
- Steele, R. H. 1986. Courtship feeding in *Drosophila subobscura*. The nutritional significance of courtship feeding. *Animal behaviour*, 34: 1087-1098.
- Thornhill, R. 1976. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). *American Naturalist*, 110: 529–48.
- Thornhill, R. 1984. Alternative female choice tactics in the scorpionfly *Hylobittacus apicalis* (Mecoptera) and their implications. *American Zoologist*, 24: 367-383.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press.

- Trillo, M. C., Melo-González, V. y Albo, M. J. 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: review of empirical studies. *Biological Reviews*, 73: 43–78.
- Vahed, K. 2007. All that glisters not gold: sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology*, 113: 105–127.
- Watson, P. J., Stallmann, R. R., y Arnqvist, G. 1998. Sexual conflict and the energetic costs of mating and mate choice in water striders. *The American Naturalist*, 151: 46-58.
- Wing, S. R. 1988. Cost of mating for female insects: risk of predation in *Photinus collustrans* (Coleoptera: Lampyridae). *American Naturalist*, 139-142.
- Wise, D. H. 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and regulation of spider population. *Annual Review of Entomology*, 51: 441-465.
- Wolfner, M. F. 1997. Tokens of love: Functions and regulation of drosophila male accessory gland products. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 27: 179-192.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53: 205-214.
- Zeh, J. A. y Zeh, D. W. 2001. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Animal Behaviour*, 61: 1051-1063.