

ROSANNETTE QUESADA HIDALGO

Pais dedicados são *sexy*: inter-relação entre cuidado paternal e seleção sexual em um opilião Neotropical

Devoted daddies are *sexy*: interplay between paternal care and sexual selection in a Neotropical harvestman

SÃO PAULO

2018

ROSANNETTE QUESADA HIDALGO

Pais dedicados são *sexy*: inter-relação entre cuidado paternal e seleção sexual em um opilião Neotropical

Devoted daddies are *sexy*: interplay between paternal care and sexual selection in a Neotropical harvestman

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, na área de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Glauco Machado

Co-orientador: Gustavo S. Requena

Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, Brasil

SÃO PAULO

2018

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Quesada-Hidalgo, Rosannette

Pais dedicados são *sexy*: inter-relação entre cuidado paternal e seleção sexual em um opilião Neotropical / Rosannette Quesada Hidalgo; orientador Glauco Machado. --. São Paulo, 2018.

101 f.

Dissertação (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. cuidado paternal. 2. adoção. 3. predação. 4. táticas alternativas de acasalamento. 5. conflito sexual.

1. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Nome: QUESADA-HIDALGO, Rosannette

Título (em português): Pais dedicados são *sexy*: inter-relação entre cuidado paternal e seleção sexual em um opilião Neotropical

Título (em inglês): Devoted daddies are sexy: interplay between paternal care and sexual selection in a Neotropical harvestman

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências (Ecologia).

Aprovada em: _____

Banca examinadora:

(Orientador)

Índice

Resumo	12
Abstract	14
Introdução geral	15
Capítulo 1: The good fathers: efficiency of exclusive paternal care and the role of foster parents as egg protectors in a Neotropical arachnid	
ABSTRACT	25
INTRODUCTION	26
METHODS	29
<i>Study Species</i>	29
<i>Study Area</i>	31
<i>Marking Procedure</i>	31
<i>Sex Determination of Marked Individuals</i>	32
<i>Preliminary Nest Inspections</i>	33
<i>Male Removal Experiment</i>	34
<i>Data Analyses</i>	36
RESULTS	38
<i>Nest Visitation by Potential Egg Predators</i>	38
<i>Nest Adoption</i>	39
<i>Efficiency of Paternal Care and Role of Resident Females</i>	40
<i>Efficiency of Foster Males as Egg Protectors</i>	41
DISCUSSION	45
REFERENCES	50
Capítulo 2: Alternative reproductive behaviors in females of a Neotropical arachnid with exclusive paternal care	
ABSTRACT	64
INTRODUCTION	65
METHODS	68
<i>Study Species</i>	68
<i>Study Area</i>	71
<i>Procedures to mark and sex individuals</i>	71
<i>Nest monitoring</i>	72
<i>Variables and data analyses</i>	73
RESULTS	75
<i>Females association with nest-owner males</i>	76
<i>Female-female agonistic interactions</i>	76

<i>Female promiscuity</i>	76
<i>Female body size</i>	78
<i>Male mating opportunities</i>	78
<i>Female rejection</i>	78
DISCUSSION	79
<i>Female ARTs</i>	80
<i>Sexual conflict</i>	84
<i>Concluding remarks</i>	86
REFERENCES	88
Conclusão geral	93

Resumo

QUESADA-HIDALGO, R. Pais dedicados são *sexy*: inter-relação entre cuidado paternal e seleção sexual em um opilião Neotropical. 2018. Dissertação (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

Em espécies que exibem cuidado paternal exclusivo, a qualidade esperada do comportamento paternal pode influenciar as decisões de acasalamento das fêmeas e determinar o sucesso de acasalamento dos machos. Nesta tese, investigamos a inter-relação entre o cuidado paternal e a seleção sexual utilizando o opilião *Quindina limbata* como organismo modelo. Os machos nesta espécie constroem ninhos na forma de taça que são visitados pelas fêmeas na busca de um sítio de oviposição. No primeiro capítulo, nós experimentalmente avaliamos a eficiência do atendimento aos ovos provido pelos machos e testamos se os ninhos desatendidos são adotados por fêmeas e/ou por machos não relacionados com os ovos. As conclusões mais importantes deste capítulo são: (1) a proteção do macho é crucial para a sobrevivência dos ovos porque ninhos desatendidos são prontamente atacados por predadores; (2) a compensação do cuidado parental por fêmeas é rara, provavelmente porque elas estão associadas aos machos e não aos ninhos; (3) os machos adotam ovos não relacionados com eles e protegem eles tão eficientemente quanto os machos originais, provavelmente porque o cuidado dos ovos é um comportamento selecionado sexualmente. No segundo capítulo, nós testamos a existência de duas táticas alternativas de acasalamento nas fêmeas: *residentes*, na qual as fêmeas permanecem perto de um ninho, repelem fêmeas conespecíficas e copulam preferencialmente com um único macho dono de ninho, e *visitantes*, na qual as fêmeas não permanecem espacialmente associadas a ninhos, não repelem conespecíficas e copulam com vários machos donos de ninhos. Também investigamos se a monopolização de ninhos por fêmeas afeta o sucesso reprodutivo dos machos. As conclusões mais importantes deste capítulo são: (1) o comportamento das fêmeas parece ser uma tática reversível, na qual as fêmeas podem mudar de residentes a visitantes durante sua vida, provavelmente em resposta à condição corporal, e (2) a monogamia social imposta pelas fêmeas residentes pode afetar negativamente o grau da promiscuidade dos machos, mas não sua taxa de acasalamento. Em conclusão, nós provemos evidência de que a preferência das fêmeas por machos que provem cuidado pode ter favorecido a manutenção do cuidado paternal. Além disso, demonstramos que a monopolização dos melhores machos ou ninhos pode ter favorecido a evolução das táticas

alternativas de acasalamento nas fêmeas.

Palavras-chave: adoção de ovos, predação de ovos, compensação flexível do cuidado paternal, ninho, seleção sexual, táticas alternativas de acasalamento em fêmeas, conflito sexual

Abstract

QUESADA-HIDALGO, R. Devoted daddies are sexy: interplay between paternal care and sexual selection in a Neotropical harvestman. 2018. Dissertação (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

In species exhibiting exclusive male care, the expected quality of paternal behavior can influence female mating decisions and thus determine male mating success. In this thesis, we investigated the interplay between paternal care and sexual selection using the harvestman *Quindina limbata* as model organism. Males of this species build cup-like mud nests that are visited by females in search of an oviposition site. In the first chapter, we experimentally evaluated the efficiency of egg-attendance provided by males and tested if unattended nests are adopted by females and/or unrelated males. The most important conclusions of this chapter are: (1) male protection is crucial for egg survival because unattended nests are promptly attacked by predators; (2) flexible compensation of parental care by females is rare, probably because they are associated to males and not to the nests; (3) males adopt unrelated eggs and protect them as efficiently as original owner males, probably because egg-attendance is a sexually-selected behavior. In the second chapter, we tested the existence of two reproductive tactics in females: *resident*, in which females remain close to a nest, repel conspecific females, and mate preferentially with a single nest-owner male, and *wanderer*, in which females are not spatially associated with nests, do not repel conspecific females, and mate with different nest-owner males. We also investigated whether nest monopolization by females may affect males' reproductive success. The most important conclusions of this chapter are: (1) females' behavior seems to be a reversible tactic, in which females can switch from resident to wanderer during their lifetime, probably in response to body condition, and (2) the social monogamy imposed by resident females may negatively affect the degree of male promiscuity, but not male's mating rate. In conclusion, we provide evidence that female preference for parental individuals may have favored the evolution and maintenance of paternal care. Moreover, we show that the monopolization of the best males or the best nests may have favored the evolution of alternative reproductive tactics in females.

Key-words: egg adoption, egg predation, flexible compensation of paternal care, nest, sexual selection, alternative reproductive tactics in females (ARTs), sexual conflict

Introdução geral¹

— Então, você é bióloga?

— Sou.

— Você da aula?

— Por enquanto, não.

— Mas você é bióloga marinha, né?

— Não, sou bióloga “geral”.

— E então você faz o quê?

— Eu trabalho com comportamento animal, com uns bichos parecidos com aranhas.

— Nossa, você gosta de aranhas? Nunca vi isso antes!

— Pois é...

— E você faz o que com as aranhas? Estuda o veneno?

— Não. Bom, na verdade, eu trabalho com aracnídeos sem veneno.

— Aracnídeos?

— Sim, dentro do grupo dos aracnídeos estão as aranhas. Mas também existem outros animais, como os escorpiões e os carrapatos, que são os mais conhecidos. Existem ainda outros aracnídeos que são pouco conhecidos. Por exemplo, os opiliões, que são os que eu estudo. Eles parecem com aranhas, mas não têm veneno e não produzem seda para construir teias. Alguns deles são bem coloridos e bem bonitos. Pelo menos eu acho isso... Quer ver uma foto?

¹ Esta introdução é inspirada no formato do "Box 1. A synopsis: two gobies chatting" apresentado no artigo intitulado "Parental investment, sexual selection and sex ratios" de autoria de Hanna Kokko e Michael Jennions publicado no *Journal of Evolutionary Biology* em 2008 (21:919–994). O texto simula diálogos que tive com várias pessoas não-biólogas sobre o tema da minha tese de doutorado.

—Quero.

— Este é um opilião da Costa Rica. Ele ocorre em um lugar chamado Veragua Rainforest, que foi onde eu trabalhei durante meu doutorado.



— Nossa, que legal! Mas se eles não têm veneno, o que você estuda deles? Eles produzem alguma outra substância importante? Tipo, alguma coisa que possa ser usada para fazer remédios?

— Eu estudo comportamento, lembra? Então, na verdade, eu uso opiliões como modelo para estudar alguns comportamentos interessantes.

— Quais comportamentos???

— Estudo cuidado paternal exclusivo, ou seja, aquele no qual só o macho cuida dos filhotinhos. Para isso, eu trabalho com uma espécie de opilião em que os machos constroem um ninho de barro e matéria orgânica. As fêmeas visitam esses ninhos e, se elas gostam, copulam com o macho dono do ninho e colocam ovos dentro dele. Depois elas vão embora e quem cuida dos ovos é o macho.

— Nossa, muito interessante mesmo! Deveria ser assim nos humanos, né?

— Deveria... Quer ver uma foto de um dos ninhos?

— Claro!

— Olha, aqui neste ninho tem um macho do lado esquerdo e uma fêmea do lado direito. O nome desse opilião que eu estudo é *Quindina limbata*. Se você prestar atenção, vai ver uns pontinhos brancos no piso do ninho. São os ovinhos.



— Isso de ser o pai quem cuida dos filhos acontece também nos cavalos marinhos, né?

— Sim, mas não só neles. Muitos outros animais têm cuidado paternal exclusivo. Nos vertebrados, por exemplo, acontece também em algumas espécies de rãs, algumas aves (como a avestruz) e em muitas outras espécies de peixes além dos cavalinhos marinhos. Já nos invertebrados, existem alguns casos em insetos, como as baratas d'água, e também em piolhos de cobra. Mas nos aracnídeos só algumas espécies de opiliões apresentam cuidado paternal exclusivo.

— Legal. Mas deixa eu te perguntar uma coisa: nessas espécies com cuidado paternal, as fêmeas abandonam totalmente a prole e não cuidam dos filhos? Os machos são tão bons assim para cuidar dos ovos sozinhos?

— Sim, as fêmeas vão embora e deixam os ovos com o macho. Mas, em muitas espécies com cuidado paternal, os machos podem deixar a prole desprotegida por um tempinho, enquanto eles vão procurar comida. No caso da espécie de opilião que eu estudo, por exemplo, os machos

podem sair também para procurar material necessário para o reparo do ninho, deixando os ovos temporariamente expostos à predação. O mais legal é que, em algumas espécies de insetos, rãs e peixes, as fêmeas podem assumir o cuidado dos ovos enquanto o macho está longe. Os biólogos chamam esse comportamento de "compensação flexível do cuidado parental".

— Será que essa tal compensação acontece no opilião que você estuda?

— Bom, as fêmeas vão embora depois de colocar os ovos. Mas uma coisa que eu não te contei é que em *Quindina limbata*, a espécie de opilião que eu estudo, existem algumas fêmeas que ficam perto dos ninhos onde elas entram e parecem criar uma associação com eles. Além disso, essas fêmeas parecem atacar outras fêmeas que chegam perto do ninho, como se elas estivessem ajudando o macho a proteger o ninho. A gente chama essas fêmeas de "residentes". Mas a maioria das fêmeas não fica associada a nenhum ninho e a gente chama essas fêmeas de "visitantes". Elas entram no ninho, copulam com o macho, deixam seus ovos e vão procurar outro ninho.

— Que legal!!!

— Então, precisamente as duas perguntas que eu queria responder no primeiro capítulo da minha tese eram: (1) quão eficiente são os machos para cuidar dos ovos e (2) se as fêmeas residentes cuidam dos ovos quando os machos estão ausentes.

— E aí, o que você descobriu?

— Calma, vou fazer suspense. Antes vou te contar outra coisa legal que pode acontecer quando os machos que cuidam saem do ninho: outros machos podem roubar o ninho e começar a cuidar dos ovos no ninho.

— Sério? Tipo, adotando os ovos?

— Isso mesmo.

— Mas por que um macho faria isso? Caridade?

— Vamos fazer um teste. O que você acha desse cara aqui da foto?



— Opa, achei gato, ainda mais com essa criancinha no colo. Super fofo!

— Bom, é isso mesmo! A teoria diz que cuidar dos ovos é um comportamento *sexy* para as fêmeas. Quando um macho está cuidando dos ovos ele está dando uma prova da sua capacidade como pai. Por isso, as fêmeas preferem machos que têm ovos em seus ninhos.

— Já entendi! Os machos adotam desovas por eles acabarem se tornando mais *sexy* para as fêmeas.

— Exatamente. Já sabemos que isso acontece em outras espécies de opiliões e também em algumas espécies de peixes com cuidado paternal. Para uma espécie de peixe, em particular, sabemos que os machos adotivos cuidam dos ovos tão bem quanto os machos originais. Porém, não sabemos se o mesmo acontece com os invertebrados, como os opiliões. Essa era a terceira questão que eu queria responder no primeiro capítulo da minha tese.

— Míga, fiquei interessada nessa história. Quer dizer que tem uns machos nesse tal opilião que roubam ninhos em vez de construírem o próprio ninho deles?

— Sim, existem machos que são ladrões de ninhos. A gente sabe que as fêmeas só copulam com machos que têm um ninho e, para conseguir copular, alguns machos fazem um ninho e outros roubam ninhos feitos por outros machos. Essa diferença de comportamento reprodutivo tem um nome chique: táticas alternativas de acasalamento. Isso acontece bastante na natureza entre os machos, que geralmente precisam competir entre si pelas fêmeas. Por exemplo, os machos grandes geralmente brigam ativamente com outros machos e monopolizam fêmeas ou os lugares que as fêmeas gostam de usar para colocar ovos. Já os machos menores, que não têm nenhuma chance de ganhar as brigas, inventam outras táticas para conseguir cópulas. Por exemplo, eles podem entrar sorrateiramente no território de um macho grande sem que sejam percebidos e copular com uma fêmea que esteja dentro do território. Olha, mas a tática que eu acho mais sensacional é usada por alguns machos pequenos que se parecem com fêmeas. Os machos grandes se confundem, deixam esses machos "afeminados" entrarem em seus territórios e eles acabam copulando com as fêmeas.

— Uau!!!

— Pois é, cada um se vira como pode.

— Mas, peraí. Você não tinha me falado que, no opilião que você estuda, algumas fêmeas brigam e outras não? Isso também poderia ser uma táticas alternativa. Só que, nesse caso, entre as fêmeas e não entre os machos.

— É uma excelente ideia. Vou te chamar para trabalhar comigo, pois você leva jeito para pesquisa. O único problema é que as táticas alternativas de acasalamento são muito mais estudadas em machos do que em fêmeas. Por isso, conhecemos muito pouco sobre as táticas utilizadas pelas fêmeas e os fatores que podem fazer com que as fêmeas tenham dois ou mais comportamentos reprodutivos diferentes.

— Isso é machismo!

— Pode ser. E, para tentar entender melhor o assunto da perspectiva das fêmeas, o segundo capítulo da minha tese está focado em responder uma questão: será que de fato existem duas táticas alternativas de acasalamento nas fêmeas do opilião *Quindina limbata*?

— Mas, de acordo com o que você já me contou, a resposta parece óbvia. É claro que existem duas táticas.

— Bem, as coisas podem não ser tão simples quanto parecem. O comportamento das fêmeas pode variar de forma contínua, ou seja, como se fosse um “dégradé”. Entre uma fêmea que fica o tempo todo perto de um ninho repelindo intrusas e uma fêmea que nunca se associa a nenhum ninho, podemos encontrar uma grande variação no comportamento das fêmeas. Nesse caso, não dá para dizer que existem duas táticas de acasalamento entre as fêmeas. Para poder dizer isso, a gente precisa mostrar que as fêmeas podem ser classificadas facilmente nas duas categorias: residentes e visitantes.

— E como se faz isso?

— Primeiro, você precisa ficar muito tempo no mato observando o comportamento dos bichos...

— Argh! Ficar no meio do mato... Você não tem medo de cobras?!

=====

Depois de uma breve digressão sobre cobras e outros perigos do trabalho noturno em campo (pois os opiliões são noturnos), a conversa sobre as táticas alternativas das fêmeas é retomada.

=====

— Bem, como eu estava te dizendo, depois de ficar muito tempo observando as fêmeas, a gente pode caracterizar vários comportamentos interessantes, incluindo quanto tempo elas passam perto de um mesmo ninho, com que frequência elas atacam outras fêmeas e quantos ninhos

diferentes elas visitam. Se depois que a gente fizer gráficos e analisar os dados eles mostrarem que existem dois grupos de fêmeas, é possível dizer que existem táticas alternativas de acasalamento nas fêmeas do opilião que eu estudei. As fêmeas residentes deveriam ficar muito tempo perto de um mesmo ninho, deveriam atacar outras fêmeas que se aproximam do ninho e não deveriam visitar outros ninhos. Seria como um tipo de monogamia. Por outro lado, as fêmeas residentes não deveriam ficar perto de nenhum ninho, não deveriam atacar outras fêmeas e deveriam visitar vários ninhos. Nesse caso, seria algo como uma poligamia.

—Olha, que interessante. Então pode ser que uma fêmea fique copulando com um macho só e que outras copulem com muitos machos.

— É isso que eu esperava encontrar em campo.

— E se as fêmeas residentes são ciumentas e repelem outras fêmeas que se aproximam do ninho delas, então os machos donos ninhos acabam copulando só com elas.

— Exatamente. A outra questão que eu explorei no segundo capítulo da minha tese foi justamente o efeito que o comportamento das fêmeas tem sobre o comportamento sexual dos machos. Assim como você já percebeu, pode ser que um macho cujo ninho tem uma fêmea residente copule só com esta fêmea residente enquanto um macho cujo ninho não têm uma fêmea residente consiga copular com muitas fêmeas diferentes.

— E para o macho, tanto faz? Copular com uma fêmea só ou copular com muitas fêmeas diferentes? Nunca tinha parado para pensar nisso. Será que ele ganharia mais ovos se copulasse com muitas fêmeas diferentes?

— Segundo a teoria, sim. Os machos se beneficiariam em copular com muitas fêmeas. O mais interessante dessa história é que existe um conflito entre os machos que querem copular com muitas fêmeas e as fêmeas residentes que parecem querer acesso exclusivo aos machos.

— Nossa, tem muita coisa acontecendo nesses bichos! Achava que biólogo só ia no mato e anotava

tudo o que via... Não sabia que vocês tinham que medir tanta coisa!

— Meus pais também acham isso. Mas como você viu, tem muita coisa acontecendo e, para conseguir entender direito toda a história, a gente precisa observar, filmar, medir, anotar... É um trabalho de detetive.

— Tipo CSI!

— Escuta mais essa: pode ser que, da perspectiva de um macho, ter uma fêmea residente não seja algo tão ruim assim. Se uma fêmea copula com vários machos, não dá para saber quem vai ser o pai dos filhotes. Portanto, se um macho se acasala principalmente com fêmeas que copulam com muitos machos, é muito difícil para ele ter certeza de que os ovos dos quais ele está cuidando são de fato filhos dele. Por outro lado, a certeza da paternidade é maior entre os machos que se acasalam principalmente com fêmeas monogâmicas.

— Ou seja, estar associado com uma fêmea residente traz tantas coisas boas quanto ruins para os machos.

— Na verdade, quase todos os comportamentos que estudamos podem ser encarados de uma perspectiva de custos e benefícios. O que importa sempre é o saldo.

— Parece economia.

— Ecologia e economia são ciências irmãs. Em ecologia comportamental, que é a minha área de pesquisa, as pessoas estão sempre "roubando" ideias dos economistas.

— Nossa, nunca pensei que um bichinho desconhecido pudesse ser tão interessante. Estou super-curiosa para saber o que você descobriu depois de quatro anos de pesquisa. Você conseguiu responder todas as suas perguntas?

— Bom, se você quer saber todos os detalhes técnicos, pode ler os dois artigos científicos que escrevi para a minha tese. O problema é que eles estão escritos em inglês e estão cheios de palavras complicadas, que são o jargão específico da área de ecologia comportamental. Se você não estiver com tempo ou paciência para encarar os dois artigos, eu posso te contar rapidinho o que eu descobri. Basta ir direto para as conclusões gerais desta tese.

Conclusão geral

- Oi, que bom ver você aqui. Parece que você realmente se interessou pelo meu trabalho.
- Olha, eu achei muito legal mesmo.
- Você estava me contando sobre suas aventuras lá no mato da Costa Rica. Fiquei curiosa para saber o que você descobriu sobre os machos que fazem ninhos e sobre as fêmeas ciumentas.
- Tá bom. Por onde eu começo?
- Antes de você começar, eu tenho uma curiosidade: como você fazia para reconhecer os bichos? Essa galera não é toda igual?
- Eu pintava os opiliões.
- Como assim? Com o quê?
- Com esmalte de unhas ou marcador a base de óleo. Olha só como eles ficam:



- Gente, que fofo! Mas isso não mata eles?
- Então, até onde sabemos afeta muito pouco o comportamento deles. Eles continuam se alimentando, andando, copulando e tal.

— Nossa, legal. Bom, mas vamos lá, me conta o que você achou?

— Vamos começar do começo. No primeiro capítulo, eu tinha três perguntas: (1) Quão eficientes são os machos de *Quindina limbata* em cuidar dos ovos? (2) As fêmeas residentes cuidam dos ovos quando os machos estão ausentes? e (3) Os machos que adotam ninhinhos cuidam tão bem dos ovos quanto os pais originais?

— Isso mesmo.

— Para responder essas perguntas a gente fez um experimento simples: em alguns ninhinhos a gente tirou os machos e em outros ninhinhos a gente deixou os machos. Depois, a gente ficou observando os ninhinhos por alguns dias e contou o número de predadores que visitaram os ninhinhos com e sem machos. A primeira coisa que descobrimos é que a presença dos machos é crucial para a sobrevivência dos ovos. Os ninhinhos sem machos foram três vezes mais visitados por predadores do que os ninhinhos com machos.

— E quem são os predadores dos ovos do seu opilião?

— O principal predador dos ovos são as fêmeas da própria espécie, acredita? Elas são canibais e podem entrar nos ninhinhos para comer ovos e não para copular com os machos donos.

— Nossa! Mais um comportamento bizarro na novela desse opilião.

— O fato das fêmeas serem canibais pode nos ajudar a entender por que alguns machos atacam as fêmeas e as expulsam do ninho antes mesmo delas colocarem ovos.

— Como assim?

— Os ataques podem estar relacionados à possibilidade das fêmeas quererem só comer ovos do ninho e não colocar novos ovos. Nossa hipótese é que os machos, de alguma forma, percebem a intenção das fêmeas.

— Mas as fêmeas não comeriam os ovos que elas mesmas já colocaram dentro do ninho, né? Por exemplo, as fêmeas residentes não deveriam comer os ovos dos ninhinhos que elas protegem. Estou

viajando?

— Não, claro que não. A gente também esperava que as residentes não canibalizassem ovos dos seus próprios ninhos.

— Falando nisso, as fêmeas residentes cuidaram dos ovos na ausência dos machos?

— Por mais incrível que possa parecer, a resposta é não... Só duas fêmeas adotaram ninhos e elas não eram residentes. De qualquer forma, em não vimos nenhuma dessas duas fêmeas defendendo ativamente os ovos contra predadores. Na verdade, depois que tiramos os machos dos ninhos, a maioria das fêmeas residentes foi embora. Portanto, as fêmeas de *Quindina limbata* não fazem compensação flexível do cuidado parental.

— E vocês têm alguma ideia de por que isso acontece em outros bichos, mas não nessa espécie de opilião?

— Bom, provavelmente porque não compensa para as fêmeas. Talvez os custos de defender um ninho sem macho sejam muito altos ou talvez seja melhor para as fêmeas procurar outro ninho e se associar com um novo macho que vai cuidar dos ovos delas.

— Entendi.

— O legal de fazer pesquisa é que para cada resposta que você consegue surgem várias outras perguntas. Se alguém quiser, pode ficar estudando a mesma espécie a vida inteira e vai ter sempre coisas novas para descobrir.

— É, mas precisa ser curioso...

— Com certeza!

— E por falar em curiosidade, algum macho adotou um ninho e ficou mais *sexy*?

— Sim! Vários machos adotaram ninhos e a mais da metade deles já estava recebendo visitas de fêmeas no seguinte dia após da adoção.

— Uau! Então essa história de que o cuidado paternal exclusivo é *sexy* funciona mesmo.

— Parece que sim. Na real, essa é uma das descobertas mais importantes do primeiro capítulo da minha tese. O fato dos machos adotarem ninhos e, logo na sequência, já conseguirem parceiras indica que o cuidado paternal exclusivo em *Quindina limbata* evoluiu tanto por seleção natural quanto por seleção sexual.

— Calma aí! Lembre-se que eu não sou bióloga!

— É simples: a seleção natural tem a ver com aumento das chances de sobrevivência e a seleção sexual tem a ver com o aumento das chances de acasalamento. No caso do opilião que eu estudei, cuidar da prole aumenta tanto a chance de sobrevivência dos ovos quanto a chance de acasalamento dos machos.

— Gente, que legal! Como que isso tudo pode acontecer num bicho tão pequeno?

— Uma das coisas mais legais da biologia é que a gente sempre pode aprender muita coisa com qualquer espécie. Não importa se ela é pequena, como o opilião que eu estudei, ou se é gigantesca, como uma baleia.

— É incrível mesmo. Sabe que eu fico pensando? Será que se os homens soubessem que eles ficam mais *sexy* quando cuidam das crianças eles acabariam cuidando mais?

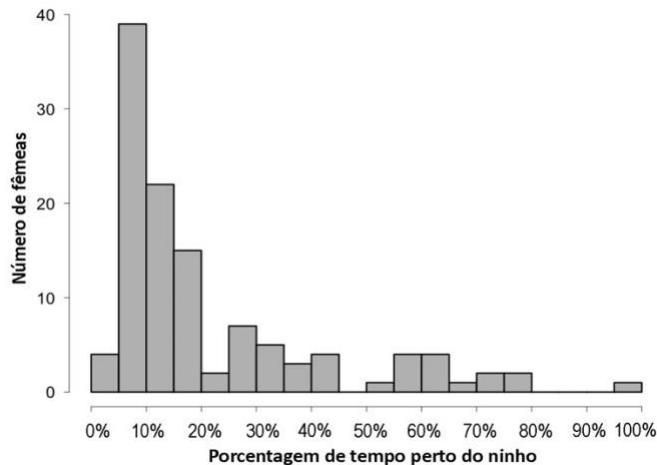
— A gente tem que falar para eles que agora isso está "cientificamente comprovado"!

— Bom, mas tem uma coisa que eu ainda não entendi direito. Por que as fêmeas residentes ficam associadas a alguns ninhos?

— Então, o segundo capítulo é aquele sobre as táticas alternativas das fêmeas, lembra?

— Lembro, claro. E o primeiro passo era fazer os gráficos sobre o comportamento das fêmeas para ver se existem de fato duas táticas ou se era mais um "dégradé" de comportamentos.

— Exatamente. Fizemos um gráfico do tempo que as fêmeas passam perto dos ninhos. Vou te mostrar e você me diz o quê você acha? Se a cara dele é mais contínua ou dá para ver duas categorias bem marcadas:



— Bom, para mim parece um contínuo...

— Isso, nós também achamos. Mas as fêmeas que ficam por mais tempo perto dos ninhos têm maior probabilidade de atacar outras fêmeas do que aquelas que ficam pouco tempo perto dos ninhos.

— Bom, para mim isso parece um indicativo de que existem umas fêmeas que atacam mais do que outras. E como são elas que ficam perto dos ninhos, as mais agressivas seriam as residentes, né?

— Foi assim que interpretamos os resultados. Aliás, tem outro detalhe que reforça essa interpretação: a maioria dos ataques que observamos foram de uma fêmea residente contra uma fêmea visitante.

— E as outras características das fêmeas que vocês mediram?

— Bom, primeiro, vou chamar de "proximidade" o tempo que as fêmeas foram observadas perto de um determinado ninho. Isso vai facilitar nossa conversa daqui para frente, tá?

— Tá bom. Esse jargão eu entendo.

— Pois bem, quanto ao tamanho, que é uma característica que geralmente difere entre as táticas alternativas de acasalamento nos machos, não achamos nenhuma relação entre a proximidade e o tamanho das fêmeas. Ou seja, as fêmeas que passam mais tempo perto de um ninho não são nem maiores nem menores do que as fêmeas que visitam muitos ninhos.

— Entendi. Então isso quer dizer que, na real, não existem táticas alternativas de acasalamento nas fêmeas do opilião que você estudou?

— Bom, as diferenças nas táticas não necessariamente envolvem diferenças de tamanho. Existem várias espécies de sapo em que alguns machos não cantam e ficam perto de machos que cantam para interceptar as fêmeas que são atraídas. A gente chama esses machos parasitas de satélites. Aparentemente o que determina se um macho vai se comportar como cantor ou satélite depende do quão bem alimentado ele está. Machos bem alimentados cantam enquanto machos famintos agem como satélites. Se a gente medir o tamanho de cantores e satélites, não vamos encontrar nenhuma diferença. Nesse caso, as táticas dos machos diferem apenas em relação à forma como os machos conseguem parceiras.

— E você acha que acontece alguma coisa parecida com as fêmeas do seu opilião?

— Pode ser. Mas infelizmente não medimos o quão bem alimentadas as fêmeas estavam.

— Nunca imaginei que fosse possível medir isso!

— Possível é, mas não é muito fácil, pois o opilião que estudei é muito pequeno e é muito difícil ter uma balança super-precisa que eu possa levar para o meio de uma floresta tropical.

— Imagino... E em relação às outras características do comportamento das fêmeas, o quê que vocês acharam?

— Bom, lembra que contamos o número de ninhos que as fêmeas tinham visitado? Esperávamos que as fêmeas residentes, ou pelo menos aquelas que ficam muito tempo perto de um ninho, visitassem menos ninhos e, portanto, fossem menos promíscuas do que as visitantes.

— Isso mesmo.

— Por mais estranho que possa parecer, não achamos relação entre a proximidade e promiscuidade das fêmeas. Parece que mesmo as fêmeas residentes saem de vez em quando para copular com outros machos. Mas não fique pensando que esse comportamento é exclusividade

de *Quindina limbata*. Tá cheio de aves monogâmicas em que as fêmeas traem seus parceiros com machos vizinhos!

— Você quer dizer que a traição é regra na natureza?

— Eu não diria isso. Mas definitivamente ela é bem comum. Tanto pelos machos quanto pelas fêmeas.

— Que coisa horrível!

— Amiga, o fato de algum comportamento ser comum entre os animais não quer dizer que ele seja moralmente aceitável na nossa espécie. Na natureza ocorrem comportamentos terríveis, como canibalismo e estupro. Os biólogos têm boas explicações de como esses comportamentos evoluíram, mas isso não quer dizer que a gente deva vê-los como algo justificável nos humanos. É por isso que a gente precisa ter muito cuidado quando nos perguntam que lições podemos tirar da natureza.

— Mmm, entendi. Nunca havia parado para pensar nessas questões...

— Quer saber o que acontece com os machos cujos ninhos têm uma fêmea "residente"?

— Quero! É aquele conflito todo entre machos e fêmeas que você havia me falado antes?

— Sim, e encontramos um resultado muito legal. Existe uma relação entre a proximidade das fêmeas e o número de fêmeas diferentes que visitam o ninho de um macho. Parece, que como as fêmeas residentes repelem outras fêmeas visitantes, os machos copulam com menos parceiras.

— Ou seja, as residentes ciumentas mantêm os machos no cabresto!

— Mas presta atenção nisso: não existe relação entre a proximidade das fêmeas e o número de vezes que um macho copula.

— Peraí, me explica isso com palavras mais simples.

— Ok. Na prática, nossos resultados indicam que em ninhos que têm fêmeas nas proximidades, ou seja, ninhos COM fêmeas residentes, os machos copulam tanto quanto em ninhos que não têm

fêmeas nas proximidades, ou seja, ninhos SEM fêmeas residentes.

— Ah, agora entendi. No final das contas, todos os machos copulam a mesma quantidade de vezes e ficam todos felizes. Então, aquele conflito entre machos e fêmeas acaba não existindo.

— Bom, não é assim tão simples... O conflito pode existir de formas mais sutis. Por exemplo, os machos de *Quindina limbata* certamente não são todos iguais: alguns devem construir ninhos melhores e cuidar melhor dos ovos do que outros. Portanto, as fêmeas que monopolizam esses machos devem ter vantagens sobre outras fêmeas. O mesmo deve acontecer com as fêmeas: elas seguramente diferem em qualidade de forma que algumas colocam mais ovos do que outras. Se uma fêmea residente tiver baixa fecundidade, o macho que é monopolizado por ela pode ganhar menos ovos do que um macho que não é monopolizado por nenhuma fêmea.

— E isso tudo afeta o conflito entre machos e fêmeas. Saquei!

— Mesmo que os machos com e sem residentes tenham uma quantidade similar de cópulas, o número total de ovos que eles recebem deve depender também da qualidade (ou fecundidade) das fêmeas com quem eles copulam.

— E os machos poderiam não copular com as fêmeas de pior qualidade?

— Bom, como eu disse antes, os machos podem atacar algumas fêmeas que visitam seus ninhos. Isso quer dizer que os machos também escolhem suas parceiras. Isso é pouco comum, porque geralmente na natureza são as fêmeas que escolhem os machos.

— E vocês sabem se eles rejeitam as fêmeas de pior qualidade?

— Nós testamos se a rejeição dependia do tamanho das fêmeas ou da proximidade delas aos ninhos, mas não achamos nenhuma relação. As rejeições são raras e precisamos fazer mais observações para entender o que está acontecendo.

— Gente, parece que nesses bichos é tudo ao contrário. Os machos que cuidam dos filhotes e não as fêmeas, as fêmeas que brigam para monopolizar os machos, são elas que parecem ter táticas

alternativas de acasalamento, e são os machos que escolhem com quem se acasalar e não as fêmeas.

— Sim. O opilião que eu estudei no doutorado tem o que chamamos de reversão de papéis sexuais. Porém, a teoria por trás dessa reversão é muito pouco explorada e ainda não sabemos bem definir certinho o que essa reversão significa. Para alguns investigadores só o fato dos machos cuidarem dos filhotes já é uma reversão. Porém, sabemos que existem casos em que não há cuidado paternal, mas mesmo assim são os machos que escolhem suas parceiras.

— E o quê que você acha?

— Eu acho que são comportamentos que, de fato, precisam de mais pesquisa. No opilião que eu estudei, parece que existe uma escolha mútua de parceiros, um conceito que está ficando cada vez mais comum entre os ecólogos comportamentais. Seguramente existem componentes de reversão de papéis sexuais em *Quindina limbata* que precisam ser mais explorados. Espero que pesquisas como a minha ajudem a entender melhor comportamentos como táticas alternativas de acasalamento em fêmeas e rejeição de fêmeas por machos.

— Gente, adorei essa história toda sobre os opiliões. Obrigada por ter me contado. Em geral, as pessoas não têm paciência para explicar de maneira acessível o que elas fazem.

— É que eu gosto muito de divulgação científica. Tenho certeza de que quero tornar o conhecimento científico acessível para todo o público.

— Que legal. Me passa seu contato. Caso eu ache um opilião, posso te mandar a foto.

— Claro! Procura a minha página nas redes sociais, chama *Opilio tracker*. É essa daqui:



— Lá você vai encontrar um montão de informações sobre opiliões e também sobre a minha pesquisa.

— Massa!



References (Capítulo 1)

Aisenberg, A., Costa, F. G., & González, M. (2011). Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 68–75.

Alonso-Alvarez, C., & Velando, A. (2012). Benefits and costs of parental care. In N. J. Royle, P. T. Smiseth, & M. Kölliker (Eds.), *The Evolution of Parental Care* (pp. 40–61). Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Arnold, T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management*, 74, 1175–1178.

Beal, C. A., & Tallamy, D. W. (2006). A new record of amphisexual care in an insect with exclusive paternal care: *Rhynocoris tristis* (Heteroptera: Reduviidae). *Journal of Ethology*, 24, 305–307.

Bisazza, A., Marconato, A., & Marin, G. (1989). Male competition and female choice in *Padogobius martensi* (Pisces, Gobiidae). *Animal Behaviour*, 38, 406–413.

Bolker, B., & R Core Team. (2017). *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. R package version 1.0.20. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>

- Bourne, G. R. (1998). Amphisexual parental behavior of a terrestrial breeding frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Guyana. *Behavioral Ecology*, 9, 1–7.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York, NY: Springer.
- Buzatto, B. A., Tomkins, J. L., & Simmons, L. K. (2014). Alternative phenotypes within mating systems. In D. M. Shuker & L. W. Simmons (Eds.), *The Evolution of Insect Mating Systems* (pp. 106–128). Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Chelini, M. C., & Machado, G. (2014). Multiple lines of egg defense in a neotropical arachnid with temporary brood desertion. *Ethology*, 120, 1147–1154.
- Chen, Y-H., Yu, H-T., & Kam, Y-C. (2007). The ecology of male egg attendance in an arboreal breeding frog, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae), from Taiwan. *Zoological Science*, 24, 434–440.
- Cheng, W-C., & Kam, Y-C. (2010). Paternal care and egg survivorship in a low nest attendance rhacophorid frog. *Zoological Studies*, 49, 304–310.
- Consolmagno, R. C., Requena, G. S., Machado, G., & Brasileiro, C. A. (2016). Costs and benefits of temporary egg desertion in a rocky shore frog with male-only care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 785–795.
- Engqvist, L. & Sauer, K. P. (2003). Determinants of sperm transfer in the scorpionfly *Panorpa cognata*: male variation, female condition and copulation duration. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 1196–1204.
- Forsgren, E., Karlsson, A., & Kvarnemo, C. (1996). Female sand gobies gain direct benefits by choosing males with eggs in their nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39, 91–96.
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Ianello, J., Magnusson, A., Maunder, M., Nielsen, A., & Sibert, J. (2012). AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of

highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software* 27, 233–249.

Gilbert, J. D. J., Thomas, L. K., & Manica, A. (2010). Quantifying the benefits and costs of parental care in assassin bugs. *Ecological Entomology*, 35, 639–651.

Hoelzer, G. A. (1989). The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38, 1067–1078.

Holdridge, L. R. (1967). *Life Zone Ecology*, 2nd ed. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.

Lindström, K., St. Mary, C., & Pampoulie, C. (2006). Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 46–51.

Machado, G., Requena, G. S., Buzatto, B. A., Osses, F., & Rossetto, L. M. (2004). Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology*, 44, 577–598.

Mora, G. (1990). Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Animal Behaviour*, 39, 582–593.

Nazareth, T. M., & Machado, G. (2010). Mating system and exclusive postzygotic paternal care in a Neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones). *Animal Behaviour*, 79, 547–554.

Ohba, S., Matsuo, S., Huynh, T. T. T., & Kudo, S. (2018). Female mate preference for egg-caring males in the giant water bug *Diplonychus rusticus* (Heteroptera Belostomatidae). *Ethology Ecology & Evolution*, doi:10.1080/03949370.2018.1438517.

Ohba, S., Okuda, N., & Kudo, S. (2016). Sexual selection of male parental care in giant water bugs. *Royal Society Open Science*, 3, 150720.

Pinto-da-Rocha, R., & Bragagnolo, C. (2017). Cladistic analysis of the family Nomoclastidae with descriptions of a new genus and eight new species (Opiliones, Laniatores). *Invertebrate Systematics*, 31, 91–123.

- R Core Team (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org/>.
- Rangeley, R. W., & Godin, J-G. J. (1992) The effects of a trade-off between foraging and brood defense on parental behaviour in the convict cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behaviour* 120, 123–138.
- Rasband, W. (2003). ImageJ 1.29x software. National Institutes of Health, Washington, DC.
- Requena, G. S., Buzatto, B. A., Munguía-Steyer, R., & Machado, G. (2009). Efficiency of uniparental male and female care against egg predators in two closely related syntopic harvestmen. *Animal Behaviour*, 78, 1169–1176.
- Requena, G. S., & Machado, G. (2015a). Effects of egg attendance on male mating success in a harvestman with exclusive paternal care. *Behaviour Ecology*, 26, 926–935.
- Requena, G. S., & Machado, G. (2015b). Lack of costs associated with nest-related behaviors in an arachnid with exclusive paternal care. *Oikos*, 124, 372–380.
- Requena, G. S., Munguía-Steyer, R., & Machado, G. (2013). Parental care and sexual selection in arthropods. In R. H. Macedo, & G. Machado (Eds.), *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics* (pp. 201–222). New York, NY: Elsevier Academic Press.
- Ringler, E., Pašukonis, A., Fitch, W. T., Huber, L., Hödl, W., & Ringler, M. (2015). Flexible compensation of uniparental care: female poison frogs take over when males disappear. *Behavioral Ecology*, 26, 1219–1225.
- Rojas, A., Muniz, D. G. & Machado, G. (2017). Mating success increases nest site fidelity in a Neotropical harvestman with exclusive paternal care. *Abstracts of the 54th Annual Conference of the Animal Behavior Society*. University of Toronto, Scarborough Campus, Canada.

- Santos, E. S. A., Bueno, P. P., Gilbert, J. D. J. & Machado, G. (2016). Macroecology of parental care in arthropods: higher mortality risk leads to higher benefits of offspring protection in tropical climates. *Biological Reviews*, 92, 1688–1701.
- Sargent, R. C. 1989. Allopaternal care in the fathead minnow, *Pimephales promelas*: stepfathers discriminate against their adopted eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25, 379–385
- Schaedelin, F. C., & Taborsky, M. (2009). Extended phenotypes as signals. *Biological Reviews*, 84, 293–313.
- Schielzeth, H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 103–113.
- Smiseth, P. T., Kölliker, M., & Royle, N. J. (2012). What is parental care? In N. J. Royle, P. T. Smiseth, & M. Kölliker (Eds.), *The Evolution of Parental Care* (pp. 1–20). Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Taborsky, M. (2008). Alternative reproductive tactics in fish. In R. F. Oliveira, M. Taborsky, & H. J. Brockmann (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach* (pp. 251–299). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Taborsky, M., Oliveira, R. F., & Brockmann, H. J. (2008). The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. In R. F. Oliveira, M. Taborsky, & H. J. Brockmann (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach* (pp. 1–21). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Tallamy, D. W. (2001). Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 46, 139–165.
- Thomas, L. K., & Manica, A. (2005). Intrasexual competition and mate choice in assassin bugs with uniparental male and female care. *Animal Behaviour*, 69, 275–281.

- Toscano-Gadea, C., & Rojas, A. (2014). Posible inversión parcial de roles sexuales en el opilión neotropical *Poassa limbata* (Arachnida: Opiliones). In *Libro de Reúmenes del IV Congreso Latinoamericano de Aracnología*. Morelia, Mexico.
- Unger, L. M., & Sargent, R. C. (1988). Allopaternal care in the fathead minnow, *Pimephales promelas*: females prefer males with eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 2–32.
- Wisenden, B. D. (1999). Alloparental care in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 9, 45–70.

References (Capítulo 2)

- Alatalo RV, Carlson A, Lundberg A. 1988. The search cost in mate choice of the pied flycatcher. *Anim Behav.* 36:289–291.
- Alonzo SH, Sinervo B. 2001. Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Behav Ecol Sociobiol.* 49:176–186.
- Alonzo SH. 2008. Conflict between the sexes and alternative reproductive tactics within a sex. In: Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann HJ, editors. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 435–450.
- Andres JA, Sanchez-Guillen RA, Rivera AC. 2002. Evolution of female colour polymorphism in damselflies: testing the hypotheses. *Anim Behav.* 63:677–685.
- Berglund A, Rosenqvist G, Svensson I. 1988. Multiple matings and paternal brood care in the pipefish *Syngnathus typhle*. *Oikos.* 51:184–188.
- Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol Rev.* 76:305–339.
- Brennan BJ, Flaxman SM, Alonzo SH. 2008. Female alternative reproductive behaviors: the effect of female group size on mate assessment and copying. *J Theor Biol.* 253:561–569.
- Brockmann HJ. 1993. Parasitizing conspecifics: comparisons between Hymenoptera and birds.

Trends Ecol Evol. 8:2–4.

Brockmann HJ. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Adv Stud Behav.* 30:1–51.

Brockmann HJ. 2008. Alternative reproductive tactics in insects. In: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ, editors. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach.* Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 177–223.

Buzatto BA, Machado G. 2014. Male dimorphism and alternative reproductive tactics in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Behav Proc.* 109A:2-13.

Buzatto BA, Tomkins JL, Simmons LK. 2014. Alternative phenotypes within mating systems. In: Shuker DM, Simmons LW, editors. *The evolution of insect mating systems.* Oxford (UK): Oxford University Press. p. 106-128.

Cordero A, Carbone SS, Utzeri C. 1998. Mating opportunities and mating costs are reduced in androchrome female damselflies, *Ischnura elegans* (Odonata). *Anim Behav.* 55:185–197.

Cotton S, Small J, Pomiankowski A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Cur Biol.* 16:R755–R765.

Field J. 1992. Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. *Biol Rev.* 67:79–126.

Forbes M. 1994. Tests of hypotheses for female-limited polymorphism in the damselfly, *Enallagma boreale* Selys. *Anim Behav.* 47:724–726.

Fournier DA, Skaug HJ, Ancheta J, Ianneli J, Magnusson A, Maunder M, Nielsen A, Sibert J. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim Methods Softw.* 27:233–249.

Griffith, S.C., I.P. Owens & K.A. Thuman. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol Ecol.* 11:2195–2212.

- Henson SA, Warner RR. 1997. Male and female alternative reproductive behaviors in fishes: a new approach using intersexual dynamics. *Annu Rev Ecol Syst.* 28:571–592.
- Holdridge LR. 1967. *Life zone ecology*, 2nd ed. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Jennions MD, Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol Rev.* 72:283–327.
- Johnson SL, Brockmann HJ. 2012. Alternative reproductive tactics in female horseshoe crabs. *Behav Ecol.* 23:999–1008.
- Machado G, Requena GS, Toscano-Gadea C, Stanley E, Macías-Ordóñez R. 2015. Male and female mate choice in harvestmen: general patterns and inferences on the underlying processes. In: Peretti AV, Aisenberg A, editors. *Cryptic female choice in arthropods: patterns, mechanisms and prospects*. Switzerland: Springer. p. 169–201.
- Macías-Ordóñez R, Machado G, Pérez-González A, Shultz JW. 2010. Genital evolution in Opiliones. In: Leonard J, Córdoba-Aguilar A, editors. *The evolution of primary sexual characters in animals*. New York (NY): Oxford University Press. p. 285–306.
- Mora G 1990. Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Anim Behav.* 39:582–593.
- Muniz DG, Guimarães Jr. PR, Buzatto BA, Machado G. 2015. A sexual network approach to sperm competition in a species with alternative mating tactics. *Behav Ecol.* 26:121–129.
- Nazareth TM, Machado G. 2009. Reproductive behavior of *Chavesincola inexpectabilis* (Opiliones, Gonyleptidae) with description of a new and independently evolved case of paternal care in harvestmen. *J Arachnol.* 37:127–134.
- Nazareth TM, Machado G. 2010. Mating system and exclusive postzygotic paternal care in a Neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones). *Anim Behav.* 79:547–554.
- Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann HJ. 2008. Alternative reproductive tactics: an integrative

- approach. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Pinto-da-Rocha R, Bragagnolo C. 2017. Cladistic analysis of the family Nomoclastidae with descriptions of a new genus and eight new species (Opiliones, Laniatores). *Invert Syst.* 31:91–123.
- Quesada-Hidalgo R, Solano-Brenes D, Requena GS, Machado G. 2018. Efficiency of exclusive paternal care and the role of foster parents as egg protectors in a Neotropical arachnid. *Anim Behav.* in press.
- R Core Team 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org/>.
- Requena GS, Buzatto BA, Martins EG, Machado G. 2012. Paternal care decreases foraging activity and body condition, but does not impose survival costs to caring males in a Neotropical arachnid. *PLoS One.* 7:e46701.
- Requena GS, Machado G. 2015. Lack of costs associated with nest-related behaviors in an arachnid with exclusive paternal care. *Oikos.* 124:372–380.
- Seger J, Brockmann HJ. 1987. What is bet-hedging? In: PH Harvey PH, Partridge L, editors. *Oxford surveys in evolutionary biology*, vol. 4. Oxford (UK): Oxford University Press. p. 182–211.
- Shuster SM, Wade MJ. 2003. *Mating systems and strategies*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Shuster SM. 2008. The expression of crustacean mating strategies. In: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ, editors. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 224–250.
- Sih A, Krupa JJ. 1992. Predation risk, food deprivation and nonrandom mating by size in the stream water strider, *Aquarius remigis*. *Behav Ecol Sociobiol.* 31:51–56.

- Slagsvold T, Lifjeld JT, Stenmark G, Breiehagen T. 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Anim Behav.* 36:433-442.
- Slansky F, Scriber JM. 1985. Food consumption and utilization. In: Kerkut GA, Gilbert LI, editors. *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, vol. 4. Oxford (UK): Pergamon Press. p. 87-163.
- Svensson EI, Abbott JK, Gosden TP, Coreau A. 2007. Female polymorphisms, sexual conflict and limits to speciation processes in animals. *Evol Ecol.* 23:93-108.
- Svensson EI, Abbott JK, Hardling R. 2005. Female polymorphism, frequency dependence, and rapid evolutionary dynamics in natural populations. *Am Nat.* 165:567-576.
- Taborsky M. 1994. Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Adv Stud Behav.* 23:1-100.
- Taborsky M, Oliveira RF, Brockmann HJ. 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. In: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ, editors. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 1-21.
- Taborsky M. 2008. Alternative reproductive tactics in fish. In: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ, editors. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 251-299.
- Tomkins JL, Hazel W. 2007. The status of the conditional evolutionarily stable strategy. *Trends Ecol Evol.* 22:522-528.
- Toscano-Gadea C, Rojas A. 2014. Posible inversión parcial de roles sexuales en el opilión neotropical *Poassa limbata* (Arachnida: Opiliones). In: Libro de Reúmenes del IV Congreso Latinoamericano de Aracnología. Morelia, Mexico.
- Waights V. 1996. Female sexual interference in the smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris*.

Ethology. 102:736–747.

Willemart RH, Farine JP, Gnaspini P. 2009. Sensory biology of Phalangida harvestmen (Arachnida, Opiliones): a review, with new morphological data on 18 species. *Acta Zool.* 90:209–227.

Zamudio KR, Chan LM. 2008. Alternative reproductive tactics in amphibians. In: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ, editors. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 300–331.