

INFLUENCIA DE UNA ORNAMENTACIÓN SUPRANORMAL SOBRE LA ELECCIÓN SEXUAL FEMENINA EN LA ARAÑA LOBO *Schizocosa* *malitiosa*



Autor: Luciana Griffero.

Estudiante de la Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias,
Universidad de la República, Montevideo - Uruguay.

Orientador: Fernando G. Costa

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

Introducción

La reproducción sexual en animales dioicos supone la formación de gametos por meiosis y la fusión del material genético proveniente de un macho y una hembra. Las hembras se caracterizan por producir gametos grandes, inmóviles y ricos en nutrientes llamados óvulos, mientras que los gametos de los machos o espermatozoides son pequeños y móviles (Parker et al., 1972). En general, se considera que el gasto energético de las hembras en la producción de óvulos es mucho mayor que el gasto de los machos en la producción de espermatozoides (Andersson, 1994). Además, las hembras frecuentemente presentan una mayor inversión parental que los machos.

La asimetría en el tamaño de los gametos también conocida como anisogamia y la asociada inversión diferencial en las crías, determinarán que ambos sexos adopten distintas estrategias para alcanzar el éxito reproductivo, lo que se traducirá en un conflicto sexual en lo que respecta a decisiones de apareamiento (Arnqvist & Rowe, 2005). Según Trivers (1972) cuando un sexo invierte considerablemente más que el otro, los miembros de este último competirán entre ellos para aparearse con los miembros del primero. Por lo general, son las hembras quienes presentan un mayor esfuerzo reproductivo, y los machos podrán potencialmente fertilizar óvulos a una tasa mucho mayor de la que son producidos. Esto determina que los machos se encuentren bajo una fuerte presión para ser buenos en encontrar, seducir y competir por las hembras, que representan un recurso escaso, y las hembras para ser selectivas a la hora de elegir pareja (Andersson, 1994).

Cuando un rasgo exhibe características complejas, usualmente se invoca a la selección natural como el mecanismo evolutivo que lo ha favorecido (Darwin, 1859). Sin embargo, el mismo Darwin (1871) consideró que la selección natural no era suficiente como presión evolutiva para explicar lo que él consideró como rasgos exagerados, que parecían ser deletéreos con respecto a la supervivencia de los individuos. De esta forma, destacó un tipo de selección dentro de la selección natural, a la cual llamó selección sexual. Ésta no depende de la lucha por la existencia, como la clásica selección natural,

sino de la lucha usualmente entre machos por la obtención de las hembras (selección intrasexual) y la elección de pareja por parte de las hembras (selección intersexual). El resultado para aquellos competidores que no tengan éxito no será la muerte directamente, sino una descendencia pequeña o nula (Darwin, 1859).

La selección sexual implica la selección de rasgos que se relacionan con el incremento del éxito reproductivo. Dichos rasgos pueden favorecer la capacidad de los machos de competir directamente entre ellos por el acceso a las cópulas, o ayudar a atraer a las hembras. El éxito diferencial de los individuos en la obtención de cópulas llevará a la evolución de caracteres morfológicos y comportamentales exagerados en los machos, siguiendo las preferencias de las hembras por tales fenotipos (Andersson, 1994; Cotton et al., 2006). Estos caracteres jugarán un papel importante durante el cortejo, confiriendo una ventaja selectiva, permitiendo que el macho sea reconocido por la hembra y ayudando a estimularla para el apareamiento (Tinbergen, 1964). El límite en la evolución de estos caracteres exagerados lo pone la propia selección natural, exigiendo sobrevivencia y habilidad a quien porte estos caracteres.

Existe actualmente amplia evidencia que indica que las hembras eligen activamente a sus parejas, y que dicha elección favorece rasgos conspicuos de los machos (Andersson, 1994). Sin embargo, aún existen discrepancias en cuanto a los mecanismos que utilizan las hembras para realizar su elección, así como los procesos evolutivos que explican las preferencias de las hembras por dichos rasgos. Entender cómo varían las decisiones de apareamiento de las hembras no es un punto menor, teniendo en cuenta que la selección sexual es un proceso de coevolución que involucra machos y hembras. La variación de las preferencias de las hembras puede influir considerablemente en la intensidad y dirección de la selección sexual, por lo que no tener en cuenta este punto sería ignorar un aspecto clave del proceso. Se han sugerido varias teorías para explicar la evolución de las preferencias de las hembras, aunque muchas de éstas se superponen, por lo que, en muchos casos se hace difícil distinguir entre una u otra.

Una de las teorías es el proceso autorreforzante fisheriano (Fisher, 1930) que involucra una coevolución entre el rasgo en los machos y la

preferencia de las hembras. El proceso implica el surgimiento de una variación genética en un rasgo de un macho que confiera una ligera ventaja en su supervivencia, acompañado de una variación en la preferencia de las hembras por machos con dicho rasgo. De esta forma, las hembras que prefieran estos machos tendrán hijos con mayor supervivencia y los alelos que codifican para dicho rasgo tenderán a fijarse en la población, como también lo harán los alelos de preferencia. Cuando este proceso continúa se genera un nuevo efecto: los machos son favorecidos no sólo por la diferencia en supervivencia, sino que también por el mayor éxito de apareamiento debido al incremento de la frecuencia de los alelos de preferencia de las hembras. Finalmente, Fisher (1930) sugiere que las preferencias de las hembras derivarán en una exageración del carácter hasta que el mismo genere un costo en términos de supervivencia para el macho (Andersson, 1994).

Otro mecanismo para explicar la evolución de las preferencias de las hembras es el de indicadores genéticos o beneficios indirectos, propuesto tempranamente por Wallace (1889) y desarrollado posteriormente por Williams (1966). Este mecanismo asegura que rasgos costosos en los machos serían elegidos por las hembras debido a que indican una mayor viabilidad heredable. Es decir, machos genéticamente mejores (con mayor fitness) podrían expresarlo a través del desarrollo diferencial de caracteres sexuales secundarios. Las hembras con preferencias por tales rasgos, serán más exitosas en término de supervivencia de los descendientes, y por ende se generará nuevamente un proceso coevolutivo entre el rasgo y la preferencia. Zahavi (1977) propuso que los caracteres exagerados serían 'handicaps' (condiciones desventajosas) a través de los cuales los machos comunicarían a las hembras su calidad genética en forma 'honesto'. Según Zahavi (1977), las hembras deberían preferir a los machos con 'handicaps' ya que han demostrado su habilidad para sobrevivir a pesar de poseer esa condición desventajosa.

Wallace (1889) sostuvo que para incrementar la frecuencia de aparición de un rasgo, no es necesario que este se encuentre inicialmente relacionado con una mayor supervivencia; sería suficiente que ese rasgo mejore el reconocimiento de la especie. Sin embargo, si bien este mecanismo puede explicar la evolución de algunos caracteres sexuales secundarios, no podría

hacerlo con la exageración de tales caracteres, por lo que resulta insuficiente para entender las preferencias de las hembras por rasgos exagerados.

El mecanismo de beneficios fenotípicos directos propuesto por Williams (1992) plantea que las hembras se benefician al elegir machos mediante la obtención de beneficios materiales en la generación presente. Esto implica que algunos rasgos expresados por los machos pueden constituir un indicador de la condición de ese macho (como el brillo del plumaje en algunas aves) y del posible desempeño que tendría por ejemplo en el cuidado parental o la defensa de territorio. En muchas especies las hembras eligen a sus compañeros de apareamiento en base a la capacidad que tengan los machos para defender territorios, o proveerlas de alimentación. Marshall (1936) planteó la hipótesis de sincronización reproductiva, que explica que la exageración de los rasgos morfológicos o conductuales constituirían un estímulo que favorecería un ajuste fisiológico entre los sexos.

Finalmente, la hipótesis de explotación sensorial (Ryan, 1990) propone que un rasgo nuevo en los machos puede ser favorecido en las preferencias de las hembras debido a que éste ajusta o explota algún sesgo pre-existente en el sistema sensorial de la hembra. Esto implica que la preferencia o “sesgo” estaría prefijada cuando surge el rasgo en los machos, lo cual permitiría una rápida distribución del mismo dentro de la población, sin necesidad de que exista un refuerzo por parte de las preferencias de las hembras como en el modelo de Fisher. Tinbergen (1951) introduce un concepto similar denominado estímulo supranormal, es decir, un estímulo generalmente artificial que produce una respuesta más intensa en las hembras que el estímulo asociado normalmente a esto.

Las arañas representan un modelo útil para estudios etológicos ya que pueden criarse en el laboratorio en condiciones controladas y presentan características morfológicas y comportamentales manipulables que las hacen particularmente interesantes a la hora de realizar estudios de comportamiento sexual (Eberhard, 2004). Por lo general, son los machos quienes deben buscar y atraer a las hembras, así como competir con otros machos para acceder a éstas, corriendo riesgos de heridas o incluso muerte en los encuentros con otros machos y/o con las propias hembras (Costa & Quirici, 2007). Las señales utilizadas en las interacciones intra e interespecíficas son usualmente

seleccionadas para aumentar la detectabilidad de los individuos (Guilford & Dawkins, 1991). Sin embargo, en los grupos que presentan canibalismo, como las arañas, una detección inmediata no siempre es beneficiosa, por lo que la eficacia de las señales de cortejo se encuentra bajo una fuerte presión selectiva. Esto convierte a las arañas en organismos ideales para el estudio de selección sexual (Hebets & Uetz, 1999).

Las arañas lobo, también llamadas arañas vagabundas o licosas, se caracterizan por ser errantes y cazadoras activas. Poseen relativamente buena visión y sus ojos están distribuidos en forma alineada, siguiendo un patrón de cuatro ojos pequeños anteriores y dos pares de grandes ojos posteriores (Foelix, 1996; Guía de arácnidos del Uruguay, en prensa). En el género *Squizocosa* las hembras son de mayor tamaño que los machos y se alimentan de una gran variedad de artrópodos incluyendo co-específicos. Por lo tanto, es esencial para los machos comunicar su identidad a la hembra de forma eficaz. Durante el cortejo los machos utilizan comunicación multimodal, integrada principalmente por señales químicas, vibratorias y visuales (Uetz & Roberts, 2002). En algunos licósidos, incluyendo los pertenecientes al género *Schizocosa*, los machos poseen un órgano estridulador en la unión tibio-tarsal de los palpos, que es capaz de producir señales vibratorias durante el cortejo, además del sonido producido por el tamborileo de los palpos (Uetz & Stratton, 1982; Fernández-Montraveta & Simó, 2002). Una gran variedad de estas especies utilizan señales visuales además de las señales acústicas-vibratorias (Hebets & Uetz, 1999). La importancia relativa de ambos componentes durante el cortejo puede variar en las distintas especies (Stratton, 1982). Algunas de las señales visuales que se han observado en los machos son movimientos de sacudidas y/o arqueos del primer par de patas, que pueden tener gran relevancia teniendo en cuenta que el sistema visual de la araña lobo está principalmente adaptado a detectar movimientos (Rovner, 1968). Algo interesante es que mientras las hembras son muy parecidas entre sí, en algunas especies los machos varían en la decoración del primer par de patas, pudiendo ser total o parcialmente pigmentadas, con pigmentación muy oscura, o con la presencia de penachos de pelos (Uetz & Roberts, 2002).

Si bien la presencia de penachos de pelos en el primer par de patas no es lo más común dentro del género *Schizocosa* (Dondale & Redner, 1978),

distintos estudios muestran que los despliegues visuales representan un componente importante del cortejo en especies con penachos u otro tipo de decoración; mientras que en especies que carecen de estos caracteres, dichos comportamientos parecen estar ausentes (Stratton & Lowrie, 1984). Este aspecto se ha estudiado exhaustivamente en las especies hermanas *S. rovneri* y *S. ocreata* que se distinguen por la presencia de pelos en el primer par de patas masculinas (Uetz & Dondale, 1979). Los machos de *S. rovneri* carecen de penachos y muestran un cortejo en el cual las señales visuales no son tan complejas como en *S. ocreata* que sí poseen penachos (Uetz & Denterlein 1979).

Un estudio realizado por Hebets & Uetz (1999) en distintas especies del género *Schizocosa*, muestra que el grado de ornamentación coincide con la intensidad de los despliegues visuales realizados, mostrando una correlación entre la decoración del primer par de patas y el uso de éstas durante el cortejo. A su vez, estos investigadores encontraron diferencias en la receptividad de las hembras frente a señales visuales y vibratorias aisladas, que coinciden con el uso de estas señales por parte de los machos. Por ejemplo, en especies donde los machos presentaban menor intensidad de despliegues visuales, las hembras mostraban una mayor respuesta frente a señales vibratorias que ante señales visuales. Hebets & Uetz (1999) sugieren que dichos caracteres secundarios podrían estar actuando como amplificadores de las señales visuales. Por otro lado, aseguran que las respuestas diferenciales de las hembras a los distintos modos de comunicación de los machos, y la adecuación de los modos a las respuestas, apoyan la hipótesis de que las señales de cortejo de los machos y las repuestas de las hembras han co-evolucionado. Sin embargo, las presiones selectivas que guían estos patrones de coevolución observados permanecen dudosas.

Se han planteado dos grandes escenarios para explicar la asociación entre los despliegues visuales realizados por los machos y la atracción de las hembras, de acuerdo a la teoría de selección sexual. Un primer escenario plantea un proceso de retroalimentación positiva entre el incremento de las señales u ornamentos de los machos y el aumento en la receptividad o atracción de las hembras (Fisher, 1930; Andersson, 1994). Por otro lado, se propone como hipótesis la evolución de las señales de los machos en

respuesta a preferencias pre-existentes en el sistema sensorial de las hembras (West-Eberhard, 1979; Kirkpatrick 1987; Ryan, 1990). Según Hebets & Uetz (1999), el primer escenario es difícil de comprobar experimentalmente ya que la variabilidad en el tamaño de los machos puede influir en la preferencia de las hembras, por lo que el incremento en la receptividad sexual femenina puede no deberse únicamente a la presencia de penachos más largos, confundiendo los resultados (McClintok & Uetz, 1996). En experimentos realizados con videos donde se mantenía constante el tamaño y comportamiento de los machos alterándose únicamente el tamaño de penachos, las hembras no aumentaban de forma significativa su receptividad ante machos con penachos (McClintock & Uetz, 1996). Por lo tanto, la retroalimentación positiva entre los rasgos de los machos y la atracción de las hembras permanece cuestionable en el género. La evolución de ornamentos y comportamientos de los machos en respuesta a un sesgo sensorial preexistente en la hembra ha recibido gran atención y puede jugar un rol importante en la evolución de caracteres sexuales secundarios en el género *Schizocosa* (Endler, 1993). Sin embargo, aún se requieren estudios donde se manipulen los despliegues visuales, así como una filogenia completa de las principales especies del género para poner a prueba esta hipótesis (Hebets & Uetz, 1999). McClintock & Uetz (1996) destacan que es imposible manipular directamente el ornamento de las patas de los machos, pues éstos se sacan los penachos experimentales de inmediato.

También se ha postulado que la variación en las preferencias de las hembras se deba a diferencias en la estructura del ambiente (Uetz, 1991; Scheffer et al, 1996). Los diferentes modos de comunicación viajarán de forma diferencial según el ambiente, esto podría haber influido en la evolución de las señales de los machos así como en la receptividad de las hembras (Hebets & Uetz, 1999). Por ejemplo, en un ambiente donde las señales vibratorias no puedan viajar grandes distancias, puede ser muy ventajoso utilizar señales visuales además de las vibratorias.

La araña lobo *Schizocosa malitiosa* es un licósido de mediano tamaño, cuya longitud corporal es de 17mm en los machos y 23mm en las hembras (Costa, 1975). Se encuentra ampliamente distribuida en la franja costera balnearia del Departamento de Canelones (Costa, 1991). Son arañas vagabundas y corredoras, de hábitos generalistas, que se pueden encontrar en

refugios diurnos circunstanciales como grietas de piedras periféricas rodeadas de pastos, bajo piedras poco hundidas en el suelo, o entre piedras (Costa, 1991). Las hembras adultas se encuentran durante todo el año y predominan sobre los machos adultos salvo en el periodo abril-mayo. Los machos maduran en el campo antes que las hembras, facilitando el encuentro y la competencia por éstas de inmediato a su muda de maduración. La abundancia de machos adultos y hembras recién maduradas en otoño sugiere que las cópulas sean muy frecuentes en esa época (Costa, 1991).

De acuerdo a Costa (1975), durante el cortejo los machos utilizan señales visuales, químicas, acústicas y táctiles, para efectivizar el reconocimiento y encuentro sexual. El comportamiento pre-copulatorio del macho está formado por siete unidades comportamentales distribuidas en dos fases: una primera fase provocada por la feromona sexual femenina que finaliza con la detección de la hembra, y una segunda fase provocada por la visualización o contacto directo con la hembra, que culmina con la cópula. La hembra realiza movimientos de orientación y avance hacia el macho, así como alzamientos y descensos alternados del primer par de patas, extendidas y dirigidas hacia adelante, conocidos como “llamados” que se realizan en trenes separados por períodos de quietud. También se ha observado a la hembra tendiéndose contra el sustrato, y al igual que los “llamados” se interpreta como un estado receptivo de la misma. Dentro de la última fase del comportamiento pre-copulatorio del macho, se pueden distinguir tres unidades que se interrumpen por el intento de monta. Dichas unidades son: tamborileo, sacudidas y quietud (Costa & González, 1986). El tamborileo consta de movimientos rápidos y alternados de los palpos sobre el sustrato, probablemente involucrando estridulación (Costa, 1975; Fernández-Montraveta & Simó, 2002). Las sacudidas constan de movimientos hacia arriba y abajo, así como hacia atrás y adelante, que el animal efectúa bruscamente con el primer par de patas elevadas (Costa, 1975). Se ha observado que las patas anteriores de los machos son muy largas y poseen en su cara ventral (la cara que se expone a la hembra durante el cortejo) pigmentación oscura. Este rasgo podría ayudar a capturar la atención de la hembra, permitiendo que el macho sea visualizado de forma más rápida o a mayores distancias. También podría servir como un indicador de calidad directo o indirecto, o ser un rasgo que se

encuentre prefijado en el sistema sensorial de la hembra. Al igual que lo observado en otras especies del género, la pigmentación del primer par de patas coincide con el uso de éstas durante el cortejo, y podría existir una asociación entre estas señales y las preferencias de las hembras.

Observaciones preliminares sugieren que los machos de *S. malitiosa* toleran la modificación si son expuestos inmediatamente a un estímulo sexual intenso (feromona sexual), cortejando normalmente.

El objetivo de este estudio es analizar las variaciones en la receptividad sexual de las hembras de *S. malitiosa* frente a machos con ornamentos exagerados en sus patas delanteras. Nuestra predicción era que encontraríamos una mayor receptividad en hembras expuestas a machos con dicho ornamento, ya que podría mejorar la visibilidad del macho, actuar como un indicador de su calidad y/o ser un carácter que ya se encuentre prefijado en las preferencias de las hembras.

Materiales y métodos

Se colectaron 54 machos sub-adultos y 78 hembras sub-adultas de *Schizocosa malitiosa* en Marindia (Canelones, Uruguay), durante los meses de marzo y abril de 2011. Los individuos se capturaron de noche con la ayuda de lámparas de minero. Los ejemplares fueron criados en el laboratorio bajo condiciones controladas, alojados individualmente en cajas de petri de 9 cm de diámetro y 1,3 cm de altura, manteniendo la humedad con un algodón húmedo. Una vez realizada la última muda, se obtuvieron individuos adultos vírgenes de ambos sexos. En el período inicial (marzo y abril) todos los individuos fueron mantenidos en el laboratorio a una temperatura de $23,02 \pm 2,34$ ° C. A partir del 26 de abril, al descender la temperatura ambiente, los individuos sub-adultos (juveniles no sexables y penúltimos) se mantuvieron en otra área termostaticada del laboratorio que se encontraba a una temperatura de $23,34 \pm 1,21$ ° C; mientras que los adultos se mantuvieron en la misma área inicial a una temperatura de $22,33 \pm 1,76$ ° C. La alimentación consistió en suministrar dos veces a la semana una dieta mixta de larvas del coleóptero *Tenebrio molitor* y juveniles y adultos del grillo *Acheta domesticus*. Se realizó un seguimiento de las arañas que incluyó la observación del momento de muda de maduración, ya que se trabajó con machos adultos y hembras adultas vírgenes, con un mínimo de 10 u 11 días de edad adulta.

Las experiencias fueron realizadas entre el 2 y el 27 de mayo de 2011. Se utilizaron 45 hembras y 45 machos. Los encuentros macho-hembra se realizaron en pasillos de vidrio de sección rectangular de 106 cm de largo, 4 cm de ancho y 8 cm de altura. Dentro del pasillo se dispuso una capa fina de arena en el fondo con pequeñas piedras para facilitar el tendido de hilos de seda por la hembra, y una tapa con agua. En uno de los extremos del pasillo se realizó un orificio circular por donde se colocaba y retiraba el macho y en el otro se presentó una apertura similar por donde se colocó un tubo de 9,5 cm de largo y 3 cm de diámetro para proveer a la hembra de un refugio potencial (Figura 1). Ambas aberturas se cerraban con compuertas opacas de acrílico, de movimiento vertical.

Las hembras fueron colocadas en los pasillos entre 48 y 96 horas previas a la observación para su adaptación y para permitir la liberación de seda con feromonas. Antes de cada experiencia las hembras eran colocadas en los tubos (que tenían acceso al resto del túnel) asegurando que quedaran orientadas hacia donde iba a ingresar el macho (Figura 2). Los machos fueron colocados en el extremo opuesto a la hembra mediante el uso de un tubo con extremos abiertos y manipulación con tapones de algodón, evitando encuentros prematuros. Inmediatamente luego del ingreso del macho en el pasillo, se bajaba la compuerta atrás del macho y se abría la compuerta de la hembra. Se colocó por detrás del extremo por donde ingresaba el macho, una pantalla amplia de cartulina (40 cm de ancho por 30 cm de alto) que proveía de un fondo blanco abarcando el campo visual de la hembra, para destacar o minimizar el destaque de las patas del macho contra el fondo blanco. El dispositivo estuvo orientado hacia las ventanas, de tal manera que el macho recibía su luz de frente, facilitando la visualización de la hembra.

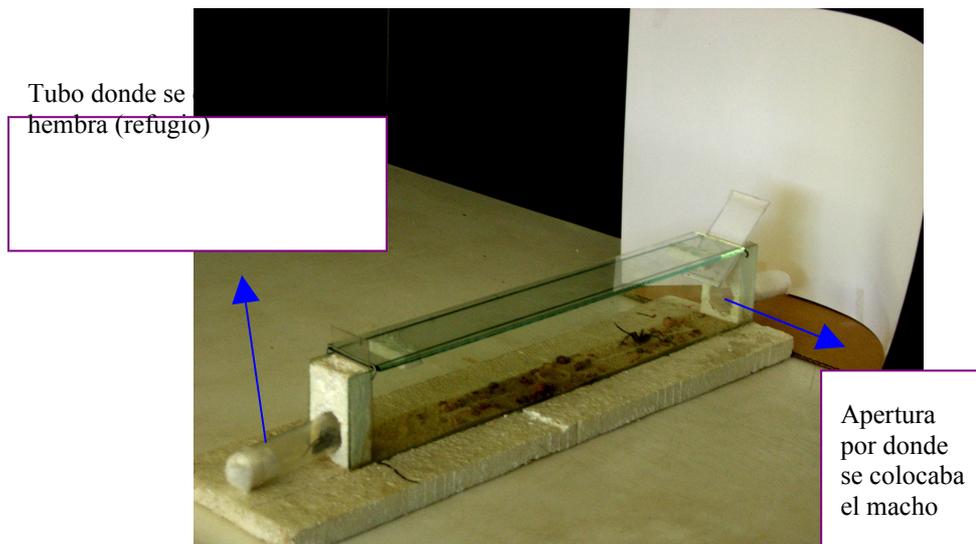


Figura 1. Dispositivo utilizado para los encuentros macho-hembra.

Figura 2. Visualización del macho que tenía la hembra desde su refugio



Se crearon tres grupos experimentales de 15 parejas macho/hembra cada uno. Los individuos fueron destinados a cada grupo al azar. Los grupos fueron los siguientes:

- A- Machos a los cuales se le aplicó una tinción negra (rimel, un cosmético para engrosar pestañas L'Oréal Double Extension©) en los pelos del metatarso del primer par de patas.
- B- Machos a los cuales se le aplicó una tinción blanca (corrector líquido con base de agua Faber-Castell©) en los pelos del metatarso del primer par de patas.
- C- Grupo control sin tinción.

Los machos de los tres grupos fueron inmovilizados por compresión con un bloque de espuma de poliuretano dentro de un canal de PVC con una reja de alfileres, de forma que las patas anteriores quedaran libres (Figura 3). En esta situación se pintaron las patas de los machos de los grupos A y B, mientras que los machos del grupo C sufrieron la misma manipulación pero no fueron pintados. Cada macho se colocó en el pasillo experimental inmediatamente después de esta manipulación. En cada día de observación se realizaron tres observaciones, una de cada grupo experimental, variando su orden aleatoriamente.

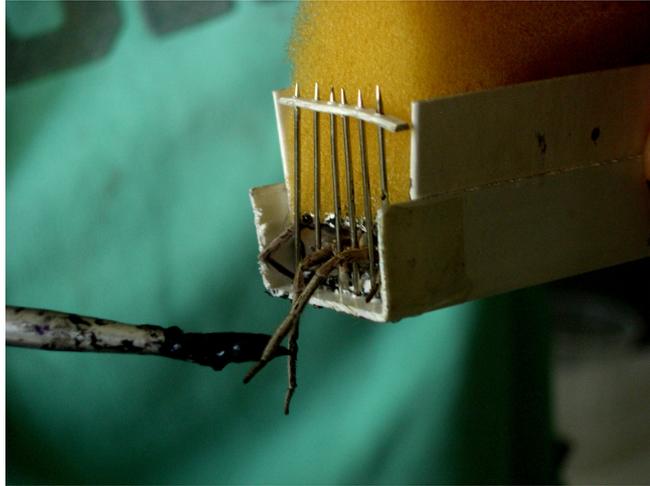


Figura 3. Técnica de manipulación utilizada para pintar el primer par de patas del macho.

El macho fue retirado a los 15 minutos en caso de no cortejar. Se permitió la monta del macho sobre la hembra, iniciando la cópula, e inmediatamente se separó la pareja con una varilla con algodón en la punta, finalizando la observación. De existir cortejo pero no intento de monta, la observación finalizó a los 30 minutos. De presenciarse ataques serios y/o lesiones se interrumpió la experiencia.

Después de cada experimento los pasillos eran limpiados con alcohol, retirando la seda que quedaba sobre la arena y las piedras. Cada macho y cada hembra fueron utilizados una sola vez.

Para cada grupo se midió: éxito y latencia de monta, número y latencia de ataques de la hembra, así como latencia y número de trenes de llamados (agitación de patas anteriores) de las hembras. También se registró en detalle el comportamiento del macho durante el cortejo, analizando el número de sacudidas de patas anteriores y de trenes de tamborileo de palpos, así como la frecuencia de aseo. Para el registro de la aparición de las unidades comportamentales y sus duraciones en el tiempo se utilizó el programa Jwatcher (Blumstein et al., 2000). La temperatura durante las experiencias fue de $21,88 \pm 1,61$ ° C.

Para el análisis de los resultados se utilizaron los paquetes Statistica (versión 6.0, 2001), Past (versión online 1.24, Hammer et al. 2004) y Win-PEPI.

Se seleccionó $\alpha = 0.05$ como valor límite de significación estadística. Las frecuencias se analizaron con el test de Chi-cuadrado. Para investigar la homogeneidad de varianzas se utilizó el test de Levene, y el Shapiro-Wilk para investigar la normalidad. Se utilizaron test globales paramétricos (ANOVA) y no paramétricos (Kruskal-Wallis), y el test de t de Student (datos paramétricos) para comparaciones de dos muestras.

Resultados

Comportamiento de las hembras

Se obtuvieron 10 montas en el grupo A, 11 montas en el B y 14 montas en el C, no existiendo diferencias estadísticamente significativas entre las frecuencias ($\chi^2 = 3.34$, $P = 0.19$). Las latencias de monta, llamados y ataques se muestran en la Tabla 1. La latencia de monta no mostró diferencias significativas usando el test de Kruskal.Wallis ($H = 2.70$, $P = 0.26$). Las hembras llamaron a los machos en 5 casos en A, en 7 casos en B y en 9 casos en C, sin encontrarse diferencias significativas ($\chi^2 = 2.14$, $P = 0.34$). La latencia de llamado tampoco difirió entre los grupos ($H = 1.82$, $P = 0.40$). Las hembras que llamaron, lo hicieron sin mostrar diferencias significativas en el número de llamados al test de Kruskal Wallis ($H = 1.68$, $P = 0.43$; Tabla 1).

Doce hembras atacaron a los machos en el grupo A, 6 en el B y 9 en el C, sin mostrar diferencias significativas en las frecuencias de ataques ($\chi^2 = 5.00$, $P = 0.08$). La latencia de ataque tampoco mostró diferencias significativas entre los grupos ($H = 0.47$, $P = 0.79$).

Tabla 1. Comparaciones de los comportamientos de las hembras en los tres grupos experimentales. Las latencias están medidas en minutos. Cada valor está representado como mediana \pm cuartiles. Entre paréntesis se da el tamaño de la muestra de cada grupo.

	A	B	C
Latencia de monta	4.14 \pm 5.410 (10)	8.70 \pm 14.75	5.69 \pm 5.30 (14)
Latencia de llamado	3.87 \pm 6.99 (5)	(11) 8.14 \pm 16.92 (7)	5.62 \pm 1.77 (9)
Número de trenes de llamados	3.00 \pm 3.00 (5)	4.00 \pm 4.00 (7)	3.00 \pm 10.0 (9)
Latencia de ataque	4.12 \pm 9.22 (12)	4.70 \pm 5.49 (6)	4.50 \pm 2.84 (9)

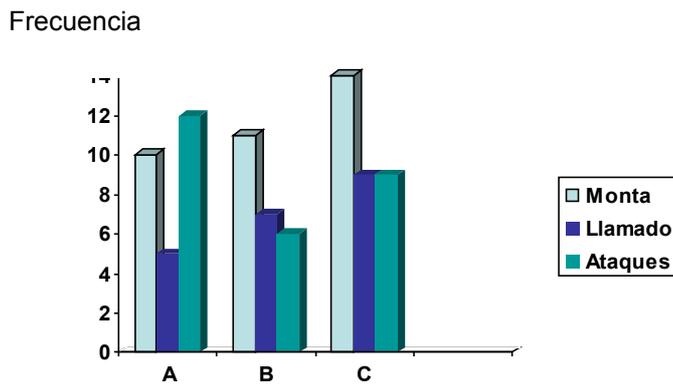


Figura 4. Frecuencias correspondientes a los comportamientos de la hembra para los tres grupos experimentales.

Comportamiento de los machos

Los datos correspondientes al comportamiento masculino se muestran en la Figura 5 y la Tabla 2. Once machos del grupo A realizaron sacudidas durante el primer minuto (medido a partir del comienzo de actividad sexual), 14 del grupo B, y 15 del C, sin hallarse diferencias significativas entre los grupos ($\chi^2 = 5.85$, $P = 0.054$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de sacudidas durante el primer minuto entre los grupos ($H = 2.30$, $P = 0.32$).

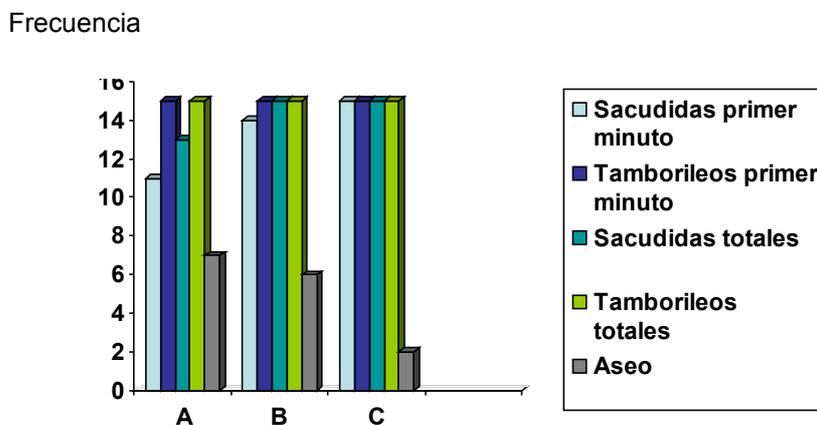


Figura 5. Frecuencias de aparición de los comportamientos del macho para los tres grupos experimentales.

Tabla 2. Comportamientos de los machos en los tres grupos experimentales. Todos los valores son representados con su medianas \pm cuartiles, a excepción de los trenes de tamborileo en el primer minuto y número de sacudidas desde llamado de la hembra, que son representados por sus valores medios \pm desvío estándar. Entre paréntesis se da el tamaño de la muestra para cada grupo.

	A	B	C
Sacudidas primer minuto	3.00 \pm 3.00 (11)	4.14 \pm 4.00 (14)	6.33 \pm 7.00 (15)
Trenes tamborileo primer minuto	13.00 \pm 7.89 (15)	11.27 \pm 5.19 (15)	14.27 \pm 6.05 (15)
Sacudidas desde llamado	-	2.33 \pm 0.58 (3)	1.80 \pm 1.30 (5)
Trenes tamborileo desde llamado	1.50 \pm 4.00 (4)	8.00 \pm 13.00 (6)	8.00 \pm 13.00 (6)
Sacudidas totales	19.00 \pm 17.00 (13)	24.00 \pm 38.00 (15)	19.00 \pm 26.00 (15)
Trenes tamborileo totales	78.00 \pm 74.00 (15)	108.00 \pm 123.00 (15)	60.00 \pm 90.00 (15)
Latencia de aseo	157.57 \pm 98.05 (7)	318.86 \pm 61.66 (6)	170.10 \pm 33.88 (2)

En cuanto al número de trenes de tamborileo durante el primer minuto, todos los machos realizaron el comportamiento sin encontrar diferencias significativas al test de ANOVA ($F_{2,44} = 0.81$, $P = 0.45$). El número de sacudidas durante un minuto a partir del primer llamado de la hembra se registró sólo en los machos del grupo B (3 casos) y del C (5 casos), no observándose casos en el grupo A. No se encontraron diferencias significativas en sus frecuencias ($\chi^2 = 5.78$, $P = 0.056$). Al comparar los valores medios de B y C tampoco se obtuvieron diferencias significativas utilizando el test de Student ($t = 0.79$, $P = 0.46$). Cuatro machos del grupo A, 6 del grupo B y 6 del grupo C realizaron trenes de tamborileo durante el primer minuto a partir del llamado de la hembra, no existiendo diferencias estadísticamente significativas entre las frecuencias

($\chi^2 = 0.78$, $P = 0.68$), ni entre el número de trenes al utilizar el test Kruskal-Wallis ($H = 2.10$, $P = 0.35$).

Teniendo en cuenta la duración total del cortejo, 13 machos del grupo A, 15 del grupo B y 15 del C realizaron la unidad de sacudidas sin mostrar diferencias significativas en sus frecuencias ($\chi^2 = 4.19$, $P = 0.12$). El número de sacudidas tampoco difirió entre los tres grupos ($H = 1.98$, $P = 0.37$). Todos los machos realizaron la unidad de tamborileo sin mostrar diferencias significativas en el número de trenes ($H = 1.96$, $P = 0.38$).

Se comparó la frecuencia de ocurrencia de aseo en los machos (7 casos en A, 6 en B y 2 en C), sin encontrarse diferencias ($\chi^2 = 4.20$, $P = 0.12$). Tampoco se encontraron diferencias entre las respectivas latencias usando el test de Kruskal-Wallis ($H = 5.17$, $P = 0.075$).

Discusión

De acuerdo a los resultados del presente estudio, no hubo una mayor receptividad en hembras expuestas a machos con presencia de tufts negros en sus patas delanteras como se esperaba. La importancia de una efectiva comunicación en arañas entre machos y hembras es muy evidente. El macho debe convencer a la hembra grande, carnívora y ponzoñosa que es un macho cortejante y atractivo de su misma especie, antes de convertirse en una presa (Costa & Quirici, 2007). Ésta por su parte, evaluará distintos atributos morfológicos y comportamentales del macho a la hora de decidir si es un buen candidato para invertir sus gametos. En los licósidos, que habitualmente mueven sus patas anteriores para señalar visualmente, la opción de exagerar estos estímulos ha sido ya llevada a cabo y con cierto éxito en especies norteamericanas (Hebets & Uetz, 1999). En la especie *Schizocosa malitiosa*, nuestros resultados indican que no existió una preferencia marcada de las hembras por machos con ornamento exagerado en sus patas delanteras, sugiriendo que éstas se basan en otras características del macho a la hora de elegir pareja.

Por otro lado, no hubieron diferencias en la intensidad del cortejo entre los grupos pintados y el control, lo que nos indica que la pintura no fue un factor que afectara significativamente el comportamiento del macho durante el cortejo. Sin embargo, y a pesar de no tener respaldo estadístico, los grupos de machos con tufts negros y machos con tufts blancos mostraron consistentemente menores frecuencias de llamados y de monta. Además, el grupo con tufts negros particularmente presentó mayores frecuencias de rechazo así como frecuencias de señalización más bajas, pero con mayor aseo, sugiriendo ser el más afectado por la manipulación experimental. A partir de lo expuesto anteriormente, sugerimos que la pintura (en mayor medida la negra) afectó ligeramente el cortejo, y que este handicap se reflejó en cambios mínimos en la elección de la hembra. El hecho que la pintura negra afectara más que la blanca es entendible teniendo en cuenta que diferían tanto en olor como en consistencia. La pintura negra poseía una consistencia más espesa lo que pudo afectar el comportamiento del macho, sobre todo al sacudir. Se

utilizaron sustancias diferentes para pintar los machos debido a que no fue posible obtener rimel de color blanco. Además al intentar aplicar rimel sobre el corrector para que no hubieran diferencias, el rimel no llegaba a tapar el color blanco. El mayor aseo en los grupos pintados obviamente evidenció la sensibilidad de los machos ante la modificación experimental, pero este síntoma de molestia apareció después de que el macho buscó infructuosamente a la hembra. Sin embargo, machos del grupo control también lo hicieron, pero en menor proporción, lo que muestra que es un comportamiento que también se realiza en condiciones normales durante el cortejo y ha sido adjudicado a la limpieza de sensores. De todas formas no se puede descartar que este aseo responda a la manipulación experimental del grupo control, al frotar sus patas con el pincel seco.

A pesar de esta ligera afectación, los machos no tuvieron grandes problemas para iniciar el cortejo ante el estímulo químico primario (feromona sexual de contacto). Tampoco se vieron impedidos de realizar las típicas señalizaciones del cortejo ni de seducir a la hembra o montarla, donde la hembra podía reaccionar negativamente al contacto con la pintura. Esto muestra que el presente estudio utilizó una metodología útil y promisoría para otros estudios de este tipo. McClintock & Uetz (1996) realizaron experimentos similares pero utilizando videos o durmiendo a los individuos para poder manipularlos, lo que afectaba enormemente el comportamiento del macho. Plantearon que agregar tufts reales a machos y que éstos cortejaran normalmente era imposible en los licósidos. En el presente trabajo los individuos fueron fijados mecánicamente sin anestesia y liberados al estímulo inmediatamente.

Por otro lado y paradójicamente, el grupo con los tufts negros fue el que presentó menores latencias de cópula y de llamados. Una posible explicación es que la presencia de tufts negros aumentara la visibilidad de los machos y por eso las hembras llamaban antes comparado a los otros grupos, o que les fuera más difícil reconocerlos como miembros de su misma especie y llamaban para evaluar la respuesta que adoptaba el macho. De todas formas, estos resultados no tienen respaldo estadístico, pero se propone para futuros estudios utilizar muestras con mayor número de individuos ya que muchas

veces un moderado tamaño muestral puede determinar que las muestras sean poco representativas.

En muchas especies de *Schizocosa* se sabe que los estímulos vibratorios (acústicos y sísmicos) generados por el tamborileo de los palpos, funcionan como habilitadores de la selección visual por las hembras (Uetz & Roberts, 2002). Uetz & Roberts (2002) realizaron una revisión acerca de la comunicación multimodal en arañas y llegaron a la conclusión que los estímulos vibratorios son necesarios para generar receptividad en las hembras. Aunque en *S. malitiosa* no se realizaron estudios donde se aislaran los diferentes modos de comunicación para evidenciar la relevancia de cada uno, la unidad de tamborileo es la más abundante del cortejo, por lo que en ausencia de este estímulo seguramente tampoco se podrían generar respuestas en las hembras. Es por esto que en este trabajo se cuidó que los estímulos vibratorios estuvieran presentes. Futuros estudios pondrán a prueba estas hipótesis.

A pesar de la dificultad en establecer cuál es el mecanismo que explica las preferencias de las hembras en la elección de pareja, la importancia de los atributos morfológicos y comportamentales del macho durante el cortejo para el reconocimiento específico son evidentes. La especie *Lycosa poliostrata* es simpátrida de *S. malitiosa* en casi todo el Uruguay además de ser muy similar en tamaño y morfología, con la diferencia de que posee la parte ventral negra a diferencia de *S. malitiosa*. Sumado a esto, su cortejo también incluye sacudidas y tamborileos. Por lo tanto, la presencia de ciertos ornamentos puede ser muy importante para la hembra para poder distinguir un macho de su especie y quizás muchas veces las hembras no reconocían al macho por la presencia de tufts volviéndolas menos receptivas. Otro ejemplo de especie simpátrida con *S. malitiosa* es *Pavocosa gallopavo*, también negra ventralmente pero con las patas más blancas. En este caso la diferencia del color de las patas puede ser clave a la hora de reconocer al macho como coespecífico, y tal vez la hembra al visualizar machos con tufts blancos, podía confundir a un macho de su especie con el de *Pavocosa gallopavo*. Esto podría explicar el hecho que los machos del grupo control fueron los que obtuvieron más éxito a la hora de aparearse con las hembras.

En las especies Neárticas del género *Schizocosa*, la ornamentación en los machos varía considerablemente desde machos que carecen totalmente de algún tipo de pigmentación como *S. rovneri*, Hentz 1844, a machos que poseen pelos que se extienden de la tibia al metatarso como es el caso de *S. ocreata*, Hentz 1844. Esto sumado a la complejidad de los comportamientos durante el cortejo, ha convertido al género particularmente interesante para analizar aspectos de comunicación multimodal (Uetz & Roberts, 2002; Hebets 2005) y de evolución de comportamientos complejos. McClintock & Uetz (1996) realizaron un estudio filogenético preliminar que los llevó a sugerir que la preferencia de las hembras por este tipo de ornamentación, puede haber precedido a la evolución de los propios ornamentos, y por lo tanto ser un ejemplo de explotación sensorial. Además, Hebets & Uetz (2000) encontraron que en especies con un activo despliegue visual pero sin ornamentación, un aumento artificial de la decoración de las patas delanteras de los machos resultaba en un incremento de la receptividad de la hembra, apoyando la idea que la ornamentación evolucionó secundariamente en el género para potenciar los despliegues visuales pre-existentes. Los machos de *S. malitiosa* presentan además de activos despliegues visuales durante el cortejo, pigmentaciones oscuras en sus patas delanteras. Todo nos llevó a pensar que al igual que las especies norteamericanas, las hembras mostrarían mayor receptividad frente a machos con ornamentaciones exageradas. Sin embargo esto no ocurrió, sugiriendo que las hembras de *S. malitiosa* no tendrían una preferencia preestablecida por patas más oscuras y ornamentadas, característica importante para sugerir la existencia de explotación sensorial en una especie (Basolo, 1996).

El hecho de que la existencia de explotación sensorial haya sido encontrada en las especies norteamericanas del mismo género, sumado a diferencias morfológicas y comportamentales sugiere que la actual ubicación genérica de la especie podría ser incorrecta. Según Stratton (1991) el género *Schizocosa* consiste en arañas lobo de mediano a gran tamaño, con patas relativamente fuertes y visión aguda. Además, asegura que los miembros de este género se caracterizan por presentar bandas claras y oscuras conspicuas en el abdomen así como la presencia de una apófisis terminal en el palpo de los machos y una pieza transversal en el septo medio del epigino de las

hembras. Según Álvarez (2006) y Miguel Simó (com.pers Fernando Costa), las características de *S. malitiosa* no coinciden en varios aspectos con la diagnosis del género *Schizocosa* por lo que debería crearse un nuevo género para ubicar a esta especie. Éste parece ser un problema generalizado en la sistemática de los licósidos sudamericanos. Piacentini & Grismado (2009) escribieron al respecto: “En el hemisferio Sur, los primeros taxonomistas usualmente ubicaban a las especies de licósidos dentro de géneros que les eran familiares, tales como *Lycosa* Latreille, 1804, *Pardosa* C. L. Koch, 1847b, *Alopecosa* Simon, 1885, y *Trochosa* C.L. Koch, 1847a. Más tarde, se incrementó la confusión con las contribuciones de Roewer (1951, 1955, 1959, 1960), quien creó 65 géneros de licósidos, basado en caracteres somáticos y generalmente altamente variables”. Se ha sugerido que el término *Schizocosa* sería más adecuado limitarlo para agrupar las especies de Norteamérica, incluyendo a *S. malitiosa* en otro género, posiblemente nuevo (Álvarez, 2006). Miguel Simó, que estudia la sistemática de licosidos de la región (com. pers Fernando Costa) opina de forma similar. De esta forma, la existencia de explotación sensorial podría ser considerado un carácter para ser analizado en un estudio filogenético, ya que los caracteres morfológicos en la familia por si solos muchas veces no permiten aclarar este tipo de relaciones (Simó, op. cit.)

Estudios anteriores realizados en *S.malitiosa* (Aisenberg & Costa, 2005) muestran que las hembras copuladas y particularmente a las cuales se les ha transferido esperma, son sexualmente menos receptivas que hembras vírgenes. Por lo tanto, se podrían realizar experimentos con hembras ya copuladas, que sean más exigentes a la hora de aceptar pareja y quizás se revelen diferencias más notorias entre machos con o sin tufts.

Como estudios a futuro, se podría verificar si las pequeñas diferencias obtenidas en las latencias de monta y llamados se mantienen al aumentar el número de experiencias utilizando hembras copuladas en lugar de vírgenes. También se propone realizar estudios donde se aíslen los diferentes canales de comunicación para revelar la importancia que puede tener cada uno de estos.

Mediante un cambio en el diseño experimental, se podría dar a la hembra la posibilidad de elección entre dos machos, de forma que elijan de manera simultánea en lugar de secuencial. Además, se podrían utilizar ornamentos más conspicuos como pestañas postizas y pegarlas directamente

sobre las patas. Para evitar el problema de trabajar con pinturas diferentes, se podría utilizar el mismo color de pintura variando el fondo, en lugar de trabajar solo con fondo blanco.

Destacamos de este trabajo que se pudo llevar a cabo una metodología experimental que permite manipular al individuo sin aplicarle anestesia y logrando que corteje sin presentar dificultades. Es por esto que pensamos que este método puede ser muy promisorio para futuros estudios en el cortejo de esta especie tan estudiada en nuestro país, que permitan manipular los despliegues visuales.

Agradecimientos

Debo agradecer a mi tutor Fernando G. Costa por guiarme con afecto y estimularme en este proceso, por sus grandes enseñanzas, paciencia y dedicación. Gracias también a Anita Aisenberg por su tiempo dedicado y estimulación, así como por ayudarme con el análisis estadístico y brindar valiosos aportes y sugerencias que enriquecieron el trabajo. A soledad Gihone quién tuvo la idea del trabajo y diseño experimental. Al laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, por darme un espacio particularmente a Macarena González y Laura Montes de Oca que me ayudaron en la captura y cría de individuos. A Marcelo Casacuberta por la foto de la caratula del trabajo. A Ciro Invernizzi por contactarme con el laboratorio, y por supuesto a mi familia y amigos que siempre me apoyan.

Referencias bibliográficas

Aisenberg, A. & F.G. Costa., 2005. Females mated without sperm transfer maintain high sexual receptivity in the Wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Ethology*, 111(6):545-558.

Aisenberg, A., Toscano-Gadea, C.A. & Ghione, S., (en prensa) Guía de arácnidos del Uruguay. Ed Fuga.

Álvarez, S.S., 2006. A subfamília Lycosinae no Brasil (Araneae, Lycosidae), com notas sobre espécies ocorrentes em países limítrofes. Ph.D. thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 237 pp.

Andersson, M., 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey.

Arnqvist, G. & L. Rowe, 2005. Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Basolo, A.L., 1996. The phylogenetic distribution of a female preference. *Sys. Biol.*, 45:290-307. *Ethology*, 111:545-558.

Blumstein, D.T., C.S. Evans & J.C. Daniel, 2000. JWatcher
<http://galliform.psy.mq.edu.au/jwatcher/>.

Costa, F.G., 1975. El comportamiento precopulatorio de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 35(3):359-368.

Costa, F.G., 1991. Fenología de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae. Lycosidae) como componente del criptozoos en Marindia, localidad costera del sur de Uruguay. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 6:8-21.

- Costa, F.G., & L.A. González., 1986. Estructura del comportamiento del macho de *Lycosa malitiosa* (Aranae, Lycosidae) en presencia de feromona sexual. Rev. Brasil. Biol, 46(2):477-487.
- Costa, F.G., & V. Quirici., 2007. Cortejo y aislamiento reproductivo en arañas. En: Ecología y comportamiento de arañas. (Gonzaga, M.O., Santos, J., Japyassu, H.F, eds). Interciencia, N.L: 88-114.
- Cotton, S.J. & A. Pomiankowski, 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. Curr. Biol, 16:755-765.
- Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection. Murray, London.
- Darwin, C., 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Reprinted Modern Library, New York.
- Dondale, C.D. & Redner, J.H., 1978. Revision of the nearctic wolf spider genus *Schizocosa* (Araneidae: Lycosidae). Can. Ent., 110:143-181.
- Fernández-Montraveta, C. & M. Simó, 2002. Male pedipalpal stridulatory devices in neotropical wolf spiders and their posible role in systematics. J. Arachnol, 30:475-480.
- Fisher, R.A., 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Foelix, R.F., 1996. Biology of spiders, 2 ed. New York: Oxford University Press.
- Guilford, T. & M. Dawkins. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. Anim. Behav, 42:1-14.

- Hebets, A.E., 2005. Attention-altering signal interactions among signals in the multimodal courtship display of the wolf spider *Schizocosa uetzi*. *Behav. Ecol*, 16:75-82.
- Hebets, A.E. & G.W. Uetz, 1999. Female response to isolated signals from multimodal male courtship displays in the wolf spider genus *Schizocosa* (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav*, 57:865-872.
- Hebets, A.E. & G.W. Uetz, 2000. Leg ornamentation and the efficacy of courtship display in four species of wolf spider (Araneae: Lycosidae). *Behav. Ecol. and Soc*, 47: 280-286.
- Heywood, J.S., 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution*, 43:1387-1397.
- Kirkpatrick, M., 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Annu. Rev. Ecol. and Sys*, 18:43-70.
- Marshall, F.H., 1936. Sexual periodicity and the causes which determine it. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 226:443-449.
- McClintock, W.J. & G.W. Uetz. 1996. Female choice and preexisting bias: visual cues during courtship in two *Schizocosa* wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav*, 52:167-181.
- Parker, G. A., R. R. Baker & V. G. Smith. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theoret. Biol.* 36:529–553.
- Piacentini, L.N. & C. J. Grismado., 2009. *Lobizon* and *Navira*, two new genera of wolf spiders from Argentina (Araneae: Lycosidae). *Zootaxa* 2195: 1–33.

- Rovner, J.S., 1968. An analysis of display in the lycosid spider *Lycosa rabida* Walckenaer. *Anim. Behav.*, 16:358-369.
- Ryan, M.J., 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 7:157-195.
- Scheffer, S.J., G.W. Uetz & G.E. Stratton. 1996. Sexual selection, male morphology, and the efficacy of courtship signaling in two wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Behav. Ecol. and Soc.*, 38:17-23.
- Stratton, G.E., 1982. Reproductive behaviour and behaviour genetics in *Schizocosa* wolf spiders. Ph. D. Dissertation, University of Cincinnati.
- Stratton, G.E. & D.C. Lowrie., 1984. Courtship behavior and life cycle of the wolf spider *Schizocosa mcooki* (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.*, 12:223-228.
- Stratton, G.E., 1991. A new species of wolf spider, *Schizocosa stridulans* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.*, 19 :29–39
- Tinbergen, N., 1951. *The Study of Instinct.* Oxford: Clarendon.
- Tinbergen, N., 1964. Conducta en el apareamiento. En: *Conducta social en los animales.* (L. Enciond ed), Hispano Americana, NL: 29-53.
- Trivers, R. L., 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual selection and the descent of man.* (B. Campbell Ed), Chicago: Aldine, NL: 136–179.
- Uetz, G.W., 1991. Habitat structure and spider foraging. En: *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space* (S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Muchinsky Eds), London: Chapman & Hall, NL: 325-348.
- Uetz, G.W. & C.D., Dondalde., 1979. A new wolf spider in the genus *Schizocosa* (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.*, 7:86-88.

Uetz, G.W. & G. Denterlein., 1979. Courtship behaviour, habitat, and reproductive isolation in *Schizocosa rovneri* Uetz and Dondale (Aranae: Lycosidae). J. Arachnol, 7:121-128.

Uetz, G.W. & G.E. Stratton, 1982. Acoustic communication and reproductive isolation in spiders. En: Spider communication. (P.N. Witt & J.S. Rovner Eds), Princeton University Press, NL: 123-159.

Uetz, G.W. & J. A. Roberts, 2002. Multisensory cues and multimodal communication in spiders: insights from video/audio playback studies. Brain Behav. Evol, 59:222-230.

Wallace, A.R., 1889. Darwinism. 2d ed. Macmillan, London.

West-Eberhard, M.J.,1979. Sexual selection, social competition, and speciation. Q. Rev. Biol, 58:155-183.

Williams, G.C., 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Zahavi, A., 1977b. The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). J. Theoretical Biology, 67:603-5.