

Cortejo y pseudocópula de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae)



Carolina Rojas Buffet

Pasantía de grado
Licenciatura en Ciencias Biológicas
Orientación Entomología

Orientadora Dra. Carmen Viera

Facultad de Ciencias, UdelaR
Montevideo, Uruguay
Julio de 2011

Agradecimientos

Agradezco a la sección Entomología de la Facultad de Ciencias donde pude llevar a cabo mi pasantía en un ambiente de amistad y trabajo. A todas las personas de la sección con quienes he compartido los últimos años y quienes han contribuido en mi crecimiento académico y personal.

A Fernando Costa por su tiempo y disposición para evaluar este trabajo. Y a Soledad Ghione por contribuir con sus ideas al comienzo de este trabajo, por sus comentarios durante el mismo y por acceder a evaluarlo.

A Carmen Viera por aceptar ser mi orientadora en esta pasantía, por brindarme todos sus conocimientos académicos. Por su aguante, dedicación, tiempo y paciencia.

A María de Fátima da Rocha Dias por su amistad, sus valiosos aportes y discusiones, y por último pero no menos importante por sus lecciones de portugués.

A Demian Gómez por su amistad, su invaluable colaboración en el trabajo de campo y laboratorio, y sus críticas a este trabajo, pero por sobre todo por hacerme reír todas las mañanas.

A Carlos Perafán por su compañía día a día en el transcurso de este trabajo y por sus valiosos aportes y lectura crítica del mismo.

A mi hermana, Alejandra Rojas, por su apoyo durante toda mi carrera, por sus ideas para esta pasantía, su mirada siempre crítica y diferente, y por sus correcciones a este trabajo.

A mis padres, Charffa Buffet y Julio Rojas, por su apoyo incondicional durante toda mi carrera (y desde siempre), sin el cual haber llegado hasta aquí hubiera sido imposible. A ellos mi máximo agradecimiento y a quienes dedico el trabajo a continuación.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE TABLAS.....	v
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
<i>Socialidad.....</i>	<i>2</i>
<i>Sexualidad.....</i>	<i>4</i>
<i>Socialidad y sexualidad</i>	<i>5</i>
OBJETIVOS	8
<i>Objetivo general.....</i>	<i>8</i>
<i>Objetivos específicos</i>	<i>8</i>
<i>Hipótesis.....</i>	<i>8</i>
MATERIALES Y MÉTODOS	9
<i>Sujeto de estudio.....</i>	<i>9</i>
<i>Colecta y mantenimiento</i>	<i>12</i>
<i>Diseño experimental.....</i>	<i>17</i>
RESULTADOS	17
<i>Comportamiento pre-pseudocopulatorio.....</i>	<i>18</i>
Comportamiento del macho	18
Comportamiento de la hembra	19
<i>Comportamiento pseudocopulatorio.....</i>	<i>20</i>
DISCUSIÓN	22
<i>Comportamiento pre-pseudocopulatorio.....</i>	<i>22</i>
Comportamiento del macho	22
Comportamiento de la hembra	23
<i>Comportamiento pseudocopulatorio.....</i>	<i>23</i>
<i>¿Por qué los machos pseudocopularían?</i>	<i>24</i>
<i>¿Por qué las hembras penúltimas pseudocopularían?</i>	<i>26</i>
CONCLUSIONES.....	28
PERSPECTIVAS.....	29
BIBLIOGRAFÍA.....	30

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. <i>Anelosimus viera</i> . Izquierda: hembra adulta apoyada en hilos de seda; derecha: macho adulto. Escala: 5mm. Foto: Carolina Rojas.	7
Fig. 2. <i>Anelosimus viera</i> . A. Captura cooperativa de presas (foto Carolina Rojas). B. Madre con sus hijos, alimentándose (foto Demian Gómez). Escala: 1mm.	9
Fig. 3. Machos y hembras adultos de la especie <i>Anelosimus viera</i> . A. Arriba: macho; abajo: hembra; B. Izquierda: macho; derecha: hembra; C y E. Machos; D y F. Hembras. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.	11
Fig. 4. Cópula de <i>Anelosimus viera</i> , con el macho insertando el palpo derecho y evidenciando la hinchazón de la hematodocha. A y B. Izquierda: macho; derecha: hembra. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.	12
Fig. 5. Nido de <i>Anelosimus viera</i> , donde se observa la acumulación de hojas secas unidas por seda. Foto: Carolina Rojas.	13
Fig. 6. Cajas de Petri donde se criaron en grupo, pero separando ambos sexos de cada nido. Escala: 5cm. Foto: Carolina Rojas.	13
Fig. 7. Machos de <i>Anelosimus viera</i> . A. Macho adulto, vista dorsal. B. Macho adulto, vista ventral. C. Macho penúltimo, vista dorsal. D. Macho penúltimo, vista ventral. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.	15
Fig. 8. Hembras de <i>Anelosimus viera</i> , vista ventral. A. Antepenúltima. B. Penúltima recién mudada. C. Penúltima antes de mudar. D. Adulta. Las flechas señalan el epigino en desarrollo de las hembras penúltimas y el epigino formado de la hembra adulta. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.	16
Fig. 9. Representación esquemática del diseño experimental utilizado para describir y analizar las unidades comportamentales desde que el macho adulto (σ_A) fue colocado en la caja de Petri junto con la hembra penúltima (♀_{SP}).	17
Fig. 10. Representación esquemática del cortejo del macho frente a una hembra penúltima.	19
Fig. 11. Representación esquemática de la aceptación de la hembra penúltima frente al cortejo del macho.	20
Fig. 12. Posición pseudocopulatoria. Izquierda: hembra penúltima; derecha: macho adulto. Escala: 5mm. Foto: Carolina Rojas.	21
Fig. 13. Posición copulatoria. Izquierda: macho adulto; derecha: hembra adulta. Escala: 1mm. Foto: Carolina Rojas.	21
Fig. 14. Representación esquemática de la pseudocópula entre un macho adulto y una hembra penúltima.	22

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Existencia o no de prioridad espermática de <i>Anelosimus viera</i> , según estudios previos y este estudio.	26
--	----

RESUMEN

Anelosimus viera es una araña subsocial del Uruguay que habita en nidos cooperativos. Los machos maduran antes que las hembras y se dispersan del nido, mientras que las hembras maduran asincrónicamente y persisten en el nido materno o se van como subadultas y forman nidos individuales. Las hembras penúltimas son atractivas y receptivas, y adoptan la postura copulatoria, pero debido a que aún no tienen la genitalia madura la imposibilidad mecánica de inserción provoca que los machos realicen “pseudocópulas”. El objetivo del trabajo fue describir y analizar las unidades comportamentales involucradas en el cortejo y la pseudocópula de *A. viera*. Se observó que el cortejo del macho frente a una hembra penúltima incluye: paseos, giros, toqueteos y vibraciones. Las hembras penúltimas pueden aceptar o rechazar el cortejo de los machos. El rechazo involucra: permanecer inmóvil, huir o embestir al macho evitando su acercamiento. En la aceptación la hembra se orienta siguiendo el movimiento del macho y extiende el 1er par de patas hacia la posición del macho. Cuando éste se acerca ambos intercambian señales táctiles. Luego de aceptar el cortejo algunas hembras penúltimas adoptan la postura receptiva característica de las hembras adultas. Los machos también adoptan la posición copulatoria y se produce la “pseudocópula”. El estudio de los mecanismos reproductores en esta araña subsocial muestra facetas interesantes como lo es la pseudocópula. Una descripción detallada representa un primer paso para comprender las causas y posibles beneficios de este comportamiento para ambos sexos, y a futuro constituirá otra herramienta para comprender la evolución de la socialidad en las arañas.

Palabras clave: arañas subsociales, hembras penúltimas, comportamiento sexual, pseudocópula.

INTRODUCCIÓN

Socialidad

El comportamiento social y su evolución han sido estudiados con gran énfasis por numerosos entomólogos, principalmente desde la década de 1970 (Wilson, 1971). Esto se debe a que los insectos constituyen un excelente modelo de estudio, ya que algunas especies presentan sociedades complejas, con castas y división de labores. Asimismo, en los últimos años han surgido nuevos estudios en otros artrópodos con diferentes tipos de socialidad, respecto a los insectos (Uetz & Hieber, 1997; Lubin & Bilde, 2007; Foelix, 2011).

El estudio del comportamiento social en arañas se ha enfocado en los límites de su conducta agresiva, que deben vencer para lograr vivir en grupo, debido a que la mayoría de ellas son solitarias, territoriales y caníbales. Aproximadamente 60 especies, de las 42.473 descritas (Platnick, 2011), viven en algún tipo de socialidad (Avilés, 1997; Uetz & Hieber, 1997).

Según Avilés (1997) existen 2 criterios para clasificar los tipos de socialidad que tienen las arañas: (1) si las agregaciones o colonias duran o no todo el ciclo de vida de sus miembros, dando lugar a sociedades permanentes o temporales, y (2) si las arañas mantienen o no territorios individuales dentro de los nidos, dando lugar a agregaciones laxas, con cooperación limitada, o a sociedades, con una amplia gama de comportamientos cooperativos. De acuerdo con estos criterios, la mayoría de las especies de arañas que muestran alguna forma de conducta social pueden ser asignadas a 4 categorías (Avilés, 1997):

(1) No territoriales de socialidad permanente: también conocidas como “cuasisociales” o “cooperativas”. Son especies en las que los miembros de los grupos sociales permanecen juntos en un nido común durante todo su ciclo de vida. Ejemplos: *Anelosimus eximius* (Theridiidae), *Agelena consociata* (Agelenidae) y *Stegodyphus mimosarum* (Eresidae).

(2) Territoriales de socialidad permanente: también conocidas como “territoriales comunales” o “coloniales”. Son especies en las que las agregaciones de telas individuales pueden persistir por varias generaciones. Incluye: *Metabus gravidus* (Araneidae), *Philoponella republicana* (Uloboridae), *Dictyna calcarata* (Dictynidae) y *Scytodes fusca* (Scytodidae).

(3) No territoriales de socialidad periódica: también conocidas como “subsociales” o “materno-sociales”. Son especies en las que las crías de una hembra, en la presencia o no de la madre, se mantienen juntas en un nido común por parte de su ciclo vital. Incluye: *Anelosimus studiosus* (Theridiidae), *Stegodyphus lineatus* (Eresidae), *Theridion saxatile* (Theridiidae) y *Phryganoporus candidus* (Desidae).

(4) Territoriales de socialidad periódica: son especies en las que las agregaciones de telas individuales consisten en grupos familiares que se dispersan antes del apareamiento. Ejemplo: *Parawixia bistriata* (Araneidae).

Las arañas cuasisociales habitan colonias donde existe solapamiento de más de 2 generaciones. Dentro de las colonias los individuos cooperan en la construcción de la tela de captura. Los jóvenes permanecen en la colonia y acumulan tareas a medida que maduran. Una proporción de las hembras ayudan en el cuidado de ootecas y de las crías, pero no hay división de labores como en los insectos sociales. El apareamiento ocurre dentro de las colonias y las hembras que se aparean se dispersan luego desde la colonia natal, solas o en grupos, para establecer nuevas colonias. La endogamia es característica en este tipo de socialidad (Avilés, 1997).

La hipótesis general más aceptada es que las especies cuasisociales derivan de las no-territoriales sociales periódicas o subsociales (Avilés, 1997). Las arañas subsociales presentan una extensa etapa de cuidado maternal anterior a su dispersión y una etapa de cooperación entre los jóvenes dentro de la camada, que puede continuar luego que la madre muere o deja el nido. Otra característica que distingue a las subsociales de las cuasisociales es la dispersión obligatoria de los jóvenes o adultos de uno o ambos sexos antes del apareamiento, de esta forma se evitaría la endogamia (Avilés, 1997).

Anelosimus (Theridiidae) es uno de los géneros de arañas que incluye tanto especies solitarias como con diferente grado de socialidad, lo que lo convierte en un modelo óptimo para el estudio evolutivo de la socialidad.

Sexualidad

La selección sexual (Darwin, 1871) opera de distinto modo en machos y hembras, lo que produce consecuencias evolutivas que acentúan las diferencias entre los sexos (Carranza, 1994; Eberhard, 2005; Jones & Ratterman, 2009; Shuster, 2009). Dado que la hembra suele ser la que más invierte en cada intento reproductivo (esfuerzo reproductor), es también la que suele elegir a su pareja (Carranza, 1994; Simmons, 2001; Eberhard, 2005; Jones & Ratterman, 2009; Shuster, 2009). Sin embargo, los machos realizan también un gran esfuerzo en buscar hembras, cortejar y copular, y competir por el acceso a las mismas (esfuerzo de cópula) (Carranza, 1994; Eberhard, 1998; Simmons, 2001; Shuster, 2009).

Las estrategias utilizadas por los machos para alcanzar el predominio en la fecundación de las hembras son muy variadas (Carranza, 1994; Costa & Gudynas, 1995; Tomkins & Simmons, 2002; Parker, 2006). Tanto en vertebrados como en invertebrados los machos pueden hacer guardia a las hembras con las que recientemente se aparearon para evitar la cópula con otros machos, de modo que aseguran así su paternidad (Carranza, 1994; Costa & Gudynas, 1995; Tomkins & Simmons, 2002). Otra estrategia de los machos es hacer guardia de hembras antes de su maduración para monopolizar su acceso hasta que sean receptivas al apareamiento (Andersson, 1994). En algunos artrópodos con prioridad espermática los machos cohabitan con hembras subadultas, de tal forma que aseguran su paternidad copulando con hembras vírgenes que recién han mudado (Fernández-Montraveta & Cuadrado, 2003; Viera & Albo, 2008). Sin embargo, esta coexistencia es muy costosa para las hembras, ya que se incrementa el riesgo de depredación o los costos en tiempo y/o energía al rechazar a estos machos (Albo et al., 2007).

En muchas arañas, los machos buscan a las hembras, exponen patrones elaborados de cortejo y compiten entre ellos por el acceso a hembras adultas (Costa & Quirici, 2007; Foelix, 2011). Los machos frecuentemente hacen guardia a las hembras adultas antes o luego de aparearse (Cohn et al., 1988; Prenter et al., 1994, 2003; Elgar & Bathgate, 1996), comportamiento que no es frecuente que ocurra en el Reino Animal. Es frecuente que los machos adultos detecten hembras subadultas y les hagan guardia hasta que alcancen la adultez (Jackson, 1986; Costa, 1993; Bukowski & Christenson, 1997; Fernández-Montraveta & Cuadrado, 2003; Klein et al., 2005; Albo et al. 2007; Pruitt & Riechert, en prensa). La atractividad de las hembras subadultas puede variar durante el estadio penúltimo, haciéndose más atractivas justo antes de la muda final (Schneider & Lubin, 1998). En los casos donde hay prioridad espermática, es esperable que los machos prefieran hembras subadultas antes que adultas, apareándose con ellas tan pronto como maduran para asegurar su paternidad (Elgar, 1998).

Socialidad y sexualidad

Las interacciones sexuales han sido más estudiadas en arañas solitarias que en sociales. En arañas solitarias el cortejo y la cópula son generalmente prolongados, pueden involucrar regalos nupciales, machos que copulan mientras las hembras comen, canibalismo hacia los machos e inversión de roles (Schneider & Elgar, 2001; Aisenberg et al., 2007; Cruz da Silva & Lise, 2009). En arañas sociales el cortejo de los machos no involucra comportamientos de inhibición de la agresividad de las hembras, debido a que éstas presentan hábitos tolerantes (Kullman, 1972; Buskirk, 1981). No hay inversión de roles sexuales, ya que las hembras son las que realizan las tareas de cooperación, como la construcción del nido, captura de presas y cuidado de las crías, y los machos los que se van del nido en busca de hembras con las cuales copular (Avilés, 1997; Viera et al., 2007). La mayoría de los trabajos en especies de arañas sociales se han basado en aspectos cooperativos como construcción de nido, captura de presas y cuidado de las crías (Brach, 1975; Christenson, 1984; Gundermann, 1997; Ebert, 1998; Jones & Parker, 2002;

Ghione et al., 2004). También, existen importantes estudios sobre los aspectos reproductivos de las arañas sociales (Lubin, 1986; Smith, 1997; Erez et al., 2005; Klein et al., 2005; Jones & Parker, 2008; Pruitt & Riechert, 2009 y en prensa).

Teniendo en cuenta que una de las ventajas de la vida en grupo es aumentar el éxito reproductivo, el estudio de los mecanismos reproductores es un punto clave para comprender cómo ha evolucionado la socialidad en las arañas. Para ello, resulta imprescindible enfocar los estudios en la comprensión de los mecanismos reproductores presentes en las especies de arañas subsociales, que como plantea Avilés (1997), son las especies a partir de las cuales derivaron las especies sociales.

Estudios realizados en *Anelosimus viera* Agnarsson, en prensa (antes *Anelosimus cf. studiosus*) (Fig.1), una especie subsocial de Uruguay, muestran que las hembras penúltimas son atractivas para los machos y receptivas como las hembras adultas, adoptando la postura copulatoria y facilitando una pseudocópula (Viera & Albo, 2008). La pseudocópula ocurre cuando hembras subadultas y machos adultos adoptan la postura copulatoria pero sin presentar inserciones de los bulbos de los palpos, debido a impedimentos mecánicos (Albo et al., 2007). Una descripción y análisis detallado de este comportamiento permitirá evaluar cuáles podrían ser las causas y los posibles beneficios para ambos sexos, ilustrando cómo actuaría la selección sexual en estos animales subsociales.

Este trabajo abarca un enfoque sobre los mecanismos reproductores involucrados en la araña *Anelosimus viera*, y más puntualmente sobre este comportamiento pseudocopulatorio tan peculiar que ocurre entre los machos adultos y las hembras penúltimas. Junto con otros aspectos previamente estudiados, serán elementos para contribuir a una comprensión más acabada de la evolución de la socialidad en las arañas.



Fig. 1. *Anelosimus viera*. Izquierda: hembra adulta apoyada en hilos de seda; derecha: macho adulto. Escala: 5mm. Foto: Carolina Rojas.

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir las interacciones sexuales entre machos adultos y hembras penúltimas de la especie subsocial *Anelosimus viera*.

Objetivos específicos

- ❖ Describir el cortejo de un macho adulto de *A. viera* frente a una hembra penúltima.
- ❖ Describir la respuesta de la hembra penúltima frente al cortejo del macho.
- ❖ Describir la pseudocópula entre un macho adulto y una hembra penúltima.

Hipótesis

- ❖ Todos los machos cortejarán a las hembras penúltimas.
- ❖ Todas las hembras penúltimas aceptarán el cortejo del macho.
- ❖ Todas las hembras penúltimas serán receptivas frente al cortejo del macho, adoptarán la postura receptiva y lo único que impedirá la cópula es la inmadurez en las estructuras genitales de la hembra.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sujeto de estudio

Anelosimus viera (Fig. 2) es una araña subsocial presente en Uruguay, que habita en las ramas de árboles con hojas perennes. Vive en nidos conformados inicialmente por una hembra con sus crías, alcanzando colonias de hasta 200 individuos por fusión de varios nidos (Viera et al., 2007). Su estatus taxonómico fue problemático. Hasta hace poco tiempo era llamada *Anelosimus cf. studiosus*, por ser morfológicamente similar a *Anelosimus studiosus*, su congénere norteamericano (Levi, 1956 y 1963). Agnarsson (en prensa) resolvió su estatus como nueva especie basándose en análisis moleculares y datos comportamentales aportados por el equipo de C. Viera (in litt. a Carmen Viera).



Fig. 2. *Anelosimus viera*. A. Captura cooperativa de presas (foto Carolina Rojas). B. Madre con sus hijos, alimentándose (foto Demian Gómez). Escala: 1mm.

Su proporción sexual primaria es 2:1 sesgada hacia las hembras (Viera et al., 2007). Generalmente, los machos (Figs. 3 A, B, C y E) maduran antes que las hembras (Figs. 3 A, B, D y F) y se dispersan del nido materno como un posible mecanismo para evitar la endogamia, como fue sugerido en *Stegodyphus lineatus* (Bilde et al., 2005). Las hembras maduran asincrónicamente y adoptan una de dos tácticas (Viera et al., 2007): persisten en el nido materno (formando nidos multi-hembras) o se van como subadultas y

construyen nidos individuales. Los machos adultos son frecuentes durante la primavera (octubre-noviembre); han sido vistos durante octubre cohabitando nidos multi-hembra con pocas hembras adultas y muchas subadultas (Viera et al., 2007).



Fig. 3. Machos y hembras adultos de la especie *Anelosimus viera*. A. Arriba: macho; abajo: hembra; B. Izquierda: macho; derecha: hembra; C y E. Machos; D y F. Hembras. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.

Los machos compiten por el acceso a las hembras luchando ritualizadamente (Albo et al., 2007). El macho ganador copula con la hembra y el perdedor permanece como “satélite”, a la espera para poder copular con la hembra. La cópula tiene lugar en el nido e incluye inserciones palpareas alternadas y prolongadas durante un promedio de 40 min (Fig. 4). El fin de la cópula está determinado por la hembra (Albo et al., 2007).

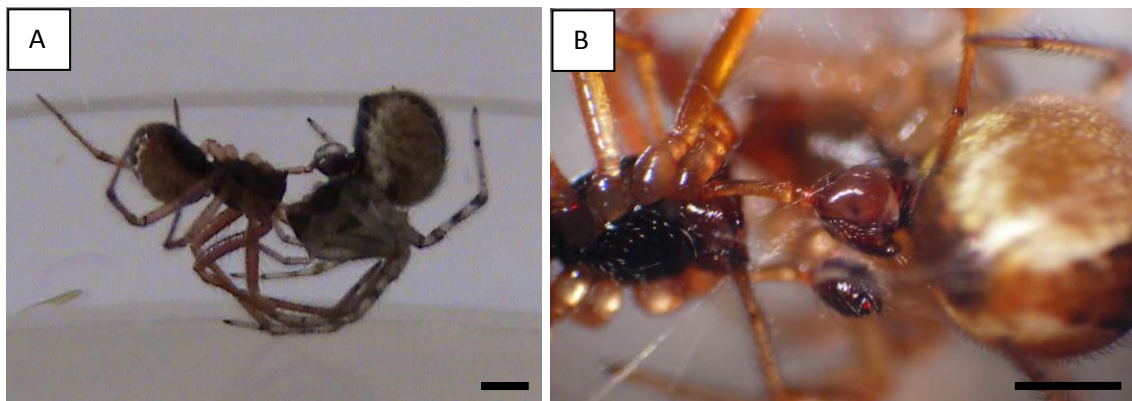


Fig. 4. Cópula de *Anelosimus vieirae*, con el macho insertando el palpo derecho y evidenciando la hinchazón de la hematodocha. A y B. Izquierda: macho; derecha: hembra. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.

Colecta y mantenimiento

En mayo de 2009 se recolectaron 142 juveniles de *A. vieirae* de 13 nidos localizados en ramas medias y bajas de un “Canelón” (*Rapanea laetivirens*, Myrsinaceae) de gran porte, localizado en el Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), Montevideo, Uruguay (Fig. 5). Los nidos recolectados fueron almacenados en bolsas de nylon y transportados al laboratorio de la Sección Entomología de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay, donde se realizaron las experiencias.



Fig. 5. Nido de *Anelosimus vieirae*, donde se observa la acumulación de hojas secas unidas por seda. Foto: Carolina Rojas.

Los machos y las hembras de cada nido que fueron mudando a adultos se criaron en grupo, pero separando ambos sexos en cajas de Petri (15 cm de diámetro y 1,5 cm de alto) (Fig. 6). Se alimentaron dos veces por semana con moscas de la fruta (*Drosophila* spp.), y se les suministró agua mediante algodón húmedo. Los individuos fueron mantenidos a una temperatura promedio de $23 \pm 3^{\circ}\text{C}$ y una humedad relativa entre el 50% y el 60%.

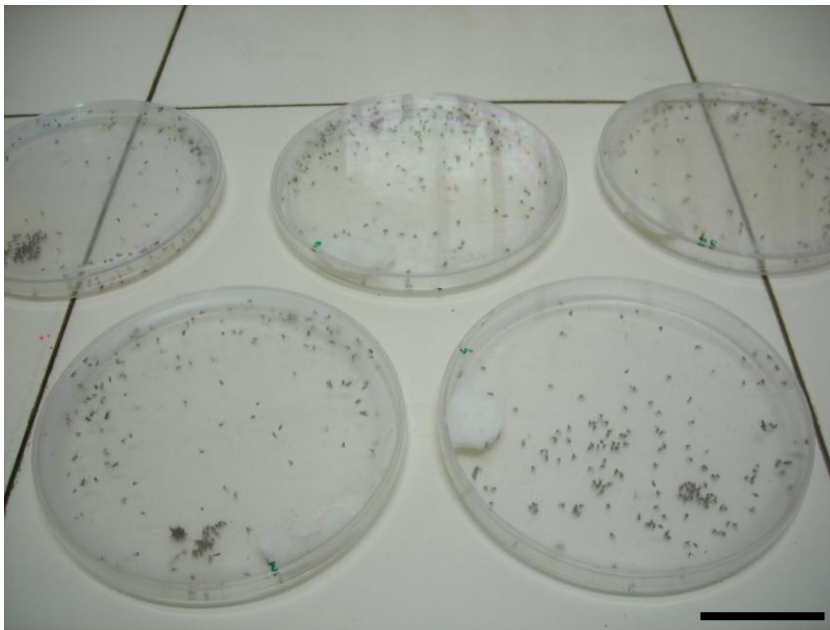


Fig. 6. Cajas de Petri donde se criaron en grupo, pero separando ambos sexos de cada nido. Escala: 5cm. Foto: Carolina Rojas.

Se realizaron controles semanales bajo lupa estereoscópica para registrar la presencia de machos adultos y hembras penúltimas dentro de los grupos comunales, para su posterior aislamiento. Además de las diferencias en el tamaño y la presencia de bulbos copuladores en los machos adultos, los machos adultos y subadultos presentan diferencias en el color de las patas y palpos; los machos adultos tienen palpos de color marrón oscuro y patas anaranjadas (Figs. 7 A y B), mientras que los subadultos presentan colores más tenues (Figs. 7 C y D).

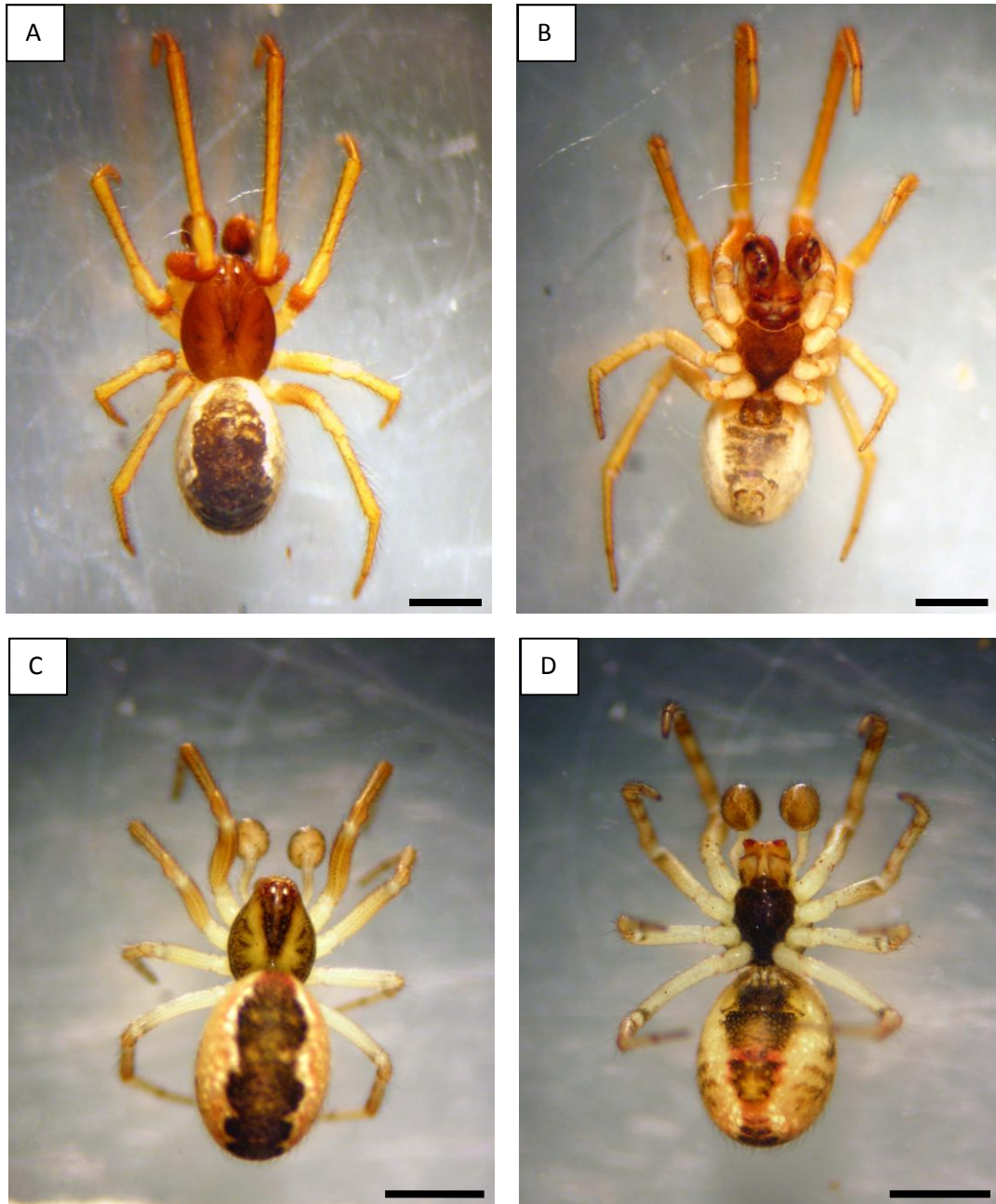


Fig. 7. Machos de *Anelosimus vieirae*. A. Macho adulto, vista dorsal. B. Macho adulto, vista ventral. C. Macho penúltimo, vista dorsal. D. Macho penúltimo, vista ventral. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.

Las hembras penúltimas se identificaron según la morfología del epigino, que indica la madurez, previo análisis y observación de numerosos ejemplares. En hembras antepenúltimas el epigino aún no ha empezado a formarse y el vientre no presenta ninguna estructura anterior al surco epigástrico (Figs. 8 A y B). En las hembras penúltimas recién mudadas se observa una pequeña muesca sobre el surco epigástrico (Figs. 8 C y D). En las hembras penúltimas

próximas a la muda de maduración se observa por transparencia del tegumento un epigino similar al de las hembras adultas pero aún no esclerotizado y con los orificios genitales cerrados (Figs. 8 E y F). El epigino de las hembras adultas es esclerotizado, con surcos paralelos transversales y tiene los orificios genitales formados y abiertos (Fig. 8 G y H).

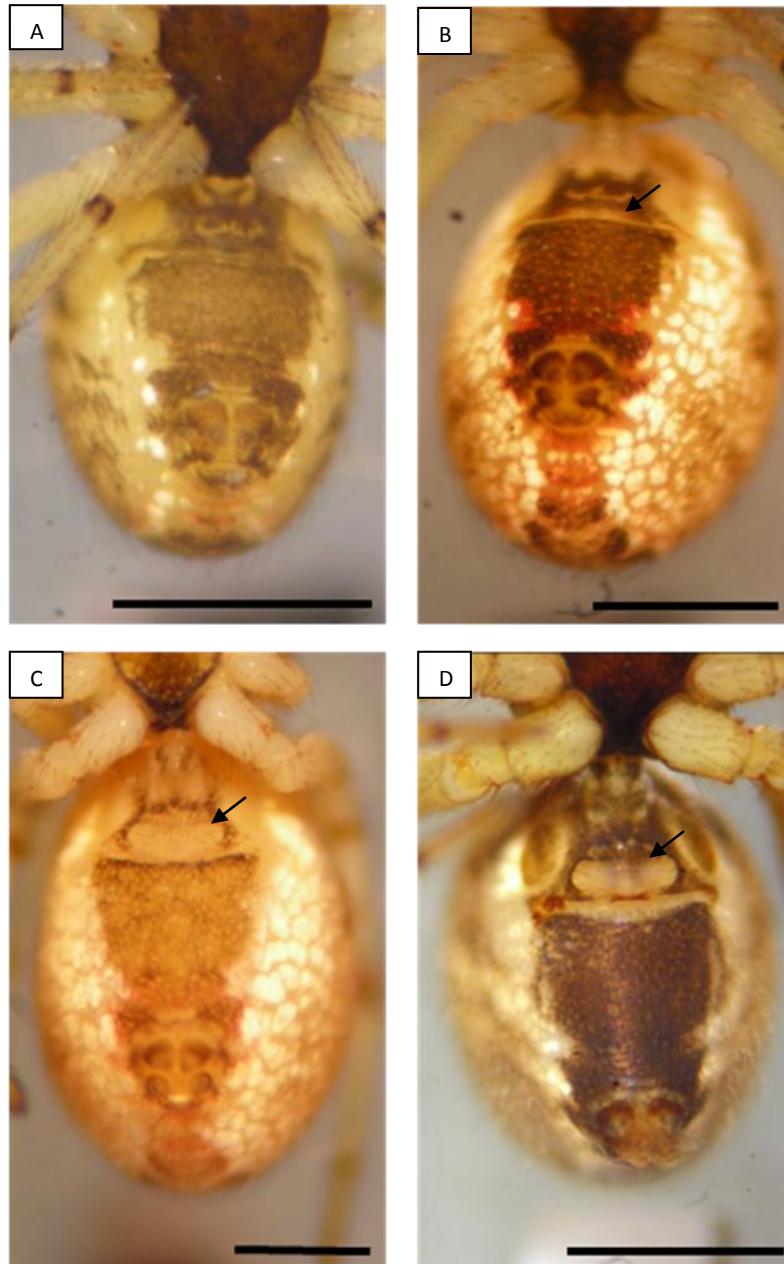


Fig. 8. Hembras de *Anelosimus viera*, vista ventral. A. Antepenúltima. B. Penúltima recién mudada. C. Penúltima antes de mudar. D. Adulta. Las flechas señalan el epigino en desarrollo de las hembras penúltimas y el epigino formado de la hembra adulta. Escala: 1mm. Fotos: Carolina Rojas.

Diseño experimental

Se utilizaron 27 hembras penúltimas antes de mudar a adultas y 27 machos adultos. Cada hembra penúltima se colocó en una caja de Petri (4 cm de diámetro y 1,2 cm de alto), para que construyera hilos de seda para sostenerse y trasladarse. A las 24 hs se colocó, utilizando una pinza entomológica, un macho adulto en el lugar opuesto al que se encontraba la hembra. Los individuos se mantuvieron dentro de las cajas registrándose las interacciones mediante una cámara de video (Sony modelo N° DCRA-C151, 2.7'' Wide Hybrid LCD, Handycam Station Supplied, 12x optical zoom, 800x digital zoom) y mediante observaciones directas. Si durante una hora como máximo no se observaban conductas sexuales, se desechaban los individuos. Todos los individuos fueron utilizados una sola vez. Se registraron los comportamientos sexuales y se describieron las unidades comportamentales involucradas (Fig. 9).

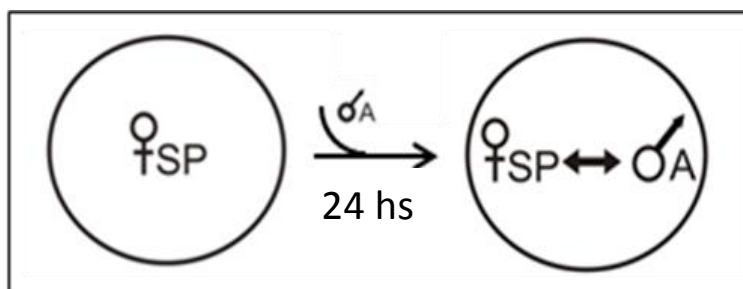


Fig. 9. Representación esquemática del diseño experimental utilizado para describir y analizar las unidades comportamentales desde que el macho adulto (σ_A) fue colocado en la caja de Petri junto con la hembra penúltima (♀_{SP}).

RESULTADOS

Los comportamientos sexuales se dividieron en: *comportamiento pre-pseudocopulatorio*, que incluyó el cortejo del macho y la respuesta de la hembra frente al mismo, y *comportamiento pseudocopulatorio*, que incluyó los comportamientos del macho y de la hembra luego de que ambos adoptaron la

postura receptiva. Todos estos comportamientos ocurrieron sobre la tela construida en los recipientes de observación.

Comportamiento pre-pseudocopulatorio

❖ Comportamiento del macho

El repertorio sexual del macho frente a una hembra penúltima incluyó tres comportamientos: Detección de la hembra, Acercamiento y Cortejo.

Detección

El macho detecta la presencia de la hembra penúltima. Y luego de permanecer por un tiempo inmóvil realiza dentro del comportamiento de detección las siguientes unidades: movimientos exploratorios; desplazamientos con golpes y movimientos rotatorios de las patas anteriores (patas I).

Acercamiento

Seguidamente que el macho detecta la presencia de la hembra, comienza la etapa de acercamiento con desplazamientos pausados, orientados hacia ésta.

Cortejo

Todos los machos (n=27) cortejaron a las hembras penúltimas. El cortejo involucró una serie de unidades comportamentales iterativas: paseo, giro, vibración y toqueteo con patas y palpos. Durante el *paseo* el macho se desplaza por los hilos de seda de un lugar a otro frente a la hembra, moviendo alternadamente sus palpos y el primer par de patas. Luego realiza una serie de *giros* que alterna con el *paseo*. En cada *giro* el macho realiza un movimiento de rotación del cuerpo frente a la hembra. Cuando el macho se encuentra inmóvil suspendido en la tela y la hembra comienza a moverse, éste *vibra* oscilando sagitalmente el abdomen desde el pedicelo, y flexiona todas las patas brusca y reiteradamente, sin desplazarse. Si logra acercarse a la hembra, realiza un

toqueteo con el primer par de patas sobre las patas y el abdomen de la hembra y con los palpos sobre el abdomen. Luego de cada *giro*, *vibración* o *toqueteo* el macho *pasea* frente a la hembra antes de iniciar una nueva unidad de comportamiento (Fig.10).

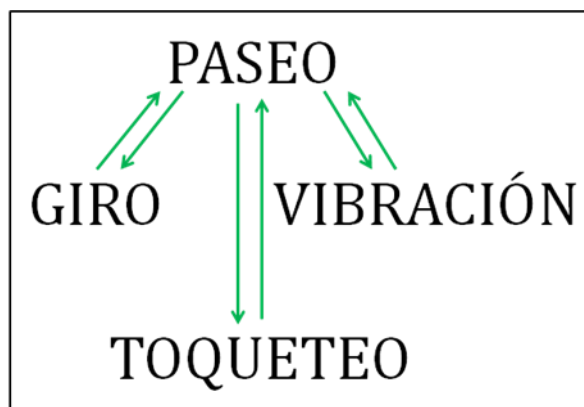


Fig. 10. Representación esquemática del cortejo del macho frente a una hembra penúltima.

❖ **Comportamiento de la hembra**

Las hembras penúltimas realizaron 2 comportamientos diferentes frente al cortejo del macho: rechazo (n=14) o aceptación (n=13).

Rechazo

Se consideraron como rechazo tres respuestas diferentes de la hembra: permanecer en quietud, huir, o embestir al macho, evitando su acercamiento. Durante la *quietud*, la hembra permanece inmóvil. En la *huída*, se aleja del macho rápidamente. Durante la embestida la hembra realiza un movimiento de orientación agresivo hacia el macho sin tocarlo. Luego de permanecer *quieta* y *huir* el macho continúa cortejando, pero la hembra no acepta su cortejo. Sin embargo, cuando lo *embiste*, el macho se aleja de la hembra rápidamente o permanece inmóvil y desiste con el cortejo.

Aceptación

La aceptación de la hembra involucró 3 unidades comportamentales: Orientación, Extensión de patas y palpos, y Toqueteo. En la *orientación* la hembra, que se encuentra inclinada con su zona ventral hacia arriba, gira su

cuerpo en dirección al macho. Luego *extiende* el primer y segundo par de patas y los palpos hacia el macho, sin desplazarse. Cuando el macho llega a su encuentro se produce el *toqueteo*, donde ambos intercambian señales táctiles con los dos pares de patas anteriores (Fig.11).

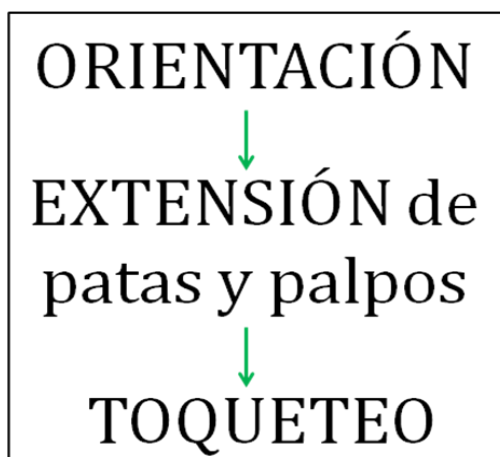


Fig. 11. Representación esquemática de la aceptación de la hembra penúltima frente al cortejo del macho.

Comportamiento pseudocopulatorio

Ocho de las trece hembras penúltimas que aceptaron el cortejo del macho realizaron *pseudocópulas*. Las restantes cinco adoptaron la postura receptiva pero los machos no intentaron pseudocopularlas, sino que siguieron realizando las unidades comportamentales que incluye el cortejo.

En la pseudocópula las hembras penúltimas adoptan la postura pseudocopulatoria (Fig. 12) que es aparentemente igual a la postura copulatoria exhibida por hembras adultas según Albo et al. (2007) (Fig. 13): el macho se mantiene suspendido de la tela horizontalmente con la zona ventral hacia arriba y el cefalotórax hacia la hembra, mientras la hembra se coloca suspendida de la tela con el vientre hacia arriba, el cefalotórax hacia abajo y con el eje del cuerpo inclinado aproximadamente 45°. En esta posición los palpos del macho se hallan enfrentados a la zona del epigino de la hembra.



Fig. 12. Posición pseudocopulatoria. Izquierda: hembra penúltima; derecha: macho adulto. Escala: 5mm. Foto: Carolina Rojas.



Fig. 13. Posición copulatoria. Izquierda: macho adulto; derecha: hembra adulta. Escala: 1mm. Foto: Carolina Rojas.

La pseudocópula involucró cuatro unidades comportamentales (Fig. 14): entrelazamiento de patas anteriores, tamborileo, quietud y alejamiento. El macho *entrelaza* con el primer y segundo par de patas las patas de la hembra y mantiene el tercer y cuarto par de patas extendidos hacia atrás. Al mismo tiempo realiza varios intentos de inserción *tamborileando* con sus palpos de forma alternada (derecho e izquierdo, indistintamente) el epigino de la hembra. Sin embargo, no logra introducir ninguno de sus palpos debido a la inmadurez de la hembra. El tamborileo de los palpos del macho sobre el epigino de la hembra no fue continuo; el macho interrumpe este movimiento y antes de continuar con un nuevo ciclo de tamborileo permanece en *quietud* o se *aleja*. Durante la quietud la pareja permanece inmóvil en posición pseudocopulatoria. Cuando el macho se aleja de la hembra sigue cortejando. La pseudocópula finaliza con la retirada del macho.

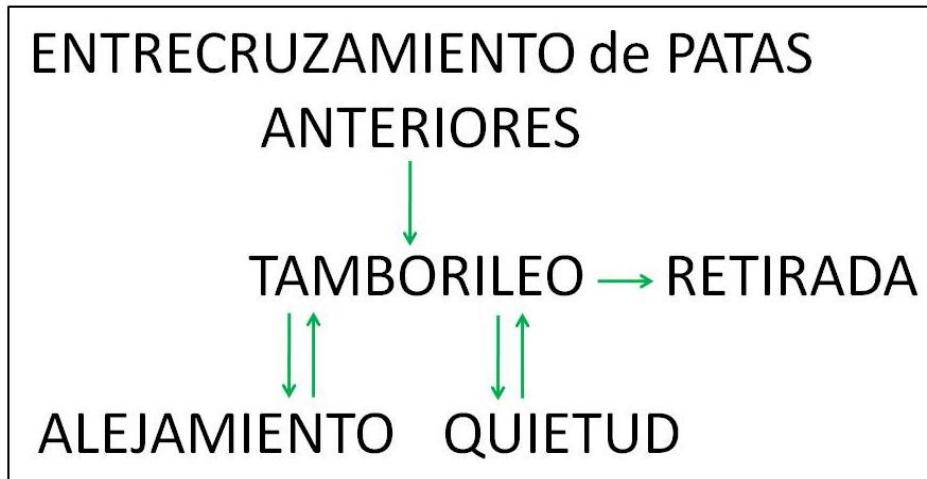


Fig. 14. Representación esquemática de la pseudocópula entre un macho adulto y una hembra penúltima.

DISCUSIÓN

Comportamiento pre-pseudocopulatorio

❖ Comportamiento del macho

Cortejo

Coincidente con la hipótesis planteada en este trabajo, todos los machos cortejaron a las hembras penúltimas. En la naturaleza es común observar machos cohabitando nidos con muchas hembras subadultas y pocas adultas (Viera et al., 2007 y obs. pers.). Los machos realizan guardias de estas hembras subadultas para luego cortejarlas. Cuando el macho adulto se dispersa desde su nido materno hacia un nido vecino, la probabilidad de encontrarse con hembras subadultas es mayor que la de encontrarse con hembras adultas. Esto se debe a que, a pesar de que la proporción sexual primaria de *A. viera* es 2:1 sesgada hacia las hembras, las hembras maduran asincrónicamente y posteriormente los machos. Como consecuencia, al principio de la época reproductiva, la proporción sexual operacional está sesgada hacia los machos, siendo frecuentes sólo hembras subadultas (Viera et al., 2007). Por esta razón podría ocurrir la guardia de las hembras penúltimas.

❖ Comportamiento de la hembra

Rechazo

A diferencia de lo esperado, más de la mitad de las hembras penúltimas rechazaron el cortejo del macho. El rechazo agresivo de las hembras llama la atención en esta especie subsocial, dado que se trata de arañas tolerantes y más aún en estadios juveniles. Sin embargo, también se ha observado en el Theridiidae social *Achaearanea wau* un rechazo agresivo de las hembras, las cuales empujan a los machos (Lubin, 1986). A pesar de este comportamiento agresivo, los machos no sufrieron ningún tipo de daño.

Aceptación

Era esperable que todas las hembras aceptaran a los machos debido a que éstas son tolerantes, no caníbales y poco selectivas por tener una proporción sexual sesgada hacia estas. Existen varias explicaciones de por qué no todas las hembras fueron receptivas. Por un lado, las hembras subadultas se encuentran en una etapa de crecimiento, la presencia de los machos en sus telas reduce su *fitness* (Erez et al., 2005), ya que los machos no cooperan en las actividades comunales. Por otro lado, las hembras pueden ser reluctantes debido a que aún no estaban cerca de mudar a adultas, aunque Albo et al. (2007) no encontraron una relación en este aspecto. Por último, la receptividad de las hembras penúltimas puede variar de acuerdo a la condición corporal. Futuros estudios deberían tomar en consideración los tamaños de las hembras y la relación de tamaño entre machos y hembras.

Comportamiento pseudocopulatorio

La pseudocópula fue un comportamiento interrumpido. Esto era esperable por el simple contacto del bulbo copulador del macho con el epigino de la hembra, el cual no se introduce en el orificio genital debido a que no está completamente formado y accesible para el órgano intromisor (émbolo).

1) ¿Por qué los machos pseudocopularían?

En esta especie los machos abandonan el nido materno en estado adulto y se dirigen a nidos vecinos. Las hembras maduran asincrónicamente y pueden permanecer en el nido materno y formar nidos con muchas hembras, en su mayoría subadultas, o se van como subadultas y forman nidos individuales (Viera et al., 2007). Por lo tanto, el macho al dispersarse puede encontrarse con un nido con muchas hembras de distintos estadios o con un nido con una hembra subadulta. Al encontrarse con una hembra subadulta la corteja y si ésta lo acepta, pseudocopula. Al encontrarse con un nido multi-hembra Viera & Albo (2008) observaron en laboratorio que el macho no corteja hembras penúltimas, pero sí realiza este comportamiento ante hembras adultas. Sin embargo, en la naturaleza, los machos tienen mayor probabilidad de encontrarse con hembras subadultas, debido a que maduran antes que las hembras.

La presencia de machos rivales también podría desencadenar este comportamiento. Los machos realizarían guardias de las hembras penúltimas así como pseudocópulas y de esta forma monopolizarían a las hembras, siendo los primeros en copular con éstas cuando alcancen la madurez sexual. Esto ocurre en muchas arañas, los machos hacen guardia a las hembras que están a punto de madurar (Jackson, 1986; Costa, 1993; Bukowski & Christenson, 1997; Fernández-Montraveta & Cuadrado, 2003; Klein et al., 2005; Albo et al., 2007; Pruitt & Riechert, en prensa). Sin embargo, esto tendría sentido si el primer macho en copular es aquel que tiene la prioridad espermática, fecundando la mayoría de los huevos.

Albo et al. (2007) observaron que dos machos se enfrentan agresivamente ante la presencia de una hembra adulta. El macho ganador del enfrentamiento es quien copula. Sin embargo, las hembras adultas de *A. viera* recoplan fácilmente, por lo que el macho perdedor permanece como “satélite”, pudiendo luego copular con hembras que previamente se aparearon con el macho ganador. Por lo tanto, es esperable que ambos machos tengan un porcentaje de paternidad en la descendencia.

Lorieto et al. (2010) utilizando la técnica de macho estéril por radiación gamma, no encontraron un patrón de prioridad espermática. Tanto el primer macho en copular como el segundo presentaron porcentajes muy variables de paternidad, incluyendo paternidad total del primero y total del segundo, sugiriendo que otros factores tendrían mayor importancia. Esto es consistente con el hecho de que en observaciones preliminares se encontró que el macho “satélite” no permanece pasivo esperando que el macho ganador copule a la hembra para luego copularla, sino que queda rondando cerca de la pareja y no le permite al macho ganador tener una cópula normal (Rojas et al., en preparación).

Por otro lado, analizando imágenes del epigino ventral, obtenidas a partir de Microscopio Electrónico de Barrido y Óptico, Gómez & Viera (en preparación), observaron que se trata de un epigino de tipo *entelegino*, pero que se comportaría como “cul-de-sac”. Es decir, si bien existen dos conductos, uno de inseminación y otro de fertilización, que se conectan con la espermateca dando una condición *entelegina*, los mismos se encuentran tan próximos que hace que se comporte como *haplogina*. En este escenario el último macho en copular tendría la prioridad espermática. Si esto ocurriera no tendría sentido que los machos lucharan ritualizadamente (Viera & Benamú, comunicación personal).

En la especie norteamericana *Anelosimus studiosus*, Jones & Parker (2008) encontraron que la prioridad espermática la tiene el primer macho en copular, logrando un 75% de los hijos. En esta especie el comportamiento de apareamiento difiere entre el primer y segundo macho en copular, los primeros machos llevan a cabo menos intromisiones, pero con un mayor tiempo total de intromisión. Esto sugiere que los machos segundos no tienen una cópula normal o están reaccionando a las diferentes condiciones de las hembras.

A partir del estudio del comportamiento sexual, de la esterilidad de los machos y de la morfología de las espermatecas de las hembras podemos sacar distintas conclusiones acerca de si existe o no prioridad espermática en *Anelosimus vieirae* (Tabla 1). Determinar con certeza si existe o no prioridad espermática sería trascendental para poder explicar los porqués de estos

comportamientos, que se encuentran dentro de las perspectivas de trabajos futuros.

Tabla 1. Existencia o no de prioridad espermática de *Anelosimus viera*, según estudios previos y este estudio.

Comportamiento/técnica	Prioridad espermática
Pseudocópula y guardia de hembras penúltimas	Si, del primer macho en copular
Pelea de machos por acceder a hembras (Albo et al., 2007)	Si, del primer macho en copular
Machos "satélites" (Albo et al., 2007)	No, ambos con cierto % de paternidad
Técnica del macho estéril (Lorieto et al., 2010)	No, ambos con cierto % de paternidad
Morfología de las espermatecas (Gómez & Viera, en preparación)	Si, del segundo macho en copular

2) ¿Por qué las hembras penúltimas pseudocopularían?

Existen 2 posibles hipótesis que explicarían por qué la hembra penúltima adopta la postura receptiva y coopera en la pseudocópula. Una posible explicación sería la cooperativa (Eberhard, 1985), donde la estimulación del macho aceleraría la maduración de la hembra. El comportamiento que realiza el macho con sus palpos sobre el epigino en desarrollo de la hembra penúltima sería un estímulo mecánico que podría desencadenar la maduración de la hembra. De esta forma se sincronizaría el apareamiento con beneficios para ambos sexos, ya que el macho disminuye la espera y la hembra luego de mudar se asegura el aporte de esperma de un macho persistente.

Otra explicación sería la antagonista (Arnqvist & Rowe, 2005), donde habría un conflicto de intereses en términos reproductivos entre ambos sexos. El macho no distinguiría entre hembras adultas y penúltimas, como ocurre en *Achaeearanea wau* (Lubin, 1986). Las hembras penúltimas explotarían esta confusión indicando una condición de hembras adultas receptivas o la proximidad a la última muda. De esta forma, retendrían machos que dejan de buscar hembras en nidos vecinos (Albo et al., 2007).

Este comportamiento de atracción de los machos podría deberse a la relación sexual 2:1 a favor de las hembras; en estos casos las hembras deben

aprovechar el encuentro con un macho y retenerlo. Además de la comunicación basada principalmente en emisión y recepción de señales vibratorias, las hembras podrían estar utilizando señales químicas para atraer a los machos. Aquellas hembras que se van del nido materno como subadultas para formar nidos individuales presentarían dificultades para atraer a los machos hacia sus telas pequeñas, por lo que es probable que los atraigan por medio de señales químicas. Quizás las hembras penúltimas utilicen feromonas sexuales similares o iguales a las utilizadas por las hembras adultas. La atracción química muy frecuente en la etapa de detección (Foelix, 2011) es explicada por la presencia de feromonas aéreas y de líneas de arrastre dejadas por la hembra que son seguidas mecánicamente por el macho. En *Anelosimus viera* se han realizado algunos trabajos exploratorios al respecto y se ha sugerido que las hembras subadultas tendrían un atractivo químico mayor que las adultas (Viera, en preparación). Se ha encontrado que los machos de *A. viera* no distinguen frente a probables estímulos aerotransportables de hermanas o no hermanas, pero si reconocieron nidos con y sin hembras (Cayafa, 2010). A la luz de lo que se ha publicado hay indicios de atracción química aérea y habría que estudiar si existe feromona de contacto.

Que la hembra penúltima utilice feromonas, explicaría la atracción de los machos hacia ella, pero no su permanencia luego de haberla encontrado. Este comportamiento del macho puede estar relacionado con algún proceso de interacción directa con la hembra. Una posible explicación podría encontrarse en el propio epigino de la hembra, quizás debido a sustancias que atraigan al macho. Albo et al. (2007) sugirieron que la hembra engañaba al macho simulando adultez mediante comportamientos de aceptación a la cópula.

Las hembras penúltimas de *Anelosimus studiosus* también son receptivas y adoptan la postura copulatoria. Pruitt & Riechert (en prensa) y Pruitt et al. (en prensa) analizaron las causas de este comportamiento. Los autores concluyeron que este comportamiento es una forma de ensayo o práctica para las hembras penúltimas. Es decir, las hembras penúltimas afinan su comportamiento para los futuros encuentros sexuales en estado adulto, ganando experiencia para reducir el tiempo antes de la inseminación. En este mismo trabajo demuestran que este comportamiento puede ser usado por las

hembras penúltimas como un indicador de la calidad de los machos. Argumentan que las hembras penúltimas utilizan este comportamiento como una señal que influye en sus decisiones reproductivas posteriores. Los autores encontraron que estas hembras en estado adulto invierten más energía en la puesta de huevos de machos con los que realizaron pseudocópulas, que con los que no. Por lo que, desde el punto de vista de la hembra, la derivación de energía en la puesta de estos huevos podría ser adaptable. En contraste, los machos que no realizan pseudocópulas podrían ser de menor calidad, y en estos casos, las hembras tendrán más interés en invertir su energía en los esfuerzos de reproducción con otros machos.

CONCLUSIONES

Este trabajo permitió describir las unidades comportamentales involucradas en el cortejo de los machos frente a hembras penúltimas, la respuesta de las hembras frente al cortejo de los machos y la pseudocópula.

El cortejo de los machos de *Anelosimus viera* frente a hembras subadultas se compone de las siguientes unidades comportamentales: paseos, giros, toqueteos y vibraciones. Estas hembras pueden rechazar o aceptar el cortejo de los machos. El rechazo consiste en permanecer inmóvil, huir o embestir al macho. En la aceptación la hembra se orienta siguiendo el movimiento del macho y realiza movimientos de extensión del primer par de patas hacia la posición del macho. Luego de aceptar el cortejo, las hembras adoptan la postura receptiva y se produce la pseudocópula. En la pseudocópula el macho realiza un tamborileo de los palpos sobre el epigino en formación de la hembra, pero no hay inserción debido a que la hembra aún no presenta los orificios genitales.

Todos los machos de *Anelosimus viera* observados cortejaron hembras penúltimas. Sin embargo, no todas las hembras aceptaron su cortejo, llegando en ocasiones a rechazar desde una forma pacífica hasta una forma agresiva al macho. Estas respuestas variadas de las hembras penúltimas implican que *A. viera* es una especie plástica en cuanto al comportamiento, por lo que

constituye un buen sujeto de estudio, ya que presenta comportamientos característicos de especies solitarias y otros característicos de especies sociales. *Anelosimus viera* representaría especie de bisagra entre las especies solitarias y sociales. Por ello, además del estudio del comportamiento maternal, la cría cooperativa y la captura cooperativa de presas, el estudio de las interacciones sexuales es sumamente importante para poder contestar una de las interrogantes más fascinantes en el estudio del comportamiento animal: ¿cómo evoluciona y se mantiene la socialidad?.

Por último, es importante destacar la relevancia de este estudio y para futuros trabajos el haber podido discriminar hembras penúltimas de adultas y de antepenúltimas a partir de la morfología del epigino, así como poder distinguir entre hembras penúltimas jóvenes, que recién han mudado, y hembras penúltimas viejas, próximas a mudar a adultas.

PERSPECTIVAS

En futuros estudios se utilizaremos, además de los grupos formados por una hembra penúltima y un macho adulto, un grupo control con una hembra adulta y un macho adulto para comparar entre ambas interacciones. Extraeremos las duraciones de la conducta buscando estereotipias para poder analizar los costos de la misma.

Pondremos a prueba la hipótesis de que hembras penúltimas pseudocopuladas o al menos cortejadas aceleran su muda de maduración respecto a aquellas que carecen de esta estimulación. También, será interesante comprobar si las hembras penúltimas aceptarán más fácilmente a los machos con los que pseudocopularon que a otros. De esta forma, corroboraríamos la teoría de cooperación de ambos sexos en el éxito reproductor.

BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, pp. 624.
- Agnarsson, I. En prensa. A new phylogeny of *Anelosimus* and the placement and behavior of *Anelosimus viera* n. sp. from Uruguay (Araneae: Theridiidae). *Journal of Arachnology*.
- Aisenberg, A., Viera, C. & Costa F.G. 2007. Daring females, devoted males and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 29–35.
- Albo, M.J., Viera, C. & Costa, F.G. 2007. Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae). *Behaviour* 144, 1217-1234.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005 *Sexual conflict*. Princeton University Press, pp. 330.
- Avilés, L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Choe, J.C. & Crespi, B. (eds.). Cambridge University Press, pp. 476-498.
- Brach, V. 1975. The biology of social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 74, 37-41.
- Bilde, T., Lubin, Y., Smith, D., Schneider, J.M., & Maklakov, A.A. 2005. The Transition to Social Inbred Mating Systems in Spiders: Role of Inbreeding Tolerance in a Subsocial Predecessor. *Evolution* 59(1), 160–174.

- Bukowski, T.C & Christenson, T.E 1997. Natural history and copulatory behavior of the spiny orbweaving spider *Micrathena gracilis* (Araneae, Araneidae). *The Journal of Arachnology* 25, 307–320.
- Buskirk, R.E. 1981. *Sociality in the Arachnida*. En: *Social Insects II*. Hermann, H.R. (ed.). Academic Press, pp. 282-367.
- Carranza, J. 1994: *Reproducción*. En: *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Carranza, J. (ed.). Universidad de Extremadura, pp. 341-361.
- Cayafa, M., Viera C. & Costa FG, 2010. ¿Los machos de la araña subsocial *Anelosimus* cf. *studiosus* se orientan por el olor hacia nidos coespecíficos y los discriminan por parentesco? Primer congreso Uruguayo de zoología, pp. 165.
- Christenson, T.E. 1984. Behavior of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. *Animal Behaviour* 32, 725-734.
- Cohn, J., Balding, F.V. & Christenson, T.E. 1988. In defense of *Nephila clavipes*: postmate guarding by the male golden orb-weaving spider. *Journal of Comparative Psychology* 102, 319-325.
- Costa, F.G. 1993. Cohabitation and copulation in *Ixeuticus martius* (Araneae, Amaurobiidae). Research note. *The Journal of Arachnology* 21, 258-260.
- Costa, F. & Gudynas, E. 1995. *Sexo y cortejo: una mirada al comportamiento sexual en animales y humanos*. Editorial Fin de Siglo, pp. 116.
- Costa, F.G. & Quirici, V. 2007. *Cortejo e isolamento reprodutivo em aranhas*. En: *Ecología e Comportamento de Aranhas*. Gonzaga, M.O., Gonzaga, H., Japyassú, H. & J dos Santos, A. (eds.). Editora Interciencia, pp. 89-114.
- Cruz da Silva, E.L. & Lise, A.A. 2009. New record of nuptial gift observed in *Trechalea amazonica* (Araneae, Lycosoidea, Trechaleidae). *Revista Peruana de Biología*. 16, 119-120.

- Darwin C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. Princeton University Press, pp. 475.
- Eberhard W.G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, pp. 244.
- Eberhard, W.G. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología* 6, 1-8.
- Eberhard, W.G. 2005. Evolutionary Conflicts of Interest: Are Female Sexual Decisions Different? *The American Naturalist* 165, 11-21.
- Ebert, D. 1998. Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* 26, 70-80.
- Elgar, M.A. 1998. *Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids*. En: *Sperm competition and sexual selection*. Birkhead T.R. & Moller A.P. (eds.). London: Academic Press, pp.307-332.
- Elgar, M.A. & Bathgate, R. 1996. Female receptivity and male mate guarding in the jewel spider *Gasteracantha minax* Thorell (Araneidae). *Journal of Insect Behavior* 9, 729-738.
- Erez, T., Schneider, J.M. & Lubin, Y. 2005. Is male cohabitation costly for females of the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae)? *Ethology* 111: 693-704.
- Fernández-Montraveta, C. & Cuadrado, M. 2003. Cohabitation between an adult male and a subadult female in a burrowing wolf spider (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology* 31, 135–138.
- Foelix, R.F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford, University Press, 3rd edition, pp.419.
- Ghione, S., Viera, C. & Costa, F.G. 2004. Ability to capture prey in early instars of the subsocial spider *Anelosimus studiosus* (Henz, 1850) from Uruguay (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of British Arachnology* 13, 60-62.

- Gundermann, J.-L., Horel, A. & Roland, C. 1997. Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology* 103, 915-925.
- Jackson, R.R. 1986. Use of pheromones by males of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae) to detect subadult females that are about to molt. *The Journal of Arachnology* 14, 137-139.
- Jones, T.C & Parker, P.G. 2002. Delayed juvenile dispersal benefits both mother and offspring in the cooperative spider *Anelosimus studiosus* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology* 13, 142–148.
- Jones, T.C & Parker, P.G. 2008. First male sperm precedence in multiply-mated females of the cooperative spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae). *The Journal of Arachnology* 36, 527–532.
- Jones, A.G. & Ratterman, N.L. 2009. Mate choice and sexual selection: What have we learn since Darwin?. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 106, 10001-10008.
- Klein, B.A., Bukowski, T.C. & Avilés, L. 2005. Male residency and mating patterns in a subsocial spider. *The Journal of Arachnology* 33, 703–710.
- Kullman, E. J. 1972. Evolution of Social Behavior in Spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). *Annals of Zoology* 12, 419-426.
- Levi, H.W. 1956. The spider genera *Neottiura* and *Anelosimus* in America (Araneae: Theridiidae). *Transactions of the American Microscopical Society* 75, 407-422.
- Levi, H.W. 1963. The American spiders of the genus *Anelosimus* (Araneae, Theridiidae). *Transactions of the American Microscopical Society* 82, 30-48.
- Lorieto, V., Ghione, S. & Viera, C. 2010. An indirect approach to study sperm precedence in a subsocial spider. *Ethology Ecology & Evolution* 22, 295-304.
- Lubin, Y. 1986. Courtship and alternative mating tactics in a social spider. *The Journal of Arachnology* 14 :239- 257.

- Lubin, Y. & Bilde, T. 2007. The Evolution of Sociality in Spiders. *Advances in the Study of Behavior* 37,83-145.
- Parker, G.A. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview, <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/361/1466/235.full>. Acceso el 23/05/2011.
- Platnick N.I. 2011. The World Spider Catalog, version 12.0. American Museum of Natural History, <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/>. Acceso el 07/07/2011.
- Prenter, J., Elwood, R.W. & Montgomery, W.I. (1994). Assessments and decisions in *Metellina segmentata* (Araneae: Metidae): evidence of pheromone involved in mate guarding. *Behavioral Ecology Sociobiology* 35, 39-43.
- Pruitt, J.N. & Riechert, S.E. 2009. Male mating preference is associated with risk of pre-copulatory cannibalism in a socially polymorphic spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63, 1573-1580.
- Pruitt, J.N. & Riechert, S.E. En prensa. Nonconceptive sexual experience diminishes individuals' latency to mate and increases maternal investment. *Animal Behaviour*.
- Pruitt, J.N., Burghardt, G.M & Riechert, S.E. En prensa. Expression of nonconceptive sexual behaviour (play) in a spider is condition and personality-dependent and occurs at a cost to male-male competitive performance. *Ethology*.
- Schneider, J.M. & Lubin, Y. 1997. Infanticide by males in a spider with suicidal maternal care, *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). *Animal Behaviour* 54, 305–312.
- Schneider J.M. & Lubin Y. 1998. Intersexual conflict in spiders. *Oikos* 83, 496-506.

- Schneider, J.M. & Mark, M.A. 2001. Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Araneioidea): female and male perspectives. *Behavioral Ecology* 12, 547–552.
- Shuster, S.M. 2009. Sexual selection and mating systems. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 106, 10009-10016.
- Simmons, L.W. 2001. *Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, pp.434.
- Smith, D.R. 1997. Notes on the reproductive biology and social behavior of two sympatric species of *Philoponella* (Araneae, Uloboridae). *The Journal of Arachnology* 25, 11–19.
- Tomkins, J.L. & Simmons, L.W. 2002. Measuring relative investment: a case study of testes investment in species with alternative male reproductive tactics. *Animal Behaviour* 63, 1009–1016.
- Uetz, G.W & Hieber, C.S. 1997. *Colonial web-building spiders: balancing the costs and benefits of group-living*. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Choe, J.C. & Crespi, B. (eds.). Cambridge University Press, pp. 458-475.
- Viera, C. & Albo, M.J. 2008. Males of a subsocial spider choose among females of different ages and the same reproductive status. *Ethology Ecology & Evolution* 20, 35-41.
- Viera, C. Costa, F.G., Ghione, S. & Benamú-Pino, M.A. 2007. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Araneae, Theridiidae) from Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42(2), 145-153.
- Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, pp.548.