

Informe de
Pasantía
Final de
Carrera.

Licenciatura
en Ciencias
Biológicas,
opción
Etología.



Comportamiento sexual y deposición de Velo Nupcial en la araña errante *Ctenus longipes* (Ctenidae).

MARIANA C. TRILLO

2016

Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, IIBCE.

Orientadora: Anita Aisenberg

Co-orientador: Gabriel Francescoli

TESINA DE GRADO, LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PROFUNDIZACIÓN EN ETOLOGÍA

Tribunal:

Anita Aisenberg

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

Clemente Estable, MEC.

Gabriel Francescoli

Sección Etología. Facultad de Ciencias, UdelaR.

Carmen Viera

Sección Entomología. Facultad de Ciencias, UdelaR

Ecología del Comportamiento. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente

Estable, MEC.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	12
MATERIALES Y MÉTODOS	
Descripción del comportamiento sexual de <i>Ctenus longipes</i>	13
Revisión bibliográfica del Velo nupcial	15
Dimorfismo sexual.....	16
Estridulación.....	17
RESULTADOS	
Descripción del comportamiento sexual de <i>Ctenus longipes</i>	18
Revisión bibliográfica del Velo nupcial	24
Dimorfismo sexual.....	29
Estridulación.....	30
DISCUSIÓN.....	32
PERSPECTIVAS.....	40
REFERENCIAS.....	42
RESÚMENES PRESENTADOS EN CONGRESOS.....	49
AGRADECIMIENTOS.....	54

INTRODUCCIÓN

La reproducción es el mecanismo por el cual los seres vivos perpetúan sus genes. Toda actividad asociada con la reproducción y supervivencia es costosa en términos energéticos para todos los seres vivos, por lo que existe un balance evolutivo entre los esfuerzos para reproducirse, disminuyendo la longevidad, o vivir más tiempo con menor esfuerzo asociado a la reproducción (Carranza, 1994a). Debido a que con un mínimo desgaste no se puede alcanzar la inmortalidad, la selección favorece ese desgaste en pro de la reproducción (Darwin, 1871). La eficacia biológica es la habilidad de un organismo de producir y traspasar sus genes a la siguiente generación; el éxito reproductivo es una forma de aproximación a la eficacia biológica (Arias de Reyna, 1994).

La forma más simple para producir descendientes es mediante reproducción asexual, que consiste en desprender del propio cuerpo una parte que contenga la dotación genética completa y que luego dará lugar a un organismo completo; ocurre en muchos organismos como bacterias, plantas y animales (Carranza, 1994a). En contraste, en la reproducción sexual, los descendientes se producen a partir de la combinación del material genético contenido en células de dos individuos diferentes (Andersson, 1994). Como resultado cada individuo produce un hijo con la mitad de sus genes. La unión de esas dos mitades genéticas implica la unión de células especializadas para dicha función denominadas gametos. Si ambos gametos son iguales en tamaño se los llama isogametos, pero si tienen diferente tamaño se denominan anisogametos (Majerus, 2003). El proceso de anisogamia fue descrito por Kalmus (1932). El éxito a corto plazo de un gameto depende de las posibilidades de encontrar a otro y de lograr el completo desarrollo. Esto es posible mediante dos estrategias, por un lado contener muchos nutrientes que le permitan sobrevivir por un largo período de espera y para el desarrollo, y por otro lado ser muy móvil para aumentar la probabilidad de encontrarse con otro, con un tiempo de vida corto y muy poca capacidad de almacenar nutrientes. Estos dos fenotipos opuestos y extremos fueron seleccionados mediante selección disruptiva a

partir de un gameto de tamaño intermedio (Parker et al., 1972). En anisogamia se denominan machos a los poseedores de gametos pequeños, con poco vitelo y muy móviles (espermatozoides), y hembras a las poseedoras de gametos grandes, con mucho vitelo e inmóviles (óvulos) (Carranza, 1994a).

La anisogamia provoca una asimetría entre los sexos, que a su vez genera una situación evolutiva de conflicto, ya que uno de los sexos trata de ahorrar a costa del otro (Andersson, 1994). Dejar de invertir para que lo haga el otro tiene como principal riesgo que si el segundo no invierte, se pone en peligro la viabilidad de la descendencia. Frente a esto, las hembras tienen más que perder que los machos por ser mayor su inversión (Carranza, 1994b). Los machos obtienen éxito compitiendo entre sí para acceder a la mayor cantidad de hembras y las hembras aumentan su éxito reproductivo eligiendo al “mejor” macho. Bateman (1948) demostró, en moscas de la especie *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830, que el número de descendientes en los machos depende linealmente del número de apareamientos, mientras que para las hembras un aumento en el número de apareamientos no produce un mayor número de hijos, por lo tanto no aumenta su éxito reproductivo. Como las hembras realizan mayor inversión parental en cada evento reproductivo, cada apareamiento supone mayor esfuerzo, por lo que invertirán mucho más en la reproducción que los machos. Así, las hembras deben asegurarse que ese esfuerzo sea óptimamente invertido. Sin embargo, los machos, si no se encargan del cuidado parental y cada apareamiento supone una mínima inversión, serán poco selectivos, ya que su éxito puede aumentar más al aumentar el número de apareamientos. Esto lleva a estrategias comportamentales opuestas entre los sexos, pero con ventajas para los dos sexos: los machos van a competir por las hembras y van a desarrollar rasgos que las atraigan, y las hembras serán selectivas en la elección, evitando errores y en muchos casos, cuidarán de la progenie (Andersson, 1994).

Darwin (1871) define la selección sexual como el proceso que modela los mecanismos anatómicos, fisiológicos y comportamentales que ocurren antes o simultáneamente con el apareamiento y son útiles en la obtención de pareja, actuando de modo diferente en machos y hembras. Se puede dividir en selección intrasexual cuando dos miembros del mismo sexo (generalmente los machos) compiten por el acceso a las hembras y selección intersexual o epigámica cuando un miembro (generalmente las hembras) evalúan y eligen al sexo opuesto. La teoría de selección sexual surge para explicar la evolución de los caracteres sexuales secundarios, que se definen como los caracteres que tienen los machos que irían en contra de la selección natural pero que favorecen a los machos en la atracción de las hembras (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Estos caracteres son seleccionados evolutivamente por su importancia en la competencia y el acceso a potenciales parejas (Ghiselin, 2010). Más tarde se encontró la competencia entre machos luego el apareamiento (Parker, 1982) llamada competencia espermática, y elección femenina durante y luego de la cópula, denominada Elección Crítica Femenina (Thornhill, 1983; Eberhard, 1996).

En la selección intrasexual, la competencia abarca mecanismos por el que los machos tratan de alcanzar el predominio en la fecundación. Entre los mecanismos pre-copulatorios, se encuentra la lucha entre machos, que pueden causar un gran riesgo por heridas y genera el desarrollo de armas u ornamentos que favorezcan el éxito de las luchas como espinas, mandíbulas exageradamente desarrolladas, cuernos o astas (Andersson, 1994). Los mecanismos post-copulatorios implican aquellos procesos o formas que favorecen selectivamente la paternidad de ciertos machos sobre otros (remoción de esperma, deposición de tapones copulatorios, guardia de la pareja, entre otros).

La selección intersexual en cambio, consiste en la elección de pareja. Se trata de la selección por parte de las hembras por el mejor macho a partir de algún beneficio que obtienen para su progenie, como son nutrientes, mejores y más fuertes armamentos para las luchas o caracteres atractivos para la reproducción de sus hijos (good gens) (Trivers, 1972).

La Elección Críptica Femenina ocurre en las hembras, luego de la cópula. Las hembras evalúan a los machos durante el cortejo y la cópula, favoreciendo la paternidad de uno de los machos (siempre y cuando copulen con más de uno), afectando los procesos de transferencia, almacenamiento y utilización de espermatozoides del resto de los machos (Eberhard, 1996). Por ejemplo, las hembras son capaces de dejar de ovular, impedir la maduración de ciertos huevos, permitir o impedir la formación de tapón copulatorio, inducir aborto, y hasta realizar uso diferencial de espermatozoides.

Los arácnidos, especialmente las arañas, son excelentes modelos de estudios de comportamiento sexual (Costa, 1998; Eberhard, 2004). Características como ser animales fáciles de criar, de mantener en el laboratorio, de estudiar su desarrollo y de obtener un número considerablemente alto de individuos, los ha transformado en uno de los principales modelos de estudio de comportamiento en el mundo de los invertebrados (Eberhard, 2004).

Las arañas son dioicas (Figura 1), con sexos separados y con órganos reproductivos pares. Los machos tienen sus órganos copulatorios secundarios, con estructuras modificadas llamadas pedipalpos (11 y 12 de Figura 1) que se especializan en la transmisión de espermio, mientras que las hembras tienen órganos primarios, presentando en el gonoporo una estructura esclerotizada denominada epigino (Herberstein & Wignall, 2011) (17 de Figura 1). Para trasladar el espermio desde los testículos hacia los pedipalpos, los machos realizan un procedimiento que se conoce con el nombre de inducción espermática: consiste en

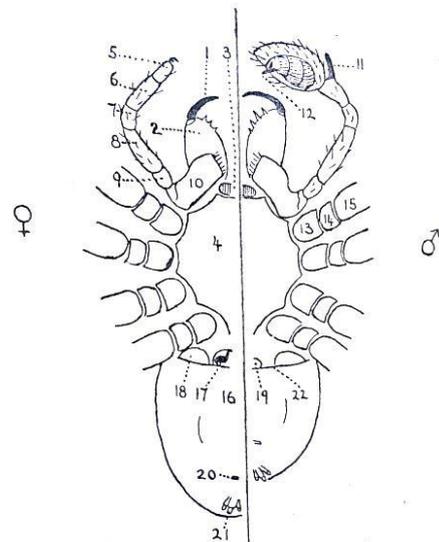


Figura 1. Diagrama de partes del cuerpo de araña hembra (izquierda) y macho (derecha) en vista ventral. Tomado de Bristowe (1929).

construir una tela en la que depositan una gota de espermio desde el poro genital abdominal (asociado a los testículos), y que luego absorben con sus pedipalpos hacia los bulbos (López,

1987). En ambos sexos y en todas las arañas, los órganos externos (tanto pedipalpos como epigino) son estructuras que funcionan como llave-cerradura ya que son especie-específicas, y se utilizan por los sistemáticos como caracteres fiables de identificación (Foelix, 2011). Durante la cópula, el órgano palpar de los machos es insertado en el gonoporo de las hembras y el esperma es depositado en los receptáculos seminales mediante la inserción del émbolo que se encuentra en el bulbo (solo en arañas enteleginas); el émbolo se introduce cuando se infla la hematodoca extensible, en el momento de la eyaculación, que a su vez eriza los pelos de las patas de los machos (Foelix, 2011).

Llamamos cortejo a todos los comportamientos ritualizados que transmiten información específica e individual y que preparan a los dos sexos para aparearse y por lo tanto, dejar descendencia (Foelix, 2011). En arañas, animales caníbales, es muy importante que esta etapa esté correctamente señalizada porque los riesgos de falta de reconocimiento son muy altos. Los cortejos en arañas comprenden comunicación mediante señales multimodales, principalmente de los canales químico, sísmico, acústico, táctil, y en algunos casos visual (Scott, 2014). La comunicación química se produce mediante feromonas, que son sustancias químicas asociadas a la seda y la cutícula, que tienen como principal ventaja que pueden señalizar por más tiempo, pero la señal es menos fiable para localizarse, pero resulta muy efectiva para facilitar el encuentro entre los sexos (Krafft, 1982). Las señales sísmicas son muy frecuentes en arañas, son emitidas por vibración del sustrato (hojarasca, tierra, tela, aire o agua) y se necesita una distancia media entre los individuos. En contraste, las señales acústicas, táctiles y visuales en arañas son instantáneas y requieren de una distancia más corta entre emisor y receptor (Foelix, 2011). El uso de un canal u otro varía entre las especies y en general, funcionan para la atracción de pareja, reconocimiento, orientación, estimulación del comportamiento sexual y/o supresión de comportamientos predatorios en el otro sexo (Schneider & Andrade, 2011). Los estímulos necesarios para que las arañas comiencen a cortejar pueden ser tres: en el nivel 1, machos requieren del contacto directo

con la hembra para comenzar el cortejo; en el nivel 2, los machos necesitan feromonas femeninas para estimularse; y el nivel 3 los machos son estimulados luego del reconocimiento visual de las hembras (Platnick, 1971).

En el cortejo de algunos artrópodos la comunicación acústica tiene mucha importancia. Para ello, su exoesqueleto duro permite entre otras ventajas adaptativas, desarrollar estructuras para producir sonidos mediante el raspado o fricción de dos zonas, conocido como estridulación (Uetz & Stratton, 1982). Requiere el movimiento de una de sus partes (raspador) sobre la otra estructura (lira) (Joqué, 2005). La estridulación transmite vibraciones por aire y/o sustrato (Uhl & Elias, 2011). Son muchos los artrópodos que se comunican entre sí mediante sonidos, principalmente insectos, siendo en los arácnidos menos conocida esta propiedad. Se cree que la estridulación tuvo varios orígenes, ya que los órganos estridulatorios aparecen en diversas formas y posiciones del cuerpo (Bristowe, 1929). La producción de sonidos en arañas puede ocurrir en tres contextos diferentes: sonidos defensivos, agresivos o de cortejo (Uetz & Stratton, 2011). Es más frecuente de lo que parecía, ya que es el canal comunicativo menos estudiado en arañas, porque generalmente ocurre a frecuencias inaudibles para el oído humano (Uetz & Stratton, 2011).

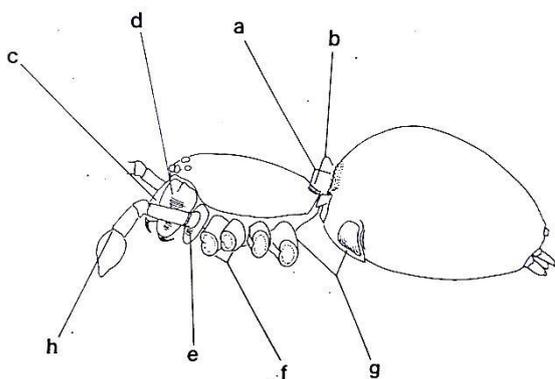


Figura 2. Posibles órganos estridulatorios. Tomado de Foelix (2011).

Este tipo de señales se perciben mediante vibraciones del aire y del sustrato (Barth, 2002; Uhl & Elias, 2011). La recepción ocurre mediante ciertos pelos especializados que se encuentran en todo el cuerpo de la araña, principalmente en pedipalpos y patas (Foelix, 2011; Uhl & Elias, 2011),

conocidos como tricobotrias y sensilas (Barth, 2002). Se conocen ocho tipos de órganos estridulatorios, basados en la localización del raspador y/o la lira en el cuerpo de las arañas

(Uetz & Stratton, 2011). Rovner (1975) las clasificó de la siguiente manera: 1. Raspado del abdomen sobre el cefalotórax (tipo a), o contra el pedicelo (tipo b); 2. Frotamiento de un apéndice sobre el otro, incluyendo quelícero-quelícero (tipo c), quelícero-pedipalpo (tipo d), pedipalpo-pata I (tipo e), pata I-pata II (tipo f); 3. Un apéndice frota contra el abdomen (tipo g); 4. El órgano estridulatorio (raspador y lira) se encuentra en superficies opuestas segmentarias de la unión de un mismo apéndice (tipo h) (Figura 2). Los sonidos emitidos por frotamiento de cualquier par de partes duras fisiológicamente no pueden ser modulados en intensidad ni frecuencia, pero sí en ritmo; son señales muy efectivas ya que producen altas frecuencias con movimientos de bajas frecuencias (Uhl & Elias, 2011). Este tipo de señal puede propagarse por largas distancias, emitirse de día y de noche, y contienen una variedad de información potencial como rango, frecuencia y amplitud (Uetz & Stratton, 1982).

Otra de las capacidades de las arañas asociadas a la comunicación es la de producir seda, una característica que juega un rol central en este grupo (Gaskett, 2007). Diferentes tipos de glándulas son las responsables de muchas de las diferentes funciones de la seda (Scott, 2014) y son liberadas por el extremo de las hileras, en la parte más posterior del abdomen. La seda específicamente, consiste en polímeros semi-cristalinos de secuencias repetidas de aminoácidos, como alanina, glicina y serina (Herberstein & Wignall, 2011). Su función más conocida es la de construcción de telas, pero existen otros usos como la construcción de ootecas (bolsas que contienen y protegen a los huevos), capturar presas, dispersarse mediante ballooning por el aire, construir cuevas, dejar rastros de locomoción, como medio de dispersión de feromonas o para el cortejo (Garrison et al., 2016; Herberstein & Wignall, 2011; Scott, 2014).

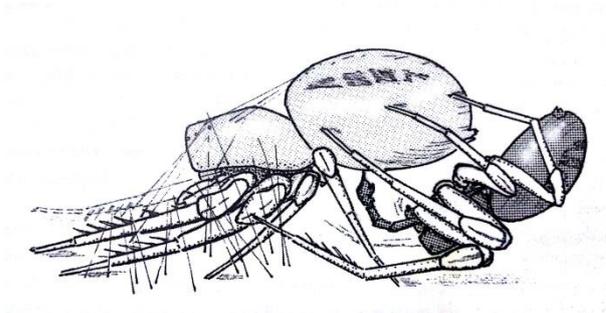


Figura 3. Deposición de velo nupcial. Tomado de Foelix (2011).

Durante el cortejo, los machos de algunas especies de arañas son capaces de colocar hilos de seda sobre su pareja, comportamiento sexual denominado deposición de “velo nupcial” (Foelix, 2011) (Figura 3). Son

varias las hipótesis que tratan de explicar la función del velo nupcial: 1. Para evitar el canibalismo por parte de las hembras (Zhang et al., 2011); 2. Para inmovilizar a las hembras cuando éstas son más grandes que los machos (Schmitt, 1992); 3. Impregnación de feromonas masculinas inhibitorias de la agresividad de las hembras o que inducen estado cataléptico durante la cópula (Ross & Smith, 1979; Preston-Mafham, 1999; Aisenberg et al., 2008); 4. Provisión de información sobre calidad o identidad de los machos (Anava & Lubin, 1978; Ross & Smith, 1979); 5. Para anular los pelos sensitivos de las hembras por contacto directo con el velo (López 1987); 6. Para estimular a la hembra (Robinson & Robinson, 1973; Preston-Mafham, 1999); 7. Para repeler a machos rivales (Aisenberg et al., 2008). Son muy escasos los estudios en detalle de éste comportamiento, ya que en la mayoría, son reportes anecdóticos.

Ctenus longipes Keyserling, 1891 (Figura 4) es una especie de la familia Ctenidae.



Figura 4. Macho (izquierda) y Hembra (derecha) de *Ctenus longipes*. Fotografías: Álvaro Laborda.

Presenta el cefalotórax brillante, marrón rojizo y el abdomen con una banda longitudinal amarillenta hacia el medio y dos bandas marrones a los lados; patas con dos uñas y fascículos subungueales, lo que les permite trepar superficies lisas (Keyserling, 1891; Aisenberg et al., 2011). Su distribución abarca Brasil y Uruguay (World Spider Catalogue 2016). En nuestro país se ha reportado para las localidades de Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres), Paso Centurión (Cerro Largo) y Valle del Lunarejo (Rivera). Es una especie asociada a Montes de quebrada, valles profundos de gran pendiente que concluyen en cursos de agua, en los que se forma un ambiente muy particular de mucha humedad, poca luminosidad, y en el que se forman dos grandes estratos verticales, con diferentes especies de plantas (Grela & Romero, 1997). *C. longipes* se encuentra en el estrato Cauce (más cercano al agua), entre la vegetación herbácea.

En las arañas de la familia Ctenidae, se encontró deposición de velo nupcial en las especies *Cupiennius coccineus* F. O. Pickard-Cambridge, 1901 y *Ancylometes bogotensis* (Keyserling, 1877) (Schmitt, 1992; Merrett, 1988). El comportamiento sexual de *C. longipes* es desconocido, pero existen observaciones casuales que sugieren deposición de velo nupcial durante el cortejo. Sin embargo, no se conocen arañas de esta familia capaces de emitir sonidos estridulatorios.

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir el comportamiento de cortejo y cópula de *Ctenus longipes*.

Objetivos específicos

- 1) Determinar la existencia de velo nupcial en esta especie.
- 2) Realizar una revisión bibliográfica sobre el tema velo nupcial en arañas.
- 3) Analizar si existe dimorfismo sexual de tamaño.
- 4) Identificar la presencia de estructuras estridulatorias que puedan estar implicadas en la comunicación sexual durante el cortejo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del comportamiento sexual en *Ctenus longipes*

Se recolectaron 23 sub-adultos de *Ctenus longipes* entre la vegetación sobre los barrancos que rodean al arroyo Yermal Chico de una zona cercana a la Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres, Uruguay (32°55'39"S 54°27'25"O). Debido a que se trata de una especie asociada a ambientes protegidos de nuestro país y que ha sido descrita como especie prioritaria para la conservación (Ghione et al., manuscrito sometido), no se recolectaron más individuos que los estrictamente necesarios. Se seleccionaron solamente individuos en estadios inmaduros para asegurar su virginidad en el laboratorio y homogeneizar su estatus reproductivo al momento de las experiencias. Debido a que esta especie es de hábitos nocturnos, los ejemplares fueron recolectados durante la noche mediante el uso de linternas de minero, ya que poseen en el fondo de sus ojos una capa reflectora llamada tapetum que funciona como un espejo sobre el cual rebota la luz en la oscuridad y permite su captura en la noche (Foelix, 2011).

Los individuos fueron trasladados al laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable y colocados en recipientes cilíndricos individuales de 8 cm de diámetro y 15 cm de altura, con tierra como sustrato (Figura 5). Fueron mantenidos con una dieta *ad libitum* de cucarachas *Blaptica dubia* Serville, 1839 (Blattaria, Blaberidae) tres veces por semana y agua a disposición mediante un algodón mojado. Todos los individuos fueron monitoreados cada dos



Figura 5. Terrarios utilizados para la cría de individuos de *Ctenus longipes*.

días, registrando las mudas hasta la adultez. La temperatura media de cría fue 25.95 ± 1.86 °C y la humedad fue 69.27 ± 5.43 % (media \pm desvío estándar). Una vez adultos, se esperó 20

días para comenzar las experiencias. Este período de receptividad fue previamente testado mediante experiencias piloto coincidiendo con lo que ocurre en otras especies de arañas que aumentan la receptividad de las hembras (Baruffaldi & Costa, 2010; Klein et al., 2012).

Para las experiencias, las hembras fueron colocadas 24 horas antes en el terrario para su habituación y que tuvieran tiempo para depositar seda en el sustrato, ya que la seda

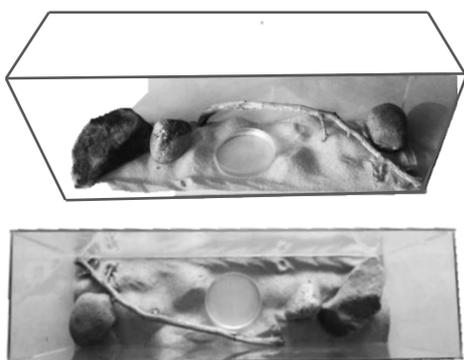


Figura 6. Terrarios utilizados para las experiencias.

contiene sustancias que luego servirán de señales químicas estimulantes del cortejo masculino (Costa, 1975). Los terrarios utilizados fueron de vidrio de 30x 16x 20 cm de altura con arena y tierra como sustrato, y agua a disposición en una caja de Petri (Figura 6). En todos los casos se utilizaron individuos vírgenes.

Debido a que se trata de una especie nocturna, las experiencias fueron realizadas en una habitación con total oscuridad, luego de las 16.30 hs. Para ello, se colocaron los ejemplares de ambos sexos en la habitación oscura al menos una hora y media antes de la experiencia para su habituación. Luego de ese tiempo y en el momento de la experiencia, el macho fue colocado en el terrario donde se encontraba la hembra. Todos los encuentros fueron grabados mediante video-cámara (SONY-SR85) con función de visión nocturna. El tiempo de finalización de las experiencias fue de 30 minutos luego de la desmonta, definido a partir de experiencias piloto. Cuando hubo cortejo y no monta, se dio por finalizada la experiencia luego de 30 min de iniciado el experimento. En los casos en que no hubo aceptación de cópula por parte de las hembras, se la expuso frente a otro macho virgen al día siguiente. Las experiencias se realizaron a una temperatura de 24.05 ± 1.63 °C.

Las interacciones entre ambos sexos fueron analizadas a partir de las filmaciones, una vez por cada sexo y mediante el programa de análisis de comportamientos J-Watcher (Blumstein et al., 2000). Se definieron las unidades comportamentales y se registraron los

comportamientos de cortejo, cópula y post-cópula así como las duraciones de los mismos. Se calculó la duración de cortejo desde el comienzo del cortejo hasta la primera monta, y la duración de cópula se midió desde el comienzo de la primera inserción hasta el final de la última (desmonta). Se realizaron gráficos de frecuencias y duraciones de las unidades comportamentales mediante el programa Excel. A partir de las unidades comportamentales se estudiaron sus frecuencias y se realizó un diagrama de flujo que muestra la ocurrencia e interacciones entre las unidades. Las unidades comportamentales más frecuentes fueron esquematizadas mediante dibujos realizados con el programa CorelDraw en el que se representan los movimientos con líneas continuas seguidas por líneas punteadas. Los individuos fueron fijados en alcohol 75% y depositados en la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Los análisis estadísticos y cálculo de promedios se realizaron mediante el programa Past Paleontological Statistics Software versión 1.18 (Hammer et al., 2003). Se utilizó el test de Shapiro-Wilk para analizar normalidad y el test de Levene para analizar la homogeneidad de varianzas. Para muestras independientes se utilizó el test de Student (paramétrico) o el test de la U de Mann-Whitney (no paramétrico), respectivamente. El límite de significación estadística fue siempre igual o menor a 0.05.

Revisión bibliográfica del Velo nupcial

Debido a la escasez de artículos donde se describan detalladamente el comportamiento de deposición de velo nupcial, se realizó una revisión bibliográfica de este comportamiento analizando las familias y especies en las que se ha encontrado. A partir de esa información se mapeó esta característica sobre un árbol filogenético de Araneomorfas, identificando las especies con velo nupcial para analizar si existe alguna posible relación evolutiva entre las mismas. Esta filogenia está basada en Garrison et al., 2016.

Dimorfismo sexual

Una de las hipótesis que tratan de explicar la función del velo nupcial predice que existe para evitar el canibalismo sexual de los machos por parte de las hembras, ya que éstas son mayores en tamaño y frecuentemente más agresivas (Schmitt, 1992). Para estudiar si existe dimorfismo sexual de tamaño en *Ctenus longipes* se midieron ancho del cefalotórax y largo de tibia-patela de patas I y II en ejemplares adultos de ambos sexos (Figuras 7a y 7b). Se determinó ancho del cefalotórax como medida representativa de tamaño corporal (Foelix, 1996; Anderson & Hebets, 2016) y el largo de tibia-patela de patas I y II como medidas representativas de largo de patas I y II, respectivamente (Foellmer & Fairbairn 2005). Para ello se tomaron fotografías de los animales fijados a través de una lupa estereoscópica OlympusCover-015. Luego, a partir de las fotografías se realizaron las mediciones mediante el programa de procesamiento de imágenes ImageJ 1.45. Para ello se tomaron tres fotografías por parte del cuerpo, se midieron por separado y luego se realizó un promedio. Los segmentos tibia y patela se midieron por separado. En total se obtuvieron 15 fotografías por individuo y parte del cuerpo (Cefalotórax, tibia + patela de pata I izquierda y derecha, tibia + patela de pata II izquierda y derecha). Los ejemplares utilizados para las mediciones fueron los utilizados en las experiencias (n = 19) y los previamente depositados en la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias (n= 11). Hubo tres ejemplares utilizados en las experiencias que no se encontraban en buen estado de preservación, por lo que fueron excluidos al momento de realizar las mediciones.

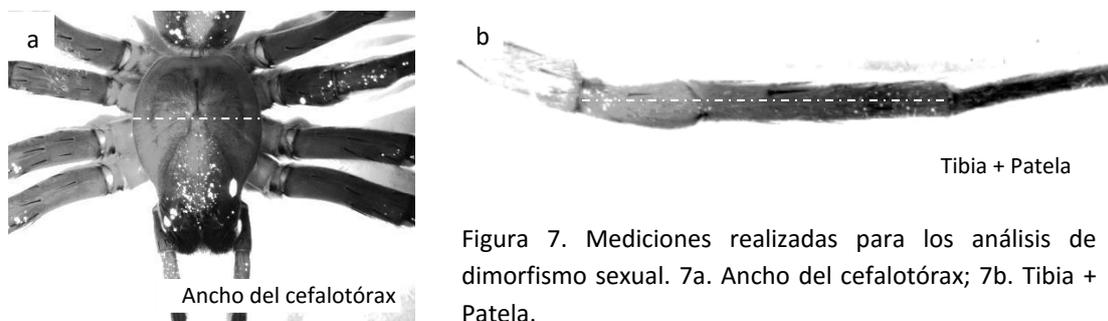


Figura 7. Mediciones realizadas para los análisis de dimorfismo sexual. 7a. Ancho del cefalotórax; 7b. Tibia + Patela.

Se analizó si existen diferencias en el ancho del cefalotórax entre machos y hembras mediante el test de Student para datos paramétricos. Se analizó el dimorfismo sexual mediante test de Covarianza ANCOVA que permite corregir el efecto de una covariable (en este caso el ancho del cefalotórax) entre los sexos. Para el mismo se cumplió correctamente con los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas mediante los test Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente, y también de regresión lineal. Luego se realizaron ecuaciones alométricas que analizan las variaciones entre dimensiones relativas de rasgos que se correlacionan con las diferencias en el tamaño (Gayon, 2000). Fueron calculados los coeficientes de variación para ancho del cefalotórax y largo de patas en cada sexo y se compararon mediante el test propuesto por Zar (1999). Se testeó cuánto difieren los coeficientes alométricos de la isometría ($b = 1$) (Zar, 1999). Todos los datos fueron transformados a logaritmo neperiano antes de los análisis.

Con el fin de analizar si existe alguna diferencia cualitativa en la cantidad de tricobotrias o sensilas (pelos sensitivos) entre los sexos, se tomaron fotografías en diferentes segmentos del primer par de patas mediante el microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5900LV (Servicio de Microscopía, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay).

Estridulación en *Ctenus longipes*

Se analizó a través de los videos la ocurrencia de posibles movimientos estridulatorios, número de apariciones y duración. Se revisaron ejemplares de ambos sexos bajo una lupa estereoscópica (Olympus 0-015) y se tomaron fotografías de los pedipalpos de juveniles, hembras adultas y machos adultos con el microscopio electrónico de barrido (SEM Jeol JSM-5900LV de Servicio de Microscopía, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay).

RESULTADOS

Descripción del comportamiento sexual en *Ctenus longipes*

Se obtuvieron 11 apareamientos exitosos de adultos vírgenes en 13 intentos. Se encontraron 14 unidades comportamentales que fueron clasificadas en tres etapas: cortejo, cópula y post- cópula (Tabla

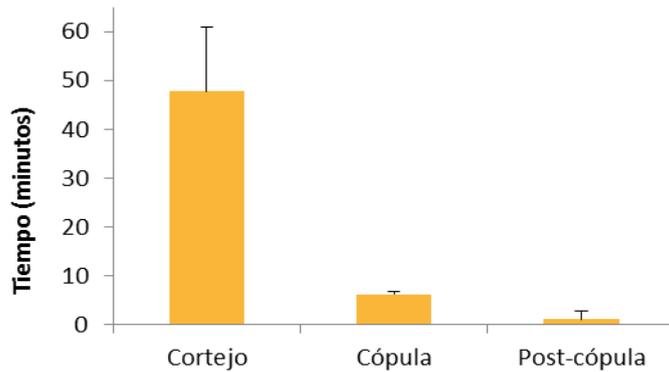


Figura 8. Tiempo (minutos) \pm desvío estándar de las etapas de apareamiento en *Ctenus longipes*.

1). La duración de cada una de las etapas puede observarse en la figura 8. El cortejo consistió principalmente en el acercamiento del macho hacia la hembra, elevando y manteniendo en el aire una o

ambas patas I, intercalando con sacudida de patas, o vibración del abdomen y sacudida de patas en simultáneo (Figura 9; Figura 10). El comportamiento más frecuente tanto en machos

como en hembras fue el de levantar y mantener en el aire una o ambas patas I; Figura 11a). El comportamiento con mayor duración (aunque con mucha variación entre los individuos) fue el de sacudir las patas en el aire por parte de los machos y en las hembras fue el de levantar las patas I (Figura 11b). Tanto machos como hembras fueron muy activos durante el cortejo y la cópula (Figura 10).

Previo al apareamiento y durante el cortejo, el 82% de los machos, ubicados verticalmente en el vidrio del terrario, fijaron un hilo de seda en el sustrato.

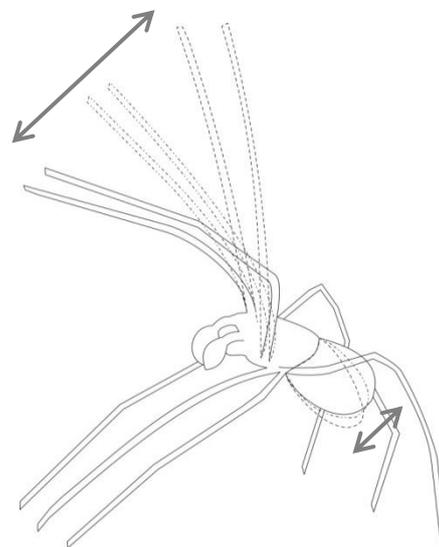
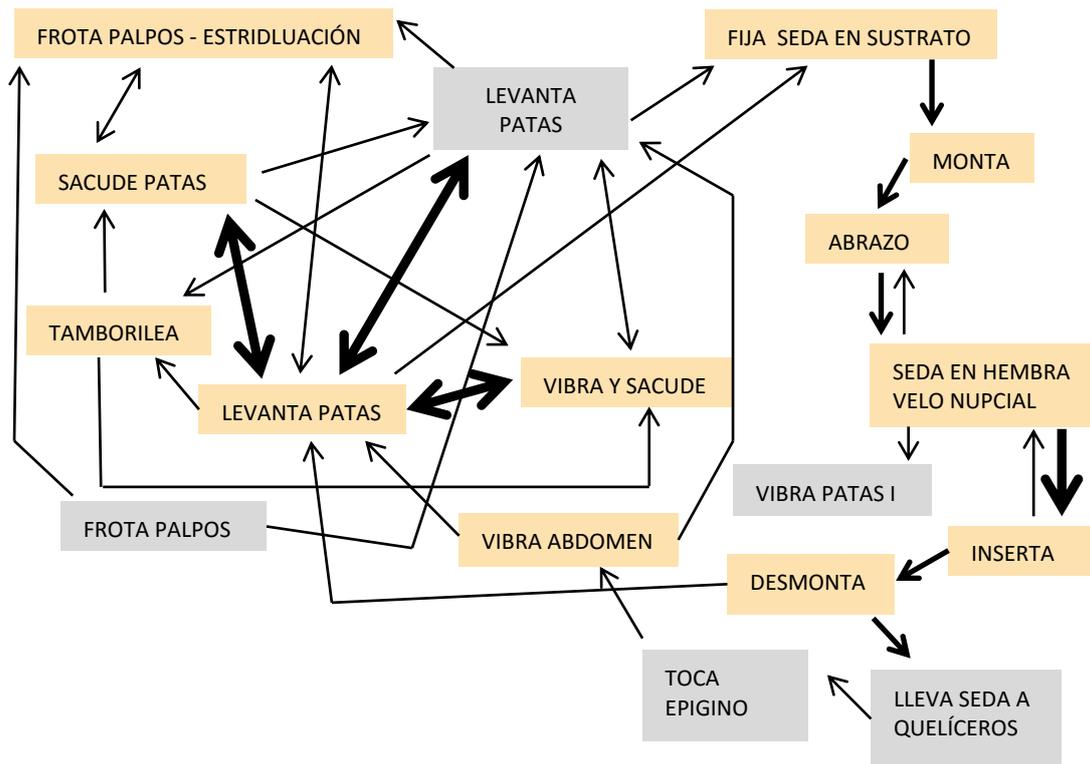


Figura 9. Unidad comportamental de vibración de patas I y abdomen en simultáneo por parte de los machos y durante el cortejo. Las flechas indican los movimientos. Dibujo: Mariana Trillo.

Tabla 1. Descripción de las unidades comportamentales observadas durante el cortejo, cópula y post-cópula. Las unidades comportamentales con asterisco indican representación gráfica mediante figuras.

ETAPA	UNIDAD COMPORTAMENTAL	DESCRIPCIÓN
CORTEJO	Levanta patas	Hembra o macho elevan patas I, II ó ambas, frente al otro sexo.
	Sacude patas	Macho realiza trenes de sacudidas, elevando simultáneamente patas I, II ó ambas en el aire, y enfrentando a la hembra.
	Vibra y sacude*	Macho mueve el abdomen hacia arriba y abajo mientras realiza trenes de sacudidas de patas delanteras.
	Vibra abdomen	Macho vibra el abdomen durante el cortejo.
	Frota palpos – Estridulación*	Hembra o macho frotan sus palpos entre sí durante el cortejo o cópula.
	Tamborilea	Macho golpea alternadamente los palpos contra el sustrato.
	Fija seda al sustrato	Macho coloca seda en el sustrato y al desplazarse libera una línea de seda antes de montar.
CÓPULA	Monta	Macho sube encima de la hembra por el frente y se ubica sobre el dorso femenino, quedando localizado con su parte anterior hacia la parte posterior de la hembra.
	Abrazo	Macho monta a la hembra y abraza con sus patas las de la hembra.
	Velo Nupcial*	Macho coloca seda en cuerpo de hembra.
	Inserta*	Macho realiza la inserción de su órgano palpar, una o más de una vez, alternando palpos. Cada inserción palpar implica varias eyaculaciones.
	Vibra durante monta	La hembra mueve sus patas I hacia arriba y abajo durante la monta.
POST-CÓPULA	Toca epigino	Luego de la desmonta, hembra toca su epigino con patas delanteras y se las lleva a los quelíceros.
	Seda a los quelíceros	Luego de la desmonta, hembra se quita seda de las patas y palpos y se la lleva a los quelíceros hasta que la seda desaparece.



- Comportamientos realizados por hembras
- Comportamientos realizados por machos
- $0.09 < x \leq 0.5$ transiciones
- $0.5 < x \leq 1$ transiciones
- $x > 1$ transiciones

Figura 10. Diagrama de flujos del comportamiento sexual en *Ctenus longipes*. Se indica en gris los comportamientos realizados por las hembras y en amarillo los realizados por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición.

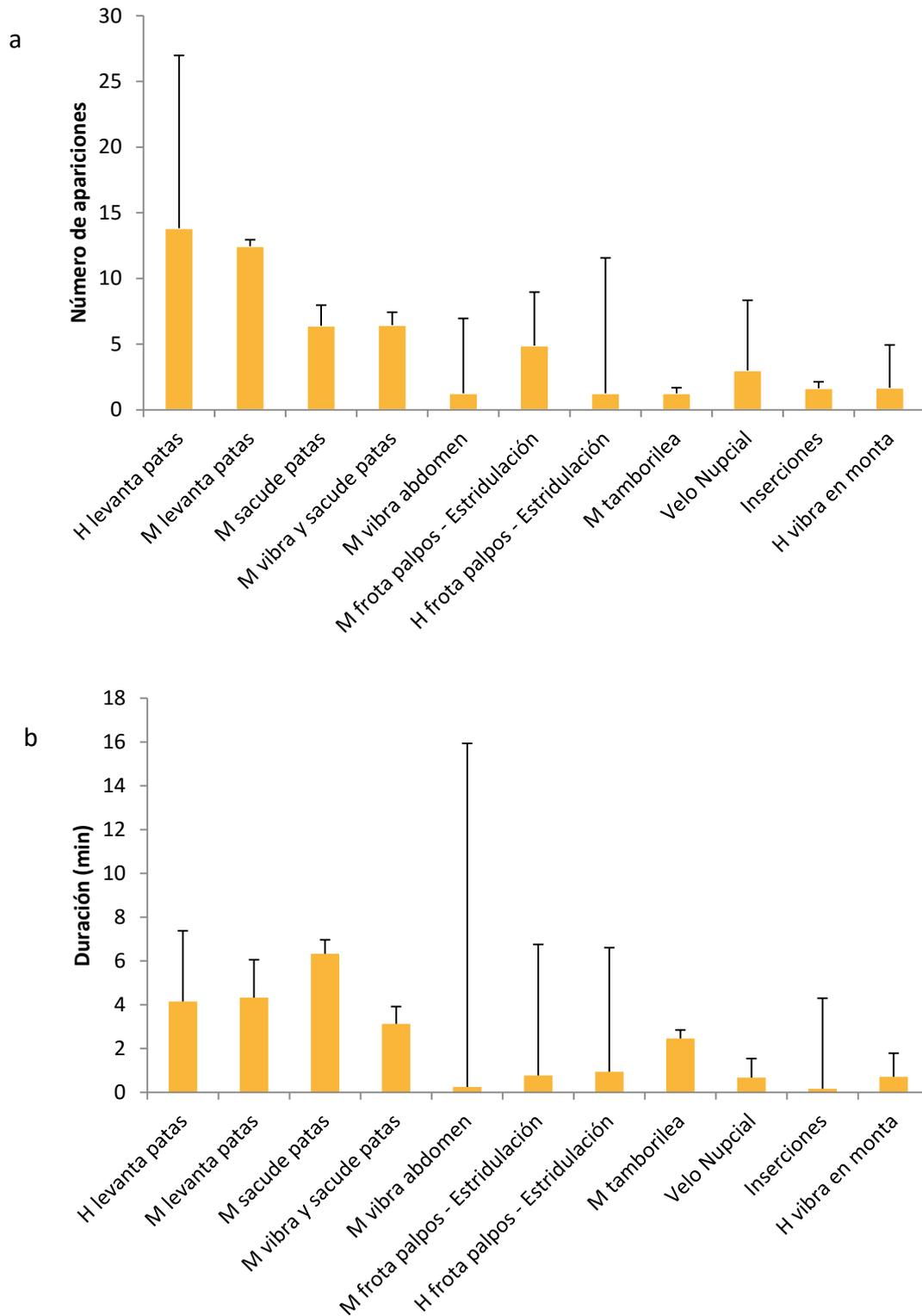


Figura 11. Número de apariciones (a) y duración (b) (media \pm desvío estándar) de las unidades comportamentales correspondientes al cortejo y cópula de machos (M) y hembras (H). Las unidades correspondientes a la post-cópula no se consideraron porque solo se cuantificó su aparición.

Los machos treparon frontalmente por el prosoma de las hembras para lograr la monta, quedando en dirección opuesta a la misma contactando la superficie ventral del prosoma del macho con la superficie distal del opistosoma de las hembras (Tipo 3 según Foelix, 2011). Durante la monta, los machos abrazaron con las patas a las hembras, replegándoles sus patas hacia el cuerpo (Figura 12). Previo a la inserción palpar y entre inserciones, los machos depositaron seda sobre las patas anteriores, pedipalpos y quelíceros de las hembras, a modo de Velo Nupcial (Figura 13). Las inserciones ocurrieron con el pedipalpo derecho y el izquierdo, y las hembras rotaron su posición del abdomen a uno y otro lado en sincronía (Figura 14). Las inserciones palpares ocurrieron alternando pedipalpos derecho e izquierdo, pero no estrictamente uno a uno y en el 91% de los casos comenzando por el pedipalpo derecho. El número de eyaculaciones fue de 1.76 ± 1.99 por inserción. Durante la monta, algunas hembras vibraron sus patas I hacia arriba y abajo posiblemente a modo de cortejo copulatorio (Figuras 10 y 11). Todos los apareamientos

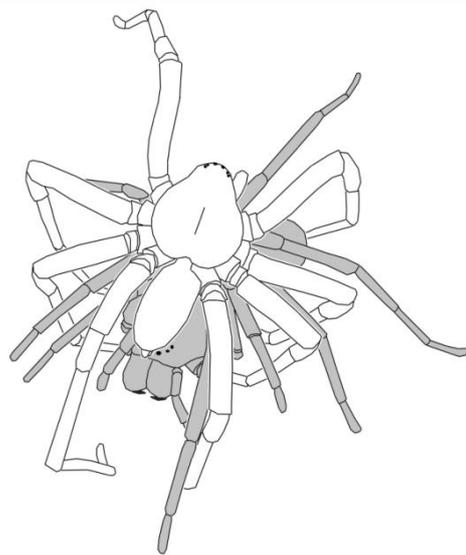


Figura 12. Posición de cópula de *Ctenus longipes*, (hembra en gris) tipo III según Foelix (2011). Dibujo: Álvaro Laborda.

finalizaron luego que las hembras comenzaran a extender sus patas en el lugar o empezaron a caminar. Luego del desmonte, las hembras retiraron el velo nupcial con sus pedipalpos llevándolos a sus quelíceros. No se observaron ataques de hembras hacia machos. Hubieron dos rechazos por parte de las hembras en la primera experiencia, pero tanto machos como hembras copularon luego con normalidad frente a otra pareja. La no aceptación consistió en retirarse caminando por parte de las hembras, sin signos de agresividad y con los machos caminando hacia otra dirección. La edad (medida en días desde adulto) de los individuos fue de 31.8 ± 13.03 días en los machos y 29.0 ± 12.76 días en las hembras.

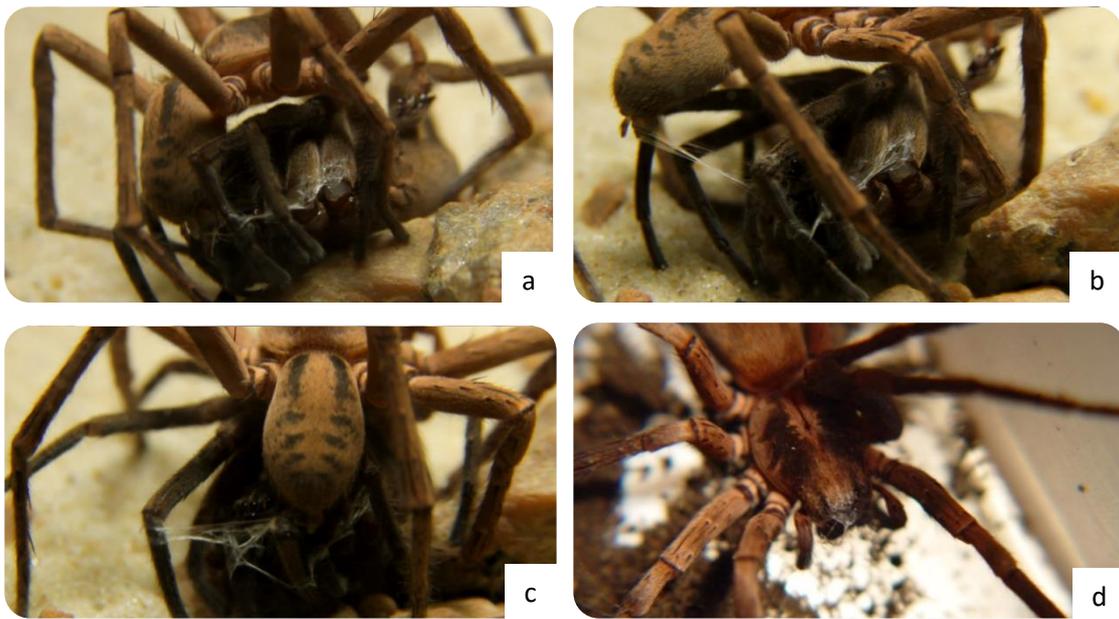


Figura 13. a, b y c: Comportamiento de deposición de velo nupcial. Hembra debajo, macho arriba. Capturas tomadas a partir de videos de Marcelo Casacuberta; d: hembra luego de la cópula con seda en los quelíceros y los ojos. Fotografía tomada por Álvaro Laborda.



Figura 14. Inserción palpar. Hembra debajo, macho arriba. La flecha indica el pedipalpo y la hematodoca inflada del macho. Fotografías: tomadas a partir de videos de Marcelo Casacuberta.

Revisión bibliográfica del Velo nupcial

Revisando 30 artículos, se encontró reportada la deposición de velo nupcial en 37 especies de arañas, agrupadas en 15 familias (Tabla 2). Mediante el análisis filogenético de los datos de la tabla se puede observar que el comportamiento de deposición de velo nupcial solamente se ha encontrado en Araneomorfas (y no en Mygalomorfas) y en gremios de arañas tanto errantes (Clado RTA) como de tela (Clado Orbiculariae), aproximadamente en una relación 1:1 (Figura 15).

Se encontraron cuatro modos de realizar la deposición de Velo Nupcial, (Tabla 2).

Aquellas sin color no se lograron clasificar por falta de información:

1. Seda primero en sustrato y luego en el cuerpo y/o patas, indicado en amarillo.
2. Seda formando un anillo dejando todas las patas atadas, en rojo.
3. Hembra colgando de un hilo o dragline, en violeta.
4. Seda solamente en las patas y/o el cuerpo, pero no al sustrato, en gris.

Tabla 2. Familias y especies de araña reportadas hasta el momento que realizan deposición de velo nupcial durante el cortejo y su citas bibliográficas correspondientes. Las especies entre paréntesis indican el nombre anterior y las citas bibliográficas en paréntesis indican donde fue obtenida esa información. En amarillo se indica cuando los machos colocan seda en sustrato antes de atar el cuerpo de las hembras, en rojo aquellos machos que colocan seda en forma de anillo con las patas de las hembras, en violeta cuando la hembra permanece colgada de dragline, y en gris cuando los machos solo depositan seda en las patas y/o el cuerpo de las hembras, pero no al sustrato. Aquello sin color corresponde a los que no pudieron clasificarse por falta de información.

Familia	Especies	Clado	Referencia bibliográfica
Agelenidae	<i>Eratigena agrestis</i>	Orbiculariae	Vibert datos no publicados (En Scott, 2014).
Araneidae	<i>Argiope aemula</i>	Orbiculariae	Robinson & Robinson, 1980
	<i>Caerostris darwini</i>	Orbiculariae	Gregorič et al., 2016
Ctenidae	<i>Ancylometes bogotensis</i>	RTA	Merrett, 1988
	<i>Cupiennius coccineus</i>	RTA	Schmitt, 1992
	<i>Ctenus longipes</i>	RTA	Este trabajo
Dictynidae	<i>Dictyna volucripes</i>	Orbiculariae	Starr, 1988
Eutichuridae	<i>Eutichurus ibiuna</i>	Orbiculariae	Laborda & Simó, 2015
Homalonychidae	<i>Homalonychus selenopoides</i>	RTA	Alvarado-Castro & Jiménez, 2011
	<i>Homanolychus theologus</i>	RTA	Domínguez & Jiménez, 2005
Lycosidae	<i>Schizocosa malitiosa</i>	RTA	Aisenberg et al., 2008
Nephilidae	<i>Herennia multipuncta</i> (<i>H. ornatissima</i>)	Orbiculariae	Robinson & Robinson, 1980
	<i>Nephila clavipes</i>	Orbiculariae	Robinson & Robinson, 1973
	<i>Nephila pilipes</i> (<i>N. maculata</i>)	Orbiculariae	Zhang et al., 2011; Robinson & Robinson, 1973
Oxyopidae	<i>Oxyopes schenkeli</i>	RTA	Preston-Mafham, 1999
Philodromidae	<i>Tibellus oblongus</i>	RTA	Preston-Mafham, 1999
Pisauridae	<i>Dolomedes triton</i>	RTA	Wojcicki, 1990 (En Carico, 1993)
	<i>Pisaurina mira</i>	RTA	Bruce & Carico, 1988; Anderson & Hebets, 2016.
	<i>Nilus curtus</i> (<i>Thalassius spinosissimus</i>)	RTA	Sierwald, 1988
Tetragnathidae	<i>Metellina segmentata</i>	Orbiculariae	López, 1987
Theridiidae	<i>Euryopis episinoides</i>	Orbiculariae	Knoflach, 2004
	<i>Latrodectus geometricus</i>	Orbiculariae	Segoli et al., 2008
	<i>Latrodectus hasselti</i>	Orbiculariae	Forster, 1992 (En Scott, 2014)
	<i>Latrodectus herperus</i>	Orbiculariae	Scott et al., 2012
	<i>Latrodectus indistinctus</i>	Orbiculariae	Smithers, 1944 (En Scott, 2014)
	<i>Latrodectus mactans</i>	Orbiculariae	Herms et al. 1935; Breene & Sweet, 1985.
	<i>Latrodectus pallidus</i>	Orbiculariae	Shulov, 1940 (En Scott, 2014)
	<i>Latrodectus revivensis</i>	Orbiculariae	Berendonck, 2003
	<i>Latrodectus tredecimguttatus</i>	Orbiculariae	Stern & Kullmann, 1981
<i>Steatoda bipunctata</i>	Orbiculariae	Knoflach, 2004	

	<i>Steatoda grossa</i>	Orbiculariae	Scott, 2014
	<i>Steatoda paykulliana</i>	Orbiculariae	Knoflach, 2004
	<i>Steatoda triangulosa</i>	Orbiculariae	Knoflach, 2004
Thomisidae	<i>Xysticus cristatus</i>	RTA	Bristowe, 1929
	<i>Xysticus krakatauensis</i>	RTA	Bristowe, 1931
	<i>Xysticus lanio</i>	RTA	Bristowe, 1931
Uloboridae	<i>Uloborus sp.</i>	Orbiculariae	Gerhardt, 1933 (En Scott, 2014)

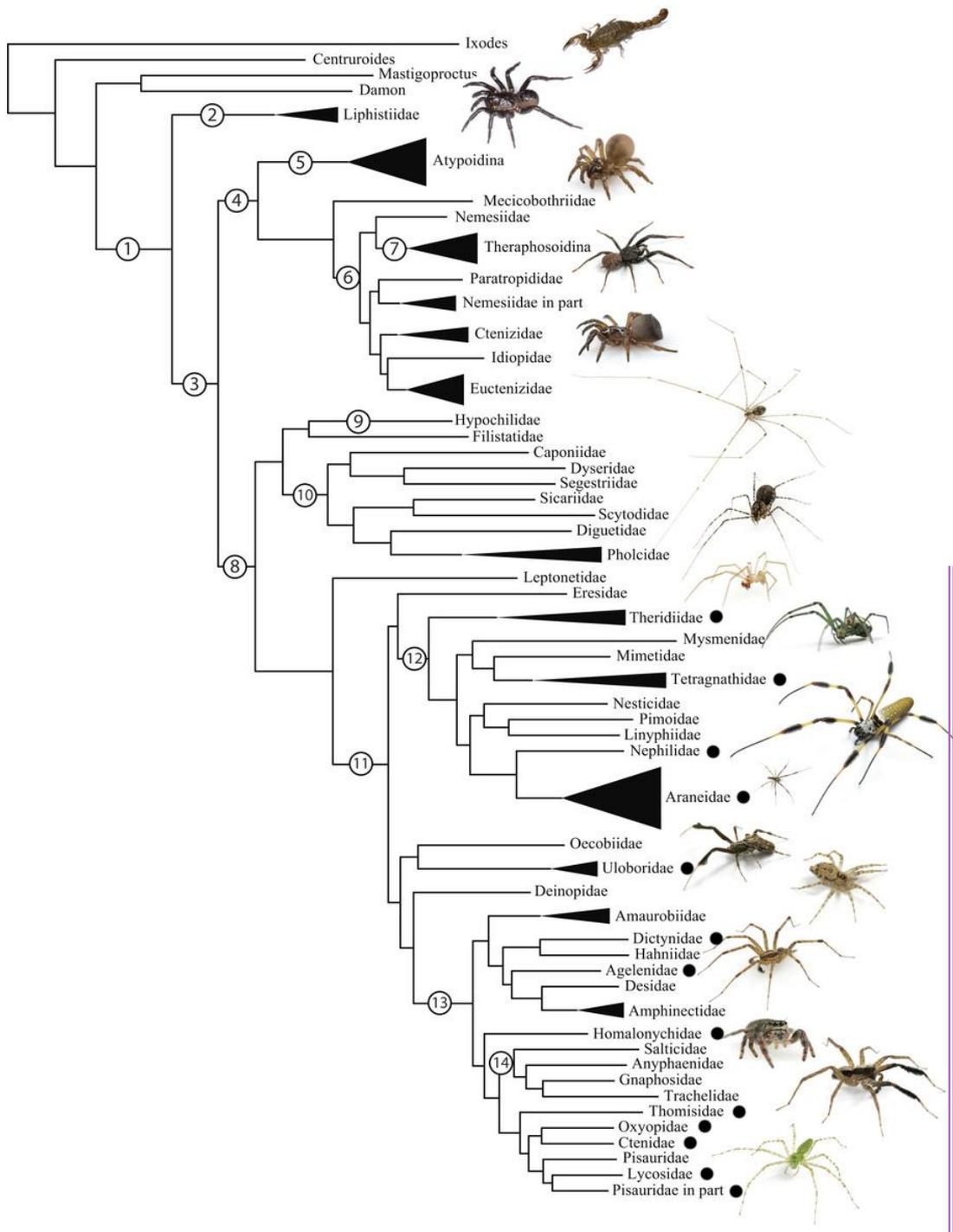


Figura 15. Filogenia de Araneomorphae mostrando las familias donde se da encontrado velo nupcial (en negro). La línea violeta muestra la extensión máxima de clados encontrados hasta el momento. Figura tomada de Garrison et al., 2016.

Dimorfismo sexual

Se encontraron diferencias significativas entre los sexos en el ancho del cefalotórax siendo más grande el de las hembras. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el largo de la región tibia-patela de patas I y II (Tabla 2). Machos y hembras presentaron isometría en el largo de sus patas I y II. Mediante el análisis frente a una co-variable (tamaño del cefalotórax), el largo de tibia-patela difirió entre los sexos, siendo más largas las de los machos, tanto para la pata I (ANCOVA: $p = 0.000033$; $GL = 1$; $F = 24.69$) como para la pata II (ANCOVA: $p = 0.00004$; $GL = 1$; $F = 24.20$).

Se observaron diferencias en la cantidad de sensilas o tricobotrias por unidad de superficie en los tarsos del primer par de patas de machos y hembras, presentando los primeros mayor cantidad y de mayor longitud (Figura 16).

Tabla 2. Medias de dimorfismo sexual en mm (Ln media \pm desvío estándar) para machos y hembras, su relación estadística, resultado de las regresiones lineales y coeficientes de alometría para cada sexo. Los asteriscos indican diferencias significativas.

Medida	Hembras	Machos	Estadísticos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
	Media \pm DE (n)	Media \pm DE (n)		Regresión lineal	Regresión lineal	Coficiente de alometría ($H_0: b = 1$)	Coficiente de alometría ($H_0: b = 1$)
Ancho del cefalotórax	1.95 \pm 0.05 (17)	1.89 \pm 0.05 (13)	t = -0.409, p = 0.005 *	-	-	-	-
Largo de tibia- patela pata I	2.18 \pm 0.05 (17)	2.19 \pm 0.07 (13)	t = -0.409, p = 0.686	r = 0.89, F= 58.66, b = 1.03, p = 1.47E-06	r = 0.63, F= 7.41, b = 1.39, p = 0.0198	t = 0.25, p = 0.405	t = 0.79, p = 0.22
Largo de tibia- patela pata II	2.13 \pm 0.05 (17)	2.13 \pm 0.08 (13)	t = -0.129, p = 0.898	r = 0.91, F= 68.07, b = 1.09, p = 5.9E-07	r = 0.68, F= 9.66, b = 1.53, p = 0.0099	t = 1.21, p = 0.126	t = 1.58, p = 0.07

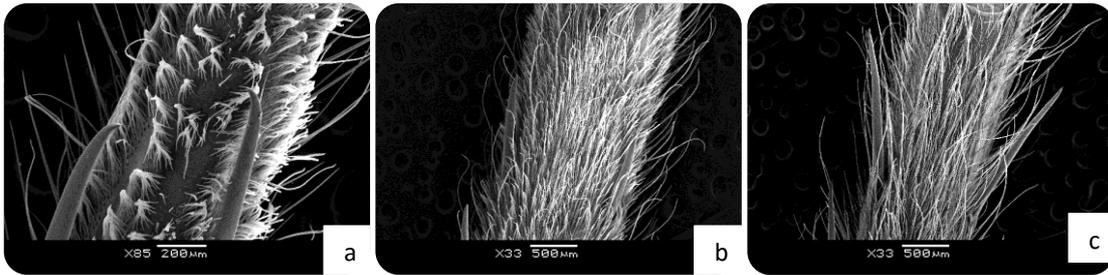


Figura 16. Fotografía de microscopía electrónica de barrido (SEM) en los pelos de la zona ventral de la tibia de pata I de juveniles (a), hembras (b) y machos (c).

Estridulación en *Ctenus longipes*

Se identificaron posibles estructuras estridulatorias de raspador y lira presentes exclusivamente en machos adultos, en la unión tibio-tarsal de los pedipalpos (Figuras 17 y 18). Además, se observó un posible movimiento de pedipalpos entre sí durante

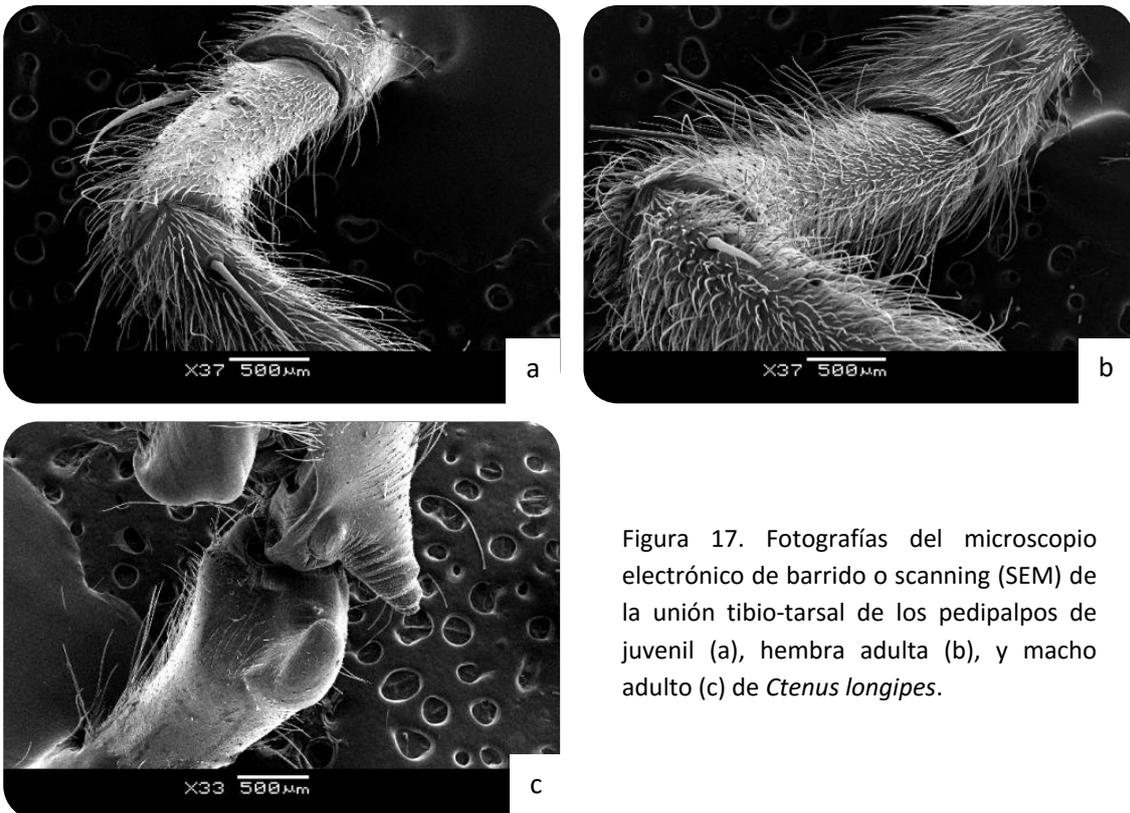


Figura 17. Fotografías del microscopio electrónico de barrido o scanning (SEM) de la unión tibio-tarsal de los pedipalpos de juvenil (a), hembra adulta (b), y macho adulto (c) de *Ctenus longipes*.

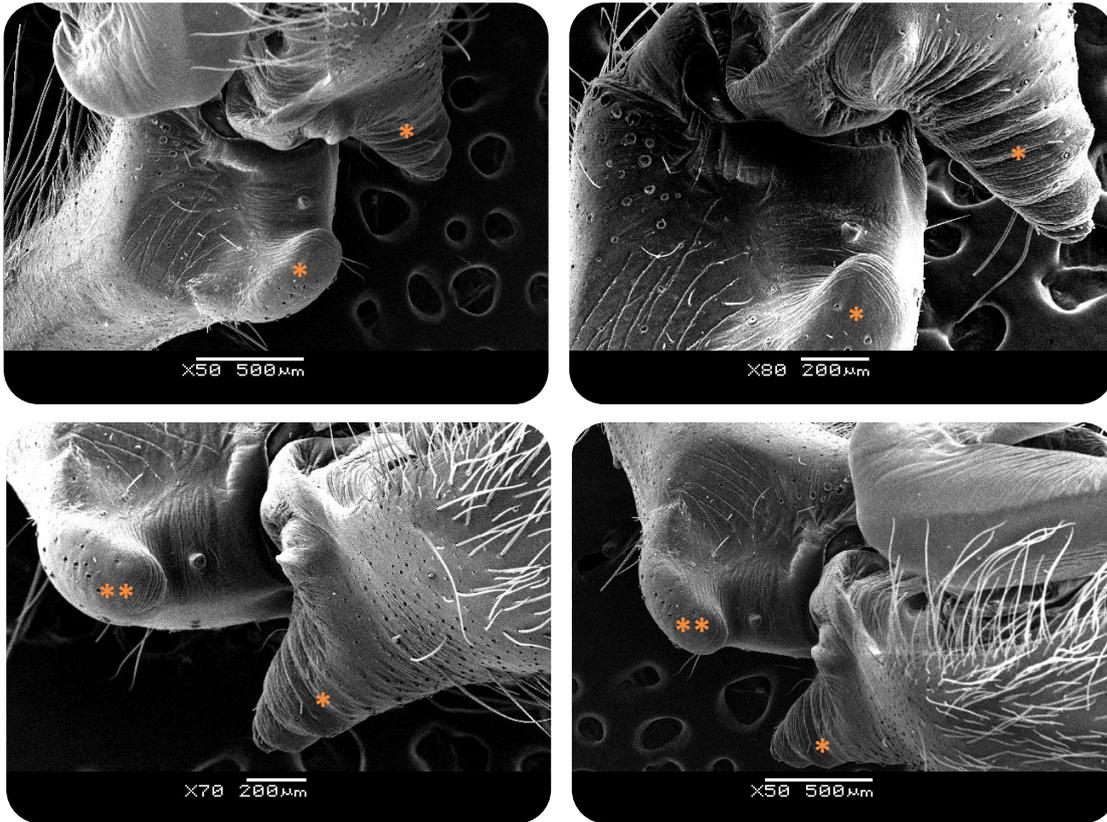


Figura 18. Fotografías del microscopio electrónico de barrido o scanning (SEM) de posibles órganos estridulatorios ubicados entre la tibia y el tarso de los pedipalpos de macho adulto con raspador (*) y lira (**).

el cortejo por parte de los machos, ocurriendo a más de 3 cm, entre los sexos. (Figura 19). Este comportamiento ocurrió en nueve de las 11 experiencias exitosas, con un máximo de 12 estridulaciones y un mínimo de 1, con una ocurrencia de 4.89 ± 5.34 apariciones (Figura 11a). La duración de cada tren de sacudidas fue de 0.77 ± 0.87 minutos (Figura 11b).

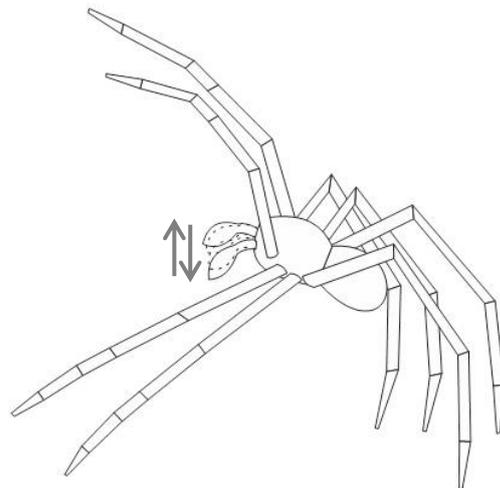


Figura 19. Unidad comportamental de frotamiento de pedipalpos entre sí, comportamiento de estridulación. Las flechas indican los movimientos palmares.

DISCUSIÓN

Este es el primer reporte de velo nupcial en *Ctenus longipes* y también el primero en el género *Ctenus*. Este comportamiento es muy poco frecuente, registrado solamente en el 0.07% de las especies de Araneomorfas. Sin embargo, son varios los autores que se preguntan ¿por qué es éste un comportamiento tan poco frecuente? (Schmitt, 1992; Bruce & Carico, 1988). Debido a que recientemente se han reportado varios casos nuevos (luego del año 2000), todo parece indicar que son muy pocas las especies de araña en las que se conoce su comportamiento sexual, especialmente si se trata de información detallada más que de reportes aislados. Aún hacen falta más estudios en detalle al respecto. Por ejemplo, en la araña *Schizocosa malitiosa* Tullgren, 1905 (Lycosidae), luego de 30 años de estudios se encontró que los machos realizan deposición de velo nupcial (A. Aisenberg, com. pers.). Esto concuerda también con lo propuesto por Peretti, et al. (2006) sobre la necesidad de analizar en detalle tanto los comportamientos femeninos como los masculinos durante la cópula para tratar de comprender mejor el comportamiento sexual de las especies. El hecho de que solamente se haya encontrado deposición de velo nupcial en Araneomorfas podría deberse a que las Migalomorfas no pueden pegar su seda y que la posición de cópula es de forma “frontal” entre ambos sexos (Foelix, 2011). Por el contrario, la cópula en Araneomorfas implica que los machos posicionen sus cuerpos opuestos a los de las hembras, quedando la zona más posterior del cuerpo de los machos (donde se encuentran las hileras) hacia la parte más anterior del cuerpo de las hembras (donde se encuentra la zona frontal del cuerpo). El hecho de conocerse este comportamiento en familias muy cercanas filogenéticamente (como Pisauridae y Lycosidae) y a su vez en familias poco emparentadas (como Dictynidae y Tetragnathidae) podría deberse a que este comportamiento ha surgido separadamente en varias oportunidades (Schmitt, 1992), o haber surgido ancestralmente con el surgimiento de las Enteleginas (linaje de arañas con genitalia compleja). Podría haber surgido a partir de comportamientos de captura de presas grandes o potencialmente peligrosas, extendiéndose

a contextos reproductivos (Schmitt, 1992), como ocurre en *Cupiennius coccineus* F. O. Pickard-Cambridge, 1901, que envuelven a sus presas sólo cuando éstas son más grandes que ellas (Barth, 2002).

En comparación con otros reportes de la familia Ctenidae, el tipo de deposición de *Ancylometes bogotensis* (Keyserling, 1877) es diferente al de *C. longipes*, ya que en vez de ocurrir en la zona frontal (patas 1 y 2 especialmente, quelíceros, ojos y pedipalpos) y en un eje horizontal (como ocurre en *C. longipes*), los machos de *A. bogotensis* atan las patas de 1 a 3 formando un círculo o anillo vertical al cuerpo de las hembras y luego otro anillo interior entre las patelas (Merret, 1988). A su vez, difiere el modo en que las hembras colocan las patas mientras los machos depositan seda hacia los lados en *C. longipes* (en el eje horizontal), atando la parte dorsal de las patas y hacia delante en *A. bogotensis* (en el eje vertical), enlazando la parte ventral de las patas. Lo que se conoce de *Cupiennius coccineus* es que los machos son capaces de depositar seda en el cuerpo de las hembras cuando éstas son más grandes, pero esto no ocurre naturalmente entre co-específicos, sino que se ha visto en encuentros con otra especie de mayor tamaño (Schmitt, 1992).

Se han propuesto numerosas hipótesis para intentar explicar la función del velo nupcial, pero existen pocas evidencias que permitan considerar acertada alguna de ellas. Los datos obtenidos en este trabajo si bien no permiten zanjar el tema, nos pueden orientar acerca de qué hipótesis es más plausible para esta especie. La deposición de velo nupcial para evitar el canibalismo (Zhang et al., 2011) no parece estar ocurriendo, ya que en los casos en que las hembras no aceptaron la cópula, simplemente estiraron las patas de golpe (rompiendo el velo) y se alejaron del macho y no se observó en ninguna oportunidad a las hembras agresivas o con intención de canibalizar a los machos, como también ocurre en Oxyopidae (Preston-Mafham, 1999). Las hembras siempre se mostraron participativas tanto en el cortejo como durante la cópula. Las hembras de *Ctenus longipes* mostraron ser más grandes que los machos, sugiriendo que la deposición de Velo Nupcial podría estar

ocurriendo para inmovilizar a las hembras, como se ha encontrado en otras especies (Anderson & Hebets, 2016). Sin embargo, las hembras nunca se encontraron realmente inmovilizadas, ya que con un simple movimiento brusco de las patas lograban deshacerse de la tela. El hecho de que los machos tienen patas I y II más largas en relación al tamaño del cefalotórax, puede explicarse como un rasgo que permite a los machos abrazar y sujetar más eficientemente a las hembras (Anderson & Hebets, 2016). La forma de sujeción (Figura 14) es mecánicamente beneficiosa para que ellos se mantengan unidos a las hembras e incluso para tratar de inmovilizarlas. Otra posibilidad es que poseer patas largas sea un rasgo que les permite a los machos evitar ser canibalizados (Anderson & Hebets, 2016), o tocar a las hembras a mayor distancia. Luego de la cópula, las hembras quedaron atrapadas al sustrato, como ya se ha reportado en Lycosidae, Pisauridae y Thomisidae (Bristowe, 1958; Carico, 1993; Aisenberg et al., 2008); posiblemente como una estrategia que permite a los machos retirarse con seguridad (Breene & Sweet 1985; Bruce & Carico 1988). La diferencia de tamaño entre los sexos se puede deber a las diferentes fuerzas selectivas que están actuando en machos y hembras (Moya-Laraño et al., 2002). Hembras con mayor tamaño que los machos han sido reportadas en varias especies animales (Fairbairn, 1997; Blanckenhorn, 2005), especialmente en arañas (Vollrath & Parker, 1992) y se cree que ocurre porque favorece la capacidad de almacenar máximas cantidades de energía y nutrientes por parte de las hembras (selección en fecundidad) (Prenter et al., 1999) y mayor agilidad en los machos (Moya-Laraño et al., 2002).

La manera en que las hembras de *C. longipes* retiraron la seda de su cefalotórax y el hecho de no haber encontrado restos de seda en los terrarios luego de que la retiraran por completo de su cuerpo sugiere que tal vez las hembras se están alimentando de la seda, a modo de regalo nupcial. Las arañas son capaces de digerir la seda, ya que es una sustancia proteica costosa de producir (Foelix, 2011; Scott, 2014) y muy nutritiva (Lang, 1996) cuyo consumo las beneficia (Klein et al., 2014). En arañas se han encontrado diferentes tipos de

regalos nupciales (Albo et al., 2013), tanto nutritivos como no nutritivos (Aisenberg et al., 2007; Albo et al., 2014). Por lo general los machos aumentan su éxito reproductivo, duración de cópula y descendencia mediante el ofrecimiento de regalos y aceptación por parte de las hembras (Albo, et al., 2014), siendo éste un carácter sexual secundario condición-dependiente (Albo, et al., 2014). La seda de los machos podría contener información sobre la calidad de los mismos (Albo et al., 2013; Scott, 2014), funcionando como un indicador honesto de calidad masculina (Trillo, et al., 2014). Durante el cortejo y entre las montas, los machos de *Theridiosoma gemmosum* (Theridiosomatidae) (Koch, 1877) se acercan y alejan de las hembras liberando hilos de seda (draglines) que ellas consumen a modo de regalo nupcial (Hajer et al., 2011). Durante el consumo de la seda, las hembras la manipulan con sus patas I (Hajer et al., 2011), similarmente a lo que ocurre en *C. longipes*. Son necesarios estudios al respecto, por ejemplo mediante el marcado de la seda, para confirmar si las hembras realmente consumen la seda del velo nupcial.

Todos los machos de *Ctenus longipes* comenzaron a cortejar antes de contactarse con las hembras, por lo que los estímulos necesarios para que comience el cortejo no funcionan por contacto directo entre los individuos sino por estímulos químicos asociada a la seda o visuales, niveles 2 y 3 respectivamente (Platnick, 1971). Ambos sexos fueron capaces de encontrarse en total oscuridad, como ya ha sido registrado en otros cténidos (Barth, 2002). El tiempo de cortejo fue cerca de 5 veces mayor que los tiempos de cópula y post-cópula, existiendo una gran inversión en señalizar, al igual que en otros cténidos (Barth, 2002). Comportamientos pre-copulatorios largos y complejos podrían explicarse por el gran gasto energético que implica para los animales equivocarse de compañero o de especie (Barth, 1993), especialmente en arañas cazadoras, nocturnas y que poseen mucho veneno como ocurre en arañas de esta familia (Mena-Muñoz et al., 2016). El comportamiento más frecuente en ambos sexos fue el de levantar las patas frontales, esto podría estar ocurriendo porque en las patas es donde se concentran gran parte de las tricobotrias para la captación

de movimientos del aire y sensilas para la recepción de señales vibratorias. En *Cuppienius salei*, la mayor parte de los pelos sensitivos se concentra en la zona ventral de las patas (Barth, 2002). En total oscuridad, las arañas pueden caminar con seis patas, utilizando su primer par como antenas o “bastón de ciego” (Barth, 2002), o podría tratarse de movimientos asociados a la emisión de señales visuales (Costa & González, 1986).

Las etapas iniciales de cortejo en *Cuppienius* son muy similares a la de *C. longipes*. Las hembras liberan hilos de seda posiblemente con feromonas que los machos perciben y por ello comienzan a cortejar mientras se acercan; luego pasan a una fase vibratoria que consiste en oscilaciones del abdomen hacia arriba y abajo (sin tocar el sustrato). Estos movimientos opistosomales se transmiten a través del sustrato a través de las patas, originando señales sísmicas (Barth, 2002). En otros cténidos que viven en simpatria se encontró que las señales químicas femeninas indican la presencia de una hembra, sin especificar la localización exacta. Los machos perciben seda de una hembra, tal vez de una co-específica; luego de estimulados, comienzan a vibrar el abdomen, señal especie-específica que indica que el macho percibió la feromona. Las hembras responden vibrando el abdomen solamente a las señales emitidas por los de su especie para indicar su localización (Barth, 2002).

Durante el cortejo, los machos de *C. longipes* realizaron estridulaciones antes del encuentro, fase acústica en la que parecería que los machos orientan a las hembras. Una vez encontrados y posterior a la monta ocurre la fase de deposición de velo nupcial. En conclusión, el cortejo de *Ctenus longipes* consiste en señales multimodales por parte de los dos sexos, especialmente de los machos. El cortejo se presenta estructurado en fases, durante las que se utilizan diferentes señales que son apropiadas al hábitat en donde ocurren: químicas y/o visuales, vibratorias, sísmicas, táctiles y acústicas. Estas señales pueden estar representando reforzamientos de señales comunicativas y/o funcionar de barreras reproductivas para otras especies (Barth, 2002; Costa et al., 2013). En la zona de la Quebrada de los Cuervos, *C. longipes* vive en simpatria con otros cténidos de los géneros

Parabatinga y *Asthenoctenus* (Á. Laborda, com. pers.), dos especies de menor tamaño que *C. longipes*. Sin embargo, en otras zonas de su distribución (por ejemplo, Brasil), estas arañas viven en simpatría con varias especies de la misma familia y de tamaño similar (Á. Laborda, com. pers.), por lo que en esas zonas sí resultarían importantes los reforzamientos de señales a modo de barreras reproductivas.

Las hembras realizaron cortejo copulatorio durante las inserciones. Este tipo de comportamientos femeninos es muy interesante de estudiar, ya que las hembras son capaces de ejercer gran control sobre la paternidad mediante elección críptica femenina (Eberhard, 1996). Una función del cortejo copulatorio podría ser para inducir cambios en el comportamiento de los machos, como parte de la comunicación copulatoria (Peretti et al., 2006), como se ha encontrado en otras especies. Por ejemplo, en *Diaprepes abbreviatus* Linneaus, 1758 (Coleoptera: Curculionidae) los frotamientos de los machos con patas y antenas sobre el vientre de las hembras aumentan el éxito reproductivo de los machos: a mayores frotamientos, mayores sacudidas del cuerpo de las hembras que se correlacionan con el número de huevos fertilizados (Sirot et al., 2007). En *Ctenus longipes*, la ocurrencia de vibración de patas I por parte de las hembras fue baja (18%) pero en todos los casos ocurrió entre eyaculaciones e inserciones y deposición de seda con posterior eyaculación, por lo que podría tratarse de señales de aceptación de las hembras para continuar con la cópula o incluso de elección críptica femenina (Eberhard, 1996). Hacen falta estudios de la descendencia para analizar qué ocurre luego de la cópula en estos casos.

Este es el primer reporte de estridulación en arañas de la familia Ctenidae (Tabla 3). El hecho de que solamente los machos adultos presenten estas estructuras estridulatorias y a su vez que ciertas hembras cambiaron de dirección luego del comportamiento asociado a la posible estridulación, sugiere que estos órganos tienen una función comunicativa durante el cortejo, posiblemente para aumentar la receptividad femenina (Foelix, 2011). La estridulación es una señal que se propaga a largas distancias y no se ve tan afectada por

clima o luz como ocurre con otras señales (Uhl & Elias, 2011). Ya habían sido reportados órganos estridulatorios en la Superfamilia Lycosoidea, más específicamente en la familia Lycosidae que se encuentra muy emparentado con Ctenidae (Barth, 1982; Rovner, 1975; Uetz & Stratton, 1982). Es posible que existan más especies con órganos estridulatorios señalados en sus descripciones originales, pero para las que no se haya abordado aun el estudio de su función comportamental (M. Simó com. pers.).

Los factores ambientales determinan la buena emisión y recepción de señales comunicativas (Redondo, 1994). En el caso de la estridulación, la emisión se transmite por el aire (Foelix, 2011), con un sonido que es único en la especie (Uetz & Straton, 1982). *C. longipes* es de actividad nocturna y se la ha encontrado en variados sustratos: sobre la tierra, vegetación, e incluso cerca o lejos de cursos de agua de diferentes localidades de Uruguay (Simó & Brescovit, 2001). El uso de este canal comunicativo es muy eficiente en diferentes ambientes, por lo que podría funcionar como reforzador de reconocimiento individual o específico (Eberhard, 1996; Joqué, 2005). Esto concuerda con la hipótesis de “Mate check”, que asume que la cantidad de información transmitida en el cortejo se relaciona con la especialización ecológica de la especie (Joqué, 2005).

Tabla 3. Familias reportadas con capacidad de producción de sonidos mediante estridulación.

Familia	Superfamilia	Tipo de estridulación	Referencia bibliográfica
Agelenidae	Agelenoidea	Estridulación tipo b	Uetz & Stratton, 1982
Amaurobiidae	Amaurobioidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Anyphaenidae	Dictynoidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Araneidae	Araneoidea	Estridulación tipo g	Uetz & Stratton, 1982
Archaeidae		Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Austrochilidae		Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Barychelidae	Barycheloidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Clubionidae	Miturgidae	Estridulación tipo a	Uetz & Stratton, 1982
Corinnidae	Corinnoidea	Estridulación tipo g	Ramírez, <i>et al.</i> , 2001
Ctenidae	Lycosoidea	Estridulación tipo h	Este trabajo
Cyatholipidae	Araneoidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Diguetidae	Pholcoidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Dipluridae	Dipluroidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Gnaphosidae	Gnaphosoidea	Estridulación tipo a	Uetz & Stratton, 1982
Hahniidae	Dictynoidea	Estridulación tipo a	Uetz & Stratton, 1982
Leptonetidae	Leptonetoidea	Estridulación	Uetz & Stratton, 1982
Linyphiidae	Araneoidea	Estridulación tipo d, f, g	Uetz & Stratton, 1982
Lycosidae	Lycosoidea	Estridulación tipo g, h	Barth, 1982; Rovner, 1975; Uetz & Stratton, 1982
Mecysmaucheniidae	Archaeoidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Mimetidae	Mimetoidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Ochyroceratidae	Leptonetoidea	Estridulación	Uetz & Stratton, 1982
Palpimanidae	Palpimanoidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Pholcidae	Pholcoidea	Estridulación tipo d	Peretti <i>et al.</i> , 2006
Phyxelididae	Titanoecoidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Salticidae	Salticoidea	Estridulación tipo a, d, h	Elias <i>et al.</i> , 2003; Uetz & Stratton, 1982
Scytodidae	Scytodoidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Segestriidae	Dysderoidea	Estridulación	Uetz & Stratton, 1982
Sicariidae	Scytodoidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Synotaxidae	Araneoidea	Estridulación	Uhl & Elias, 2011
Tetragnathidae	Araneoidea	Estridulación tipo d	Joc?qué, 2005
Theraphosidae	Theraphosoidea	Estridulación tipos c, d, e	Uetz & Stratton, 1982
Theridiidae	Araneoidea	Estridulación tipos a, b	Uetz & Stratton, 1982; Barth, 1982; Lee, <i>et al.</i> 1986
Titanoecidae	Titanoecoidea	Estridulación tipo h	Almeida-Silva, <i>et al.</i> , 2009
Uloboridae	Uloboroidea	Estridulación tipo d	Uetz & Stratton, 1982
Zodariidae	Zodaroidea	Estridulación tipo d, e, f, g, h	Joqué, 2005

PERSPECTIVAS

Debido a la escasez de trabajos experimentales sobre las funciones del velo nupcial (Scott, 2014), sería muy interesante probarlo en *Ctenus longipes*. Para ello, son necesarias diferentes metodologías según la hipótesis a poner a prueba.

Por ejemplo, se podrían realizar experiencias de cópula y recópula con dos grupos de machos: un grupo con machos capaces de envolver a las hembras y otro grupo sin esa posibilidad para estudiar la agresividad femenina, canibalismo y descendencia, entre otros. Esto es posible colocando silicona dental en las hileras de los machos para impedir que liberen seda. Se ha encontrado en Nephilidae que las hembras son más agresivas cuando los machos tienen impedida la deposición de seda, mostrando que las feromonas masculinas reducen su agresividad (Zhang et al., 2011).

Otro experimento sería impedir la capacidad de liberar seda por parte de los machos (sin lastimarlos) para analizar la hipótesis de canibalismo sexual (Zhang et al., 2011; Anderson & Hebets, 2016), como se ha realizado recientemente en Pisauridae (Anderson & Hebets, 2016).

También se podrían estudiar las sustancias químicas implicadas en el cortejo, ya sean feromonas emitidas tanto por las hembras como por los machos en el velo nupcial para probar la hipótesis de feromonas con información sobre calidad o identidad de los machos (Ross & Smith, 1979).

Para estudiar si la deposición de velo sirve para anular los pelos sensitivos de las hembras (López 1987) se podrían depilar las patas 1 y 2 de las mismas, de modo de impedir la recepción de señales en la zona con mayor número de tricobotrias y sensilas. La hipótesis que plantea que el velo sirve para repeler machos rivales (Aisenberg et al., 2008) podría probarse mediante experiencias de cópula con dos grupos, en un grupo quitando los restos de seda sobre la hembra y en el otro no, exponiendo luego a las hembras a nuevos machos y registrando en detalle sus comportamientos y éxito de recópula.

La hipótesis del velo nupcial como regalo nupcial en *C. longipes* sería muy atractiva para probar. Se podría marcar la seda para confirmar que las hembras la ingieren y por lo tanto, evidenciarlo. A su vez, los comportamientos realizados por las hembras luego de la cópula en *C. longipes* coinciden con los descritos para *T. gemmosum* en la que se reporta al velo como regalo nupcial nutricional: las hembras permanecen en contacto con la seda y realizan movimientos con sus dos patas I hacia sus quelíceros (Hajer et al., 2011). En *T. gemmosum*, sin embargo, los machos no depositan seda en el cuerpo de las hembras, sino una dragline (o hilo de seda) que Scott (2014) interpreta como velo nupcial.

Como conclusión, este es un primer aporte en la biología reproductiva de *Ctenus longipes*, en el que muestra ser un buen modelo de estudio de comportamiento sexual, ya que a partir de este trabajo se encontraron valiosos aportes sobre velo nupcial y estridulación, que abren las puertas a nuevas incógnitas y futuras investigaciones al respecto.

REFERENCIAS

- 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). *Behav. Ecol. and Soc.* 62: 29-35.
- Aisenberg, A., Estramil, N., González, M., Toscano-Gadea, C., & Costa, F.G. (2008). Silk release by copulating *Schizocosa malitiosa* males (Araneae, Lycosidae): a bridal veil? *J. Arachnol.* 36: 204-206.
- Aisenberg, A., Toscano-Gadea, C., & Ghione, S. (2011). *Guía de Arácnidos del Uruguay*. Ediciones de la fuga. Colección Ciencia Amiga. 256 pp.
- Albo, M. J., Toft, S., & Bilde, T. (2013). Sexual selection, ecology, and evolution of nuptial gifts in spiders. En Macedo, R. & Machado, G. (eds.). *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*. Academic Press, London, UK. 183–200.
- Albo, M.J., Melo-González, V., Carballo, V., Baldenegro, F., Trillo, M.C. & Costa, F.G. (2014). Evolution of worthless gift if favoured by male condition and prey access in spiders. *An. Behav.* 92: 25-31.
- Almeida-Silva, L.M., Bescovit, A.D., Griswold, C.E. (2009). On the poorly known genus *Anuvinda* Lehtinen, 1967 (Araneae: Titanoecidae). *Zootaxa* 2266: 61–68.
- Alvarado-Castro, J.A. & Jiménez, M.L. (2011). Reproductive behavior of *Homalonychus selepoides* (Araneae: Homalonychidae). *The Journal of Arachnology.* 39: 18- 127.
- Anava, A. & Lubin, Y. (1993). Presence of gender cues in the web of a widow spider *Latrodectus revivensis*, and a description of courtship behaviour. *Bull. Br. Arachnol. Soc* 9: 119–122.
- Anderson, A.G. & Hebets, E. (2016). Benefits of body size dimorphism and copulatory silk wrapping in the sexually cannibalistic nursery web spider, *Pisaurina mira*. *Papers in the Biological Sciences*. Eileen Hebets Publications. Paper 54 .
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 599 pp.
- Arias de Reyna, L.M. (1994). Filogenia del comportamiento. En Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. 139-152.
- Barth, F.G. (1982). Spiders and Vibratory Signals: Sensory reception and behavioural significance. En Witt, P.N. & Rovner, J.S. (eds.). *Spider Communication: Mechanism and Ecological Significance*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 66- 121.
- Barth, F.G. (1993). Sensory guidance in spider pre-copulatory behaviour. *Camp. Biochem. Physiol.* 104^a (4): 717-733.

- Barth, F.G. (2002). A spider's world. Senses and behavior. Springer Verlag Berlin Heidelberg New York. 394 pp.
- Baruffaldi, L. & Costa, F.G. (2010). Changes in male sexual responses from silk cues of females at different reproductive states in the wolf spiders *Schizocosa malitiosa*. J. Ethol. 28: 75-85.
- Bateman, A.J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity. 2: 349-368.
- Berendonck, (2003). Reproductive strategies in *Latrodectus revivensis* (Araneae; Theridiidae): functional morphology and sexual cannibalism.
- Blanckenhorn, W.U. (2005). Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. Ethology. 111: 977-1016.
- Blumstein, D.T., Daniel, J.C., & Evans, C.S. (2000). JWatcher. Version 0.9. Disponible en <http://www.jwatcher.ucla.edu/>
- Breene, R.G. & Sweet, M.H. (1985). Evidence of insemination of multiple females by the black widow spider *Latrodectus mactans* (Araneae, Theridiidae). J. Arachnol.13: 331-335.
- Bristowe, B.A. (1929). The mating habits of spiders, with special reference to the problems surrounding sex dimorphism. Proc. Zool. Soc. 11: 309-356.
- Bristowe, W.S. (1931). The mating habits of spiders: a second supplement, with the description of a New Thomisid from Krakatau. Proc. Zool. Soc. 1401-1412.
- Bristowe, W.S. (1958). The World of Spiders (J. Fisher, J. Gilmour, J. Huxley, and L. D. Stamp, Eds.). Collins, London, UK.
- Bruce, J.A. & Carico, J.E. (1988). Silk use during mating in *Pisaurina mira* (Walckenaer) (Araneae, Pisauridae). J. Arachnol. 16: 1-4.
- Carico, J.E. (1993). Revision of the genus *Trechalea* Thorell (Araneae, Trechaleidae). J. Arachnol. 21 :226–257.
- Carranza, J. (1994a). Reproducción. En Carranza, J. (ed.). Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento. Publicaciones de la Universidad de Extremadura. Cáceres, España. 341-361.
- Carranza, J. (1994b). Sistemas de apareamiento y selección sexual. En Carranza, J. (ed.). Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento. Publicaciones de la Universidad de Extremadura. Cáceres, España. 362-406.
- Coddington, J.A. & Levi, H.W. (1991). Systematics and evolution of spiders. Annu. Rev. Ecol. Syst. 22: 565-592.
- Costa, F.G. (1975). El comportamiento precopulatorio de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). Rev. Brasil. Biol. 35 (3): 359-368.
- Costa, F.G (1998). Copulatory pattern and fertilization success in male Wolf spiders without pre- or post-copulatory sperm induction. J. Arachnol. 26: 106-112.

- Costa, F.G. & González, L.A. (1986). Estructura del comportamiento del macho de *Lycosa malitiosa* (Araneae, Lycosidae) en presencia de feromona sexual. *Rev. Brasil. Biol.* 46 (2): 477-487.
- Costa, F.G., Montes De Oca, L., Perdomo, C., Ortíz-Villatoro, D., Baruffaldi, L. & Pérez-Miles, F. (2013). Is more better? Sexual confusión during courtship between two sympatric and synchronic tarantulas: *Acanthoscurria siuna* and *Eupalaestrus weijenberghi*. *Zoologia*. 30 (5): 577-580.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Dominguez, K. & Jiménez, M.L. (2005). Mating and self-burying behavior of *Homalonychus theologus* Chamberlin (Araneae, Homalonychidae) in Baja California Sur. *J. Arachnol.* 33:167–174.
- Eberhard, W.G. (1996). *Female Control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 502 pp.
- Eberhard, W.G. (2004). Why study spider sex: special traits of spiders facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice. *J. Arachnol.* 32: 545-556.
- Elias, D.O., Mason, A.C., Maddison, W.P. & Hoy, R.R. (2003). Seismic signals in a courting male jumping spider (Araneae: Salticidae). *J. Exp. Biol.* 206: 4029-4039.
- Fairbairn, D.J. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687.
- Foelix, R.F. (2011). *Biology of Spiders*. Oxford University Press. UK. 419 pp.
- Foellmer, M.W. & Fairbairn, D.J. (2005). Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia*. 142: 653-662.
- Garrison, N.L., Rodriguez, J., Agnarsson, I., Coddington, J.A., Griswold, C.E., Hamilton, C.A., Hedin, M., Kocot, K.M., Ledford, J.M., & Bond, J.E. (2016). Spider phylogenomics: untangling the Spider Tree of Life. *PeerJ* 4:e1719; DOI 10.7717/peerj.1719
- Gaskett, A.C. (2007). Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biol. Rev.* 82: 27-48.
- Gayon, J. (2000). History of Concept of Allometry. *Amer. Zool.* 40: 748-758.
- Gerhardt, U. (1933). Neue untersuchungen zur sexualbiologie der spinnen, insbesondere an arten der mittelmeerländer und der tropen. *Zeitschrift für Morphol. und Ökologie der Tiere* 27:1–75.
- Ghiselin, M.T. (2010). The distinction between primary and secondary sexual characters. En Leonard, J. & Cordoba-Aguilar, A. (Eds.). *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford University Press, United States. 537 pp.

- Gregorič, M., Šuen, K., Cheng, R., Kralj-Fišer, S. & Kuntner, M. (2016). Spider behaviors include oral sexual encounters. *Sci. Rep.* 6, 25128; doi: 10.1038/srep25128.
- Grela, I & Romero, M.F. (1997). Estudio comparativo en dos sectores de bosques de quebrada del arroyo Lunarejo, Departamento de Rivera. Tesis Ingeniero Agrónomo. 80 pp.
- Griswold, C.E., Ramirez, M.J, Coddington, J.A., Platnick, N.I. (2005). Atlas of phylogenetic data for entelegyne spiders (Araneae, Araneomorphae, Entelegyne) with comments on their phylogeny. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 56: 1-324.
- Hajer, J., Hajer, J., Řeháková, D. (2011). Mating behavior of *Theridiosoma gemmosum* (Araneae: Theridiosomatidae)- the unusual role of male draglines silk. *Arch. Biol. Sci., Belgrade*, 63 (1), 199-208.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2003). Past Palaentological, versión 1.18 [Intenet]. Disponible en folk.uio.no/ohammer/past.
- Herberstein, M.E. & Wignall, A. (2011). Introduction: spider biology. En *Spider Behaviour. Flexibility and Versatility*. Cambridge University Press. Macquarie University, Sydney, Australia. 1-30.
- Herms, W.B., Bailey, S.F., Mcivor, B. (1935). The Black Widow Spider. University of California. Bulletin 591. 30 pp.
- Joque, R. (2005). Six stridulating organs on one spider (Araneae, Zodariidae): is this the limit? *J. Arachnol.* 33: 597-603.
- Kalmus, H. (1932) Über den Erhaltungswert der phänotypischen (morphologischen) Anisogamie und die Entstehung der ersten Geschlechtsunterschiede. *Biol. Zentrul.* 52,716.
- Keyserling, G.E. (1891). Spinnen Amerikas. Brasilianische Spinnen. 334 pp.
- Klein, A.L., Trillo, M.C. & Albo, M.J. (2012). Sexual receptivity in varies according to female age in a Neotropical nuptial gift-giving spider. *J. Arachnol.* 40 (1): 138-140.
- Klein, A.L., Trillo, M.C., Costa, F.G. & Albo, M.J. (2014). Nuptial gift size, mating duration and remating success in the spider *Paratrechalea ornata*. *Ethology, Ecology and Evolution.* 26: 29-39.
- Krafft, B. (1982). The significance and complexity of communication in spiders. En Witt, P.N. & Rovner, J.S. (eds.). *Spider Communication: Mechanism and Ecological Significance*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 15-66.
- Knoflach, B. (2004). Diversity in the copulatory behavior of comb-footed spider (Araneae, Theridiidae). *Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz.* 14: 161-256.
- Laborda, Á. & Simó, M. (2015). Description of the female of *Eutichurus ibiuna* Bonaldo, 1994 (Araneae: Eutichuridae) with notes on natural history and sexual behavior. *Zootaxa.* 4021 (4): 591-596.

- Lang, A. (1996). Silk investment in gifts by males of the nuptial feeding spider *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae). *Behaviour* 133:697–716.
- Lee, R.C.P., Nyffeler, M. & Krelina, E. (1986). Acoustic communication in the spider species of the genus *Steatoda* (Araneae, Theridiidae). *J. of the Swiss Entom. Soc.* 59: 337- 348.
- López, A. (1987). Glandular Aspects of Sexual Biology. En *Ecophysiology of Spiders*. W. Nentwig (ed.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 121-132.
- Majerus, M.E. (2003). The logic of sex. En: *Sex wars: genes, bacteria, and biased sex ratios*. Princeton University Press. New Jersey, United States. 3-35
- Mena-Muñoz, L.M., Maguiña-Vargas, C. & Lachira-Alban, A. (2016). Phoneutrismo en Piura: reporte de un caso clínico. *Acta Med. Peru.* 33 (1): 70-74.
- Merrett, P. (1988). Notes on the biology of the Neotropical pisaurid, *Ancylometes bogotensis* (Keyserling) (Araneae: Pisauridae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 7 (7): 197-201.
- Moya-Laraño, J., Halaj, J. & Wise, D. H. (2002). Climbing to reach females: Romeo must be small. *Evolution.* 56 (2): 420-425.
- Parker, G.A. (1982). Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. *J. Theoret. Biol.* 96: 281-294.
- Parker, G.A., Baker, R.R., & Smith, V.G.F. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. theor. Biol.* 36: 529-553.
- Peretti, A., Eberhard, W.G., Briceño, R.D. (2006). Copulatory dialogue: female spiders sing during copulation to influence male genitalic movements. *Anim. Behav.* 72: 413-421.
- Platnick, N.I. (1971). The evolution of courtship behavior un spiders. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 2: 40-47.
- Prenter, J., Elwood, R.W., Montgomery, W.I. (1999). Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution.* 53 (6): 1987-1994.
- Preston-Mafham, K.G. (1999). Notes on bridal veil construction in *Oxyopes schenkeli* Lessert, 1927 (Araneae: Oxyopidae) in Uganda. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 11 (4), 150-152.
- Ramírez, M.J., Lopardo, L. & Bonaldo, A.B. (2001). A review of the Chilean spider genus *Olbus*, with notes on the relationships of the Corinnidae (Arachnida, Araneae). *Insect systematics and evolution* 31: 441–462.
- Redondo, T. (1994). Comunicación: teoría y evolución de las señales. En Carranza, J. (ed.) *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura. Cáceres, España. 255-297.
- Robinson, M.H. & Robinson, B. (1973). The stabilimenta of *Nephila clavipes* and the origins of stabilimentum-building in Araneids. *Psyche.* 80: 277-288.

- Robinson, M.H. & Robinson, B. (1980). Comparative studies of the courtship and mating behaviour of tropical araneid spiders. *Pacific Insects Monogr.* 36: 1-218.
- Ross, K. & Smith, R.L. (1979). Aspects of the courtship behavior of the black widow spider *Latrodectus herperus* (Araneae: Theridiidae), with evidence for the existence of a contact pheromone. *J. Arachnol.* 7: 69-77.
- Rovner, J.S. (1975). Sound production by nearctic wolf spiders: a substratum-coupled stridulatory mechanism. *Science* 190: 1309-1310.
- Schmitt, A. (1992). Conjectures on the origins and functions of a bridal veil spun by the males of *Cupiennius coccineus* (Araneae, Ctenidae). *J. Arachnol.* 20: 67-68.
- Schneider, J. & Andrade, M. (2011) Mating behavior and sexual selection. En Herberstein, M.E. (ed.). *Spider Behaviour: Flexibility and Versatility*. Cambridge University Press. Macquarie University, Sydney, Australia. 215-274.
- Scott, C. (2014). Web reduction behavior and the chemical communication system of the western black widow, *Latrodectus hesperus*. Master Thesis. Simon Fraser University. pp
- Scott, C., Vibert, S., Gries, G. (2012). Evidence that web reduction by western black widow males functions in sexual communication. *Can. Entomol.* 144: 672–678.
- Segoli, M., Arieli, R., Sierwald, P., Harari, A.R. & Lubin, Y. (2008). Sexual cannibalism in the brown widow spider (*Latrodectus geometricus*). *Ethology* 114: 279-286.
- Sierwald, P. (1988). Notes on the behavior of *Thalassius spinosissimus* (Arachnida: Araneae: Pisauridae). *Psyche*. 95: 243-252.
- Simó, M. & Bescovit, A.D. (2001). Revision and cladistic analysis of the Neotropical spider genus *Phoneutria* Perty, 1833 (Araneae, Ctenidae), with notes on related Cteninae. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 12 (2): 67-82.
- Sirot, L.K., Brockmann, J. & Lapointe, S.L. (2007). Male post-copulatory reproductive success in the beetle, *Diaprepes abbreviatus*. *Anim. Behav.* 74: 143-152.
- Starr, C.K. (1988). Sexual behavior in *Dictyna volucripes* (Araneae, Dictynidae). *J. Arachnol.* 16: 321-330.
- Stern, H. & Kullmann, E. (1981). *Leben am seidenen Faden*. Kindler Verlag, München.
- Thornhill, R. (1983). Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *The Am. Nat.* 122 (6): 765-788.
- Trillo, M.C., Melo-González, V., Albo, M.J. (2014). Silk wrapping of nuptial gifts as visual signal for female attraction in a crepuscular spider. *NAWI.* 101 (2): 123-130.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En Campbell, B. (ed.). *Sexual Selection and the descent of man*. University of California Los Angeles. Aldine Publishing Company. Chicago, United States. 136-179.

Uetz, G.W. & Stratton, G.E. (1982). Acoustic Communication and reproductive isolation in spiders. En Witt, P.N. & Rovner, J.S. (eds.). Spider Communication: Mechanism and Ecological Significance. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 123-159.

Uhl, G. & Elias, D.O. (2011). Communication. En Spider Behaviour. Flexibility and Versatility. Cambridge University Press. Macquarie University, Sydney, Australia. 127-189.

Vollrath, F. & Parker, G.A. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. Nature. 360: 156-159.

World Spider Catalogue (2016). World Spider Catalogue. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 17.0, accessed on 1 February.

Zar, J.H. (1999). Biostatistical analysis. 4th edition. New Jersey: Prentice-Hall.

Zhang, S., Kuntner, M., & Li, D. (2011). Mate binding: male adaptation to sexual conflict in the golden orb-web spider (Nephilidae: *Nephila pilipes*). Anim. Behav. 82: 1299-1304.

RESÚMENES PRESENTADOS EN CONGRESOS

- 2014_ Trillo, M.C., Laborda, Á., & Aisenberg, A. ¡Átame! Comportamiento sexual en *Ctenus longipes* Keyserling 1891 (Araneae: Ctenidae). IV Congreso Latinoamericano de Aracnología (Morelia, Michoacán, México). Presentación de póster (Laborda).
- 2014_ Trillo, M.C., Laborda, Á., & Aisenberg, A. Lazos de amor arácnido: reporte de velo nupcial en *Ctenus longipes* Keyserling, 1891 (Araneae: Ctenidae). III CUZ: Congreso Uruguayo de Zoología. Presentación oral (Trillo).
- 2015_ Trillo, M.C., Laborda, Á., Francescoli, G., & Aisenberg, A. Cántame y átame: posible estridulación durante el cortejo en una araña con velo nupcial (*Ctenus longipes*, Ctenidae). V JUCA: Jornadas uruguayas de comportamiento animal. Presentación de póster (Trillo).
- 2016_ Trillo, M.C., Laborda, Á., Francescoli, G., & Aisenberg, A. Dimorfismo sexual en *Ctenus longipes* (Ctenidae), una araña con deposición de velo nupcial. IV JUCA: Jornadas uruguayas de comportamiento animal. Sometido para presentación de póster (Trillo).

IV CONGRESO LATINOAMERICANO DE ARACNOLOGÍA.

MORELIA, MÉXICO.
20-25 de julio de 2014

¡ÁTAME! COMPORTAMIENTO SEXUAL EN *Ctenus longipes* KEYSERLING 1891 (ARANEAE: CTENIDAE)

Mariana C. Trillo, Álvaro Laborda & Anita Aisenberg.



Se denomina velo nupcial al conjunto de hilos de seda que los machos de ciertas especies de arañas depositan sobre las hembras durante el cortejo o cópula. Este comportamiento ha sido descrito para las familias Ctenidae, Dictynidae, Homalonychidae, Lycosidae, Nephilidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pisauridae, Theridiidae y Thomisidae. Existen dos reportes de este comportamiento para Ctenidae, correspondientes a las especies *Cupiennius coccineus* y *Ancylometes bogotensis*. El objetivo del presente estudio fue describir en detalle el comportamiento de cortejo, deposición de velo nupcial y cópula en *Ctenus longipes*. Se realizaron observaciones en terrarios con arena y piedras como sustrato, y agua a disposición. Los registros se realizaron en condiciones de oscuridad con video-cámara con función nocturna. Los videos fueron analizados con el programa de análisis de comportamiento J-Watcher. Se obtuvieron 4 apareamientos exitosos. El comportamiento de cortejo masculino realizado con mayor frecuencia fue el de elevar y mantener en el aire una o ambas patas I (media±desvío estándar: 9.00±7.35). Previo al apareamiento y durante el cortejo, los machos fijaron un hilo de seda en el sustrato. Durante la monta, las hembras replegaron sus patas contra el cuerpo y luego los machos envolvieron con seda las patas anteriores, pedipalpos y quelíceros de las hembras. Las cópulas tuvieron una duración promedio de 2.50±2.84 minutos, presentando una media de 1.50±0.58 inserciones palpares y 5.75±3.86 eyaculaciones. Todos los apareamientos finalizaron luego de que las hembras comenzaron a extender sus patas en el lugar o empezaron a caminar. Las hembras retiraron el velo nupcial con sus quelíceros y pedipalpos e ingirieron los hilos de seda. Se han planteado diversas hipótesis para explicar el comportamiento de deposición de velos nupciales: estimulación de la hembra, inhibición de su agresividad, evaluación de la calidad masculina por las feromonas asociadas a la seda, o como repelente hacia otros machos. Futuros experimentos se focalizarán en poner a prueba dichas hipótesis, incluyendo la posibilidad del velo de seda como regalo nupcial nutricional en esta especie.

Palabras clave: velo nupcial, apareamiento, *Ctenus*.

Modalidad: póster

III CONGRESO URUGUAYO DE ZOOLOGÍA.

MONTEVIDEO, URUGUAY
7-12 de diciembre de 2014



LAZOS DE AMOR ARÁCNIDO: REPORTE DE VELO NUPCIAL EN *Ctenus longipes* KEYSERLING, 1891 (ARANEAE: CTENIDAE).

Mariana C. Trillo, Álvaro Laborda & Anita Aisenberg.

Los machos de ciertas especies de arañas colocan hilos de seda sobre su pareja durante el encuentro sexual, denominados 'velo nupcial'. La deposición de velos nupciales se ha descrito en Dictynidae, Homalonychidae, Lycosidae, Nephilidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pisauridae, Theridiidae y Thomisidae. En Ctenidae, se reportaron velos nupciales en *Cupiennius coccineus* F. O. Pickard-Cambridge, 1901 y *Ancylometes bogotensis* (Keyserling, 1877). El objetivo fue describir el comportamiento de cortejo y cópula en *Ctenus longipes*. Se expusieron 11 parejas de individuos vírgenes en el laboratorio y se observó su comportamiento de cortejo, cópula y post-cópula. El cortejo consistió en el acercamiento del macho hacia la hembra elevando y manteniendo en el aire una o ambas patas I, intercalado con sacudida de patas, o vibración de abdomen y sacudida de patas en simultáneo. La duración de cortejo fue de 21.29 ± 38.76 min (media \pm desvío estándar). El comportamiento más frecuente tanto en machos como hembras fue elevar y mantener en el aire una o ambas patas I (12.45 ± 10.33 y 13.82 ± 13.16 , respectivamente). Pevio al apareamiento, los machos fijaron un hilo de seda en el sustrato. El macho monta frontalmente y se coloca arriba de la hembra. Pevio a la inserción palpar, el macho depositó seda sobre las patas anteriores, palpos y quelíceros de la hembra. La duración de cópula fue de 1.56 ± 2.18 min ($n = 11$). Luego del desmonte, las hembras retiraron el velo nupcial con sus pedipalpos llevándolo a sus quelíceros. En ningún caso se observaron ataques de hembras hacia machos. La función del velo nupcial podría estar vinculada con la inhibición de la agresividad femenina y/o estimulación sexual, repelente para otros machos, o como regalo nupcial nutricional. Conocer si alguna de estas hipótesis explica este comportamiento en *C. longipes* requerirá de futuros estudios.

Modalidad: oral

**V JORNADAS URUGUAYAS DE
COMPORTAMIENTO ANIMAL**

MONTEVIDEO, URUGUAY
7-9 de setiembre de 2015



CÁNTAME Y ÁTAME: POSIBLE ESTRIDUCACIÓN DURANTE EL CORTEJO EN UNA ARAÑA CON VELO NUPCIAL (*Ctenus longipes*, CTENIDAE).

Mariana C. Trillo, Álvaro Laborda, Gabriel Francescoli & Anita Aisenberg.

En ciertas especies de arañas, durante el cortejo y/o la cópula, los machos depositan hilos de seda sobre las hembras, comportamiento conocido como deposición de velo nupcial. *Ctenus longipes* Keyserling, 1891 es una araña errante nocturna que se encuentra en ambientes de quebrada de nuestro país. En estudios anteriores se describió la deposición de velo nupcial previo a la inserción palpar en esta especie. Observaciones casuales mostraron trenes de movimientos sincrónicos de los palpos de los machos cuando están expuestos a las hembras, sugiriendo la posibilidad de comunicación vibratoria durante el cortejo. El objetivo fue analizar en detalle el cortejo en *Ctenus longipes* y examinar los ejemplares con el fin de identificar la presencia de estructuras estridulatorias que pudieran estar implicadas en la comunicación entre los sexos. Se expusieron once parejas de *C. longipes* en condiciones de laboratorio. Se filmaron los encuentros con video-cámara de visión nocturna y los videos fueron analizados con el programa J-Watcher. Se examinaron ejemplares adultos de ambos sexos bajo la lupa estereoscópica y se tomaron fotografías de los palpos en el microscopio electrónico de barrido. La duración de cortejo fue de 21.29 ± 38.76 min (media \pm desvío estándar). Los machos realizaron movimientos alternados de palpos hacia arriba y abajo, oscilando sus segmentos distales ($n = 9$; número de apariciones = $4,89 \pm 5,67$; duración = 4.26 ± 7.74 seg). Se identificaron posibles estructuras estridulatorias de raspador y lira en los machos, localizadas en la unión tibio-tarsal de los palpos. Al tratarse de una especie nocturna, se podría esperar que el canal acústico sea preponderante para el encuentro y la sincronización de la receptividad en ambos sexos. Mediante grabaciones acústicas y realización de sonogramas podremos confirmar la emisión de sonido durante el cortejo en esta especie.

Modalidad: póster

Resumen sometido a presentar en:

IV CONGRESO URUGUAYO DE ZOOLOGÍA

MALDONADO, URUGUAY

4-9 de diciembre de 2016



DIMORFISMO SEXUAL EN *Ctenus longipes* (CTENIDAE), UNA ARAÑA CON DEPOSICIÓN DE VELO NUPCIAL.

Mariana C. Trillo, Álvaro Laborda, Gabriel Francescoli & Anita Aisenberg.

Llamamos velo nupcial a la deposición de seda por parte de los machos sobre las hembras durante el cortejo y la cópula. Las razones por las que ocurre este tipo de comportamientos siguen siendo una incógnita ya que existen muchas hipótesis que intentan explicarlo y han sido pocas veces puestas a prueba. Una posibilidad es que ocurra para evitar el canibalismo sexual cuando las hembras son de mayor tamaño que los machos. El objetivo de este trabajo fue estudiar si existe dimorfismo sexual de tamaño en la araña *Ctenus longipes* Keyserling, 1891, en la que recientemente se ha registrado deposición de velo nupcial previo y durante la cópula. Se tomaron fotografías de ejemplares adultos de ambos sexos ($n = 30$) utilizando una lupa estereoscópica. A partir de estas fotografías se tomaron medidas del ancho del cefalotórax y largo de tibia-patela de patas I y II (medidas representativas de tamaño corporal y largo de patas, respectivamente). Se utilizó el programa de procesamiento de imágenes ImageJ 1.45 para las mediciones. Se encontraron diferencias significativas entre los sexos en el ancho del cefalotórax, siendo las hembras de mayor tamaño corporal ($t = -0.409$, $p = 0.005$), pero no se hallaron diferencias entre los sexos en el largo de las patas I y II. Sin embargo, los machos presentaron las patas I y II más largas que las hembras en relación al tamaño corporal (ANCOVA: $p = 0.000033$; $GL = 1$; $F = 24.69$; $SS = 0.0277$ y $p = 0.00004$; $GL = 1$; $F = 24.20$; $SS = 0.0245$, respectivamente). Las hembras de *C. longipes* son más grandes que los machos, sugiriendo que la deposición de velo nupcial por parte de estos podría tener como objetivo el de inmovilizar a su pareja, como se ha encontrado en otras especies. Sin embargo, de acuerdo a nuestras observaciones las hembras nunca se encontraron realmente inmovilizadas, ya que con un simple movimiento brusco de las patas lograban deshacerse de la tela. El hecho de que los machos tengan patas I y II más largas en relación al tamaño corporal podría explicarse como un rasgo que permite a los machos abrazar y sujetar más eficientemente a las hembras, o adicionalmente un rasgo seleccionado por la hembra durante el cortejo.

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer primero que nada a mi familia, que siempre me apoyó en mis decisiones, confiaron en mis elecciones y me enseñaron grandes valores. A mis padres, Celeste y Jorge, mis hermanos Vero, Ale y Fer y mis cuñados que son como hermanos para mí, Gonza, Gaby y Rodri; a mis sobrinos Sari, Juanma, Pauli, Ana, Isma, Fede, Jose, Fran y Diegui, que son lo más lindo del mundo y estoy muy orgullosa de ellos.

A mis amigos, que también siempre estuvieron en las buenas y en las malas, apoyándome y mostrándome lo importante de las verdaderas amistades. Los de facultad, compañeros de estudio, de clase, almuerzos, mates y charlas, con los que con la excusa de preparar algún examen conocí excelentes personas y pasé momentos inolvidables. También los amigos extra facultad, que al principio no entendían en qué estaba pensando cuando empecé con las arañas, y muy de a poquito se fueron interesando, preguntando, e incluso diciendo la tan preciada frase: “ayer vi una araña, me acordé de vos y no la maté”, música para mis oídos. Los grandes amigos que conocí en diferentes trabajos, que también fueron muy importantes durante la carrera, ya que siempre estuvieron dándome esos empujoncitos hacia adelante cuando era necesario.

A uno de los más lindos regalos que me dio la aracnología, Álvaro, mi gran compañero, que SIEMPRE está para sostenerme, alentarme, cuidarme, enseñarme y bajarme a tierra. Mi otro compañero de ruta, Adriano, que fue y sigue siendo mi gran salvador.

Mis tutores Anita y Gabriel, que han sido muy importantes para la realización de este trabajo, y que sin ellos nada de esto hubiese posible. En especial a Anita, que además de su siempre buena disposición y tiempo cuando necesité, puso su plena confianza en mí y eso ha sido muy motivante. Los miembros del tribunal, Anita, Gabriel y Carmen por sus valiosos aportes y sugerencias para la realización de este trabajo.

A todo el LEEE por toda la linda energía que se respira todos los días: A mi aracno-madrina Sole que me contactó con el laboratorio, Costa por abrirme las puertas del laboratorio desde muy temprano, por sus consejos, enseñanzas mostrando una gran humildad y sinceridad en todo momento. A Majo, otra persona muy importante en lo que soy hoy en día, que muuuuuuuucho de lo que sé a es gracias a su trabajito de hormiga. Maca, que me enseñó a usar los programas J-Watcher e Image J. Rodri por su tiempo y aportes sobre el dimorfismo sexual y la buena música. Lau, por la cría de animales y que sin ella no tendríamos alimento. Marcelo, por sus excelentes videos y ayuda en salidas de campo. A Estefa, Lore, Leti, Ire, Carlitos, Andre, Agustín, Faby, Mati, Seba, Nico, Cami y Magalí por su ayuda con bibliografía,

colectas y cría, constante motivación, consejos, interés y disposición. A los integrantes de la Sección Entomología, con los que también aprendí mucho, en especial a Miguel y Álvaro por el acceso al material de la Colección Entomológica de Facultad de Ciencias. A Álvaro también por sus imágenes (fotos y dibujo), colectas e información. Al Servicio de Microscopía de Facultad de Ciencias.

Gracias a todos!