

**Estrategias reproductivas en tres especies  
de arañas del género *Anelosimus*  
(Theridiidae), con énfasis en la araña  
subsocia uruguaya *A. viera***



**Carolina Rojas Buffet**

**Montevideo, Uruguay  
Octubre de 2016**

**TESIS DE MAESTRÍA**

**Área Biología, Subárea Zoología**

**Programa de Ciencias Básicas (PEDECIBA)**

**Facultad de Ciencias, UdelaR**



**Orientadora**

**Dra. Carmen Viera**

**Tribunal**

**Dr. Miguel Simó**

**Dr. João Vasconcellos Neto**

**Dra. Anita Aisenberg**

# AGRADECIMIENTOS

---

Quisiera agradecer al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) por permitirme estar en el programa y por el apoyo económico para la realización de la tesis.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por el otorgamiento de la beca de Maestría.

A mi orientadora, Carmen Viera, por aceptar ser mi tutora, por brindarme todos sus conocimientos académicos. Por confiar en mí, por su amistad, aguante, dedicación, tiempo y paciencia.

A los miembros del tribunal, Miguel Simó, João Vasconcellos Neto y Anita Aisenberg por su tiempo, disposición para evaluar este trabajo y por sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron muchísimo esta tesis.

A la Prefectura Municipal de Jundiá y a João por permitirme realizar una pasantía en la Base Ecológica de Sierra de Japi, San Pablo, Brasil, cuyos resultados dieron lugar al capítulo IV de esta tesis. A João por recibirme en su hermosa tierra, por ser tan hospitalario y enseñarme sobre la gran diversidad de bichos que están allí presentes. A Susana Diniz por ayudarme a identificar y distinguir las especies brasileras.

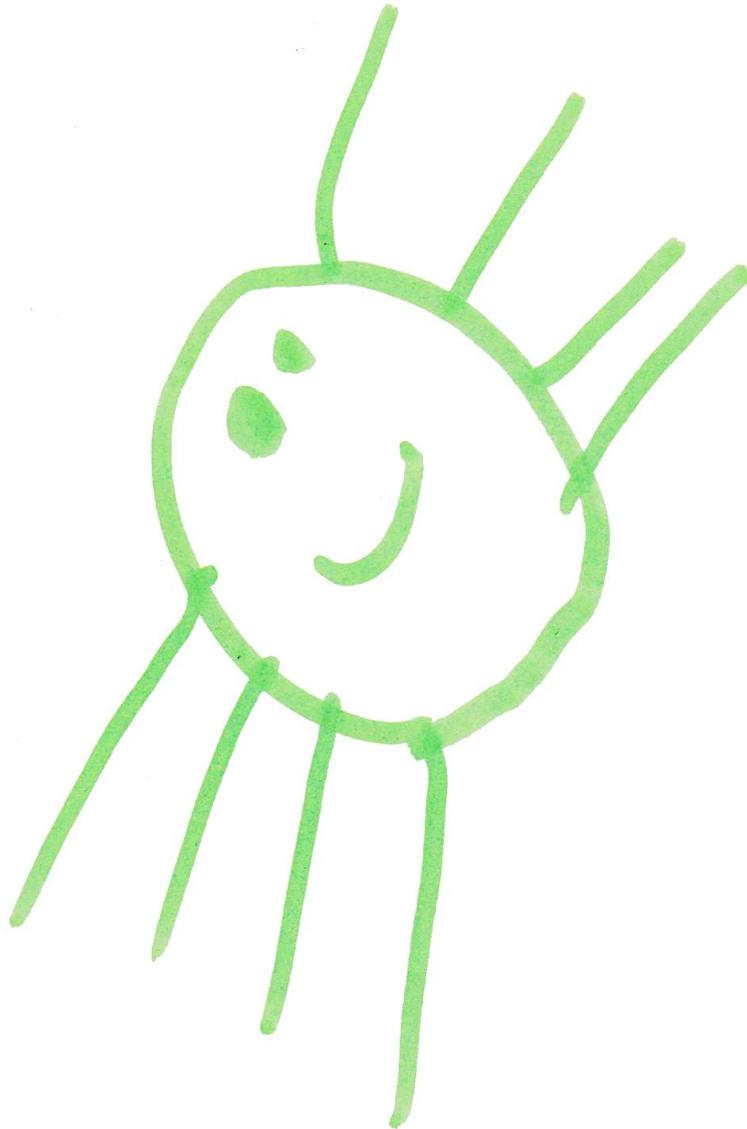
A la sección Entomología de la Facultad de Ciencias donde pude llevar a cabo mi tesis en un ambiente de amistad y trabajo. A todas las personas de la sección con quienes he compartido los últimos años y quienes han contribuido en mi crecimiento académico y personal.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología del Comportamiento del IIBCE, en especial a Ramiro Tambasco, Martín Santana y Marcelo Ottati por hacerme reír a carcajadas! A Ramiro y Marcelo por su ayuda con la cría y mantenimiento de las arañas.

A Carlos Perafán por su especial compañía día a día y por sus valiosos aportes y lectura crítica de la tesis.

A mi hermana Alejandra y a mis padres Charffa y Julio, por su apoyo incondicional durante toda mi carrera y durante todas las etapas de mi vida.

Dedico el trabajo a continuación a **mi sobrina Agustina**,  
por sus picardías que alegran cada día de mi vida.



# ÍNDICE

<b>Resumen</b> .....	2
<b>Introducción general</b> .....	3
Generalidades de Araneae .....	3
Socialidad en arañas.....	3
El género <i>Anelosimus</i> Simon, 1891 .....	6
<b>Objetivos</b> .....	11
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos.....	11
<b>Estructura de la tesis</b> .....	12
<b>Capítulo I: Cortejo y cópula en <i>Anelosimus viera</i></b> .....	13
Marco teórico.....	14
Materiales y Métodos .....	19
Resultados .....	21
Discusión .....	34
<b>Capítulo II: Inducción espermiática en <i>Anelosimus viera</i></b> .....	40
Marco teórico.....	41
Materiales y métodos .....	42
Resultados .....	42
Discusión .....	45
<b>Capítulo III: Interacciones sexuales entre machos adultos y hembras penúltimas en <i>A. viera</i></b> .....	48
Marco teórico.....	49
<b>Receptividad, cortejo y pseudocópula de hembras penúltimas</b> .....	52
Materiales y Métodos .....	52
Resultados .....	53
<b>Modulación de la tasa de desarrollo a la adultez de acuerdo a la experiencia sexual previa</b> .....	64
Materiales y Métodos .....	64
Resultados .....	65
<b>Evaluación de la latencia de cópula como consecuencia de la experiencia sexual previa</b> .....	66
Materiales y Métodos .....	66
Resultados .....	67
<b>Preferencia de los machos</b> .....	68

Materiales y Métodos .....	68
Resultados .....	69
Discusión .....	72
<b>Capítulo IV: Comparación del comportamiento sexual de tres especies del género <i>Anelosimus</i> con diferente grado de socialidad .....</b>	<b>78</b>
Marco teórico.....	79
Materiales y métodos .....	80
Resultados .....	81
Discusión .....	104
<b>Conclusiones y perspectivas .....</b>	<b>109</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>112</b>
<b>Anexo .....</b>	<b>124</b>
Matrices de transición.....	124
Resúmenes presentados en congresos.....	131
Artículos científicos .....	133

# RESUMEN

---

Las arañas se caracterizan por ser solitarias, territoriales y caníbales. Sin embargo, algunas especies pueden agregarse por cortos o largos períodos de tiempo, y cooperar en diferentes etapas de su vida en actividades como el mantenimiento de sus nidos, la captura de presas y la cría de los juveniles. Los estudios realizados en arañas sociales se han centrado en estos tres comportamientos, pero, es escaso lo que se conoce sobre su comportamiento sexual. El estudio de los mecanismos reproductores es un punto clave para comprender, no solo cómo funciona la selección sexual en las arañas sociales, sino también para entender cómo ha evolucionado la socialidad en arañas. El género *Anelosimus* (Theridiidae) incluye especies solitarias, subsociales y sociales, lo que lo convierte en un modelo óptimo para el estudio evolutivo de la socialidad en arañas. El objetivo general de la tesis fue investigar las características de los comportamientos sexuales de tres especies de arañas del género *Anelosimus* con diferente grado de socialidad: *A. nigrescens*, como representante de especie solitaria, *A. viera*, como representante de especie subsocial y *A. jabaquara*, especie intermedia entre subsocial y cuasisocial. Los estudios con *A. viera* fueron realizados en Montevideo, ya que es endémica de Uruguay. *A. nigrescens* y *A. jabaquara* no han sido registradas para Uruguay por lo tanto, la etapa experimental realizada con estas especies se llevó a cabo en la base ecológica de la Sierra de Japi, San Paulo, Brasil. Se logró profundizar en el comportamiento sexual de cortejo y cópula de *A. viera*, y se describió el comportamiento de pseudocópula que ocurre entre machos adultos y hembras penúltimas. Se comprobó que este comportamiento sexual presente en interacciones entre machos maduros y hembras inmaduras, tiene efectos positivos en los encuentros sexuales futuros. Se detalló y describió por primera vez el comportamiento de cortejo y cópula de las especies brasileñas *A. nigrescens* y *A. jabaquara*. A su vez, se describió por primera vez en detalle el proceso de inducción espermiática de los machos de *A. viera* y *A. jabaquara*. El estudio sobre el comportamiento sexual en las tres especies con diferente grado de socialidad permitió definir comportamientos en común y exclusivos de cada especie. Este estudio comparado permitió afianzar los conocimientos previos sobre la caracterización de estas arañas dentro de las categorías de cuasisocial, subsocial y solitaria. Por lo tanto, el comportamiento sexual puede ser considerado una herramienta importante para caracterizar los niveles de socialidad en las arañas.

# INTRODUCCIÓN GENERAL

---

## Generalidades de Araneae

El Orden Araneae pertenece a la clase Arachnida (Phylum Arthropoda) y se destaca por ser uno de los grupos faunísticos más abundantes y diversos en los ecosistemas terrestres (Wise 1993; Costello & Daane 1999). Incluye 46.211 especies descritas (World Spider Catalog 2016), y se ubica en el séptimo lugar en diversidad dentro del Reino Animal (Coddington & Levi 1991). Presentan hábitos depredadores, son generalistas, y muchas especies están especializadas en capturar a sus presas con redes sofisticadas, mientras que otras persiguen o esperan a que sus presas pasen cerca para emboscarlas. Los insectos constituyen su principal fuente de alimento, aunque también pueden consumir otros artrópodos y es común que presenten canibalismo incluso hacia parejas y parientes (Foelix 2011).

## Socialidad en arañas

Debido a sus características depredadoras y al hecho de que pueda existir canibalismo, no es de extrañarse que el comportamiento social sea raro en este grupo animal. De hecho, menos de 80 especies dentro del total de especies descritas viven en grupo (Bilde & Lubin 2011; Yip & Rayor 2014). A pesar de su ancestro solitario, una variedad de patrones sociales han evolucionado en las arañas, desde agregaciones facultativas de telas individuales a grupos formados por múltiples adultos que cooperan en diferentes actividades (Avilés 1997; Avilés et al. 2001). Estas sociedades han evolucionado a través de linajes muy divergentes, por lo que las arañas constituyen un excelente modelo para estudiar la evolución de la socialidad (Yip & Rayor 2013).

Según Avilés (1997) existen dos criterios para clasificar los tipos de socialidad en arañas: (1) si las agregaciones o colonias duran o no todo el ciclo de vida de sus miembros, dando lugar a sociedades permanentes o temporales, y (2) si las arañas mantienen o no territorios individuales dentro de los nidos, dando lugar a agregaciones laxas, con cooperación limitada, o a sociedades, con una amplia gama de comportamientos cooperativos.

De acuerdo con estos criterios, las arañas que muestran alguna forma de conducta social pueden ser asignadas a cuatro categorías (Avilés 1997):

(1) Territoriales de socialidad permanente: también conocidas como “territoriales comunales” o “coloniales”. Son especies en las que las agregaciones de telas individuales pueden persistir por varias generaciones. Ejemplos: *Metabus ocellatus* (Keyserling, 1864) (Tetragnathidae), *Philoponella republicana* (Simon, 1891) (Uloboridae), *Dictyna calcarata* Banks, 1904 (Dictynidae) y *Scytodes fusca* Walckenaer, 1837 (Scytodidae).

(2) Territoriales de socialidad periódica: son especies en las que las agregaciones de telas individuales consisten en grupos familiares que se dispersan antes del apareamiento, por ejemplo, *Parawixia bistriata* (Rengger, 1836) (Araneidae).

(3) No territoriales de socialidad permanente: también conocidas como “cuasisociales” o “cooperativas”. Son especies en las que los miembros de los grupos sociales permanecen juntos en un nido común durante todo su ciclo de vida. Ejemplos: *Anelosimus eximius* (Keyserling, 1884) (Theridiidae), *Agelena consociata* Denis, 1965 (Agelenidae) y *Stegodyphus mimosarum* Pavesi, 1883 (Latreille, 1817) (Eresidae).

(4) No territoriales de socialidad periódica: también conocidas como “subsociales” o “materno-sociales”. Son especies en las que las crías de una hembra, en la presencia o no de la madre, se mantienen juntas en un nido común durante parte de su ciclo vital. Incluye entre otras especies: *Anelosimus studiosus* (Hentz, 1850) (Theridiidae), *Stegodyphus lineatus* (Latreille, 1817) (Eresidae) y *Phryganoporus candidus* (L. Koch, 1872) (Desidae).

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

La hipótesis evolutiva general más aceptada es que las especies cuasisociales derivan de las subsociales (Avilés 1997; Johannesen et al. 2007; Agnarsson 2012). Las arañas subsociales presentan una extensa etapa de cuidado maternal anterior a su dispersión y una etapa de cooperación entre los jóvenes dentro de la camada, que puede continuar luego de que la madre muere o deja el nido. Otra característica que distingue a las subsociales de las cuasisociales, es la

dispersión obligatoria de los jóvenes o adultos de uno o ambos sexos antes del apareamiento, para evitar de esta forma la endogamia (Avilés 1997; Bukowski & Avilés 2002; Li & Kuan 2006).

El grado de socialidad de las arañas ha sido definido teniendo en cuenta el tamaño y durabilidad del nido que construyen los individuos. La mayoría de las características comportamentales que han sido utilizadas para categorizar a las especies de arañas dentro de solitarias, subsociales o sociales, se han basado en aspectos relacionados con el comportamiento de dispersión, tamaño de grupo, grado de tolerancia y comportamientos cooperativos entre los individuos para realizar ciertas actividades. Existen diversos estudios y revisiones sobre el comportamiento social en arañas. La gran mayoría se han enfocado en evaluar las causas, consecuencias, ventajas y desventajas de formar sociedades en las arañas cuasisociales (Aviles 1997; Whitehouse & Lubin 2005; Bilde et al. 2005; Lubin & Bilde 2007, 2011; Yip et al. 2008; Aviles & Purcell 2012; Agnarsson et al. 2013; Majer et al. 2013; Settepani et al. 2014; Vanthournout et al. 2016). También existen trabajos sobre comportamiento maternal en arañas subsociales (Buskirk 1981; D'Andrea 1987; Viera et al. 2004; Viera et al. 2007a, 2007b; Yip & Rayor 2013; Da Rocha Dias 2015; Salomon et al. 2015; Kim 2016). Pero principalmente, estas arañas han sido incorporadas en las revisiones de arañas cuasisociales, primariamente evaluando la "ruta subsocial" a la socialidad permanente, donde la fase gregaria de las arañas subsociales se extiende hasta que la fase solitaria se elimina por completo (Avilés 1997; Whitehouse & Lubin 2005; Lubin & Bilde 2007, 2011; Aviles & Harwood 2012).

Sin embargo, es poco lo que se conoce sobre los mecanismos reproductores en relación al grado de socialidad (Lubin 1986; Smith 1997; Erez et al. 2005; Klein et al. 2005; Albo et al. 2007; Jones & Parker 2008; Viera & Albo 2008; Pruitt & Riechert 2009, 2011; Lorieto et al. 2010; Pruitt et al. 2011; Rojas Buffet & Viera 2015). Por lo tanto, investigar acerca de los mecanismos reproductores que presentan las especies con diferente grado de socialidad, ofrece la posibilidad de aproximarnos desde otro enfoque a la comprensión de la evolución de la socialidad en las arañas.

Más allá de las ventajas generales de formar agrupaciones, existen otros beneficios al formar una sociedad con machos y hembras de la misma especie sexualmente receptivos, como por ejemplo, un fácil acceso a las parejas potenciales y la posibilidad de elegir entre ellas. A su vez, los individuos tienen la oportunidad de aparearse con múltiples parejas comparado con lo que sucedería si estuvieran dispersos. Como consecuencia, producirían mayor descendencia y con

diferentes parejas (Ward & Webster 2016). Teniendo en cuenta estas ventajas, el estudio de los mecanismos reproductores es un punto clave para comprender, no solo cómo funcionaría la selección sexual en las arañas sociales, sino también para comprender cómo ha evolucionado la socialidad en las arañas y sus constricciones comportamentales. Se espera que una especie subsocial presente comportamientos diferentes a las especies sociales y a las solitarias, marcando asimismo una posible escalada en la comparación de comportamientos entre las tres categorías.

## **El género *Anelosimus* Simon, 1891**

*Anelosimus* (Theridiidae) es el género de arañas cosmopolita con el mayor número de especies cuasisociales conocidas, además de numerosas especies subsociales y unas pocas solitarias (Agnarsson 2006; Avilés et al. 2007; Guevara et al. 2011). Actualmente se conocen 74 especies y la gran mayoría viven en zonas tropicales o subtropicales (Agnarsson 2012; World Spider Catalog 2016). En general, y como una de las principales características de la familia, estas arañas construyen telas tridimensionales irregulares, con hilos de seda verticales utilizados para la intercepción y captura de presas (Nentwig 1985; Avilés 1997; Agnarsson 2006; Yip et al. 2008). Las relaciones filogenéticas entre las especies de este género sugieren transformaciones múltiples y graduales desde las subsociales a las cuasisociales, lo que convierte al género en un modelo ideal para el estudio de la evolución de la socialidad (Avilés 1997; Avilés et al. 2007; Agnarsson 2006, 2012; Liu et al. 2016).

A continuación se describen algunos aspectos de la morfología y biología de las tres especies del género *Anelosimus* que fueron sujeto del presente estudio, de la solitaria a la más social.

### **La especie solitaria: *Anelosimus nigrescens* (Keyserling, 1884)**

Se distribuye en Brasil, Guyana y Venezuela (Agnarsson 2005; World Spider Catalog 2016). El cefalotórax y el abdomen de los machos son de color anaranjado y castaño en las hembras. Los apéndices locomotores son amarillos en su base y la mitad distal del fémur I es distintivamente oscura sobretodo en los machos (Agnarsson 2005). Los machos son más pequeños que las hembras (largo total de los machos: 2.80 mm; largo total de las hembras: 3.38 mm) (Agnarsson 2005). *A. nigrescens* es considerada solitaria debido a la temprana dispersión de los individuos

inmaduros, la reducción en el tiempo de cuidado materno y al elevado grado de agresividad entre los hermanos (Purcell et al. 2012). Los nidos contienen una hembra (Figs. 1A y 1B) con su saco de huevos o con arañas recién nacidas, que luego del segundo o tercer estadio se dispersan y viven solitariamente (Agnarsson et al. 2006, 2007). Su historia de vida es pobremente conocida (Agnarsson 2005; Agnarsson et al. 2010). En la literatura, no existen estudios relacionados con el comportamiento sexual de esta especie.



**Figura 1.** *Anelosimus nigrescens*. (A) Nido (B) Hembra adulta (C) Macho adulto. Fotos: A: João Vasconcellos-Neto; B y C: Carolina Rojas.

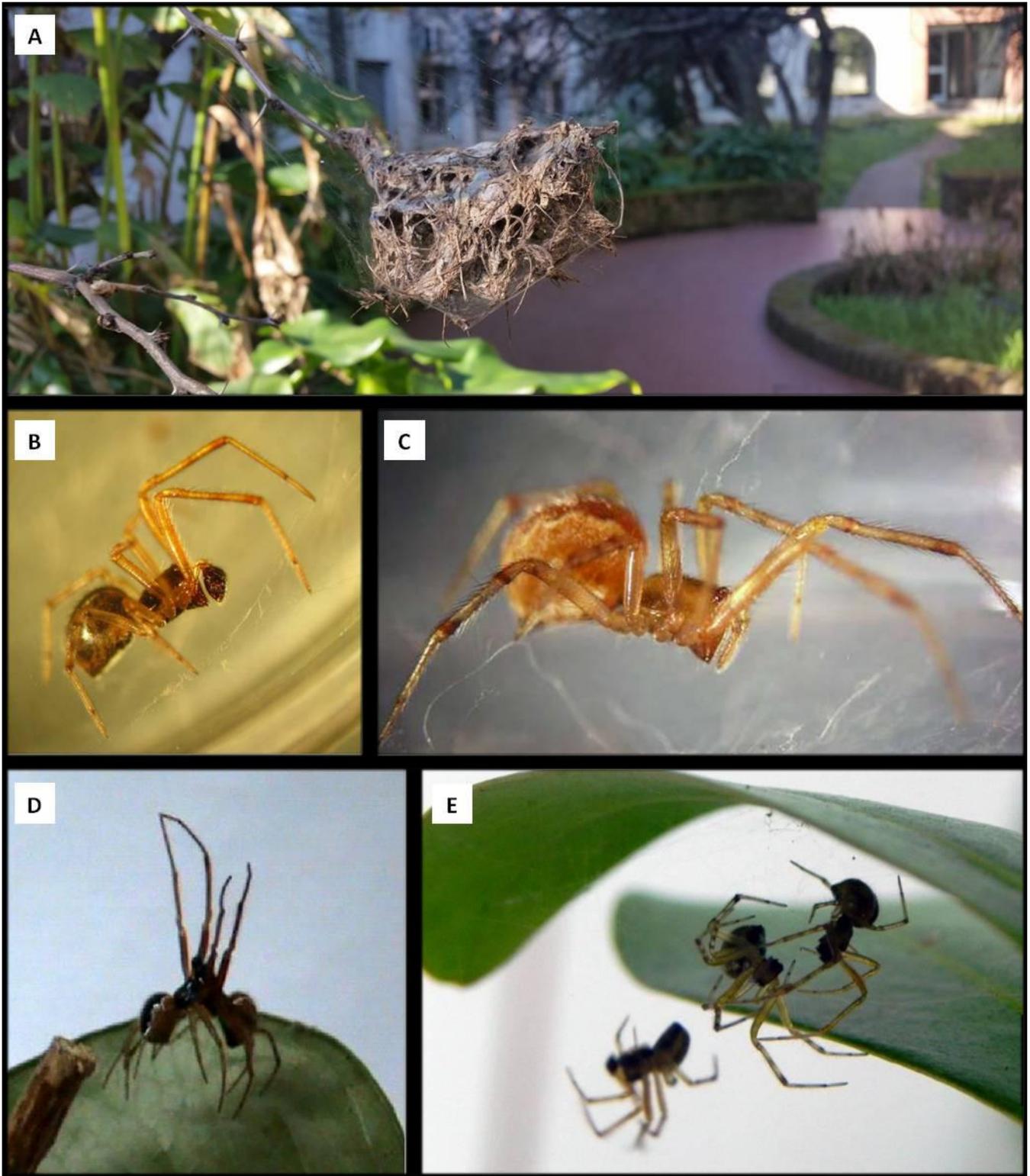
### **La especie subsocial: *Anelosimus viera* Agnarsson, 2012**

Es una araña subsocial de ciclo anual endémica de Uruguay (Agnarsson 2012; World Spider Catalog 2016). Ambos sexos presentan el cefalotórax y el abdomen de color castaño y los apéndices locomotores son de color amarillo a castaño con la zona distal del fémur y la tibia más oscura (Agnarsson 2012). Los machos son más pequeños que las hembras (largo total de los machos: 2.80 mm; largo total de las hembras: 3.70 mm) (Agnarsson 2012). Construye nidos en la parte más baja de los árboles de hojas perennes con restos de hojas secas y seda (Fig. 2A). Cada nido está compuesto por una madre y sus crías que conviven durante el verano y parte del otoño. La madre cuida a sus crías y los juveniles no muestran agresión y cooperan en diferentes actividades en el nido natal hasta que se dispersan cerca de la edad adulta (Viera et al. 2007c).

El comportamiento maternal implica el cuidado de la ooteca y luego la apertura de la misma para liberar a las crías, ya que no son capaces de salir por sí solas (Viera et al. 2007b). Además, la madre alimenta a su descendencia a través de regurgitaciones (Viera et al. 2005) y muere cuando los juveniles alcanzan los estadios IV-VI (al faltar entre dos y tres mudas para alcanzar la madurez sexual). Una particularidad es que, luego de que la madre muere, los juveniles siguen alimentándose entre sí a través de regurgitaciones, y principalmente son las hembras quienes donan alimento a sus hermanos (Viera et al. 2005; Gómez et al. 2015). Parece probable que el intercambio de alimentos entre juveniles pueda representar un paso hacia la cuasisocialidad (Agnarsson 2012).

Los machos de *A. viera* maduran antes y se dispersan (Fig. 2B), mientras que las hembras maduran de forma asincrónica y pueden o no dispersarse desde su nido natal (Fig. 2C). La consecuencia de este patrón de dispersión es la formación de algunos nidos conformados por muchas hembras y otros representados por una única hembra. La proporción sexual primaria en esta especie también es sesgada hacia las hembras (2:1) (Viera et al 2007c).

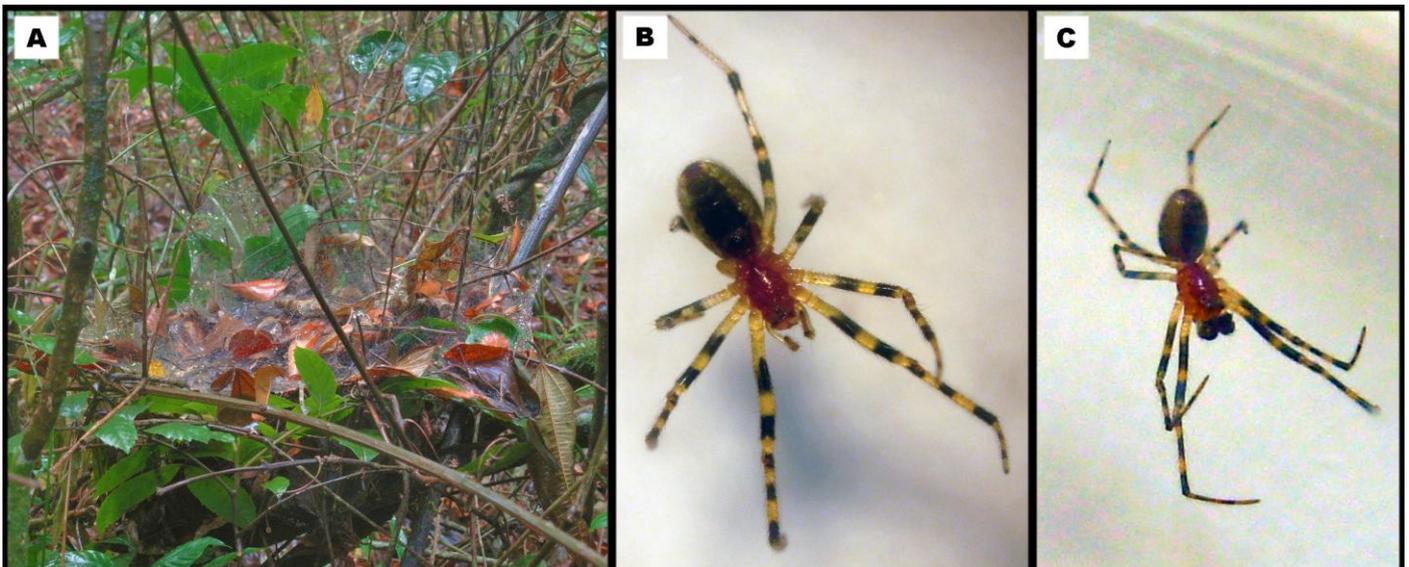
Los machos, que maduran tempranamente, realizan guardias tanto de las hembras subadultas como de las adultas. Pelean de forma ritualizada (Fig. 2E) con otros machos para acceder a las hembras, lo que indica que existe competencia por la paternidad (Albo et al. 2007). Los ganadores copulan primero con la hembra, y los machos que pierden las peleas pueden permanecer como "satélites" alrededor del nido y de forma oportunista se aparean más tarde con la hembra (Albo et al. 2007) (Fig. 2D). Esto implica que la prioridad espermática no necesariamente es del primer macho en copular, lo cual se confirmó a través de la técnica de esterilización con radiación gamma, donde se mostró que los primeros y segundos machos en copular pueden tener porcentajes similares en el éxito de paternidad (Lorieto et al. 2010).



**Figura 2.** *Anelosimus viera*. (A) Nido (B) Macho adulto (C) Hembra adulta (D) Pelea ritualizada entre machos (E) Cortejo y macho "satélite". Fotos: A: Marcelo Ottati; B, C, D y E: Carolina Rojas.

### La especie intermedia: *Anelosimus jabaquara* Levi, 1956

*Anelosimus jabaquara* (Fig. 3) es una especie que se distribuye en el extremo sur de la zona tropical de Brasil (Agnarsson 2006). Ambos sexos presentan el cefalotórax de color rojo, el abdomen es castaño oscuro con cuatro bandas rojas en la zona dorsal terminal y los apéndices locomotores son de color amarillo con varias bandas oscuras (Agnarsson 2006). Los machos son más pequeños que las hembras (largo total de los machos: 2.93 mm; largo total de las hembras: 4.23 mm) (Agnarsson 2006). *A. jabaquara* es considerada intermedia entre subsocial y cuasisocial. La proporción sexual primaria en esta especie también es sesgada hacia las hembras (1.8:1) (Agnarsson 2006). Las hembras cuidan y protegen sus ootecas, y no existe agresión entre estas dentro de la colonia (Agnarsson 2006). Las madres mueren cuando las crías alcanzan el IV estadio (Marques et al. 1998; Gonzaga & Vasconcellos-Neto 2002). La dispersión del nido natal es parcial, ya que algunas hembras se quedan y se reproducen en la colonia, lo que genera tamaños de colonia similares a las de especies cuasisociales del mismo género (Purcell et al. 2012). Los trabajos realizados en esta especie tratan sobre los factores que determinan la dispersión de las hembras desde la colonia natal y sobre aspectos relacionados con la distribución del alimento entre los individuos de la colonia (Gonzaga & Vasconcellos-Neto 2001, 2002). Sin embargo, aún no se han realizado estudios que aborden aspectos sexuales.



**Figura 3.** *Anelosimus jabaquara*. (A) Nido (B) Hembra adulta (C) Macho adulto. Fotos: Carolina Rojas.

# OBJETIVOS

---

## Objetivo general

El objetivo general de la tesis fue investigar las características de los comportamientos sexuales, de tres especies de arañas con diferente grado de socialidad del género *Anelosimus*, con especial énfasis en la especie subsocial uruguaya *Anelosimus viera*.

## Objetivos específicos

- I. Describir el cortejo de ambos sexos y la cópula de *A. viera*.
- II. Describir el comportamiento de inducción espermática de los machos de *A. viera*.
- III. Describir el cortejo de los machos ante hembras penúltimas, el comportamiento de pseudocópula, y evaluar sus consecuencias en ambos sexos de *A. viera*.
- IV. Comparar el comportamiento de cortejo y cópula en tres especies del género *Anelosimus* que presentan diferente grado de socialidad.

## ESTRUCTURA DE LA TESIS

---

La tesis se organizó en cuatro capítulos, cada uno de los cuales representa cada objetivo específico. Los tres primeros describen detalladamente y analizan las estrategias reproductivas de la especie endémica uruguaya *A. viera*. En el primer capítulo se analizan las características del cortejo y la cópula en condiciones de laboratorio. El segundo describe la inducción espermática de los machos. En el tercer capítulo se describe la pseudocópula y se analizan las consecuencias de este comportamiento para machos y hembras. En el cuarto capítulo se describe el comportamiento de cortejo y cópula de dos especies con diferente grado de socialidad del género *Anelosimus*: *A. jabaquara* (intermedia entre subsocial y cuasisocial) y *A. nigrescens* (solitaria). También, se describe el comportamiento de inducción espermática de la especie de socialidad intermedia. En el mismo capítulo se comparan los comportamientos sexuales de las tres especies estudiadas. Se finaliza con una conclusión general, se plantean perspectivas a futuro y se incluyen las referencias bibliográficas de todos los capítulos. Al final de la tesis se adjunta material anexo a cada capítulo.

# CAPÍTULO I

## Cortejo y cópula en *Anelosimus viera*

# MARCO TEÓRICO

---

## Selección sexual

Darwin (1871) fue el primero en observar en sus estudios aspectos vinculados a la existencia de selección sexual y acuñar este concepto. El argumentaba que todos los caracteres evolucionan siendo positivos para el organismo que los portaba, pero descubrió un grupo de caracteres en contraposición con la supervivencia, y que casi siempre estaban presentes en los machos y no en las hembras. Darwin postuló que algunos de estos caracteres evolucionan en el contexto de la competencia entre machos por el acceso a las hembras y de la elección por parte de las hembras de aquellos machos con ciertos caracteres preferidos por ellas.

La selección sexual actúa como una fuerza evolutiva de manera diferente en hembras y machos. Las asimetrías entre los sexos en la producción de los gametos promoverán diferencias en la inversión antes y durante la cópula. En general, las hembras, que son las que más invierten en la producción de gametos, serán el sexo selectivo y el recurso limitante para los machos (Andersson 1994). Los machos, que son los que menos invierten en la producción de gametos, competirán por parejas e intentarán maximizar el número de cópulas (Arnqvist & Rowe 2005).

Dependiendo de si las interacciones entre los individuos ocurren antes o después de iniciada la cópula, se pueden distinguir cuatro tipos de selección sexual. Darwin percibió los procesos que ocurren antes de la cópula: la *competencia entre machos* y la *elección femenina clásica*. Sin embargo, estos mismos procesos pueden seguir actuando luego del inicio de la cópula. Por una parte, la competencia entre machos puede continuar luego de la cópula en una interacción que Parker (1970) denominó *competencia espermática*. De la misma manera, Thornhill (1983) postuló que la elección de las hembras continúa luego de la cópula, a este proceso se le denominó *elección críptica femenina*; críptica porque no es evidente, y porque a pesar de que la hembra se aparee con un macho, éste no tiene porqué resultar el padre de sus hijos.

## Arañas y Selección sexual

La mayoría de los ejemplos sobre diferencias entre machos y hembras que Darwin (1871) describió en su libro "Descent of Man, and Selection in Relation to Sex", fueron en aves, mamíferos e insectos. Sin embargo, Darwin remarcó en su libro que "las arañas son poseedoras de sentidos

agudos, y exhiben mucha inteligencia". De hecho, algunas arañas como las de la familia Salticidae, presentan repertorios complejos comparables con los que despliegan los mamíferos, aves e insectos sociales (Huber 2005).

Los estudios sobre selección sexual en arañas han venido aumentando constantemente en las últimas décadas. Esto se debe a que las arañas presentan un número variable de características que les confiere dimensiones inusuales en su comportamiento sexual (Schneider & Andrade 2011). Una de las características más llamativas de las arañas es su forma de reproducción. Los machos transfieren el esperma con órganos intromisores especializados, llamados bulbos copuladores, que no se encuentran conectados directamente con las gónadas (Foelix 2011). Otra característica interesante, como resultado de presentar hábitos depredadores, es que en la época de apareamiento los machos corren un riesgo potencial de ser canibalizados por la hembra (Schneider & Andrade 2011) (y raramente las hembras por los machos: Jackson & Pollard 1990; Schutz & Taborsky 2005; Cross et al. 2007; Aisenberg et al. 2009). Presentan un sistema sensorial basado principalmente en señales vibratorias y químicas (feromonas) (Schneider & Andrade 2011).

Eberhard (2004) realizó un listado de las características de la biología sexual de las arañas que las hacen modelos óptimos en estudios sobre competencia espermática y elección críptica femenina. Algunas de estas características son:

- Genitalia doble con simetría bilateral en ambos sexos, lo que posibilita utilizar el mismo animal como experimento y control.

- Posibilidad de aislar el esperma del macho durante la inducción espermática, lo que permite la determinación experimental de los efectos del esperma y sustancias asociadas en la fisiología reproductiva de la hembra.

- Transferencia del esperma en forma encapsulada, lo que permite asignar el transporte del esperma al macho o a la hembra, y no al movimiento de los espermatozoides.

- Movimiento estereotipado de los sacos membranosos del bulbo (hematodoca), que ocurren en la superficie externa de la genitalia de hembra; permitiendo la observación directa de los movimientos genitales de los machos y la cuantificación indirecta de las eyaculaciones.

## **Cortejo en arañas**

El cortejo es el conjunto de interacciones que ocurren antes de la cópula y que afectan las posibilidades de apareamiento. Más aún, en algunas especies el cortejo puede afectar a los procesos que ocurren durante y luego de la cópula (Schneider & Andrade 2011). Cuando los machos alcanzan la adultez, cambian sus hábitos, abandonan sus refugios o telas, se vuelven vagabundos, y a menudo dejan de alimentarse. Posteriormente al cargado de sus bulbos copuladores con esperma, comienzan a desplazarse en busca de hembras para aparearse (Foelix 2011). Cuando los machos se acercan a las hembras opera una fuerte selección para que éstos realicen un cortejo efectivo que inhiba el comportamiento caníbal de las hembras. Los machos deben identificarse como individuos de la misma especie y atraer la atención de las hembras (Schneider & Andrade 2011).

Los comportamientos de cortejo se pueden agrupar en tres categorías o niveles. Cada nivel está definido por el mecanismo que desencadena el cortejo en el macho (Foelix 2011):

-*Nivel 1*: requiere el contacto directo entre el macho y la hembra. Este tipo de cortejo, que resulta comparativamente simple. Lo presentan las arañas de la familia Thomisidae y Clubionidae.

-*Nivel 2*: son necesarias las feromonas de la hembra para estimular el comportamiento de cortejo del macho. Las familias Filistatidae, Amaurobiidae, Lycosidae, Araneidae, Theridiidae y Linyphiidae son ejemplos de este nivel y presentan un cortejo más complejo que las del Nivel 1. Los machos utilizan quimiorreceptores de contacto para reconocer las feromonas de la seda de las hembras, y eso desencadena el cortejo.

-*Nivel 3*: existe un reconocimiento visual de la hembra por parte del macho. Las familias Salticidae, Oxyopidae y algunos licósidos presentan este cortejo. También intervienen estímulos químicos y táctiles. Se cree que este cortejo evolucionó de los cortejos nivel 1 y 2 (Foelix 2011). Los saltícidos que presentan una gran visión despliegan repertorios estereotipados que pueden ir desde un simple levantamiento de patas hasta complejos movimientos secuenciales de varias partes de su cuerpo.

## **Cópula en arañas**

Cuando la hembra acepta el cortejo del macho ocurre la cópula. Durante la cópula, el macho inserta el bulbo copulador en la abertura genital de la hembra y el esperma es depositado en sus

receptáculos seminales o espermatecas (Foelix 2011). Según el diseño de la genitalia de la hembra las arañas pueden dividirse en haplóginas y enteleginas (Foelix 2011). Las hembras haplóginas presentan un solo conducto asociado a cada espermateca, por lo que el esperma entra por el mismo orificio por el que sale para fecundar los óvulos. Se trata de espermatecas "cul de sac" o ciegas. Por otro lado, las hembras enteleginas tienen dos conductos asociados a cada espermateca, un conducto copulatorio y un conducto de fecundación. Las espermatecas en este caso son de tipo "conduit" (Austad 1984; Uhl 2000; Eberhard 2004; Foelix 2011).

En las arañas haplóginas el macho inserta todo el bulbo copulador en la abertura genital de la hembra, sin embargo en las enteleginas sólo la parte distal del bulbo, denominada émbolo, entra en el conducto de cópula. Los machos de las enteleginas presentan una hematodoca extensible en el órgano palpar que permite su dilatación. De esta forma el émbolo es empujado en el conducto de cópula del epigino de las hembras. Luego del acoplamiento, la hematodoca puede llegar a su máximo tamaño. Esta acción hidráulica también conduce a la erección de las espinas de las patas. En algunas especies, la hematodoca se infla una única vez (como en la mayoría de Araneidae), en otras especies (como en la mayoría Linyphiidae) la hematodoca es pulsada rítmicamente por varias horas. También existen diferencias en cómo los machos insertan los bulbos, en las haplóginas ambos palpos se insertan simultáneamente, mientras que en las enteleginas se insertan alternadamente (Foelix 2011).

Austad (1984) observó que la morfología interna del tracto reproductor femenino podía influir en los patrones de prioridad espermática cuando una hembra se aparea con más de un macho. Partiendo de la suposición de que el esperma se estratifica y no se mezcla en la espermateca de la hembra, en las arañas haplóginas el esperma del último macho en copular puede ser el que termine fecundando los óvulos. Mientras que es de esperar que en las enteleginas el esperma del primer macho en copular sea el que esté en una condición más favorable (Eberhard 2004). Por lo tanto, es de esperarse que la estrategia de los machos de las arañas haplóginas sea la de hacer guardia de las hembras justo antes de la puesta de huevos, para evitar que éstas copulen con otros machos. Mientras que los machos de las especies enteleginas harán guardia de hembras penúltimas para ser los primeros en copular cuando éstas alcancen la adultez (Austad 1984; Uhl 2000).

En la actualidad se conoce la existencia de desviaciones en los patrones de prioridad espermática antes mencionados. Esto se debe a diferencias en la morfología y funcionamiento de

las espermatecas, por ejemplo cuando las espermatecas de las arañas enteleginas no funcionan como “conduit”, en aquellos casos en que los conductos de cópula y de fecundación se encuentran próximos y por lo tanto desembocan juntos en la espermateca (Elgar 1998). Además, el esperma de los machos puede mezclarse dentro de las espermatecas de las hembras, cambiando el patrón de prioridad espermática predicho al suponer que el esperma se estratifica (Useta et al. 2007). Asimismo, Austad no tuvo en cuenta los procesos que ocurren luego de la cópula, la elección críptica femenina (Thornhill 1983) y la competencia espermática (Parker 1970) podrían modificar los patrones de prioridad espermática esperados.

Existe una gran diversidad de comportamientos de apareamiento en las arañas y las variadas posiciones de apareamiento pueden reducirse a tres tipos básicos (Foelix 2011):

-*Tipo 1*: característico de las arañas Mesothelae, Mygalomorphae y arañas haploginas. El macho se acerca a la hembra, ésta levanta su cefalotórax, y el macho inserta uno o ambos bulbos copuladores en la abertura genital de la hembra. Luego la pareja se separa con cautela.

-*Tipo 2*: muy extendido entre las arañas constructoras de tela. Las arañas se aparean esencialmente en la misma posición que en el tipo 1, pero colgados en la tela con la zona ventral hacia arriba. Los bulbos copuladores del macho se insertan alternadamente en los orificios de cópula de la hembra.

-*Tipo 3*: presente en las arañas errantes como Clubionidae, Lycosidae, Salticidae y Thomisidae. El macho se sube al dorso de la hembra y luego gira hacia el lado izquierdo o derecho de su abdomen. En algunas especies, la hembra se mueve de tal manera que el macho logra insertar uno de los órganos palpare. En otras especies, la hembra permanece inmóvil, y es el macho quien mueve su abdomen para poder introducir un órgano copulador.

## **Comportamiento sexual en arañas sociales**

Las interacciones sexuales han sido ampliamente estudiadas en arañas solitarias y poco en las arañas con algún tipo hábito social. Esto puede deberse a que en arañas solitarias el cortejo y la cópula son generalmente prolongados y complejos, pueden involucrar regalos nupciales, machos que copulan mientras las hembras comen y canibalismo sexual (Schneider & Andrade 2011). Por el contrario, en arañas sociales el cortejo de los machos no involucra comportamientos de inhibición de la agresividad de las hembras, debido a que éstas presentan hábitos tolerantes (Kullman 1972; Buskirk 1981).

La mayoría de los estudios realizados en especies de arañas sociales se han basado en aspectos cooperativos como la construcción del nido, la captura de presas y el cuidado de las crías (Brach 1975; Christenson 1984; Gundermann 1997; Ebert 1998; Jones & Parker 2002; Ghione et al. 2004). También existen importantes estudios sobre los aspectos reproductivos de las arañas sociales (Lubin 1986; Smith 1997; Erez et al. 2005; Klein et al. 2005; Jones & Parker 2008; Pruitt & Riechert 2009, 2011; Pruitt et al. 2011; Rojas Buffet & Viera 2016).

Considerando que una de las ventajas de la vida en grupo es aumentar el éxito reproductivo, el estudio de los mecanismos reproductores es un punto clave para comprender cómo ha evolucionado la socialidad en las arañas. Para ello, resulta imprescindible enfocar los estudios en la comprensión de los mecanismos reproductores presentes en las especies de arañas subsociales, que son las especies a partir de las cuales derivaron las especies sociales (Avilés 1997; Agnarsson 2012).

En Uruguay, *Anelosimus viera* ha sido sujeto de estudio de varios trabajos de comportamiento sexual. Estos trabajos se han enfocado en el análisis de las preferencias de los machos por cortejar hembras adultas de diferente edad y hembras penúltimas, en la descripción de los comportamientos agonísticos de los machos para poder acceder a las hembras y en investigaciones sobre los patrones de prioridad espermática (Viera & Albo 2003; Albo et al. 2007; Viera & Albo 2008; Lorigo et al. 2010). Sin embargo, aún sigue siendo necesaria en la literatura una descripción detallada del comportamiento de cortejo y cópula de esta especie. En ese sentido, el presente capítulo de la tesis tiene como objetivo específico profundizar en la descripción del comportamiento de cortejo y cópula de la araña subsocial uruguaya *A. viera* en condiciones de laboratorio.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

---

### **Recolección y mantenimiento**

Se recolectaron nidos de *A. viera* durante el mes de junio de 2013 y 2014, a partir de varios árboles de hoja perenne localizados en el Parque Rodó, Montevideo, Uruguay

(34°54'48"S, 56°10'2"W). Los nidos fueron trasladados en bolsas de nailon al bioterio de la Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

En el laboratorio, los individuos de cada nido fueron sexados y criados separadamente en cajas de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto). Se alimentaron tres veces por semana con moscas de la fruta (*Drosophila* spp.) y se les suministró humedad mediante un algodón embebido en agua. La temperatura y humedad media en condiciones de laboratorio fue de 24.56 °C y 53.60%, respectivamente.

### **Observaciones**

Se colocaron individualmente en placas de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto), hembras adultas vírgenes entre dos y cinco días post-muda (n=40) (hembras con cuerpo de color marrón oscuro y exoesqueleto completamente esclerotizado según Viera & Albo 2008). Después de 24 h se colocó un macho virgen elegido aleatoriamente, en la tela de la hembra y en el sitio más alejado de ella. Se registraron las interacciones durante 2 h, mediante cámara de video (Sony DCRA-C151, 2.7" Wide Hybrid LCD, Handycam Station Supplied, 12 x optical zoom, 800 x digital zoom). Los individuos no fueron reutilizados. Se descartaron los ensayos en aquellos casos donde el cortejo no ocurrió durante los primeros 40 min.

Algunas de las unidades fueron tomadas y re-definidas de los trabajos realizados previamente en esta especie (Albo et al. 2007; Viera & Albo 2008). Se definieron y describieron nuevas unidades comportamentales involucradas en el cortejo y la cópula. El cortejo fue considerado desde la primera unidad de cortejo de alguno de los dos sexos hasta la inserción del bulbo copulador del macho. La cópula, desde la primera inserción de un bulbo hasta el fin de la última inserción. Por lo que las unidades ocurridas entre el fin de una inserción y el comienzo de otra, también fueron incluidas dentro de cópula, aunque la pareja se encontrara separada.

Se construyeron matrices de transición de unidades para cada sexo en cada día y luego se calculó la matriz de transición general para cada sexo (al consolidar todas las matrices) (Anexo, Tablas 1 a 4). Se construyó un diagrama de flujo para visualizar el grado de asociación entre las unidades y se calculó el valor de Z para determinar cuáles transiciones ocurren más frecuentemente de lo esperado por azar. Los valores de  $Z > 1.96$  ocurren significativamente más frecuente de lo esperado por azar. Observando la matriz general observada y la matriz general

esperada, Z se calcula como:  $Z = (\text{valor observado} - \text{valor esperado}) / \text{raíz cuadrada} [(\text{valor esperado} * (1 - (\text{valor total de la fila observada} / \text{valor total de la matriz observada})) * (1 - (\text{valor total de la columna observada} / \text{valor total de la matriz observada})))]$  (Blumstein & Daniel 2007).

Se registraron las latencias, duraciones y frecuencias de los comportamientos. Los videos fueron analizados con el programa de análisis de comportamiento JWatcher (Blumstein et al. 2000). Durante la cópula, el número de eyaculaciones se estimó indirectamente contando las expansiones de la hematodoca de los bulbos palpaes de los machos (Robinson & Robinson 1980).

Luego de cada experiencia se midió el ancho del cefalotórax de todos los individuos, una medida comúnmente utilizada para determinar el tamaño corporal de las arañas para poder relacionarlo con las características del cortejo y la cópula (Eberhard et al. 1998; Foelix 2011).

Una muestra de especímenes utilizados durante las experiencias será depositada en la Colección Aracnológica de la Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Montevideo.

### **Análisis estadístico**

Los resultados fueron analizados con el programa PAST v. 3.11 (Hammer et al. 2003). Se examinó la distribución normal de los datos utilizando el test Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas con test de Levene. En los casos con normalidad y homogeneidad de varianzas se aplicó el test paramétrico de la t de Student; y en caso contrario, se aplicó el test de la U de Mann-Whitney. Para comparar frecuencias se utilizaron los tests de Fisher (para número de datos < a 15) y Chi cuadrado (para número de datos > a 15).

## **RESULTADOS**

---

Las etapas sexuales de *A. viera* incluyeron la búsqueda de la hembra por parte del macho, cortejo del macho y de la hembra, respuesta de la hembra al cortejo del macho y viceversa, y la cópula. A continuación se describen los comportamientos realizados en cada etapa, con especial énfasis en el cortejo y la cópula.

## **BÚSQUEDA**

Se consideró como búsqueda la etapa formada por todas las unidades comportamentales realizadas por el macho una vez introducido en la caja de Petri hasta el cortejo del macho o de la hembra. La búsqueda de las hembras por parte de los machos involucró las siguientes unidades comportamentales: desplazamiento con movimientos de extensión y rotación de patas I, desplazamiento con movimientos alternados de palpos, acicalamiento de patas I, acicalamiento de palpos, y colocación de hilos de seda. Todas estas unidades alternadas con periodos de quietud. La búsqueda tuvo una duración total de  $3.14 \pm 6.38$  min (media  $\pm$  desvío estándar) (n=34).

## **CORTEJO**

En 34 parejas alguno de los dos sexos cortejó, mientras que en seis casos no hubo cortejo dentro de los primeros 40 min de observación, por lo que estas parejas fueron desechadas. La latencia del cortejo fue de  $3.14 \pm 6.38$  min. El cortejo comienza cuando los machos detectan a las hembras. En su mayoría (n=30), fueron los machos los que comenzaron el cortejo. El cortejo tuvo una duración promedio total de  $34.13 \pm 32.94$  min (rango= 1.52 - 112.25 min). En total se observaron 12 unidades comportamentales, nueve de las cuales fueron realizadas tanto por los machos como por las hembras. Dos sólo fueron realizadas por los machos: *Vibración abdominal* e *Intento de inserción*; mientras que una unidad fue exclusiva de las hembras, *Extensión de una pata* (Tabla 1.1).

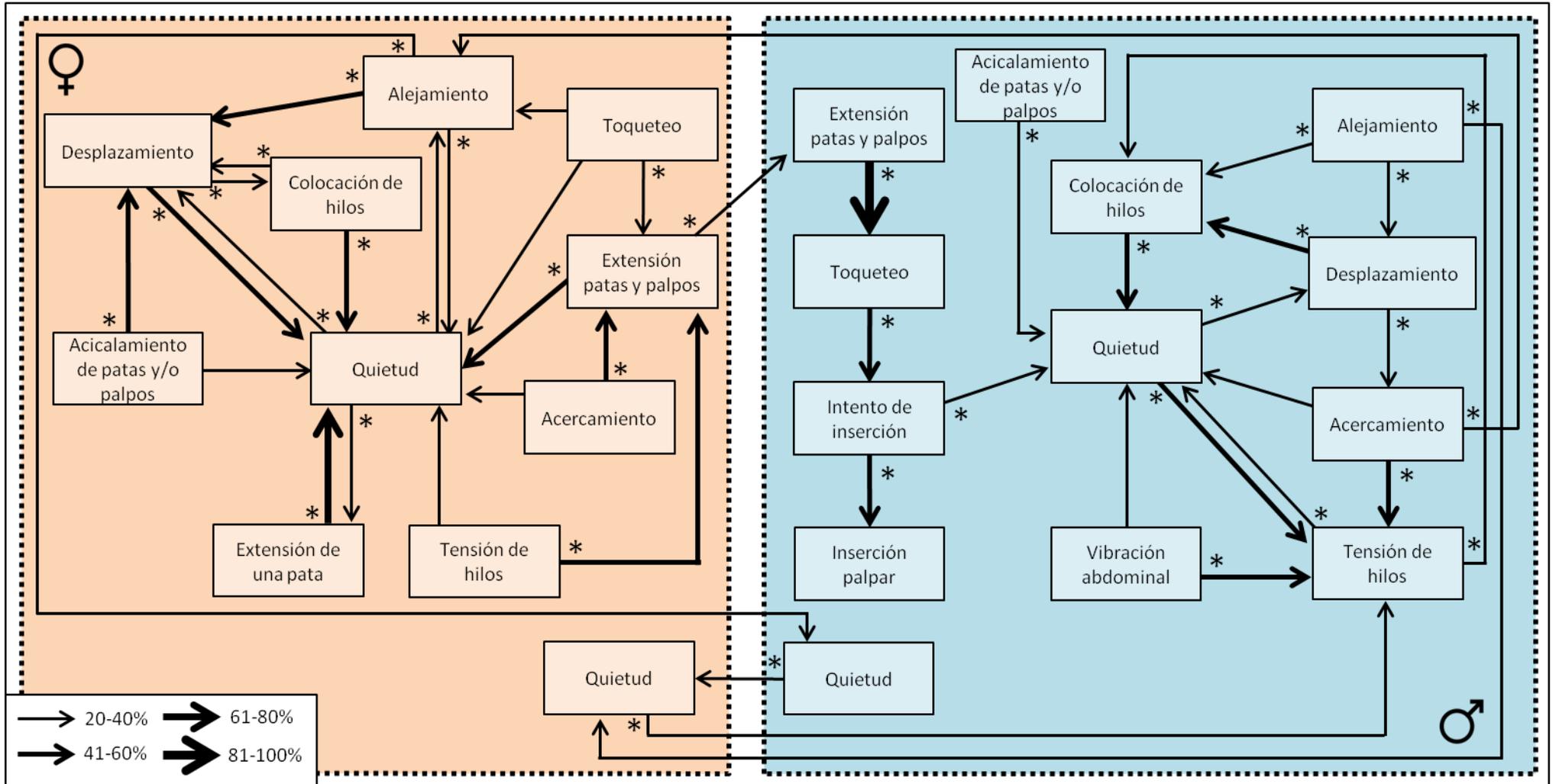
Cuando los machos se acercan a las hembras, éstas se desplazan, acercándose o alejándose de ellos. En cualquiera de los dos casos, los machos permanecen inmóviles y luego comienzan a tensar hilos de seda con las patas anteriores. Las hembras receptivas responden al cortejo de los machos, se acercan y realizan tensión de hilos en dirección a ellos. Luego, machos y hembras extienden patas y palpos, y las hembras adoptan la postura receptiva (zona ventral hacia arriba y eje del cuerpo inclinado aproximadamente 45°). En esta posición los machos tocan con las patas anteriores a las hembras hasta llegar a la zona del epigino, donde realizan varios intentos de inserción con ambos palpos de forma alternada. Cuando las hembras tardan en responder receptivamente al cortejo de los machos, en estos casos las hembras se alejan de los machos y colocan hilos, se desplazan, acicalan sus patas y palpos, y/o permanecen quietas (Fig. 1.1).

Las unidades comportamentales del cortejo más frecuentes en los machos fueron: *Tensión de hilos* ( $25.03 \pm 26.38$  veces/individuo), *Quietud* ( $24.03 \pm 22.04$  veces/individuo), *Desplazamiento* ( $15.50 \pm 12.94$  veces/individuo) y *Colocación hilos* ( $14.68 \pm 14.92$  veces/individuo). Mientras que en las hembras: *Quietud* ( $23.47 \pm 22.51$  veces/individuo), *Desplazamiento* ( $13.44 \pm 15.51$  veces/individuo), *Alejamiento* ( $7.94 \pm 8.84$  veces/individuo) y *Extensión de patas y palpos* ( $6.91 \pm 10.30$  veces/individuo). La unidad comportamental de mayor duración fue *Quietud* para ambos sexos ( $\text{♂} = 22.10 \pm 24.24$  min;  $\text{♀} = 26.90 \pm 27.73$  min), seguida de *Colocación hilos* ( $5.12 \pm 6.09$  min) para el macho, y *Desplazamiento* ( $2.62 \pm 3.18$  min) para la hembra (Fig. 1.2).

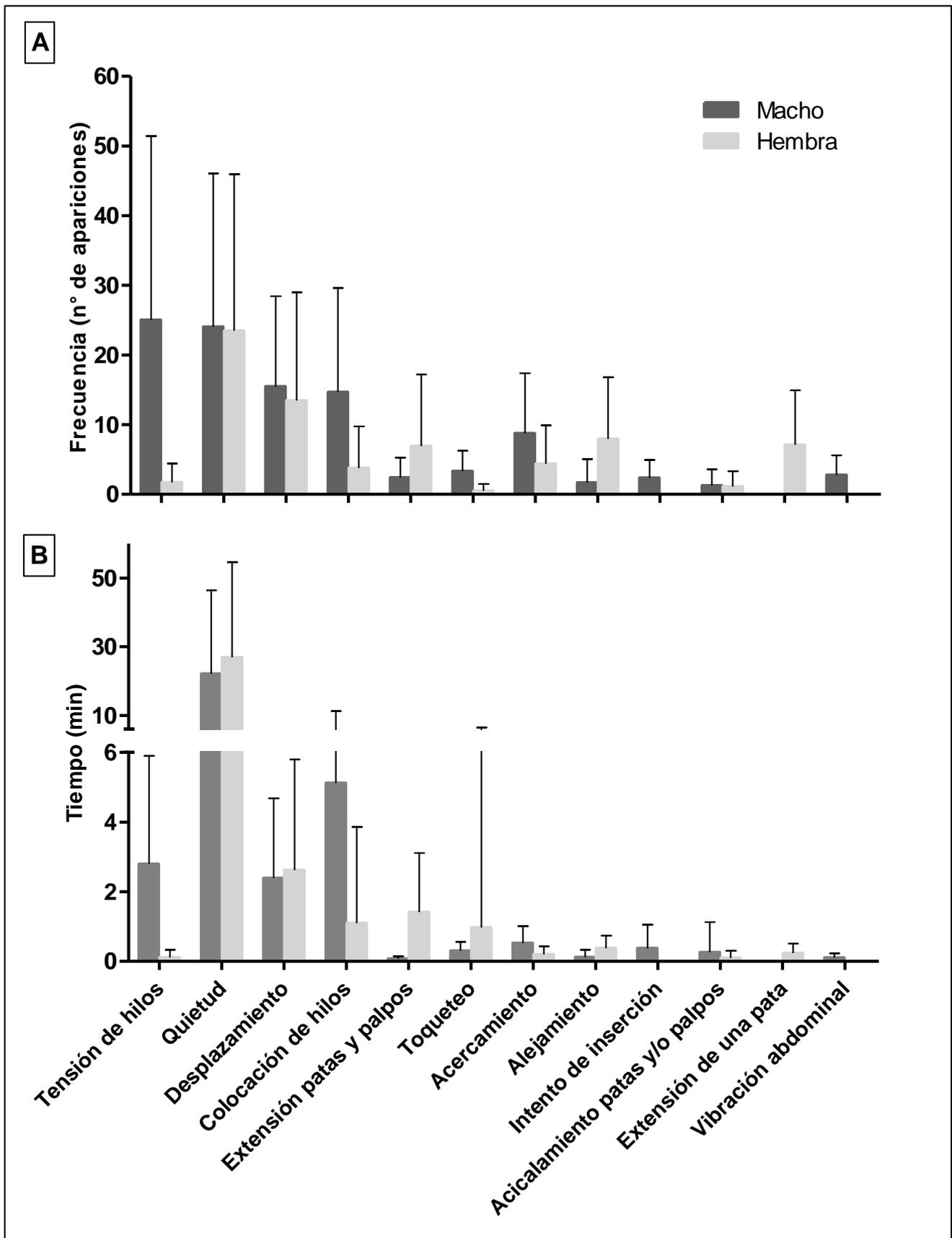
Al investigar la influencia del tamaño (ancho del cefalotórax) de los machos y de las hembras sobre la duración del cortejo, no se encontró relación significativa para los machos ( $r=0.19$ ,  $F=1.22$ ,  $p=0.28$ ), pero sí se encontró una correlación significativa inversa para las hembras ( $r=-0.37$ ,  $F=5.20$ ,  $p=0.03$ ); la duración del cortejo fue menor en parejas con hembras más grandes. Además, se encontró una correlación significativa inversa entre el tamaño de las hembras y la latencia de cortejo de ellas ( $r=-0.39$ ,  $F=5.78$ ,  $p=0.02$ ); hembras más grandes tienen una latencia de cortejo menor. También, se encontró una correlación significativa inversa entre el tamaño de las hembras y la latencia a adoptar la postura receptiva ( $r=-0.38$ ,  $F=5.60$ ,  $p=0.02$ ); hembras más grandes adoptan la postura receptiva más rápidamente.

**Tabla 1.1.** Descripción de las unidades comportamentales del cortejo y la cópula de *A. vierae*. Se indica quién realiza cada unidad, si el macho (♂), la hembra (♀) o ambos (♂ y ♀), para cada especie. PD: palpo derecho; PI: palpo izquierdo. Con asterisco se señalan las unidades definidas previamente por Albo et al. 2007 y Viera & Albo 2008.

Etapa	Unidad comportamental	Descripción	Quién lo realiza
CORTEJO	Vibración abdominal*	Oscilaciones verticales del abdomen	♂
	Intento de inserción	Raspa repetidas veces sobre el epigino de la hembra con alguno de sus órganos copuladores	♂
	Extensión de una pata	En quietud, extiende y rota una de las patas	♀
	Tensión de hilos*	Tensión y liberación de hilos de seda con pata I, II y III	♂ y ♀
	Toqueteo*	Con patas anteriores toca a la pareja	♂ y ♀
	Extensión de palpos y patas*	Extensión de palpos y patas anteriores en dirección a la pareja	♂ y ♀
	Quietud	Ausencia de movimiento	♂ y ♀
	Alejamiento	Camina en dirección opuesta a la pareja	♂ y ♀
	Acercamiento	Camina en dirección a la pareja	♂ y ♀
	Desplazamiento*	Se desplaza moviendo alternadamente palpos y colocando de vez en cuando uno de ellos en los quelíceros	♂ y ♀
	Colocación de hilos de seda	Avanza y coloca hilos de seda	♂ y ♀
	Acicalamiento de patas y/o palpos	Lleva alguna de sus patas o palpos hacia los quelíceros	♂ y ♀
CÓPULA	Inserción de palpo izquierdo	Inserta el órgano copulador izquierdo en el orificio genital derecho de la hembra	♂
	Inserción de palpo derecho	Inserta el órgano copulador derecho en el orificio genital izquierdo de la hembra	♂
	Intento de inserción PI	Raspa repetidas veces sobre el epigino de la hembra con el órgano copulador izquierdo	♂
	Intento de inserción PD	Raspa repetidas veces sobre el epigino de la hembra con el órgano copulador derecho	♂
	Trenes de vibración de abdomen	Movimientos del abdomen hacia arriba y abajo, acompañado en algunos casos de sacudidas de patas IV	♂
	Toqueteo en cópula	Toca con patas anteriores a la hembra con uno de sus órganos copuladores insertado	♂
	Retiro de palpo izquierdo	Retira el órgano copulador izquierdo del orificio genital de la hembra	♂
	Retiro de palpo derecho	Retira el órgano copulador derecho del orificio genital de la hembra	♂
	Acicalamiento de palpos	Lleva alguno de sus palpos hacia los quelíceros	♂
	Giro*	Gira todo su cuerpo	♀
	Movimiento abdominal	Movimiento del abdomen hacia abajo cuando macho deja de eyacular	♀
	Toqueteo	Con patas anteriores toca a la pareja	♂ y ♀
	Cortejo	Realiza unidades de cortejo: vibración abdominal o tensión de hilos ♂; extensión de una pata o tensión de hilos ♀	♂ y ♀
	Separación	Retrocede en dirección contraria a la pareja	♂ y ♀
	Extensión de palpos y patas	Extensión de palpos y patas anteriores en dirección a la pareja	♂ y ♀
	Quietud en cópula	Quietud mientras el macho permanece con su órgano palpar inserto en el orificio de la hembra	♂ y ♀
	Quietud	Ausencia de movimiento	♂ y ♀
Alejamiento	Camina en dirección opuesta a la pareja	♂ y ♀	
Acercamiento	Camina en dirección a la pareja	♂ y ♀	
Desplazamiento	Desplazamiento sobre la seda	♂ y ♀	
Coloca hilos de seda	Avanza y coloca hilos de seda	♂ y ♀	



**Figura 1.1.** Diagrama de flujo del cortejo en *A. viera*. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Solo se representan las probabilidades mayores o iguales a 20% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 25% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado (con valores de  $Z > 1.96$ ).

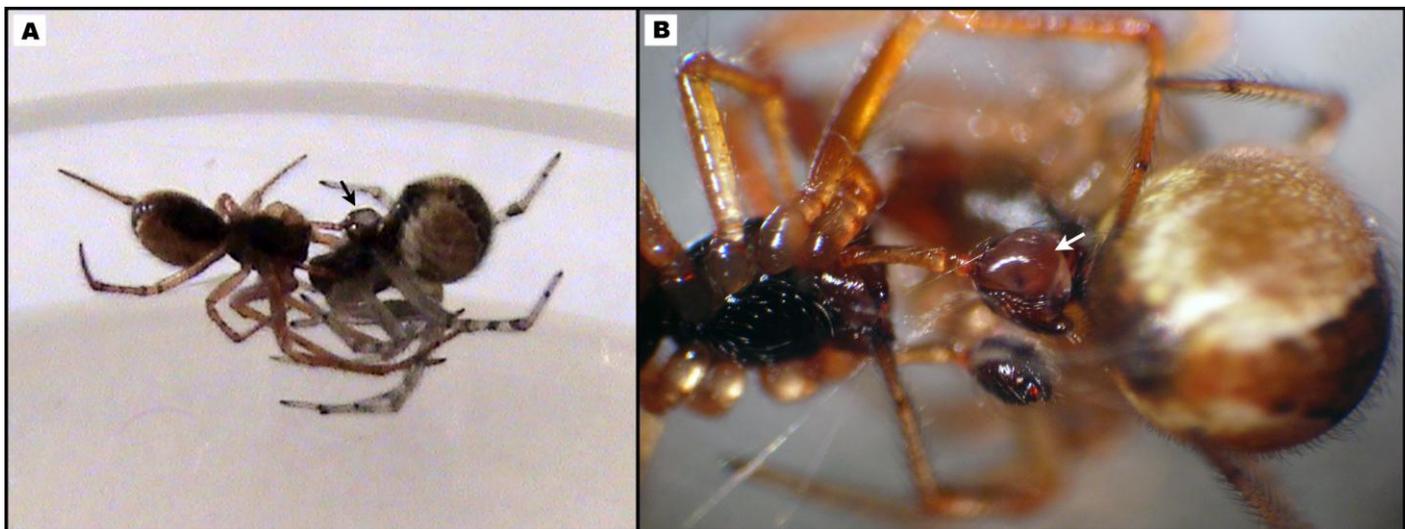


**Figura 1.2.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en el cortejo de machos y hembras de *A. viera*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.

## CÓPULA

En todos los casos en los que ocurrió cortejo, ocurrió la cópula (n=34). La latencia de la cópula fue de  $37.64 \pm 33.02$  min y la duración total fue  $77.24 \pm 30.44$  min (rango= 26.16 - 188.08 min). La cópula ocurrió en la tela de la hembras en el sitio de refugio de estas o muy cercano a este (sitio dónde se encontraban las hembras antes de colocar al macho). En total se observaron 21 unidades comportamentales, diez de las cuales fueron realizadas tanto por los machos como por las hembras. Nueve fueron realizadas exclusivamente por los machos: *Acicalamiento de palpos*, *Intento de inserción de palpo izquierdo*, *Intento de inserción de palpo derecho*, *Inserción de palpo izquierdo*, *Inserción de palpo derecho*, *Trenes de vibración abdominal*, *Toqueteo en cópula*, *Retiro de palpo izquierdo* y *Retiro de palpo derecho*. No se observó una preferencia de los machos por insertar uno u otro palpo en primer lugar, 21 machos insertaron el palpo derecho en primera instancia, mientras que 13 insertaron el palpo izquierdo (Test de Fisher,  $p= 0.139$ ). Dos unidades fueron realizadas exclusivamente por las hembras: *Movimiento abdominal* y *Giro* (Tabla 1.1).

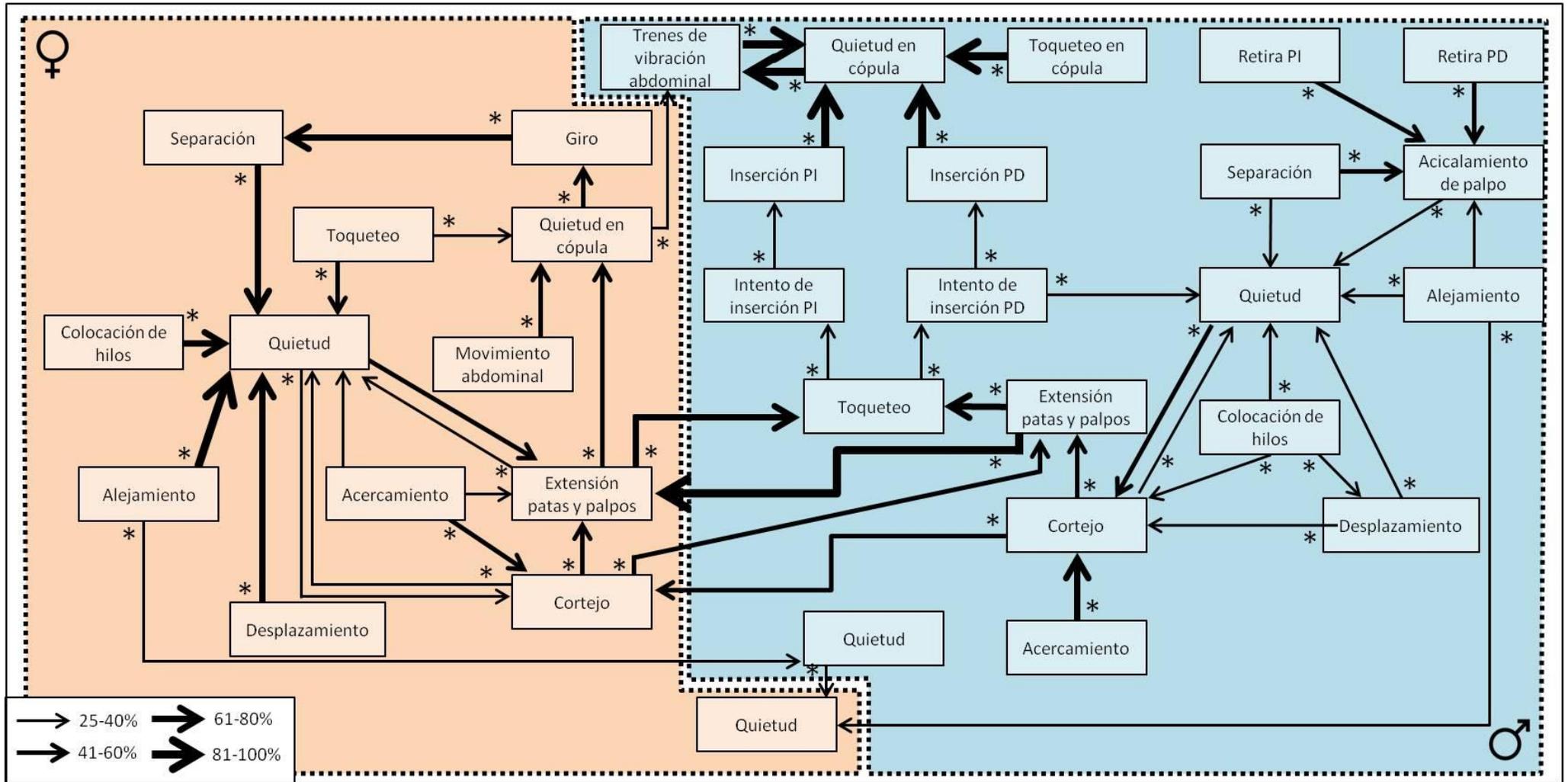
En resumen, una vez que la hembra acepta el cortejo y adopta la postura copulatoria, el macho realiza intentos de inserción, tamborileando con los bulbos copuladores sobre el epigino de la hembra, hasta insertar; luego realiza múltiples eyaculaciones con ese bulbo (Fig. 1.3). Posteriormente la pareja se separa y el macho inserta el otro bulbo copulador, con el que también eyacula repetidas veces. Las inserciones fueron contralaterales, es decir, el bulbo derecho se inserta en el orificio genital izquierdo de la hembra, y el izquierdo en el orificio derecho. Este escenario ocurrió en 19 parejas y a partir de aquí será denominado como "cópulas precisas" debido a que los machos realizaron pocos intentos de inserción previos a insertar los órganos copuladores.



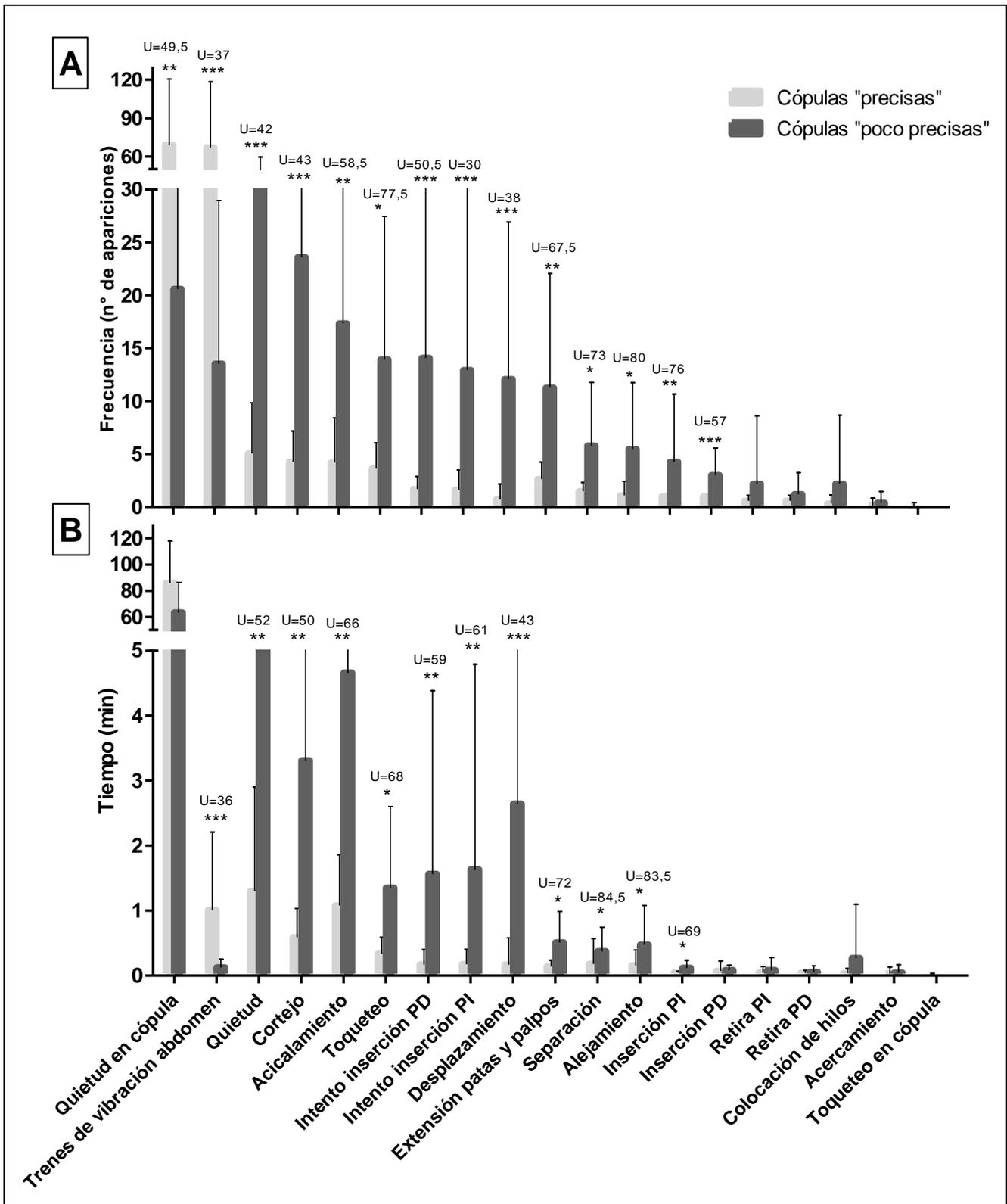
**Figura 1.3.** Cópula de *A. viera*. En (A) y (B) se observa insertado el órgano copulador derecho del macho. Las flechas señalan la hinchazón de la hematodoca de dicho bulbo. Izquierda: macho; derecha: hembra. Fotos: Carolina Rojas.

En contraposición, tres situaciones fueron consideradas "cópulas poco precisas" (n=15): cuando 1) el macho inserta dos o más veces un palpo y el otro lo inserta una sola vez (n=8); 2) inserta dos o más veces ambos palpos (n=5); 3) sólo inserta uno de los palpos (n=2). En las tres situaciones los machos realizaron varios intentos de inserción previos a la introducción de uno de los órganos copuladores. En la figura 1.4 se detalla el diagrama de flujo general (cópulas precisas y poco precisas) de la cópula de *A. viera*.

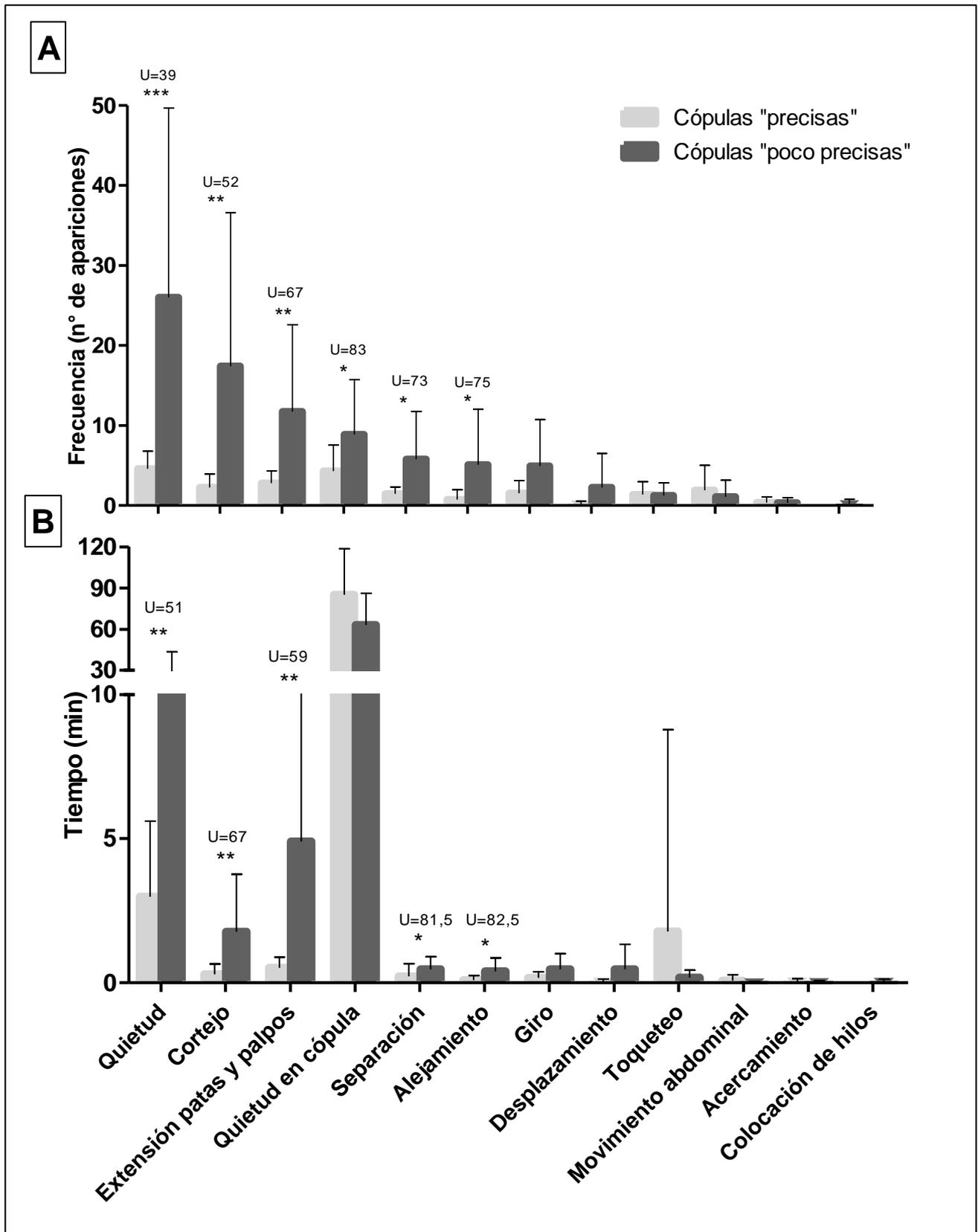
Tanto en las cópulas "precisas" como en las "poco precisas", la unidad comportamental de mayor duración para ambos sexos fue *Quietud en cópula*. Las unidades comportamentales más frecuentes en los machos fueron *Quietud en cópula* y *Trenes de vibración abdominal* en las cópulas precisas; mientras que *Quietud* y *Cortejo* fueron las unidades más frecuentes en cópulas "poco precisas". Al comparar la frecuencia y el tiempo de todas las unidades comportamentales para las cópulas "precisas" y "poco precisas", se encontró que existen diferencias significativas en la mayoría de las unidades tanto para machos como para hembras (Figs. 1.5 y 1.6).



**Figura 1.4.** Diagrama de flujo de la cópula de *A. viera*. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Solo se representan las probabilidades mayores o iguales a 25% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 30% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).

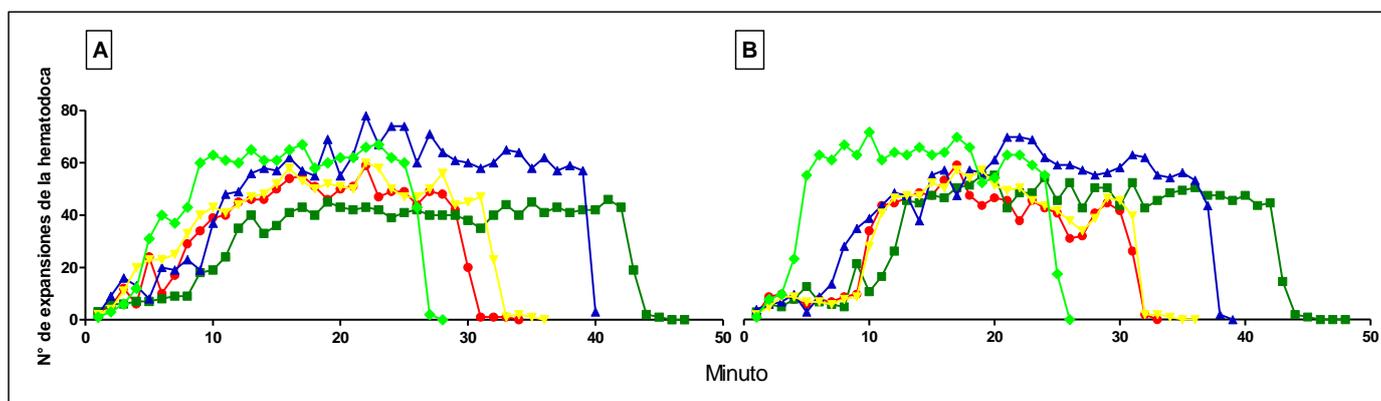


**Figura 1.5.** Comparaciones (test U de Mann Whitney) de la frecuencia (A) y duración (B) de cada unidad comportamental realizada por los machos en las cópulas "precisas" y "poco precisas" de *A. viera*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores. Con asteriscos se muestran las diferencias significativas: \*\*\*=  $p < 0.001$ ; \*\*=  $p < 0.01$ ; \*=  $p < 0.05$ .



**Figura 1.6.** Comparaciones (test U de Mann Whitney) de la frecuencia (A) y duración (B) de cada unidad comportamental realizada por las hembras en las cópulas "precisas" y "poco precisas" de *A. viera*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores. Con asteriscos se muestran las diferencias significativas: \*\*\*=  $p < 0.001$ ; \*\*=  $p < 0.01$ ; \*=  $p < 0.05$ .

En los machos que realizaron cópulas "precisas" el patrón de expansiones de la hematodoca (eyaculaciones) fue similar en ambos bulbos copuladores (n=5). El número de eyaculaciones durante los primeros minutos fue relativamente bajo, luego aumentó y se mantuvo constante la mayor parte del tiempo de la cópula, hasta que decayó drásticamente poco antes de que el macho retirara su órgano copulador del orificio de la hembra (Fig. 1.7). En las cópulas "poco precisas" analizadas (n=5) no se encontró un patrón estereotipado de eyaculaciones durante las inserciones. Por ejemplo, algunas de las inserciones tuvieron patrones similares al mencionado antes, pero sucedió que los mismos machos al realizar otra inserción presentaron un número de eyaculaciones menor. El número total de eyaculaciones fue significativamente mayor en los machos que realizaron cópulas "precisas". No se encontraron diferencias en la media del número de eyaculaciones por minuto entre ambos tipos de cópulas (Tabla 1.2).



**Figura 1.7.** Número de expansiones de la hematodoca (eyaculaciones) del bulbo de cinco machos durante cada minuto de la cópula. Cada color representa un macho diferente durante la inserción del primer bulbo (A) y del segundo bulbo (B).

Para dar cuenta de los dos tipos de cópulas ("precisas" y "poco precisas") se compararon diferentes variables. Por una lado, no se encontraron diferencias significativas en los tamaños corporales (ancho de cefalotórax) de los machos ni de las hembras que realizaron uno u otro tipo de cópula (t de Student:  $t= 1.14$ ,  $p= 0.26$ ; U= 133,  $p= 0.77$ ; respectivamente). El tamaño de los machos que realizaron cópulas "precisas" fue de  $1.03 \pm 0.05$  mm y el de las hembras  $1.04 \pm 0.05$ . El tamaño de los machos que realizaron cópulas "poco precisas" fue de  $1.01 \pm 0.06$  mm y el de las hembras  $0.97 \pm 0,25$  mm. Tampoco se encontraron diferencias entre el tamaño de los machos respecto al de las hembras para cada tipo de cópula (cópulas "precisas": t de Student:  $t= 0.55$ ;  $p= 0.59$ ; cópulas "poco precisas":  $W=70$ ;  $p=0.60$ ). En la tabla 1.2 se detallan algunas comparaciones de diferentes características del cortejo y la cópula entre cópulas "precisas" y "poco precisas".

**Tabla 1.2.** Comparaciones de las características generales del cortejo y de la cópula entre las cópulas "precisas" y "poco precisas". El número de eyaculaciones fue cuantificado en 5 machos de cada tipo de cópula. Los datos se muestran como la media y el desvío estándar. Los asteriscos señalan las diferencias significativas.

	Cópulas "precisas"	Cópulas "poco precisas"	Estadística
Latencia del cortejo (min)	4.24 ± 8.36	1.74 ± 1.52	U=138; p=0.889
Duración del cortejo (min)	26.32 ± 25.73	44.02 ± 38.97	U=98; p=0.127
Latencia de la cópula (min)	31.80 ± 27.33	45.03 ± 38.79	U=111; p=0.283
Duración de la cópula (min)	86.75 ± 32.04	65.20 ± 24.22	U= 96; p= 0.111
N° de intentos de inserción	1.65 ± 1.55	13.50 ± 21.46	U= 163; p= 1.2x10 <sup>-7</sup> *
N° de inserciones	2	7.27 ± 7.03	U=38; p=7.07E-5*
N° de trenes de vibración abdominal (macho)	67.16 ± 51.24	13.53 ± 15.41	U=37; p=0.0003*
N° total de eyaculaciones	2780.6 ± 591.28	1870.6 ± 422.15	t=-2.80; p=0.023*
N° eyaculaciones/min	36.03 ± 22.04	26.89 ± 20.49	t=1.54; p=0.162

Las inserciones palpares pueden ser finalizadas tanto por las hembras como por los machos. En 13 casos fueron las hembras las que finalizaron todas las inserciones ("precisas"= 5; "poco precisas"=8), en nueve casos fueron los machos ("precisas"= 7; "poco precisas"=2); y en 12 casos tanto el macho como la hembra dieron fin a alguna de las inserciones ("precisas"=7; "poco precisas"=5).

El fin de la cópula, entendido cuando uno de los dos sexos interrumpe la última inserción, fue realizado en 19 casos por la hembra y en 15 por el macho. Al discriminar por tipo de cópula, ocho hembras finalizaron cópulas "precisas" mientras que once finalizaron cópulas "poco precisas"; once machos finalizaron cópulas "precisas" y cuatro finalizaron cópulas "poco precisas". No se encontraron diferencias significativas en cuanto al sexo que dio por finalizado el apareamiento teniendo en cuenta ambos tipos de cópula (Test de Fisher; p=0.092). Cuando la cópula fue finalizada por los machos, éstos simplemente retiraron voluntariamente su bulbo del orificio genital de la hembra, mientras que la finalización por parte de las hembras implicó un giro en sentido anti-horario (n=11) u horario (n=8) de su cuerpo. No se encontró relación entre el sentido del giro y el bulbo que estaba insertado, seis hembras giraron su cuerpo en sentido horario al tener el bulbo izquierdo en su orificio genital, mientras que dos lo hicieron al tener el derecho. Cinco hembras giraron su cuerpo en sentido anti-horario cuando el bulbo izquierdo estaba insertado, mientras que seis hembras lo hicieron cuando el bulbo derecho lo estaba (Test de

Fisher;  $p=0.352$ ). El número promedio de giros necesarios para que las hembras des-inserten el bulbo copulador del macho fue de  $1.16 \pm 0.70$  giros. En algunos casos el giro de las hembras fue abrupto, pero al examinar los bulbos copuladores bajo lupa estereoscópica, no se observaron daños. En todos los casos en que la hembra finalizó la cópula se observó que previo al giro, la hematodoca del bulbo copulador se encontraba en reposo (el macho no estaba eyaculando). No se encontraron diferencias significativas entre la duración de la cópula de aquellas parejas donde la hembra o el macho finalizó la misma ( $U=139$ ;  $p=0.917$ ).

Al investigar la influencia del ancho del cefalotórax de los machos y de las hembras sobre la duración de la cópula, no se encontró relación significativa entre las variables ( $r=0.33$ ,  $F=3.93$ ,  $p=0.056$ ;  $r=0.08$ ,  $F=0.23$ ,  $p=0.63$ ). Tampoco se encontró relación entre la duración del cortejo y la duración de la cópula ( $r=0.205$ ;  $F=1.398$ ;  $p=0.246$ ); ni entre la frecuencia de trenes de vibración abdominal de los machos en cópula y la duración de la cópula ( $r=0.268$ ;  $F=2.483$ ;  $p=0.125$ ).

## DISCUSIÓN

---

De forma generalizada el cortejo de *A. viera* coincide con el nivel 2 observado en especies de arañas de tela, donde el cortejo de los machos se desencadena al entrar en contacto con la tela de la hembra, principalmente debido a las feromonas sexuales femeninas de contacto allí depositadas previamente (Foelix 2011; Schneider & Andrade 2011). Las feromonas de contacto han sido descritas y evidenciadas en varios terídios (Anava & Lubin 1993; Stoltz et al. 2007; Pruitt & Riechert 2009; Scott et al. 2015). Por ejemplo, los machos de *A. studiosus* se ven atraídos por las hembras al entrar en contacto con la feromonas previamente colocadas en los hilos de seda que llevan hacia ellas (Pruitt & Riechert 2009). A pesar de que esto no fue comprobado experimentalmente, en este estudio pudo ser evidenciado indirectamente al observar que los machos no requieren del contacto físico con las hembras para comenzar a cortejarlas. Se observó que durante el cortejo los machos realizan caminatas y pequeños toques con los palpos sobre la tela de la hembra. Los machos de *A. viera* podrían estar detectando las feromonas femeninas debido a que los quimiorreceptores que detectan las feromonas sexuales en los machos de las arañas se encuentran en los palpos y/o en las patas delanteras (Gaskett 2007; Foelix 2011). Por otra parte, Cayafa et al. (2011) en un trabajo realizado en esta misma especie, sugiere la presencia de

feromonas sexuales volátiles liberadas por las hembras. Por lo que, antes de entrar en contacto con la tela de la hembra, los machos podrían detectarlas al percibir estas feromonas.

A pesar de que en la mayoría de los casos fueron los machos quienes comenzaron a cortejar, las hembras no resultaron ser pasivas durante el encuentro. Ellas también cortejaron e indicaron su receptividad acercándose y realizando extensión de patas y palpos hacia ellos. La unidad comportamental más utilizada durante el cortejo de los machos fue tensión de hilos con patas anteriores. Los machos al tensar los hilos de seda estarían presentándose como individuos de su misma especie y/o estarían estimulando a las hembras para que ocurra la cópula (Schneider & Andrade 2011). Este mecanismo de producción de señales vibratorias, es un componente importante durante el cortejo de muchas arañas de tela (Lubin 1986; Forster 1995; Andrade 1996; Eberhard & Huber 1998; Andrade & Banta 2002; Maklakov et al. 2004).

Una de las unidades comportamentales de mayor duración y frecuencia durante el cortejo de los machos fue la colocación de hilos de seda. Esta estrategia también es utilizada por los machos de la araña social *Achaearanea wau* (Theridiidae), donde pueden o no construir una arena de apareamiento antes de cortejar (Lubin 1986). Sin embargo, en *A. viera* no se encontró una relación entre el lugar donde los machos colocaron los hilos y el sitio donde ocurre la cópula (refugio de la hembra), por tanto, el territorialismo o arena sexual del macho no estaría presente.

Los machos de *Achaearanea wau* (y de otras especies de la familia Theridiidae como las del género *Latrodectus*: Anava & Lubin 1993) suelen cortar segmentos de la tela de las hembras (Lubin 1986). Este comportamiento ha sido interpretado como un mecanismo de los machos para evitar ser atacados y canibalizados por las hembras (Robinson & Robinson 1980) o como una forma de reducir la atracción de futuros rivales, al dañar la tela de la hembra que contiene feromonas atrayentes (Anava & Lubin 1993; Forster 1995; Rovner 1968; Watson 1996; Scott et al. 2012). A pesar de que los machos de *A. viera* no cortaron segmentos de tela de la hembra, colocar hilos de seda sobre los hilos de las hembras podría de alguna forma enmascarar las feromonas allí depositadas. Esta mezcla química podría confundir a otros machos y beneficiaría al que llegue primero.

La duración del cortejo en las arañas resulta variable no solo entre taxones sino también dentro de una misma especie (Schneider & Andrade 2011). La duración del cortejo de los machos en *A. viera* resultó ser muy variable. Diversos son los factores que pueden determinar diferencias en la inversión del cortejo de los machos (Schneider & Andrade 2011). Se observó que la duración

del cortejo de los machos ante hembras de mayor tamaño fue menor que ante hembras más pequeñas. Se espera que las decisiones de los machos dependan de las características de las hembras que se correlacionan con su potencial éxito reproductivo, como por ejemplo el tamaño corporal (Hoefler 2008); en artrópodos generalmente el tamaño de puesta aumenta junto con el tamaño corporal de las hembras (Figueira & Vsconcellos-Neto 1992; Marshall & Gittleman 1994; Simpson 1995; Jann & Ward 1999; Gonzaga & Vasconcellos-Neto 2001; Fox & Czesak 2000; Skow & Jakob 2003). Relacionado a esto, se observó que las hembras de *A. viera* de mayor tamaño tuvieron una latencia de cortejo menor y adoptaron la posición copulatoria más rápidamente.

La posición de apareamiento en *A. viera* coincide con el tipo 2, entre las arañas de tela (Foelix 2011). Macho y hembra cuelgan de la tela y los órganos copuladores del macho se insertan alternadamente en los orificios de la hembra. En muchas experiencias los machos de *A. viera* tuvieron dificultad para insertar sus órganos copuladores una vez que las hembras adoptaron la postura receptiva. Esto podría ocurrir debido a la falta de órganos sensoriales en el bulbo copulador (Foelix 2011). Sin embargo, Lipke et al. (2015) hallaron la primera evidencia de neuronas en el bulbo copulador de la araña *Hickmania troglodytes* (Higgins & Petterd 1883). Por lo tanto, sería interesante determinar la existencia de neuronas en el bulbo de *A. viera* para descartar que la dificultad de inserción se deba a la ausencia de ellas. Adicionalmente es posible que estos repetidos intentos de inserción proporcionen un estímulo para las hembras (Eberhard & Huber 1998). Irregularidades durante la cópula de la araña lobo *Schizocosa malitiosa* (Tullgren 1905) se asocian a que las hembras recopulen con otros machos (González & Costa 2008). Sería interesante evaluar si las hembras de *A. viera* son más favorables a recopular con otros machos luego de haber copulado con machos que tuvieron dificultad en insertar sus bulbos.

En cuanto a la duración de la cópula, no se encontró ninguna relación con las variables utilizadas: tamaño de machos y hembras, duración del cortejo y trenes de vibración abdominal que los machos realizan rítmicamente (posible cortejo copulatorio, ver discusión más abajo). Por lo tanto, otras variables estarían determinando la variación en la duración de la cópula, como por ejemplo la condición de los machos. Los machos de la araña *Hogna helluo* (Lycosidae) con pobre condición corporal realizan cópulas más prolongadas ya que las probabilidades de sobrevivir para encontrar y copular con otras hembras son bajas (Wilder & Rypstra 2007). Además, como se observó en los resultados, las hembras de *A. viera* también deciden sobre el fin de la cópula y, por

lo tanto, estarían definiendo la duración de la misma. A futuro, sería determinante evaluar otras variables que afectan la duración de la cópula en *A. viera*.

Es importante destacar que se distinguieron por primera vez, dos tipos de cópulas en *A. viera*. Las cópulas "precisas", que implicaron pocos intentos de inserción y como consecuencia un total de dos inserciones, una con cada bulbo. Y, por otra parte, las "poco precisas", que implicaron significativamente más intentos de inserción y como consecuencia múltiples inserciones o solo una. Es probable que estos dos patrones de apareamiento observados se deban a las altas frecuencias de fallas para insertar los bulbos. Como es común en las arañas enteleginas, los machos de *A. viera* insertaron un palpo primero y luego el otro de forma contralateral, y no ambos al mismo tiempo como ocurre en las haploginas (Foelix 2011). Los machos al insertar los bulbos realizaron repetidas expansiones de la hematodoca de forma rítmica durante toda la inserción, lo que facilitó contar las eyaculaciones. A pesar de no haber encontrado diferencias en el tiempo total de apareamiento entre ambos tipos de cópulas, se encontraron diferencias significativas en el número total de eyaculaciones. Los machos que realizaron cópulas "precisas" realizaron más eyaculaciones que los que realizaron cópulas "poco precisas". Esto puede deberse al patrón observado de eyaculaciones durante cada inserción. Los machos que realizan cópulas "precisas" insertan uno u otro bulbo y les lleva determinado tiempo alcanzar determinado número constante de eyaculaciones. Mientras que los machos de cópulas "poco precisas" presentan inserciones que duran menos de los que les lleva llegar a ese número.

En muchas especies el comportamiento del macho durante la cópula puede ser considerado un indicativo de si existe elección críptica femenina (Eberhard 1994). El cortejo copulatorio es una forma de cortejo que ocurre luego de iniciada la cópula y ha sido documentado en numerosos insectos y arácnidos (Eberhard 1994, 2001). Al igual que el cortejo antes de la cópula, su función es inducir respuestas en las hembras que favorezcan la paternidad de los machos (Eberhard 1994). En *A. viera* se observó que luego de la inserción palpar, los machos realizan movimientos abdominales y al mismo tiempo en algunos casos sacudidas de patas IV. Estos movimientos pasan la prueba de los criterios, que de acuerdo con Eberhard (1991), debe sortear un comportamiento para ser considerado cortejo copulatorio: ocurrió repetidas veces en un misma cópula y en otras cópulas; al parecer es apropiado para estimular a la hembra; aparentemente no se trata de un comportamiento que el macho realice para mantenerse acoplado a la hembra; no tendría otra función; son movimientos realizados por el abdomen y las patas IV, y no por la genitalia, por lo que

se descarta que sean movimientos que estén relacionados con la transferencia de esperma *per se*; y finalmente, no se trata de un comportamiento que sea utilizado por los machos para evitar el canibalismo luego de la cópula. Además, de las diferencias encontradas en cuanto a intento de inserciones palpares y número de eyaculaciones, también se evidenciaron diferencias significativas en cuanto al cortejo copulatorio en machos con cópulas "precisas" y "poco precisas". Los machos en cópulas "precisas" realizaron con mayor frecuencia trenes de vibración abdominal en comparación con los machos en cópulas "poco precisas". Para saber si existe elección críptica femenina se debería indagar en la posible relación entre estos comportamientos y la aceptación a recópulas de las hembras y la paternidad de los machos. En otros terídios se ha investigado la existencia de elección críptica femenina, principalmente este tipo de selección sexual ha sido ampliamente estudiado en varias especies del género *Latrodectus* Walckenaer, 1805, que se encuentran ampliamente distribuidas y que muestran varios sistemas de apareamiento que dependen de variables ecológicas y sociales (Andrade & Macleod 2015).

Durante el encuentro no hubo canibalismo sexual. Esto es esperable ya que las hembras de las arañas sociales tienen hábitos tolerantes (Kullman 1972; Buskirk 1981). En su congénere norteamericano, *A. studiosus*, existe polimorfismo comportamental con formas sociales y asociales. Las hembras asociales atacan con mayor probabilidad a los machos durante el apareamiento, mientras que las sociales son tolerantes y no presentan agresividad hacia los machos (Pruitt & Riechert 2009; Pruitt et al. 2008). No se observó polimorfismo comportamental o diferentes personalidades en *A. viera*, todas las hembras fueron tolerantes y no hubo agresividad hacia los machos.

El fin de la cópula ocurrió tanto por los machos como por las hembras. Resulta interesante que al momento de finalizar la cópula por parte de la hembra coincida con que el macho deja de mover la hematodoca del bulbo copulador. Esto implicaría que las hembras son capaces de percibir las eyaculaciones de los machos. El émbolo del bulbo copulador de *A. viera* tiene forma de espiral y termina en una bifurcación estriada (Agnarsson 2012). El comportamiento de giro de las hembras al finalizar la cópula sería coherente con esta morfología en espiral del émbolo.

En este capítulo se describieron en detalle el cortejo y la cópula de *A. viera*. En general, el cortejo implicó señales vibratorias simples y duraciones totales muy variables. Los dos tipos de cópula encontrados resultaron bastante llamativos. Este escenario abre nuevas puertas de investigación en cuanto a cuáles podrían ser las causas y las consecuencias de realizar una u otra

cópula. En relación a ello, surgen diversas preguntas, como por ejemplo: ¿las cópulas "poco precisas" son simplemente fallas en los intentos de inserción del órgano copulador de los machos?; ¿se trata de otra táctica reproductiva de los machos?; ¿existen diferencias en el éxito reproductivo de los machos que realizan uno u otro tipo de cópula? Futuros estudios estarán abocados a responder estas y otras preguntas que puedan surgir.

## CAPÍTULO II

# Inducción espermática en *Anelosimus viera*

A partir de este capítulo surgieron las siguientes publicaciones:

**Rojas Buffet, C. & Viera, C.** 2016. Loading the male pedipalps: sperm induction in a subsocial spider. *Journal of Arachnology*, 44: 96-98 (Anexo).

**Rojas Buffet, C. & Viera, C.** 2015. Reproductive behaviour in the Uruguayan subsocial spider *Anelosimus viera*: a review. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 24(2): 206-216. Esta publicación incluye datos de este capítulo en una revisión de carácter general. (Anexo).

## MARCO TEÓRICO

---

Todas las arañas presentan una característica única que consiste en la falta de conexión entre los bulbos copuladores de los machos y sus glándulas sexuales. Como consecuencia, antes de que los machos vayan en busca de hembras para aparearse, deben cargar sus bulbos con esperma. Los machos construyen una tela, la tela espermática, donde depositan una gota de esperma desde su gonoporo, y luego cargan con semen los bulbos copuladores (Foelix 2011).

En la mayoría de las arañas araneomorfas la tela espermática es una pequeña estructura que puede estar reducida a un solo hilo (como en *Scytodes*). Puede consistir también de diferentes hilos con forma triangular o trapezoidal (por ejemplo, *Tetragnatha* y *Theridion*, respectivamente), donde el proceso de inducción lleva poco tiempo. Por otro lado, las arañas de la familia Theraphosidae (Mygalomorphae) y la araneomorfa *Kukulcania hibernalis*, construyen telas espermáticas relativamente grandes, y todo el proceso de inducción puede tardar varias horas, por lo tanto, en general son más fáciles de observar (Costa & Pérez-Miles 2002; Barrantes & Ramírez 2013).

A pesar de que el proceso de inducción espermática es común, existe escasa literatura y los reportes varían desde sencillas descripciones de las telas espermáticas (Domínguez & Jiménez 2005), observaciones parciales del proceso de inducción (Fraser 1987), hasta únicas observaciones del proceso entero (Levi 1967; Jackson & Macnab 1991). Son necesarias descripciones profundas y rigurosas del proceso de inducción para comparar entre las diferentes especies, y así aumentar el conocimiento de este importante proceso.

Durante observaciones del cortejo y la cópula de *A. vieirae*, registramos machos realizando el proceso de inducción espermática luego de la cópula. El objetivo de este capítulo es describir bajo condiciones de laboratorio, el proceso de inducción espermática en *A. vieirae*, incluyendo la construcción de la tela espermática, la emergencia de la gota de esperma y el proceso de carga de los bulbos copuladores con esperma.

# MATERIALES Y MÉTODOS

---

## Recolección y mantenimiento

La metodología utilizada en la recolección y mantenimiento de los individuos fue la misma utilizada en el capítulo I.

## Observaciones

Se colocaron individualmente en placas de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto), hembras adultas vírgenes de dos días post-muda (n=30). Después de 24 h se colocó un macho virgen elegido aleatoriamente, en la tela de la hembra y en el sitio más alejado de ella. Se registraron las interacciones durante un período máximo de 2 h, mediante cámara de video (Sony DCRA-C151, 2.7'' Wide Hybrid LCD, Handycam Station Supplied, 12 x optical zoom, 800 x digital zoom). La experiencia era finalizada si al cabo de los primeros 15 min ninguno de los individuos realizaba algún comportamiento sexual o si la cópula no ocurría durante los primeros 30 min. Cada individuo fue utilizado una única vez.

Se describieron las unidades de la construcción de la tela espermática, la emergencia de la gota de esperma y la inducción espermática. Se registraron las duraciones y frecuencias de cada unidad. La tela espermática fue fotografiada y el área de la misma fue medida usando el programa de procesamiento y análisis de imágenes ImageJ (Java software).

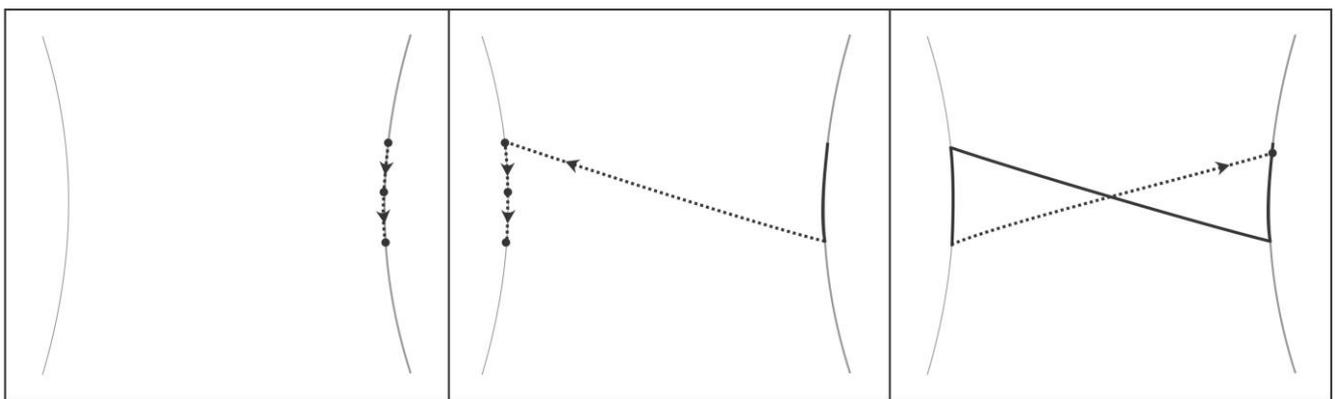
Una muestra representativa de los especímenes serán depositados en la Colección Aracnológica de la Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Montevideo.

# RESULTADOS

---

Veintiocho de 30 experiencias resultaron en cópula. En 22, los machos realizaron inducción espermática luego de copular. La latencia de la inducción espermática luego de la cópula fue de  $22.33 \pm 7.10$  min. Ningún macho realizó inducción espermática antes de la cópula.

Los machos, quienes se encontraban suspendidos con la zona ventral hacia arriba en la tela de la hembra, construyeron un andamiaje de la tela espermática que consistió en dos hilos de seda casi paralelos conectados a la tela de la hembra. Cada uno de estos hilos estaba localizado a cada lado del abdomen. Seguido de esto, los machos situaron las patas II y IV en los hilos paralelos y ubicaron las patas III en el puente que posteriormente fue construido entre los hilos paralelos. Las patas I permanecieron en la tela de la hembra. Luego, los machos depositaron nuevos hilos entre los hilos paralelos siguiendo los movimientos que se detallan a continuación. Apoyaron las hileras en uno de los extremos de uno de los hilos paralelos, luego levantaron el abdomen y lo llevaron al área central del mismo hilo. Procedieron a colocarlo en el extremo más distal en relación al prosoma. Luego realizaron los mismos movimientos abdominales en el otro hilo paralelo. Posteriormente, los machos levantaron de nuevo el abdomen y colocaron seda en el primer hilo paralelo cerca del primer punto de apoyo, y continuaron realizando esta secuencia abdominal varias veces (Fig. 2.1).

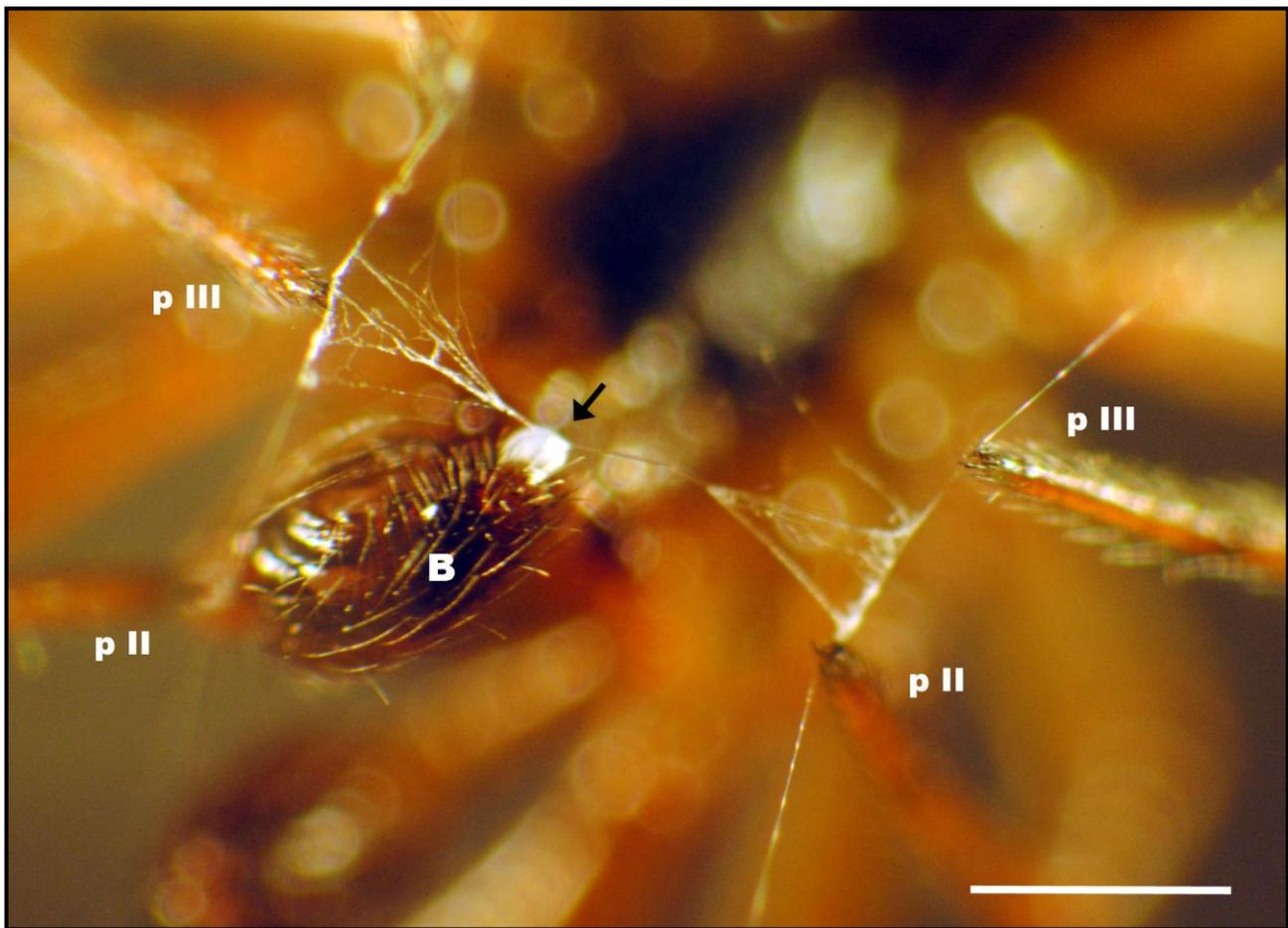


**Figura 2.1.** Secuencia de construcción de la tela espermática en *A. viera*. Los hilos (líneas negras punteadas y sólidas) se colocan entre los andamios (líneas grises). Esta secuencia se repitió  $19.64 \pm 3.95$  veces. Los puntos negros son los sitios donde la seda es fijada. Las puntas de flecha señalan la dirección del movimiento.

Los machos movieron el abdomen de un hilo paralelo al otro  $19.64 \pm 3.95$  veces. La construcción resultante fue una tela horizontal con forma de reloj de arena (Fig. 2.2). El proceso de construcción de la tela duró  $36.64 \pm 9.18$  s. El área de la tela espermática fue de  $0.63 \pm 0.18$  mm<sup>2</sup>.

Una vez que la construcción de la tela espermática finalizó, los machos realizaron pequeñas flexiones de todas las patas, en la articulación fémur-patela, pero con mayor intensidad en las patas IV, acompañadas con movimientos del abdomen de arriba a abajo. Los movimientos se continuaron realizando con un aumento en la frecuencia, pero con una disminución de la

amplitud, y sin flexión de las patas, hasta la emergencia de una gota de esperma, la cual fue depositada en la porción media la tela espermática (Fig. 2.2). Este proceso duró  $35.32 \pm 11.09$  s.



**Figura 2.2.** Macho de *A. viera* cargando un bulbo copulador con una gota de esperma tomada desde la tela espermática. B: bulbo. p II: pata II. p III: pata III. La flecha señala la gota de esperma. Escala = 0.5 mm. Foto: Carolina Rojas.

Luego de depositar la gota de esperma, los machos llevaron el cuerpo hacia atrás, sosteniendo la tela espermática en la misma posición, para que los pedipalpos alcanzaran la gota de esperma. Colocaron la punta de uno de los pedipalpos en la gota de esperma y con movimientos vibratorios rápidos comenzaron a absorberla; luego repitieron el mismo proceso con el otro pedipalpo. La gota fue depositada en la zona superior de la tela espermática y fue absorbida a través del mismo lado. Los machos realizaron un total de  $10.45 \pm 3.42$  cambios de pedipalpos. El tiempo que invirtieron con cada pedipalpo sobre la gota de esperma aumentó a medida que el comportamiento progresó. Aparentemente, la mayoría de los machos absorbieron la mayoría de la gota luego de  $3.28 \pm 1.04$  min, excepto en pocos casos, donde fue evidente que los machos dejaron parte del esperma en la tela espermática.

La duración del proceso de inducción espermática completo (construcción de la tela espermática + emergencia de la gota de esperma + recarga de los pedipalpos) fue de  $4.47 \pm 1.38$  min. Cuando la inducción se completó algunos machos colocaron sus pedipalpos en sus piezas bucales y agitaron su abdomen una o dos veces. Las telas no fueron consumidas por los machos.

## DISCUSIÓN

---

A pesar de que la inducción espermática es un proceso esencial en los machos de las arañas para alcanzar la cópula, existen escasos trabajos que lo describen en detalle. Esta es la primera vez que se describe en detalle el proceso de inducción espermática de la araña subsocial *A. viera*, y resultó ser un proceso frecuente en condiciones de laboratorio. El éxito de observar varias inducciones se debió probablemente a que siempre ocurrió poco después de finalizada la cópula.

El pequeño tamaño de la tela espermática en *A. viera*, como en otras araneomorfas (Foelix 2011), sugiere un bajo costo en tiempo y esfuerzo para los machos, en contraste con lo que sucede en migalomorfas, donde la construcción de la gran tela espermática implica un alto costo (Costa & Pérez-Miles 2002). Lo mismo ocurre en relación al tiempo invertido; los machos de *A. viera* invierten poco tiempo en el proceso de cargar los bulbos copuladores.

La posición de las patas antes de comenzar la construcción de la tela espermática, es similar a la posición de varias especies del género *Theridion*, donde los hilos paralelos se sostienen con las patas II y IV, y el puente es sostenido por las patas III (Knoflach 1998). La posición horizontal de la tela espermática construida en *A. viera*, coincide con lo comúnmente observado en arañas (Foelix 2011). Sin embargo, la forma de reloj de arena difiere respecto a la forma triangular o cuadrada descrita para otras araneomorfas (Gertsch 1979; Foelix 2011), o la forma trapezoidal observada en *Theridion* spp. (Knoflach 1998). La posición horizontal de la tela podría ser una condición ancestral, ya que es común en las arañas, mientras que la forma de reloj de arena podría ser una característica apomórfica del género.

Como en muchas arañas, los intensos movimientos abdominales justo antes de la eyaculación indican la actividad de las glándulas epigásticas que refuerzan la construcción de la tela espermática en el lugar donde va a ser colocada la gota de esperma (Knoflach 1998). Los machos de *A. viera* realizaron estos movimientos intensos del abdomen, lo que podría implicar

una correspondencia con la actividad de estas glándulas. La carga de esperma con los bulbos copuladores corresponde a la forma directa (Foelix 2011), como ocurre en la mayoría de las arañas constructoras de tela. Los machos extienden los pedipalpos hacia el mismo lado de la tela espermática dónde fue colocada la gota de esperma, para ponerse en contacto directo con esta y absorberla (Jackson & Macnab 1991). Los machos de *A. viera* no ingirieron las telas espermáticas luego de finalizar el proceso de inducción. Dejar sus telas espermáticas intactas en las telas de las hembras podría ser una estrategia para evitar la competencia espermática. Esta tela podría tener señales químicas que le indican a un macho que llega, que otro macho ya estuvo allí y que copuló con la hembra.

Los machos realizaron el comportamiento de inducción espermática luego de aparearse con las hembras, esto sugiere que antes de aparearse sus bulbos ya estaban cargados con esperma, quizás inmediatamente luego de mudar a adultos, como ocurre en la mayoría de arañas (Austad 1984; Michalik & Rittschof 2011). En otras especies también se ha encontrado que los machos cargan con esperma sus bulbos copuladores poco tiempo después de copular con las hembras, por ejemplo en el saltícido *Asemonea tenuipes* (Pickard-Cambridge 1869) (Jackson & Macnab 1991) y en el agelénido *Hololena adnexa* (Chamberlin & Gertsch 1929) (Fraser 1987). En este estudio, los machos no volvieron a copular con la misma hembra luego de cargar sus bulbos con esperma, pero en esta misma especie Viera et al. (2007) observó que los machos realizaron dos y en un caso tres recargas de los pedipalpos y copularon nuevamente con la misma hembra. Teniendo este comportamiento, los machos reducirían la probabilidad de que las hembras se apareen con otros machos, y por lo tanto, minimizarían el riesgo de competencia espermática (Alcock 1994). Esto cobra sentido debido a la evidencias que existen de que en esta especie el primer y segundo macho que copula puede tener porcentajes similares de paternidad (Lorieto et al. 2010). Otra posibilidad, es que el macho trata de completar las espermatecas con esperma y la capacidad de los bulbos no soporta todo el esperma necesario, por lo que el macho debe recargarlos más de una vez. En el futuro, sería interesante evaluar la capacidad de las espermatecas de las hembras comparado con la capacidad de los órganos copuladores de los machos.

A pesar de que el costo de realizar el comportamiento de inducción puede ser bajo, pueden existir otros tipos de costos asociados a la biología de esta especie. Primero, los machos de *A. viera* disputan unos con otros por acceder a la hembra, y el macho perdedor puede permanecer como "satélite" (Albo et al. 2007). Cuando el macho ganador abandona a la hembra para realizar la

inducción espermática, el macho satélite puede tomar ventaja y copular con ella, ya que estas son permisivas, tolerantes y aceptan re-cópulas con el mismo y otros machos (Viera et al. 2007). Segundo, la corta época reproductiva de *A. viera*, uno o dos meses como máximo (Viera et al. 2007), puede representar una presión para los machos que deben llenar sus órganos con esperma inmediatamente luego de copular, además del hecho de que los machos acceden a muchas hembras para copular en un período corto. Futuros estudios son requeridos para investigar qué tan a menudo y bajo qué circunstancias los machos recargan sus pedipalpos con esperma, y qué éxito tendrían en términos reproductivos aquellos machos que cargan más veces.

## CAPÍTULO III

# Interacciones sexuales entre machos adultos y hembras penúltimas en *A. viera*

## MARCO TEÓRICO

---

Las estrategias utilizadas por los machos para alcanzar el predominio en la fecundación de las hembras son muy variadas (Carranza 1994; Costa & Gudynas 1995; Tomkins & Simmons 2002; Parker 2006). Tanto en vertebrados como en invertebrados los machos pueden hacerle guardia a las hembras con las que recientemente se aparearon, para evitar la cópula con otros machos, de modo que aseguran así su paternidad (Parker 1970; Costa & Gudynas 1995; Birkhead & Møller 1998; Simmons 2001). Otra estrategia de los machos es hacer guardia de hembras antes de su maduración, para monopolizar su acceso hasta que sean receptivas al apareamiento (Andersson 1994; Simmons 2001). En algunas arañas con prioridad espermática los machos cohabitan con hembras subadultas, de tal forma que aseguran su paternidad copulando con hembras vírgenes que recién han mudado (Fernández-Montraveta & Cuadrado 2003; Viera & Albo 2008; Uhl et al. 2015).

En muchas arañas, es frecuente que los machos adultos detecten hembras subadultas y les hagan guardia hasta que alcancen la adultez (Jackson 1986; Costa 1993; Bukowski & Christenson 1997; Fernández-Montraveta & Cuadrado 2003; Klein et al. 2005; Albo et al. 2007; Elias et al. 2014). Incluso, los machos de algunas arañas pelean entre sí en las telas de hembras penúltimas para monopolizarlas (Albo et al. 2007; Aisenberg et al. 2015). La atractividad de las hembras subadultas puede variar durante el estadio penúltimo, haciéndose más atractivas justo antes de la muda final (Schneider & Lubin 1998). En los casos donde hay prioridad espermática, es esperable que los machos prefieran asociarse a hembras subadultas antes que adultas, apareándose con estas tan pronto como maduran para asegurar su paternidad (Eberhard et al. 1993; Elgar 1998).

Sorprendentemente, los machos de los terídios *Latrodectus hasselti* y *Latrodectus geometricus* aumentan su éxito reproductivo y evitan ser canibalizados al copular con hembras penúltimas. Estos perforan con sus quelíceros el exoesqueleto de las hembras para acceder a sus espermatecas recién desarrolladas. Las hembras conservan el esperma a través de su muda final y alcanzan una fecundidad similar a la de las hembras adultas (Biaggio et al. 2016).

Las guardias de los machos intentan disminuir la poliandria de las hembras, por lo que usualmente este comportamiento ha sido visto como una forma de conflicto intersexual (Parker 1979; Birkhead & Møller 1998; Jormalainen 1998; Zeiss et al. 1999; Rodríguez-Muñoz et al. 2011).

Sin embargo, las hembras pueden obtener beneficios directos al aparearse con machos que hacen guardia, como la reducción en la depredación (Rodríguez-Muñoz et al. 2011; Cothran et al. 2012) y en el acoso sexual por otros machos (Davis 2002). También podrían obtener beneficios genéticos indirectos (Prenter et al. 2003), al elegir rasgos costosos en los machos que indican una mayor variabilidad heredable para su descendencia (Williams 1966). Las hembras que se aparean con machos que hacen guardias eficientemente transmitirían esa habilidad a sus crías.

Por último, cohabitar con un macho durante la guardia pre-copulatoria le permite a la hembra evaluar a este macho como una pareja potencial para el futuro (Hebets 2003; Johnson 2005; Hebets & Vink 2007; Rutledge et al. 2010; Kasumovic & Seebacher 2013; Elias et al. 2014). Por ejemplo, Hebets (2003) realizó experiencias en laboratorio con la araña lobo *Schizocosa uetzi* Stratton 1997 (Lycosidae). El conformó dos grupos de machos, a uno le pintó la tibia I y la patela I de color marrón y al otro de color negro y expuso a cada grupo a hembras juveniles. Cuando las hembras maduraron fueron expuestas nuevamente a estos dos grupos de machos y observó que las hembras se aparearon más frecuentemente con machos con caracteres familiares y canibalizaron a los machos con caracteres no familiares (Hebets 2003).

Las hembras de *Anelosimus viera* pueden mostrar una de dos tácticas reproductivas de acuerdo a la disponibilidad de recursos (Ferreira 2015). Pueden permanecer en el nido con la madre y compartir la tela con otras hermanas o pueden dispersarse como subadultas y construir nidos individuales (Viera et al. 2007c). Por lo tanto, cuando los machos se dispersan de su nido natal pueden encontrarse con uno de estos dos escenarios: con un nido con muchas hembras subadultas y una o pocas hembras adultas, o con un nido conformado por una única hembra subadultas. Estos dos escenarios determinarán las estrategias y las preferencias sexuales de los machos (Viera & Albo 2008; Rojas 2011). Viera & Albo (2008) realizaron un diseño experimental simulando un nido conformado por varias hembras de *A. viera*, que les daba la posibilidad a los machos de elegir entre hembras de diferente edad y estado reproductivo. Estos nidos estaban conformados por dos hembras adultas de diferente edad y una hembra subadultas penúltima. Las autoras encontraron que todos los machos cortejaron al menos una hembra adulta pero no se observó cortejo hacia las hembras subadultas. Por otra parte, Albo et al. (2007) simularon un nido conformado por una única hembra subadultas. En este escenario, la hembra subadultas era expuesta a dos machos. Los autores observaron que las hembras subadultas resultaban atractivas para los machos, los cuales cortejaban, e incluso peleaban entre ellos. También observaron que las

hembras subadultas cortejaban a los machos y adoptaban una postura receptiva. En esta posición, los machos enfrentaban sus pedipalpos hacia la zona del epigino de las hembras y realizaban varios intentos de inserción tamborileando el epigino de la hembra subadultas. A este comportamiento lo llamaron "pseudocópula", debido a que los machos no eran capaces de insertar sus órganos copuladores a causa de un impedimento mecánico, vinculado a la inmadurez sexual de la hembra (Albo et al. 2007; Viera & Albo 2008; Rojas 2011; Rojas Buffet & Viera 2015).

Pruitt & Riechert (2011) encontraron que los machos de la especie subsocial *A. studiosus* también realizan este comportamiento de pseudocópula (que llamaron "comportamientos sexuales no conceptivos"). Pruitt & Riechert (2011) y Pruitt et al. (2011) analizaron las causas de este comportamiento y concluyeron que se trata de una forma de práctica que prepara a las parejas para la actividad copulatoria futura. También demostraron que las hembras pseudocopuladas invierten mayor energía en la cubierta de la ooteca, priorizando en la camada de los machos que pseudocopularon con ellas, indicando una preferencia sexual estos machos.

El presente capítulo de la tesis tiene como objetivo describir en detalle el cortejo de los machos de *A. viera* hacia hembras penúltimas y el comportamiento de pseudocópula, y además, evaluar las consecuencias y posibles beneficios de las interacciones sexuales pre-copulatorias entre machos y hembras penúltimas.

Se plantean como objetivos específicos:

- 1)** Determinar en qué momento, luego de la penúltima muda, las hembras son receptivas y/o pseudocopulan con machos adultos.
- 2)** Describir en detalle el cortejo y la pseudocópula.
- 3)** Investigar si las hembras penúltimas son capaces de modular su tasa de desarrollo hasta la adultez de acuerdo a la ocurrencia de experiencia sexual previa.
- 4)** Determinar si existen diferencias en la latencia de cópula entre parejas con experiencia sexual previa y parejas sexualmente ingenuas.
- 5)** Determinar si los machos tienen alguna preferencia de cópula al ser expuestos a hembras que tuvieron experiencia sexual durante su estadio penúltimo y hembras sexualmente ingenuas.

# RECEPTIVIDAD, CORTEJO Y PSEUDOCÓPULA DE HEMBRAS PENÚLTIMAS

## Materiales y Métodos

### Recolección y mantenimiento

La metodología para la recolección y el mantenimiento de los individuos fue la misma utilizada en el capítulo I.

### Etapas experimentales

Se utilizaron 120 hembras penúltimas para formar cuatro grupos (n=30 cada uno) según su edad (número de días) desde la muda a penúltimas:

- Grupo 1: 3 días luego de mudar a penúltima.
- Grupo 2: 10 días luego de mudar a penúltima.
- Grupo 3: 20 días luego de mudar a penúltima.
- Grupo 4: 25 días luego de mudar a penúltima.

Cada hembra se colocó en una caja de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto) y luego de 24 h se colocó un macho adulto virgen elegido aleatoriamente de un nido diferente al de la hembra. Ninguno de los individuos fue reutilizado durante las experiencias.

Se registraron las interacciones durante 1 h mediante cámara de video. Se registró la ocurrencia de cortejo tanto de los machos como de las hembras y la ocurrencia y cantidad de instancias de pseudocópula para cada grupo. Se definieron y describieron las unidades comportamentales involucradas en el cortejo y la pseudocópula. Se construyeron matrices de transición de las unidades para cada sexo en cada día (Anexo, Tablas 5 a 8) y la matriz de transición general para cada sexo. Se construyó un diagrama de flujo y se calculó el valor de Z.

Se registraron las latencias, duraciones y frecuencias de los comportamientos. Los videos fueron analizados con el programa de análisis de comportamiento JWatcher (Blumstein et al. 2000).

Luego de cada experiencia se midió el ancho del cefalotórax de todos los individuos para poder relacionarlo con las características del cortejo y la pseudocópula.

Luego de las experiencias de pseudocópula, se observó bajo lupa estereoscópica la zona del epigino de diez hembras para descartar inseminaciones traumáticas que los machos hubiesen podido realizar en el tegumento durante la pseudocópula. Las mismas hembras fueron criadas individualmente hasta que murieron de forma natural, en cajas de Petri luego de las experiencias, para registrar el día de muda a adultez y la posibilidad de puesta de ootecas en el estadio adulto.

Una muestra de los especímenes utilizados durante las experiencias será depositada en la Colección Aracnológica de la Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Montevideo.

## Resultados

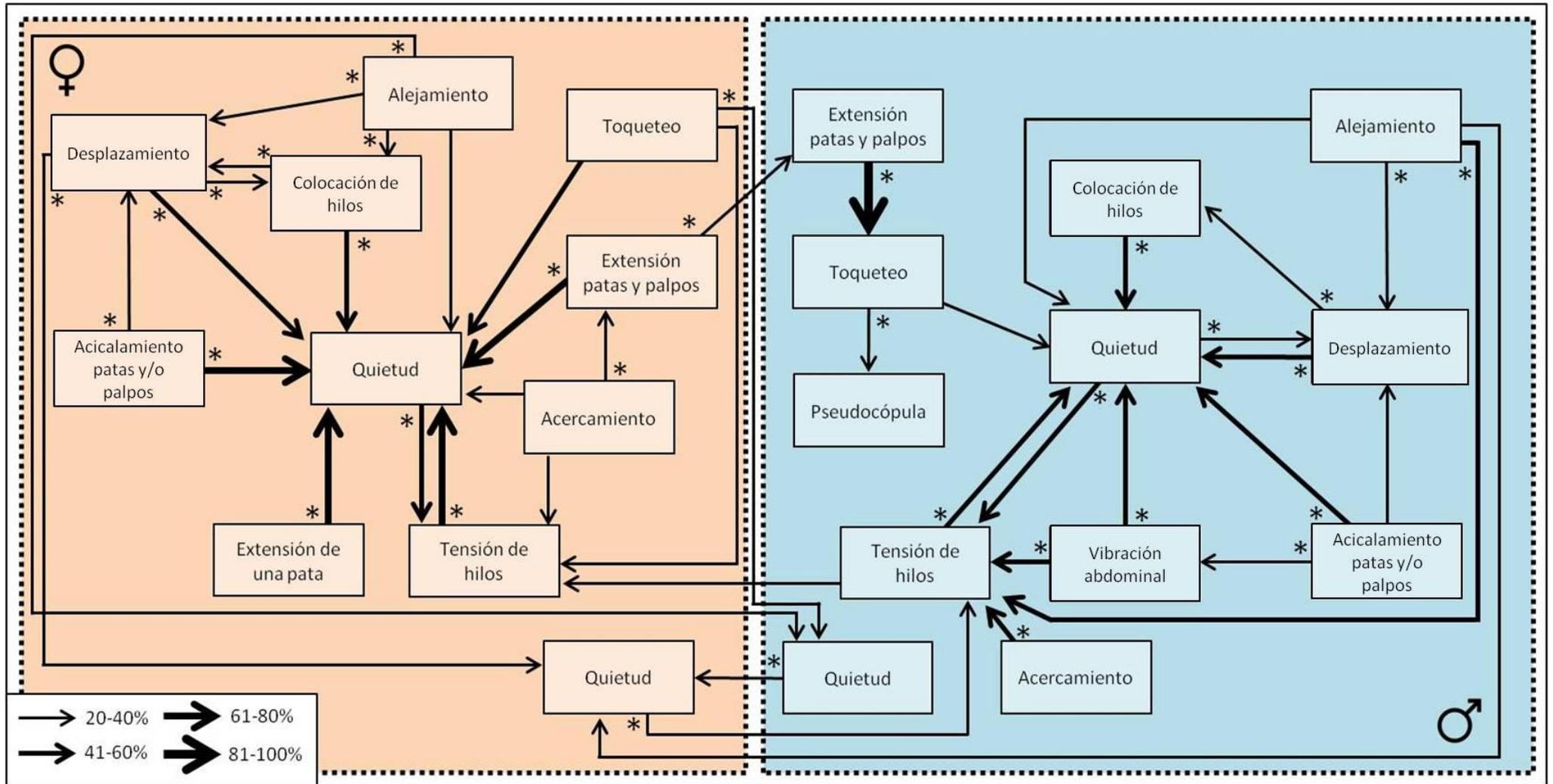
Los machos cortejaron a todos los grupos de hembras. Pero las hembras de los grupos 1, 2 y 3 no aceptaron el cortejo de los machos. Veinticuatro hembras del grupo 4 fueron receptivas ante el cortejo de los machos y 13 pseudocopularon. A continuación, se describe el cortejo y la pseudocópula de estas 13 parejas conformadas por un macho adulto y una hembra penúltima de 25 días.

### CORTEJO

La latencia del cortejo fue de  $3.33 \pm 4.72$  min. El cortejo en todos los casos fue iniciado por los machos, cuando detectaron a las hembras. El comportamiento de cortejo fue considerado desde la primera unidad de cortejo hasta la primera unidad de pseudocópula, y tuvo una duración total de  $12.96 \pm 9.68$  min (rango= 1.10 - 33.37 min). Las unidades comportamentales del cortejo fueron las mismas que las realizadas por parejas de individuos adultos (Tabla 1.1: Cortejo), aunque la unidad *Intento de inserción* en este capítulo fue tomada como una unidad de la pseudocópula.

De manera general, ocurre la misma secuencia de unidades de cortejo que en parejas adultas: los machos se acercan a las hembras, ellas se desplazan, acercándose o alejándose de ellos. Los machos permanecen inmóviles ante ambas unidades de las hembras y luego comienzan a tensar hilos de seda con las patas anteriores. Las hembras receptivas responden al cortejo de los machos acercándose a ellos y tensionan hilos en dirección a ellos. Seguido de esto, los machos y

hembras extienden patas y palpos, y las hembras adoptan la postura receptiva, similar a la de las hembras adultas. En esta posición, los machos tocan con sus patas anteriores a las hembras hasta pseudocopular (Fig. 3.1).



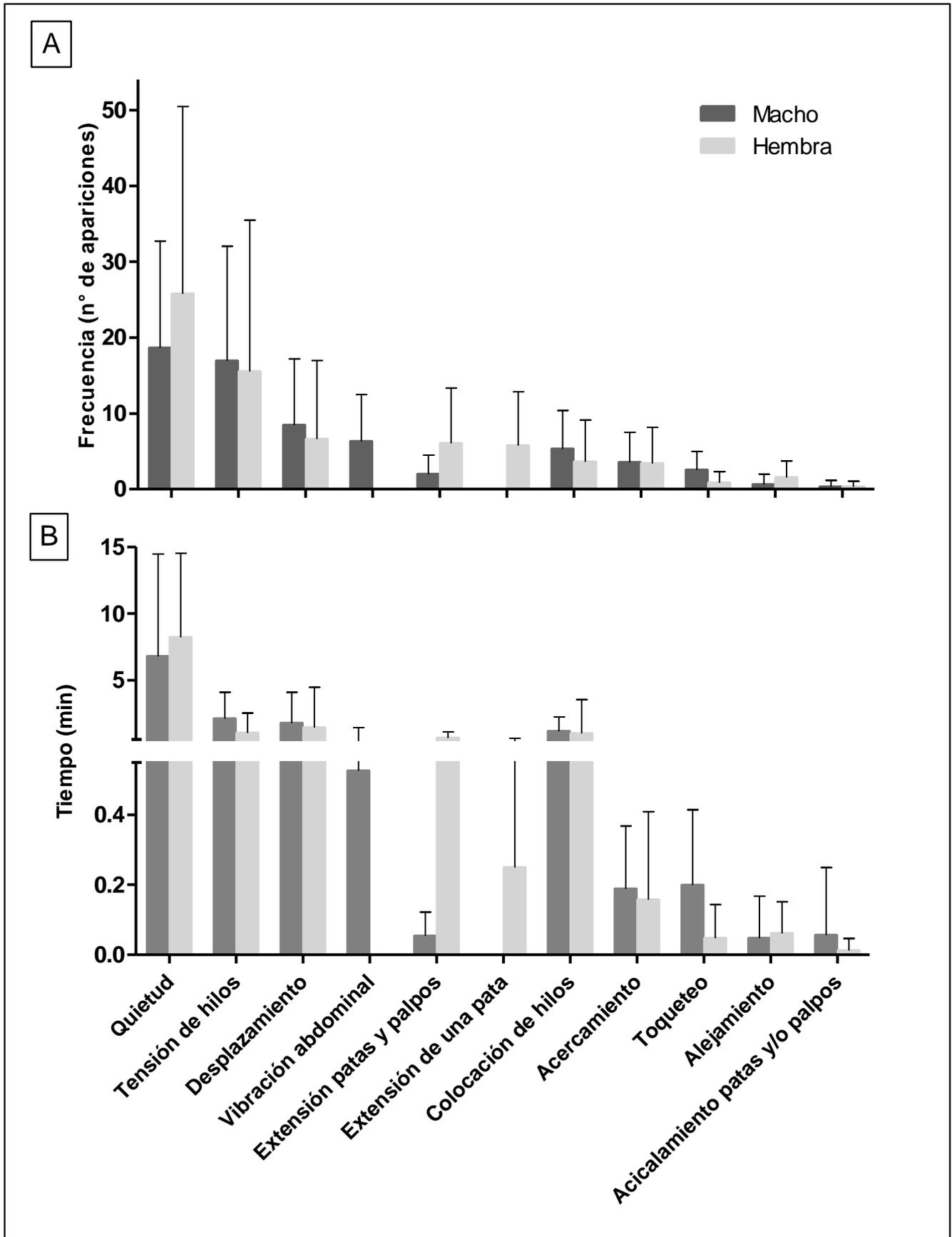
**Figura 3.1.** Diagrama de flujo del cortejo en *A. vieraе* en parejas conformadas por un macho adulto y una hembra penúltima de 25 días de muda. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Sólo se representan las probabilidades mayores o iguales a 20% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 25% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).

Las unidades comportamentales del cortejo más frecuentes en ambos sexos fueron: *Quietud* ( $\text{♂} = 18.61 \pm 14.11$  veces/individuo;  $\text{♀} = 25.77 \pm 24.69$  veces/individuo), *Tensión de hilos* ( $\text{♂} = 16.92 \pm 15.14$  veces/individuo;  $\text{♀} = 15.54 \pm 19.94$  veces/individuo) y *Desplazamiento* ( $\text{♂} = 8.46 \pm 8.71$  veces/individuo;  $\text{♀} = 6.61 \pm 10.36$  veces/individuo). Seguidas de *Vibración abdominal* ( $6.31 \pm 6.18$  veces/individuo) en los machos; y *Extensión de patas y/o palpos* ( $6.08 \pm 7.26$  veces/individuo) y *Extensión de una pata* ( $5.77 \pm 7.06$  veces/individuo) en las hembras. La unidad comportamental de mayor duración fue *Quietud* para ambos sexos ( $\text{♂} = 6.79 \pm 7.69$  min;  $\text{♀} = 8.22 \pm 6.31$  min), seguida de *Tensión de hilos* ( $2.13 \pm 1.97$  min) en los machos, y *Desplazamiento* ( $1.44 \pm 3.05$  min) en las hembras (Fig. 3.2).

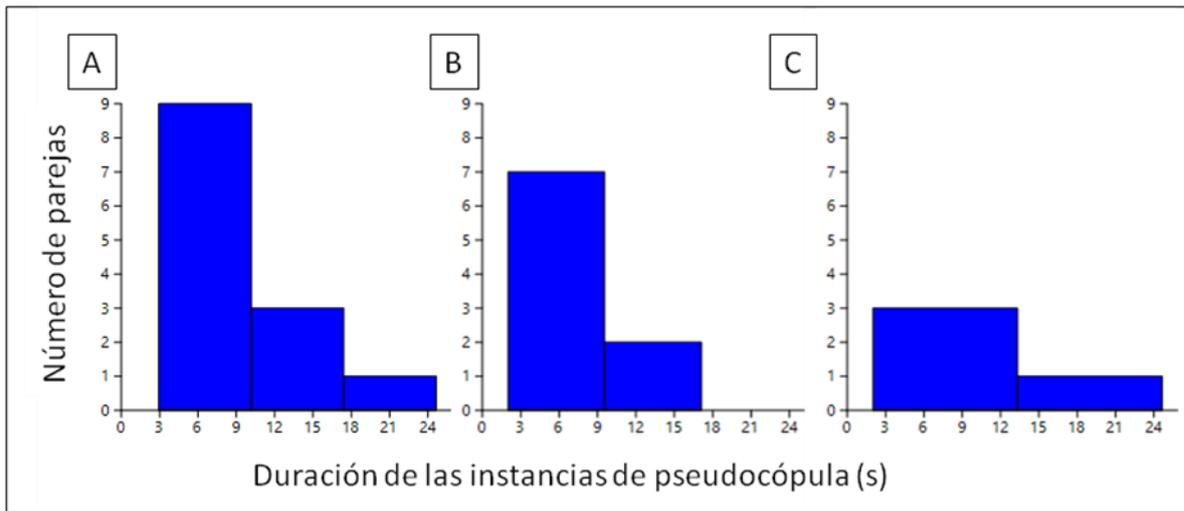
Al investigar la influencia del tamaño (ancho del cefalotórax) de los machos y de las hembras sobre la duración del cortejo, no se encontró relación significativa para los machos ( $r=0.10$ ;  $F=0.11$ ;  $p=0.74$ ), ni para las hembras ( $r=0.21$ ;  $F=0.51$ ;  $p=0.49$ ).

### PSEUDOCÓPULA

Trece de 30 parejas pseudocopularon y la latencia fue de  $16.00 \pm 12.90$  min. Estrictamente la pseudocópula involucró tres unidades comportamentales: en los machos *Intento de inserción de palpo izquierdo* e *Intento de inserción de palpo derecho* sobre el epigino de las hembras; y para las hembras *Extensión de patas y palpos* en posición receptiva. La duración de la pseudocópula fue de  $18.41 \pm 11.64$  s (rango= 6.88 - 50.14 s). Durante cada encuentro la pseudocópula ocurrió en un promedio de  $2.25 \pm 0.87$  instancias (Fig. 3.3).



**Figura 3.2.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en el cortejo de machos adultos y hembras penúltimas en *A. vierae*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.



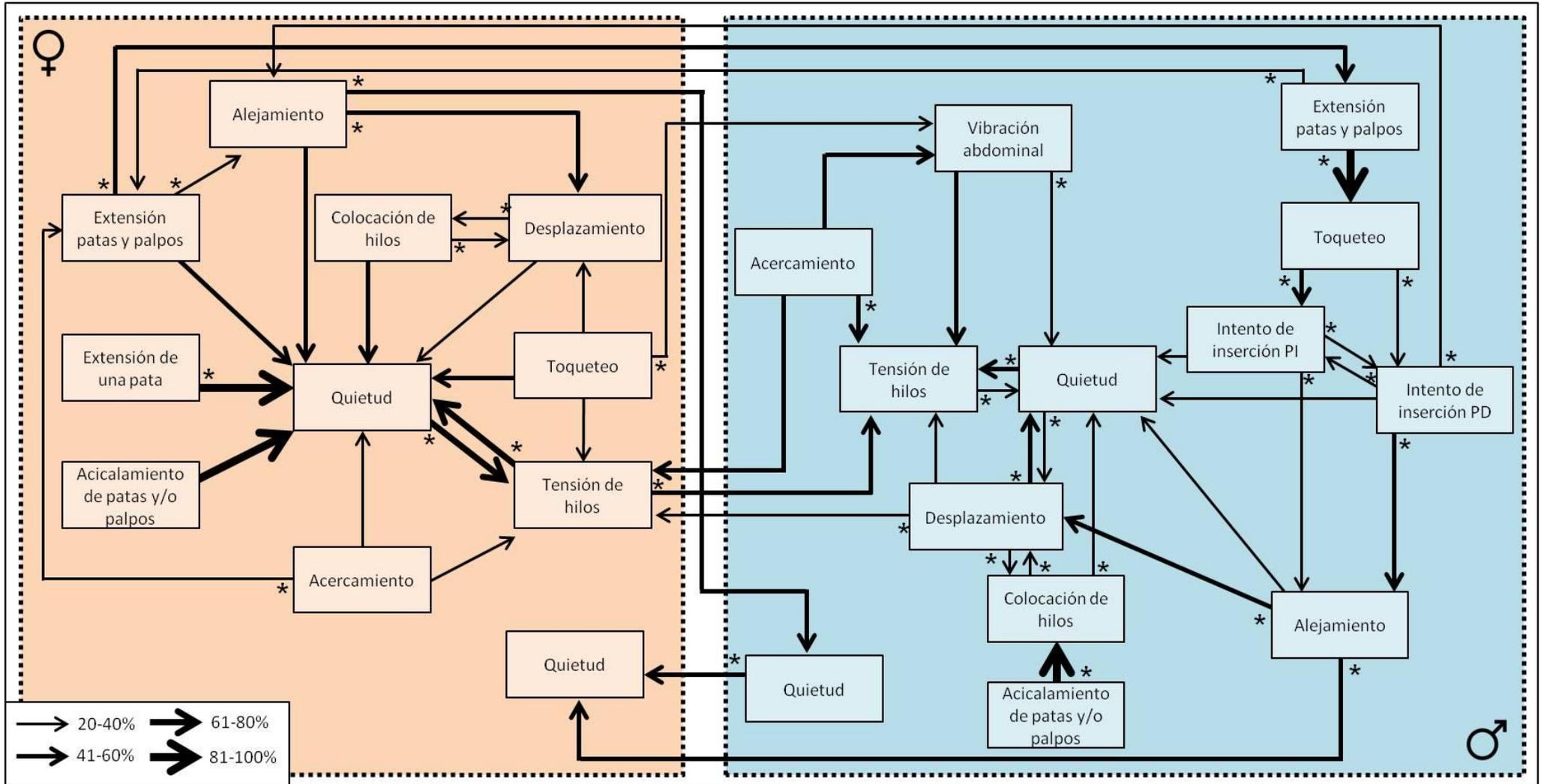
**Figure 3.3.** Histograma de duración de la pseudocópula, durante la primera (A) (n=13), segunda (B) (n=10) y tercera instancia (C) (n=4). No se representa la 4ª instancia de pseudocópula porque ocurrió solo en una pareja.

Para la descripción de la pseudocópula se consideró desde la primera unidad involucrada durante la primera instancia de pseudocópula, hasta la última unidad de la última instancia de pseudocópula. En la tabla 3.1 se describen las unidades involucradas durante todo el proceso y se detallan las unidades que realizan ambos sexos.

De forma generalizada, una vez que la hembra penúltima acepta el cortejo del macho, adopta la postura receptiva típica de una hembra adulta (zona ventral hacia arriba y eje del cuerpo inclinado aproximadamente 45°). En esa posición el macho realiza varios intentos de inserción, tamborileando con uno o ambos órganos palmares el epigino de la hembra, hasta que alguno de los sexos se aleja del otro. La pseudocópula puede ocurrir más de una vez durante el mismo encuentro, y en ese caso el macho continúa con un nuevo ciclo de tamborileo hasta que se alejan uno de otro y permanecen inmóviles (Fig. 3.4).

**Tabla 3.1.** Descripción de las unidades comportamentales de la pseudocópula de *A. viera*. Se indica quién realiza cada unidad, si el macho (♂), la hembra (♀) o ambos (♂ y ♀), para cada especie. PD: palpo derecho; PI: palpo izquierdo.

<b>Unidad comportamental</b>	<b>Descripción</b>	<b>Quién lo realiza</b>
Intento de inserción PI	Realiza varios intentos de inserción sobre el epigino de la hembra con el órgano copulador izquierdo	♂
Intento de inserción PD	Realiza varios intentos de inserción sobre el epigino de la hembra con el órgano copulador derecho	♂
Vibración abdominal	Oscilaciones verticales del abdomen	♂
Extensión de una pata	En quietud, extiende y rota una de las patas	♀
Toqueteo	Con patas anteriores toca a la pareja	♂ y ♀
Extensión de palpos y patas	Extensión de palpos y patas anteriores en dirección a la pareja	♂ y ♀
Tensión de hilos	Tensión y liberación de hilos de seda con pata I, II y III	♂ y ♀
Acicalamiento de patas y/o palpos	Lleva alguna de sus patas o palpos hacia los quelíceros	♂ y ♀
Quietud	Ausencia de movimiento	♂ y ♀
Alejamiento	Camina en dirección opuesta a la pareja	♂ y ♀
Acercamiento	Camina en dirección a la pareja	♂ y ♀
Desplazamiento	Desplazamiento sobre la seda	♂ y ♀
Colocación de hilos de seda	Coloca hilos de seda con las hileras	♂ y ♀



**Figura 3.4.** Diagrama de flujo de la pseudocópula en *A. vieae* en parejas conformadas por un macho adulto y una hembra penúltima de 25 días de muda. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Sólo se representan las probabilidades mayores o iguales a 20% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 25% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).

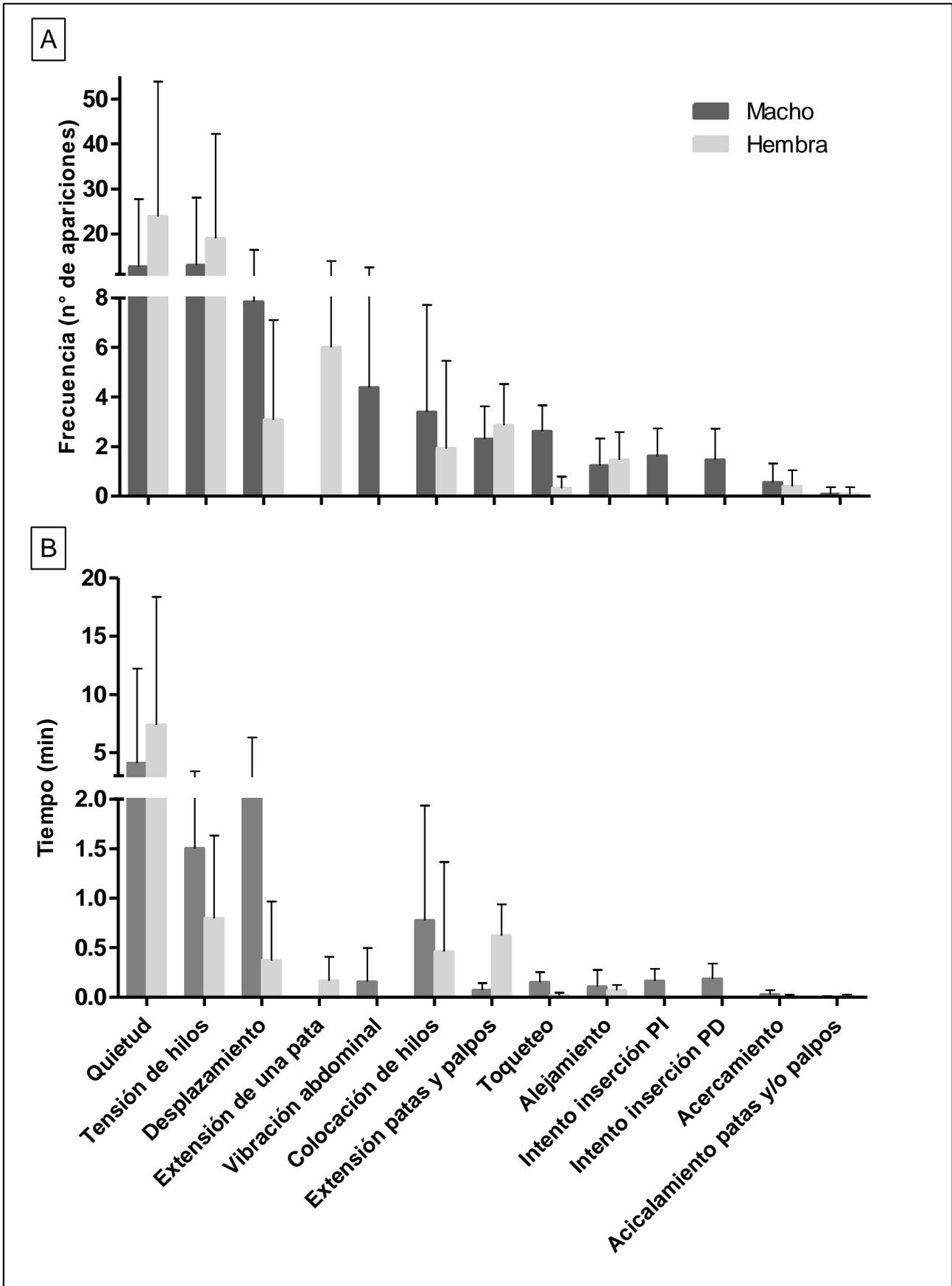
Para ambos sexos las unidades comportamentales más frecuentes durante la pseudocópula fueron: *Quietud* ( $\text{♂} = 12.69 \pm 15.02$  veces/individuo;  $\text{♀} = 23.92 \pm 29.89$  veces/individuo) y *Tensión de hilos* ( $\text{♂} = 13.08 \pm 14.97$  veces/individuo;  $\text{♀} = 19.00 \pm 23.24$  veces/individuo). Seguidas de *Desplazamiento* ( $7.85 \pm 8.64$  veces/individuo) en los machos y *Extensión de una pata* ( $6.00 \pm 7.96$  veces/individuo) en las hembras. La unidad comportamental de mayor duración fue *Quietud* para ambos sexos ( $\text{♂} = 4.08 \pm 8.12$  min;  $\text{♀} = 7.37 \pm 11.00$  min). Todas las demás unidades comportamentales tuvieron baja duración.

Las unidades *Intento de inserción de palpo izquierdo* e *Intento de inserción de palpo derecho* tuvieron una frecuencia de  $1.61 \pm 1.12$  veces/individuo para el palpo izquierdo y  $1.46 \pm 1.26$  veces/individuo para el derecho, y una duración de  $9.66 \pm 7.46$  s y  $10.95 \pm 9.30$  s respectivamente. Las frecuencias y tiempos de todas las unidades comportamentales involucradas en la pseudocópula se detallan en la figura 3.5.

Al investigar la influencia del tamaño (ancho del cefalotórax) de los machos y de las hembras sobre la duración de la pseudocópula, no se encontró relación significativa para los machos ( $r = -0.34$ ;  $F = 1.43$ ;  $p = 0.26$ ), ni para las hembras ( $r = 0.27$ ;  $F = 0.89$ ;  $p = 0.36$ ).

No se encontraron diferencias significativas en el tamaño corporal (ancho del cefalotórax) de las hembras que pseudocopularon ( $0.99 \pm 0.07$  mm) y las que no pseudocopularon ( $1.01 \pm 0.06$  mm) ( $U = 89$ ;  $p = 0.38$ ). Así como tampoco se encontraron diferencias en el ancho del cefalotórax de los machos que pseudocopularon ( $1.04 \pm 0.04$  mm) y los que no ( $1.03 \pm 0.06$  mm) ( $U = 108.5$ ;  $p = 0.95$ ).

No se observaron evidencias de inseminaciones traumáticas en las diez hembras analizadas y ninguna de ellas puso ooteca luego de alcanzar la etapa adulta.



**Figura 3.5.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en la pseudocópula de *A. vierae*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.

Durante las experiencias dos hembras comenzaron el proceso de muda a adultas  $27.82 \pm 6.36$  min luego de exponerse a los machos adultos (Fig. 3.6 A). Previamente ambas habían sido receptivas al cortejo de los machos, pero no ocurrió pseudocópula. Las hembras mudaron durante la filmación y los machos permanecieron, la mayor parte del tiempo, inmóviles, aunque en algunas oportunidades ambos realizaron unidades de cortejo pero no de intentos de cópula. El proceso de muda duró  $28.10 \pm 0.16$  min. Al finalizar, los machos se acercaron a las hembras y las cortejaron, estas fueron receptivas y copularon (Fig. 3.6 B).

La latencia de la cópula luego de haber mudado fue muy variable en ambas parejas, una de las parejas copuló luego de 1.67 min y la otra luego de 55.13 min. El macho de esta última pareja, realizó numerosos intentos de inserción, y fue evidente la dificultad para insertar alguno sus órganos copuladores en el epigino aún blando de la hembra. La duración total de la cópula fue de  $89.37 \pm 6.24$  min. Una sólo de las hembras puso ooteca, luego de 23 días de la cópula, de la cual nacieron 23 crías viables.



**Figura 3.6.** (A) Hembra penúltima mudando a adulta y macho adulto cerca de ella. (B) Cópula de hembra recién mudada. Fotos tomadas a partir de la filmación. Autoría: Carolina Rojas.

# MODULACIÓN DE LA TASA DE DESARROLLO A LA ADULTEZ DE ACUERDO A LA EXPERIENCIA SEXUAL PREVIA

## Materiales y Métodos

### Recolección y mantenimiento

La metodología utilizada en la recolección fue la misma que la utilizada en el Capítulo 1. Se criaron individualmente, desde juveniles, hembras y machos en placas de Petri. Al comienzo se suministró un algodón con agua + suplemento ENSURE (Fornazari Zanatta 2013), ya que no son capaces de capturar presas por sí solos durante los primeros estadios (Viera et al. 2004). A partir del tercer estadio, cada individuo se alimentó dos veces por semana con la misma cantidad de moscas de la fruta (*Drosophila* spp.)

### Etape experimental

Para determinar si las hembras penúltimas con experiencia sexual aceleran su muda de maduración, se formaron dos grupos experimentales (de n=30 cada uno):

- Grupo 1: hembra penúltima de 25 días de muda y macho adulto.
- Grupo 2: hembra penúltima de 25 días de muda y hembra penúltima.

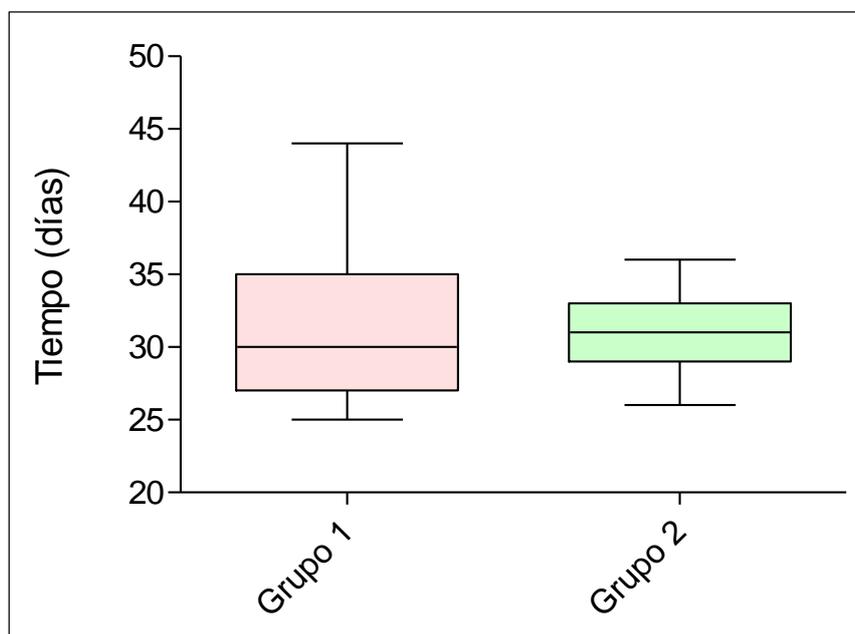
Las hembras penúltimas se colocaron individualmente en cajas de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto), luego de 24 h se colocó un macho adulto (grupo 1) o una hembra penúltima (grupo 2). Se decidió colocar otra hembra penúltima en lugar de una adulta en el grupo 2, para evitar el territorialismo de éstas y el riesgo de canibalismo. Además, es habitual que las hembras penúltimas coexistan en la naturaleza (Viera et al. 2007).

Se registraron las ocurrencias de posturas receptoras de las hembras penúltimas: zona ventral hacia arriba y eje del cuerpo inclinado aproximadamente 45° (Albo et al. 2007) y la ocurrencia de pseudocópula. Luego de 1 h las hembras foco fueron separadas y devueltas a sus cajas de Petri de forma individual. Se controló el tiempo de desarrollo de las hembras penúltimas experimentadas sexualmente (aquellas que realizaron pseudocópula o al menos fueron receptoras

al cortejo de los machos) desde (1) que mudaron a penúltimas hasta la adultez y (2) desde el día de la experiencia hasta la adultez; ambos tiempos fueron comparados con los de las hembras del grupo 2. Se midió el ancho del cefalotórax y se pesaron todas las hembras foco (balanza de precisión Radwag de 0.01 mg de exactitud), para descartar que la latencia para llegar a la adultez se debiera al tamaño y/o al peso de las hembras.

## Resultados

Veintisiete hembras penúltimas del grupo 1 resultaron receptivas y diez realizaron pseudocópulas, por lo que los tiempos de desarrollo de estas 27 hembras fueron comparados con los de las 30 hembras del grupo 2. El tiempo de maduración de las hembras del grupo 1 desde penúltimas fue de  $30.67 \pm 5.06$  días y el de las hembras del grupo 2 de  $31.10 \pm 2.47$  días (Fig. 3.7). Por otra parte, el tiempo desde el día de la experiencia hasta la adultez fue de  $5.67 \pm 5.06$  días para las hembras del grupo 1 y de  $6.10 \pm 2.47$  días para las hembras del grupo 2.



**Figura 3.7.** Gráfico de cajas, del tiempo en días que les lleva a las hembras penúltimas de *A. vieraе* alcanzar la adultez, en los dos grupos experimentales.

No se encontraron diferencias significativas entre los tiempos de maduración desde que las hembras mudaron a penúltimas en ambos grupos ( $U=319$ ;  $p=0.17$ ). Tampoco se encontraron

diferencias en los tiempos desde el día de las experiencias hasta la adultez ( $U=319$ ;  $p=0.17$ ). Por lo que la latencia hacia la última muda en hembras penúltimas con y sin experiencia sexual es similar.

Al investigar la existencia de diferencias significativas en los tiempos de maduración desde penúltimas, separando dentro del grupo 1 a las hembras que pseudocopularon ( $n=10$ ) de las que fueron receptivas pero no pseudocopularon ( $n=17$ ), no se encontraron diferencias significativas ( $U= 74$ ;  $p= 0.42$ ). Tampoco entre las hembras receptivas del grupo 1 y hembras del grupo 2 ( $U= 149.5$ ;  $p= 0.13$ ), ni entre hembras pseudocopuladas del grupo 1 y hembras del grupo 2 ( $U= 169.5$ ;  $p= 0.51$ ).

Tampoco se encontraron diferencias significativas en los grupos entre el ancho del cefalotórax (Grupo 1=  $1.01 \pm 0.06$  mm; Grupo 2=  $0.99 \pm 0.05$  mm) ( $U=378$ ;  $p= 0.67$ ), y entre el peso de las hembras (Grupo 1=  $3.67 \pm 0.63$  mg; Grupo 2=  $3.39 \pm 0.56$  mg) (t de Student:  $t= 1.65$ ;  $p= 0.10$ ).

## **EVALUACIÓN DE LA LATENCIA DE CÓPULA COMO CONSECUENCIA DE LA EXPERIENCIA SEXUAL PREVIA**

### **Materiales y Métodos**

#### **Experiencia sexual previa**

La metodología utilizada en la recolección fue la misma que la utilizada en el Capítulo 1. Se realizaron encuentros sexuales entre machos adultos y hembras penúltimas como base para formar los diferentes grupos experimentales que se detallan más abajo en la etapa experimental. Estos encuentros se realizaron basándose en la misma metodología utilizada para describir el comportamiento de pseudocópula al comienzo de este capítulo.

## **Etapas experimental**

Para determinar diferencias en las latencias de cópula entre individuos con y sin experiencia sexual previa, se formaron los siguientes cinco grupos experimentales (de n=20 cada uno):

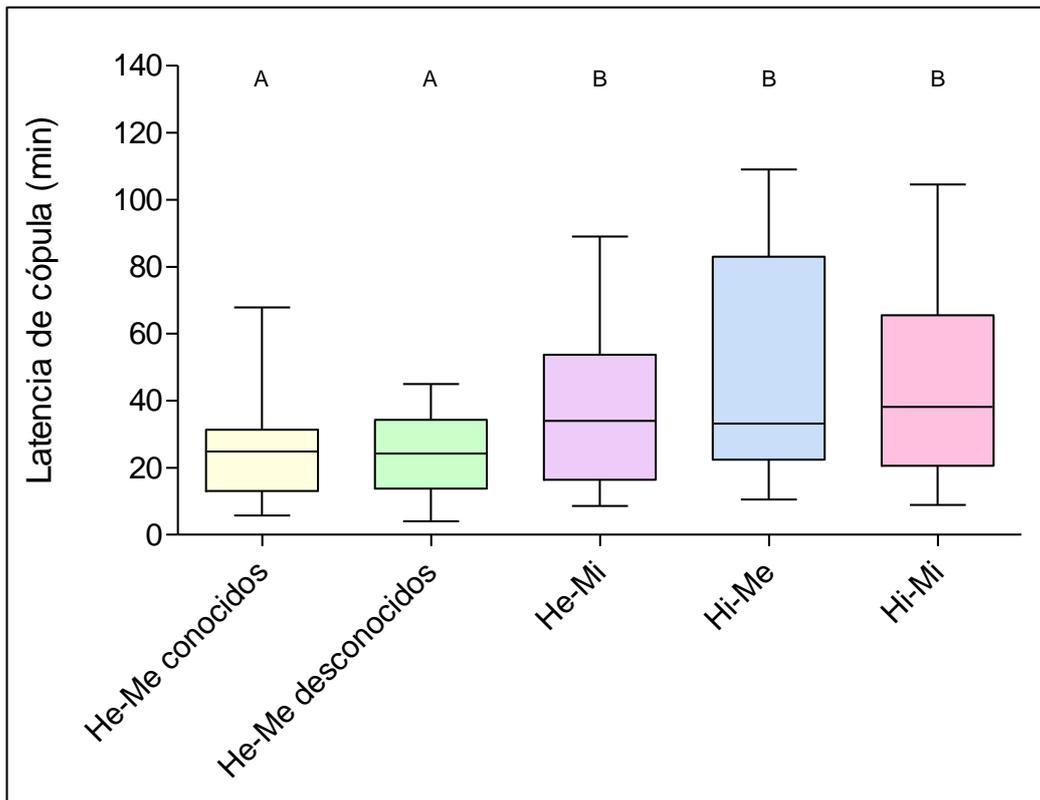
- Grupo 1: Hembra y macho adultos experimentados sexualmente, díada original.
- Grupo 2: Hembra y macho adultos experimentados sexualmente pero desconocidos.
- Grupo 3: Hembra adulta experimentada sexualmente y macho adulto ingenuo.
- Grupo 4: Hembra adulta ingenua y macho adulto experimentado sexualmente.
- Grupo 5: Hembra y macho adultos ingenuos.

Para cada grupo experimental, se colocó a la hembra en una placa de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto) y a las 24 h se colocó al macho adulto. Se comparó la latencia de cópula entre los cinco grupos experimentales.

## **Resultados**

En todos los ensayos ocurrió cópula, y las latencias de cópula para cada grupo experimental fueron: grupo 1 (hembra y macho experimentados conocidos)=  $23.90 \pm 14.48$  min; grupo 2 (hembra y macho experimentados desconocidos)=  $24.07 \pm 12.28$  min; grupo 3 (hembra experimentada y macho ingenuo)=  $37.36 \pm 20.97$  min; grupo 4 (hembra ingenua y macho experimentado)=  $47.37 \pm 31.96$  min; y grupo 5 (hembra y macho ingenuos)=  $44.12 \pm 26.78$  min.

Al comprar la latencia de cópula entre los cinco grupos experimentales se encontraron diferencias significativas ( $H= 13.03$ ;  $p= 0.011$ ). La latencia de cópula del grupo 1 fue significativamente menor que la del: grupo 3 ( $U=112$ ;  $p=0.018$ ); grupo 4 ( $U=113$ ;  $p=0.019$ ); y grupo 5 ( $U=111$ ;  $p= 0.017$ ). La latencia de cópula del grupo 2 fue significativamente menor que la del: grupo 3 ( $U=125.5$ ;  $p=0.045$ ); grupo 4 ( $U=118$ ;  $p=0.027$ ); y grupo 5 ( $U=114$ ;  $p= 0.021$ ). En la figura 3.8 se muestra la latencia de cópula de los diferentes grupos experimentales.



**Figura 3.8.** Gráfico de cajas comparando la latencia de cópula entre cada uno de los cinco grupos experimentales (test U de Mann Whitney). H: hembra; M: macho; e: experimentado sexualmente; i: ingenuo sexualmente. Diferentes letras sobre las cajas denotan diferencias significativas entre los grupos ( $p < 0.05$ ).

Al evaluar diferencias en la latencia de cópula entre parejas en las que al menos uno de los sexos pseudocopuló previamente ( $n=36$ ) y parejas que fueron receptoras pero que no llegaron a pseudocopular ( $n=44$ ), no se encontraron diferencias significativas ( $U=758.5$ ;  $p=0.75$ ).

## PREFERENCIA DE LOS MACHOS

### Materiales y Métodos

#### Experiencia sexual previa

La metodología utilizada en la recolección fue la misma que la utilizada en el Capítulo 1. Se realizaron encuentros sexuales entre machos adultos y hembras penúltimas como base para formar los diferentes grupos experimentales que se detallan más abajo, basándose en la misma

metodología utilizada para describir el comportamiento de pseudocópula al comienzo de este capítulo.

### **Etapas experimentales**

Para determinar la preferencia de los machos por copular con hembras que en estadio penúltimo tuvieron experiencia sexual o con hembras sexualmente ingenuas se formaron tres grupos experimentales (de n=15 cada uno):

- Grupo 1: Hembra y macho experimentados sexualmente, diada original y hembra sexualmente ingenua.
- Grupo 2: Hembra y macho experimentados sexualmente pero desconocidos y hembra sexualmente ingenua.
- Grupo 3: Hembra experimentada sexualmente, macho y hembra ingenuos.

Las dos hembras de cada grupo experimental se colocaron al mismo tiempo en una caja de Petri (5 cm de diámetro y 1.2 cm de alto) y a las 24 h se colocó el macho adulto, lo más equidistante posible a las hembras. Se evaluó (1) la elección del macho en presencia de ambas hembras y (2) la competencia entre las hembras, durante 2 h de observación.

Luego de cada experiencia se comparó el tamaño corporal (ancho del cefalotórax) de las hembras experimentadas y no experimentadas de cada grupo, para descartar que la elección de los machos por copular con una u otra hembra se debiera a esta variable.

## **Resultados**

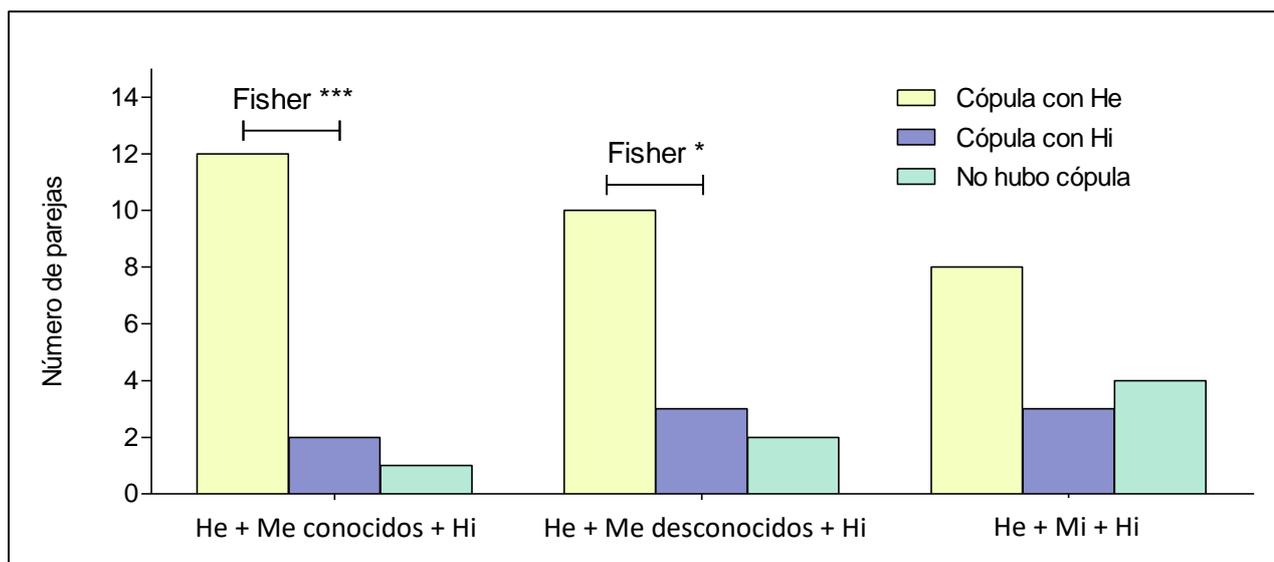
Todos los machos de los tres grupos experimentales cortejaron al menos a una de las hembras. Los machos cortejaron con mayor frecuencia a una de las dos hembras, tanto en el total (sumando los 3 grupos) (Test de Fisher,  $p=2.9 \times 10^{-14}$ ), como por grupo (Grupo 1: Test de Fisher,  $p=0.0001$ ; Grupo 2: Test de Fisher,  $p=2.9 \times 10^{-6}$ ; Grupo 3: Test de Fisher,  $p=0.0009$ ). Asimismo, los machos cortejaron con mayor frecuencia a las hembras experimentadas que a las sexualmente ingenuas, tanto en el total (sumando los 3 grupos) (Test de Fisher,  $p=2.9 \times 10^{-9}$ ), como por grupo (Grupo 1: Test de Fisher,  $p=0.0001$ ; Grupo 2: Test de Fisher,  $p=0.0092$ ; Grupo 3: Test de Fisher,  $p=0.0025$ ).

En 29 experiencias exclusivamente las hembras experimentadas fueron quienes cortejaron a los machos (Grupo 1: n=10; Grupo 2: n=11; Grupo 3: n=8), y en ocho experiencias exclusivamente fueron las hembras ingenuas (Grupo 1: n=2; Grupo 2: n=3; Grupo 3: n=3). Sólo en dos experiencias del grupo 1, ambas hembras cortejaron. En seis experiencias ninguna de las hembras cortejó (Grupo 1: n=1; Grupo 2: n=1; Grupo 3: n=4). Las hembras experimentadas cortejaron con mayor frecuencia que las sexualmente ingenuas, en el total (sumando los 3 grupos) (Test de Fisher,  $p=6.1 \times 10^{-6}$ ), en el Grupo 1 (Test de Fisher,  $p=0.0025$ ) y en el Grupo 2 (Test de Fisher,  $p=0.0092$ ). En el Grupo 3 no existieron diferencias entre la frecuencia de cortejo de ambas hembras (Test de Fisher,  $p=0.128$ ).

La cópula ocurrió en el 93.3% de las parejas del grupo 1, en el 86.7% de las parejas del grupo 2 y en el 73.3% de las parejas del grupo 3. En los casos en los que no hubo cópula, todos los machos cortejaron pero ninguna de las hembras fue receptiva. Todos los machos que copularon lo hicieron con una única hembra. Al analizar el total (sumando los 3 grupos) se observó que las cópulas fueron más frecuentes entre machos y hembras sexualmente experimentadas (Test de Fisher,  $p=1.5 \times 10^{-5}$ ). De igual manera, en los grupos 1 y 2 las cópulas se produjeron más frecuentemente entre los machos y las hembras sexualmente experimentadas (Grupo 1: Test de Fisher,  $p=0.0007$ ; Grupo 2: Test de Fisher,  $p=0.025$ ). En todas las experiencias en las que los machos y las hembras experimentadas copularon, estas tuvieron previamente interacciones de cortejo con los machos. En ocho experiencias las hembras experimentadas fueron las que comenzaron activamente el cortejo (Grupo 1: n=5; Grupo 2: n=3). En dos experiencias del Grupo 2, las hembras ingenuas fueron las que comenzaron el cortejo, pero los machos copularon con las hembras experimentadas. En todos los casos de cópulas entre machos y hembras ingenuas, sólo las hembras ingenuas cortejaron. En el Grupo 3 no se encontraron diferencias en la frecuencia de cópulas con hembras experimentadas y con ingenuas (Test de Fisher,  $p=0.128$ ) (Fig. 3.9). En este grupo, en todos los casos de cópulas entre machos y hembras experimentadas, sólo las hembras experimentadas cortejaron, y en todos los casos de cópulas con hembras ingenuas, sólo las hembras ingenuas cortejaron.

Teniendo en cuenta los resultados de cada grupo, los machos experimentados prefirieron copular con hembras igualmente experimentadas, tanto conocidas como desconocidas, mientras que los machos ingenuos no tuvieron preferencia en copular con unas u otras hembras.

Las duraciones del cortejo y la cópula (en minutos) de los tres grupos experimentales se muestran en la Tabla 3.2.



**Figura 3.9.** Número de cópulas entre machos y hembras experimentadas (He) y hembras ingenuas (Hi), para cada grupo experimental. Con asteriscos se muestran las diferencias significativas: \* =  $p < 0.05$ ; \*\*\* =  $p < 0.005$ .

En la tabla 3.2 se detallan las latencias y las duraciones totales del cortejo y la cópula para cada grupo experimental.

**Tabla 3.2.** Duraciones de cortejo y cópula (en minutos) en machos con hembras experimentadas (He) y con hembras ingenuas (Hi) para cada grupo experimental. Los valores se muestran como la media  $\pm$  el desvío estándar.

	Grupo 1		Grupo 2		Grupo 3	
	He	Hi	He	Hi	He	Hi
Latencia del cortejo	4.34 $\pm$ 11.09	11.10 $\pm$ 8.88	3.29 $\pm$ 3.88.09	0.75 $\pm$ 0.62	1.73 $\pm$ 1.70	9.49 $\pm$ 12.73
Duración del cortejo	27.73 $\pm$ 17.95 n=14	17.00 $\pm$ 6.20 n=3	32.86 $\pm$ 19.12 n=12	10.65 $\pm$ 6.41 n=4	13.14 $\pm$ 8.83 n=13	12.93 $\pm$ 7.60 n=4
Latencia de cópula	27.23 $\pm$ 21.22	21.62 $\pm$ 8.84	36.20 $\pm$ 21.47	13.81 $\pm$ 5.40	11.22 $\pm$ 6.96	23.85 $\pm$ 13.53
Duración de cópula	106.86 $\pm$ 54.07 n=12	95.49 $\pm$ 4.62 n=2	69.39 $\pm$ 21.32 n=10	115.17 $\pm$ 88.13 n=3	77.79 $\pm$ 10.55 n=8	76.89 $\pm$ 14.21 n=3

No se encontraron diferencias significativas entre el tamaño de las hembras experimentadas y las ingenuas de cada grupo (Tabla 3.3).

**Tabla 3.3.** Comparación (test U de Mann Whitney) del tamaño corporal (ancho del cefalotórax) entre las hembras experimentadas (He) y ingenuas (Hi) de los tres grupos experimentales. Los valores se muestran como la media  $\pm$  el desvío estándar.

	Grupo 1		Grupo 2		Grupo 3	
	He	Hi	He	Hi	He	Hi
Ancho del cefalotórax (mm)	1.04 $\pm$ 0.05	1.04 $\pm$ 0.06	0.99 $\pm$ 0.25	0.98 $\pm$ 0.25	0.97 $\pm$ 0.24	0.99 $\pm$ 0.25
Estadística	U=103.5; p=0.72		U=108.5; p=0.88		U=96; p=0.51	

Durante las experiencias no se registraron perturbaciones de la pareja que copulaba por parte de la otra hembra. Tampoco ocurrieron unidades de comportamiento agonístico entre las hembras adultas.

Como dato peculiar, en una de las parejas del Grupo 2, cuando la hembra experimentada finalizó la cópula con un giro, el bulbo del macho se rompió y quedó inserto en su orificio genital. Lamentablemente, esto fue observado algunos días después de realizada la experiencia, al analizar la filmación. Al observar posteriormente la hembra bajo lupa estereoscópica ésta ya no tenía el bulbo en su orificio genital y pero si fue encontrado suelto en la placa de Petri donde habitaba la hembra. En la naturaleza, no han sido encontradas hembras con émbolos en sus orificios genitales (Viera comunicación personal).

## Discusión

Todas las hembras penúltimas de *A. viera* de 3, 10, 20 y 25 días, resultaron atractivas para los machos. En la naturaleza es común observar machos de esta especie cohabitando nidos conformados por hembras penúltimas (Viera et al. 2007, obs. pers.). Esto se debe a que a pesar de que la proporción sexual primaria de *A. viera* es 2:1 sesgada hacia las hembras, las hembras maduran asincrónicamente y posteriormente que los machos. Como consecuencia, al principio de la época reproductiva, la proporción sexual operacional está sesgada hacia los machos, siendo frecuentes las hembras penúltimas (Viera et al. 2007). Por esta razón, las hembras penúltimas pueden resultar atractivas para los machos. La atractividad de las hembras penúltimas varía según las especies, por ejemplo, en la especie subsocial del mismo género, *A. arizona*, las hembras

subadultas son poco atractivas para los machos, y no son muy comunes las guardias de los machos en la naturaleza (Klein et al. 2005).

A pesar de que los machos cortejaron a las hembras penúltimas de las cuatro edades, las hembras de 3, 10 y 20 días no resultaron receptivas, y rechazaron el cortejo de los machos adultos. La coexistencia entre machos adultos y hembras penúltimas en la naturaleza podría resultar costosa para las hembras penúltimas de temprana edad, ya que los machos no cooperan en las actividades comunales (Viera et al. 2007), por lo tanto, existirían costos asociados al tiempo y/o energía al rechazarlos (Albo et al. 2007). Existen estudios en arañas que demuestran que a pesar de que algunas hembras son atractivas para los machos, no necesariamente se encuentran receptivas. Por ejemplo, a pesar de que los machos de *Schizocosa malitiosa* son altamente atraídos por rastros químicos de hembras vírgenes, también lo son por hembras no receptivas que cargan ootecas (Baruffaldi & Costa 2010).

Sólo las hembras penúltimas próximas a la madurez (25 días desde su muda a penúltima), aceptaron el cortejo de los machos y fueron receptivas. Los machos fueron quienes comenzaron el cortejo y realizaron las mismas unidades de cortejo que ante hembras adultas. Al igual que en parejas adultas, la unidad comportamental más utilizada durante el cortejo de los machos ante hembras penúltimas fue tensión de hilos con patas anteriores. Las hembras penúltimas fueron activas durante el encuentro, ellas también cortejaron e indicaron su receptividad acercándose y realizando extensión de patas y palpos hacia ellos, y colocando la postura receptiva característica de la hembra adulta.

Aunque muchas de las hembras penúltimas cercanas a la próxima muda resultaron receptivas al cortejo de los machos, y adoptaron la postura copulatoria propia de las hembras adultas, el comportamiento de pseudocópula no resultó ser tan frecuente. La pseudocópula ocurrió solo en los casos en que los machos se acercaron lo suficiente a las hembras y realizaron múltiples intentos de inserción. Es de suponer, por tanto, que los machos serían quienes propicien el comportamiento de pseudocópula. No se observaron comportamientos de los machos que parecieran forzar a las hembras a que pseudocopularan, por lo que se descartaría el conflicto sexual en esta especie en relación a este comportamiento (Arnqvist & Rowe 2005; Chapman 2006). Resultaría interesante evaluar a futuro las circunstancias que causan la ocurrencia de este comportamiento. En relación con lo anterior, no se encontraron diferencias significativas en el

tamaño de los individuos que realizaron la pseudocópula y los que no, por lo que esta variable se descartaría como influyente en la realización de este comportamiento.

El tiempo de la pseudocópula en *A. viera* fue comparativamente de muy corta duración; ninguna de las parejas alcanzó el minuto. Esto difiere a lo encontrado por Albo et al. (2007) para la misma especie, donde la pseudocópula tuvo una duración de  $13.8 \pm 17.7$  min. Algunas de las causas de esta desigualdad podrían ser diferencias en la temperatura en la que se realizaron las experiencias (en promedio fue menor en Albo et al. 2007, que en esta tesis); en la edad de las hembras penúltimas utilizadas (en Albo et al. 2007 eran penúltimas en general, en esta tesis eran penúltimas de 25 días de muda); y por último en la duración de las observaciones (en Albo et al. 2007 fueron de 4 h, en esta tesis de 1 h). En la especie *Anelosimus studiosus*, Pruitt & Riechert (2011), también encontraron una mayor duración de la pseudocópula (más de media hora). En este trabajo los enfrentamientos también tuvieron la misma duración que en Albo et al. (2007).

La pseudocópula en *A. viera*, además de ser un comportamiento de corta duración, fue un comportamiento intermitente y ocurrió en varias instancias a lo largo de los enfrentamientos. Esto es esperable por el simple contacto que tiene el bulbo copulador del macho con el epigino de la hembra, el cual no se introduce debido a que las aberturas genitales no están completamente desarrolladas. Las frecuencias de pseudocópula de *A. viera* también variaron en relación a las encontradas por Pruitt & Riechert (2011) en *A. studiosus*. Las instancias de pseudocópula en *A. viera* tuvieron un promedio de dos por pareja, mientras que en *A. studiosus* de ocho.

Albo et al. (2007) sugirieron que el comportamiento de pseudocópula podría tener beneficios para ambos sexos. Las hembras penúltimas que tienen este estímulo físico acelerarían su maduración y así sincronizarían el apareamiento de la pareja. Sin embargo, los resultados de esta tesis muestran que las hembras que pseudocopulan, así como las que tienen experiencia sexual sin llegar a pseudocopular y las sexualmente ingenuas, tienen una tasa de maduración similar. Es decir, que en esta especie no habría un efecto de la experiencia sexual temprana sobre la tasa de desarrollo de las hembras.

En dos casos el apareamiento ocurrió después del proceso de la muda de maduración. Aparearse justo después de la muda final de las hembras, es una estrategia común en los machos de arañas para evitar el canibalismo sexual. Los machos acceden a copular con estas hembras debido a que mientras su exoesqueleto aún esté blando tienen disminuida su capacidad para moverse y atacarlos (Robinson & Robinson 1980; Foelix 2011; Uhl et al. 2015). Sin embargo, no

parece ser el caso en *A. viera*. En primera instancia, las hembras comenzaron el proceso de muda tiempo después de haber colocado a los machos en sus recipientes. Lo más sorprendente fue que luego de mudar estuvieran receptivas y copularan fácilmente, sin tener aún su exoesqueleto completamente esclerotizado. A pesar de no haber encontrado que las hembras penúltimas aceleran su muda de maduración al tener contacto sexual con machos adultos, estos dos casos de maduración en presencia de machos podría ser una estrategia sexual que las hembras toman para poder copular rápidamente. Los machos también obtendrían beneficios al quedarse cerca de estas hembras y esperar a que muden a adultas. Por un lado, se asegurarían ser los primeros en copular con estas hembras, y por otro lado, evitarían los riesgos de depredación al moverse de un nido a otro. Además de las altas probabilidades de encontrarse con otro/s macho/s al dispersarse a otro nido y tener que competir por acceder a la hembra (Viera & Albo 2008).

La latencia de cópula en parejas con experiencia sexual, tanto conocidas como desconocidas, es menor que en parejas donde al menos uno de los sexos no tuvo experiencia sexual previa. Pruitt & Riechert (2011) encontraron en *A. studiosus*, que todas las parejas conformadas por al menos un sexo experimentado copulan más rápidamente que las parejas conformadas por individuos ingenuos. Por el contrario, en *A. viera* no basta con que alguno de los dos sexos haya tenido experiencia sexual previa para que disminuya la latencia de cópula, sino que ambos individuos tuvieron que haberla tenido. Si la pseudocópula fuera un ensayo sexual era esperable que en parejas conformadas por al menos un sólo individuo experimentado también disminuyera la latencia de cópula (Burghardt 2005).

La experiencia sexual temprana en *A. viera* podría otorgar beneficios para ambos sexos. Aparearse antes sería un beneficio para los machos debido a sus estrategias comportamentales. Los machos satélites usualmente intentan suplantar machos dominantes y/o perturbar las cópulas de éstos (Foellmer & Fairbairn 2005; Albo et al. 2007; Rojas Buffet & Viera 2015; Stoffer et al. 2016). Por tanto, los machos que se apareen más rápidamente con las hembras tienen menos posibilidad de ser suplantados antes del apareamiento. Por otra parte, Pruitt & Riechert (2009) encontraron que las altas tasas de apareamiento en *A. studiosus* están asociadas a una reducción en el riesgo de canibalismo sexual. Los machos que son más rápidos en copular tienen mayores probabilidades de sobrevivir y pueden aparearse con más hembras. Esto no estaría ocurriendo con los machos de *A. viera* ya que no se han observado casos de canibalismo sexual en esta especie.

Las hembras de *A. viera* también obtendrían beneficios al aparearse antes. Debido a que son poliándricas (Albo et al. 2007; Viera et al. 2007; Rojas Buffet & Viera 2015), aparearse más rápidamente les permitiría copular con varios machos durante su periodo reproductivo. A pesar de que la poliandria es un fenómeno común en una amplia gama de taxones de artrópodos (Arnqvist & Nilsson 2000; Jennions & Petrie 2000), los beneficios para las hembras no son tan claros. Los costos de tener múltiples cópulas, tanto para los machos como para las hembras, están bien documentados en la naturaleza. Un mayor riesgo de lesiones físicas, de depredación y de transmisión de enfermedades son algunos de los costos conocidos (Daly 1978; Parker 1979; Hurst et al. 1995; Blanckenhorn et al. 2002). Por lo tanto, los beneficios que las hembras obtengan al aparearse con varios machos deben superar estos costos. Algunos de estos beneficios pueden ser compensar los posibles errores de la elección de pareja y/o la mala calidad de cópulas previas (Watson 1991; Petrie & Kempnaers 1998), propiciar los procesos de competencia espermática y/o elección críptica femenina aumentando la probabilidad de fecundación por esperma (machos) de alta calidad (Watson 1991; Madsen et al. 1992; Birkhead et al. 1993) y aumentar la variabilidad genética de la descendencia y así protegerse contra las incertidumbres del entorno (Loman et al. 1988).

Los machos sexualmente experimentados de *A. viera* prefieren copular con hembras experimentadas, sin importar si son conocidas o desconocidas. Esta preferencia puede estar mediada por diferencias en el comportamiento de las hembras, las hembras experimentadas cortejaron más que las ingenuas, y quizás también por distintas feromonas. En contraposición, los machos ingenuos no manifiestan preferencia en copular con hembras experimentadas o ingenuas. Al parecer habría un reconocimiento entre individuos que tuvieron experiencia sexual, pero los machos ingenuos no distinguirían a las hembras con y sin experiencia. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en las experiencias de latencia de cópula. Parejas conformadas por ambos individuos experimentados sexualmente obtienen beneficios en términos reproductivos.

En síntesis, el comportamiento sexual que tienen los machos maduros y las hembras inmaduras de *A. viera* tiene efectos positivos en los encuentros sexuales futuros. Primero, las parejas conformadas por individuos que tienen experiencia sexual previa copulan más rápidamente que las parejas conformadas por al menos un individuo sin experiencia sexual. Segundo, los individuos que tienen experiencia sexual previa prefieren copular con otros individuos que también la tuvieron.

A futuro sería interesante evaluar si las hembras pseudocopuladas invierten mayor energía en la camada de los machos con los que pseudocopularon, como fue demostrado en la especie *A. studiosus* (Pruitt & Riechert 2011). Se podrían realizar dos grupos de cópulas, hembras con machos que pseudocopularon y hembras con machos que no pseudocopularon, y comparar número de puestas, de huevos, de crías nacidas, peso de las ootecas y peso de las crías.

## **CAPÍTULO IV**

# **Comparación del comportamiento sexual de tres especies del género *Anelosimus* con diferente grado de socialidad**

## MARCO TEÓRICO

---

Los estudios comparativos en especies con diferentes grados de socialidad han revelado algunas de las condiciones que pueden favorecer esta característica en las arañas. Variaciones en los comportamientos de dispersión, el tamaño de grupo, y en la cooperación, han sido utilizadas por numerosos autores para categorizar a las arañas de acuerdo a su grado de asociación en cuasisocial, subsocial y solitaria (Purcell et al. 2012).

En cuanto al comportamiento de dispersión, los individuos de las especies solitarias deben dispersarse desde la colonia natal y fundar un nuevo nido, mientras que en las especies sociales los individuos permanecen juntos durante muchas generaciones (Avilés 1997; Powers & Avilés 2003). Estas diferencias dan como resultado una variación en el tiempo de la utilización de los nidos. En especies solitarias el periodo de uso del nido es relativamente corto mientras que en sociales es prolongado (Purcell et al. 2012). La mayoría de los estudios se han enfocado en los riesgos de dispersión como una presión que favorece la formación de grupos (Agnarsson et al. 2006).

Otra de las variables utilizadas para caracterizar las diferentes categorías sociales, es el tamaño de grupo (Avilés & Tufiño 1998; Harwood & Avilés 2013), que depende de una gran variedad de factores ecológicos. Por ejemplo, grupos de gran tamaño requieren refugios o nidos más grandes que aquellos requeridos por organismos solitarios. Esta necesidad puede imponer restricciones a los lugares donde los organismos sociales colocan sus nidos (Purcell et al. 2012). A pesar de estas restricciones, existen beneficios de asociarse como la protección ante predadores, entre otros (Bilde et al. 2007).

Los comportamientos cooperativos han sido ampliamente estudiados en las especies sociales (Guevara & Avilés 2007; Powers & Avilés 2007; Da Rocha Dias 2015). Al trabajar en conjunto, los organismos sociales pueden incrementar la eficiencia relativa en comparación con los individuos solitarios (Whitehouse & Lubin 2005). Por ejemplo, la cooperación en el mantenimiento o en el cuidado de las crías puede permitir una cooperación laboral en la consecución de los recursos alimenticios o en la defensa contra los enemigos naturales (Bilde et al. 2005).

El comportamiento sexual de las arañas ha llamado poderosamente la atención debido a la enorme diversidad de despliegues y estrategias que presentan (Schneider & Andrade 2011). Sin embargo, es escaso el conocimiento que se tiene acerca del comportamiento sexual en relación

con el grado de socialidad. El comportamiento sexual podría ser considerado una variable importante para ayudar a caracterizar los diferentes niveles de socialidad en arañas, cuasisocial, subsocial y solitaria. Esta importancia se debe a que las estrategias reproductivas están relacionadas con variables utilizadas para caracterizar estos niveles, como dispersión, tamaño de grupo y comportamientos cooperativos. Por lo tanto, investigar acerca de los mecanismos reproductores que presentan las especies con diferente grado de socialidad, ofrece la posibilidad de aproximarse desde otro enfoque y complementar la comprensión de la evolución de la socialidad en las arañas.

El género *Anelosimus* es un modelo ideal para el estudio evolutivo de la socialidad, debido a que contiene la mayor cantidad de orígenes independientes de socialidad en arañas (Agnarsson et al. 2006) y tiene una amplia distribución geográfica (Agnarsson 2006; Guevara & Avilés 2015). Además, contiene una variedad de sistemas sociales, que van desde solitario a cuasisocial (Avilés 1997; Lubin & Bilde 2007), por lo tanto, posibilita el estudio comparativo de comportamientos dentro de un mismo linaje evolutivo con diferentes grados de socialidad.

En este escenario, el objetivo planteado para este capítulo es comparar el comportamiento de cortejo, cópula e inducción espermática en tres especies del género *Anelosimus* con distinto grado de socialidad: una especie solitaria, *A. nigrescens*, una subsocial, *A. viera*, y una especie intermedia entre subsocial y cuasisocial, *A. jabaquara*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

---

### Recolección y mantenimiento

*A. viera*: la metodología utilizada para la recolección y mantenimiento de los individuos fue la misma que la utilizada en el capítulo I.

*A. nigrescens* y *A. jabaquara*: Se recolectaron nidos de ambas especies durante noviembre de 2014, a partir de varios árboles de la zona de bosque semi-decíduo estacional, localizado en el área protegida Sierra de Japi, Jundiá, San Paulo, Brasil (23°11'S, 46°52'W). Los nidos fueron

colocados en bolsas de nailon cerradas y trasladados al laboratorio de la base ecológica de Sierra de Japi.

En el laboratorio los individuos de cada nido fueron sexados y criados por separado en cajas de Petri (4 cm de diámetro y 1.2 cm de alto). Se alimentaron tres veces por semana con moscas de la fruta (*Drosophila* spp.) y se les suministró humedad mediante un algodón embebido en agua. La temperatura y humedad en condiciones de laboratorio fue de 23.52 °C y 51.30 %.

### **Etapas experimentales**

Los encuentros entre machos y hembras, así como la descripción de los comportamientos de cortejo y cópula, siguieron la misma metodología utilizada en el capítulo I. Las matrices de transición del cortejo y cópula de las dos especies brasileras se encuentran en el Anexo (Tablas 9 a 16). El número de experiencias realizadas para *A. jabaquara* y *A. nigrescens* fue de 20. El número de eyaculaciones durante la cópula se estimó contando las expansiones de la hematodoca de los bulbos palmares (Robinson & Robinson 1980). El conteo se realizó únicamente en parejas que realizaron cópulas "precisas" (parejas que insertaron un bulbo y luego el otro) durante un minuto en distintos momentos de cada inserción bulbar: al comienzo, transcurrido un 25%, en la parte media, transcurrido un 75% y al finalizar la inserción.

Luego de finalizada la cópula, las especies brasileras fueron dejadas 2 h más para observar la existencia de inducción espermática en los machos.

Se realizó el mismo procedimiento estadístico que en el capítulo I.

## **RESULTADOS**

---

Los resultados del comportamiento de cortejo y cópula de *A. viera* se detallan y discuten en el capítulo I. A continuación se describen los resultados obtenidos del cortejo y la cópula de las dos especies brasileras, y de la inducción espermática de *A. jabaquara*. Se realiza una comparación de las características generales del comportamiento sexual de las tres especies.

## CORTEJO DE *A. jabaquara*

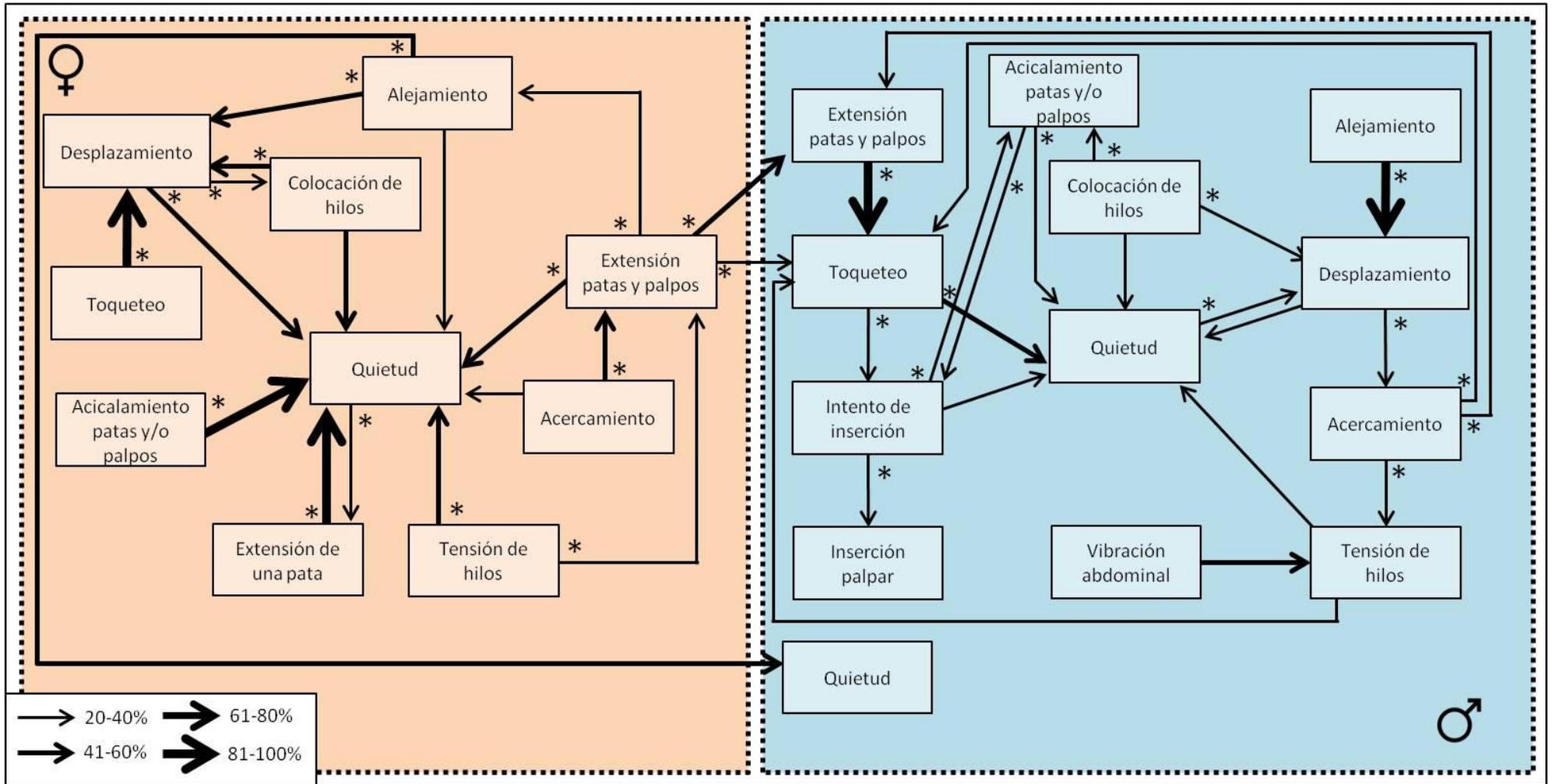
Al menos uno de los dos sexos cortejó en 13 de las parejas, mientras que en otras siete no hubo cortejo durante los primeros 40 min de observación; estas últimas fueron descartadas. La latencia del cortejo fue de  $16.19 \pm 11.96$  min. El cortejo inició cuando los machos detectaron a las hembras y tuvo una duración total de  $17.32 \pm 22.09$  min (rango= 0.28 - 84.40 min). En total se observaron 12 unidades comportamentales, nueve de las cuales fueron realizadas tanto por los machos como por las hembras. Dos unidades comportamentales fueron realizadas únicamente por los machos: *Vibración abdominal* e *Intento de inserción*, mientras que *Extensión de una pata* fue exclusiva de las hembras. La descripción de las unidades se detalla en la Tabla 4.1.

En síntesis, cuando los machos se acercan a las hembras, éstas se desplazan, acercándose o alejándose de ellos. Los machos permanecen inmóviles y luego comienzan a tensar hilos de seda con las patas anteriores. Las hembras receptivas responden al cortejo, acercándose a los machos y realizan tensión de hilos, en dirección hacia ellos. Luego, machos y hembras extienden patas y palpos. En esta posición, los machos tocan con las patas anteriores a las hembras hasta llegar a la zona del epigino, donde realizan varios intentos de inserción alternando los dos palpos. Previo a los intentos de inserción, las hembras no adoptan una postura clara de cópula, lo que obliga a los machos acomodarse para intentar realizar la inserción. Algunas hembras tardan en responder receptivamente, alejándose de los machos y colocan hilos de seda, se desplazan, acicalan sus patas y palpos, y/o permanecer quietas (Fig. 4.1)

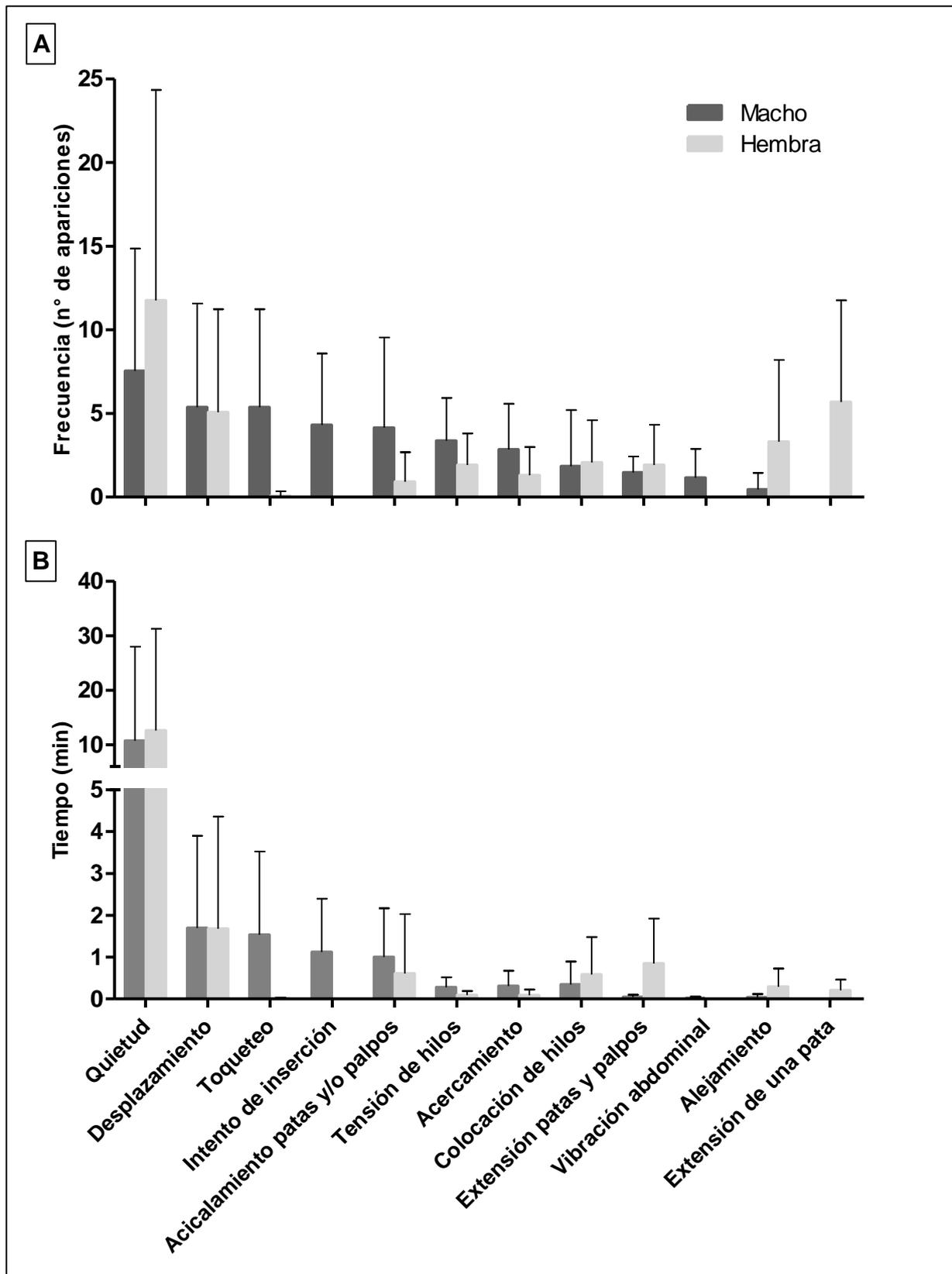
En ambos sexos las unidades comportamentales más frecuentes fueron *Quietud* ( $\text{♂} = 7.54 \pm 7.33$  veces/individuo;  $\text{♀} = 11.77 \pm 12.58$  veces/individuo) y *Desplazamiento* ( $\text{♂} = 5.38 \pm 6.18$  veces/individuo;  $\text{♀} = 5.08 \pm 6.16$  veces/individuo), seguidas de *Toqueteo* ( $5.38 \pm 5.85$  veces/individuo) e *Intento de inserción* ( $4.31 \pm 4.29$  veces/individuo) en los machos; y *Extensión de una pata* ( $5.69 \pm 6.09$  veces/individuo) en las hembras. La unidad comportamental de mayor duración fue *Quietud* para ambos sexos ( $\text{♂} = 10.74 \pm 17.22$  min;  $\text{♀} = 12.65 \pm 18.64$  min). El resto de unidades comportamentales tuvieron una corta duración, en ambos sexos (Fig. 4.2).

**Tabla 4.1.** Descripción de las unidades comportamentales del cortejo de *A. jabaquara*, *A. nigrescens* y *A. vierae* y. Se indica quién realiza cada unidad, si el macho (♂), la hembra (♀) o ambos (♂ y ♀), para cada especie.

Unidad comportamental	Descripción	<i>A. jabaquara</i>	<i>A. vierae</i>	<i>A. nigrescens</i>
Vibración abdominal	Oscilaciones verticales del abdomen	♂	♂	♂
Intento de inserción	Realiza varios intentos de inserción sobre el epigino de la hembra con alguno de los órganos copuladores	♂	♂	♂
Extensión de una pata	En quietud, extiende y rota una de las patas	♀	♀	♀
Tensión de hilos	Tensión y liberación de hilos de seda con pata I, II y III	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Toqueteo	Con patas anteriores toca a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Extensión de palpos y patas	Extensión de palpos y patas anteriores en dirección a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Quietud	Ausencia de movimiento	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Alejamiento	Camina en dirección opuesta a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Acercamiento	Camina en dirección a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Desplazamiento	Se desplaza moviendo alternadamente los palpos y colocando de vez en cuando uno de ellos en los quelíceros	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Colocación de hilos de seda	A medida que avanza coloca hilos de seda	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Acicalamiento de patas y/o palpos	Lleva alguna de sus patas o palpos hacia los quelíceros	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Acercamiento rápido	Camina bruscamente en dirección a la pareja	-	-	♂ y ♀



**Figura 4.1.** Diagrama de flujo del cortejo en *A. jabaquara*. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Solo se representan las probabilidades mayores o iguales a 20% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 25% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).



**Figura 4.2.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en el cortejo de machos y hembras en *A. jabaquara*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.

## CÓPULA DE *A. jabaquara*

Todas las parejas que cortejaron, copularon ( $n=13$ ). La latencia de la cópula fue de  $40.92 \pm 31.80$  min y la duración total  $190.44 \pm 66.57$  min (rango= 21.78 - 269.79 min). El tiempo de inserción del bulbo copulador izquierdo fue de  $96.86 \pm 31.95$  min, y del bulbo copulador derecho de  $93.58 \pm 42.68$  min. En total se observaron 20 unidades comportamentales, ocho de las cuales fueron realizadas por ambos sexos. Diez unidades fueron realizadas exclusivamente por los machos: *Toqueteo*, *Acercamiento*, *Acicalamiento de palpos*, *Intento de inserción de palpo izquierdo*, *Intento de inserción de palpo derecho*, *Inserción de palpo izquierdo*, *Inserción de palpo derecho*, *Trenes de vibración abdominal*, *Retiro de palpo izquierdo* y *Retiro de palpo derecho*.

No se observó una preferencia de los machos por insertar alguno de los bulbos copuladores en primer lugar; seis machos insertaron el bulbo derecho en primera instancia, mientras que siete insertaron el izquierdo (Test de Fisher,  $p= 1.0$ ). Dos unidades fueron realizadas exclusivamente por las hembras: *Movimiento de palpos* y *Acicalamiento de patas y/o palpos*. La descripción de las unidades tanto de machos como de hembras se detalla en la Tabla 4.2.

En síntesis, una vez que la hembra acepta el cortejo, el macho realiza varios intentos de inserción, raspando con sus órganos copuladores el epigino de la hembra. Cuando logra introducir uno de ellos realiza múltiples eyaculaciones (Fig. 4.3). Posteriormente, la pareja se separa y el macho inserta el otro bulbo copulador, con el que también eyacula repetidas veces. Este escenario de "cópula precisa" (definida en el capítulo I) ocurrió en siete parejas.



**Figura 4.3.** Cópula de *A. jabaquara*. Se observa el bulbo copulador izquierdo del macho inserto en el orificio genital de la hembra. La flecha señala la hinchazón de la hematodoca. Izquierda: macho; derecha: hembra. Foto: Carolina Rojas.

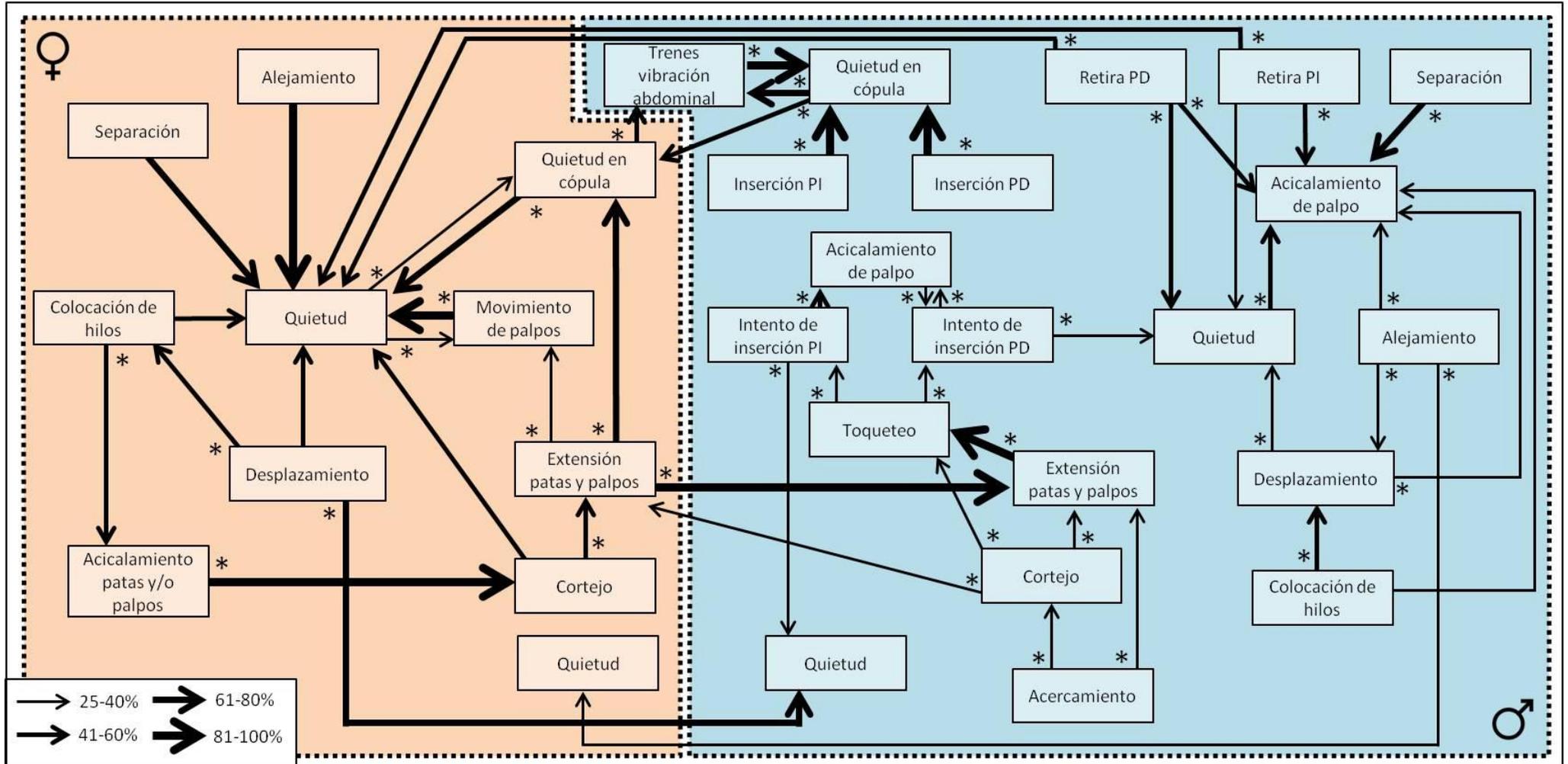
En seis parejas ocurrieron "cópulas poco precisas": en cinco casos los machos insertaron dos o más veces uno de los bulbos copuladores y el otro lo insertaron una sola vez. En un caso el macho insertó cuatro veces el bulbo derecho y tres veces el izquierdo. Durante ambos tipos de cópula, los machos realizan trenes de vibración abdominal con el bulbo copulador insertado. Las hembras permanecieron quietas mientras los machos presentaban su órgano copulador inserto (Fig. 4.4).

Las unidades comportamentales más frecuentes en los machos fueron *Acicalamiento de palpo* ( $13.23 \pm 9.48$  veces/individuo), *Quietud* ( $10.69 \pm 9.94$  veces/individuo), *Intento de inserción de palpo derecho* ( $7.08 \pm 7.12$  veces/individuo), *Quietud en cópula* ( $6.08 \pm 3.43$  veces/individuo) e *Intento de inserción de palpo izquierdo* ( $5.61 \pm 4.80$  veces/individuo). En las hembras las unidades más frecuentes fueron *Quietud* ( $5.15 \pm 3.87$  veces/individuo) y *Quietud en cópula* ( $2.92 \pm 1.44$  veces/individuo). Para ambos sexos, la unidad comportamental de mayor duración fue *Quietud en cópula* ( $\text{♂} = 189,95 \pm 66.62$  min;  $\text{♀} = 183.33 \pm 66.17$  min). En relación con *Quietud en cópula*, el resto de unidades tuvo muy poca duración (Fig. 4.5).

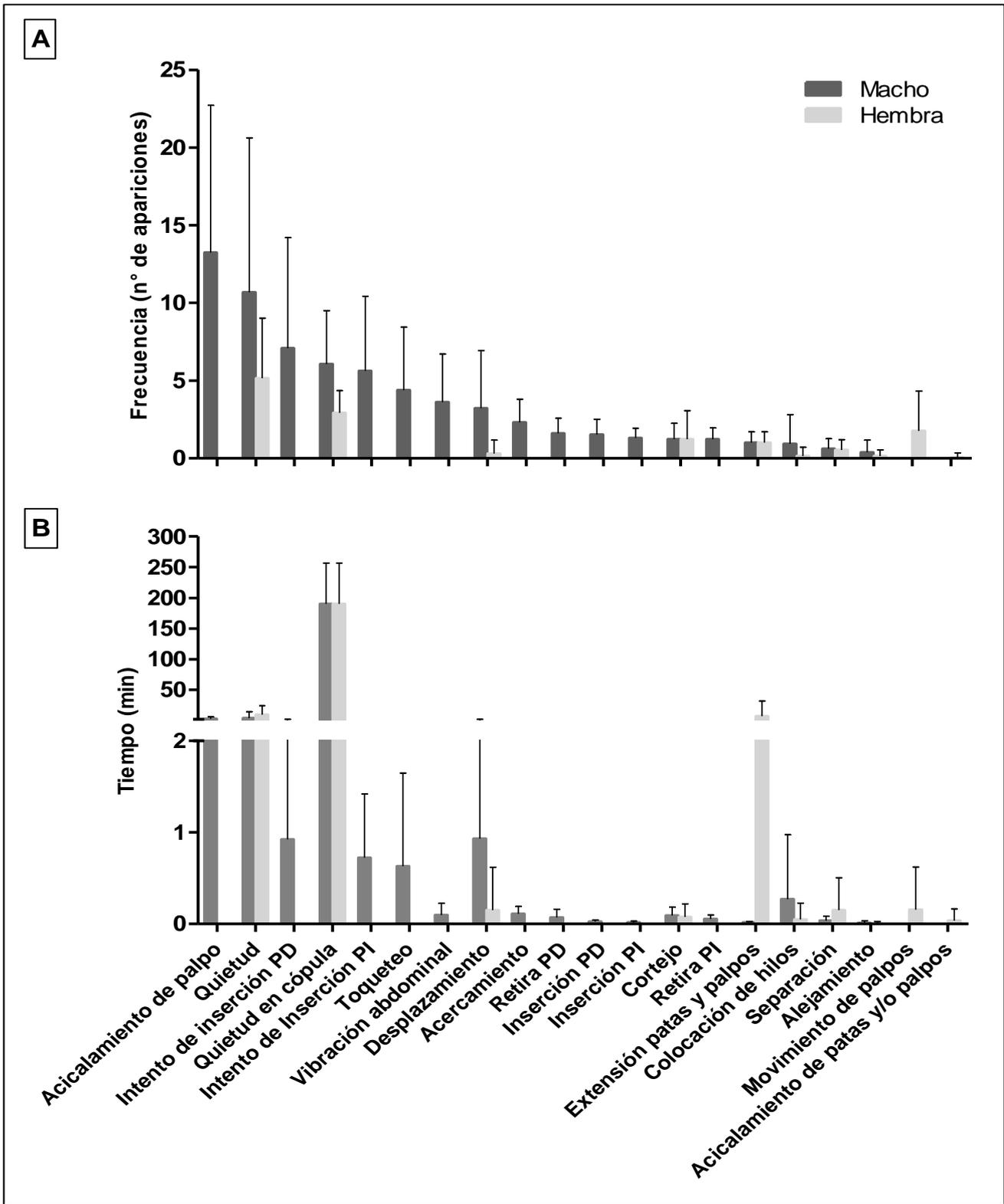
Todas las finalizaciones de las inserciones palpares fueron llevadas a cabo por los machos, y por lo tanto también el final de la cópula. En todas las ocasiones los machos retiraron voluntariamente su bulbo copulador del orificio genital de la hembra.

**Tabla 4.2.** Descripción de las unidades comportamentales de la cópula de *A. jabaquara*, *A. nigrescens* y *A. vierae*. Se indica quién realiza cada unidad, si el macho (♂), la hembra (♀) o ambos (♂ y ♀), para cada especie. PD: palpo derecho; PI: palpo izquierdo.

Unidad comportamental	Descripción	A. jabaquara	A. vierae	A. nigrescens
Inserción de palpo izquierdo	Inserta el órgano copulador izquierdo en el orificio genital de la hembra	♂	♂	♂
Inserción de palpo derecho	Inserta el órgano copulador derecho en el orificio genital de la hembra	♂	♂	♂
Intento de inserción PI	Realiza varios intentos de inserción con el órgano copulador izquierdo	♂	♂	♂
Intento de inserción PD	Realiza varios intentos de inserción con el órgano copulador derecho	♂	♂	♂
Trenes de vibración de abdomen	Movimientos del abdomen hacia arriba y abajo	♂	♂	♂
Retiro de palpo izquierdo	Retira el órgano copulador izquierdo del orificio genital de la hembra	♂	♂	♂
Retiro de palpo derecho	Retira el órgano copulador derecho del orificio genital de la hembra	♂	♂	♂
Acicalamiento de palpos	Lleva alguno de sus palpos hacia los quelíceros	♂	♂	♂
Cortejo	Realiza algunas de las unidades involucradas en el cortejo	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Separación	Retrocede en dirección contraria a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Extensión de palpos y patas	Extensión de palpos y patas anteriores en dirección a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Quietud en cópula	Quietud mientras el macho permanece con su órgano palpar insertado en el orificio de la hembra	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Quietud	Ausencia de movimiento	♂ y ♀	♂ y ♀	♂ y ♀
Toqueteo	Con patas anteriores toca a la pareja	♂	♂ y ♀	♂
Alejamiento	Camina en dirección opuesta a la pareja	♂ y ♀	♂ y ♀	♂
Acercamiento	Camina en dirección a la pareja	♂	♂ y ♀	♂ y ♀
Desplazamiento	Desplazamiento sobre la seda	♂ y ♀	♂ y ♀	♂
Colocación de hilos de seda	Coloca hilos de seda con las hileras	♂ y ♀	♂ y ♀	
Toqueteo en cópula	En cópula, toca con patas anteriores a la pareja		♂	♂ y ♀
Acicalamiento de patas y/o palpos	Lleva alguna de sus patas o palpos hacia los quelíceros	♀		♀
Movimiento de palpos	Movimientos alternados de los palpos	♀		
Giro	Gira todo su cuerpo		♀	
Movimiento abdominal	Movimiento del abdomen hacia abajo cuando el macho deja de eyacular		♀	
Flexión de patas I y II	Flexiones rápidas de las articulaciones fémur-patela de patas I y II			♀
Desplazamiento en cópula	Durante la cópula camina sobre la seda			♀
Acicalamiento de epigino	Lleva patas III al epigino y luego hacia los quelíceros			♀



**Figura 4.4.** Diagrama de flujo de la cópula de *A. jabaquara*. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Solo se representan las probabilidades mayores o iguales a 25% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 30% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).



**Figura 4.5.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en la cópula de machos y hembras en *A. jabaquara*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.

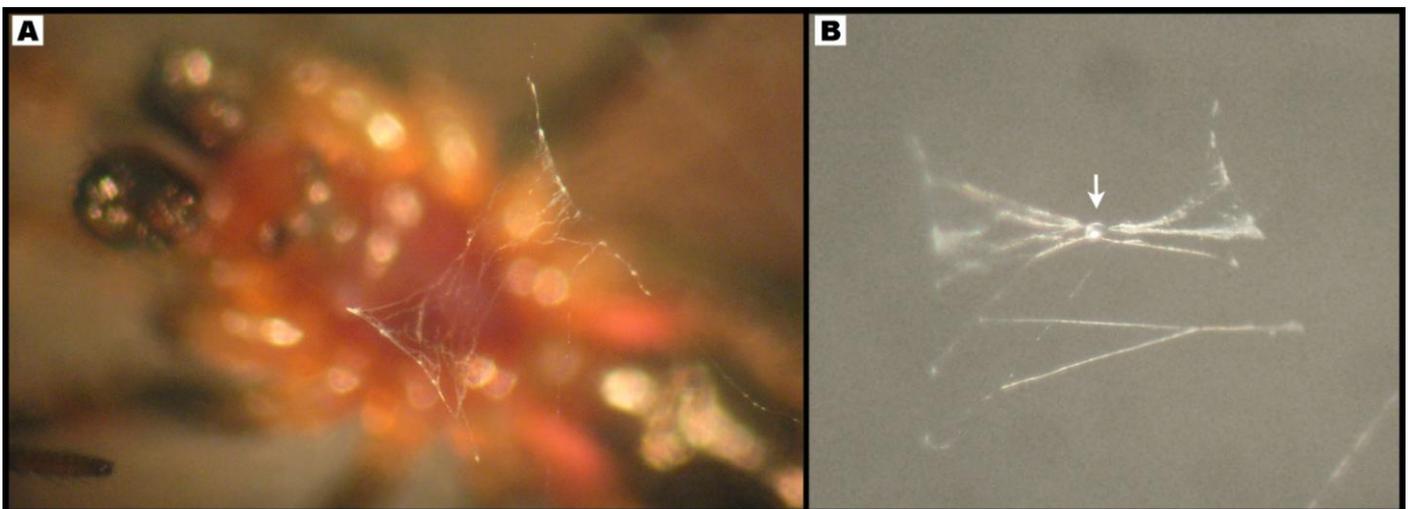
## INDUCCIÓN ESPERMÁTICA DE *A. jabaquara*

Ocho de los trece machos que copularon realizaron inducción espermática luego de la cópula y la latencia fue de  $75.02 \pm 16.99$  min. Durante las observaciones ninguno de los machos realizó inducción espermática antes de copular.

Los machos de *A. jabaquara* realizaron los mismos procedimientos que los descritos en el capítulo I para *A. viera*, tanto para la construcción de la tela espermática, como la emergencia de la gota de esperma y la recarga de los bulbos copuladores. Durante la construcción de la tela espermática, los machos realizaron  $13.50 \pm 1.41$  movimientos abdominales desde un hilo paralelo hacia el otro. La construcción resultante fue una tela horizontal con forma de reloj de arena. El proceso de construcción de la tela duró  $20.62 \pm 3.07$  s (Fig. 4.6 A).

Luego de la construcción de la tela espermática, la deposición de la gota de esperma les llevó  $21.37 \pm 5.34$  s. La gota fue colocada en la zona de arriba de la tela espermática y fue absorbida desde el mismo lado de la superficie de la tela. Los machos realizaron un total de  $2.00 \pm 0.53$  cambios de pedipalpos y absorbieron completamente la gota luego de  $51.25 \pm 14.38$  s, excepto en dos casos donde los machos dejaron residuos de esperma en la tela (Fig. 4.6 B). Luego de la absorción de la gota espermática, cinco machos permanecieron  $4.00 \pm 2.32$  min en quietud con uno de sus bulbos copuladores fijos en el lugar donde habían realizado la transferencia de esperma. Los otros tres machos al finalizar la inducción espermática se desplazaron.

La duración del proceso de inducción espermática completo (construcción de la tela espermática + emergencia de la gota de esperma + recarga de los pedipalpos) fue de  $1.55 \pm 0.25$  min. Las telas espermáticas no fueron consumidas por los machos.



**Figura 4.6.** (A) Tela espermática de *A. jabaquara* luego de haber absorbido la gota de esperma. (B) Tela espermática con una porción de la gota sin absorber (indicada por la flecha). Fotos: Carolina Rojas.

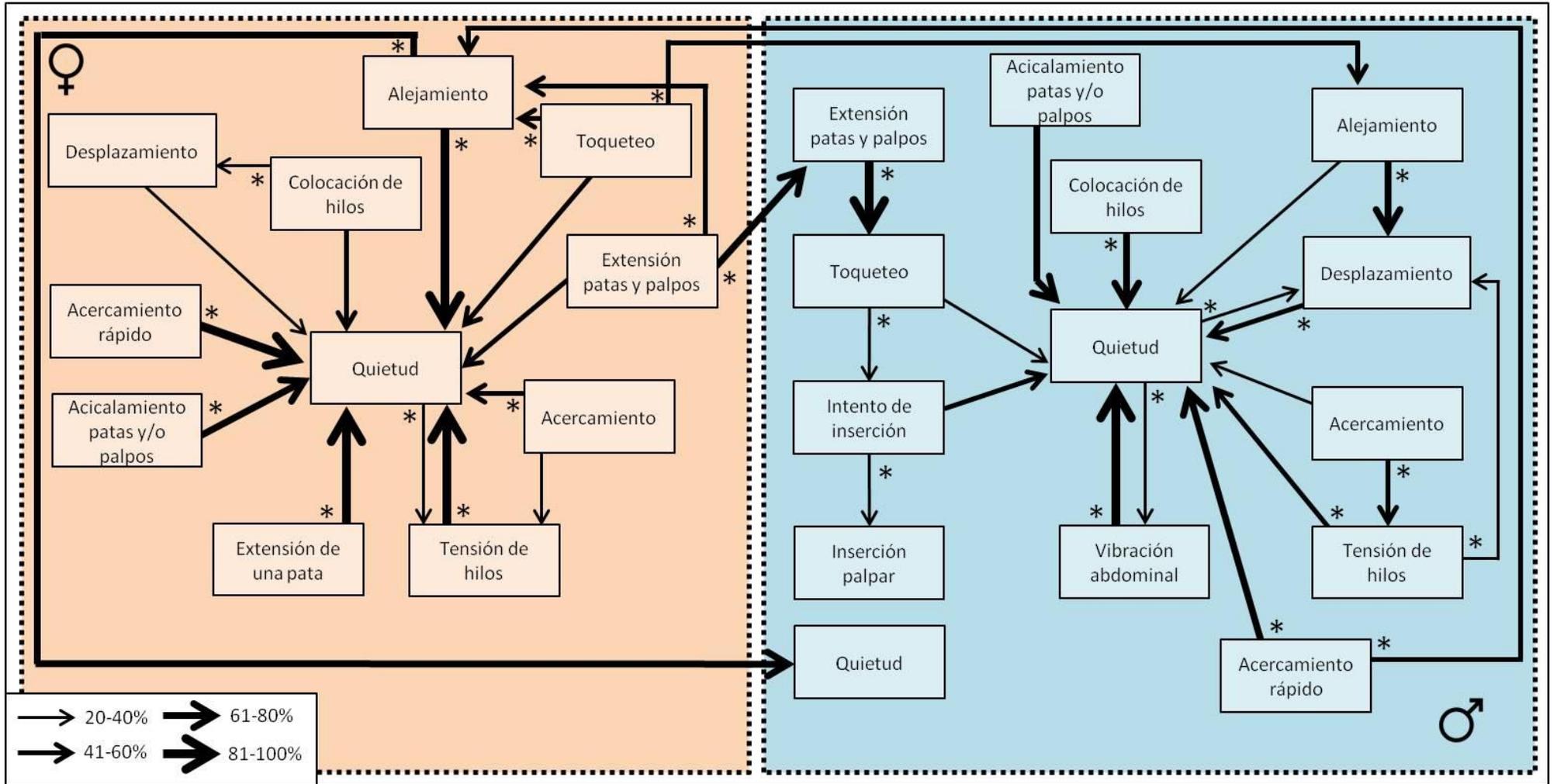
## CORTEJO DE *A. nigrescens*

Uno de los sexos cortejó en 11 de las parejas, mientras que en nueve casos no hubo cortejo dentro de los primeros 40 min de observación; estas últimas fueron descartadas. La latencia del cortejo fue de  $9.97 \pm 12.37$  min. El cortejo dio inicio cuando los machos detectaron a la hembras y tuvo una duración total de  $34.74 \pm 17.13$  min (rango= 17.78 - 64.32 min). En total se observaron 13 unidades comportamentales, diez de las cuales fueron realizadas tanto por los machos como por las hembras. *Vibración abdominal* e *Intento de inserción* fueron realizadas exclusivamente por los machos y *Extensión de una pata* por las hembras (Tabla 4.1).

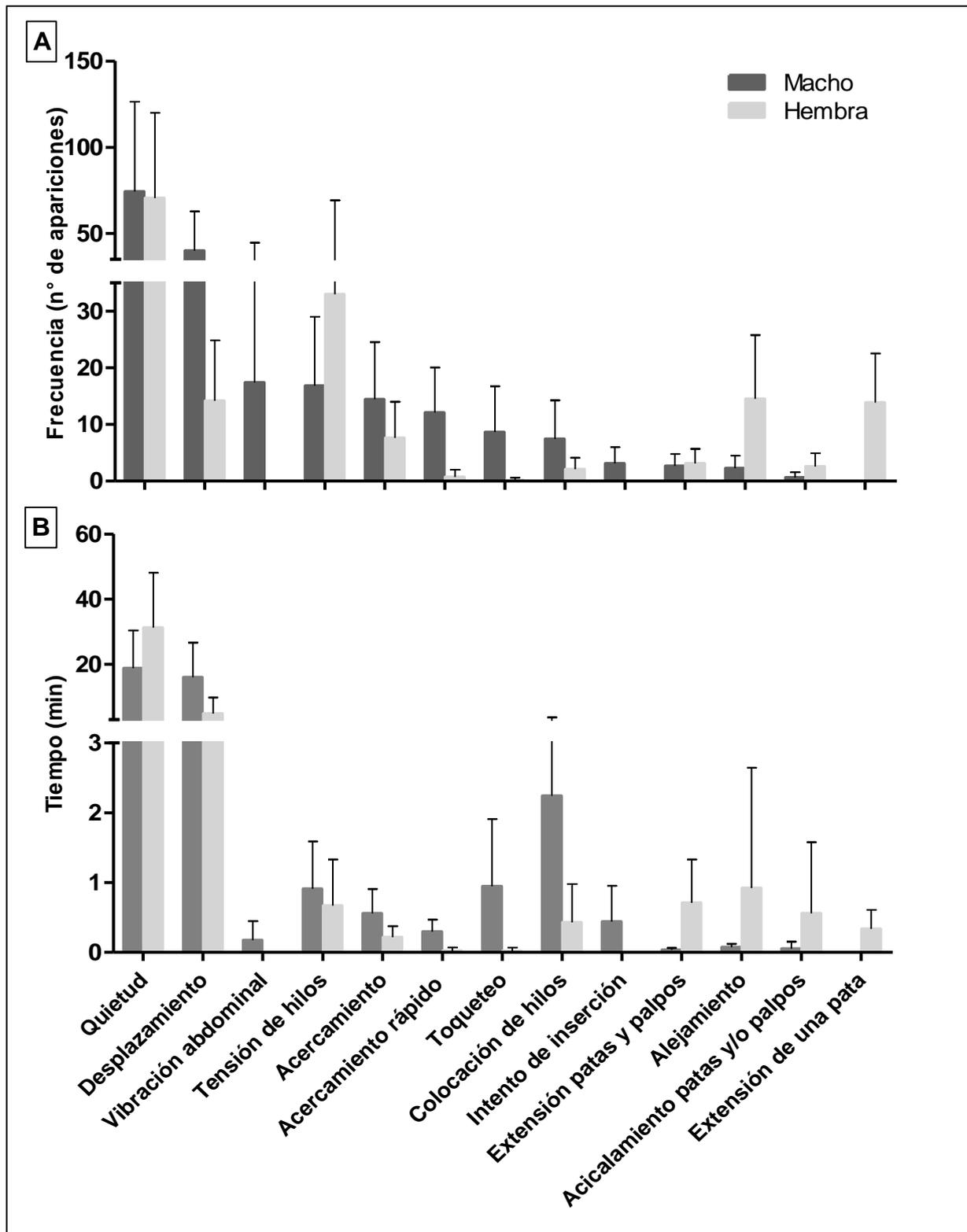
En síntesis, cuando los machos se acercan a las hembras, éstas permanecen quietas o se desplazan, acercándose o alejándose de ellos. Los machos permanecen inmóviles y luego comienzan a tensar hilos de seda con las patas anteriores; se acercan a las hembras y toquetean su abdomen. En muchos casos las hembras permanecen inmóviles ante este estímulo. Pero en otros, las hembras receptivas responden al cortejo de los machos acercándose lentamente o de forma brusca y repentina. Los machos también pueden llevar a cabo esta última unidad durante el cortejo. Al acercarse, las hembras realizan tensión de hilos en dirección hacia ellos, luego de lo cual machos y hembras extienden patas y palpos. En esta posición, los machos tocan con patas anteriores a las hembras hasta llegar a la zona del epigino, donde realizan varios intentos de inserción con uno u otro palpo.

Las hembras no adoptan una clara postura de cópula, por lo que los machos se acomodan para poder realizar los intentos de inserción. Algunas hembras tardan en responder receptivamente al cortejo, en estos casos las hembras se alejan de los machos y colocan hilos de seda, se desplazan, acicalan sus patas y palpos, y/o permanecen en quietud (Fig. 4.7).

En ambos sexos la unidad comportamental más frecuente durante el cortejo fue *Quietud* ( $\text{♂} = 74.36 \pm 52.15$  veces/individuo;  $\text{♀} = 70.64 \pm 49.30$  veces/individuo). Seguida de *Desplazamiento* ( $40.00 \pm 22.99$  veces/individuo), *Vibración abdominal* ( $17.36 \pm 27.42$  veces/individuo) y *Tensión de hilos* ( $16.82 \pm 12.16$  veces/individuo) en los machos; y *Tensión de hilos* ( $33.00 \pm 36.28$  veces/individuo), *Alejamiento* ( $14.54 \pm 11.21$  veces/individuo) y *Desplazamiento* ( $14.18 \pm 10.67$  veces/individuo) en las hembras. En ambos sexos las unidades comportamentales de mayor duración fueron *Quietud* ( $\text{♂} = 18.84 \pm 11.53$  min;  $\text{♀} = 31.30 \pm 16.82$  min) y *Desplazamiento* ( $\text{♂} = 16.01 \pm 10.61$  min;  $\text{♀} = 4.88 \pm 4.90$  min); el resto de las unidades tuvieron corta duración (Fig. 4.8).



**Figura 4.7.** Diagrama de flujo del cortejo en *A. nigrescens*. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Solo se representan las probabilidades mayores o iguales a 20% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 25% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).



**Figura 4.8.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en el cortejo de machos y hembras en *A. nigrescens*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.

## CÓPULA DE *A. nigrescens*

Todas las parejas analizadas copularon (n=11). La latencia de cópula fue de  $56.84 \pm 28.26$  min y la duración total de  $459.21 \pm 175.80$  min (rango= 24.28 - 691.24 min). La duración de la inserción del bulbo copulador derecho fue de  $248.63 \pm 122.29$  min; y la del bulbo copulador izquierdo de  $210.58 \pm 99.24$  min. En total se observaron 22 unidades comportamentales, siete de las cuales fueron realizadas por ambos sexos. Once fueron realizadas exclusivamente por los machos: *Toqueteo*, *Desplazamiento*, *Acicalamiento de palpos*, *Alejamiento*, *Intento de inserción de palpo izquierdo*, *Intento de inserción de palpo derecho*, *Inserción de palpo izquierdo*, *Inserción de palpo derecho*, *Trenes de vibración abdominal*, *Retiro de palpo izquierdo* y *Retiro de palpo derecho*. No se observó una preferencia de los machos por insertar uno u otro palpo en primer lugar; seis machos insertaron el palpo izquierdo en primera instancia, mientras que cinco insertaron el palpo izquierdo (Test de Fisher,  $p= 1.0$ ).

Cuatro unidades fueron realizadas exclusivamente por las hembras: *Acicalamiento de patas y/o palpos*, *Desplazamiento en cópula*, *Flexión de patas I y II*, y *Acicalamiento de epigino*. El desplazamiento en cópula y las flexiones de patas anteriores de las hembras coincidieron cuando la hematodoca se encontraba en reposo (el macho no estaba eyaculando) (Tabla 1.1).

Luego de que el macho realiza varios intentos de inserción, raspando con sus bulbos el epigino de la hembra, logra introducir uno de ellos, con el que realiza varias eyaculaciones (Fig. 4.9). Posteriormente la pareja se separa, y en el siguiente encuentro el macho inserta el otro bulbo copulador, con el que también eyacula repetidas veces. Este tipo de "cópula precisa" ocurrió en ocho parejas. En las otras tres parejas ocurrieron "cópulas poco precisas": en dos casos los machos insertaron dos o más veces uno de los bulbos y el otro una sola vez. En el otro caso el macho insertó únicamente el bulbo izquierdo. Durante la cópula, machos y hembras tocan a su pareja con patas anteriores, los machos además realizan trenes de vibración abdominal y las hembras se desplazan cortas distancias por los hilos de seda y realizan flexiones bruscas de patas anteriores (Fig. 4.10).

En los machos las unidades comportamentales más frecuentes en la cópula fueron *Quietud* ( $6.73 \pm 4.43$  veces/individuo) y *Quietud en cópula* ( $6.36 \pm 5.35$  veces/individuo). Mientras que en las hembras ocurrió de forma inversa: *Quietud en cópula* ( $7.36 \pm 9.89$  veces/individuo) y *Quietud* ( $3.91 \pm 3.75$  veces/individuo). *Quietud en cópula* fue la unidad de mayor duración en ambos sexos

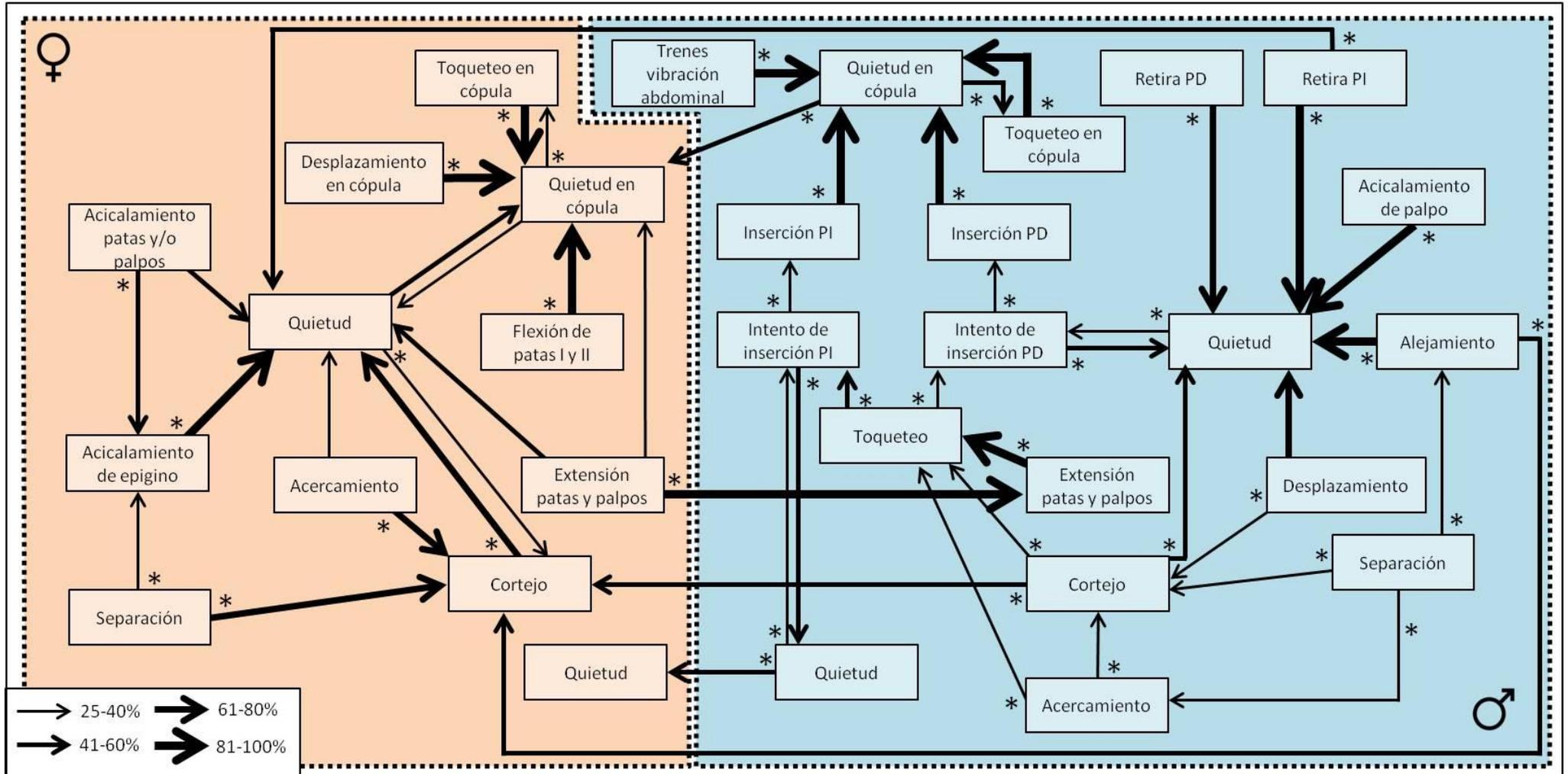
(♂= 458.86 ± 175.91 min; ♀= 456.75 ± 174.76 min), mientras que el resto de unidades fueron muy cortas (Fig. 4.11).



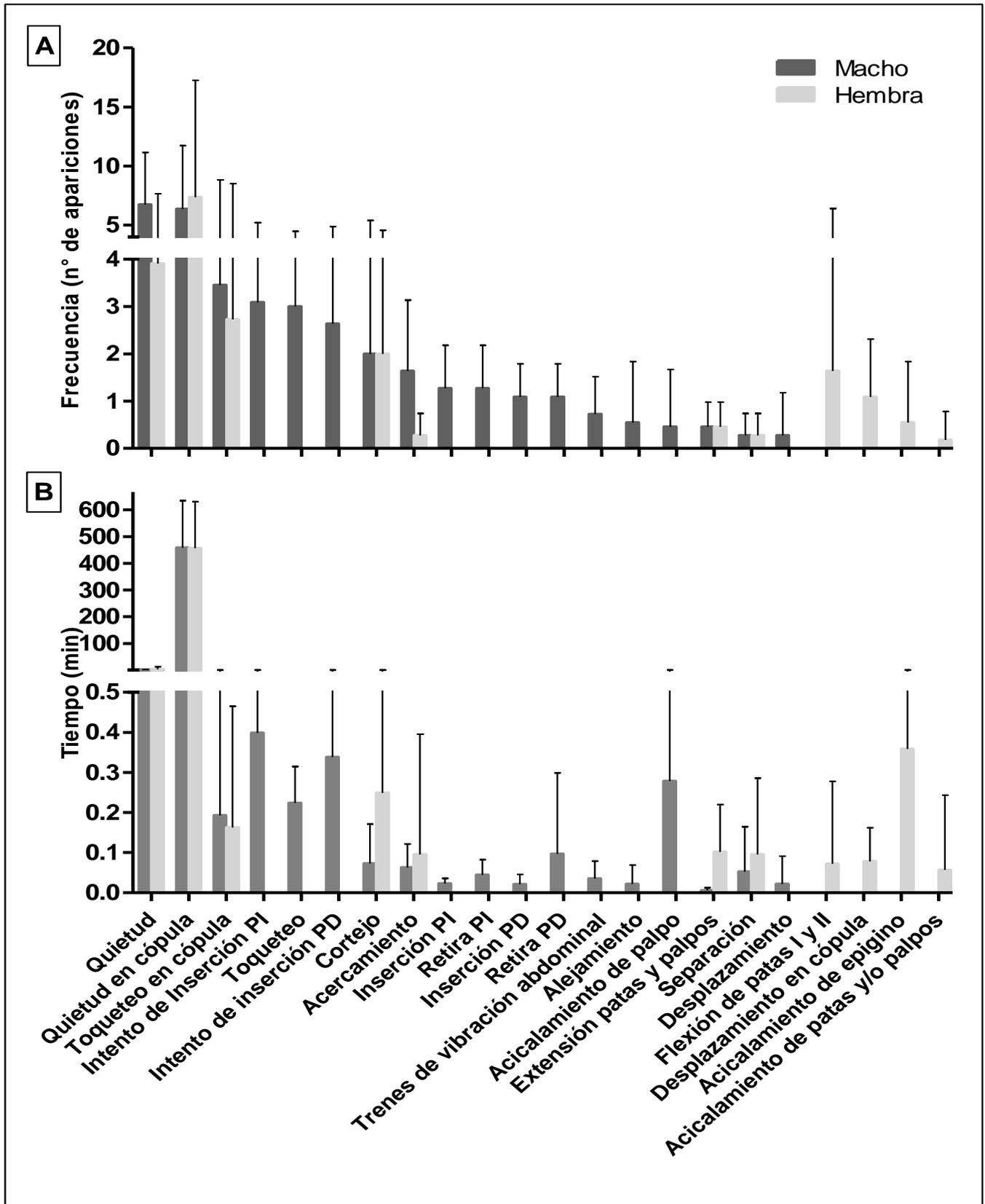
**Figura 4.9.** Cópula de *A. nigrescens*. Se observa el bulbo copulador derecho del macho inserto en el orificio genital de la hembra. La flecha señala la hinchazón de la hematodoca. Izquierda: hembra; derecha: macho. Foto: Carolina Rojas.

La finalización de todas las inserciones palpares fue llevada a cabo por los machos. La cópula también fue finalizada por los machos. En todas las ocasiones los machos retiraron voluntariamente su bulbo copulador del orificio genital de la hembra. No se observó canibalismo sexual por parte de las hembras. Sin embargo, luego de que el macho finalizó la cópula, seis hembras realizaron comportamientos agonísticos, con persecuciones e intentos de mordidas y mordidas consumadas. En ninguno de estos casos se observó pérdida de hemolinfa de los machos, ni que las hembras les quitaran apéndices.

Los machos de *A. nigrescens* no realizaron inducción espermática durante las observaciones.



**Figura 4.10.** Diagrama de flujo de la cópula de *A. nigrescens*. En el recuadro naranja se representan las unidades realizadas por las hembras y en el celeste por los machos. El grosor de las flechas indica la probabilidad de transición de una unidad a la siguiente. Solo se representan las probabilidades mayores o iguales a 25% para las transiciones intra-sexuales y las mayores o iguales a 40% para las transiciones inter-sexuales. Los asteriscos indican las transiciones que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado por azar (con valores de  $Z > 1.96$ ).



**Figura 4.11.** (A) Frecuencia y (B) duración de cada unidad comportamental involucrada en la cópula de machos y hembras en *A. nigrescens*. Se representa la media y el desvío estándar de los valores.

## COMPARACIÓN DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL DE LAS TRES ESPECIES DE *Anelosimus*

La latencia del cortejo fue de  $13.50 \pm 13.76$  min en *A. nigrescens*,  $3.14 \pm 6.37$  min en *A. viera*e y  $16.19 \pm 11.96$  min en *A. jabaquara*. Se encontraron diferencias significativas entre la latencia de cortejo de las tres especies ( $H=22.19$ ;  $p=1.5 \times 10^{-5}$ ). Al comparar de a pares se encontraron diferencias significativas entre *A. nigrescens* y *A. viera*e ( $U=56$ ;  $p=0.0006$ ); y entre la latencia de *A. viera*e y *A. jabaquara* ( $U=55$ ;  $p=8.3 \times 10^{-5}$ ). La latencia de cortejo de *A. viera*e fue significativamente menor que la de las otras especies (Fig. 4.12 A).

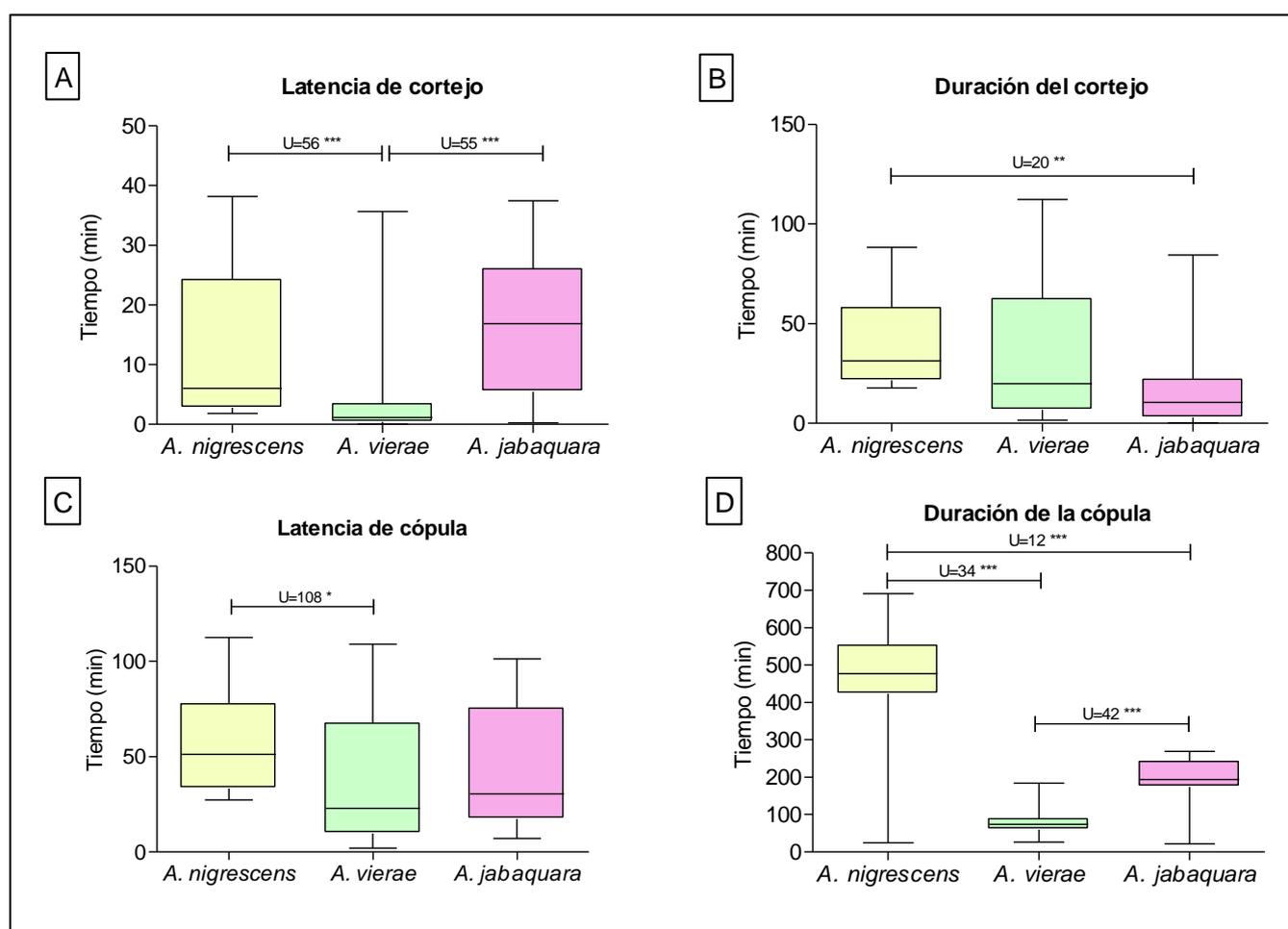
En general, el cortejo en las tres especies fue simple y basado en vibraciones abdominales, tensión de hilos con patas anteriores y toqueteo. *A. viera*e y *A. jabaquara* desplegaron las mismas unidades comportamentales durante el cortejo, mientras que *A. nigrescens* sumó la unidad comportamental *acercamiento rápido* para ambos sexos (Tabla 4.1). La duración del cortejo fue de  $40.58 \pm 22.26$  min en *A. nigrescens*,  $34.13 \pm 32.94$  min en *A. viera*e y  $17.1 \pm 22.2$  min en *A. jabaquara*. Se encontraron diferencias en la duración del cortejo de las tres especies ( $H=7.55$ ;  $p=0.023$ ). Al comparar de a pares, sólo existieron diferencias significativas entre la duración del cortejo de *A. nigrescens* y de *A. jabaquara* ( $U=20$ ;  $p=0.003$ ), indicando que la duración del cortejo de la especie solitaria fue significativamente mayor que la de la especie más social (Fig. 4.12 B).

La latencia de cópula fue de  $56.33 \pm 26.86$  min en *A. nigrescens*;  $37.64 \pm 33.02$  min en *A. viera*e; y  $43.58 \pm 31.92$  min en *A. jabaquara*. No se encontraron diferencias significativas entre las tres especies ( $H=4.64$ ;  $p=0.098$ ), pero al comparar de a pares, se encontraron diferencias significativas entre la latencia de *A. nigrescens* y *A. viera*e ( $U=108$ ;  $p=0.038$ ) (Fig. 4.12 C).

Durante la cópula, los machos de las tres especies insertaron un bulbo, realizaron varias eyaculaciones, lo retiraron, y luego insertaron el otro bulbo con el que realizaron también eyaculaciones. Las tres especies desplegaron en común 17 unidades comportamentales de cópula. Cuatro de estas presentaron una variación entre las especies de acuerdo al sexo que la realizaba. *Toqueteo en cópula* fue una unidad común para *A. nigrescens* y *A. viera*e, con la diferencia que en *A. nigrescens* fue realizada por ambos sexos, mientras que en *A. viera*e únicamente por el macho. *Colocación de hilos de seda* estuvo presente tanto en machos como en hembras de *A. viera*e y *A. jabaquara*. *Acicalamiento de patas y/o palpos* fue una unidad común en las hembras de *A. nigrescens* y *A. jabaquara*.

Las unidades comportamentales en cópula exclusivas estuvieron presentes únicamente en las hembras. En *A. nigrescens* fueron *Flexión de patas I y II*, *Desplazamiento en cópula* y *Acicalamiento de epigino*; en *A. viera* *Giro* y *Movimiento abdominal*; y en *A. jabaquara* *Movimiento de palpos* (Tabla 4.2).

La duración total de la cópula fue de  $459.20 \pm 175.80$  en *A. nigrescens*,  $77.24 \pm 30.44$  en *A. viera* y  $190.40 \pm 66.57$  min en *A. jabaquara*. Existieron diferencias significativas en la duración de la cópula entre las tres especies ( $H=29.62$ ;  $p=3.7 \times 10^{-7}$ ). La cópula de *A. nigrescens* fue la de mayor duración, seguida de la de *A. jabaquara*, mientras que *A. viera* fue la especie con la cópula más corta (Fig. 4.12 D).



**Figura 4.12.** Comparaciones (test U de Mann Whitney) entre las latencias de cortejo (A) y cópula (C), y entre las duraciones de cortejo (B) y cópula (D) de las tres especies de *Anelosimus* analizadas. Con asteriscos se muestran las diferencias significativas: \*\*\*=  $p < 0.001$ ; \*\*=  $p < 0.01$ ; \*=  $p < 0.05$ .

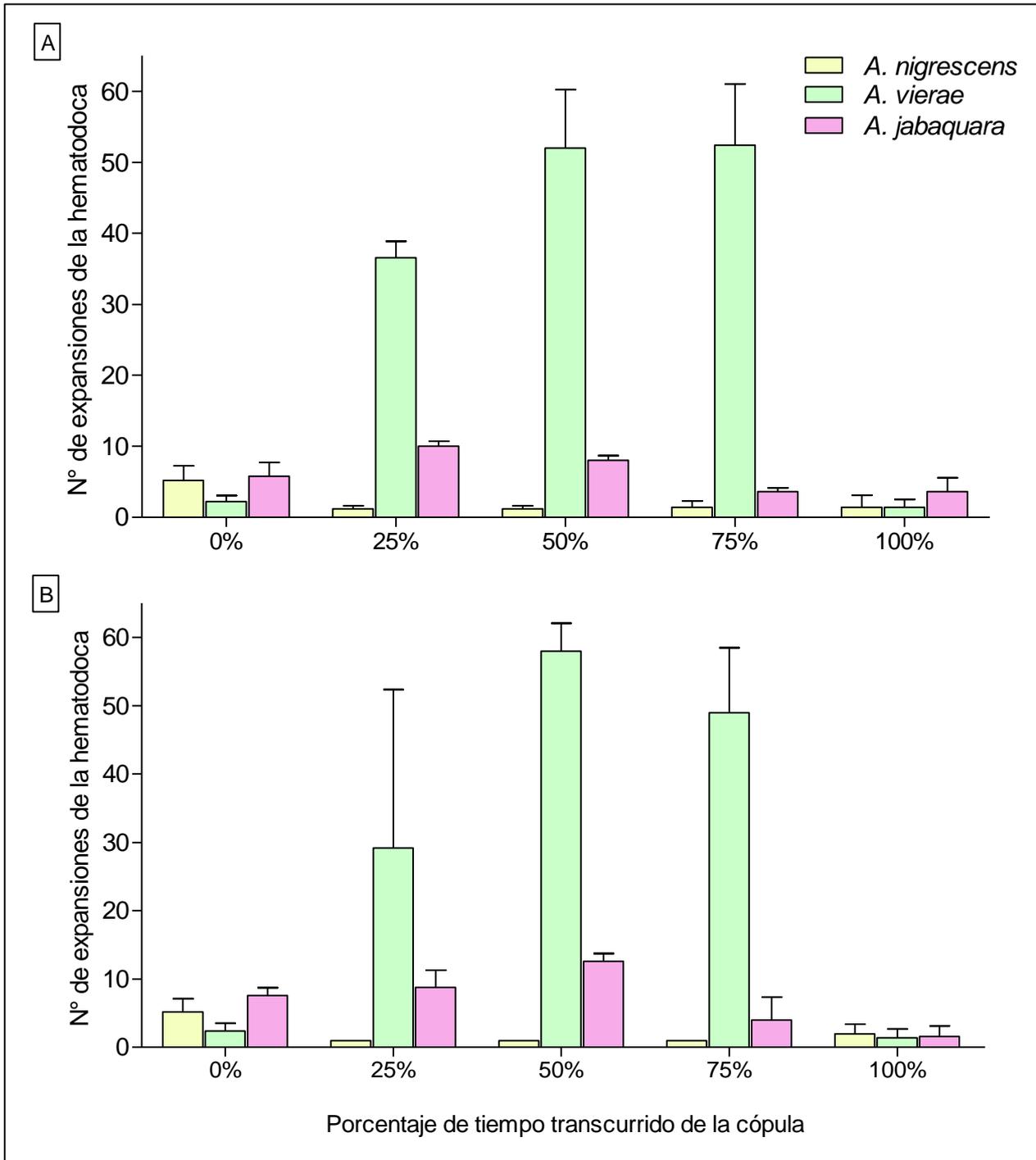
El número de eyaculaciones durante el primer minuto de inserción, tanto con el primer bulbo como con el segundo, fue significativamente menor en *A. viera* respecto a *A. jabaquara* ( $U=0$ ;  $p=0.012$ ); no existieron diferencias con *A. nigrescens*.

Transcurrido un 25% de la inserción con el primer bulbo, existieron diferencias significativas en el número de eyaculaciones entre las tres especies ( $H=13.08$ ;  $p=0.0014$ ) siendo mayor en *A. viera*, seguido de *A. jabaquara*. Respecto al segundo bulbo utilizado, se observaron diferencias significativas en el número de eyaculaciones entre *A. nigrescens* y *A. viera* ( $U=0$ ;  $p=0.0073$ ); y entre *A. nigrescens* y *A. jabaquara* ( $U=0$ ;  $p=0.0073$ ).

Luego de transcurrido un 50% de la inserción, se encontraron diferencias significativas en el número de eyaculaciones con ambos bulbos (primero y segundo) entre las tres especies (primer bulbo utilizado:  $H=12.84$ ,  $p=0.0016$ ; segundo bulbo utilizado:  $H=13.01$ ,  $p=0.0015$ ), siendo mayor en *A. viera*, seguido de *A. jabaquara*. Transcurrido un 75% de la inserción, también se vieron las mismas diferencias entre las tres especies (primer bulbo:  $H=12.42$ ,  $p=0.0020$ ; segundo bulbo:  $H=13.01$ ,  $p=0.0015$ ). No existieron diferencias en el número de eyaculaciones realizadas con ambos bulbos durante el último minuto de inserción (Fig. 4.13).

Tanto el macho como la hembra finalizaron la cópula en *A. viera*, a diferencia de *A. nigrescens* y *A. jabaquara* donde la culminación de la cópula fue determinada siempre por el macho.

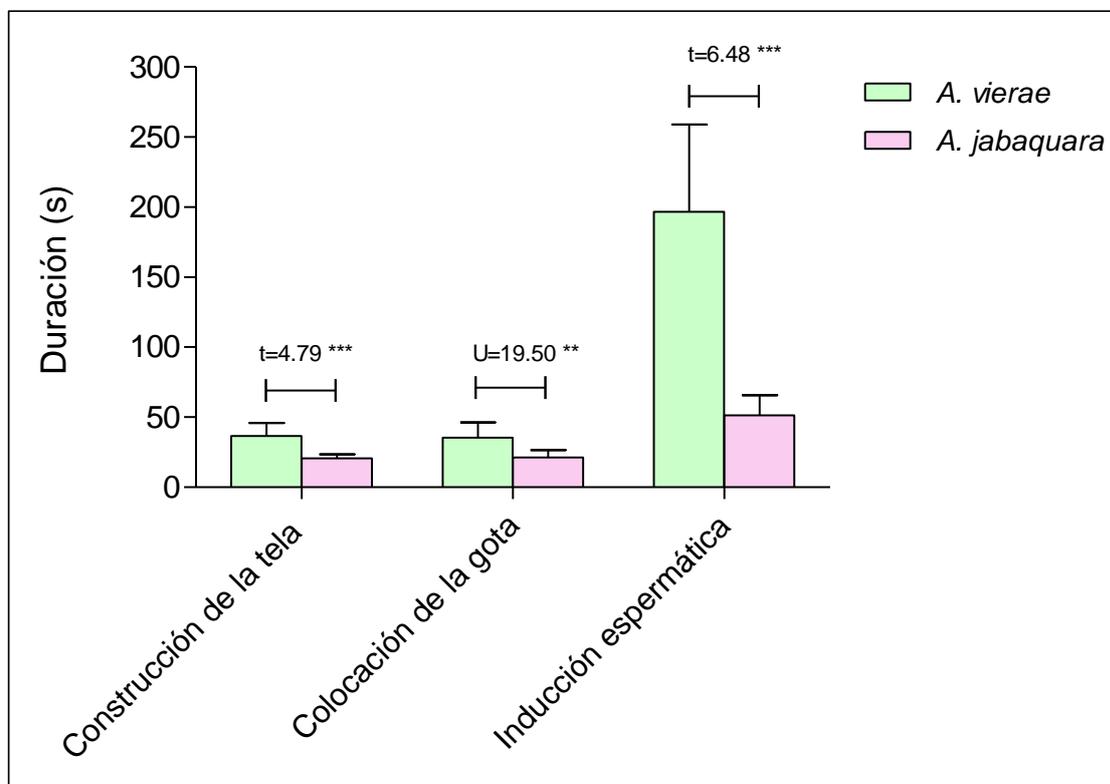
El comportamiento de inducción espermática, seguido de la cópula, fue observado en los machos de *A. viera* y *A. jabaquara*. En general, el proceso de inducción espermática de ambas especies resultó ser similar. Sin embargo, las duraciones de las distintas etapas, y por lo tanto, la duración total del proceso, fueron significativamente mayores en *A. viera* que en *A. jabaquara*. Además, la cantidad de movimientos abdominales que los machos realizaron para poder construir la tela espermática y en la cantidad de cambios de bulbo en contacto con la gota de esperma fueron significativamente mayores en *A. viera* que en *A. jabaquara*. En la tabla 4.3 y en la figura 4.14 se detallan las diferencias de las características de la inducción espermática de ambas especies.



**Figura 4.13.** Número de expansiones de la hematodoca del primer (A) y segundo (B) bulbo utilizado en diferentes momentos de la inserción de las tres especies de *Anelosimus* analizadas.

**Tabla 4.3.** Comparaciones entre las diferentes características de la inducción espermiática de *A. viera* y *A. jabaquara*. Los valores se muestran como la media  $\pm$  el desvío estándar. Con asteriscos se señalan las diferencias significativas.

	<i>A. viera</i>	<i>A. jabaquara</i>	Estadístico
Latencia de construcción de la tela (min)	22.33 $\pm$ 7.10	75.02 $\pm$ 16.99	U=0; p=4.1x10 <sup>-5</sup> *
Duración de construcción de la tela (s)	36.64 $\pm$ 9.18 s	20.62 $\pm$ 3.07	t=4.79; p=4.9x10 <sup>-5</sup> *
Movimientos abdominales para construir la tela (veces)	19.64 $\pm$ 3.94	13.50 $\pm$ 1.41	t=4.26; p=0.0002*
Duración de la colocación de la gota de esperma (s)	35.32 $\pm$ 11.09	21.37 $\pm$ 5.34	U=19.50; p=0.0014*
Duración de la recarga de los bulbos (s)	196.68 $\pm$ 62.23	51.25 $\pm$ 14.38	t= 6.48; p=5.1x10 <sup>-7</sup> *
Cantidad de cambios de palpos en contacto con la gota (veces)	10.45 $\pm$ 3.42	2.00 $\pm$ 1.41	t=6.89; p=1.7x10 <sup>-7</sup> *
Duración total del proceso (min)	4.47 $\pm$ 1.38	1.55 $\pm$ 0.25	t=6.95; p=1.5x10 <sup>-7</sup> *



**Figura 4.14.** Comparaciones (test U de Mann Whitney, test t de Student) entre las duraciones de las tres etapas de la inducción espermiática de los machos de *A. viera* y *A. jabaquara*. Con asteriscos se muestran las diferencias significativas: \*\*\*= p<0.001; \*\*= p<0.01.

## DISCUSIÓN

---

El cortejo de las tres especies coincide con el nivel 2 observado en arañas tejedoras, donde el cortejo de los machos se desencadena al estar en contacto directo con la tela de la hembra, principalmente debido a las feromonas de contacto depositadas por ella (Foelix 2011; Schneider & Andrade 2011). En la mayoría de los casos los machos dan inicio al cortejo, y las hembras responden receptivamente, realizando extensión de patas y palpos hacia ellos. El cortejo de *A. viera* y *A. jabaquara* consistió de las mismas unidades comportamentales aunque variaron en tiempo y frecuencia. Mientras que los machos y hembras de la especie solitaria realizaron además acercamientos rápidos y bruscos dirigidos hacia la pareja, incorporando un mayor despliegue. El mecanismo de producción de señales vibratorias que realizan los machos de las tres especies al tensar hilos de seda durante el cortejo, es coincidente con lo observado en varias arañas de tela (Gerhardt 1924; Robinson & Robinson 1980; Elgar & Nash 1988; Starr 1988; Bartos 1998; Eberhard & Huber 1998). Se ha observado que los machos de varios terídios realizan tensión de hilos para atraer a las hembras, como en varias especies del género *Latrodectus* (Ross & Smith 1979; Forster 1995; Andrade 1996; Andrade & Banta 2002), varias especies del género *Achaearaneae* (Lubin 1986; González & Poncio 1992; González & Armendano 1995), y varias especies del género *Tidarren* (Knoflach & Benjamin 2003; Knoflach 1998; Knoflach & van Harten 2001, 2010).

La duración del cortejo en las tres especies resultó ser variable, y fue significativamente más extenso en *A. nigrescens* que en *A. jabaquara*. A pesar de que la extensión del cortejo en arañas es variable (Schneider & Andrade 2011), era de esperar que la araña solitaria tuviera un cortejo de mayor duración, seguido de la especie subsocial, y que la araña más social presentara un cortejo reducido. Esto, debido a que los machos de especies solitarias tienden a ser más cautelosos durante los encuentros sexuales para evitar ser canibalizados (Schneider & Andrade 2011). Sin embargo, no se observó canibalismo sexual en *A. nigrescens*, aunque varias hembras persiguieron e intentaron morder a los machos, en algunos casos con éxito.

En este mismo sentido, las hembras de las especies más sociales presentan hábitos tolerantes (Kullman 1972; Buskirk 1981), por lo que los machos no necesitarían inhibir la agresividad de las hembras con señales de cortejo conspicuas y de larga duración. Las diferencias en la duración del cortejo de los machos entre las diferentes especies, podría reflejar un balance

entre los costos y los beneficios de realizar un cortejo prolongado (Schneider & Andrade 2011). Por ejemplo, machos que exhiben cortejos largos tienen el potencial riesgo de ser interrumpidos por otros machos rivales. Quizás, en la naturaleza este fenómeno no sea frecuente para la especie solitaria, mientras que en especies sociales es probable que más de un macho encuentre y corteje a una hembra (Albo et al. 2007; Rojas Buffet & Viera 2015).

Como se mencionó, la posición de apareamiento de las tres especies coincide con el tipo 2, común en las arañas de tela (Foelix 2011). Macho y hembra cuelgan de la tela, y los órganos copuladores del macho se insertan alternadamente en los orificios de la hembra. En las tres especies la cópula ocurrió en la tela de la hembra en el refugio de esta o cercano a este. En las tres especies se distinguieron dos tipos de cópulas, las "precisas" y "poco precisas". En el caso de *A. viera* las cópulas "precisas" implicaron menos intentos de inserción de los bulbos copuladores que en las "poco precisas". Por tanto, en esta especie, es probable que estos dos patrones de apareamiento observados se deban a las altas frecuencias de fallas al insertar los bulbos en los orificios genitales de las hembras. En las tres especies el émbolo presenta una zona basal con forma de espiral, pero cerca de la punta del émbolo de *A. viera* y *A. jabaquara* existe una bifurcación que no existe en *A. nigrescens* (Agnarsson 2005, 2006, 2012). *A. nigrescens* presenta una bifurcación con forma de herradura de caballo al finalizar la espiral del émbolo (Agnarsson 2005). La morfología de los émbolos podría estar dando cuenta de estos dos tipos de cópulas. Posiblemente los émbolos con una morfología más compleja sean más difíciles de insertar. A futuro, sería interesante aumentar el número de experiencias de cópula de la especie solitaria y de la más social para poder relacionar estos dos tipos de cópulas con las características de las mismas. Además, sería interesante poder correlacionar más detalladamente la morfología de los émbolos, utilizando Microscopía Electrónica de Barrido, con el tipo de cópula. De esta forma se podría determinar por qué ocurren uno y otro tipo de cópulas.

La mayoría de las unidades comportamentales en la cópula fueron comunes para las tres especies. En ellas se observó que luego de la inserción palpar los machos realizan movimientos abdominales. Como fue discutido en el capítulo I, estos movimientos pueden ser considerados elementos de cortejo copulatorio (Eberhard 1991). Otras unidades comportamentales fueron compartidas por dos especies, por ejemplo, toqueteo en cópula, común para la especie subsocial y la solitaria. Sin embargo, en *A. viera* esta unidad fue realizada sólo por dos machos y con baja frecuencia y duración. Por el contrario, en *A. nigrescens* fue una unidad frecuente y de mayor

duración, por lo tanto esta unidad también podría ser considerada un elemento de cortejo durante la cópula para esta especie. El cortejo copulatorio de los machos, podría implicar la existencia de elección críptica femenina (Eberhard 1996). Las hembras podrían sesgar la paternidad a favor de los machos preferidos por ellas, en este caso, quizás aquellos machos que las estimulen más durante el cortejo copulatorio podrían ser favorecidos por las hembras (Eberhard 1996). Sería interesante evaluar la existencia de elección críptica femenina en estas especies. Para ello sería necesario cuantificar el cortejo copulatorio de los machos y relacionarlo luego con su éxito reproductivo. Es esperable que aquellos machos que realicen cortejos copulatorios más intensos sean los favorecidos con mayor descendencia.

Durante la cópula, algunas unidades fueron exclusivas de cada una de las especies analizadas. Las flexiones de las patas anteriores y el desplazamiento en cópula de *A. nigrescens*, así como el movimiento abdominal de *A. viera*, fueron exhibidos por las hembras y ocurrieron cuando el macho dejó inmóvil la hematodoca. Estas unidades comportamentales implicarían una comunicación intra-cópula de las hembras hacia los machos (Eberhard 1991, 1996; Edvardsson & Arnqvist 2000; Tallamy et al. 2002). García et al. (2015) observó que las hembras de *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch 1910) realizan sacudidas de su cuerpo durante la cópula, y que existe una asociación entre estas sacudidas y la eyaculación de los machos. Los autores discuten que estas sacudidas podrían ser una señal positiva para inducir en los machos inserciones palpareas y eyaculaciones. En *A. viera* y *A. nigrescens* las unidades comportamentales de las hembras durante la cópula coincidieron con que los machos pararon de eyacular, por lo tanto, al realizar estos comportamientos las hembras podrían estar comunicando a los machos que continúen con la cópula o que se detengan.

La cópula de *A. nigrescens* fue la de mayor duración, seguida de la de *A. jabaquara* y *A. viera*. Quizás la probabilidad de encuentros entre machos y hembras de *A. nigrescens* sea menor que en las otras dos especies sociales, y por ello las cópulas sean más prolongadas. Por otra parte, las diferencias en la duración de la cópula en las dos especies sociales puede deberse a que en *A. viera* no sólo los machos dan por finalizada la cópula, como sucede en *A. jabaquara*, sino que también las hembras; quienes estarían definiendo la duración de la misma como una posible estrategia de elección críptica. A su vez, otros factores que podrían estar influyendo sobre las diferencias en las duraciones de la cópula, son los diferentes factores abióticos de los lugares donde habitan estas arañas. En arañas existen varios trabajos que demuestran que los factores

abióticos, como la temperatura, influyen en distintos comportamientos, como en la construcción de telas, en las estrategias de forrajeo y en el comportamiento de apareamiento (Davis 1989; Barghusen et al. 1997; Herberstein & Fleisch 2003). En cuanto al comportamiento de apareamiento, se ha observado que en varias arañas lobo, las variaciones en la temperatura influyen en el vigor del cortejo y en la duración de la cópula (Costa & Sotelo 1984; Davis 1989; Jiao et al. 2009; Chen et al. 2010; Campbell & Roberts 2015). A pesar de que se trata de especies diferentes, la temperatura de los sitios donde habitan las arañas estudiadas en esta tesis podría estar influyendo sobre las diferentes duraciones de la cópula.

Otra característica variable en la cópula de las tres especies, quizás relacionada con la duración de la misma, fue el número de eyaculaciones. En general, el número de eyaculaciones en los diferentes momentos analizados de la cópula fue mayor en *A. viera*, la especie con menor duración total de cópula, seguida de *A. jabaquara*, la especie con duración de cópula intermedia. Finalmente *A. nigrescens*, la especie con mayor duración de cópula, presentó menor número de eyaculaciones en la mayoría de los momentos de cópula analizados.

Esta es la primera vez que se describe en detalle el proceso de inducción espermática de las arañas *A. viera* y *A. jabaquara*, y resultó ser un proceso frecuente en condiciones de laboratorio. El éxito de haber podido observar varias inducciones espermáticas en los machos de estas dos especies, se debió probablemente a que ocurrieron relativamente poco tiempo luego de finalizada la cópula. Las etapas de la inducción espermática fueron las mismas en ambas especies: construcción de la tela espermática, emergencia de la gota de esperma y recarga de los bulbos copuladores. Sin embargo, todas las etapas tuvieron una mayor duración en la araña subsocial. En ambas especies la inducción espermática fue de corta duración, no superó los ocho minutos en *A. viera* y los tres minutos en *A. jabaquara*. Como ocurre en otras araneomorfas, el pequeño tamaño de la tela espermática y el corto tiempo invertido en su construcción (Foelix 2011), sugiere un bajo costo en tiempo y esfuerzo para los machos, en contraste con el alto costo de este proceso en las migalomorfas (Costa & Pérez-Miles 2002). La posición horizontal de la tela espermática, coincide con lo observado en arañas (Foelix 2011). La forma de reloj de arena que presentan las telas espermáticas de las dos especies, difiere respecto a la forma triangular, cuadrada o trapezoidal descrita para otras araneomorfas (Gertsch 1979; Knoflach 1998; Foelix 2011).

En ambas especies se observaron intensos movimientos abdominales justo antes de la eyaculación, por lo que las glándulas epigásticas estarían participando y reforzando la construcción

de la tela espermática en el lugar donde va a ser colocada la gota de esperma (Knoflach 1998). En ambas especies, la carga de esperma con los bulbos copuladores correspondió a la forma directa (Foelix 2011). Los machos no ingirieron las telas espermáticas luego de finalizar el proceso de inducción. Esta podría ser una estrategia de estos para evitar la competencia espermática. En ambas especies, los machos realizaron el comportamiento de inducción espermática luego de aparearse con las hembras, esto sugiere que antes de aparearse sus pedipalpos ya estaban cargados con esperma, quizás inmediatamente luego de mudar a adultos, como ocurre en la mayoría de arañas (Austad 1984; Michalik & Rittschof 2011).

A modo de síntesis, se describió el comportamiento sexual de tres especies con diferente grado de socialidad. Como era de esperar, se encontraron aspectos en común y aspectos variables en el comportamiento sexual de las tres especies. El cortejo fue similar, con una duración creciente desde la más social a la solitaria. La cópula presentó unidades en común entre las tres especies, solamente entre dos, y varias unidades fueron exclusivas para cada una. La duración de la cópula fue mayor en la especie solitaria, seguida de la más social. El número de eyaculaciones fue mayor en la subsocial, seguida de la intermedia y la solitaria.

El estudio sobre el comportamiento sexual en estas tres especies con diferente grado de socialidad, permitió definir comportamientos en común y comportamientos exclusivos de cada nivel. Por lo tanto, el comportamiento sexual puede ser considerado un importante insumo a tener en cuenta, junto con los demás comportamientos analizados previamente en la literatura, para categorizar y/o caracterizar los diferentes grados de socialidad en arañas. Este estudio comparativo permitirá además profundizar respecto a las presiones de selección sexual que se inter-digitan con las de selección natural, que pueden favorecer el establecimiento y mantenimiento de la socialidad en las arañas.

## CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El eje central de la presente tesis estuvo enmarcado en la descripción de los comportamientos sexuales de tres especies de arañas con diferente nivel de socialidad, una solitaria, una subsocial, y una intermedia entre subsocial y cuasisocial. El primer capítulo tuvo como objetivo complementar los conocimientos previos acerca del cortejo y cópula de la especie subsocial endémica de Uruguay *Anelosimus viera*; se detallaron y describieron las unidades comportamentales involucradas en cada comportamiento. De forma general, el cortejo de los machos de *A. viera* se desencadena al entrar en contacto con la tela de la hembra, estos realizan tensiones de hilos con patas anteriores y vibraciones abdominales. Las hembras también son cortejantes. Durante la cópula los machos insertan alternadamente sus órganos copuladores en los orificios genitales de las hembras.

Se pudieron distinguir dos tipos de cópulas, una que implica la inserción de un bulbo y luego la del otro, la cópula "precisa", y la otra que involucra desde una a múltiples inserciones, la cópula "poco precisa". El fin de la cópula puede estar dado por ambos sexos, pero lo llamativo es el movimiento de giro que las hembras ejecutan para finalizar la cópula. ¿A qué se deben las altas fallas de inserción de los machos?; ¿realmente son fallas? o ¿son un estímulo para las hembras?; ¿cuáles son las causas y las consecuencias de realizar una u otra cópula? y ¿en qué situaciones las hembras son la que finalizan las cópulas?, son algunas de las preguntas que surgen a partir de los resultados obtenidos de este primer capítulo.

A futuro será necesario responder a estas preguntas para llegar a comprender en su totalidad el comportamiento sexual de esta especie. En particular, sería interesante evaluar si existen diferencias en el éxito reproductivo de los machos que realizan uno u otro tipo de cópula.

En el segundo capítulo se describió la inducción espermática de los machos de *A. viera*. A pesar de ser un proceso esencial en la vida de los machos de las arañas, se encuentran pocos trabajos que lo describan en detalle. Al igual que en *A. jabaquara*, la inducción espermática consistió en la construcción de la tela espermática, una pequeña tela con forma de reloj de arena, seguido de la emergencia de la gota, que fue colocada en la porción media de la tela. Y la inducción finalizó con la carga alternada de los bulbos copuladores.

En ambas especies la inducción espermática fue de corta duración, no superó los ocho minutos en *A. viera* y los tres minutos en *A. jabaquara*. Sería interesante determinar en qué

momento y cuáles son las características de la inducción espermiática de la especie solitaria, ya que no pudo ser observado en esta tesis, y así poder realizar un análisis comparativo entre especies con diferente grado de socialidad.

Los resultados del tercer capítulo muestran que los machos de *A. viera* se ven atraídos por hembras penúltimas de diferente edad. Sin embargo, aunque igualmente llamativo, las hembras más cercanas a la madurez sexual son las únicas que aceptan el cortejo de los machos y adoptan una postura receptiva típica de una hembra adulta. Las unidades de cortejo de los machos frente a hembras inmaduras son las mismas que las que despliegan ante hembras adultas. Las hembras penúltimas también son cortejantes. Algunas parejas realizan cortas e intermitentes pseudocópulas durante el encuentro, donde los machos raspan con sus bulbos copuladores la zona del epigino de las hembras penúltimas.

La pseudocópula puede resultar desconcertante al principio, porque es de suponer que posee costos energéticos sin los beneficios asociados con la reproducción (Pruitt & Riechert 2011). Sin embargo, los resultados de esta tesis indican que este comportamiento tiene efectos positivos en los futuros encuentros sexuales. Por una parte, las parejas conformadas por individuos que tienen experiencia sexual previa copulan más rápidamente que las parejas conformadas por al menos un individuo sin experiencia sexual. A su vez, los individuos que tienen experiencia sexual previa prefieren copular con otros individuos que también la tuvieron. Por lo tanto, en la presente tesis se pudo detectar los beneficios de esta peculiar estrategia reproductiva.

A partir de los resultados del último capítulo, se pudo contribuir al conocimiento básico y poco conocido de la biología reproductiva de dos especies de arañas del género *Anelosimus*, una solitaria y una intermedia entre subsocial y cuasisocial.

El estudio sobre el comportamiento sexual en las tres especies con diferente grado de socialidad, permitió definir comportamientos en común y exclusivos de cada especie. Este estudio comparado permitió afianzar los conocimientos previos sobre la caracterización de estas arañas dentro de las categorías de cuasisocial, subsocial y solitaria. Por lo tanto, el comportamiento sexual puede ser considerado una herramienta importante adicional para caracterizar los niveles de socialidad en las arañas. Además, este tipo de estudio comparativo, permitirá profundizar respecto a las presiones de selección sexual que se inter-digitan con las de selección natural, que pueden favorecer el establecimiento y mantenimiento de la socialidad en las arañas.

Esta tesis responde las preguntas específicas planteadas, sin embargo, y como suele suceder durante una investigación científica, surgen muchas más preguntas de las que se pudieron responder. Para poder dar cuenta de los comportamientos de cortejo y cópula de *A. viera*, se plantea como objetivo a corto plazo conocer más sobre la morfología genital tanto de machos como de hembras. Particularmente, sería interesante relacionar más en detalle la morfología genital con el comportamiento de giro que realizan las hembras al finalizar la cópula.

A largo plazo, sería interesante agregar al análisis comparativo del cuarto capítulo, el comportamiento sexual de más especies con diferente nivel de socialidad y analizarlas bajo un contexto filogenético. Por un lado, agregar el comportamiento de alguna especie cuasisocial del mismo género, por ejemplo *A. dubiosus* (Keyserling 1891), que vive en simpatría con las especies brasileras analizadas (Gonzaga & Santos 1999) y agregar el comportamiento sexual de *A. baeza* Agnarsson 2006, una especie subsocial que también habita en simpatría con estas especies brasileras (Agnarsson 2006; Agnarsson et al. 2006). Esta adición no solo permitirá aumentar las comparaciones entre las especies con diferente grado de socialidad, sino que además, permitirá comparar el comportamiento sexual de dos especies subsociales, *A. baeza* y *A. viera*, que viven en ambientes diferentes. De esta forma se podría evaluar si el comportamiento sexual está relacionado con el ambiente donde habitan estas especies.

# BIBLIOGRAFÍA

- Agnarsson, I. 2005.** Revision and phylogenetic analysis of American *ethicus* and *rupununi* groups of *Anelosimus* (Araneae, Theridiidae). *Zoologica Scripta*, 34: 389-413.
- Agnarsson, I. 2006.** A revision of the New World *eximius* lineage of *Anelosimus* (Araneae, Theridiidae) and a phylogenetic analysis using worldwide exemplars. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146: 453-593.
- Agnarsson, I. 2012.** A new phylogeny of *Anelosimus* and the placement and behavior of *Anelosimus viera* n. sp. from Uruguay (Araneae: Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 40: 78-84.
- Agnarsson, I., Aviles, L., & Maddison, W.P. 2013.** Loss of genetic variability in social spiders: genetic and phylogenetic consequences of population subdivision and inbreeding. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 27-37.
- Agnarsson, I., Barrantes, G. & May-Collado, L. 2006.** Notes on the biology of *Anelosimus pacificus* Levi, 1963 (Theridiidae, Araneae) – evidence for an evolutionary reversal to a less social state. *Journal of Natural History*, 40: 2681-2687.
- Agnarsson, I., Maddison, W.P. & Avilés, L. 2007.** The phylogeny of the social *Anelosimus* spiders (Araneae: Theridiidae) inferred from six molecular loci and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3): 833-851.
- Agnarsson, I., Avilés, L., Coddington, J.A. & Maddison, W.P. 2006.** Social theridiid spiders - repeated origins of an evolutionary dead-end. *Evolution*, 60: 2342-2351.
- Agnarsson, I. Kuntner, M., Coddington, J.A. & Blackledge, T.A. 2010.** Shifting continents, not behaviours: independent colonization of solitary and subsocial *Anelosimus* spider lineages on Madagascar (Araneae, Theridiidae). *Zoologica Scripta*, 39: 75-87.
- Aisenberg, A., Barrantes, G. & Eberhard, W.G. 2015.** Post-copulatory sexual selection in two tropical orb-weaving *Leucauge* spiders. Pp. 79-108. En: Peretti, A.V & Aisenberg, A. (eds.) *Cryptic Female Choice in Arthropods Patterns, Mechanisms and Prospects*. Springer International Publishing Switzerland.
- Aisenberg, A., González, M., Laborda, A., Postiglioni, R. & Simó, M. 2009.** Reversed cannibalism, forging, and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal and dunes. *Journal of Arachnology*, 37: 135-138.
- Albo, M.J., Viera, C. & Costa, F.G. 2007.** Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae). *Behaviour*, 144: 1217-1234.
- Anava, A. & Lubin, Y. 1993.** Presence of gender cues in the web of a widow spider, *Latrodectus revivensis*, and a description of courtship behaviour. *Bulletin of the British Arachnology Society*, 9: 119-122.
- Andersson, M. 1994.** *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Andrade, M.C.B. 1996.** Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider. *Science*, 271: 70-72.
- Andrade, M.C.B. & Banta, E.M. 2002.** Value of male remating and functional sterility in redback spiders. *Animal Behaviour*, 63: 857-870.
- Andrade, M.C.B & MacLeod, E.C. 2015.** Potential for CFC in Black Widows (Genus *Latrodectus*): Mechanisms and Social Context. Pp. 27-53. En: Peretti, A.V & Aisenberg, A. (eds.) *Cryptic Female Choice in Arthropods Patterns, Mechanisms and Prospects*. Springer International Publishing Switzerland.

- Arnqvist, G. & Nilsson, T. 2000.** The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60(2): 145-164.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005.** Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Austad, S.N. 1984.** Evolution of sperm priority patterns in spiders. Pp. 223-249. En: Smith, R.L. (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating* Academic Press, California.
- Avilés, L. 1997.** Causes and consequences of cooperation and permanent sociality in spiders. Pp. 476-498. En: Choe, J. C. & Crespi, B. (eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Avilés, L. & Harwood, G. 2012.** A quantitative index of sociality and its application to group-living spiders and other social organisms. *Ethology*, 118: 1219-1229.
- Avilés, L. & Purcell, J.G. 2012.** The evolution of inbred social systems in spiders and other organisms: From short-term gains to long term evolutionary dead-ends? *Advances in the Study of Behavior*, 44: 99-133.
- Avilés, L. & Tufiño, P. 1998.** Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. *The American Naturalist*, 152(3): 403-418.
- Avilés, L., Maddison, W.P., Salazar, P.O.A., Estévez, G., Tufiño, P., & Cañas, G. 2001.** Arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente. *Revista chilena de historia natural*, 74(3): 619-638.
- Avilés, L., Agnarsson, I., Salazar, P.A., Purcell, J., Iturralde, G., Yip, E.C., Powers, K.S. & Bukowski, T.C. 2007.** Latitudinal patterns of spider sociality and the biology of a new mid-elevation social *Anelosimus* species in Ecuador. *The American Naturalist*, 170: 783-792.
- Banks, N. 1904.** Some Arachnida from California. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 3(3): 331-376.
- Barghusen, L.E., Claussen, D.L., Anderson, M.S. & Bailer, A.J. 1997.** The effects of temperature on the web-building behaviour of the common house spider, *Achaearanea tepidariorum*. *Functional Ecology*, 11: 4-10.
- Barrantes, G. & Ramírez, M.J. 2013.** Courtship, egg sac construction, and maternal care in *Kukulcania hibernalis*, with information on the courtship of *Misionella mendensis* (Araneae, Filistatidae). *Aachnology*, 16: 72-80.
- Biaggio, M.D., Sandomirsky, I., Lubin, Y., Harari, A.R. & Andrade, M.C.B. 2016.** Copulation with immature females increases male fitness in cannibalistic widow spiders. *Biology Letters* 12: 20160516.
- Bilde, T. & Lubin, Y. 2011.** Group living in spiders: Cooperative breeding and coloniality. Pp. 275-306. En: Herberstein, M.E. (ed.) *Spider behavior: Flexibility and versatility*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bilde, T., Lubin, Y., Smith, D., Schneider, J.M., & Maklakov, A.A. 2005.** The transition to social inbred mating systems in spiders: Role of inbreeding tolerance in a subsocial predecessor. *Evolution*, 59(1): 160–174.
- Bilde, T., Coates, K.S., Birkhofer, K., Bird, T., Maklakov, A.A., Lubin, Y. & Avilés, L. 2007.** Survival benefits select for group living in a social spider despite reproductive costs. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(6): 2412-2426.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. 1998.** Sperm Competition and Sexual Selection. Academic Press, California.
- Birkhead, T.R., Møller, A P. & Sutherland, W.J. 1993.** Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs? *Journal of Theoretical Biology*, 161: 51-60.
- Blanckenhorn, W.U., Hosken, D.J., Martin, O.Y., Reim, C., Teuschl, Y. & Ward, P.I. 2002.** The costs of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Behavioural Ecology*, 13: 353-358.

- Blumstein, D.T. & Daniel, J.C. 2007.** Quantifying behaviour the JWatcher way. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts, U.S.A.
- Blumstein, D.T., Evans, C.S. & Daniel, J.C. 2000.** JWatcher. Version 0.9. Disponible en: <http://www.jwatcher.ucla.edu/>.
- Brach, V. 1975.** The biology of social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 74: 37-41.
- Bukowski, T.C. & Avilés, L. 2002.** Asynchronous maturation of the sexes may limit close inbreeding in a subsocial spider. Canadian Journal of Zoology, 80(2): 193-198.
- Bukowski, T.C. & Christenson, T.E. 1997.** Natural history and copulatory behavior of the spiny orbweaving spider *Micrathena gracilis* (Araneae, Araneidae). Journal of Arachnology, 25: 307-320.
- Burghardt, G.M. 2005.** The Genesis of Animal Play: Testing the Limits. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. 520 pp.
- Buskirk, R.E. 1981.** Sociality in the Arachnida. Pp. 282-367. En: Hermann, H.R. (ed.) Social Insects II. Academic Press.
- Campbell, M. & Roberts, J.A. 2015.** Influence of ambient temperature on efficacy of signals produced by female *Schizocosa ocreata* (Hentz, 1844) (Araneae: Lycosidae). Journal of Arachnology, 43(3):422-424.
- Carranza, J. 1994.** Reproducción. Pp. 341-361. En: Carranza, J. (ed.) Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento. Universidad de Extremadura.
- Cayafa, M., Viera C. & Costa F.G. 2011.** ¿Los machos de la araña subsocial *Anelosimus viera* son capaces de orientarse por el olor de nidos coespecíficos? Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 20: 1-10.
- Champan, T. 2006.** Evolutionary conflicts of interest between males and females. Current Biology, 16(17): 744-754.
- Chamberlin, R.V. & Gertsch, W.J. 1929.** New spiders from Utah and California. Journal of Entomology and Zoology, 21: 101-112.
- Chauvin, R. & Denis, J. 1965.** Une araignée sociale du Gabon. Biologia Gabonica, 1: 93-99.
- Chen, Z., Jiao, X., Wu, J., Chen, J. & Liu, F. 2010.** Effects of copulation temperature on female reproductive output and longevity in the wolf spider *Pardosa astrigera* (Araneae: Lycosidae). Journal of Thermal Biology, 35:125-128.
- Christenson, T.E. 1984.** Behavior of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. Animal Behaviour, 32: 725-734.
- Coddington, J.A. & Levi, H.W. 1991.** Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). Annual Review of Ecology and Systematics, 22: 565-592.
- Costa, F.G. 1993.** Cohabitation and copulation in *Ixeuticus martius* (Araneae, Amaurobiidae). Research note. Journal of Arachnology, 21: 258-260.
- Costa, F.G. & Gudynas, E. 1995.** Sexo y cortejo: una mirada al comportamiento sexual en animales y humanos. Editorial Fin de Siglo.
- Costa, F.G. & Pérez-Miles, F. 2002.** Reproductive biology of Uruguayan theraphosids (Araneae, Mygalomorphae). Journal of Arachnology, 30: 571-587.
- Costa, F.G. & Sotelo, J.R. 1984.** Influence of temperature on the population duration of *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae, Lycosidae). Journal of Arachnology, 12: 237-277.

- Costello, M. & Daane, K. 1999.** Abundance of spiders and insect predators on grapes in central California. *Journal of Arachnology*, 27: 531-538.
- Cothran, R.D., Chapman, K., Stiff, A.R. & Relyea, R.A. 2012.** 'Cryptic' direct benefits of mate choice: choosy females experience reduced predation risk while in precopula. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 905-913.
- Cross, F.R., Jackson, R.R. & Pollard, S.D. 2007.** Male and female mate-choice decisions by *Evarcha culicivora*, an East African jumping spider. *Ethology*, 113(9): 901-908.
- Da Rocha Dias, M. de F. 2015.** Análisis de la relación entre cuidado maternal y grado de socialidad en arañas terídidas. Tesis Doctoral. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 81 pp.
- Daly, M. 1978.** The cost of mating. *The American Naturalist*, 112: 771-774.
- D'Andrea, M. 1987.** Social behaviour in spiders (Arachnida, Araneae). *Italian Journal of Zoology N.S. Monography*, 3.
- Darwin, C. 1871.** *The descent of man and selection in relation to sex*. Princeton University Press.
- Davis, D.L. 1989.** The effect of temperature on the courtship behavior of the wolf spider *Schizocosa rovnerei* (Araneae: Lycosidae). *American Midland Naturalist*, 122:281-287.
- Davis, E.S. 2002.** Female choice and the benefits of mate guarding by male mallards. *Animal Behaviour*, 64: 619-628.
- Díaz, V.G., Aisenberg, A. & Peretti, A.V. 2015.** Communication during copulation in the sex-role reversed wolf spider *Allocosa brasiliensis*: Female shakes for soliciting new ejaculations? *Behavioural Processes*, 116: 62-68.
- Domínguez, K. & Jiménez, M.L. 2005.** Mating and self-burying behavior of *Homalonychus theologus* Chamberlin (Araneae, Homalonychidae) in Baja California Sur. *Journal of Arachnology*, 33: 167-174.
- Eberhard, W.G. 1991.** Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biological Reviews*, 66: 1-31.
- Eberhard, W.G. 1994.** Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution*, 48(3): 711-733.
- Eberhard, W.G. 1996.** *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Eberhard, W.G. 2001.** Species-specific genitalic copulatory courtship in sepsid flies (Diptera, Sepsidae, *Microsepsis*) and theories of genitalic evolution. *Evolution*, 55: 93-102.
- Eberhard W.G. 2004.** Why study spider sex: special traits of spiders facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice. *Journal of Arachnology*, 32: 545-556.
- Eberhard, W.G. & Huber, B.A. 1998.** Courtship, copulation, and sperm transfer in *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae) with implications for higher classification. *Journal of Arachnology*, 26: 342-368.
- Eberhard, W.G., Guzmán-Gómez, S. & Catley, K.M. 1993.** Correlation between genitalic morphology and mating systems in spiders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 50: 197-209.
- Eberhard, W.G., Huber, B.A., Rodríguez, S.R.L., Briceño, R.D., Salas, L. & Rodríguez, V. 1998.** One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution*, 52(2): 415-431.
- Ebert, D. 1998.** Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 26: 70-80.
- Edvardsson, M., Arnqvist, G. 2000.** Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castaneum*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 267: 559-563.

- Elgar, M.A. 1998.** Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids. Pp 307-339. En: Birkhead, T.R & Moller, A.P. Sperm competition and Sexual Selection. Academic Press.
- Elias, D.O., Sivalingham, S., Mason, A.C., Andrade, M.C.B. & Kasumovic, M.M. 2014.** Mate-guarding courtship behaviour: tactics in a changing world. *Animal Behaviour*, 97: 25-33.
- Erez, T., Schneider, J.M. & Lubin, Y. 2005.** Is male cohabitation costly for females of the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae)? *Ethology*, 111: 693-704.
- Fernández-Montraveta, C. & Cuadrado, M. 2003.** Cohabitation between an adult male and a subadult female in a burrowing wolf spider (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 31: 135-138.
- Ferreira, L.C. 2015.** Factores que influyen en la dispersión de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae). Tesis de Maestría. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 55 pp.
- Figueira, J.E.C. & Vasconcellos-Neto, J. 1992.** Reproductive success of *Latrodectus geometricus* (Theridiidae) on *Paepalanthus bromelioides* (Eriocaulaceae): rosette size, microclimate, and prey capture. *Ecotrópico*, 5(2): 37-45.
- Foelix, R. 2011.** Biology of spiders. Oxford University Press, Oxford, U.S.A.
- Foellmer, M.W. & Fairbairn, D.J. 2005.** Competing dwarf males: sexual selection in an orb-weaving spider. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(3):629-641.
- Fornazari Zanatta, M. 2013.** História natural, seleção de folhas e locais para nidificação e efeito do cuidado materno em *Aysha piassaguera* Brescovit, 1992 (Araneae: Anyphanidae) na Serra do Japi, Jundiaí-SP, Brasil. Tesis de Maestría. Universidade Estadual de Campinas, San Pablo, Brasil.
- Forster, L.M. 1995.** The behavioural ecology of *Latrodectus hasselti* (Thorell), the Australian redback spider (Araneae: Theridiidae): A review. *Records of the Western Australian Museum, Supplement*, 52: 13-24.
- Fox, C.W. & Czesak, M.E. 2000.** Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 45: 341-369.
- Fraser, J.G. 1987.** Courtship and copulatory behavior of the funnelweb spider, *Hololena adnexa* (Araneae, Agelenidae). *Journal of Arachnology*, 15: 257-262.
- Gaskett, A. 2007.** Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biological Reviews*, 82: 27-48.
- Gertsch, W.J. 1979.** American Spiders, 2nd ed. Van Nostrand Reinhold N.Y.
- Ghione, S., Viera, C. & Costa, F.G. 2004.** Ability to capture prey in early instars of the subsocial spider *Anelosimus studiosus* (Henz, 1850) from Uruguay (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of British Arachnology*, 13: 60-62.
- Gómez D., Rojas-Buffer C. & Viera C. 2015.** The influence of regurgitation by sister on male's growth in the subsocial spider *Anelosimus viera* (Araneae, Theridiidae). *Arachnology*, 16: 252-254.
- Gonzaga, M.O. & Santos, A.J. 1999.** The females of *Anelosimus dubiosus* and *Anelosimus jabaquara* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 27: 432-434.
- Gonzaga, M.O. & Vasconcellos-Neto, J. 2001.** Female body size, fecundity parameters and foundation of new colonies in *Anelosimus jabaquara* (Araneae, Theridiidae). *Insectes Sociaux*, 48: 94-100.
- Gonzaga, M.O. & Vasconcellos-Neto, J. 2002.** Influence of collective feeding on weight gain and size variability of *Anelosimus jabaquara* Levi 1956 (Araneae: Theridiidae). *Behaviour*, 139: 1431-1442.

- González, A. & Armendano, A. 1995.** Comportamiento sexual y producción de ootecas por *Achaearanea tepidararium* (C.L.Koch) (Araneae, Theridiidae). *Revista Brasileira de Entomología*, 39: 355-369.
- González, A. & Poncio, G. 1992.** Análisis del comportamiento sexual de *Achaearanea jequirituba* Levi, 1963 (Araneae, Theridiidae). *Graellsia*, 48: 9-18.
- González, M. & Costa, F.G. 2008.** Persistence of sexual reluctance in mated females and importance of regular copulations in a wolf spider. *Ethology Ecology and Evolution* 20(2):115-124.
- Guevara, J. & Avilés, L. 2015.** Ecological predictors of spider sociality in the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1181-1191.
- Guevara, J.G., Gonzaga, M., Vasconcellos-Netto, J. & Avilés, L. 2011.** Sociality and resource use: Insights from a community of social spiders in Brazil. *Behavioural Ecology*, 22: 630-638.
- Gundermann, J.-L., Horel, A. & Roland, C. 1997.** Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology*, 103: 915-925.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2003.** Past Palaeontological, version 3.14. Copyright Hammer and Harper. Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Harwood, G. & Avilés, L. 2013.** Differences in group size and the extent of individual participation in group hunting may contribute to differential prey-size use among social spiders. *Biology Letters*, 9(6): 20130621.
- Hebets, E.A. 2003.** Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 13390-13395.
- Hebets, E.A. & Vink, C.J. 2007.** Experience leads to preference: experienced females prefer brush-legged males in a population of syntopic wolf spiders. *Behavioral Ecology*, 18(6): 1010-1020.
- Hentz, N.M. 1850.** Descriptions and figures of the araneides of the United States. *Boston Journal of Natural History*, 6: 18-35.
- Herberstein, M.A. & Fleisch, A.F. 2003.** Effect of abiotic factors on the foraging strategy of the orb-web spider *Argiope keyserlingi* (Araneae: Araneidae). *Austral Ecology*, 28(6): 622-628.
- Higgins, E.T. & Petterd, W.F. 1883.** Description of a new cave-inhabiting spider, together with notes on mammalian remains from a recently discovered cave in the Chudleigh district. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 1882: 191-192.
- Hoefler, C.D. 2008.** The costs of male courtship and potential benefits of male choice for large mates in *Phidippus clarus* (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology*, 36(1): 210-212.
- Huber, B. 2005.** Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*, 80(3): 363-385.
- Hurst, G.D.D., Sharpe, R.G., Broomfield, A.H., Walker, L.E., Majerus, T.M.O., Zakharov, I.A. & Majerus, M.E.N. 1995.** Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, *Adalia bipunctata*. *Ecological Entomology*, 20: 230-236.
- Jackson, R.R. 1986.** Use of pheromones by males of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae) to detect subadult females that are about to molt. *The Journal of Arachnology*, 14: 137-139.
- Jackson, R.R. & Macnab, A.M. 1991.** Comparative study of the display and mating behavior of lyssomanine jumping spiders (Araneae: Salticidae), especially *Asemonea tenuipes*, *Goleba puella*, and *Lyssomanes viridis*. *New Zealand Journal of Zoology*, 18: 1-23.

- Jackson, R.R. & Pollard, S.D. 1990.** Intraspecific interactions and the function of courtship in mygalomorph spiders: a study of *Porrhothele antipodiana* (Araneae: Hexathelidae) and a literature-review. *New Zealand Journal of Zoology*, 17: 499-526.
- Jann, P. & Ward, P.I. 1999.** Maternal effects and their consequences for offspring fitness in the Yellow Dung Fly. *Functional Ecology*, 13: 51-58.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. 2000.** Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews*, 75: 21-64.
- Jiao, X., Wu, J., Chen, Z., Chen, J. & Liu, F. 2009.** Effects of temperature on courtship and copulatory behaviours of a wolf spider *Pardosa astrinera* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Thermal Biology*, 34: 348-352.
- Johannesen, J., Lubin, Y., Smith, D.R., Bilde, T. & Schneider, J.M. 2007.** The age and evolution of sociality in *Stegodyphus* spiders: a molecular phylogenetic perspective. *Proceedings of the Royal Society*, 274: 231-237.
- Johnson, J.C. 2005.** Cohabitation of juvenile females with mature males promotes sexual cannibalism in fishing spiders. *Behavioral Ecology*, 16: 269-273.
- Jones, T.C & Parker, P.G. 2002.** Delayed juvenile dispersal benefits both mother and offspring in the cooperative spider *Anelosimus studiosus* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology*, 13: 142-148.
- Jones, T.C & Parker, P.G. 2008.** First male sperm precedence in multiply-mated females of the cooperative spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae). *The Journal of Arachnology*, 36: 527-532.
- Jormalainen, V. 1998.** Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *Quarterly Review of Biology*, 73: 275-304.
- Kasumovic, M.M. & Seebacher, F. 2013.** The active metabolic rate predicts a male spider's proximity to females and expected fitness. *Biology Letters*, 9: 20121164.
- Keyserling, E. 1864.** Beschreibungen neuer und wenig bekannter Arten aus der Familie Orbitelae Latr. oder Epeiridae Sund. *Sitzungsberichte und Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis in Dresden*, 1863: 63-98.
- Keyserling, E. 1884.** Die Spinnen Amerikas II. Theridiidae. Nürnberg, 1: 1-222.
- Keyserling, E. 1891.** Die Spinnen Amerikas. Brasilianische Spinnen. Nürnberg, 3: 1-278.
- Kim, K.W. 2016.** Variation in group cohesion during the maternal social period of a subsocial spider. *Entomological Research*, 46(3): 190-196.
- Klein, B.A., Bukowski, T.C. & Avilés, L. 2005.** Male residency and mating patterns in a subsocial spider. *Journal of Arachnology*, 33: 703-710.
- Knoflach, B. 1998.** Mating in *Theridion varians* Hahn and related species (Araneae: Theridiidae). *Journal of Natural History*, 32: 545-604.
- Knoflach, B. & Benjamin, S.P. 2003.** Mating without sexual cannibalism in *Tidarren sisyphoides* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 31: 445-448
- Knoflach, B. & van Harten, A. 2001.** *Tidarren argo* sp. nov. (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism. *The Zoological Society of London*, 254: 449-459.

- Knoflach, B. & van Harten, A. 2010.** Palpal loss, single palp copulation and obligatory mate consumption in *Tidarren cuneolatum* (Tullgren, 1910) (Araneae, Theridiidae). *Journal of Natural History*, 34(8): 1639-1659.
- Koch, L. 1872.** Die Arachniden Australiens. Nürnberg, 1: 105-368.
- Kullman, E.J. 1972.** Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). *Annals of Zoology*, 12: 419-426.
- Latreille, P.A. 1817.** Articles sur les araignées. Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Paris N. Ed., art. 7-11, 13, 17-18.
- Levi, H.W. 1956.** The spider genera *Neottiura* and *Anelosimus* in America (Araneae: Theridiidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 75: 407-422.
- Levi, H.W. 1967.** Predatory and sexual behavior of the spider *Sicarius* (Araneae: Sicariidae). *Psyche*, 74: 320-330.
- Li, D. & Kuan, J.Y.X. 2006.** Natal dispersal and breeding dispersal of a subsocial spitting spider (*Scytodes pallida*) (Araneae: Scytodidae), from Singapore. *Journal of Zoology*, 268(2): 121-126.
- Lipke, E., Hammel, J.U. & Michalik, P. 2015.** First evidence of neurons in the male copulatory organ of a spider (Arachnida, Araneae). *Biology Letters*, 11: 20150465.
- Liu, J., May-Collado, L.J., Pekár, S. & Agnarsson, I. 2016.** A revised and dated phylogeny of cobweb spiders (Araneae, Araneioidea, Theridiidae): A predatory Cretaceous lineage diversifying in the era of the ants (Hymenoptera, Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94(Pt B): 658-675.
- Loman, J., Madsen, T. & Hakansson, T. 1988.** Increased fitness from multiple mating, and genetic heterogeneity: a model of a possible mechanism. *Oikos*, 52: 69-72.
- Lorieto, V., Ghione, S. & Viera, C. 2010.** An indirect approach to study sperm precedence in a subsocial spider. *Ethology Ecology & Evolution*, 22: 295-304.
- Lubin, Y. 1986.** Courtship and alternative mating tactics in a social spider. *Journal of Arachnology*, 14: 239-257.
- Lubin, Y. & Bilde, T. 2007.** The Evolution of Sociality in Spiders. *Advances in the Study of Behavior*, 37: 83-145.
- Madsen, T., Shine, R., Loman, J. & Hakansson, T. 1992.** Why do female adders copulate so frequently? *Nature*, 355: 440-441.
- Maklakov, A.A, Bilde, T. & Lubin, Y. 2003.** Vibratory courtship in a web-building spider: signalling quality or stimulating the female? *Animal Behaviour*, 66: 623-630.
- Majer, M., Agnarsson, I. Svenning, J.C. & Bilde, T. 2013.** Social spiders of the genus *Anelosimus* occur in wetter, more productive environments than non-social species. *Naturwissenschaften*, 100: 1031-1040.
- Marques, E.S.A., Vasconcellos-Neto, J., Mello, M.B. 1998.** Life history and social behavior of *Anelosimus jabaquara* and *Anelosimus dubiosus* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 26: 227-237.
- Marshall, S.D. & Gittleman, J.L. 1994.** Clutch size in spiders: is more better? *Functional Ecology*, 8: 118-124.
- Michalik, P. & Rittschof, C.C. 2011.** A comparative analysis of the morphology and evolution of permanent sperm depletion in spiders. *PLoS ONE*, 6(1): e16014.
- Nentwig, W. 1985.** Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17: 79-85.
- Parker, G.A. 1970.** Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525-567.

- Parker, G.A. 1979.** Sexual selection and sexual conflict. Pp. 123-166. En: Blum, M.S. & Blum, N.A. (eds.) Sexual selection and reproductive competition in insects. Academic Press N.Y.
- Parker, G.A. 2006.** Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 361(1466): 235-259.
- Pavesi, P. 1883.** Studi sugli aracnidi africani. III. Aracnidi del regno di Scioa e considerazioni sull'aracnofauna d'Abissinia. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 20: 1-105.
- Petrie, M. & Kempenaers, B. 1998.** Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 52-58.
- Petrunkévitch, A. 1910.** Some new or little known American Spiders. *Annals of the New York Academy of Science*, 19: 205-224.
- Pickard-Cambridge, O. 1869.** Descriptions and sketches of some new species of Araneida, with characters of a new genus. *Annals and Magazine of Natural History*, 3(4): 52-74.
- Powers, K.S. & Avilés, L. 2003.** Natal dispersal patterns of a subsocial spider *Anelosimus* cf. *jucundus* (Theridiidae). *Ethology*, 109: 725-737.
- Powers, K.S. & Avilés, L. 2007.** The role of prey size and abundance in the geographical distribution of spider sociality. *Journal of Animal Ecology*, 76: 995-1003.
- Prenter, J., Elwood, R., & Montgomery, W. 2003.** Mate guarding, competition and variation in size in male orb-web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour*, 66: 1053-1058.
- Pruitt, J.N. & Riechert, S.E. 2009.** Male mating preference is associated with risk of pre-copulatory cannibalism in a socially polymorphic spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 1573-1580.
- Pruitt, J.N. & Riechert, S.E. 2011.** Nonconceptive sexual experience diminishes individuals' latency to mate and increases maternal investment. *Animal Behaviour*, 81(4): 789-794.
- Pruitt, J.N., Burghardt, G.M & Riechert, S.E. 2011.** Non-Conceptive Sexual Behavior in Spiders: A Form of Play Associated with Body Condition, Personality Type, and Male Intrasexual Selection. *Ethology*, 118: 33-40.
- Pruitt, J.N., Riechert, S.E. & Thomas, C.J. 2008.** Behavioural syndromes and their fitness consequences in a socially polymorphic spider, *Anelosimus studiosus*. *Animal Behaviour*, 76: 871-879.
- Purcell, J., Vasconcellos-Neto, J., Gonzaga, M.O., Fletcher, J.A. & Avilés, L. 2012.** Spatio-temporal differentiation and sociality in spiders. *PLoS ONE*, 7(4): 1-11.
- Rengger, J. R. 1836.** Über Spinnen Paraguays. *Archiv für Naturgeschichte*, 1(2): 130-132.
- Robinson, M.N. & Robinson, B. 1980.** Comparative studies of the courtship and mating behaviour of tropical araneid spiders. *Pacific Insects Monograph*, 36: 1-218.
- Rodríguez-Munoz, R., Bretman, A. & Tregenza, T. 2011.** Guarding males protect females from predation in a wild insect. *Current Biology*, 21: 1716-1719.
- Rojas Buffet, C. & Viera, C. 2015.** Reproductive behaviour in the uruguayan subsocial spider *Anelosimus viera*: a review. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 24(2): 206-216.
- Rojas, C. 2011.** Cortejo y pseudocópula de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae). Tesina de grado. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 40 pp.

- Ross, K. & Smith R. 1979.** Aspects of the courtship behavior of the black widow spider, *Latrodectus hesperus* (Araneae: Theridiidae), with evidence for the existence of contact sex pheromone. *Journal of Arachnology*, 7: 69-77.
- Rovner, J.S. 1968.** Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 25: 232-242.
- Rutledge, J.M., Miller, A. & Uetz, G.W. 2010.** Exposure to multiple sensory cues as a juvenile affects adult female mate preferences in wolf spiders. *Animal Behaviour*, 80: 419-426.
- Salomon, M., Aflalo, E.D., Coll, M., & Lubin, Y. 2015.** Dramatic histological changes preceding suicidal maternal care in the subsocial spider *Stegodyphus lineatus* (Araneae: Eresidae). *Journal of Arachnology*, 43: 77-85.
- Schneider J.M. & Lubin Y. 1998.** Intersexual conflict in spiders. *Oikos*, 83: 496-506.
- Schneider, J. & Maydianne, A. 2011.** Mating behaviour and sexual selection. Pp. 215-274. En: Herberstein, M.E. (ed.) *Spider behavior: Flexibility and versatility*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schütz, D. & Taborsky, M. 2005.** Mate choice and sexual conflict in the size dimorphic water spider *Argyroneta aquatica* (Araneae, Argyronetidae). *Journal of Arachnology*, 33(3): 767-775.
- Scott, C., Vibert, S. & Gries, G. 2012.** Evidence that web reduction by western black widow males functions in sexual communication. *The Canadian Entomologist*, 144(5): 672-678.
- Scott, C., McCann, S., Gries, R., Khaskin, G. & Gries, G. 2015.** N-3-Methylbutanoyl-O-methylpropanoyl-L-serine Methyl Ester - pheromone component of Western black widow females. *Journal of Chemical Ecology*, 41(5): 465-472.
- Settepani, V., Bechsgaard, J. & Bilde, T. 2014.** Low genetic diversity and strong but shallow population differentiation suggests genetic homogenization by metapopulation dynamics in a social spider. *Journal of Evolutionary Biology*, 27: 2850-2855.
- Simmons, L.W. 2001.** *Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects*. Princeton University Press, Princeton and Oxford. 434 pp.
- Simon, E. 1891.** Observations biologiques sur les arachnides. I. Araignées sociables. En: Voyage de M. E. Simon au Venezuela (Décembre 1887-avril 1888). 11e Mémoire. *Annales de la Société Entomologique de France*, 60: 5-14.
- Simpson, M.R. 1995.** Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care. *Ecology*, 76: 795-800
- Skow, C.D. & Jakob, E.M. 2003.** Effects of maternal body size on clutch size and egg weight in a pholcid spider (*Holocnemus pluchei*). *Journal of Arachnology*, 31: 305-308.
- Smith, D.R. 1997.** Notes on the reproductive biology and social behavior of two sympatric species of *Philoponella* (Araneae, Uloboridae). *Journal of Arachnology*, 25: 11-19.
- Stoltz, J.A., McNeil, J.N. & Andrade, M.C.B. 2007.** Males assess chemical signals to discriminate just-mated females from virgins in redback spiders. *Animal Behaviour*, 74: 1669-1674.
- Stoffer, B., Williams, M.E. & Uetz, G.W. 2016.** Variation in female mate preference in response to eavesdropping "interloper" males. *Behavioral Ecology*, doi:10.1093/beheco/arw083.
- Stratton, G.E. 1997.** A new species of *Schizocosa* from the southeastern USA (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 25: 84-92.

- Tallamy, D.W., Darlington, M.B., Pesek, J.D., Powell, B.E. 2002.** Copulatory courtship signals male genetic quality in cucumber beetles. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 77-82.
- Thornhill, R. 1983.** Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*, 122: 765-788.
- Tomkins, J.L. & Simmons, L.W. 2002.** Measuring relative investment: a case study of testes investment in species with alternative male reproductive tactics. *Animal Behaviour*, 63: 1009-1016.
- Tullgren, A. 1905.** Aranea from the Swedish expedition through the Gran Chaco and the Cordilleras. *Arkiv för Zoologi*, 2(19): 1-81.
- Uhl, G. 2000.** Female genital morphology and sperm priority patterns in spiders (Araneae). *European Arachnology*, 145-156.
- Uhl, G., Zimmer, S.M., Renner, D. & Schneider, J.M. 2015.** Exploiting a moment of weakness: male spiders escape sexual cannibalism by copulating with moulting females. *Scientific Reports*, 5: 16928.
- Useta, G., Huber, B.A. & Costa, F.G. 2007.** Spermathecal morphology and sperm dynamics in the female *Schizocosa malitiosa* (Araneae: Lycosidae). *European Journal of Entomology*, 104(4): 777-785.
- Vanthournout, B., Greve, M., Bruun, A., Bechsgaard, J., Overgaard, J. & Bilde, T. 2016.** Benefits of group living include increased feeding efficiency and lower mass loss during desiccation in the social and inbreeding spider *Stegodyphus dumicola*. *Frontiers in Physiology*, 7:18.
- Viera, C. & Albo, M.J. 2008.** Males of a subsocial spider choose among females of different ages and the same reproductive status. *Ethology Ecology & Evolution*, 20: 35-41.
- Viera, C., Ghione, S., Costa, F.G. 2004.** Ability to capture prey in early instars of the subsocial spider *Anelosimus studiosus* (Henz, 1850) from Uruguay (Araneae, Theridiidae). *Bulletin - British Arachnological Society*, 13(2): 60-62.
- Viera C, Ghione S. & Costa F.G. 2005.** Regurgitation among penultimate juveniles in the subsocial spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae): are males favored?. *Journal of Arachnology*, 34: 258-260.
- Viera, C., Ghione, S., Costa, F.G. 2007a.** Post-embryonic development of the sub-social spider *Anelosimus cf. studiosus* (Araneae, Theridiidae). *Bulletin - British Arachnological Society*, 14(1): 30-32.
- Viera, C., Ghione, S., Costa, F.G. 2007b.** Mechanisms underlying egg-sac opening in the subsocial spider *Anelosimus cf. studiosus* (Araneae, Theridiidae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 19(1): 61-67.
- Viera, C. Costa, F.G., Ghione, S. & Benamú-Pino, M.A. 2007c.** Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus cf. studiosus* (Araneae, Theridiidae) from Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 42(2): 145-153.
- Walckenaer, C.A. 1805.** Tableau des aranéides ou caractères essentiels des tribus, genres, familles et races que renferme le genre *Aranea* de Linné, avec la désignation des espèces comprises dans chacune de ces divisions. Paris.
- Walckenaer, C.A. 1837.** Histoire naturelle des insectes. Aptères. Paris, 1: 1-682.
- Ward, A. & Webster, M. 2016.** Sociality: The behaviour of group-living animals. Springer International Publishing. 276 pp.
- Watson, P.J. 1986.** Transmission of a female sex pheromone thwarted by males in the spider *Linyphia litigiose* (Linyphiidae). *Science*, 233: 219-221.

- Watson, P.J. 1991.** Multiple paternity as genetic bet-hedging in female sierra dome spiders, *Linyphia litigosa* (Linyphiidae). *Animal Behaviour*, 41: 343-360.
- Whitehouse, M.E.A. & Lubin, Y. 2005.** The functions of societies and the evolution of group living: Spider societies as a test case. *Biological Reviews*, 80: 1–15.
- Wilder, S.M., & Rypstra, A.L. 2007.** Male control of copulation duration in a wolf spider (Araneae, Lycosidae). *Behaviour*, 144: 471-484.
- Wise, D.H. 1993.** *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Cambridge, N.Y.
- World Spider Catalog 2016.** World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 17.5, accessed on 02/10/2016.
- Yip, E.C., & Rayor, L.S. 2013.** The influence of siblings on body condition in a social spider: Is prey sharing cooperation or competition? *Animal Behaviour*, 85: 1161-1168.
- Yip, E.C., & Rayor, L.S. 2014.** Maternal care and subsocial behavior in spiders. *Biological Reviews*, 89: 427-449.
- Yip, E.C., Powers, K.S. & Aviles, L. 2008.** Cooperative capture of large prey solves scaling challenge faced by spider societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(33): 11818-11822.
- Zeiss, C., Martens, A. & Rolff, J. 1999.** Male mate guarding increases females' predation risk? A case study on tandem oviposition in the damselfly *Coenagrion puella* (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1013-1016.

# ANEXO

## MATRICES DE TRANSICIÓN

**Tabla 1.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en el cortejo de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Q	Ac	A	C	E	H	I	L	To	I	S	Te	TOTAL
Quietud (Q)	0	9	7	204	4	70	0	15	11	20	28	449	817
Acercamiento (Ac)	81	0	4	15	8	10	0	1	6	0	6	166	297
Alejamiento (A)	9	5	0	20	0	13	0	1	0	0	0	8	56
Desplazamiento (C)	87	119	3	0	1	226	0	6	1	0	11	74	528
Extensión patas y palpos (E)	3	0	2	0	0	0	0	0	76	0	0	1	82
Colocación de hilos (H)	241	61	4	93	1	0	0	7	0	0	5	87	499
Inserción palpar (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	17	0	3	8	1	2	0	0	0	3	2	7	43
Toqueteo (To)	20	0	19	4	3	0	0	0	0	56	4	6	112
Intento de inserción (i)	27	0	3	0	0	0	34	6	8	0	1	1	80
Vibración abdominal (S)	23	0	1	8	1	8	0	1	3	1	0	48	94
Tensión de hilos (Te)	309	97	14	152	63	170	0	6	7	0	33	0	851
TOTAL	817	291	60	504	82	499	34	43	112	80	90	847	3459

**Tabla 2.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en el cortejo de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Ex	Q	Ac	X	A	C	E	H	L	To	TOTAL
Extensión de una pata (Ex)	0	192	3	0	7	25	10	2	1	1	241
Quietud (Q)	165	0	83	17	183	196	123	21	6	1	795
Acercamiento (Ac)	2	37	0	12	12	17	63	1	1	4	149
Tensión de hilos (Te)	0	22	2	0	5	4	24	0	0	0	57
Alejamiento (A)	6	108	2	0	0	147	2	2	0	1	268
Desplazamiento (C)	45	244	37	2	6	0	4	98	20	1	457
Extensión patas y palpos (E)	8	120	4	23	35	6	0	0	0	9	205
Colocación de hilos (H)	6	60	12	2	0	39	0	0	9	0	128
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	3	11	0	0	1	18	0	4	0	0	37
Toqueteo (To)	2	4	0	2	4	0	5	0	0	0	17
TOTAL	237	798	143	58	253	452	231	128	37	17	2354

**Tabla 3.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en la cópula de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	T	RPI	RPD	Q	Ac	C	A	Co	D	E	H	I	L	QC	To	IPD	IPI	S	TVA	TOTAL
Toqueteo en cópula (T)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Retira palpo izquierdo (RPI)	0	0	0	9	0	0	4	2	0	0	0	0	18	0	2	0	1	8	0	44
Retira palpo derecho (RPD)	0	0	0	4	0	0	4	1	0	0	0	0	12	0	1	0	0	7	0	29
Quietud (Q)	0	0	0	0	4	73	20	219	0	3	2	1	89	0	36	48	35	8	0	538
Acercamiento (Ac)	0	0	0	1	0	0	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Desplazamiento (C)	0	0	0	73	1	0	1	75	0	4	21	0	18	0	0	0	1	0	0	194
Alejamiento (A)	0	0	0	41	3	19	0	10	0	1	3	0	26	0	0	0	0	0	0	103
Cortejo (Co)	0	0	0	110	1	50	14	0	0	179	11	0	26	0	39	1	3	0	0	434
Inserción palpo derecho (D)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	63	0	0	0	0	1	64
Extensión patas y palpos (E)	0	0	0	6	0	3	8	1	0	0	0	0	3	0	170	14	11	2	0	218
Colocación de hilos (H)	0	0	0	13	0	15	0	10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	39
Inserción palpo izquierdo (I)	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0	0	0	0	0	83
Acicalamiento de palpos (L)	0	0	0	125	0	29	16	73	1	7	2	0	0	0	14	21	23	5	0	316
Quietud en cópula (QC)	2	41	29	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	73	1478	1624
Toqueteo (To)	0	0	0	21	0	3	19	8	0	8	0	0	5	0	0	106	106	2	0	278
Intento inserción palpo derecho (IPD)	0	0	0	67	0	0	5	1	63	0	0	0	47	0	9	0	45	6	0	243
Intento inserción palpo izquierdo (IPI)	0	0	0	45	0	0	3	0	0	0	0	82	32	0	6	53	0	4	0	225
Separación (S)	0	0	0	31	0	2	8	9	0	1	0	0	64	0	0	0	0	0	0	115
Trenes vibración abdominal (TVA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1479	0	0	0	0	0	1479
TOTAL	2	44	29	547	9	194	103	416	64	204	39	83	340	1624	277	243	225	115	1479	6037

**Tabla 4.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en la cópula de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Q	Ac	C	A	Co	E	G	H	QC	S	To	V	TOTAL
Quietud (Q)	0	9	24	59	244	45	5	1	33	17	6	0	443
Acercamiento (Ac)	3	0	0	0	5	3	0	0	0	0	1	0	12
Desplazamiento (C)	28	0	0	1	7	0	0	1	0	0	0	0	37
Alejamiento (A)	79	3	0	0	7	0	0	1	0	0	0	0	90
Cortejo (Co)	123	0	2	8	0	150	0	0	2	0	19	0	304
Extensión patas y palpos (E)	82	0	2	13	12	0	0	0	95	8	17	0	229
Giro (G)	7	0	0	0	0	0	0	0	23	73	0	0	103
Colocación de hilos (H)	8	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	10
Quietud en cópula (QC)	46	0	0	0	1	0	94	0	0	16	0	51	208
Separación (S)	79	0	8	8	15	2	1	0	0	0	1	0	114
Toqueteo (To)	22	0	0	1	2	7	0	0	12	0	0	1	45
Movimiento abdominal (V)	22	0	0	0	21	18	3	0	56	2	0	0	122
TOTAL	499	12	37	90	314	225	104	3	221	116	44	52	1718

**Tabla 5.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en el cortejo ante hembras penúltimas de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Q	Ac	A	C	E	H	L	P	To	S	Te	TOTAL
Quietud (Q)	0	5	2	57	4	17	2	0	0	30	125	242
Acercamiento (Ac)	5	0	0	4	4	7	0	0	1	2	23	46
Alejamiento (A)	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	7
Desplazamiento (C)	55	10	0	0	1	24	0	0	1	4	15	110
Extensión patas y palpos (E)	2	0	0	0	0	0	0	0	23	1	0	26
Colocación de hilos (H)	31	11	0	8	0	0	1	0	2	8	8	69
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	4
Pseudocópula (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Toqueteo (To)	7	0	4	3	0	0	0	13	0	3	3	33
Vibración abdominal (S)	36	0	0	5	1	3	1	0	1	0	34	81
Tensión de hilos (Te)	101	18	1	29	16	18	0	0	5	32	0	220
TOTAL	241	44	7	109	26	69	4	13	33	81	211	838

**Tabla 6.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras penúltimas en el cortejo ante machos adultos de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Ex	Q	Ac	Te	A	C	E	H	L	To	TOTAL
Extensión de una pata (Ex)	0	57	0	10	1	3	4	0	0	0	75
Quietud (Q)	56	0	22	153	8	37	43	12	2	2	335
Acercamiento (Ac)	1	12	0	9	0	6	15	1	0	0	44
Tensión de hilos (Te)	12	135	8	0	3	10	25	5	0	4	202
Alejamiento (A)	0	8	1	0	0	7	0	4	0	0	20
Desplazamiento (C)	3	38	9	12	1	0	0	22	1	0	86
Extensión patas y palpos (E)	1	53	1	5	6	6	0	2	0	5	79
Colocación de hilos (H)	1	24	1	4	1	15	0	0	1	0	47
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	4
Toqueteo (To)	0	5	0	3	0	0	2	1	0	0	11
TOTAL	74	335	42	196	20	85	89	47	4	11	903

**Tabla 7.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en la pseudocópula de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Q	Ac	A	C	E	H	L	To	IPD	IPI	S	Te	TOTAL
Quietud (Q)	0	1	0	40	1	6	0	2	0	0	20	95	165
Acercamiento (Ac)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	7
Alejamiento (A)	5	1	0	8	0	1	0	0	0	0	0	1	16
Desplazamiento (C)	45	3	0	0	0	25	1	0	0	0	5	23	102
Extensión patas y palpos (E)	0	0	0	0	0	0	0	29	0	1	0	0	30
Colocación de hilos (H)	18	1	0	17	1	0	0	0	0	0	1	6	44
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Toqueteo (To)	2	0	2	1	1	0	0	0	12	15	0	1	34
Intento inserción palpo derecho (IPD)	5	0	9	0	0	0	0	0	0	5	0	0	19
Intento inserción palpo izquierdo (IPI)	7	0	6	0	0	0	0	1	7	0	0	0	21
Vibración abdominal (S)	22	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	30	57
Tensión de hilos (Te)	67	1	0	35	26	12	0	2	0	0	27	0	170
TOTAL	172	7	17	105	30	45	1	34	19	21	55	160	666

**Tabla 8.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en la pseudocópula de *A. viera*.

PRECEDE/SIGUE	Ex	Q	Ac	Te	A	C	E	H	L	To	TOTAL
Extensión de una pata (Ex)	0	68	0	9	0	0	1	0	0	0	78
Quietud (Q)	57	0	2	214	4	12	11	11	0	0	311
Acercamiento (Ac)	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	5
Tensión de hilos (Te)	15	191	1	0	0	11	22	4	0	3	247
Alejamiento (A)	0	10	0	1	0	8	0	0	0	0	19
Desplazamiento (C)	1	16	2	7	0	0	1	11	1	1	40
Extensión patas y palpos (E)	1	19	0	1	15	1	0	0	0	0	37
Coloca hilos (H)	2	14	0	3	0	6	0	0	0	0	25
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Toqueteo (To)	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	4
TOTAL	76	323	5	237	19	39	37	26	1	4	767

**Tabla 9.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en el cortejo de *A. jabaquara*.

PRECEDE/SIGUE	Q	Ac	A	C	E	H	I	L	To	i	S	Te	TOTAL
Quietud (Q)	0	5	3	69	0	1	0	10	27	7	5	20	147
Acercamiento (Ac)	3	0	0	1	12	4	0	1	22	0	1	12	56
Alejamiento (A)	0	0	0	8	0	0	0	1	0	0	0	0	9
Desplazamiento (C)	31	33	1	0	1	22	0	20	3	0	0	4	115
Extensión patas y palpos (E)	0	0	0	1	0	0	0	0	20	0	0	1	22
Colocación de hilos (H)	8	2	0	9	0	0	0	6	3	0	0	2	30
Inserción palpar (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	23	2	0	9	0	3	0	0	4	22	0	2	65
Toqueteo (To)	47	0	4	9	0	0	0	3	0	32	2	2	99
Intento de inserción (i)	18	0	0	1	0	0	13	21	7	0	3	0	63
Vibración abdominal (S)	2	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	7	15
Tensión de hilos (Te)	15	5	1	5	9	0	0	3	11	0	4	0	53
TOTAL	147	47	9	114	22	30	13	65	99	63	15	50	674

**Tabla 10.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en el cortejo de *A. jabaquara*.

PRECEDE/SIGUE	EX	Q	Ac	X	A	C	E	H	L	To	TOTAL
Extensión de una pata (Ex)	0	62	0	3	2	4	1	2	0	0	74
Quietud (Q)	58	0	5	17	29	16	14	4	10	0	153
Acercamiento (Ac)	1	4	0	2	2	0	7	1	0	0	17
Tensión de hilos (Te)	0	14	0	0	1	3	5	0	0	1	25
Alejamiento (A)	1	16	0	0	0	24	0	0	0	0	43
Desplazamiento (C)	8	31	0	0	1	0	0	20	1	0	66
Extensión patas y palpos (E)	2	14	0	0	7	2	0	0	0	0	25
Colocación de hilos (H)	0	9	0	0	0	15	0	0	1	0	27
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	1	10	0	0	0	1	0	0	0	0	12
Toqueteo (To)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
TOTAL	71	160	0	22	42	66	27	27	12	1	443

**Tabla 11.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en la cópula de *A. jabaquara*.

PRECEDE/SIGUE	RPI	RPD	Q	Ac	C	A	Co	D	E	H	I	L	QC	To	IPD	IPI	S	TVA	TOTAL
Retira palpo izquierdo (RPI)	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	1	1	16
Retira palpo derecho (RPD)	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	21
Quietud (Q)	0	0	0	3	14	1	4	0	0	3	0	68	0	13	16	12	5	0	139
Acercamiento (Ac)	0	0	3	0	1	0	12	0	8	0	0	0	0	6	0	0	0	0	30
Desplazamiento (C)	0	0	13	10	0	0	0	0	0	4	0	15	0	0	0	0	0	0	42
Alejamiento (A)	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	5
Cortejo (Co)	0	0	0	2	2	1	0	0	6	0	0	0	0	5	0	0	0	0	16
Inserción palpo derecho (D)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	20
Extensión patas y palpos (E)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	13
Colocación de hilos (H)	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	12
Inserción palpo izquierdo (I)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	17
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	0	39	2	16	0	0	0	4	0	0	0	0	14	54	40	2	1	172
Quietud en cópula (QC)	15	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45
Toqueteo (To)	0	0	13	0	1	2	0	0	0	0	0	5	0	0	17	19	0	0	57
Intento inserción palpo derecho (IPD)	0	0	32	0	0	0	0	20	0	0	0	32	1	5	0	2	0	0	92
Intento inserción palpo izquierdo (IPI)	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	17	32	0	0	5	0	0	0	73
Separación (S)	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	8
Trenes vibración abdominal (TVA)	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	0	0	0	0	0	47
TOTAL	17	21	139	17	42	5	16	20	14	11	17	184	78	57	92	73	8	47	858

**Tabla 12.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en la cópula de *A. jabaquara*.

PRECEDE/SIGUE	M	Q	Ac	A	Co	E	H	L	QC	S	TOTAL
Movimiento de palpos (M)	0	22	0	0	0	0	0	0	1	0	23
Quietud (Q)	17	0	4	2	9	2	0	0	25	8	67
Acercamiento (Ac)	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	4
Alejamiento (A)	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Corteja (Co)	0	9	0	0	0	6	0	0	1	0	16
Extensión patas y palpos (E)	5	0	0	0	0	0	0	0	8	0	13
Coloca hilos (H)	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Quietud en cópula (QC)	0	37	0	0	0	0	0	0	0	0	37
Separación (S)	1	5	0	0	1	0	0	0	0	0	7
TOTAL	23	78	4	2	11	8	2	1	35	8	172

**Tabla 13.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en el cortejo de *A. nigrescens*.

PRECEDE/SIGUE	AR	Q	Ac	A	C	E	H	I	L	To	i	S	Te	TOTAL
Acercamiento rápido (Ar)	0	111	0	0	1	3	0	0	0	5	0	0	13	133
Quietud (Q)	101	0	65	6	322	6	15	1	1	30	10	184	77	818
Acercamiento (Ac)	9	45	0	0	7	12	1	0	0	12	0	1	72	159
Alejamiento (A)	1	5	0	0	18	0	1	0	0	0	0	0	0	25
Desplazamiento (C)	9	265	75	2	0	1	57	0	6	0	0	4	21	440
Extensión patas y palpos (E)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	0	0	29
Colocación de hilos (H)	0	58	6	1	15	0	0	0	0	0	0	1	1	82
Inserción palpar (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Toqueteo (To)	0	38	1	10	18	2	1	0	0	0	24	0	1	95
Intento de inserción (i)	0	16	0	2	0	0	0	10	0	6	0	0	0	34
Vibración abdominal (S)	3	184	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	191
Tensión de hilos (Te)	7	91	4	4	54	5	6	0	0	13	0	1	0	185
TOTAL	130	818	152	25	439	29	82	11	7	95	34	191	185	2198

**Tabla 14.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en el cortejo de *A. nigrescens*.

PRECEDE/SIGUE	0	2	4	6	X	A	C	E	H	L	T	TOTAL
Extensión de una pata (Ex)	0	0	134	0	2	1	11	1	0	3	0	152
Acercamiento rápido (Ar)	0	0	7	0	1	0	0	0	0	0	0	8
Quietud (Q)	118	6	0	61	303	119	108	32	12	16	2	777
Acercamiento (Ac)	2	1	51	0	20	5	3	2	0	0	0	84
Tensión de hilos (Te)	0	1	344	0	0	5	10	3	0	0	0	363
Alejamiento (A)	1	0	137	1	3	0	15	1	1	1	0	160
Desplazamiento (C)	23	0	61	21	24	10	0	0	9	8	0	156
Extensión patas y palpos (E)	1	0	14	0	5	14	0	0	0	0	0	34
Colocación de hilos (H)	2	0	12	1	2	0	6	0	0	0	0	23
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	2	0	19	0	2	1	2	1	1	0	0	28
Toqueteo (To)	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2
TOTAL	149	8	780	84	362	156	155	40	23	28	2	1787

**Tabla 15.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de los machos en la cópula de *A. nigrescens*.

PRECEDE/SIGUE	T	RPI	RPD	Q	Ac	C	A	Co	D	E	I	L	QC	To	IPD	IPI	S	TVA	TOTAL
Toqueteo en cópula (T)	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	36	0	0	0	0	0	38
Retira palpo izquierdo (RPI)	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	14
Retira palpo derecho (RPD)	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
Quiétude (Q)	0	0	0	0	5	2	1	10	0	0	1	4	0	11	19	19	2	0	74
Acercamiento (Ac)	0	0	0	2	0	0	0	7	0	3	0	1	0	5	0	0	0	0	18
Desplazamiento (C)	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Alejamiento (A)	0	0	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Cortejo (Co)	0	0	0	9	2	0	1	0	0	2	0	0	0	8	0	0	0	0	22
Inserción palpo derecho (D)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	12
Extensión patas y palpos (E)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
Inserción palpo izquierdo (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	13
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Quiétude en cópula (QC)	37	13	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	70
Toqueteo (To)	0	0	0	4	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	10	14	1	0	33
Intento inserción palpo derecho (IPD)	1	0	0	17	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29
Intento inserción palpo izquierdo (IPI)	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	13	0	0	3	0	0	0	0	34
Separación (S)	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Trenes vibración abdominal (TVA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	8
TOTAL	38	14	12	84	9	3	6	20	12	5	14	6	70	33	29	34	3	8	400

**Tabla 16.** Matriz de transición de las unidades comportamentales de las hembras en la cópula de *A. nigrescens*.

PRECEDE/SIGUE	Q	Ac	DC	Co	E	L	F	To	AE	QC	S	TOTAL
Quiétude (Q)	0	0	0	15	0	2	0	0	4	18	3	42
Acercamiento (Ac)	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3
Desplazamiento en cópula (DC)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	12
Corteja (Co)	16	1	0	0	2	0	0	0	0	3	0	22
Extensión patas y palpos (E)	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	5
Acicalamiento patas y/o palpos (L)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
Flexión de patas I y II (F)	0	0	1	0	0	0	0	2	0	15	0	18
Toqueteo en cópula (To)	1	0	0	0	0	0	1	0	0	28	0	30
Acicalamiento de epigino (AE)	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Quiétude en cópula (QC)	25	0	11	0	0	0	17	28	0	0	0	81
Separación (S)	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	3
TOTAL	53	1	12	19	2	2	18	30	6	78	3	224

## RESÚMENES PRESENTADOS EN CONGRESOS

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2015. Inducción espermática, cortejo y cópula en una araña uruguaya con hábitos subsociales. V Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal (JUCA V). Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay. Clasificación del evento: Nacional.

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2015. Sexual behaviour of the uruguayan spider *Anelosimus viera* (Theridiidae). 29th European Congress of Arachnology. Brno, República Checa. Pág. 172. Clasificación del evento: Regional.

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2015. Estrategias reproductivas de una araña subsocial de Uruguay. XXI Reunión Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Burgos, España. Pág. 66. Clasificación del evento: Internacional.

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2014. Receptividad sexual de hembras inmaduras y falsa cópula en la araña subsocial de Uruguay *Anelosimus viera* (Theridiidae). IV Congreso Colombiano de Zoología. Centro de Convenciones, Cartagena de Indias, Colombia. Medio de divulgación: on-line. Clasificación del evento: Nacional.

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2014. Comportamiento sexual de la araña subsocial de Uruguay *Anelosimus viera* (Theridiidae). IV Congreso Colombiano de Zoología. Centro de Convenciones, Cartagena de Indias, Colombia. Medio de divulgación: on-line. Clasificación del evento: Nacional.

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2014. Cópula e inducción espermática de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae). IV Congreso Latinoamericano de Aracnología (IVCLA). Morelia, Michoacán, México. Medio de divulgación: CD. Clasificación del evento: Internacional.

**Rojas-Buffet, C. & Viera, C.** 2014. La atracción de Lolita: pseudocópula en la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae). IV Congreso Latinoamericano de Aracnología (IVCLA).

Morelia, Michoacán, México. Medio de divulgación: CD. Clasificación del evento: Internacional.

**Rojas-Buffer, C.** & Viera, V. 2011. "Cortejo y pseudo-cópula de la araña subsocial de Uruguay *Anelosimus viera* (Araneae, Theridiidae)". III Congreso Latinoamericano de Aracnología (IIICLA). Hotel Las Camelias, Quindío, Colombia. Pág. 178. Clasificación del evento: Internacional.

## **RESUMEN ACEPTADO PARA SU PRESENTACIÓN**

**Rojas Buffet, C.,** Vasconcellos Neto, J. & Viera, C. Comportamiento sexual en arañas del género *Anelosimus* (Theridiidae) con diferente grado de socialidad. Este trabajo ha sido aceptado para su presentación en el IV Congreso Uruguayo de Zoología, CURE, Maldonado, Uruguay, Diciembre de 2016.

## **ARTÍCULOS CIENTÍFICOS**

## SHORT COMMUNICATION

### Loading the male pedipalps: sperm induction in a subsocial spider

**Carolina Rojas Buffet and Carmen Viera:** Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay; Laboratorio de Ecología del Comportamiento, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.  
E-mail: carobuf@gmail.com

**Abstract.** Detailed descriptions of sperm induction are rare in the literature. *Anelosimus viera* Agnarsson, 2012 (Theridiidae) is a Uruguayan subsocial spider that lives in communal nests. This paper describes the sperm induction of this species under laboratory conditions. We collected spiders in Montevideo, Uruguay, from different trees and placed them in thirty male and female pairs in Petri dishes to observe the occurrence of sperm induction. We witnessed twenty-two males performing sperm induction after copulation. Sperm web characteristics and description of the male's behavior during sperm induction are described.

**Keywords:** *Anelosimus viera*, sperm web building

Spiders have a variety of reproductive strategies with particular characteristics making them an excellent model for the study of sexual selection (Eberhard 2004). Disconnection between the male pedipalps (copulatory organ) and the sexual glands is a feature unique among spiders. As a consequence, the male must build a sperm web and load his pedipalps with sperm before encountering the female. The sperm web varies in size and shape depending on the family of spider (Foelix 2011). The male deposits a droplet of semen on the web and fills his pedipalps (Foelix 2011). In most Araneomorph spiders the sperm web is a small structure. It may be reduced to a single thread (e.g., that of *Scytodes* Latreille, 1804). Alternatively, it could have a triangular or trapezoidal shape (e.g., *Tetragnatha* Latreille, 1804 and *Theridion* Walckenaer, 1805, respectively), with the induction process taking little time. In contrast, theraphosid spiders and the Araneomorph spider *Kukulcania hibernalis* (Hentz, 1842) build relatively large sperm webs and the entire induction process may take several hours, making it easier to observe (Costa & Pérez-Miles 2002; Barrantes & Ramírez 2013).

Although sperm induction is common, reports in the literature are relatively scarce, from descriptions of sperm webs (Domínguez & Jiménez 2005) and partial observations of the induction process (Fraser 1987), to single observations of the entire process (Levi 1967; Jackson & Macnab 1991). Detailed and rigorous descriptions of the induction process are needed to compare among different species so we can increase our knowledge of this important process.

*Anelosimus viera* Agnarsson, 2012 (Theridiidae) is a Uruguayan subsocial spider. Individuals live in communal nests in evergreen trees. The mother cares for young, and the juveniles show a lack of conspecific aggression. Males mature earlier and consistently disperse, resulting in inbreeding avoidance, while females mature asynchronously and may or may not disperse from the natal nest (Viera et al. 2007). Males court females using vibrations induced by plucking silk threads and by touching the female until she adopts the copulation posture with the ventral side upwards, body axis approximately inclined 45° and facing down, and copulation occurs (Albo et al. 2007). Copulation lasts one hour on average (Viera & Albo 2008). During mating trials, we observed several incidents of males performing sperm induction after copulation. Here we describe the sperm induction process of *A. viera*, including sperm web construction, sperm emergence and sperm induction itself, under laboratory conditions.

Juveniles of *A. viera* were collected from several nests of different trees in Montevideo, Uruguay (34°54'48"S, 56°10'2"W) during June 2014. In the laboratory, individuals were bred, isolated in plastic Petri dishes (5.5 cm diameter x 1.5 cm height) and maintained with moistened cotton wool. All spiders were fed *ad libitum* with *Drosophila* spp. (Diptera). Individuals were checked daily under a stereo microscope (Nikkon type 102; 10 x ocular) and the recently molted females were housed in smaller Petri dishes (3.3 cm diameter x 1.0 cm height), where the subsequent observations took place.

After 48 h of molting, each virgin adult female was exposed to a male from a different nest. Thirty trials were followed using a video camera (Sony DCRA-C151, 2.7" Wide Hybrid LCD, Handycam Station Supplied, 12 x optical zoom, 800 x digital zoom) during 2 h. When an individual did not engage in sexual behavior during the first 15 min or mating did not occur during the first 30 min, the trial was excluded. Each individual was used only once. We described the units of male sperm web construction, sperm emergence and sperm induction, and recorded durations and frequency. The sperm web was photographed and the area of it was measured using an image processing and analysis program (ImageJ). Voucher specimens were deposited in the Entomology Collection of the Faculty de Sciences, Montevideo, Uruguay.

Twenty-eight of the thirty trials resulted in mating. In 22 of these trials, males performed sperm induction after copulation. The latency post-mating was  $22.33 \pm 7.10$  min. No male performed sperm induction just before mating.

The males, which were suspended with the ventral side up in the females' webs, built a scaffolding of the sperm web consisting of two nearly parallel threads located at each lateral side of the abdomen and connected to the female's web. After that, males placed their legs II and IV on the parallel threads and positioned legs III where the bridge between parallel threads would be built. Legs I remained on the female web, and males began to lay a swath of threads between the parallel threads using the following movements: (1) laid a line with the end of the abdomen (spinnerets) on one of the parallel threads near the prosoma end; (2) lifted the abdomen and first put it on the center area of the same thread, then on the most distal end in relation to the prosoma; (3) repeated the same abdominal movements on the other parallel thread; (4) once again lifted the abdomen, laying a line on the first parallel thread near the first foothold, and repeating this abdominal sequence a total of  $19.64 \pm 3.00$  times (Fig. 1). The end result was a horizontal hourglass-shaped web (Fig. 2). The process of

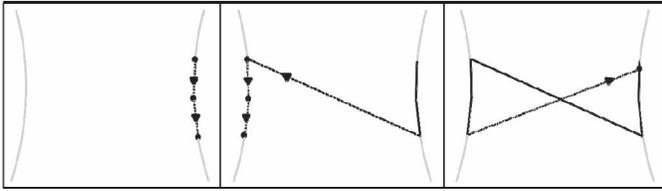


Figure 1.—Sperm web construction sequence. The threads (dotted and solid black lines) are laid between the scaffolding (gray lines). This sequence is repeated several times. The black points are the places where the silk threads are attached.

sperm web building lasted on average  $36.64 \pm 9.18$  s. The mean area of the sperm web was  $0.28 \pm 0.11$  mm<sup>2</sup>.

Once the sperm web was finished, males deposited sperm. They made small legs flexions at the femur-patella articulation, with higher intensity of leg IV, and moved their abdomens up and down. They then continued the up-and-down abdominal movements, increasing the frequency and diminishing the amplitude without bending the legs, until a drop of sperm emerged and was later deposited on the thin middle portion of the sperm web. This process lasted  $35.32 \pm 11.09$  s on average.

After sperm deposition, males moved backwards, holding the sperm web with their legs in the same position so the pedipalps could reach the sperm drop. The drop was deposited on the upper side of the web and was absorbed through to the same side with fast vibratory movements alternating between one pedipalp and then the other. This was done  $10.45 \pm 3.42$  times on average (Fig. 2). The time they spent with each pedipalp on the sperm drop increased as the behavior progressed. Most males withdrew most of the sperm after approximately  $3.28 \pm 1.04$  min, except in two cases where males left part of the sperm in their sperm web. The entire process of sperm induction (sperm web building + sperm drop + filling up the pedipalps) took an average of  $4.47 \pm 1.38$  min. When induction was completed some males placed their pedipalps into their mouthparts and shook their abdomens once or twice but they did not consume the sperm web. (To view video of sperm web construction, sperm drop deposition, and loading the palps, see <http://dx.doi.org/10.1636/J15-57.s1>)

Because sperm induction is essential for successful copulation, it is surprising that there are few studies describing it in detail. In this species, this behavior always took place shortly after copulation.

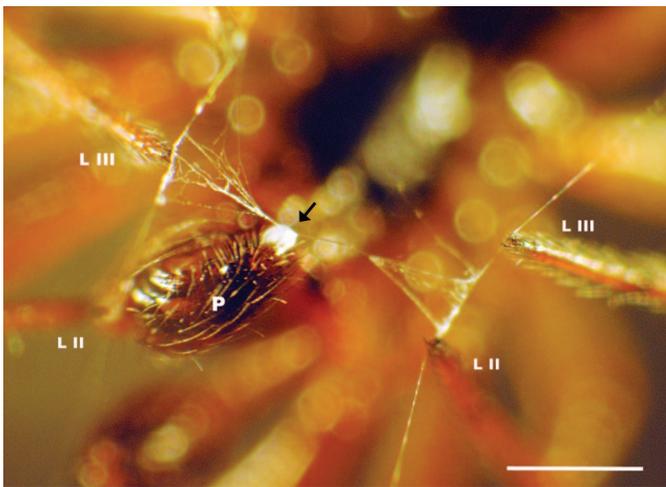


Figure 2.—Male loading one of his pedipalps with sperm from the sperm web. P: pedipalp; L II: leg II; L III: leg III. The arrow points to the sperm drop. Scale = 0.5 mm.

The small size of the sperm web in *A. viera*, as in most araneomorph spiders (Foelix 2011), represents a low cost in time and effort, in contrast to mygalomorph spiders, which build a large sperm mat involving a significant cost for males (Costa & Pérez-Miles 2002). Also, the short induction duration of *A. viera* implies low costs relative to most other spider species, in which many minutes, but usually less than half an hour, are required to perform it (Gertsch 1979). The position of the legs prior to sperm web construction is similar to the position of several species of the same family like *Theridion* sp., where the parallel threads are held by legs II and IV, and the bridge is spread by legs III (Knoflach 1998). The horizontal position of the sperm web by the males of *A. viera* is similar to that commonly observed in other spiders (Foelix 2011). However, its hourglass shape differs from the common triangular or square shape described for other Araneomorph spiders (Gertsch 1979; Foelix 2011) or the trapezoidal shape seen in *Theridion* (Knoflach 1998).

As in many spider families, intensive movements of the abdomen just before ejaculation indicate the activity of the epigastric glands that support the building of the sperm web (Knoflach 1998). These intensive movements were seen in *A. viera* and could imply the same activity of the epigastric glands. Filling the pedipalps with sperm corresponds to the direct form of sperm induction observed in web-building spiders (Foelix 2011). This process is characterized by a male extending his pedipalp on the same side of the sperm web as the droplet of sperm and contacting the droplet, which absorbs the sperm (Jackson & Macnab 1991). The fact that males performed sperm induction behavior after mating suggests that their pedipalps are loaded with sperm prior to mating. Thus, it may be the case that males load their pedipalps immediately after they molt into adults, as is the case with most spiders (Austad 1984; Michalik & Rittschof 2011). Under laboratory conditions, we observed similar sperm induction characteristics in *A. jabaquara* Levi, 1956, and it also occurred after mating (unpublished results).

Here, males did not copulate again with the same female, but another study reported that males of *A. viera* made two or three reloads of pedipalps and remated with the same female (Viera et al. 2007). By remating with the same female, males can reduce the probability that she mates with another male, thus reducing the risk of direct sperm competition (Alcock 1994). This makes sense because in this species the first and second males that copulate with a female have similar percentages of paternity (Lorieto et al. 2010). Another option for males is to completely fill the female's spermathecae with sperm. However, the pedipalps may not be able to support all the sperm needed to do so, thus requiring the male to load them more than once. In the future, it would be interesting to evaluate the capacity of female's spermathecae compared with the capacity of the male's pedipalps.

Although the physical cost of sperm induction may be low, there may be other types of associated costs. First, males of *A. viera* fight for access to females and the loser remains as a satellite male (Albo et al. 2007). When the winner leaves the female to engage in the sperm induction maneuvers, the satellite male could take advantage and copulate with the abandoned female. Females are permissive, tolerant, and accept re-matings with the same male and with others (Viera et al. 2007). Secondly, the brief sexual season of *A. viera* can represent a pressure on males to load their pedipalps with sperm immediately after mating, because males may seek to copulate with many females over a short period of time (Viera et al. 2007). Future studies are required to investigate how often and under which circumstances (e.g., in the presence of one, two or three females, or other males) the males reload the pedipalps with sperm.

Given that *A. viera* is a subsocial spider, this study is important for future comparative studies, and also for investigating how sociality may have evolved in spiders via reduced conspecific aggressiveness.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank Celeste Martínez and Sean Blamires for improving the language; Alvaro Laborda for helping in the improvement of the photography; and two anonymous reviewers for valuable comments and suggestions. The research that gave rise to the results presented in this publication was funded by the 'Agencia Nacional de Investigación e Innovación' under the code POS\_NAC\_2012\_1\_8527.

## LITERATURE CITED

- Agnarsson, I. 2012. A new phylogeny of *Anelosimus* and the placement and behavior of *Anelosimus viera* n. sp. from Uruguay (Araneae: Theridiidae). *Journal of Arachnology* 40:78–84.
- Albo, M.J., C. Viera & F.G. Costa. 2007. Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae). *Behaviour* 144:1217–1234.
- Alcock, J. 1994. Post-insemination associations between male and female insects: the mate guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39:1–21.
- Austad, S.N. 1984. Evolution of sperm priority patterns in spiders. Pp. 223–249. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. (R.L. Smith, ed.). Academic Press, London.
- Barrantes, G. & M.J. Ramírez. 2013. Courtship, egg sac construction, and maternal care in *Kukulcania hibernalis*, with information on the courtship of *Misionella mendensis* (Araneae, Filistatidae). *Arachnology* 16:72–80.
- Costa, F.G. & F. Pérez-Miles. 2002. Reproductive biology of Uruguayan theraphosids (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology* 30:571–587.
- Domínguez, K. & M.L. Jiménez. 2005. Mating and self-burying behavior of *Homalonychus theologus* Chamberlin (Araneae, Homalonychidae) in Baja California Sur. *Journal of Arachnology* 33:167–174.
- Eberhard, W.G. 2004. Why study spider sex: special traits of spiders facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice. *Journal of Arachnology* 32:545–556.
- Foelix, R.F. 2011. *Biology of Spiders*, 3rd ed. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Fraser, J.G. 1987. Courtship and copulatory behavior of the funnel-web spider, *Hololena adnexa* (Araneae, Agelenidae). *Journal of Arachnology* 15:257–262.
- Gertsch, W.J. 1979. *American Spiders*, 2nd ed. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Jackson, R.R. & A.M. Macnab. 1991. Comparative study of the display and mating behavior of lyssomanine jumping spiders (Araneae: Salticidae), especially *Asemonea tenuipes*, *Goleba puella*, and *Lysosomes viridis*. *New Zealand Journal of Zoology* 18:1–23.
- Knoflach, B. 1998. Mating in Theridion varians Hahn and related species (Araneae: Theridiidae). *Journal of Natural History* 32:545–604.
- Levi, H.W. 1967. Predatory and sexual behavior of the spider *Sicarius* (Araneae: Sicariidae). *Psyche* 74:320–330.
- Lorieto, V., S. Ghione & C. Viera. 2010. An indirect approach to study sperm precedence in a subsocial spider. *Ethology Ecology & Evolution* 22:295–304.
- Michalik, P. & C.C. Rittschof. 2011. A comparative analysis of the morphology and evolution of permanent sperm depletion in spiders. *PLoS ONE* 6(1): e16014.
- Viera, C. & M.J. Albo. 2008. Males of a subsocial spider choose among females of different ages and the same reproductive status. *Ethology Ecology & Evolution* 20:35–41.
- Viera, C., F.G. Costa, S. Ghione & M.A. Benamú-Pino. 2007. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Araneae, Theridiidae) from Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42:145–153.

Manuscript received 28 July 2015, revised 17 December 2015.

**ESSAY****REPRODUCTIVE BEHAVIOUR IN THE URUGUAYAN SUBSOCIAL SPIDER  
*Anelosimus viera*: A REVIEW****Carolina Rojas Buffet<sup>1,2</sup> & Carmen Viera<sup>1,2\*</sup>**

<sup>1</sup> Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. <sup>2</sup> Laboratorio de Ecología del Comportamiento, IIBCE, Av. Italia 3318, 11600 Montevideo, Uruguay.

\* Corresponding author: Carmen Viera - anelosimus@gmail.com

**ABSTRACT**

This paper aims to review the studies on the reproductive behaviour of the endemic Uruguayan subsocial spider *Anelosimus viera*. We framed the reproductive behaviour of this species referring to the most important aspects of his life history. We show the sperm induction behaviour performed necessarily by males to transfer sperm from their genitalia to the copulatory organs in their pedipalps. Subsequently, the behaviours involved in sexual behaviour, courtship, pseudocopulation and mate of males and females are described, as well as the reproductive strategies in relation to the social context. We address aspects of maternal behaviour and cooperative behaviour among siblings as a main goal to evaluate their reproductive success. Finally, we discuss some perspectives and future studies about these behaviours.

**Key words:** spider, *Anelosimus viera*, sexual behaviour.

**RESUMEN**

**Comportamiento reproductor de una araña subsocial uruguaya *Anelosimus viera*: una revisión.** El presente trabajo tiene como objetivo recapitular los estudios acerca del comportamiento reproductor de una araña subsocial, endémica de Uruguay *Anelosimus viera*. Enmarcamos el comportamiento reproductor de la especie mencionando los aspectos más relevantes de su historia de vida. Analizamos el comportamiento de inducción espermática, necesario en los machos para poder transferir el esperma desde su genitalia hasta los órganos copuladores ubicados en los pedipalpos. Posteriormente, describimos las conductas involucradas en el comportamiento sexual, considerando cortejo, pseudocópula y cópula, así como las estrategias reproductivas de machos y hembras según el contexto social en el que se encuentren. Para completar la visión de la reproducción en esta especie, analizamos aspectos sobre el comportamiento maternal y cooperativo entre hermanos que constituyen una parte fundamental al momento de evaluar el éxito reproductor. Finalmente, discutimos algunas perspectivas y estudios a futuro sobre estos comportamientos.

**Palabras clave:** araña, *Anelosimus viera*, comportamiento sexual.

## INTRODUCTION

Social behaviour and its evolution have been studied with great emphasis by many entomologists, mainly from the 1970s (Wilson, 1971). This is because insects are an excellent model given that some species have complex societies with castes and division of labour. Many years later, other arthropods with different types of sociality in relation to insects have also been studied (Kullman, 1972; Uetz & Hieber, 1997; Lubin & Bilde, 2007; Foelix, 2011).

Social behaviour in spiders has attracted attention because the vast majority are solitary, territorial and cannibalistic. Approximately 60 species, of 45.674 described (World Spider Catalog, 2015), live in some kind of sociality (Avilés, 1997, Uetz & Hieber, 1997). Most of the studies on social spiders have focused on cooperative behaviours such as parental care, nest building and prey capture (Brach, 1975; Christenson, 1984; Gundermann, 1997; Ebert, 1998; Jones & Parker, 2002; Ghione *et al.*, 2004).

However, there are few studies on sexual behaviour and reproductive aspects of social spiders (Lubin, 1986; Smith, 1997; Erez *et al.*, 2005; Klein *et al.*, 2005; Pruitt & Riechert, 2009, 2011; Pruitt *et al.*, 2011, Viera, 2011). This may be because at first glance the sexual behaviour of social spiders may be boring when compared to solitary spiders. In solitary species there may be high risk of mortality through their predacious potential mate; males may be killed by the female during courtship, copulation or after copulation (Schneider & Andrade, 2011). So, in this scenario, the courtship of solitary spiders males may be prolonged, involve bridal gifts and males may copulate while females are eating (Schneider & Andrade, 2011). However, in social spiders the male courtship behaviour does not involve inhibition of aggressive females because social spiders have tolerant habits (Kullman, 1972; Buskirk, 1981; Bilde & Lubin, 2011).

*Anelosimus* (Family: Theridiidae) is one of the genus that include solitary, subsocial and quasisocial species. In subsocial spiders the offspring of a female keep together in a common nest part of their life cycle and at some point they disperse, while in the quasisocial spiders they stay together throughout their life cycle (Avilés, 1997). The general accepted hypothesis is that quasisocial spiders evolutionarily derived from subsocial ones (Avilés, 1997). The genus *Anelosimus* contains species of different degree of sociality, from solitary to social ways of life. Therefore, subsocial *Anelosimus* spiders are an appropriate model for the evolutionary study of sociality.

In Uruguay lives the endemic subsocial spider *Anelosimus viera* Agnarsson, 2012. Research on this species has included studies of cooperative, maternal and sexual behaviour (Ghione *et al.*, 2004; Albo *et al.*, 2007; Viera *et al.*, 2007a, 2007b; Viera & Albo, 2008; Cayafa *et al.*, 2011; Lorio *et al.*, 2010 Gómez *et al.*, 2015; Da Rocha Dias & Viera, in prep.). This revision aimed to update the reproductive behaviour and also provide original data of the Uruguayan subsocial spider *A. viera*. This update will be useful to detect the gaps in our knowledge about the sexual behaviour of this species and will be the starting point to compare it with that of species with different grades of sociality.



Fig. 1. Nest of *Anelosimus viera*.

### ***Anelosimus viera* LIFE HISTORY**

*A. viera* is a subsocial spider from Uruguay. Its taxonomic status was problematic until recently; it was called *Anelosimus* cf. *studiosus* because is morphologically similar to *Anelosimus studiosus*, its North American congener (Levi 1956 and 1963). Agnarsson (2012) resolved its status as a new species based on molecular analysis and behavioural data.

*A. viera* builds nests in the lower part of the evergreens with dried leaves and silk (Fig. 1). Each nest is composed of a mother and her first and second offspring that live during the summer and part of the autumn (December-May) (Viera *et al.*, 2007a). The mother cares for the young, and juveniles show lack of aggressiveness and cooperate in different activities in the natal nest (Viera *et al.*, 2007b).



Fig. 2. Male (A) and female (B) of *Anelosimus viera*.

Individuals remain in the communal nest until they reach adulthood at the end of the spring. They have a 2:1 secondary sex ratio (operative) biased towards females (Viera *et al.*, 2007a). It takes a variable number of moults to reach adulthood according to the gender, until eight moults in females and six in males (Fig. 2A, B). So, males mature and die earlier than females, while the latter mature asynchronously (Viera *et al.*, 2007a). The reproductive period occurs in the months of October and November (Viera *et al.*, 2007a). Egg-sacs and spiderlings are present in summer and females die in late fall (Viera *et al.*, 2007a, 2007b).

## SPERM INDUCTION

After the maturation of male spiders, they go in search of females to mate, but previously they have to charge their copulatory organs, that are in the pedipalps, with the sperm that is produced in the gonads located in the abdomen. So, they engage in a process called sperm induction. First they build a sperm web, which varies in size and shape depending on the spiders families. Second, they deposit a droplet of semen from their gonopore on the web, and then takes up the semen in their pedipalps (Foelix, 2011).

Under laboratory conditions, we contacted an adult male with an adult female of *A. viera* (N= 30) and filmed for two hours the occurrence and characteristics of male's sperm induction (Rojas Buffet & Viera, in press.). Results show that just after mating several males performed sperm induction. Within the two hours of experience, there was no re-mating.

The sperm induction of this species consists of several stages that we describe as follows. The males remain suspended with the ventral zone up in the female's web, build

a scaffolding of the sperm web that consists of two nearly parallel threads connected with the female's web. Then, males begin to lay a swath of threads between the parallel threads following several abdomen movements and laying threads in certain points of the parallel threads. The sperm web is a horizontal hourglass shaped web. Once the sperm web is finished, immediately, males move repeatedly the abdomen up and down until a drop of sperm emerge and is deposited on the thin middle portion of the sperm web. Then they place the tip of one pedipalp on the sperm drop with fast vibratory movements and absorb it; and repeat the same process with the other pedipalp. The duration of the entire process of sperm induction (sperm web construction + emergence of sperm drop + filling the pedipalps) takes approximately 5 min (Rojas Buffet & Viera, in press.).

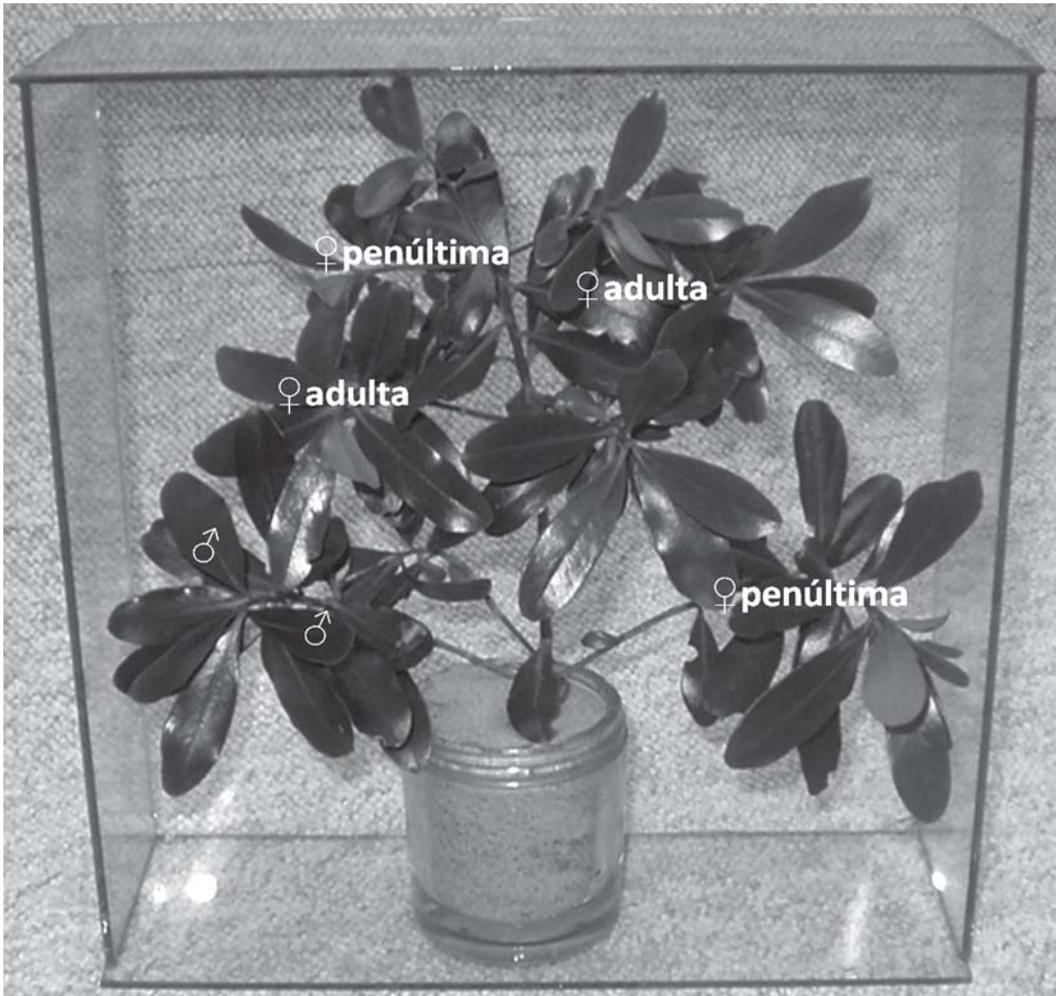
## TWO SCENARIOS FOR SEXUAL ENCOUNTERS IN *A. viera*

Females can show one of two reproductive tactics according to the availability of resources (Ferreira, 2015). They can remain in the maternal nest sharing the web with other sisters (multi-female nest) or disperse as subadults and build individual nests (uni-female nest) (Viera *et al.*, 2007a). So, when males disperse from their natal nest they can find multi-female nest with many subadult and adult females or with a uni-subadult-female nest. The scenarios determine the sexual strategies and preferences of males. (Viera & Albo, 2008; Rojas Buffet, 2011). Viera and Albo (2008) made an experimental design simulating a multi-female nest of *A. viera* that allowed males to choose between females of different age and reproductive status (Fig. 3). These multi-female nests consist of one mature female, one recently moulted female and one subadult (penultimate) female. The authors found that all males courted at least one female, and no courtship was observed towards subadult females. Although recently moulted and mature females were receptive and attractive and males courted both simultaneously, males preferred to copulate with the mature females.

Albo *et al.* (2007) also reproduced the uni-subadult-female nest. In this scenario, the subadult female was exposed to two males. Subadult females were very attractive to males, which located their refuges, courted and fought with other males. Many subadult females actively vibrated and touched males and elicited pseudocopulations. The adoption of adult mating posture and the prolonged pseudocopulation shown by subadult females was described in this work for the first time in spiders.

## COURTSHIP, COPULATION AND PSEUDOCOPULATION

Albo *et al.* (2007) and Rojas Buffet & Viera (unpublished data) found that when males arrive to an adult or subadult female web, they perform courtship walking and they move their pedipalps alternately and vibrate their body. When they reach a female they touch legs and abdomen with legs I and pedipalps.



**Fig. 3.** Flowerpot used as experimental design using two adult males and four females of different reproductive stages.

Receptive adult females respond to male courtship by performing body vibrations and touching males with forelegs. Then the couple adopts the receptive posture, the male suspends horizontally in the female web, with ventral side up, and the prosoma towards the female; and the female faces down and the body axis is approximately inclined  $45^\circ$ . In this position, the male begins to make several attempts to insert their copulatory organs

performing drumming behaviour with both pedipalps on the female epigynum, until one achieves the pedipalpal insertion. He makes several ejaculations with that pedipalp and then changes the pedipalp and starts again the same routine with the other pedipalp. The total duration of the copulation is more than one hour. The end of the copulation can be given by both sexes, when the male withdraws the copulatory organ voluntarily or when the female repeatedly twists her body until it is released from the male copulatory organ (Albo *et al.*, 2007; Rojas Buffet & Viera, unpublished data).

Male courtship when they are exposed to subadult females is longer than against adult females (Rojas Buffet & Viera, unpublished data). In some cases, subadult females accept male courtship and adopt the typically adult receptive posture. In this position the male pedipalps face the area of the female epigynum. The male makes several attempts to insert the copulatory organs, drumming with his pedipalps alternately (right and left, either) the female epigynum, but cannot insert any of them because of a mechanical impediment given that females do not have fully developed epigynum (Albo *et al.*, 2007; Rojas Buffet, 2011). The drumming of the male pedipalps on the female epigynum is not a continuous behaviour; the male stops this movement and before he continues with a new cycle of drumming, he remains quiescent or moves away. This behaviour powerfully attracted our attention and therefore we are currently assessing the implications for both sexes of having it (Rojas Buffet & Viera, unpublished data).

## CONFLICT BETWEEN MALES

When two males arrive to a female web they engage in agonistic behaviour. Behavioural patterns involved in male-male conflicts are: silk thread tension, vibration, persecution, ritualised fighting and grapple. The two last behaviours occur in few cases and when both males have similar body condition. In the ritualised fighting, the males confront venter-to-venter and facing upwards, contacting leg tarsi and vibrating intensively their bodies, but causing no damages. In the grapple, males face each other, crossing legs and biting each other chelicerae to chelicerae, finishing with injuries or death of one of the individuals (Albo *et al.*, 2007; Rojas Buffet, Gómez & Viera, unpublished data).

The winner male mates with the female firstly. However, the loser male remains as «satellite» probably because the adult females re-mate easily; she can accept the loser male then. Therefore, it is expected that both males have a percentage of paternity of the female's offspring.

Lorieto *et al.* (2010) did not found a pattern of sperm priority using the sterile male technique. Both the first male that copulates and the second one show highly variable percentages of paternity, including total paternity of the first male and total paternity of the second male, suggesting that other factors have greater importance and that there may be cryptic female choice in this species.

## ASPECTS OF BREEDING THAT INFLUENCE THE FUTURE REPRODUCTIVE SUCCESS

Regurgitation from adult females towards juveniles is a well-known phenomenon in social spiders (Lubin & Bilde, 2007). In the subsocial spider *A. viera* maternal regurgitation to offspring plays an important role in the survival of the colony (Ghione *et al.*, 2004). However, food transfer between large juveniles also occurs in this species. Viera *et al.* (2005) experimentally tested if well fed penultimate females were capable of regurgitating fluids to starved males, and if well fed penultimate males were capable of regurgitating fluids to starved females. They concluded that both well fed penultimate males and females can feed other starved subadults, but when given access to members of the opposite sex, males benefit more from females than females with males. Later, in Gómez *et al.* (2015), we investigated if this regurgitation exchange among subadults could contribute somehow in the adult male's fitness. In this study, we examined the effects of supplementary food on the subadult male's development towards maturity. We carried out two types of trial: groups of subadult males and females siblings and non-siblings were weighed, and cephalothorax and leg I in adult males were measured. Our results suggest that the supplementary food obtained by males from sisters allows the acquisition of larger size. Besides weight gain, males fed by females reached larger sizes of leg I femur and tibia. As we said previously, leg I plays an important role in intrasexual competition, given that males with larger legs are more likely to win agonistic encounters and mate in first place. Although Lorieo *et al.* (2010) did not found a pattern of sperm priority, more studies using molecular tools, are necessary to elucidate the cryptic female choice.

## CONCLUSIONS AND FUTURE PERSPECTIVES

This review collects information on sexual behaviour in *A. viera*. This species has shown very striking features in reproductive terms such as stereotyped male-male fighting and sexiness of juvenile females for males, and not only that but also, the surprising response of these females similar to the behaviours shown by adult females. Such reproductive characteristics, like other features of their life history, match with the evolutionary position of this species between solitary and more social spiders. Studies on the reproductive mechanisms in subsocial and quasisocial spiders are scarce and we believe that many more studies are needed to understand how the sexual selection operates in social species.

Given that one of the advantages of group living is to increase reproductive success, the study of the reproductive mechanisms is a key point to understand how sociality has evolved in spiders. The solitary, subsocial and quasisocial species may have different characteristics regarding sexual behaviour. So, the study of sexual interactions will let us understand how sexual selection works in spiders with different degree of social behaviour. Our future studies aim to understand the causes and possible benefits of the pseudocopulatory behaviour for one or both sexes of *A. viera*, and in particular to comprehend how it affects future sexual encounter in the couples involved. In addition,

considering the available behavioural data, it would be interesting to test thorough experimentation male mate choice and cryptic female choice hypotheses in this species.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank all the co-authors of papers of *A. viera* and two anonymous reviewers for their suggestions and comments.

## REFERENCES

- Avilés L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent sociality in spiders. Pp. 476-498. *In*: Choe J. C. & Crespi B. (Eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- Albo M. J., Viera C. & Costa F.G. 2007. Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae). *Behaviour*, 144: 1217-1234.
- Bilde T. & Lubin Y. 2011. Group living in spiders: cooperative breeding and coloniality. Pp. 275-306. *In*: Herberstein M. E. (Ed.). *Spider Behaviour: Flexibility and Versality*. Cambridge University Press.
- Brach V. 1975. The biology of social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 74: 37-41.
- Buskirk R. E. 1981. Sociality in the Arachnida. Pp. 282-367. *In*: Hermann, H.R. (Ed.) *Social Insects II*. Academic Press. New York.
- Cayafa M., Viera C. & Costa F.G. 2011. ¿Los machos de la araña subsocial *Anelosimus viera* son capaces de orientarse por el olor de nidos coespecíficos? *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª época)*, 20: 1-10.
- Christenson T. E. 1984. Behavior of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. *Animal Behaviour*, 32: 725-734.
- Ebert D. 1998. Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 26: 70-80.
- Erez T., Schneider J. M. & Lubin Y. 2005. Is male cohabitation costly for females of the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae)? *Ethology*, 111: 693-704.
- Ferreira L. 2015. Factores que influyen en la dispersión de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Araneae, Theridiidae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo.
- Foelix R. F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford, University Press, 3rd edition. 419 pp.
- Ghione S., Viera C. & Costa F. G. 2004. Ability to capture prey in early instars of the subsocial spider *Anelosimus studiosus* (Henz, 1850) from Uruguay (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 13: 60-62.
- Gómez D., Rojas-Buffet C. & Viera C. 2015. The influence of regurgitation by sister on male's

- growth in the subsocial spider *Anelosimus viera* (Araneae, Theridiidae). *Arachnology*, 16: 252-254.
- Gundermann J. L., Horel A. & Roland C. 1997. Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology*, 103: 915-925.
- Jones T. C. & Parker P. G. 2002. Delayed juvenile dispersal benefits both mother and offspring in the cooperative spider *Anelosimus studiosus* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology*, 13: 142-148.
- Klein B. A., Bukowski T. C. & Avilés L. 2005. Male residency and mating patterns in a subsocial spider. *The Journal of Arachnology*, 33: 703-710.
- Kullman E. J. 1972. Evolution of Social Behavior in Spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). *Annals of Zoology*, 12: 419-426.
- Loriato V., Ghione S. & Viera C. 2010. An indirect approach to study sperm precedence in a subsocial spider. *Ethology, Ecology and Evolution*, 22: 1-10.
- Lubin Y. 1986. Courtship and alternative mating tactics in a social spider. *The Journal of Arachnology*, 14: 239-257.
- Lubin Y. & Bilde T. 2007. The Evolution of Sociality in Spiders. *Advances in the Study of Behavior*, 37: 83-145.
- Pruitt J. N. & Riechert S. E. 2009. Male mating preference is associated with risk of pre-copulatory cannibalism in a socially polymorphic spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 1573-1580.
- Pruitt J. N. & Riechert S. E. 2011. Nonconceptive sexual experience diminishes individuals' latency to mate and increases maternal investment. *Animal Behaviour*, 81: 789-794.
- Pruitt J. N., Burghardt G. M. & Riechert S. E. 2012. Non-conceptive sexual behavior in spiders: a form of play associated with body condition, personality type, and male intrasexual selection. *Ethology*, 118: 33-40.
- Rojas C. 2011. Cortejo y pseudocópula de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae). Pasantía de grado, Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo.
- Rojas Buffet C. & Viera C. In press. Loading the male pedipalps: sperm induction in a subsocial spider. *Journal of Arachnology*.
- Schneider J. & Andrade M. 2011. Mating behaviour and sexual selection. Pp. 215-274. *In: Herberstein M. E. (Ed.). Spider Behaviour: Flexibility and Versality*. Cambridge University Press.
- Smith D. R. 1997. Notes on the reproductive biology and social behavior of two sympatric species of *Philoponella* (Araneae, Uloboridae). *The Journal of Arachnology*, 25: 11-19.
- Uetz G. W. & Hieber C. S. 1997. Colonial web-building spiders: balancing the costs and benefits of group-living. Pp. 458-475. *In: Choe, J. C. & Crespi, B. (Eds.). The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- Viera C. 2011. Sociedades de arañas. Pp. 135-148. *In: Viera, C. (Ed.). Arácnidos de Uruguay. Diversidad, comportamiento y ecología*. Editorial Banda Oriental. Montevideo.
- Viera C. & Albo M. J. 2008. Males of subsocial spider choose among females of different ages and same reproductive status. *Ethology, Ecology and Evolution*, 20: 35-41.
- Viera C., Costa F. G., Ghione S. & Benamú M. 2007a. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus cf. studiosus* (Araneae, Theridiidae) from Uruguay.

- Studies on Neotropical Fauna and Environment, 42: 145-153.
- Viera C, Ghione S. & Costa F. G. 2005. Regurgitation among penultimate juveniles in the subsocial spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae): are males favored?. *Journal of Arachnology*, 34: 258-260.
- Viera C., Ghione S. & Costa F. G. 2007b. Mechanisms underlying egg sac opening in the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Araneae Theridiidae). *Ethology Ecology & Evolution* 19: 61-67.
- Wilson E. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Harvard University, Cambridge. 548 pp.
- World Spider Catalog. 2015. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 16.5, accessed on {18/09/2015}.

*Fecha de Recepción: 22 de Setiembre de 2015*  
*Fecha de Aceptación: 06 de Noviembre de 2015*

**Estrategias reproductivas en tres especies  
de arañas del género *Anelosimus*  
(Theridiidae), con énfasis en la araña  
subsocia uruguaya *A. viera***



**Carolina Rojas Buffet**

**Montevideo, Uruguay  
Octubre de 2016**