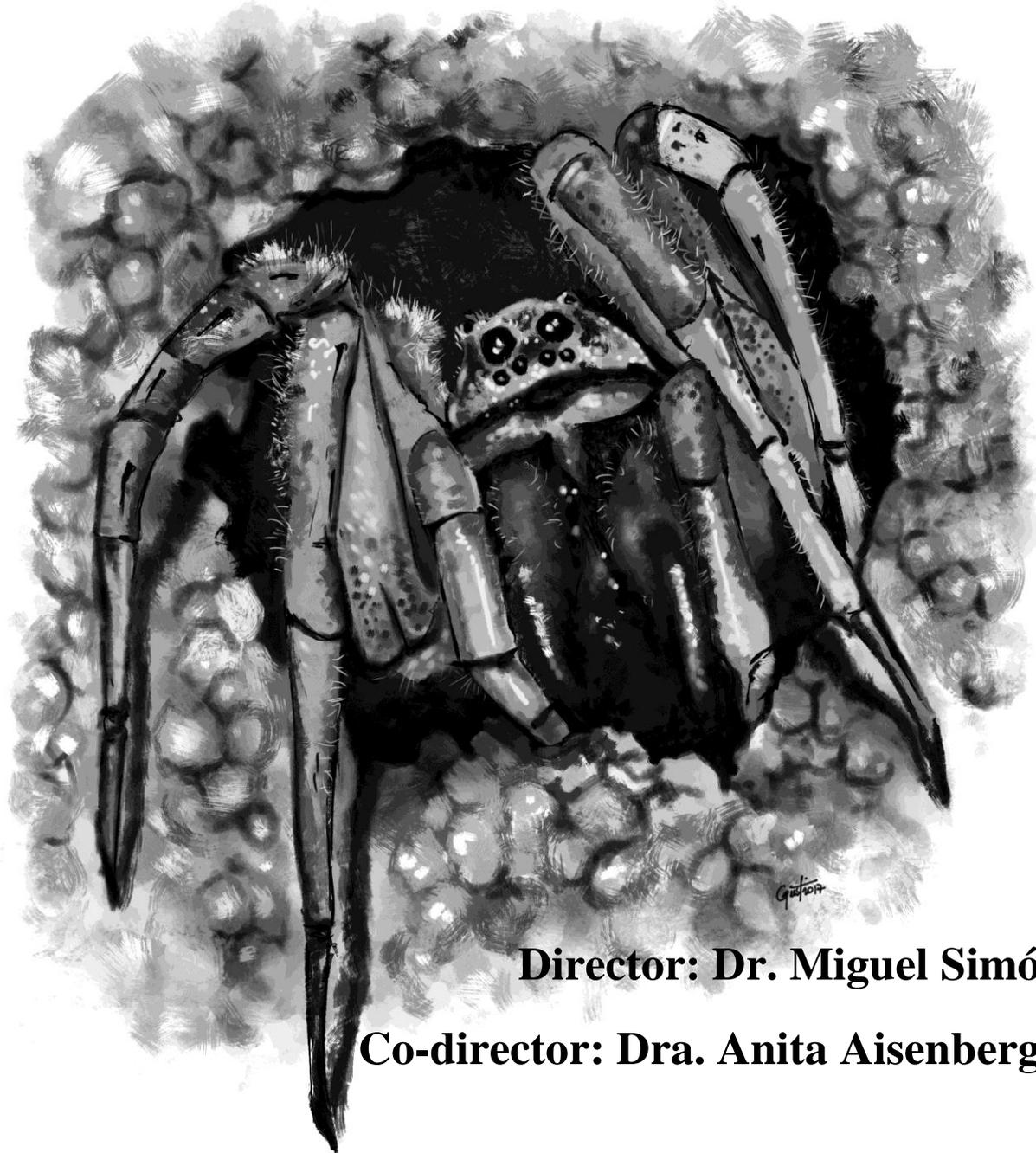


**Adaptaciones morfológicas y comportamentales  
de *Allocosa senex* (Araneae, Lycosidae) a la vida  
en arenales costeros**

**Andrea Albín**



**Director: Dr. Miguel Simó**

**Co-director: Dra. Anita Aisenberg**

**Tesis de Doctorado, Área Biología, Subárea Zoología, PEDECIBA**

**Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo  
Uruguay, 2017**

**Tribunal de tesis**

Dr. Alfredo V. Peretti

Dr. Fernando Pérez-Miles

Dra. Carmen Viera

**Comisión de Admisión y Seguimiento del proyecto de tesis**

Prof. Fernando G. Costa

Dr. Miguel Simó

Dra. Carmen Viera

“La humanidad también necesita soñadores, para quienes el desarrollo de una tarea sea tan cautivante que les resulte imposible dedicar su atención a su propio beneficio”

Marie Curie

# ÍNDICE

	Número de página
<b>Resumen en español.....</b>	<b>6</b>
<b>Resumen en inglés.....</b>	<b>7</b>
<b>Introducción general.....</b>	<b>8</b>
<b>Capítulo 1- Actividad nocturna de superficie y respuestas comportamentales a inundaciones en <i>Allocosa senex</i> (Araneae, Lycosidae)</b>	
Introducción.....	19
Materiales y Métodos.....	21
Resultados.....	28
Discusión.....	31
Referencias bibliográficas.....	37
<b>Capítulo 2- La arquitectura de la cueva de la araña lobo <i>Allocosa senex</i> en condiciones naturales</b>	
Introducción.....	44
Materiales y Métodos.....	46
Resultados.....	49
Discusión.....	51
Referencias bibliográficas.....	54

### **Capítulo 3- Preferencia de sustrato por machos cavadores en una araña lobo**

#### **Neotropical**

Introducción.....	60
Materiales y Métodos.....	62
Resultados.....	67
Discusión.....	71
Referencias bibliográficas.....	75

### **Capítulo 4- ¿Existe un trade-off entre la inmunocompetencia y comportamiento de cavado en *A. senex*?**

Introducción.....	84
Materiales y Métodos.....	87
Resultados.....	89
Discusión.....	91
Referencias bibliográficas.....	96

### **Capítulo 5- Morfología y dimorfismo sexual en el aparato de hileras en una araña lobo con inversión de roles sexuales**

Introducción.....	103
Materiales y Métodos.....	107
Resultados.....	109
Discusión.....	117
Referencias bibliográficas.....	120

## **Capítulo 6- Tolerancia y respuestas comportamentales de *Allocosa senex* y**

### ***Allocosa marindia* a la inmersión en agua**

Introducción.....	124
Materiales y Métodos.....	128
Resultados.....	130
Discusión.....	137
Referencias bibliográficas.....	141
<b>Discusión general y proyecciones.....</b>	<b>146</b>
<b>Referencias bibliográficas generales.....</b>	<b>149</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>159</b>
<b>Apéndice.....</b>	<b>190</b>

## RESUMEN

*Allocosa senex* una araña lobo cavadora adaptada a la vida en los arenales sudamericanos. *A. senex* se encuentra en dunas libres y presenta inversión de roles sexuales y de dimorfismo sexual típico. Construye cuevas en las que permanece durante el invierno, volviéndose activa en las noches de verano. Las hembras son la que buscan a los machos e inician el cortejo, ocurriendo la cópula en la cueva del macho; una vez finalizada, el macho le regala su cueva a la hembra. El objetivo general fue analizar las adaptaciones morfológicas y comportamentales relacionadas con la construcción de cuevas y movilidad de los individuos en *A. senex*. Se realizaron muestreos en el campo, que mostraron que la abundancia de adultos de *A. senex* fueron mayores en áreas arenosas más grandes y con escasa vegetación psamófila. Se pudo confirmar que los individuos de *A. senex* presentan variaciones en las características de sus cuevas según su etapa de desarrollo. Se comprobó la preferencia de los machos de *A. senex* por cavar en el sustrato grueso, el cual es posiblemente menos exigente energéticamente para ese comportamiento. Se investigó el costo de la construcción de la cueva utilizando la respuesta inmune como indicadora del estado corporal, y no se observó disminución de la respuesta inmune en los machos que cavaron en relación con los que no lo hicieron. Se encontraron diferencias en las hileras entre machos y hembras de *A. senex*. Los machos adultos poseen más glándulas piriformes y fúsulas que las hembras adultas. Se constató que *A. senex* y *A. marindia* pueden resistir las inundaciones y dispersarse a través de la superficie del agua. Los resultados de esta tesis constituyen insumos para la comprensión de cuáles presiones ecológicas y fuerzas selectivas estarían actuando sobre machos y hembras modelando los atípicos comportamientos de esta especie.

Palabras claves: *Allocosa*, cuevas, selectividad, inmersión, hilera.

## SUMMARY

*Allocosa senex* is a wolf spider adapted to inhabiting in the South American costlines *A. senex* is found in free dunes and shows sex role reversal and reversal in typical sexual size dimorphism. It builds burrows in which they remain during the winter, becoming active in the summer nights. The females are the ones that look for the males and initiate the courtship, mating occurs in the male's burrow; once finished, the male donates his burrow to the female. The general objective was to analyze the morphological and behavioral adaptations related to burrow construction and study the mobility of individuals in *A. senex*. Field studies showed that the abundance of adults of *A. senex* was higher in larger sandy areas with scarce psammophilie vegetation. It was confirmed that the individuals of *A. senex* exhibit variations in the characteristics of their burrow according to their stage of development. We also found a preference of *A. senex* males for digging in coarse substrate, possibly because it is less energetically demanding for this behavior. The cost of constructing the burrow using the immune response as an indicator of body condition was investigated and we did not find a decrease in the immune response in males who dug in relation to those who did not. We also confirmed that *A. senex* and *A. marindia* can withstand flooding and disperse across the surface of the water. We found differences in the spinning apparatus between males and females of *A. senex*. Adult males possess more piriform glands and spigots than adult females. The results of this thesis constitute inputs for understanding which ecological pressures and selective forces could be acting on males and females molding the atypical behaviors of this species.

Keywords: *Allocosa*, burrow, selectivity, immersion, spinnerets.

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

Los arenales costeros estuarinos y oceánicos del sur de Uruguay han sido ampliamente reducidos y modificados durante las últimas décadas (Costa et al. 2006), debido mayoritariamente a la introducción de fauna y flora exótica, urbanización no planificada y otras actividades humanas (Legrand 1959; Chebataroff 1973; MTOP-PNUD-UNESCO 1979; Alonso-Paz y Bassagoda 2002). Esta sucesión de alteraciones del paisaje costero ha reducido su extensión, limitando así la vegetación original a áreas relictuales (Carrere 1990; Delfino et al. 2005). La fragmentación de los ecosistemas puede reducir el tamaño de las poblaciones, provocando pérdida de la diversidad genética en las pequeñas poblaciones aisladas, y conduciendo a la extinción local de especies que no puedan subsistir en hábitats limitados y modificados (Fagan et al. 1999; Laurance et al. 2001). Investigaciones realizadas en las costas de Canelones, sugieren que los médanos son testigos de una fauna específica persistente y son lugares de tránsito para animales de ambientes costeros arenosos, siendo por tanto un importante reservorio de biodiversidad (Costa et al. 2006).

### **Sobreviviendo en ambientes hostiles**

Los animales que habitan áreas arenosas costeras requieren de adaptaciones morfológicas y comportamentales que los ayuden a enfrentar problemas como el exceso de calor durante el día, prevenir la pérdida de agua y/o encontrar refugio en áreas con escasa vegetación (Gwynne y Watkiss 1975; Cloudsley-Thompson 1982; Gudynas 1989; Christy et al. 2003). Las áreas costeras, principalmente oceánicas y estuarinas del sur de Uruguay se caracterizan por una gran variación estacional y diaria en condiciones de temperatura, humedad, vientos y radiación solar (Defeo y Martínez 2003; Costa et al. 2006). Una forma de hacer frente a las altas temperaturas y la desecación que poseen las especies adaptadas a vivir en estos ecosistemas es enterrarse en la arena durante las

horas del día y restringir las actividades fuera de la cueva a las horas nocturnas (Cloudsley-Thompson 1979, 1982).

La presencia de artrópodos terrestres en hábitats inundables, sugiere que estas especies han desarrollado adaptaciones para afrontar las desfavorables condiciones del hábitat (Plum 2005). Los organismos que viven en áreas costeras arenosas están expuestos al riesgo de inundación lo cual sugiere que han desarrollado adaptaciones fisiológicas y comportamentales para tolerar la inmersión (Keiser y Pruitt 2014). Las arañas constituyen el séptimo orden más diverso dentro del Reino Animal con un total de 46.734 especies descritas (World Spider Catalogue 2017), y son uno de los grupos más abundantes y diversos en costas arenosas (Costa et al. 2006, Pétilion 2009).

### **La araña blanca de la arena**

*Allocosa senex* (Mello-Leitão, 1945) es una araña lobo que se distribuye a lo largo de las costas del Río Uruguay, Río de la Plata, Océano Atlántico y costas de ríos y lagunas interiores del Uruguay, Argentina y Brasil (Capocasale 1990; Costa 1995, Figura 1). Originalmente fue descrita como *Glieschiella senex* (Mello-Leitão 1945), pero posteriormente Capocasale (2001) la consideró un sinónimo junior de *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch 1910). Recientemente en una revisión taxonómica de especies neotropicales, la misma fue revalidada (Simó et al. 2017). Estas arañas nocturnas presentan coloración blanquecina, críptica con el entorno arenoso (Costa 1995). Construyen cuevas en las que permanecen durante el día y los meses más fríos del año, volviéndose activas en las noches de verano (Costa 1995; Aisenberg et al. 2007). En condiciones de laboratorio, las cuevas de los machos presentan una profundidad de aproximadamente 10 cm, mientras que las de las hembras miden aproximadamente 3.5 cm (Aisenberg et al. 2007).



**Figura 1.** Macho de *Allocosa senex*

La distribución extensa que presenta *A. senex* abarca playas con diferente granulometría lo cual podría afectar la duración de la construcción y las características de las cuevas, hecho que requiere de futuros estudios. La construcción de las cuevas (Figura 2) comprende repetidos movimientos de extracción de arena y deposición de seda en las paredes y alrededor de la entrada de la cueva (Aisenberg y Peretti 2011). Los numerosos movimientos relacionados con la entrada y salida de la cueva y la extracción de arena durante el cavado podrían aumentar el riesgo de la depredación. Por ello, los comportamientos realizados en el exterior de la cueva se llevan a cabo muy rápidamente, minimizando la exposición de los individuos a predadores (Aisenberg y Peretti 2011). La múltiple deposición de capas de seda durante la construcción de la cueva se ha descrito en algunas especies de arañas lobo (Gwynne y Watkiss 1975; Henschel 1990; Aisenberg y Peretti 2011). Los machos de *A. senex* necesitan construir cuevas lo suficientemente largas para ser aceptados por las hembras para el apareamiento (Largo de la cueva en condiciones de laboratorio:  $10.93 \pm 1.15$  cm;

Aisenberg et al. 2007). Sería de esperar que el comportamiento de excavación sea energéticamente exigente para esta araña lobo, implicando una caída de su respuesta inmune luego del cavado. Estudios en insectos y en arañas han encontrado un “trade-off” entre caracteres de la historia de vida y la función inmune, y se ha demostrado que existe una reducción de los parámetros inmunológicos luego del apareamiento y la oviposición (Ahtiainen 2006; Lawniczak et al. 2006).



**Figura 2.** Macho de *Allocosa senex* dentro de su cueva.

Las entradas de las cuevas se cierran con seda durante el día y se abren durante la noche. Obturando la entrada se asegura un mejor camuflaje de la cueva, dificultando la detección por las avispa diurnas *Anoplius bicinctus* (Dahlbom), comunes en las mismas áreas que *A. senex* y parasitoides de estas arañas lobo (Costa 1995; Costa et al. 2006; Stanley et al. 2013). Las hembras de *A. senex* construyen un refugio transitorio

para evitar el calor excesivo y posiblemente para no ser depredadas por las avispas de la familia Pompilidae (Stanley et al. 2013), así como de otros enemigos naturales.

El período reproductivo de *A. senex* está comprendido entre diciembre y mayo (Aisenberg et al. 2007; Aisenberg y Costa 2008), pudiendo sobrevivir como adultos durante dos períodos reproductivos (Aisenberg y Costa 2008). Esta araña lobo presenta inversión parcial de roles sexuales y de dimorfismo sexual de tamaño típico para este grupo, siendo los primeros casos citados en arañas (Aisenberg 2014). A diferencia de lo generalizado en arañas, los machos son más grandes que las hembras y éstas salen a buscar potenciales parejas para el apareamiento e inician el cortejo (Aisenberg et al. 2007). La cópula ocurre en la cueva masculina, cuando finaliza, el macho sale de la cueva y obtura la entrada desde el exterior con la colaboración de la hembra desde el interior y luego se aleja. La hembra permanecerá dentro de la cueva del macho donde realizará su puesta y saldrá aproximadamente luego de 20 días para la dispersión de las crías (Aisenberg et al. 2007; Aisenberg y Costa 2008). Los machos al donar sus cuevas a las hembras quedan expuestos a la depredación, limitando sus posibilidades de apareamiento hasta la construcción de una nueva cueva.

Las hembras prefieren copular con aquellos machos que presenten las cuevas más largas (Aisenberg et al. 2007; Aisenberg y Costa 2008), por lo tanto los machos estarían siendo seleccionados para construir cuevas largas y de paredes compactas. La profundidad de la cueva podría ser considerada una señal honesta de calidad del macho (Aisenberg et al. 2010), similarmente a algunas donaciones alimenticias en otras especies de artrópodos (Vahed 1998; Le Bas y Hockham 2005).

En *A. senex* los machos y hembras presentan historias de vida muy diferentes, lo cual va acompañado de dimorfismo sexual en distintos caracteres corporales. Los

machos poseen mayor tamaño corporal y quelíceros más grandes y esclerotizados comparados con los de las hembras (Aisenberg et al. 2010). Los machos construyen sus cuevas utilizando quelíceros, pedipalpos y patas anteriores (Aisenberg y Peretti 2011). A diferencia de las uñas que presentan las hembras en los extremos de sus palpos, los machos poseen una estructura especializada, con el *cymbium* alargado en su eje longitudinal con macrosetas distales, que se podría desempeñar como una pala, aumentando su eficiencia de cavado (Aisenberg et al. 2010).

*Allocosa senex* ha demostrado tener plasticidad en el comportamiento de cavado (De Simone et al. 2015). Si bien se desconoce el grado de plasticidad comportamental de esta especie frente a sustratos con diferente granulometría, se estima que las cuevas construidas en arena fina son más costosas. *A. senex* tendría que destinar más esfuerzo, tiempo y deposición de capas de seda para mantener estable la cueva en el sustrato fino que en el grueso. Asimismo se desconoce si estas arañas colocadas simultáneamente frente a distintos tipos de sustratos, optan por construir preferentemente en uno de éstos. Las cuevas podrían variar en cada sustrato y las arañas podrían estar morfológicamente adaptadas a arena más gruesa o más fina, lo que podría estar condicionado por la morfología de las hileras. Se estima que las hileras de machos y hembras de *A. senex* diferirán en la distribución o cantidad de tipos de fúsculas.

Investigar las estrategias morfológicas y comportamentales que adopta *A. senex* para vivir en los arenales, aportará una mejor comprensión de las presiones evolutivas y ecológicas que moldean los comportamientos peculiares de esta especie.

Pese a lo intensamente estudiado alguno de los aspectos mencionados anteriormente, permanecen sin respuesta algunas preguntas: ¿Es distinta la densidad y movilidad de individuos de *A. senex* en dos playas con características similares pero tamaños

diferentes? ¿Qué características presentan las cuevas de *A. senex* en la playa? ¿La construcción de las cuevas es realmente costosa para los machos? ¿Las hileras en machos y hembras de *A. senex* presentarán diferencias? ¿Los individuos construyen cuevas de dimensiones o formas diferentes en sustratos con distinta granulometría? ¿Los individuos de *A. senex* y *A. marindia*, otra especie de araña lobo simpátrida, son capaces de sobrevivir a las inundaciones?

### **OBJETIVO GENERAL**

Analizar las adaptaciones morfológicas y comportamentales relacionadas con la construcción de cuevas y movilidad de los individuos en *Allocosa senex*.

### **HIPOTESIS GENERAL**

El comportamiento constructor es plástico, costoso energéticamente, y tanto este comportamiento como la movilidad es variable de acuerdo al sexo y estadio de desarrollo en *A. senex*.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- 1) Estimar las variaciones en densidad y movilidad de individuos adultos de *A. senex* en dos playas con características similares pero de tamaños diferentes.
- 2) Caracterizar la forma y dimensiones de las cuevas de adultos y juveniles de *A. senex* en la costa arenosa.
- 3) Analizar la posible selectividad por sustrato y plasticidad en el cavado por machos de *A. senex*.
- 4) Estimar los costos de construcción de cuevas para machos de *A. senex*.
- 5) Comparar las hileras de juveniles, machos y hembras de esta especie.

6) Conocer las respuestas comportamentales frente a la inmersión en *A. senex* y *A. marindia* en condiciones de laboratorio.

### **HIPÓTESIS ESPECÍFICAS**

1) La playa más pequeña, presenta mayor densidad de individuos y menor movilidad de individuos.

2) Existen diferencias en la forma y dimensiones de las cuevas de adultos y juveniles de *A. senex* en el campo.

3) Los machos prefieren el sustrato de arena gruesa para cavar, por su menor costo en la construcción.

4) Luego de la construcción de la cueva, el macho tiene una caída de su respuesta inmune.

5) Existen diferencias morfológicas en las hileras entre machos, hembras y juveniles de *A. senex*.

6) Los individuos son capaces de tolerar y sobrevivir a la inmersión en condiciones de laboratorio.

## **ESTRUCTURA DE LA TESIS**

La tesis se organizó en seis capítulos. Las hipótesis se pusieron a prueba mediante muestreos realizados en el campo y/o diseños experimentales llevados a cabo en condiciones de laboratorio. Cada uno de los capítulos se expone como un estudio independiente, con introducción, materiales y métodos, resultados, discusión y referencias bibliográficas. Se indica la cita bibliográfica de los capítulos publicados y se hace referencia también a aquellos que fueron sometidos a revistas científicas. Se finaliza la tesis con una discusión global de los resultados, analizando las conclusiones generales y discutiendo perspectivas para futuras investigaciones.

## Capítulo 1

### Actividad nocturna de superficie y respuestas comportamentales a inundaciones en

### *Allocosa senex* (Araneae, Lycosidae)

**El presente capítulo ha sido publicado como:**

**Albín A**, Carballo M, Stanley E, Aisenberg A, Simó M. 2017. Nocturnal surface activity and behavioural responses to floods in *Allocosa senex* (Araneae, Lycosidae). *Arachnol.* 17: 238-244.

## INTRODUCCIÓN

La selección del hábitat puede tomarse como un proceso adaptativo donde los patrones de dispersión de los animales están correlacionados con las características del hábitat (Marshall 1997). La mayoría de los organismos tienen la capacidad de dispersarse de un lugar a otro durante alguna etapa de la vida (Ronce 2007). En las arañas, el momento de la dispersión puede estar determinado por cambios fisiológicos o de desarrollo en los individuos, y/o puede ocurrir en respuesta a cambios en las condiciones ambientales del hábitat circundante. La dispersión comprende todo tipo de movimiento de los individuos, con consecuencias potenciales para el flujo de genes (Ronce 2007). Sin embargo, a veces se reduce o se inhibe la posibilidad de dispersión debido a la fragmentación del hábitat, una de las principales amenazas a la salud de los ecosistemas y una causa grave de la actual crisis de la biodiversidad (Santos y Tellería 2006).

Las arañas pueden dispersarse a través de la locomoción cursorial en la superficie del suelo o del agua, o por el aire a través de ballooning (Hayashi et al. 2015). Este último comportamiento en general está restringido a juveniles o adultos de especies de arañas de pequeño tamaño (Foelix 2011; Bonte 2013). El tipo de mecanismo de dispersión utilizado determinará la eficiencia y los costos de ese comportamiento. Las especies con alto grado de especialización a determinado hábitat están muy adaptadas a las condiciones ambientales locales, por lo que se espera una menor dispersión aérea en áreas pequeñas y fragmentadas (Bonte et al. 2003b). La dispersión cursorial sólo permite movimientos de corta distancia y su eficiencia depende de la estructura del hábitat en el que se produce el desplazamiento (Bonte et al. 2004). Este tipo de dispersión dependerá de la disponibilidad del hábitat, el grado de fragmentación y la conectividad entre parches (Bonte et al. 2003a; Jorge et al. 2015).

Algunas especies de arañas pueden exhibir adaptaciones comportamentales y fisiológicas que les permitan sobrevivir a las inundaciones, ya sea escapando o tolerando la inmersión en el agua (Keizer y Pruitt 2014). La araña lobo *Arctosa fulvolineata* (Lucas 1846) se enfrenta a la inundación a través de su capacidad para caer en un estado hipóxico que se puede considerar una adaptación fisiológica a su hábitat regularmente inundable (Pétillon et al. 2009). De acuerdo con Stratton et al. (2004), se ha reportado el comportamiento de remo en varias subfamilias de Lycosidae. Del mismo modo, una gran variedad de familias de arañas son capaces de moverse sobre la superficie del agua (Suter et al. 1997; Suter et al. 2004). Algunos linífidos y tetragnátidos tienen la capacidad de dispersarse largas distancias a través del aire y "navegar" en el agua, lo que podría darles mayores oportunidades de migrar y colonizar nuevos hábitats (Hayashi et al. 2015).

La araña lobo *Allocosa senex* (Mello-Leitão 1945) habita las costas de ríos, lagos y del Océano Atlántico en Argentina, Brasil y Uruguay (Capocasale 1990; Costa 1995). Es nocturna y construye cuevas en las que permanecen durante el día y en los meses más fríos, volviéndose activas durante las noches de verano (Costa 1995). Los machos son sedentarios y construyen cuevas más largas y permanentes en comparación con las hembras (Aisenberg et al. 2007; Albín et al. 2015). *A. senex* exhibe una inversión de roles sexuales: los machos son más grandes que las hembras y las hembras buscan machos e inician el cortejo (Aisenberg et al. 2007). Los machos con cuevas más largas son los preferidos para el apareamiento (Aisenberg et al. 2007; Aisenberg 2014).

Uruguay se caracteriza por un clima templado y con lluvias irregulares a lo largo del año, con precipitación media anual de 1000 mm y una temperatura media anual de 17.5 °C (Delfino y Masciardi 2005). Las costas de las lagunas en Uruguay sufren incrementos periódicos y rápidos de los niveles de agua después de los eventos de

lluvia, lo que a su vez conduce a variaciones en la abundancia de restos de plantas en la línea de resaca y cambios en la salinidad del agua que afectan a la fauna natural de esas áreas (Conde et al. 2015). Aunque durante la última década se han realizado varios estudios sobre la ecología y adaptaciones a la vida costera estuarina y oceánica de *A. senex* (Aisenberg 2014), no sabemos cómo afectan las inundaciones periódicas la ecología y el comportamiento de esta especie en ambientes lacustres. Si los niveles de agua suben rápidamente y de manera inesperada las arañas necesitarían mostrar adaptaciones para resistir las inundaciones porque salir de sus cuevas y escalar a la vegetación para escapar del agua requiere tiempo. Decler (2003) reportó que muchos invertebrados responden a las inundaciones subiendo a la vegetación, esperando escapar por acción del viento o la acción de las olas. Esto sería especialmente grave cuando las inundaciones ocurren durante el día, período en que los individuos de *A. senex* están dentro de sus cuevas (Aisenberg et al. 2007).

El objetivo de este estudio fue estimar la abundancia, densidad y movilidad de *A. senex* en dos playas lagunares de Uruguay. También probamos la tolerancia de esta especie a las inundaciones en condiciones de laboratorio, comparando las respuestas de comportamiento según la etapa de desarrollo y el sexo de los individuos.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Área de estudio.** El trabajo de campo se realizó en la Laguna Negra, ubicada en el Departamento de Rocha, Uruguay. Esta laguna es alimentada únicamente por el agua de lluvia que puede causar inundaciones eventuales cuando se produce una lluvia intensa durante períodos breves (Albín, A obs. pers.). Se seleccionaron dos playas en la costa de la Laguna Negra con características similares en cuanto a vegetación y granulometría

del sustrato: una playa grande (área: 2635 m<sup>2</sup>, ubicación: 34°00'33.38"S; 53°35'40.91"W) y una playa chica (área: 306 m<sup>2</sup>, ubicación: 34°00'51.4"S; 53°36'3.1"W) ubicada aproximadamente a 850 metros una de la otra siguiendo la línea de la costa (Figura 1). El litoral costero entre las dos playas consiste en áreas rocosas sin playa, lo que dificultaría a las arañas de *A. senex* realizar una dispersión cursorial entre las dos playas estudiadas. Antes de las inundaciones, el área de cada playa fue calculada usando Google Earth versión 7.1. La costa arenosa está parcialmente cubierta con una amplia línea de resaca a lo largo de la orilla constituida por restos de plantas acuáticas, representadas principalmente por Poaceae (Alonso-Paz y Bassagoda 2006). Ambas playas presentan escasa vegetación compuesta por *Paspalum* sp. (Poaceae), *Andropogon* sp. (Poaceae), y *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (Poaceae), y *Hydrocotyle bonaerensis* Comm. Ex Lam. (Apiaceae).



**Figura 1.** Sitio de estudio en Laguna Negra, Rocha, Uruguay. A. Playa chica y B. Playa grande

**Abundancia, densidad y movilidad.** Se realizaron muestreos mensuales nocturnos durante enero, marzo y abril de 2014. Se había programado un muestreo de campo para febrero de 2014 pero fue suspendido debido a intensas precipitaciones que inundaron la franja costera arenosa durante tres semanas. El período seleccionado coincide con los meses de mayor actividad reportados para esta especie (Costa 1995). El régimen de muestreo mensual consistió en dos noches consecutivas de trabajo en cada playa, con cuatro recolectores con lámpara de mineros durante una hora. Ambas playas fueron muestreadas en el mismo día entre las 9 pm y la medianoche. El orden de los muestreos se alternó entre las dos playas para reducir el efecto del método. Registramos todos los individuos de *A. senex* encontrados caminando en la superficie o dentro de sus cuevas abiertas (Figura 2).



**Figura 2.** Muestreo nocturno.

Se utilizó el método de captura-marca-recaptura para estimar la densidad y movilidad de los individuos en cada playa (Kiss y Samu 2000). Las arañas adultas fueron marcadas en el dorso de su abdomen con códigos individuales. Para ello se utilizaron marcadores permanentes de punta fina (Sharpie®) de diferentes colores para dibujar marcas distinguibles en el dorso del opistosoma de cada individuo que permitían su reconocimiento si la recaptura ocurría (Figura 3).

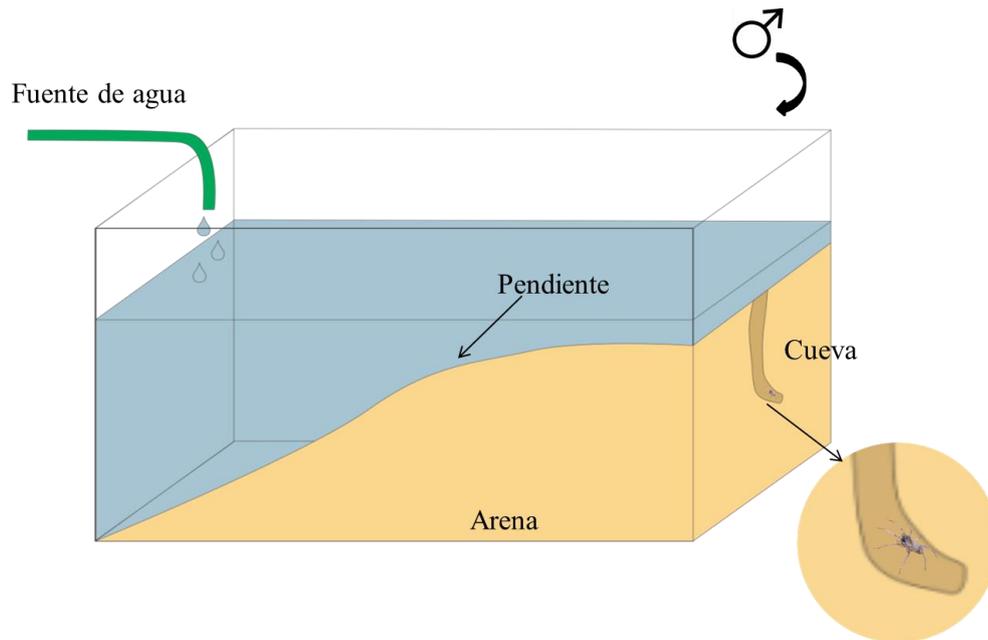


**Figura 3.** Macho de *A. senex* marcado.

Esta técnica es inocua para la araña y ha sido utilizada con éxito en un estudio previo de esta especie (Jorge et al. 2015). Se registraron estadios de desarrollo (juveniles o adultos), sexo (solo si eran adultos) y ubicación de los individuos, calculados con GPS

(Garmin GPSMAP). Los adultos fueron marcados y liberados inmediatamente para estimar su movilidad durante el período de estudio.

**Comportamiento durante la inundación.** En el sitio del estudio se recogieron 29 arañas *A. senex* (9 hembras, 10 machos y 10 juveniles) durante la noche del último muestreo de campo (abril de 2014) para su estudio en el laboratorio. Las observaciones se realizaron durante el período reproductivo de la especie (Costa 1995), cuando las inundaciones pueden ocurrir en condiciones naturales. Las arañas se colocaron individualmente en cajas de vidrio de 49x20x15 cm con la arena del mismo origen del sustrato. Se colocó una capa de 3 cm de arena húmeda en la base y luego se agregó una nueva capa de arena seca de hasta 16 cm de altura; entonces se creó una pendiente suave que descendió a la base del terrario (Figura 4). Para evitar la construcción de la cueva en la pendiente, ubicamos una barrera de cartón para separar las dos áreas que se retiró al momento del inicio de la experiencia. Las arañas fueron introducidas en los terrarios 24 horas antes de que ocurriera la inundación artificial para que pudieran construir sus cuevas. La inundación se simuló elevando lentamente el nivel de agua (velocidad del agua aproximadamente 20 cm/s) al final de la pendiente a través de una manguera conectada a un grifo (ver Fig. 4) Una vez que el agua cubrió 3 cm sobre la superficie de la capa de arena de 16 cm, cerramos el grifo e introdujimos un trozo de corteza de árbol para proporcionar a la araña un bote salvavidas potencial. Diez minutos después de la inundación, terminamos las observaciones, se tomó este tiempo para evitar la muerte de los individuos. Registramos manualmente el número de apariciones y duraciones de los comportamientos y comparamos los resultados de cada categoría (juveniles, hembras y machos) (ver Tabla 2 para la lista completa de unidades comportamentales). Especímenes representativos fueron depositados en la colección aracnológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.



**Figura 4.** Diseño experimental para el estudio de la respuesta a inundaciones.

**Análisis estadísticos.** Se compararon las frecuencias de aparición de individuos y densidades de adultos entre las dos playas con la prueba exacta de Fisher para tamaños de muestra pequeños (Sokal y Rohlf 1979). Se analizó la normalidad (test de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de las varianzas (test de Levene) de variables como la movilidad, el número de apariciones y la duración de los comportamientos. Las variables que no siguieron una distribución normal ni tuvieron variables homogéneas fueron comparadas entre sexos y estadios de desarrollo con el test global no paramétrico de Kruskal-Wallis (prueba global) y el test Mann-Whitney-U (dos variables). Se utilizó el paquete estadístico Past (Estadísticas Paleontológicas versión 1.18) (Hammer et al. 2003), NCSS (Hintze, 2000) y WINPEPI (Abramson 2004).

## RESULTADOS

**Abundancia, densidad y movilidad.** En la playa grande se registraron un total de 76 individuos (15 hembras, 16 machos, 45 juveniles), mientras que en la playa chica se registraron 66 individuos (10 hembras, 5 machos, 51 juveniles) (Tabla 1). Todas las recapturas ocurrieron un día después de haber sido marcados. Se registraron 4 recapturas en enero (playa grande: 1 hembra, playa chica: 3 hembras), y 4 recapturas en abril (playa grande: 2 hembras y 2 machos). Se recapturó el 16% de los adultos marcados en la playa grande (20% de las hembras y 12.5% de los machos), y el 30% de los adultos marcados en la playa chica (todas fueron hembras).

Considerando el número total de individuos registrados en cada playa, no encontramos diferencias en la proporción de hembras (prueba exacta de Fisher:  $p=0.31$ ), pero la proporción de machos fue mayor en la playa grande ( $p=0.008$ ). La proporción de juveniles fue mayor en la playa chica ( $p=0.02$ ). La densidad media de los individuos de *A. senex* fue de 0.03 individuos / m<sup>2</sup> en la playa grande y de 0.22 individuos / m<sup>2</sup> en la playa chica. No encontramos diferencias significativas en el número de recapturas de adultos entre las dos playas (prueba exacta de Fisher:  $p=0.45$ ). La movilidad de adultos en la playa grande varió de 1.83 a 15.00 metros (promedio: hembras  $7.84 \pm 6.65$  m, machos  $6.00 \pm 3.15$  m) y en la playa chica, osciló entre 1.00 a 3.70 m (promedio: hembras  $2.10 \pm 1.41$  m) ( $U=3$ ,  $p=0.40$ ). No encontramos diferencias en la movilidad de las hembras entre las dos playas ( $U=1$ ,  $p=0.19$ ). Cuando comparamos el número de recapturas según el sexo, las hembras fueron más recapturadas que los machos (prueba exacta de Fisher:  $p=0.06$ ).

**Tabla 1.** Número de hembras adultas, machos adultos y juveniles encontrados caminando o emergiendo de las entradas de las cuevas en la playa Grande y playa Chica, a lo largo del período de muestreo.

	ENERO		MARZO		ABRIL	
	Playa	Playa	Playa	Playa	Playa	Playa
	Grande	Chica	Grande	Chica	Grande	Chica
Hembras Adultas	4	4	1	4	10	1
Machos adultos	0	2	5	2	11	1
Juveniles	20	30	9	10	16	11

**Tolerancia al agua.** En la Figura 3 se resumen los datos sobre el número de apariciones y la duración de los comportamientos durante la inundación. El 33.3 % de las hembras, el 60 % de los machos y el 30 % de los juveniles permanecieron dentro de sus cuevas durante las inundaciones. De los individuos que permanecieron dentro de sus cuevas luego de los diez minutos de inundación (N= 12), todas las hembras, juveniles y el 66.7 % de los machos depositaron seda en las paredes de la cueva mientras se producían inundaciones ( $\chi^2= 0.45$ ,  $p= 0.80$ ). Dos machos permanecieron dentro de sus cuevas y no depositaron seda, sino que permanecieron en sus refugios. El 94.1 % de los individuos presentaron “Quietud sobre el sustrato” y no encontramos diferencias en la ocurrencia de éste comportamiento entre las tres categorías (Figura 3,  $\chi^2 = 1.95$ ,  $p= 0.38$ ). Ninguno de los individuos resultó herido o muerto durante el experimento.

Se distinguieron siete unidades de comportamiento durante la inundación (Tabla 2). Los comportamientos que mostraron un mayor número de apariciones fueron el de “Flota” y “Nado”. Las duraciones y el número de apariciones de los comportamientos no difirieron entre los grupos (ver Figura 3), con la excepción de "Segrega seda" que mostró una mayor duración en las hembras en comparación con los juveniles. El 94.1 % de los individuos presentaron la unidad “Quietud sobre el sustrato” y no encontramos

diferencias en la aparición de este comportamiento entre las tres categorías (Figura 3,  $\chi^2= 1.95$ ,  $p= 0.38$ ). No se encontraron diferencias estadísticas en la duración de la inmersión dentro de las cuevas entre las tres categorías (media  $\pm$  desvío estándar, hembras:  $968.00 \pm 685.59$  segundos, machos:  $3178.50 \pm 6529.06$  segundos, juveniles:  $1085.20 \pm 1096.21$  segundos; prueba de Kruskal-Wallis  $H= 0.14$ ,  $p= 0.92$ ).

**Tabla 2.** Descripción de los comportamientos observados durante la inundación de la cueva en *Allocosa senex*.

<b>Unidad de Comportamiento</b>	<b>Descripción</b>
Tapiza la cueva	Cubre las paredes de la cueva con seda.
Tapiza la entrada	Cubre la entrada de la cueva con seda.
Quietud sobre el sustrato	Permanece estática en el sustrato flotante.
Flota	Permanece inmóvil en el agua.
Nado	Mueve las patas I, II y III consecutivamente, cada par sincrónicamente como remando en la superficie del agua, mientras que las patas IV permanecen inmóviles y se extienden hacia atrás.
Buceo	La araña se desplaza bajo el agua similarmente “nada”, pero moviendo las cuatro patas, cada par sincrónicamente.
Segrega Seda	La araña deposita seda sobre el sustrato y se asea.

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que la abundancia de adultos de *A. senex* fue mayor en la costa de la laguna con áreas arenosas más grandes y escasa vegetación psammófila nativa. Este resultado coincide con Jorge et al. (2015) quienes mostraron que *A. senex* presentó mayores valores de abundancia en playas estuarinas con áreas mayores. Los valores de densidad de *A. senex* en la playa grande fueron similares a los reportados para otras arañas excavadoras lobo del género *Geolycosa* (Marshall 1997) y para *Donacosa merlini* (Fernández-Montraveta y Cuadrado 2008).

Los valores más altos de densidad de arañas que observamos en la playa chica podrían interpretarse como una limitación para que *A. senex* se disperse en esta área. Sin embargo, no encontramos diferencias en las distancias recorridas por adultos recapturados en cada playa, al contrario de los informes de Jorge et al. (2015) que observaron valores más bajos de desplazamiento por adultos de *A. senex* en playas más pequeñas. Las distancias de dispersión observadas en el presente estudio por adultos de esta especie fueron similares a las reportadas por Bonte et al. (2003) para *Pardosa monticola* (Clerck, 1757) en las dunas costeras de Francia y Bélgica. Estos últimos autores no encontraron diferencias en las tasas de dispersión media entre las hembras y los machos, de acuerdo con nuestros hallazgos. En este estudio se consideraron sólo los individuos de *A. senex* en actividad durante la hora de muestreo, encontrados tanto caminando como emergiendo de sus cuevas abiertas, sin considerar las arañas que estaban enterradas dentro de sus cuevas cerradas. Las cuevas cerradas son imposibles de detectar durante la noche, por lo que los valores de abundancia y densidad de *A. senex* en las dos playas de Laguna Negra se encuentran subestimados. Además, el efecto de las inundaciones de largo período observadas durante febrero junto con cada uno de los patrones de actividad individuales (hembras, machos y juveniles) y la habilidad para

hacer frente a este fenómeno podrían variar entre las dos playas, lo que podría ser otra explicación de las diferencias de abundancia y densidad encontrada. Estas hipótesis aún no han sido puestas a prueba.

Las diferencias drásticas en los valores de densidad y abundancia de individuos de *A. senex* entre las dos playas también podrían estar relacionadas con diferencias en la cobertura vegetal, incidencia de radiación, temperatura, humedad, presencia de predadores potenciales o abundancia de presas, lo cual podría afectar la calidad del microhábitat para esta especie. Las lagunas costeras son sistemas acuáticos extremadamente complejos caracterizados por una alta productividad primaria (Viaroli et al. 1996). Los valores de densidad para *A. senex* en las playas de laguna costera estudiadas fueron mayores que los registrados en las playas estuarinas (Aisenberg et al. 2011a; Jorge et al. 2015). La línea de deriva característica de ambas playas de la laguna está asociada con una variedad de fauna de artrópodos que podría representar los principales alimentos y por lo tanto mayor disponibilidad de recursos para los individuos de esta especie.

El número de recapturas de adultos en cada playa fue bajo, pero los porcentajes fueron similares a los estudios de captura-marca-recaptura en otras especies de arañas lobo (Kiss y Samu 2000). Además, los porcentajes de recaptura fueron mayores que los reportados por Jorge et al. (2015) para esta especie en playas estuarinas. Las playas consideradas en el estudio de Jorge et al. (2015) tienen mayores niveles de tránsito de turistas, particularmente durante el verano, lo que podría estar relacionado con un mayor impacto en esta araña, mayor mortalidad de adultos y consecuentemente menores tasas de recaptura. De acuerdo con Kiss y Samu (2000) las recapturas ocurrieron siempre un día después de su captura. El bajo número de recapturas podría ser una consecuencia del método de muestreo que no consideró a las arañas enterradas en sus cuevas con las

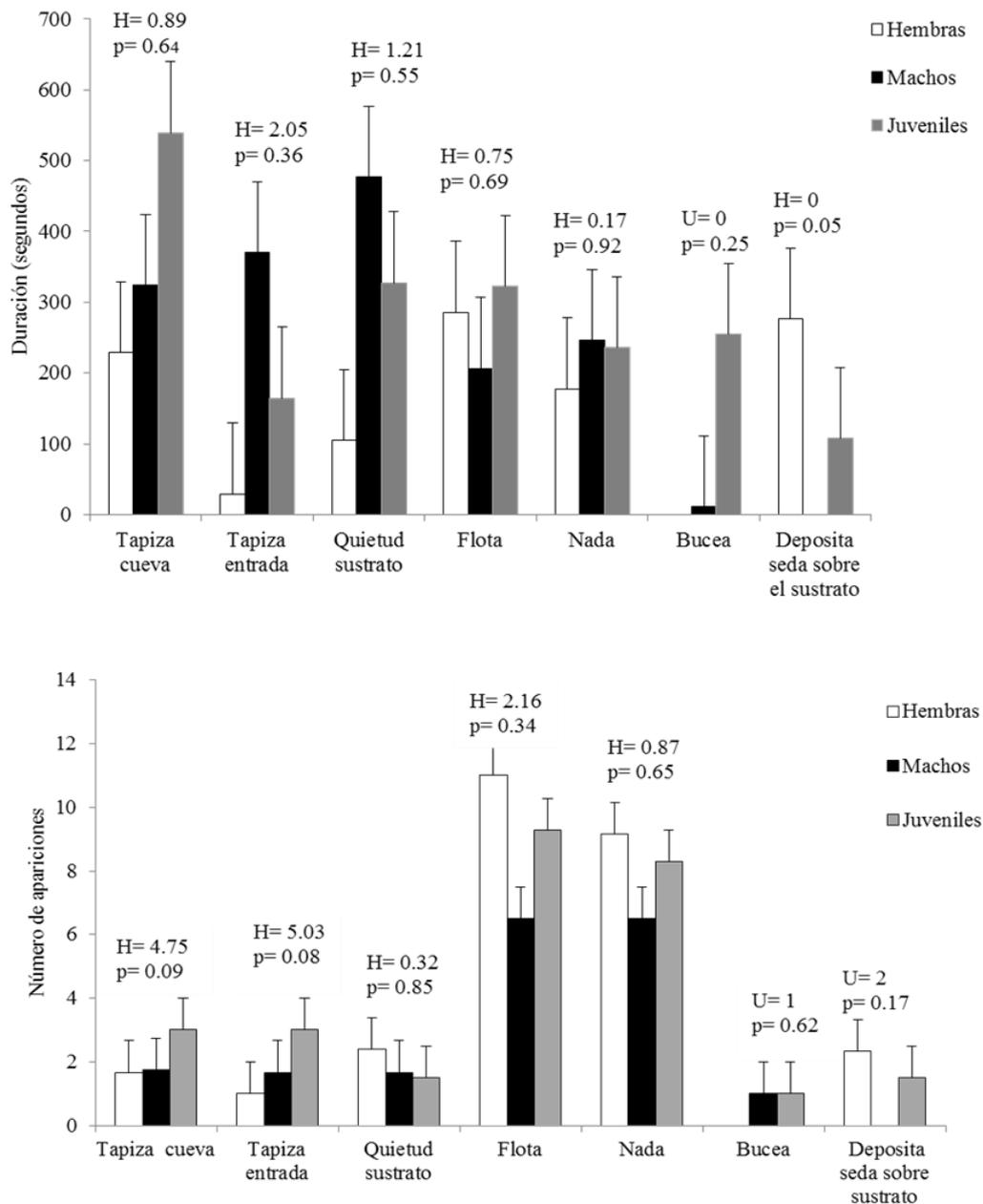
entradas cerradas. Se recapturaron más hembras que machos sugiriendo una mayor frecuencia de dispersión cursorial en las hembras, de acuerdo con la mayor movilidad reportada para este sexo en esta especie (Aisenberg et al. 2007; Aisenberg 2014). Lambeets et al. (2008) indicaron para la araña lobo ribereña, *Pardosa agricola* (Thorell, 1856), que la especialización del hábitat promueve respuestas comportamentales que le permiten optimizar la persistencia a largo plazo bajo estrés de inundación. Además, Framenau et al. (1996) reportaron que la dispersión y sobrevivencia de la araña lobo *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) están estrictamente relacionadas con la dinámica del río. Las inundaciones pueden causar la dispersión horizontal de los animales hacia los hábitats secos o la dispersión vertical hacia la vegetación o las rocas (Adis y Junk 2002). Basados en el presente estudio, cuando los individuos de *A. senex* salen de sus cuevas los comportamientos más comunes son flotar sobre el agua y nadar. Considerando sólo los individuos que permanecían dentro de sus cuevas, todos los machos excepto dos y todas las hembras y juveniles, depositaron seda en las paredes y entradas de la cueva, lo que podría ser una adaptación para resistir la inundación (Figura 3). Este comportamiento es consistente con la importancia de la cueva para esta especie como refugio, escenario de apareamiento y nido de cría para la progenie (Aisenberg et al. 2007; Aisenberg 2014). La seda proporciona a la cueva propiedades físicas impermeables (Nentwig y Heimer 1987), por lo que permanecer en el interior durante las inundaciones podría ser una táctica útil para la supervivencia. Los machos que permanecían en sus cuevas durante la inundación (N= 6) tenían su cuerpo cubierto de gotitas de agua. El cuerpo de *A. senex*, y particularmente las patas, están densamente cubiertos con setas que podrían tener una función hidrófoba, como Stratton et al. (2004) encontró en varias especies de Lycosidae.

La aparición de la unidad “Quietud sobre el sustrato” sugiere que la vegetación psamófila que cubre el hábitat de *A. senex* podría representar botes salvavidas temporales durante las inundaciones para los individuos de esta especie. Las hembras y los juveniles -pero no los machos- liberaron seda sobre el sustrato flotante. Se observó que la seda se liberó durante el comportamiento de aseo que los individuos realizaron en el sustrato. Otros estudios permitirán conocer si existe posibilidad de utilizar la seda para anclar en la vegetación y evitar ser expulsados por las corrientes de agua durante las inundaciones. Los machos y los juveniles, pero no las hembras, mostraron comportamientos de buceo. Por otro lado, las hembras mostraron mayores ocurrencias de unidades flotación y de nado (Figura 3). Las diferencias previamente descritas en las respuestas de inundación entre hembras, machos y juveniles de *A. senex* podrían estar relacionadas con diferencias en el tamaño corporal y las reservas de grasa entre las tres categorías (Aisenberg et al. 2010; Aisenberg y Peretti 2011b) y, concordantemente con sus capacidades de flotación.

Durante el nado, los individuos de *A. senex* avanzaron a través del agua moviéndose consecutivamente pero en sincronía los tres primeros pares de patas, manteniendo el cuarto par de patas extendidas hacia atrás. Este patrón de nado parece similar al descrito para *Geolycosa rogersi* Wallace 1942 por Suter et al. (2003). En Agelenidae los individuos permanecen secos en su dorso durante el nado y no se sumergen; en la familia Pisauridae los individuos avanzan moviendo sincrónicamente los pares propulsivos de patas, en un modo tipo remo (Stratton et al. 2004). La capacidad de moverse en la superficie del agua realizando el comportamiento de remo sería común entre familias de Lycosoidea de acuerdo con Stratton et al. (2004).

Este estudio demuestra que *A. senex* puede resistir las inundaciones y dispersarse a través de la superficie del agua, similarmente a lo que se ha descrito para otras

especies de arañas (Suter et al. 2003; Stratton et al. 2004). La dispersión a través del agua da la posibilidad de conquistar nuevos hábitats o resistir y sobrevivir hasta que el nivel del agua disminuya. Ambas posibilidades parecen ser importantes para los individuos de *A. senex* que habitan playas costeras que sufren drásticos y rápidos aumentos en los niveles de agua. Más estudios de campo utilizando el método de captura-marcado-recaptura podrían ayudarnos a responder si las tácticas de persistencia y/o dispersión en respuesta a las inundaciones son dependientes del sexo. También será importante probar las respuestas de inundación de *A. senex* en aguas con salinidad diferente. Por último, la hidrofobicidad cuticular podría dar a los individuos la posibilidad de mantenerse secos incluso cuando están sumergidos, por lo que los estudios futuros podrían enfocarse a medir la hidrofobicidad en *A. senex*, evaluando la importancia de las setas en relación a dos propiedades importantes, la energía adhesiva y la densidad.



**Figura 3.** Número de apariciones (abajo) y duración (arriba) de los comportamientos correspondientes a las respuestas de inundación en hembras, machos y juveniles de *A. senex*, con los resultados de cada comparación estadística. Se utilizó el test global de Kruskal-Wallis para comparar las tres categorías y el test de U- Mann-Whitney para comparar de a pares.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramson JH. 2004. WINPEPI(PEPI-for-Windows): computer programs for epidemiologists. *Epidemiol Perspect Innovat.* 1-6
- Adis J, Junk WJ. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshw. Biol.* 47: 711-731.
- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. En: Macedo R, Machado G, editors. *Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics.* Waltham (MA): Elsevier; Pp. 163-182.
- Aisenberg A, Costa FG. 2008. Reproductive isolation and sex role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Can. J. Zool.* 86: 648-658
- Aisenberg A, Costa FG, González M, Postiglioni R, Pérez-Miles F. 2010. Sexual dimorphism in chelicerae, forelegs and palpal traits in two burrowing wolf spider (Araneae: Lycosidae) with sex-role reversal. *J. Nat. Hist.* 44: 1189-1202.
- Aisenberg A, González M, Laborda Á, Postiglioni R, Simó, M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. *Neotrop. Fauna. Environ.* 46: 147-152.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011a. Male burrow digging in a sex role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bull. Br. Arach. Soc.* 15: 201-204.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011b. Sexual dimorphism in immune response, fat reserves and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zool.* 114: 272-275.

- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 29-35.
- Albín A, Simó M, Aisenberg A. 2015. Characterisation of burrow architecture under natural conditions in the sand-dwelling wolf spider *Allocosa brasiliensis*. *J. Nat. Hist.* 14: 22-29.
- Alonso-Paz E, Bassagoda MJ. 2006. Flora y vegetación de la costa platense atlántica. En: Menafra R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D, editors. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. *Vida Silvestre*; Pp. 21-34.
- Bonte D. 2013. Cost-benefit balance of dispersal and the evolution of conditional dispersal strategies in spiders. En: Nentwig W, editors. *Spider Ecophysiology*: Springer Heidelberg; Pp. 67-78.
- Bonte D, Lens L, Maelfait JP. 2004. Lack of homeward orientation and increased mobility result in high emigration rates from low-quality fragments in a dune wolf spider. *J. Animal. Ecol.* 73: 643-650.
- Bonte D, Lens L, Maelfait JP, Hoffmann M, Kuijken E. 2003a. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolf spider. *Oecol.* 135: 227-233.
- Bonte D, Vandenbroecke L, Lens L, Maelfait JP. 2003b: Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 270: 1601-1607.
- Capocasale RM. 2001. Review of the South American species of the genera *Aulonia* and *Allocosa* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 29: 270-272.

- Conde D, Vitancurt J, Rodríguez-Gallego L, De Álava, Verrastro DN, Chreties C. Solari S, Teixeira L, Lagos L, Piñeiro G, Seijo L, Caymaris H, Panario D. 2015. Solutions for Sustainable Coastal Lagoon Management: From Conflict to the Implementation of a Consensual Decision Tree for Artificial Opening. En: Baztan J, Chouinard O, Jorgensen B, Tett P, Vanderlinden JP, Vasseur L, editors. Coastal Zones. Solutions for the 21th Century: Elsevier; Pp. 217-250.
- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del Sur del Uruguay. Rev. Brasil. Biol. 55: 457-466.
- Decler K. 2003. Population dynamics of marshland spiders and carabid beetles due to flooding: about drowning, air bubbling, floating, climbing and recolonisation. International Conference 'Towards natural flooding reduction strategies'. Warsaw. 6-13.
- Delfino L, Masciadri S. 2005. Relevamiento florístico en Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. Iheringia. Série Botânica. 60: 119-128
- Foelix RF. 2011. Biology of spiders, Third Edition. New York, Oxford University Press.
- Fernández-Montraveta C, Cuadrado M. 2008. Microhabitat selection in the potentially endangered wolf spider *Donacosa merlini* (Araneae, Lycosidae): implications for spider conservation. Can. J. Zool. 86: 1280-1288.
- Framenau V, Dieterich M, Reich M, Plachter H. 1996. Life cycle, habitat selection and home ranges of *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). Rev. Zool. 223-234.

- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2003. PAST: Paleontological Statistics. Version 1.12. Disponible en: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hayashi M, Bakkali M, Hyde A, Goodacre SL. 2015. Sail or sink: novel behavioural adaptations on water in aerially dispersing species. *BMC. Evol. Biol.* 15: 1-18.
- Hintze J. 2000. NCSS 2000. Kaysville (UT): NCSS, LLC. Disponible en: [www.ncss.com](http://www.ncss.com)
- Jorge C, Laborda A, Díaz M, Aisenberg A, Simó M. 2015. Habitat preference and effects of coastal fragmentation in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Lycosidae; Allocosinae). *J. Anim. Sci.* 5: 309-324.
- Keiser CN, Pruitt JN. 2014. Submersion tolerance in a lakeshore population of *Pardosa lapidicina* (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.* 42: 192-194.
- Kiss B, Samu F. 2000. Evaluation of population densities of the common wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae: Lycosidae) in Hungarian alfalfa fields using mark recapture. *Europ. J. Entomol.* 97: 191-195.
- Lambeets K, Maelfait JP, Bonte D. 2008. Plasticity in flood- avoiding behaviour in two congeneric riparian wolf spiders. *Animal. Biol.* 58: 389-400.
- Marshall SD. 1997. The ecological determinants of space use by a burrowing wolf spider in a xeric shrubland ecosystem. *J. Arid. Environ.* 37: 379-393.
- Mello-Leitão CF. 1945. Arañas de Misiones, Corrientes y Entre Ríos. *Revista del Museo de La Plata (N.S. Zool.)* 4: 213-302.
- Nentwig W, Heimer S. 1987. Ecological aspects of spider webs. En: Nentwig W, editors. *Ecophysiology of spiders*. Heidelberg: Springer-Verlag; p.211–225

- Pétillon J, Montaigne W, Renault D. 2009. Hypoxic coma as a strategy to survive inundation in a salt-marsh inhabiting spider. *Biol. Lett.* 5: 442-445.
- Ronce O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 251-253.
- Santos T, Tellería JL. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas.* 15: 1-7.
- Simó M, Lise AA, Pompozzi G, Laborda A. 2017. On the taxonomy of southern South American species of the wolf spider genus *Allocosa* (Araneae: Lycosidae: Allocosinae). *Zootaxa* 4216: 261-278.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica.* Madrid, Blumé Ediciones.
- Stratton GE, Suter RB, Miller PR. 2004. Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach. *Biol. J. Linn. Soc.* 81: 63-78.
- Suter RB, Rosenberg O, Loeb S, Wildman H, Long JH. 1997. Locomotion on the water surface: propulsive mechanisms of the fisher spider *Dolomedes triton*. *J. Experim. Biol.* 200: 2523-2538.
- Suter RB, Stratton GE, Miller PR. 2003 Water surface locomotion by spiders: distinct gaits in diverse families. *J. Arachnol.* 31: 428-432.
- Suter RB, Stratton GE, Miller PR. 2004. Taxonomic variation among spiders in the ability to repel water: surface adhesion and hair density. *J. Arachnol.* 32: 11-21.
- Viaroli P, Naldi M, Bondavalli C, Bencivelli S. 1996. Growth of the seaweed *Ulva rigida* C. Agardhi in relation to biomass densities, internal nutrient pools and

external nutrient supply in the Sacca di Goro lagoon (Northern Italy). *Hydrobiol.*  
329: 93-103.

## Capítulo 2

La arquitectura de la cueva de la araña lobo *Allocosa senex* en condiciones naturales.

**El presente capítulo ha sido publicado como:**

**Albín A**, Simó M, Aisenberg A. 2015. Characterisation of burrow architecture under natural conditions in the sand-dwelling wolf spider *Allocosa brasiliensis*. J Nat Hist. 14: 22–29.

## INTRODUCCIÓN

Los animales que habitan áreas arenosas abiertas deben desarrollar estrategias morfológicas y comportamentales que les permitan hacer frente a temperaturas extremas, pérdida de agua, falta de refugios y los fuertes vientos (Cloudsley-Thompson 1982; Henschel y Lubin 1992). Muchos artrópodos construyen refugios, donde se protegen de las condiciones climáticas, se regulan térmicamente, mudan, se protegen de los depredadores, forrajean, se reproducen y/o brindan cuidado parental (Cloudsley-Thompson 1982; Aisenberg y Peretti 2011). La construcción de cuevas en artrópodos ha sido indicada para crustáceos, insectos, escorpiones y arañas (McLachlan 1991, Henschel y Lubin 1992; Shivashankar 1994; Fallaci et al. 2002; Dolejš et al. 2008; Halfen y Hasiotis 2010; Aisenberg y Peretti 2011).

Muchas especies de arañas cavan cuevas en el suelo como una manera de obtener condiciones de temperatura y humedad adecuadas y estables para su propia supervivencia y, en algunas ocasiones, para el cuidado de las crías (Henschel y Lubin 1997; Suter et al. 2011). Las cuevas de las arañas pueden ser temporales o permanentes según el sexo y/o la especie (Suter et al. 2011). Las arañas constructoras de cuevas que habitan áreas arenosas necesitan depositar varias capas de seda en las paredes de sus cuevas para asegurar la estabilidad de la construcción (Gwynne y Watkiss 1975; Henschel 1990). Este tipo de cuevas revestidas de seda, en la arena, han sido descritas para Lycosidae (Henschel 1990; Shook 1978; Aisenberg y Peretti 2011), Zodariidae (Jocqué 1991, 1993; Ramírez 1995), Eresidae (Scott Turner et al. 1993; Henschel 1995), Sparassidae (Henschel 1990), y Nemesidae (Montes de Oca y Pérez-Miles 2013).

*Allocosa senex* (Mello-Leitão, 1945) es una araña lobo cavadora que construye cuevas a lo largo de las costas de ríos, lagos y el Océano Atlántico en Argentina, Brasil y Uruguay (Capocasale 1990). Los individuos de esta especie muestran una distribución espacial heterogénea, asociada a la presencia de dunas de arena y vegetación nativa (Costa 1995; Aisenberg et al. 2011). Durante la luz del día, los individuos permanecen dentro de sus cuevas y se vuelven activos durante la noche, cuando se alimentan y se reproducen (Aisenberg 2014). Las hembras y los machos alcanzan la madurez después de 9 a 10 mudas (Aisenberg y Costa 2008). Los machos y las hembras maduran en noviembre-diciembre y sobreviven por dos períodos reproductivos, (1 año) (Aisenberg y Costa 2008). Esta especie muestra una inversión de roles sexuales parcial y dimorfismo sexual de tamaño (Aisenberg et al. 2007). Los machos son más grandes que las hembras y cavan cuevas tubulares profundas, mientras que las hembras vírgenes construyen cápsulas superficiales de seda (Aisenberg et al. 2007). Los estudios en condiciones de laboratorio indicaron que las cuevas de los machos promedian 10 cm de longitud y 0.9 cm de ancho, y la de las hembras promedian 3.0 cm de longitud y 0.8 cm de ancho (Aisenberg et al. 2007). Según observaciones realizadas en cautiverio por Capocasale (1990), los juveniles pequeños de esta especie construyen cuevas ramificadas, pero no se ha observado aún, este tipo de construcciones, en condiciones naturales.

Las hembras de *A. senex* prefieren a machos con cuevas más largas (Aisenberg et al. 2007). Durante el cortejo las hembras inspeccionan las construcciones de los machos siguiéndolos hasta el fondo de sus cuevas. Luego, pueden aceptar la monta o retirarse (Aisenberg et al. 2007). Las cópulas ocurren dentro de las cuevas de los machos, después de copular los machos salen de las cuevas y las hembras permanecen. Los machos cubren completamente las entradas desde afuera y las hembras cooperan colocando la seda desde adentro (Aisenberg et al. 2007). Las cuevas de los machos son

refugios de apareamiento y nidos de cría. Las hembras ovipondrán hasta cuatro sacos de huevos entre enero y mayo y emergerán para permitir la dispersión de los juveniles (Aisenberg 2014). La selección de machos de acuerdo a la longitud de la cueva por parte de las hembras sugiere altas presiones selectivas actuando sobre el comportamiento de cavado masculino en esta especie. Los machos donan a las hembras un refugio con condiciones estables para el cuidado de los huevos y el desarrollo de los juveniles. Adicionalmente, cerrando y camuflando la entrada de la cueva desde el exterior, están protegiendo a las hembras de los depredadores como las avispas pompilidas del género *Anoplius* (Costa 1995; Stanley et al. 2013).

Los individuos de *A. senex* se localizan diferencialmente en la duna según a su estadio y sexo (Aisenberg et al. 2011). Sin embargo, hasta ahora las características de las cuevas construidas por juveniles, hembras y machos en condiciones naturales son desconocidas. Los objetivos de este estudio son caracterizar forma y dimensiones de las cuevas de adultos y juveniles de *A. senex* en el campo y comparar los resultados con los datos obtenidos en cautiverio. Se espera encontrar diferencias según la etapa del desarrollo y sexo. Finalmente se discutirán las presiones de selección que podrían moldear la construcción de cuevas en esta especie.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Se localizaron cuevas de *A. senex* habitadas por individuos de cada categoría (machos, hembras y juveniles N= 30 para cada grupo) de desde diciembre de 2012 a marzo de 2013 y desde diciembre de 2013 a marzo de 2014 en la zona costera de Brisas del Uruguay (S33°51'0.28" S, 50°24'41.4" W), Nueva Palmira, Colonia, Uruguay. Se recolectaron adultos (machos y hembras) y juveniles pequeños que fueron categorizados

por el tamaño (del ancho del cefalotórax: 1.5-3.2 mm) (Aisenberg y Costa 2008). Se trabajó durante la noche después de las 10 pm usando linternas de cabeza.

Se ubicaron las entradas abiertas de las cuevas y se extrajo la araña ofreciéndole una larva de *Tenebrio molitor* (Coleoptera) atada a un hilo. Esperamos a que la araña atacara a la presa y la mordiera para tironear el hilo, de acuerdo con la técnica de Carrel (2003) para *Geolycosa xera archibaldi* (McCrone 1963) y *Geolycosa hubbelli* (Wallace 1942). Una vez que la cueva estuvo vacía, se midió el diámetro de la entrada con un calibre y la longitud de la cueva con un alambre fino con una escala métrica incorporada. Se registró la temperatura dentro de la cueva (en la base), usando un termocupla digital Digi-Sense, Cole Parmer. En las cuevas de juveniles no fue posible registrar la temperatura debido a la incompatibilidad entre el diámetro de la cueva y el de la termocupla.

Las arañas extraídas de sus cuevas fueron llevadas al laboratorio donde se sexaron y midieron. Se utilizó el ancho del cefalotórax como representativo del tamaño corporal (ver Moya-Laraño et al. 2003). Posteriormente, los individuos fueron liberados en la naturaleza en el mismo lugar donde se habían recolectado. Especímenes representativos fueron depositados en la colección aracnológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

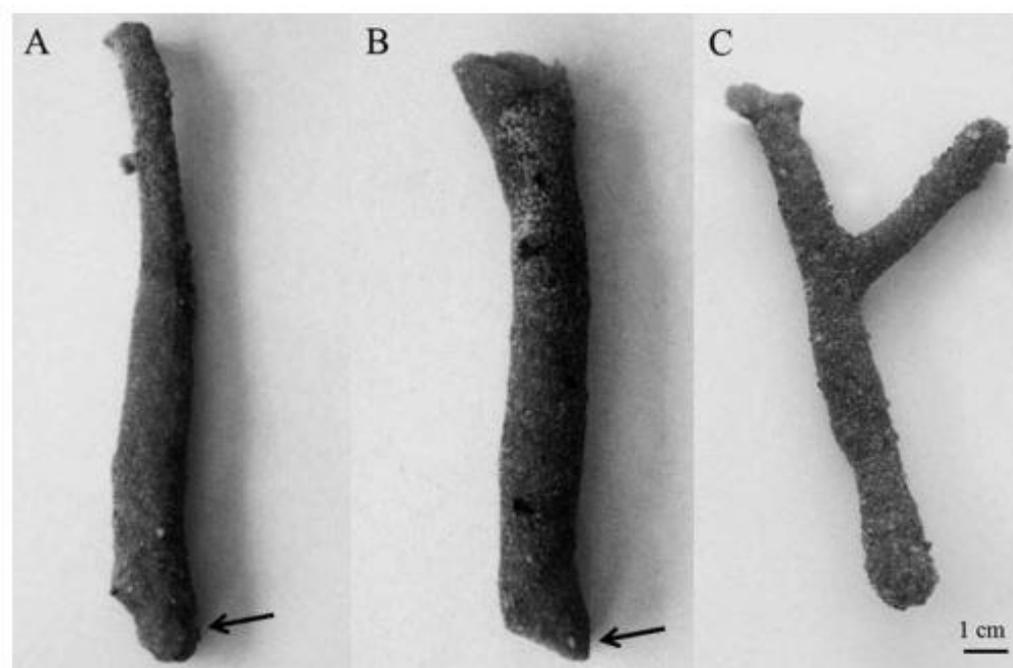
Para determinar la forma de cueva de *A. senex* se realizaron pruebas de llenado de cuevas vacías con espuma de poliuretano, yeso, cera de vela, parafina, yeso para dentista y cera natural abeja. Se escogió la cera natural de abeja porque mantiene mejor la forma de la cueva construida en la arena. Cada cueva vacía (n= 30 para cada categoría) se llenó con cera natural de abeja fundida y se esperó veinte minutos para que el molde se endureciera. Se extrajeron los moldes y en el laboratorio se tomaron 3

imágenes de cada uno. Se analizaron las dimensiones de la cueva (diámetro y longitud) con el programa UTHSCSA Image Tool y se promediaron los valores obtenidos a partir de cada imagen para análisis posteriores. En el caso de las cuevas ramificadas de juveniles se consideró la longitud de la rama principal (la más larga y vertical). Se calculó el volumen de la cueva midiendo el desplazamiento del fluido después de introducir cada uno de los moldes en un cilindro graduado de vidrio de 500 cm<sup>3</sup> ( $\pm$  5 cm<sup>3</sup>) con agua, siguiendo a Suter et al. (2011). Los volúmenes se calcularon sólo en cuevas adultas, pero no en cuevas juveniles debido a limitaciones de tamaño y forma.

Comparamos las dimensiones de las cuevas en las tres categorías. Para ello, se analizó la homogeneidad de varianzas y la normalidad en las variables. Para confirmar la distribución normal (test de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (test de Levene), se compararon las variables con ANOVA global y pruebas t de Student post-hoc para muestras independientes. Las variables que no siguieron una distribución normal ni presentaron varianzas homogéneas se analizaron con pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (global) y test de la U Mann-Whitney. Se realizaron regresiones lineales simples del ancho del cefalotórax como variable independiente y la longitud de la cueva como variable dependiente; la longitud de la cueva como variable independiente y la temperatura como variable dependiente. Los datos se analizaron utilizando el paquete estadístico Past versión 1.18 (Hammer et al. 2003) y NCSS 2001 (Copyright Hintze 2000 Hintze).

## RESULTADOS

Las cuevas habitadas por adultos fueron tubulares con una sola entrada y todos mostraron una cámara terminal (Figura 1 A y B). Los juveniles presentaron cuevas tubulares ramificadas y con dos entradas pero sin cámara terminal (Figura 1C).



**Figura 1.** Moldes de cera de abeja con la forma de la cueva habitada por hembras (A), machos (B) y juveniles (C). La flecha negra indica la ubicación de la cámara terminal.

Cuando se compararon las dimensiones de las cuevas entre las tres categorías, se observaron diferencias estadísticas entre las mismas (Tabla 1): las cuevas habitadas por juveniles fueron más cortas y más estrechas comparadas con las cuevas habitadas por machos y hembras, pero no se hallaron diferencias en las dimensiones (ancho y largo) de las cuevas entre machos o hembras.

La longitud de la cueva no mostró correlación con el ancho del cefalotórax en los machos ( $R= 0.19$ ,  $F_{1,28} = 1.11$ ,  $p= 0.30$ ) ni en las hembras ( $R= 0.25$ ,  $F_{1,28} = 1.91$ ,  $p =$

0.18), pero mostraron una relación positiva en los juveniles ( $R= 0.40$ ,  $F_{1,28} = 5.36$ ,  $p = 0.03$ ,  $\beta= 0.40$ ). El ancho de la cueva no mostró correlación con el ancho del cefalotórax en los machos ( $R= 0.33$ ,  $F_{1,28} = 3.52$ ,  $p= 0.07$ ), hembras ( $R= 0.08$ ,  $F_{1,28} = 0.21$ ,  $p= 0.64$ ) o juveniles ( $R= 0.02$ ,  $F_{1,28} = 0.05$ ,  $p= 0.82$ ). No se encontraron diferencias en la temperatura interna de cuevas habitadas por machos o hembras (Tabla 1). Tampoco se encontró una relación significativa entre la longitud de la cueva y la temperatura en los machos ( $R= 0.34$ ,  $F_{1,28} = 3.56$ ,  $p= 0.06$ ), ni en hembras ( $R= 0.33$ ,  $F_{1,28} = 3.56$ ,  $p= 0.07$ ), si bien en ambos casos se encuentra en el límite de significación. No se hallaron diferencias en el volumen entre cuevas habitadas por machos o hembras (Tabla 1).

**Tabla 1.** Características de la cueva (media  $\pm$  desviación estándar) en *A. senex* para cada categoría, con las correspondientes comparaciones estadísticas entre ellas.

	Hembras	Machos	Juveniles	Estadístico
Longitud (cm)	11.38 $\pm$ 3.84	12.94 $\pm$ 5.65	7.24 $\pm$ 1.95	$H_2= 30.6$ , $p= 0.0001$ Hembras vs machos: $U= 404.5$ , $p= 0.51$ Machos vs juveniles: $U= 122.5$ , $p= 0.001$ Hembras vs juveniles: $U= 134.0$ , $p= 0.0001$
Ancho (cm)	1.54 $\pm$ 0.37	1.67 $\pm$ 0.69	0.88 $\pm$ 0.37	$H_2= 40.7$ , $p= 0.0001$ Hembras vs machos: $U= 4.0$ , $p= 0.43$ Machos vs juveniles: $U= 86.0$ , $p= 0.0001$ Hembras vs juveniles: $U= 70.5$ , $p= 0.0001$
Temperatura interna (°C)	21.43 $\pm$ 2.45	24.76 $\pm$ 5.19	-	$U= 443$ , $p= 0.92$
Volumen (cm <sup>3</sup> )	16.70 $\pm$ 12.00	11.50 $\pm$ 7.20	-	$U= 346$ , $p= 0.12$

## DISCUSIÓN

Los resultados confirman que las cuevas construidas por *A. senex* en el campo muestran diferencias en longitud, ancho y forma, según la etapa de desarrollo de los individuos. Las cuevas habitadas por adultos fueron más largas y más anchas comparadas con aquellas correspondientes a los juveniles. Más aún, mientras que las cuevas habitadas por adultos fueron tubulares con una sola entrada, aquellas habitadas por los juveniles mostraron una ramificación y dos entradas, similar a lo observado en cautiverio por (Capocasale 1990). Estas diferencias de forma y dimensiones de las cuevas podrían estar asociadas con las presiones selectivas que actúan en juveniles y adultos en esta especie. De acuerdo a estudios anteriores, los criterios de elección femenina se basan en las características de las cuevas del macho (Aisenberg et al. 2007). Además, la distribución agrupada de cuevas según la etapa de desarrollo ya reportada para esta especie (Aisenberg et al. 2011) podría tener consecuencias sobre las dimensiones y forma de la cueva debido a características del sustrato, vegetación y humedad. Las áreas preferidas por los adultos de *A. senex* es la base de la duna, esto podría estar asociado con una mayor protección contra los vientos del sur (Aisenberg et al. 2011).

Aunque la longitud de las cuevas habitadas por machos fue similar a los datos obtenidos en cautiverio, inesperadamente las cuevas habitadas por hembras fueron marcadamente más grandes, aproximadamente cuatro veces el tamaño reportado para esta especie en condiciones de laboratorio (Aisenberg et al. 2007). Una posible explicación sería que las hembras encontradas en el campo dentro de las cuevas con entradas abiertas podrían ser hembras recién apareadas que están ocupando cuevas masculinas. Además, los refugios de seda poco profundos construidos por las hembras (ver Aisenberg et al. 2007) podrían hacerse a campo y ser abandonados por las hembras después del atardecer, por lo que permanecerían sin ser detectados durante los

muestreos de campo del presente estudio. Todas estas hipótesis requieren ser puestas a prueba.

Las cuevas habitadas por machos y hembras adultas mostraron cámaras terminales en el fondo, similares a las descritas para *Eupalaestrus weijenberghi* Thorell, 1869 (Pérez-Miles et al. 2000) y para la araña lobo *Donacosa merlini* Alderweireldt y Jocqué, 1991. En *E. weijenberghi* el tubo terminal angosto funciona como un mecanismo defensivo contra las avispas pompilidas (Costa et al. 2004). Aunque estos tubos terminales ya habían sido descritos para las cuevas de machos de *A. senex* (Aisenberg y Peretti 2011), no se habían observado en las cuevas de hembras en el laboratorio (Aisenberg et al. 2007). El tubo terminal podría proporcionar a los adultos protección contra las avispas de *Anoplius* que son frecuentes parasitoides de esta especie (Costa 1995; Stanley et al. 2013). El tubo funcionaría como una trinchera, dificultándole a la avispa la manipulación de la araña y la picadura.

Sorprendentemente, el ancho de la cueva no aumentó con el tamaño de los individuos en ninguna categoría. Sin embargo, el largo de las cuevas mostró una relación positiva con el ancho del cefalotórax en los juveniles, siendo sus cuevas más cortas. Miller y Miller (1984) registraron una correlación significativa entre el largo de la cueva y el tamaño corporal para las arañas lobo *Geolycosa*.

La construcción de la cueva en la arena por arañas ha sido descrita como una actividad costosa por el costo energético del comportamiento de cavado, y a la deposición de varias capas de seda necesarias para proporcionar estabilidad a las estructuras (Henschel y Lubin 1992). Las arañas posiblemente toman sus decisiones de excavación basadas en la ecuación entre los altos costos de construcción versus los beneficios de construir cuevas más largas. Debido a que el largo de la cueva del macho

está sujeto a elección de la hembra y que las cuevas masculinas (y tal vez las cuevas de las hembras apareadas también) son nidos para la progenie se espera que los machos tengan presiones de selección más intensas que los juveniles en la construcción de cuevas largas. Por el contrario, las hembras construyen refugios superficiales tapizados con seda (Aisenberg y Peretti 2011) La ubicación agrupada y diferencial de las cuevas de juveniles en la ladera de la duna (Aisenberg et al. 2011) también podría explicar las diferencias en las características de las cuevas entre los estadios de desarrollo.

De acuerdo con observaciones ocasionales (A. Aisenberg, datos no publicados), las dos entradas permitirían a los juveniles escapar de los ataques de las avispas cuando entran en sus cuevas escapando a través de una entrada discreta. Por otro lado, un mayor tamaño y quelíceros más grandes permitirían a los adultos de esta especie adoptar comportamientos más ofensivos durante los ataques de avispas dentro de sus cuevas. Adicionalmente, los tubos terminales situados estratégicamente dentro de cuevas de los machos y las hembras les proporcionarían refugio y protección de la avispa. La plasticidad en el comportamiento anti-predador de según al estadio ha sido citada para varias especies de arañas (Persons y Rypstra 2001; Jakob et al. 2011).

Los estudios futuros se centrarán en probar si las cuevas largas encontradas ocupadas por hembras en el campo corresponden a hembras vírgenes y/o apareadas o, por otro lado, son cuevas construidas por machos y donadas a las hembras después del apareamiento. Además, sería interesante probar si los juveniles varían las características de sus cuevas de acuerdo a su etapa de desarrollo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. En: Macedo R, Machado G, editors. Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics. Waltham (MA): Elsevier; Pp. 163-182.
- Aisenberg A, Costa FG. 2008. Reproductive isolation and sex-role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. Can. J. Zool. 86: 648-658.
- Aisenberg A, González M, Laborda Á, Postiglioni R, Simó M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. Stud. Neotrop. Fauna. Environ. 46: 147-152.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Male burrow digging in a sex-role reversed spider inhabiting water-margin environments. Bull. Br. Arach. Soc. 15: 201-204.
- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 29-35.
- Alderweireldt M, Jocque R. 1991. A remarkable new genus of wolf spiders from Southwestern Spain (Araneae, Lycosidae). Entomologie 61: 103-111.
- Capocasale RM. 1990. Las especies de la subfamilia Hippasinae de América del Sur (Araneae, Lycosidae). J. Arachnol. 18: 131-134.
- Carrel JE. 2003. Ecology of two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) syntopic in Florida scrub: burrow/body size relationships and habitat preferences. J. Kansas. Entomol. Soc. 76: 16-30.

- Cloudsley-Thompson JL. 1982. Desert adaptations in spiders. *Scientific. Rev. Arid. Zone. Res.* 1: 1-14.
- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. *Rev. Brasil. Biol.* 55: 457-466.
- Dolejš P, Kubcová L, Buchar J. 2008. Subterrestrial life of *Arctosa lutetiana* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 36: 202-203.
- Fallaci M, Aloia A, Colombini I, Chelazzi L. 2002. Population dynamics and life history of two *Phaleria* species (Coleoptera, Tenebrionidae) living on the Tyrrhenian sandy coast of central Italy. *Acta Oecol.* 23: 69-79.
- Gwynne DT, Watkiss J. 1975. Burrow blocking behaviour in *Geolycosa wrightii* (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.* 23: 953-956.
- Halfen AF, Hasiotis ST. 2010. Neoichnological study of the traces and burrowing behavior of the Western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae): paleopedogenic and paleoecological implications. *Palaios.* 25: 703-720.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2003. Past Palaeontological, version 1.18. Copyright Hammer & Harper. [cited 2009 March 15]. Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer>
- Henschel JR. 1990. The biology of *Leucorchestris arenicola* (Araneae: Heteropodidae), a burrowing spider of the Namib dunes. En: MK Seely, editors. *Namib ecology: 25 years of Namib research.* Transvaal Museum Monograph No. 7. Pretoria. Pp. 115-127.

- Henschel JR. 1995. Tool use by spiders: stone selection and placement by corolla spiders *Ariadna* (Segestriidae) of the Namib Desert. *Ethology* 101: 187-199.
- Henschel JR, Lubin YD. 1992. Environmental factors affecting the web and activity of a psammophilous spider in the Namib Desert. *J. Arid. Environ.* 22: 173-189.
- Henschel JR, Lubin YD. 1997. A test of habitat selection at two spatial scales in a sit-and wait predator: a web spider in the Namib Desert dunes. *J. Anim. Ecol.* 66: 401-413.
- Hintze J. 2000. NCSS 2000. Kaysville (UT): NCSS, LLC. Disponible en: [www.ncss.com](http://www.ncss.com)
- Jakob E, Skow C, Long S. 2011. Plasticity, learning and cognition. En: Herberstein ME, editor. *Spider behaviour: flexibility and versatility*. Cambridge: Cambridge University Press; Pp. 307-347.
- Jocque R. 1991. A generic revision of the spider family Zodariidae (Araneae). *Bull Am. Mus. Nat. Hist.* 201: 1-160.
- Jocque R. 1993. "We'll meet again", an expression remarkably applicable to the historical biogeography of Australian Zodariidae (Araneae). *Mem. Queensland Mus.* 33: 561-564.
- McLachlan A. 1991. Ecology of coastal dune fauna. *J. Arid. Environ.* 21: 229-243.
- Miller GL, Miller PR. 1984. Correlations of burrow characteristics and body size in burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Florida Entomol.* 67: 314-317.

- Montes de Oca L, Pérez-Miles F. 2013. Two new species of *Chaco tullgren* from the Atlantic coast of Uruguay (Araneae, Mygalomorphae, Nemesiidae). *Zookeys* 337: 73-87.
- Moya-Laraño J, Pascual J, Wise DH. 2003. Mating patterns in late-maturing female Mediterranean tarantulas may reflect the costs and benefits of sexual cannibalism. *Anim. Behav.* 66: 469-476.
- Pérez-Miles F, Costa FG, Toscano-Gadea C, Mignone A. 2000. Tarántulas que controlan un escarabajo plaga de pasturas. *Memorias XXXV Cong. Nac. Entomol. Méx., Acapulco*; Pp. 60-63.
- Persons MH, Rypstra AL. 2001. Wolf spiders show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *J. Chem. Ecol.* 27: 2493-2504.
- Ramírez MG. 1995. Natural History of the spider genus *Lutica* (Araneae, Zodariidae). *J. Arachnol.* 23: 111-117.
- Scott Turner J, Henschel JR, Lubin YD. 1993. Thermal constraints on prey-capture behavior of a burrowing spider in a hot environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 35-43.
- Shivashankar T. 1994. Advanced sub social behaviour in the scorpion *Heterometrus fulvipes* Brunner (Arachnida). *J. Bioscience.* 19: 81-90.
- Shook RS. 1978. Ecology of the wolf spider *Lycosa carolinensis* Walckenaer (Araneae: Lycosidae) in a desert community. *J. Arachnol.* 6: 63-64.

- Stanley E, Toscano-Gadea C, Aisenberg A. 2013. Spider hawk in sand dunes: *Anoplius bicinctus* (Hymenoptera: Pompilidae), a parasitoid wasp of the sex-role reversed spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae). J. Insect. Behav. 26: 514-524.
- Suter RB, Gail E, Stratton GE, Miller PR. 2011. Mechanics and energetics of excavation by burrowing wolf spiders, *Geolycosa* spp. J. Insect. Science. 11: 22.

## Capítulo 3

### Preferencia de sustrato por machos cavadores en una araña lobo Neotropical

**La publicación de este capítulo se encuentra en preparación:**

**Albín A**, Bardier G, Peretti A.V, Simó M, Aisenberg A. 2017. Substrate preference by burrow-digging males in a Neotropical sand-dwelling wolf spider

## INTRODUCCIÓN

Las construcciones de refugios, cuevas o nidos, maximizan la aptitud de los individuos en términos de evitar depredadores, atraer a compañeros sexuales y protegerse a sí mismos y a su progenie de condiciones climáticas (Hansell 2005). Los procesos de construcción implican costos energéticos considerables que a menudo implican un trade-off con otro rasgo físico o de comportamiento (Okano et al. 2010). La calidad de los materiales utilizados en las construcciones puede afectar el comportamiento de construcción y la estructura final, influenciando el éxito de su función. Varias especies de animales costeros transforman sus hábitats extremos y/o impredecibles construyendo estructuras que generan microhábitats con condiciones más estables para refugiarse, aparearse o criar. Estas construcciones pueden variar de acuerdo al tipo de sedimento. Por ejemplo, *Austrohelice crassa* (Dana, 1851), un cangrejo que habita los sedimentos intermareales al norte de Nueva Zelanda, construye refugios que pueden variar en altura de acuerdo con la topografía y la geoquímica del sedimento (Morrissey et al. 1999). Otro ejemplo interesante es el del cangrejo de arena *Emerita analoga* Stimpson, 1857, construye cuevas en las zonas submareales poco profundas de las playas californianas. En esta especie, el tiempo de construcción de la cueva es dependiente no sólo del tamaño de los granos del sedimento, sino también del tamaño corporal, la carga parasitaria y la condición reproductiva de los individuos (Dugan et al. 2000; Kolluru et al. 2011).

Varias especies de arácnidos construyen cuevas donde residen temporal o permanentemente (Gwynne y Watkiss, 1975; Henschel y Lubin 1992; Henschel 1995; Tso et al. 2003; Pérez Miles et al. 2005; Suter et al. 2011; Hembree 2013). Las cuevas de las arañas están frecuentemente tapizadas con seda, a veces interconectando varios hilos juntos de una manera compleja (Foelix et al. en prensa). En los escorpiones y

solífugos, el cavado de la cueva consiste en extraer y apisonar el sustrato, pero sin utilizar sustancia de cementación (Polis 1990; Warburg y Polis 1990; Punzo 1998). Las cuevas de arácnidos pueden ser modificaciones relativamente simples de las fisuras naturales del suelo, o construcciones complejas profundas con una o más aberturas, o con puertas trampa (Foelix 2011). Más aún, las cuevas pueden externamente mostrar torretas, extensiones aéreas de la construcción compuestas por seda, partículas de tierra o arena, residuos vegetales o guijarros, que son extensiones del sistema sensorial del arácnido y pueden funcionar para detectar presas potenciales fuera de la cueva, protegerse de los depredadores y evitar las inundaciones dentro de la cueva (Shook 1978; Alderweireldt y Jocque 1991; Henschel 1995; Henschel y Lubin 1997; Logunov 2011). Las características del suelo afectarán los costos energéticos de la actividad de cavado, las dimensiones de la estructura resultante y, consecuentemente, su efectividad para cumplir con sus funciones (Henschel y Lubin, 1997; Suter et al. 2011).

La araña lobo nocturna *Allocosa senex* (Mello-Leitão, 1945), habita las costas arenosas de Argentina, Brasil y Uruguay (Capocasale 1990). Esta especie considerada sinónimo nuevo de *A. brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910), recientemente fue revalidada (Simó et al. 2017). Los individuos construyen cuevas revestidas de seda en las que permanecen durante el día y en invierno, volviéndose activos en las noches de verano (Costa 1995). En condiciones de laboratorio las cuevas de los machos son más largas que las de las hembras (10 cm y 3,5 cm de longitud, respectivamente) (Aisenberg et al. 2007). Según estudios recientes, los machos de *A. senex* serían capaces de modificar su comportamiento de construcción y alargar sus cuevas de acuerdo a la disponibilidad de hembras (Carballo et al. 2017). Esta especie tiene una amplia distribución geográfica (Capocasale 1990; Simó et al. 2017) que incluye playas con diferencias drásticas en la granulometría y composición del sustrato. Sin embargo, la información sobre las

preferencias del sustrato o las diferencias en el comportamiento de cavado de acuerdo a las características de la arena en *A. senex* es desconocida. Los objetivos de este estudio son poner a prueba la preferencia de sustrato en machos de *A. senex* simultáneamente expuestos a arena gruesa y fina y comparar el comportamiento de construcción de la cueva entre los dos sustratos. Esperamos encontrar variaciones en el comportamiento de cavado de la cueva del macho en arena gruesa o fina, particularmente debido a las capas de seda requeridas para mantener la cueva estable y firme en cada sustrato.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Recolección y mantenimiento.** Se realizaron análisis de granulometría en muestras de arena de la playa de San José de Carrasco, Canelones, Uruguay (34°51'06.06"S, 55°58'46.71"W) y Paso del Molino, Lavalleja, Uruguay (34°16'40.10"S, 55°14'00.80"W), en el Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Se confirmó que la playa de San José de Carrasco arena fina, (AF) muestra un porcentaje más alto de arena de granos finos en comparación con la playa de Paso del Molino arena gruesa, (AG) que muestra predominancia de arena gruesa (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resultados del análisis de granulometría que muestra el peso de clastos del sustrato en muestras de la playa de San José de Carrasco (AF) y en la playa de Paso del Molino (AG).

Diámetro del clasto	Playa de San José de Carrasco	Playa de Paso de Molino
	Peso (g)	Peso (g)
≥ 2 mm	0	177.5
1 mm	0.5	111.2
500 um	52.7	48.1
250 um	63.3	13.0
125 um	232.6	1.1
63 um	7.3	0.2
< 63 um	0.1	0.4

Se recogieron 30 machos adultos de *A. senex* en la playa de San José de Carrasco (costa estuarina) y 30 machos adultos en la playa de Paso del Molino (costa riparia) entre enero de 2013 y marzo de 2015. Los individuos fueron capturados durante la noche usando una linterna de minero. Los especímenes se colocaron individualmente en placas de Petri de 9.5 cm de diámetro y 1.5 cm de alto, con arena de su localidad original como sustrato y se les proporcionó agua mediante un algodón húmedo. Se mantuvieron a las arañas en ciclos de luz natural. La temperatura durante el mantenimiento fue de  $26.25 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$  (rango 22-31°C) y la humedad promedió  $66.25 \pm 5.41\%$  (rango: 59-76). Las arañas se alimentaron tres veces a la semana con larva de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Tenebrionidae).

**Elección de sustrato.** Las pruebas con los machos se realizaron siete días después de su captura en el campo con la finalidad de que las arañas se aclimataran a condiciones de laboratorio. Se colocó cada macho (n = 30 machos de cada localidad) en un terrario de vidrio de 30 cm de longitud, 16 cm de ancho y 20 cm de altura, con arena como sustrato

y una capa de 5 cm de arena humedecida en la base, siguiendo estudios previos sobre esta especie (Aisenberg et al. 2007). Muestras de los dos tipos de suelo de la localidad original de captura de las arañas fueron utilizadas para las pruebas. Se colocó suelo con grano fino en una mitad del terrario y con arena gruesa en la mitad restante (Figura 1).



**Figura 1.** Diseño experimental de selectividad del sustrato. Se observa la arena fina de San José de Carrasco, Canelones, Uruguay, a la izquierda, y la arena gruesa de Paso del Molino, Lavalleja, Uruguay, a la derecha.

La posición de la arena gruesa y de la fina en el terrario se alternó entre las pruebas (derecha e izquierda en el terrario) para reducir el efecto del método de estudio. Luego se colocó un macho y después de 48 horas, se comprobó la presencia de cueva en cada mitad del terrario y se midieron las dimensiones de la construcción (longitud y diámetro). En estudios previos de esta especie (Aisenberg et al. 2007), los individuos construyen sus cuevas contra las paredes de vidrio del terrario, lo que permite medir las

dimensiones de la cueva a través de la pared del terrario. Se midió el ancho del cefalotórax, característica considerada representativa del tamaño corporal en las arañas; (Marshall y Gittleman 1994; Eberhard et al. 1998; Moya-Laraño 2003), ancho abdominal, y el peso de cada individuo inmediatamente antes de las pruebas. Se consideró el índice ancho abdominal/ ancho cefalotórax como representativo de la condición corporal, siguiendo lo propuesto por Moya-Laraño et al. (2003) en otra araña lobo.

**Comportamiento de cavado de la cueva.** Se disponían datos generados anteriormente sobre el cavado de cueva de machos de *A. senex* en arena fina de San José de Carrasco, Canelones, Uruguay (Aisenberg y Peretti 2011), siguiendo la misma metodología se decidió registrar el cavado de la cueva del macho sólo para arena gruesa y luego se compararon los resultados de ambos tipos de sustratos.

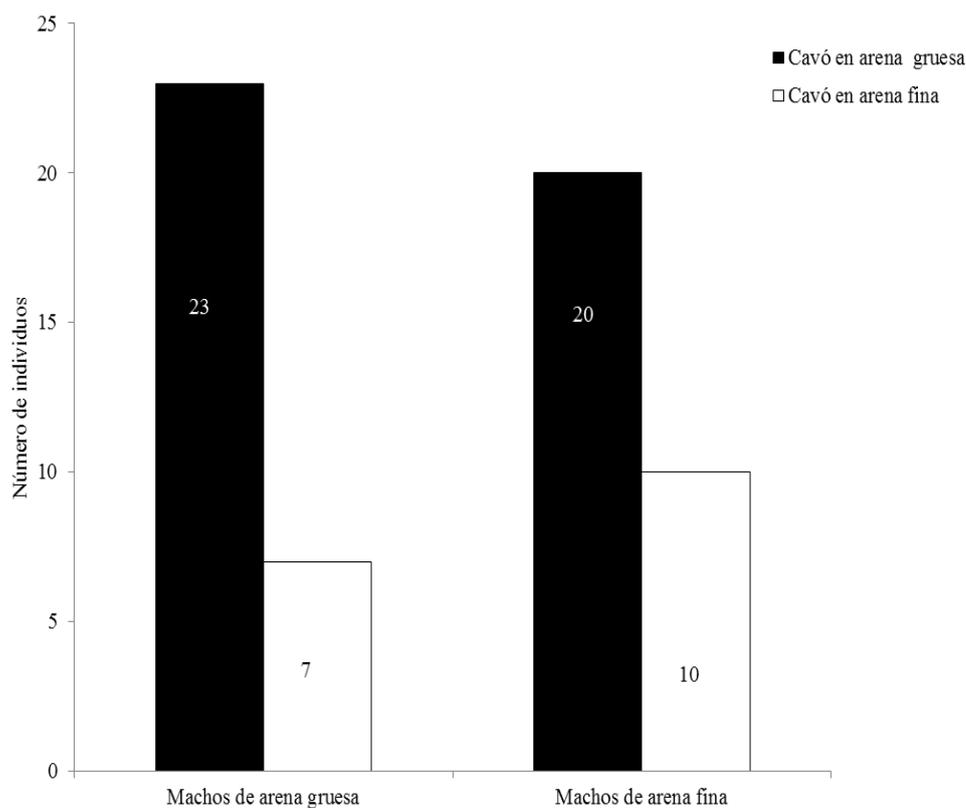
Para el registro del cavado de la cueva del macho en arena gruesa se recolectaron 20 machos adultos de *A. senex* entre diciembre de 2014 y enero de 2015 en Paso del Molino (AG) (34°16'40.10"S, 55°14'00.80"W) Lavalleja, Uruguay. Los individuos fueron capturados durante la noche usando una linterna de minero con condiciones de alimentación y mantenimiento similares a las descritas anteriormente en esta sección. Durante las observaciones de cavado de cueva, la temperatura promedio fue de  $25.90 \pm 2.80$  °C (rango: 21-24 ° C) y la humedad de  $64.00 \pm 3.10$  % (rango: 56-70). Cada macho se colocó individualmente en un terrario de vidrio de 30 cm x 16 cm x 20 cm, con arena gruesa de su lugar de origen. Se colocaron 15 cm de arena seca y 5 cm de arena húmeda en la base siguiendo el protocolo de Aisenberg y Peretti (2011). Debido a que la especie forragea durante la noche los experimentos se realizaron en el día, entre las 2 y las 5 PM para fomentar la construcción rápida de la cueva, de acuerdo con de Aisenberg y Peretti (2011).

Se registró el comportamiento de construcción de 10 machos de *A. senex* durante una hora, desde que el macho comenzó a remover la arena con los quelíceros, patas delanteras y pedipalpos. Si el comportamiento de cavado no ocurría en los primeros 30 minutos, se finalizaba la observación (N=10). Después de una hora, se midieron las dimensiones de la cueva (longitud y diámetro). Diez machos no cavaron y fueron descartados de las observaciones. Se registraron las observaciones con una cámara de vídeo Sony DCR-SR85. Se analizó el número de apariciones y las duraciones de los patrones de comportamiento de cavado usando J Watcher (Blumstein et al. 2000).

Los resultados se analizaron utilizando los paquetes estadísticos NCSS (Copyright 2000 Jerry Hintze) y Past Paleontological Statistics, versión 1.18 (Hammer et al. 2003). Se compararon las frecuencias de cavado de la cueva en cada sustrato con el test Binomial (dos o más opciones de elección simultánea). Se compararon las dimensiones de la cueva (longitud y ancho) entre las cuevas construidas sobre cada sustrato y las características corporales de los machos de cada ubicación. También se comparó el número de apariciones y duraciones de los comportamientos de cavado de la cueva en arena gruesa con los reportados para arena fina por Aisenberg y Peretti (2011). Se comprobó la normalidad (Shapiro-Wilk test) y la homogeneidad de varianzas (Levene test) de los datos y en consecuencia se aplicó el test de la t de Student (test paramétrico) o el test de la U de Mann Whitney (test no paramétrico). Los ejemplares fueron depositados en la colección aracnológica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

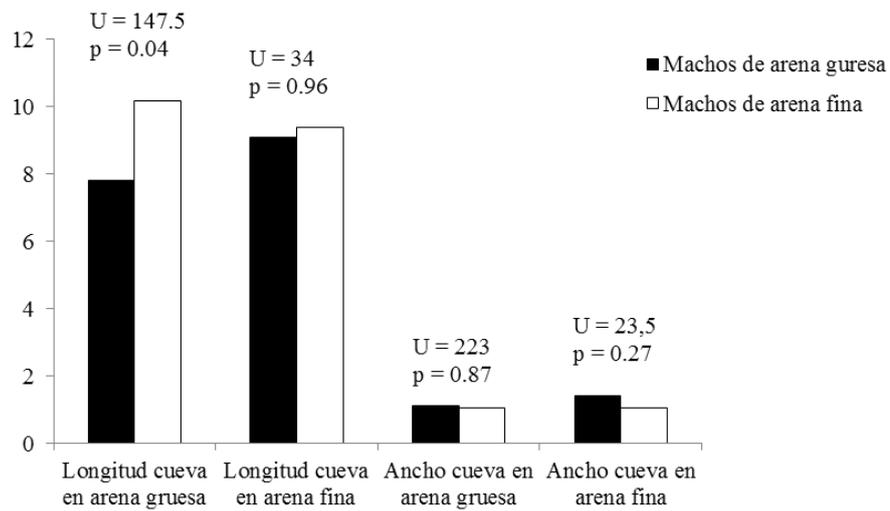
## RESULTADOS

**Elección de sustrato.** Se resumen los resultados sobre las preferencias de sustrato y las dimensiones de las cuevas en las Figuras. 2 y 3, respectivamente. Todos los machos de arena fina o arena gruesa mostraron preferencias por cavar en arena gruesa (Figura 2).



**Figura 2.** Comparación de frecuencia de cavado en cada sustrato.

En general, no se encontraron diferencias en las dimensiones de las cuevas entre los machos de AF o AG que construyeron en cada sustrato. La excepción fueron los machos de AF que construyeron en arena gruesa que elaboraron cuevas más largas comparadas con los machos de AG que cavaron en dicho sustrato (Figura 3).



**Figura 3.** Longitud y ancho de cuevas construidas por machos pertenecientes a la playa AF o AG en cada sustrato, con los resultados de sus correspondientes comparaciones estadísticas.

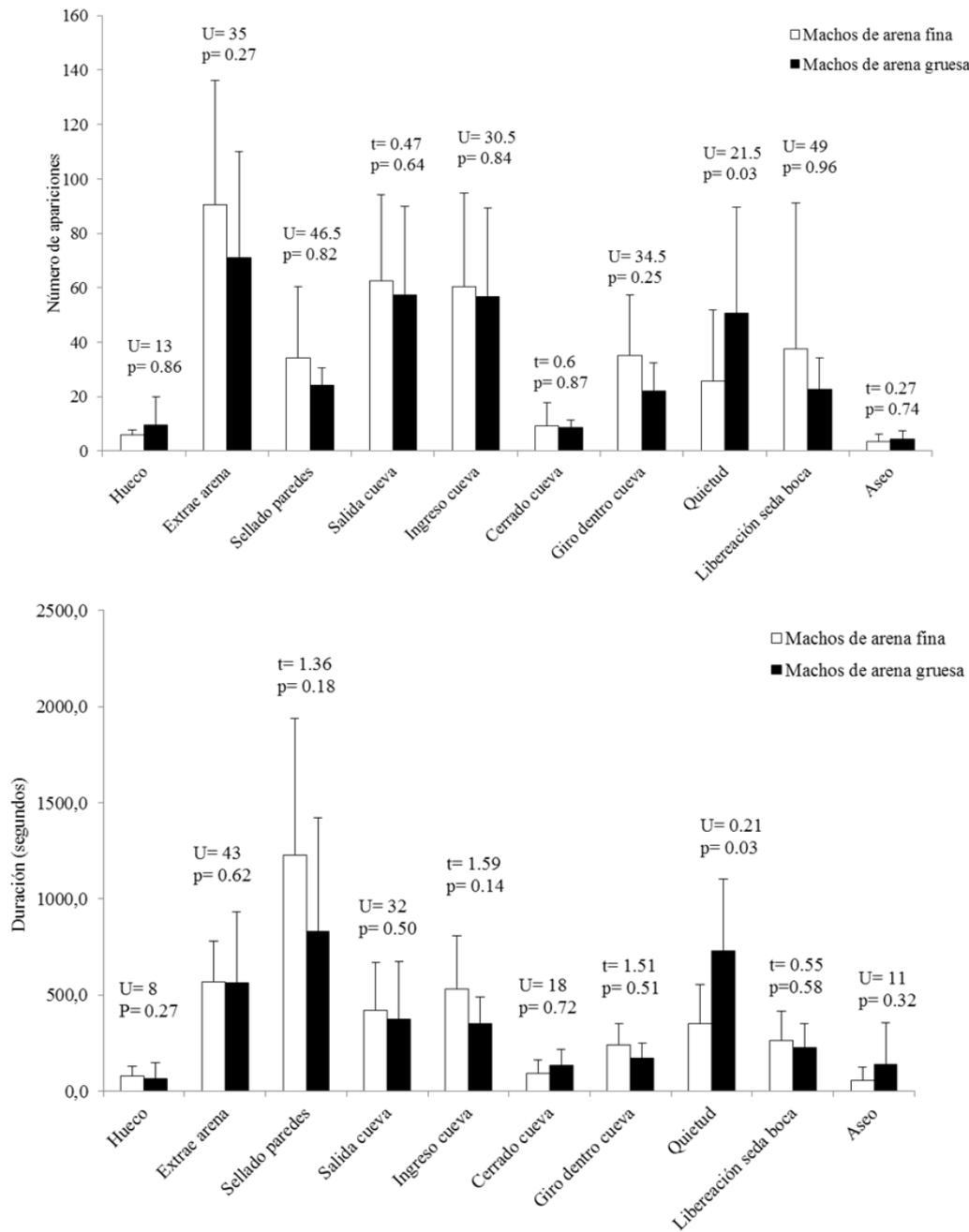
Los datos sobre las características corporales de los machos de cada lugar se muestran en la Tabla 2. No se encontraron diferencias en el tamaño corporal entre machos de AF y AG. Sin embargo, los machos de AF mostraron mayor peso y condición corporal en comparación con los machos AG (Tabla 2).

**Tabla 2.** Valores de la media y desvío estándar del ancho del prosoma, peso e índice corporal de los machos de *Allocosa senex* capturados en playas de arena fina y gruesa. Para cada variable incluimos los resultados de las comparaciones estadísticas entre ambos grupos de machos (Student t test o Mann-Whitney U test). El asterisco denota diferencias significativas entre los grupos.

	Machos de arena fina	Machos de arena gruesa	Comparación
Ancho del Prosoma (mm)	5.53 ± 0.61	5.79 ± 0.95	U= 350.5 p= 0.14
Peso (g)	0.49 ± 0.17	0.41 ± 0.13	U= 306.0 p= 0.03*
Índice de condición Corporal (Ancho del abdomen/ Ancho del prosoma)	0.97 ± 0.13	0.89 ± 0.14	t= 2.19 p= 0.03*

**Comportamiento de cavado de la cueva.** La profundidad de la cueva construída por los machos en arena gruesa durante una hora fue de  $3.76 \pm 1.11$  cm, con un ancho promedio de  $1.44 \pm 0.11$  cm. Las cuevas fueron tubulares y verticales con una sola entrada. Se distinguieron 10 comportamientos asociados con el cavado de la cueva: excavación, extracción de arena, salida de la cueva, entrada a la cueva, deposición de seda en las paredes de la cueva, liberación de seda alrededor de la entrada, giro, bloqueo de la entrada, reposo y aseo (Figura 4). Después de una hora de observaciones, los valores de longitud de la cueva fueron más altos en arena gruesa comparados con observaciones anteriores en arena fina bajo condiciones similares (Aisenberg y Peretti 2011; AF:  $2.45 \pm 0.39$  cm;  $t = -3.23$ ,  $p = 0.006$ ). Además, las cuevas fueron más anchas en arena gruesa comparada con arena fina (AF:  $1.01 \pm 0.02$  cm,  $t = -6.68$ ,  $p = 0.0001$ )

El número de apariciones y duraciones de los patrones de comportamiento de excavación en arena gruesa (estudio actual) y arena fina (Aisenberg y Peretti 2011) se resumen en la Figura 4.



**Figura 4.** Número de ocurrencias (arriba) y duraciones (abajo) de los patrones de excavación de cuevas en arena fina y gruesa, con los resultados de sus comparaciones estadísticas.

La construcción de la cueva comenzó con la remoción de arena para hacer un agujero (hueco); una vez dentro del agujero, la araña extrae arena utilizando quelíceros, patas anteriores, y pedipalpos. Los machos depositan la arena afuera en varias salidas y regresaron al interior de la cueva. Los machos alternaron la extracción de arena con la deposición de seda en las paredes interiores de la cueva y reposo. Tres individuos (en 10) no cerraron la cueva. Cuando los machos bloquearon las cuevas, las cerraron depositando seda y arena hasta hacer un tapón completo. Cuando se comparó el cavado de la cueva en arena gruesa con datos obtenidos en arena fina, los patrones generales de cavado fueron similares, pero el número de apariciones y duraciones de los comportamientos de reposo fueron más altos en arena gruesa comparada con arena fina (Figura 4).

## **DISCUSIÓN**

Los machos de *A. senex* prefieren cavar en arena gruesa, independientemente de su sustrato de origen. Posiblemente, en esta especie la elección del sustrato está influenciada por las características del suelo tales como el tamaño del grano y la dureza, que desempeñan un papel importante en la construcción de la cueva. Los individuos de *A. senex* usan sus pedipalpos, patas delanteras y quelíceros durante el cavado (Aisenberg y Peretti 2011), y posiblemente los machos prueban las características del sustrato con esos apéndices, al realizar el orificio inicial.

Las cuevas más largas resultantes en arena gruesa en comparación con arena fina, demostraría que los machos de *A. senex* podrían preferir la arena gruesa porque la excavación es más rápida y menos exigente energéticamente que en arena fina. La producción y deposición de seda ha sido reportada como una actividad energéticamente

demandante en las arañas (Prestwich 1977; Henschel y Lubin 1992). La deposición de múltiples capas de seda durante la construcción de la cueva ha sido descrita para otras arañas lobo que habitan hábitats arenosos (Gwynne y Watkiss 1975; Henschel 1990). Sin embargo, en este estudio no se encontraron frecuencias más altas de duración en la deposición de seda en arena fina, por lo que podemos hipotetizar que las propiedades mecánicas de la arena (composición y peso del grano) y no las diferencias en el comportamiento de deposición de seda, son cruciales para determinar la preferencia observada en los machos de *A. senex*. La arquitectura de la cueva se ha relacionado también con las características del sustrato en otras arañas (Main 1982; Punzo y Henderson 1999), uropigos (Hembree 2013), escorpiones (Polis 1990) larvas de hormiga león (Allen y Croft 1985, Devetak et al. 2005) y cangrejos (Dugan et al. 2000). Por otra parte, aunque no se encontraron diferencias en el número de apariciones o duraciones de las unidades de deposición de seda entre los dos sustratos, otras características no registradas como el tipo de malla de seda o el grosor de las fibras de seda podrían variar en cuevas de arena fina o gruesa. De acuerdo a estudios recientes realizados en *A. senex* y otras arañas cavadoras, la complejidad de la malla de seda parece ser un factor esencial para proporcionar estabilidad a las cuevas al cavar en la arena (Foelix et al., en prensa).

Las cuevas construidas por machos de *A. senex* en arena gruesa fueron tubulares con una sola entrada, similares a aquellas descritas para esta especie en arena fina (Aisenberg et al. 2007; Albín et al. 2015), pero el reposo fue mayor en arena gruesa. Este resultado, además del cavado de cuevas más largas en el sustrato grueso, podría sugerir que el cavado es más rápido en ese sustrato y los machos alcanzan un mínimo óptimo de longitud de cueva en un período de tiempo más corto. Además de esto, es relevante que los machos de arena fina construyeron cuevas más largas en el suelo con

arena gruesa como sustrato que los machos procedentes de ese tipo de suelo. También se encontró que los machos de la localidad cuyo suelo tiene predominio de arena gruesa mostraron menor peso y condición corporal comparada con los machos de arena fina. Se han reportado diferencias intraspecíficas en las características corporales entre localidades para otros grupos de animales (Bansemer et al. 2002; Schäuble 2004), y arácnidos como escorpiones (Olivero et al. 2012), arañas (González et al. 2015; Puzin et al. 2014), y particularmente para *A. senex* (Bollatti et al. 2017). Variaciones en los microhábitats y la disponibilidad de presas en cada sitio podrían estar moldeando las diferencias corporales, afectando no sólo la morfología, sino también la fisiología y el comportamiento de los individuos (Berger et al. 2012, Hausch et al. 2013). La abundancia de presas podría determinar la disponibilidad de reservas de grasa y el gasto energético durante el cavado, y consecuentemente las necesidades de reposo, de los machos de *A. senex*.

Aunque los machos de *A. senex* prefirieron cavar en arena gruesa, mostraron la capacidad de cavar cuevas largas similares en ambos sustratos. Esto muestra la plasticidad comportamental en el cavado en los machos de esta especie. Esta habilidad de los individuos de cambiar el comportamiento a través de situaciones puede tener importantes implicaciones ecológicas y evolutivas (West-Eberhard 1989). Debido al fuerte impacto antrópico, la costa uruguaya ha sido modificada durante las últimas décadas (Costa et al. 2006) afectando la existencia de esta araña lobo. Las dunas de arena han sido drásticamente reducidas, fragmentadas y modificadas debido a la introducción de vegetación exótica, lo que ha cambiado gradualmente la composición, dureza y compactación del sustrato donde *A. senex* construye sus cuevas (Jorge et al. 2015). Entonces, la adaptación a diferentes sustratos sería de vital importancia para la futura existencia de esta especie en los ambientes arenosos en Uruguay.

Las características del sustrato afectan factores del microhábitat tales como temperatura, humedad y los materiales disponibles para la construcción, variables que pueden ser esenciales para la supervivencia y la reproducción (Hansell 2005). En el cangrejo *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) la firmeza del sustrato determina la arquitectura y las micro condiciones dentro de la cueva (Rodríguez-Tovar et al. 2014). La araña lobo *Pardosa lapidicina* Emerton, 1885 se mueve durante el invierno de la playa al bosque, donde la hojarasca proporciona temperaturas más altas y mejor refugio durante esa estación (Kraus y Morse 2005). Para *A. senex*, la temperatura y humedad dentro de la cueva, ambos factores dependientes de la longitud del refugio, parecen ser esenciales no sólo para la supervivencia y la cópula sino también para la cría de los juveniles (Aisenberg et al. 2011). Otros factores no controlados en el presente estudio tales como la salinidad del sustrato, también podrían determinar la arquitectura de la cueva y afectar los procesos de cavado de los machos de *A. senex*, hipótesis que requieren estudios adicionales.

Las cuevas de los machos en *A. senex* están sujetas a la elección de la hembra, lo que sugiere que una elección correcta de sustrato sería esencial para asegurar el éxito reproductivo (Aisenberg 2014). Será interesante determinar si las duraciones de cavado de la cueva y la arquitectura de la cueva varían en diferentes sustratos en condiciones naturales. Se podría en estudios futuros poner a prueba los costos asociados con la construcción de cuevas en *A. senex* a través de pruebas de inmunocompetencia realizadas antes y después del cavado y estudiando los costos asociados con el consumo de oxígeno durante dicho proceso.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. En: Macedo R, Machado G, editors. Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics. Waltham (MA): Elsevier; Pp. 163-182.
- Aisenberg A, González M, Laborda A, Postiglioni R, Simó M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. Stud. Neotrop. Fauna. Environ. 46: 147-152.
- Aisenberg A, Costa FG, González M. 2011. Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. Biol. J. Linn. Soc. 103: 68-75.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Male burrow digging in a sex-role reversed spider inhabiting water-margin environments. Bull. Br. Arach. Soc. 15: 201 -204.
- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 29-35.
- Albín A, Simó M, Aisenberg A. 2015. Characterization of burrow architecture under natural conditions in the sand-dwelling wolf spider *Allocosa brasiliensis*. J. Nat. Hist. 14: 22-29.
- Alderweireldt M, Jocque R. 1991. A remarkable new genus of wolf spiders from Southwestern Spain (Araneae, Lycosidae). Entomologie. 61: 103-111.

- Allen GR, Croft DB. 1985. Soil particle size and the pit morphology of the Australian antlions *Myrmeleon diminutus* and *M. pictifrons* (Neuroptera: Myrmeleontidae). Australian J. Zool. 33: 863-874.
- Bansemer C, Grutter AS, Poulin R. 2002. Geographic variation in the behaviour of the cleaner fish. Ethol. 108: 353-366.
- Berger D, Olofsson M, Friberg M, Karlsson B, Wiklund C, Gotthard K. 2012. Intraspecific variation in body size and the rate of reproduction in female insects—adaptive allometry or biophysical constraint?. J. Anim. Ecol. 81: 1244-1258.
- Blumstein DT, Evans CS, Daniel JC. 2000. J Watcher. Disponible en: <http://galliform:psy.mq.edu.au/jwatcher>.
- Bollatti F, Garcia Diaz V, Peretti AV, Aisenberg A. 2017. Geographical variation in sexual behavior and body traits in a sex role reversed wolf spider. Sci. Nat. 104, 40.
- Capocasale RM. 1990. Las especies de la subfamilia Hipassinae de América del Sur (Araneae, Lycosidae). J. Arachnol. 18: 131-141.
- Carballo M, Baldenegro F, Bollatti F, Peretti AV, Aisenberg A. 2017. No pain, no gain: male plasticity in burrow digging according to female rejection in a sand-dwelling wolf spider. Behav. Proc. 140: 174-180.
- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. Rev. Brasil. Biol. 55: 457-466.

- Costa FG, Simó M, Aisenberg A. 2006. Composición y ecología de la fauna epígea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D, editors. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Uruguay, Vida Silvestre; Pp. 427-436.
- Devetak D, Špernjak A, Janžekovič F. 2005 Substrate particle size affects pit building decision and pit size in the antlion larvae *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Physiol. Entomol.* 30: 158-163.
- Dugan JE, Hubbard DM, Lastra M. 2000. Burrowing abilities and swash behavior of three crabs, *Emerita analoga* Stimpson, *Blepharipoda occidentalis* Randall, and *Lepidopa californica* Efford (Anomura, Hippoidea), of exposed sandy beaches. *J. Exper. Marine. Biol. Ecol.* 255: 229-245.
- Eberhard WG, Huber BA, Rodríguez SRL, Briceno RD, 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: 415-431.
- Foelix R, Rechenberg I, Erb B, Albín A, Aisenberg A. 2017. Sand transport and burrow construction in sparassid and lycosid spiders. *J. Arachnol.* (en prensa)
- Foelix RF. 2011. *Biology of Spiders*, 3rd ed. Oxford University Press, New York. 419 Pp.
- González M, Peretti AV, Costa FG. 2015. Reproductive isolation between two populations of *Aglaoctenus lagotis*, a funnel-web wolf spider. *Biol. J. Linn. Soc.* 114: 646-658.

- Gwynne DT, Watkiss J. 1975. Burrow blocking behaviour in *Geolycosa wrightii* (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.* 23: 953-956.
- Hammer O, Harper DA, Ryan PD. 2003 Past – Palaeontological Statistics version 1.24.  
Disponibile en: <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Hansell M H. 2005. *Animal architecture*, New York, Oxford University Press.
- Hausch S, Shurin JB, Matthews B. 2013. Variation in body shape across species and populations in a radiation of *Diaptomid Copepods*. *Plos One*. 8 e68272.
- Hembree DI. 2013. Neoichnology of the whip scorpion *Mastigoproctus giganteus*: complex burrows of predatory terrestrial arthropods. *Palaios*. 28: 141-162.
- Henschel JR. 1990. The biology of *Leucorchestris arenicola* (Araneae: Heteropodidae), a burrowing spider of the Namib dunes. En: MK Seely, editors. *Namib ecology: 25 years of Namib research*. Transvaal Museum Monograph No. 7. Pretoria. Pp. 115-127.
- Henschel JR. 1995. Tool use by spiders: stone selection and placement by corolla spiders *Ariadna* (Segestriidae) of the Namib Desert. *Ethol.* 101: 187-199.
- Henschel JR, Lubin YD. 1992. Environmental factors affecting the web and activity of a psammophilous spider in the Namib Desert. *J. Arid. Environ.* 22: 173 -189.
- Henschel JR, Lubin YD. 1997. A test of habitat selection at two spatial scales in a sit-and wait predator: a web spider in the Namib Desert dunes. *J. Anim. Ecol.* 66: 401-413.

- Jorge C, Laborda A, Díaz M, Aisenberg A, Simó M. 2015. Habitat preference and effects of coastal fragmentation in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Lycosidae; Allocosinae). *Open. J. Anim. Sci.* 309-324.
- Kolluru GR, Green ZS, Vredovoe LK, Kuzma MR, Ramadan SN, Zosky MR. 2011. Parasite infection and sand coarseness increase sand crab (*Emerita analoga*) burrowing time. *Behav. Proc.* 88: 184-91.
- Kraus JM, Morse DH. 2005. Seasonal habitat shift in an intertidal wolf spider: proximal cues associated with migration and substrate preference. *J. Arachnol.* 33: 110-123.
- Logunov DV. 2011. Sexual size dimorphism in burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Proc. Zool. Inst.* 315: 274-288.
- Main BY. 1982. Adaptations to arid habitats by mygalomorph spiders. En: Barker WR, Greenslade PJM, editors. *Evolution of the Flor and Fauna of Arid Australia*; Pp. 273-283.
- Marshall SD, Gittleman JL. 1994 Clutch size in spiders: is more better? *Func. Ecol.* 118-124.
- Morrisey D, De Witt TH, Roper D, Williamson R. 1999. Variation in the depth and morphology of burrows of the mud crab *Helice crassa* among different types of intertidal sediment in New Zealand. *Marine. Ecol. Prog. Ser.* 182: 231-242.
- Moya-Laraño J, Pascual J, Wise DH. 2003. Mating patterns in late-maturing female Mediterranean tarantulas may reflect the costs and benefits of sexual cannibalism. *Anim. Behav.* 66: 469-476.

- Nussey DH, Wilson AJ, Brommer JE. 2007. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *J. Evol. Biol.* 20: 831- 844.
- Okano J, Kikuchi E, Sasaki O. 2010. The role of particle surface texture on case material selection and silk lining in caddis flies. *Behav. Ecol.* 21: 826-835.
- Olivero PA, Mattoni CI, Peretti AV. 2012. Morphometry and geographical variation of *Bothriurus bonariensis* (Scorpiones: Bothriuridae). *J. Arachnol.* 40: 113-122.
- Pérez-Miles F, Costa FG, Toscano-Gadea C, Mignone A. 2005. Ecology and behaviour of the ‘road tarantulas’ *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae) from Uruguay. *J. Nat. Hist.* 39: 483-498.
- Polis GA. 1990. The biology of scorpions, California, Stanford University Press.
- Prestwich KN. 1977. The energetics of web-building in spiders. *Comparative Biochem. Physiol.* 57: 321-326.
- Punzo F, Henderson L. 1999. Aspects of the natural history and behavioural ecology of the tarantula spider *Aphonopelma hentzi* (Orthognatha, Theraphosidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 11: 121-128.
- Punzo F. 1998. Natural history and life cycle of the solifuge *Eremobates marathoni* Muma & Brookhart (Solifugae, Eremobatidae). *Bull. British Arachnol. Soc.* 11: 111-118.
- Puzin C, Leroy B, Pétilon J. 2014. Intra-and inter-specific variation in size and habitus of two sibling spider species (Araneae: Lycosidae): taxonomic and

- biogeographic insights from sampling across Europe. *Biol. J. Linn. Soc.* 113: 85-96.
- Réale D, McAdam AG, Boutin S, Berteaux D. 2003. Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proc. R. Soc. Lond. Biol.* 270: 591-596.
- Rodríguez-Tovar FJ, Mayoral E, Santos A. 2014. Influence of physicochemical parameters on burrowing activities of the fiddler crab *Uca tangeri* at the Huelva Coast (Southwest Spain): palaeoichnological implications. *Ichnos* 21: 147-157.
- Schäuble CS. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 39-56.
- Shook RS. 1978. Ecology of the wolf spider, *Lycosa carolinensis* Walckenaer (Araneae, Lycosidae) in a desert community. *J. Arachnol.* 53-64.
- Simó M, Lise A, Pompozzi G, Laborda A. 2017. On the taxonomy of southern South American species of the wolf spider genus *Allocosa* (Araneae: Lycosidae: Allocosinae). *Zootaxa* 4216: 261-278.
- Suter RB, Stratton GE, Miller PR. 2011. Mechanics and energetics of excavation by burrowing wolf spiders, *Geolycosa* spp. *J. Insect. Science.* 11: 1-15.
- Tso IM, Haupt J, Zhu MS. 2003. The trapdoor spider family Ctenizidae (Arachnida: Araneae) from Taiwan. *Raffles. Bull. Zool.* 51: 25-33.

Warburg MR, Rankevich D, Chasanmus K. 1978. Isopod species diversity and community structure in mesic and xeric habitats of the Mediterranean region. *J. Arid. Environ.* 1: 157-163.

West-Eberhard MJ. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249 -278.

## Capítulo 4

**¿Existe un trade-off entre la inmunocompetencia y comportamiento de cavado en *A. senex*?**

**El presente capítulo se encuentra en etapa de preparación para su publicación:**

**Albín A, Simó M, Aisenberg A, Calbacho-Rosa L.** Immune response to determine the costs of burrow-digging in males of *Allocosa senex* (Araneae-Lycosidae).

## INTRODUCCIÓN

La eco-inmunología está relacionada con la teoría de la historia de la vida de los animales y postula que la acción del sistema inmunológico es potencialmente costosa debido a que la función inmune requiere de recursos energéticos que el individuo no puede utilizar para cubrir otras funciones (Sheldon y Verhulst 1996). Estos costos están asociados con la implementación, mantenimiento y la evolución del sistema inmune (Sheldon y Verhulst 1996; Schmid-Hempel 2003; Schmid-Hempel 2005; Zuk y Stoehr 2002). Habría un trade-off entre los diferentes comportamientos como oviponer, construir, reproducirse, y la función inmune (Sheldon y Verhulst 1996), entendiéndolo como una correlación negativa entre las inversiones en dos demandas, siendo imposible maximizar la asignación de recursos para todos los requerimientos (Shutler 2010).

En la naturaleza, generalmente son las hembras quienes seleccionan a los machos en relación con sus rasgos morfológicos y/o comportamentales (Darwin 1871). Tales características pueden ser indicadores de la calidad del macho, informando a las hembras respecto al valor de la pareja potencial (Verhulst et al. 1999). Roberts et al. (2004) sugieren que el sistema inmune respondería bajo presiones de selección sexual, siendo los machos en mejores condiciones quienes podrían invertir recursos tanto la inmunidad como en características sexuales secundarias.

La inmunocompetencia se refiere a la capacidad del sistema inmune de cada individuo para resistir y controlar los ataques de parásitos y patógenos (Norris y Evans 2000). En los invertebrados, la función inmune se divide en componentes celulares y humorales que defienden al organismo contra parásitos y patógenos (Lavine y Strand

2002; Tzou et al. 2002). La función inmune celular incluye la acción de hemocitos (componentes celulares de la hemolinfa) que tienen la función de fagocitar y encapsular patógenos. En la encapsulación, los hemocitos circulantes reconocen a un objeto como extraño y forman una cápsula aislante alrededor de éste (Gillespie et al. 1997). Estudios recientes muestran que la función inmune humoral incluye la producción rápida de péptidos antimicrobianos con propiedades líticas (Lowenberger 2001), así como la activación de la cascada de profenoloxidasa (PPO) que conduce a la melanización (Muta y Iwanaga 1996; Gillespie et al. 1997). Estudios previos muestran que la respuesta inmune en los invertebrados no es tan conservada como se pensaba (Sadd y Schmid-Hempel 2006). Un experimento con el abejorro *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758) ha sugerido el desarrollo de un tipo específico de memoria inmune con la que los individuos serían capaces de responder a una infección de una manera específica, de haberse producido un encuentro previo con el mismo tipo de patógeno (Sadd y Schmid-Hempel 2006).

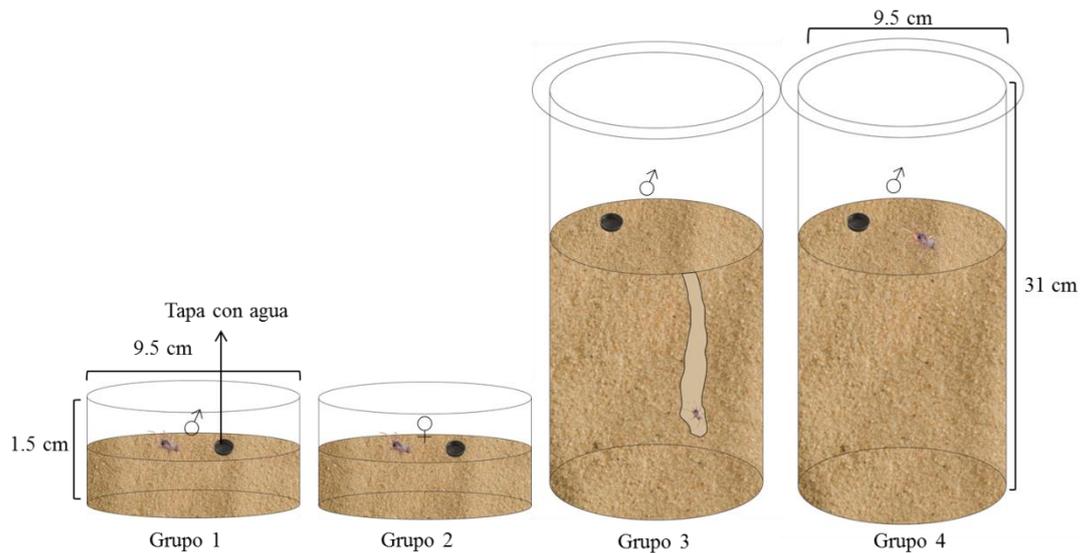
Estudios previos realizados en escarabajos (Rolff y Siva-Jothy 2002), odonatos (Siva-Jothy et al. 1998), grillos (Fedorka et al. 2004), en arañas (Calbacho-Rosa et al. 2012) y caracoles (Rigby y Jokela 2000) mostraron que la capacidad inmune de los individuos se reduce durante los procesos relacionados con la reproducción tales como la cópula y la oviposición. Sin embargo, estudios en moscas de la fruta (Ahmed y Hurd 2006) y arañas lobo (Ahtiainen et al. 2004, 2005, 2006) mostraron una asociación positiva entre las actividades relacionadas con la reproducción y la inmunocompetencia. Según Møller y Saino (1994) y Møller et al. (1999), el carácter sexual y la función inmune pueden estar correlacionados positivamente debido a la condición dependiente de ambos rasgos.

*Allocosa senex* (Lycosidae) es una araña lobo que vive en las costas arenosas de América del Sur (Capocasale 1990). Los individuos construyen cuevas donde permanecen durante el día y los meses más fríos del año, y se tornan activas las noches de verano (Costa 1995). Los machos *A. senex* son más grandes que las hembras y construyen cuevas más profundas (Aisenberg et al. 2007). La construcción de la cueva involucra el movimiento de extracción de arena y la deposición de seda en las paredes y alrededor de la entrada de la cueva (Aisenberg y Peretti 2011a). La deposición de múltiples capas de seda ha sido reportada durante la construcción de las cuevas en arena para otras arañas lobo (Gwynne y Watkiss 1975; Henschel 1990) y es probable que sea necesaria para mantener una cueva firme en este sustrato.

En este estudio se analizó si existe un trade-off entre la inmunocompetencia y comportamiento de cavado en *A. senex*. Se considera que el comportamiento de cavado en esta especie es una actividad energéticamente costosa que puede causar una caída en la respuesta inmune a corto plazo. Como medida de la inmunocompetencia, se utilizó la actividad lítica (AL) estimada a partir de la densidad óptica. La actividad lítica es una variable clave que se ha utilizado previamente en estudios de inmunidad ecológica en arañas (por ejemplo, Ahtianen et al. 2004, 2005, 2006; Calbacho-Rosa et al. 2012). Las medidas de AL cuantifican la acción digestiva de una amplia variedad de péptidos antimicrobianos activados después de una infección, siendo la producción de péptidos antimicrobianos energéticamente costosa (Ahtianen et al. 2005). Nuestra hipótesis es que los individuos que construyen cuevas mostrarán niveles mayores de actividad óptica y niveles reducidos de AL en comparación con machos privados de cavar o hembras de esta especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron 45 machos y 27 hembras de *A. senex* entre febrero de 2014 y abril de 2016 en la zona costera de San José de Carrasco (34°16'40.10"S, 55°14'00.80"W), Canelones, Uruguay. Los especímenes fueron transportados al laboratorio y se mantuvieron individualmente en placas de Petri de 9.5 cm de diámetro y 1.5 cm de alto con arena como sustrato y un algodón con agua. Las arañas fueron alimentadas una vez, 24 horas después de ser recolectadas, con larva de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae). Se crearon 4 grupos: Grupo 1) machos imposibilitados de cavar debido a la profundidad de su recipiente (grupo control, n= 16); Grupo 2) hembras impedidas de cavar cuevas (n= 27); Grupo 3) machos adultos que cavaron cuevas en las 48 horas previas a la medición de la actividad lítica (n= 25); Grupo 4) machos a quienes se les dio la posibilidad de cavar y no lo hicieron (n= 4). Los machos del Grupo 1 y las hembras del Grupo 2 fueron mantenidos en cajas de Petri con arena como sustrato, que les permitía enterrarse para evitar la deshidratación, pero no podían cavar cuevas largas (Figura 1). Los machos de los Grupos 3 y 4 fueron colocados en botellas de plástico transparente de 31 cm de alto y 9.5 cm de diámetro, con arena y una capa de 5 cm de arena mojada en la base. Se registraron las medidas de las cuevas (longitud y diámetro), empleando una regla milimetrada. De acuerdo con estudios previos (Aisenberg et al. 2007), los individuos construyen sus cuevas contra las paredes del recipiente, lo que nos permite medir fácilmente las dimensiones de la cueva desde el exterior.



**Fig. 1.** Grupos experimentales: Machos control (1), Hembras (2), Machos que cavaron (3), y Machos que tuvieron la posibilidad de cavar y no lo hicieron (4).

### Estimación de actividad lítica

La inmunocompetencia de cada individuo se evaluó mediante la actividad lítica (AL). Para esto se tomó una muestra de 3  $\mu$ l de hemolinfa de cada individuo removiendo su primer par de patas y recogiendo la hemolinfa en un tubo capilar estéril. Posteriormente, todos los individuos fueron fijados en etanol al 70% para futuras medidas del tamaño corporal. Siguiendo la técnica de Ahtiainen et al. (2004, 2005), cada muestra de hemolinfa se mezcló con 20  $\mu$ l de buffer salino (PBS, 0.067 fosfato, 0.9% NaCl, pH 6.4) congelado a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Después de descongelar las muestras, se colocaron en una placa ELISA. El PBS se utilizó como control negativo. Luego las muestras y controles fueron mezclados con 80  $\mu$ l de una suspensión con bacteria, *Micrococcus* liofilizada (sigma) (0.0002 mg/ml). Luego se midió la densidad óptica a 492 nm a temperatura ambiente con intervalos de 1 minuto. La actividad lítica (AL) fue expresada como cambios en la densidad óptica de la muestra después de un intervalo de 10 min. Se interpretó que a

medida que disminuyen las lecturas de densidad óptica mayor es la AL debido a que la bacteria está siendo lisada, así que con mayores lecturas de densidad óptica menor es la AL. Las experiencias para estimar la actividad lítica fueron realizadas en el Instituto de Higiene, en la Cátedra de Inmunología, Facultad de Química, UdelaR. Ejemplares representativos fueron depositados en la colección entomológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Se realizaron comparaciones entre los siguientes grupos: I) machos control vs. hembras, II) machos que cavaron vs. machos control, III) machos control vs. machos a los que se le dio la oportunidad de cavar y no lo hicieron, IV) machos que cavaron vs. machos a los que se les dio la oportunidad de cavar y no lo hicieron.

Se midió el ancho del cefalotórax considerado representativo del tamaño corporal en las arañas (Marshall y Gittleman 1994; Eberhard et al. 1998; Moya-Laraño et al. 2003), y ancho abdominal de cada individuo antes de las pruebas. Se consideró al índice de condición corporal ancho abdominal/ ancho cefalotórax como representativo de la condición corporal, siguiendo a Moya-Laraño et al. (2003). Se realizaron regresiones lineales simples con el ancho del cefalotórax como variable independiente y la actividad lítica como variable dependiente. Los resultados fueron analizados con el programa Past Palaeontological Statistics versión 1.18 (Hammer et al. 2003) y NCSS 2007 (Copyright 2000 Jerry Hintze).

## **RESULTADOS**

En la Tabla 1 se muestran los datos de DO para cada grupo y en la Tabla 2 se incluyen los resultados de las comparaciones estadísticas entre los grupos.

**Tabla 1.** Media y desvío estándar de densidad óptica para cada grupo en *A. senex*.

<b>Grupos</b>	<b>DO (media±SD)</b>
Machos control (n= 16)	0.34 ± 0.03
Hembras (n= 27)	0.22 ± 0.08
Machos cavaron (n= 25)	0.28 ± 0.10
Machos que se les dio la posibilidad de cavar y no lo hicieron (n= 4)	0.20 ± 0.02

**Tabla 2.** Resultados de las comparaciones estadísticas entre los grupos (Mann Whitney tests).

<b>Comparaciones estadísticas</b>	<b>Resultados comparación</b>
Machos control vs. hembras	z= -4.221; p= 0.00001*
Machos control vs. machos que cavaron	z= 2.485; p= 0.006*
Machos control vs. machos que pudieron cavar y no lo hicieron	z= -3.024; p= 0.001*
Machos que cavaron vs. machos que pudieron cavar y no lo hicieron	z= -1.5811; p= 0.056

Las hembras mostraron menor densidad óptica y por lo tanto mayores niveles de actividad lítica que los machos control. Asimismo, los machos que cavaron mostraron menor densidad óptica y por lo tanto mayores niveles de actividad lítica que los machos control. Por último, los machos que pudieron cavar y no lo hicieron tuvieron menores valores de densidad óptica y por lo tanto mayores niveles de actividad lítica que los machos control.

El resultado de las comparaciones estadísticas entre ancho del cefalotórax (tamaño corporal) y la actividad lítica se muestran en la Tabla 3 y las comparaciones entre el índice de condición corporal y la actividad lítica en la Tabla 4.

**Tabla 3.** Resultado de las regresiones simples realizadas entre el tamaño corporal y las medias de DO.

<b>Comparaciones estadísticas</b>	<b>Resultados</b>
Tamaño hembras vs. DO	R= 0.13, df= 1, F= 0.43, p= 0.52
Tamaño machos control vs. DO	R= 0.25, df= 1, F= 0.97, p= 0.34
Tamaño machos cavaron vs. DO	R= 0.04, df= 1, F= 0.03, p= 0.86
Tamaño machos que se pudieron cavar y no lo hicieron vs DO	R= 0.24, df= 1, F= 0.12, p= 0.76

**Tabla 4.** Resultado de las regresiones simples realizadas entre el índice de condición corporal y las medias de DO.

<b>Comparaciones estadísticas</b>	<b>Resultados</b>
Índice de condición corporal hembras vs. DO	R= 0.11, df= 1, F= 0.31, p= 0.58
Índice de condición corporal machos control vs. DO	R= 0.28, df= 1, F= 1.17, p= 0.34
Índice de condición corporal machos cavaron vs. DO	R= 0.15, df= 1, F= 0.51, p= 0.48
Índice de condición corporal machos que pudieron cavar y no lo hicieron vs. DO	R= 0.06, df= 1, F= 0.00006, p= 0.99

No se encontró una relación significativa entre el tamaño corporal o el índice de condición corporal con la densidad óptica en las distintas comparaciones realizadas (Tablas 3 y 4).

## **DISCUSIÓN**

En el presente estudio las hembras de *A. senex* mostraron mayores niveles de respuesta inmunológica que machos que se encontraban en las mismas condiciones. Coincidentemente, estudios realizados en el fólculo *Physocylus dugesi* Simon, 1893 mostraron que los machos presentaron niveles de actividad lítica menores que las hembras (Calbacho-Rosa et al. 2012). Sin embargo, estudios previos realizados en *A. senex* pero utilizando como estimador de respuesta inmune el grado de encapsulamiento melánico luego de la introducción al cuerpo de un elemento extraño, reportaron mayor

nivel de respuesta inmune en los machos con respecto a las hembras (Aisenberg y Peretti 2011b). Una posible explicación a los resultados obtenidos podría deberse a diferencias en la época del año en la que se realizó este estudio con respecto a Aisenberg y Peretti (2011b). De acuerdo a Ahtiainen et al. (2006), el estado energético del animal influirá en la respuesta inmune variando a lo largo del ciclo reproductivo. Al comienzo del período reproductivo los individuos con mejor condición corporal, con mayores contenidos de sustancias grasas y mayor respuesta inmune, serían capaces de realizar un mayor gasto energético frente a varias demandas como oviponer, construir cuevas, cortejar y defensa del territorio (Aisenberg y Peretti 2011b), decayendo la respuesta inmune hacia fines del período reproductivo. Otra explicación alternativa y/o adicional podría estar vinculada con que el elevado stress sufrido por la imposibilidad de cavar en los machos reduzca sus niveles de respuesta inmune. Estudios realizados en vertebrados e invertebrados (Iwama et al. 2004; Akberal y Trueman 1985), han mostrado que el stress reduce la inmunocompetencia. Los machos en esta especie tienen una alta presión por cavar una cueva larga ya que ésta es su refugio, nido de apareamiento y cópula y está sujeta a elección femenina (Aisenberg 2014). Por tanto, posiblemente la incapacidad de construir una cueva posiblemente afecte más a este sexo que al sexo femenino, que construye simples refugios transitorios (Aisenberg et al. 2007).

Contrario a lo esperado, los machos cavadores de *A. senex* mostraron mayor respuesta inmunológica que los machos que no tuvieron la oportunidad de cavar. Las hembras de *A. senex* prefieren aparearse con los machos que tienen cuevas más largas (Aisenberg et al. 2007). Las hembras podrían obtener beneficios inmunológicos cuando se aparean con machos que tienen alta respuesta inmune. De esta forma, las hembras podrían escapar de los parásitos y patógenos cuando eligen machos con mayor

resistencia (Ahtiainen et al. 2006). Asimismo, Kurtz y Sauer (1999) reportaron que los machos de *Panorpa vulgaris* (Labram 1845) (Insecta, Mecoptera) que producían mayor cantidad de masa salival durante el cortejo eran preferidos por las hembras y tenían mayores niveles inmunológicos lo cual sería heredado por su descendencia. En este trabajo se registró que los machos de *A. senex* que cavan tiene alta respuesta inmune. Por lo tanto, la construcción de la cueva en esta especie podría considerarse una señal honesta de la calidad del macho, y quizás solo los machos en buenas condiciones podrían construir cuevas largas sin que se produzca la caída de su sistema inmune. Otra explicación alternativa sería que la hemolinfa no se extrajo inmediatamente después de la construcción de las cuevas por parte de los machos. El lapso de tiempo ocurrido luego de finalizada la construcción de la cueva a la extracción de hemolinfa pudo permitir la recuperación de los individuos y por tanto elevando los valores de actividad lítica. En el futuro será recomendable la aplicación de técnicas que hagan un registro inmediato a la construcción de las cuevas.

Por otro lado se podría plantear que la construcción de la cueva no implica un costo energético considerable. En esta especie se conoce que la construcción de la cueva lleva varias noches de construcción (Aisenberg y Peretti 2011a) y que el largo de la cueva está bajo elección femenina (Aisenberg et al. 2007). También sabemos que los machos de *A. senex* realizan inicialmente una cueva corta que sería luego alargada en respuesta al rechazo de hembras y de acuerdo a la disponibilidad de hembras en el entorno (Carballo et al. 2017). De acuerdo con todo esto, parece esperable que si la construcción de cuevas por los machos no implicara una alta demanda energética, cavarían cuevas largas desde el inicio. Es por todo esto que consideramos que la hipótesis de que las cuevas no conlleven un costo energético no parece ser la más probable. Las construcciones animales pueden funcionar no sólo como refugios, sino

también como señales que transmiten información confiable sobre la condición del constructor (Christy et al. 2003; Schaedelin y Taborsky 2009). Es de esperar que individuos en buenas condiciones físicas elaboren estructuras más complejas y costosas que puedan ser señales honestas de sus capacidades físicas y cognitivas (Andersson 1994; Johnstone 1995), coincidente con nuestros resultados en *A. senex*. Ahtiainen et al. (2006) encontraron que los machos dominantes de la araña lobo *Hygrolycosa rubrofasciata* durante el cortejo realizan tamborileos más altos que los subordinados y los machos dominantes tienen mayor respuesta inmune (estimado a través de la actividad lítica) que los machos subordinados. Similarmente, Rantala (2000) en un estudio sobre el odonato *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) encontró que el tamaño de las alas se correlacionaba con la respuesta inmune y sólo aquellos machos de buena calidad fenotípica eran capaces de soportar los costos de producir respuestas inmunes eficientes. Estos resultados son consistentes con la hipótesis del hándicap de la inmunocompetencia, que establece que sólo los individuos en buenas condiciones pueden producir una fuerte respuesta inmune y al mismo tiempo mantener su rasgo sexual (Moller y Saino 1994; Sheldon y Verhulst 1996). Dawkins (1982) propuso que las señales fenotípicas extendidas son estructuras no corporales como por ejemplo (nidos y madrigueras) construidas por machos mediante las cuales le estarían dando información sobre su fitness al futuro compañero de apareamiento (Schaedelin y Taborsky 2009). Las señales fenotípicas extendidas dependen de la condición del individuo y son consideradas como una señal honesta del constructor (Barber et al. 2001; Olsson et al. 2009). Por tal motivo podríamos considerar la cueva de *A. senex*, como un fenotipo extendido brindándole a las hembras información sobre la calidad del constructor, cualidad que podría ser heredable para la progenie.

Un resultado interesante es el encontrado con respecto a los machos que tuvieron la oportunidad de cavar y no lo hicieron, los cuales mostraron mayores niveles inmunológicos que los machos impedidos de cavar. Los resultados obtenidos podrían estar asociados con el alto stress sufrido por los machos privados de cavar. El estrés afecta la homeostasis en los seres vivos alterando los procesos fisiológicos y el comportamiento (Gómez-González y Escobar 2006). Otro factor a tener en cuenta es el estado reproductivo de los machos (vírgenes o apareados) y el grado de avance del período reproductivo. Los machos vírgenes al final del período reproductivo tendrían una alta presión para cavar cuevas largas y ser aceptados por las hembras. Ya que en este estudio se utilizaron machos de pasado reproductivo desconocido, surge como necesario evaluar la incidencia de este factor en el futuro.

A pesar de que el tamaño y la condición corporal han sido vinculadas a la respuesta inmune en otras especies de vertebrados e invertebrados (Forsyth et al. 2005; Contreras-Garduño et al. 2006), en *A. senex* no se encontró una relación entre estas variables. Se estima que los conflictos de asignación de recursos en relación con la inmunidad serán más difíciles para los animales en malas condiciones que para animales en buena condición (Sheldon y Verhulst 1996). Sin embargo, los datos encontrados no apoyarían esta hipótesis en *A. senex*, por lo menos en las condiciones y época del período reproductivo en la cual se realizó el presente estudio. Estudios futuros pretenden caracterizar las cuevas de machos en *A. senex* en playas con granulometría diferente y estimar los costos metabólicos asociados con la construcción de las cuevas en esta especie en sustratos de grano fino y grano grueso, utilizando técnicas de respirometría.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahmed AM, Hurd H. 2006. Immune stimulation and malaria infection impose reproductive costs in *Anopheles gambiae* via follicular apoptosis. *Microbes Infect.* 8: 308-315.
- Ahtiainen JJ, Alatalo RV, Kortet R, Rantala MJ. 2006. Immune function, dominance and mating success in drumming male wolf spiders *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60: 826-832.
- Ahtiainen JJ, Alatalo RV, Kortet R, Rantala MJ. 2004. Sexual advertisement and immune function in an arachnid species (Lycosidae). *Behav. Ecol.* 15: 602-606.
- Ahtiainen JJ, Alatalo RV, Kortet R, Rantala MJ. 2005. A trade-off between sexual signalling and immune function in a natural population of the drumming wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *J. Evol. Biol.* 18: 985-991.
- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and the demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. En: Macedo R.H, Machado G, editors. *Sexual Selection. Perspectives and Models from the Neotropics* Waltham (MA): Elsevier; Pp.163-182.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011a. Male burrow digging in a sex role-reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 15: 201-204.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011b. Sexual dimorphism in immune response, fat reserves and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zoology* 114: 272-275.

- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 29-35.
- Akberali HB, Trueman E. 1985. Effects of environmental stress on marine bivalve molluscs. *Advances in marine biology*, 22, 101-198.
- Andersson MB. 1994. *Sexual selection*, Princeton, Princeton University Press.
- Balfry SK, Iwama GK. 2004. Observations on the inherent variability of measuring lysozyme activity in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B. Bioch. Mol. Biol.* 138: 207-211.
- Barber I, Nairn D, Huntingford FA. 2001. Nests as ornaments: revealing construction by male sticklebacks. *Behav. Ecol.* 12: 390-396.
- Calbacho-Rosa L, Moreno-García MA, Lanz-Mendoza H, Peretti AV, Córdoba-Aguilar A. 2012. Reproductive activities impair immunocompetence in *Physocyclus dugesi* (Araneae: Pholcidae). *J. Arachnol.* 40: 18-22.
- Capocasale RM. 1990. Las especies de la subfamilia Hippasinae de América del Sur (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 18:131-134.
- Christy JH, Baum JK, Backwell PR. 2003. Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Anim. Behav.* 66: 89-94.
- Contreras-Garduño J, Canales-Lazcano J, Córdoba-Aguilar A. 2006. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *J. Ethol.* 24: 165-173.

- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del Sur del Uruguay. Rev. Brasil. Biol. 55: 457-466.
- Dawkins R. 1982. The extended phenotype: the long reach of the gene, Oxford, Oxford University Press.
- Eberhard WG, Huber BA, Rodríguez SRL, Briceno RD, Salas I, 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: 415-431.
- Fedorka KM, Zuk M, Mousseau TA. 2004. Immune suppression and the cost of reproduction in the ground cricket, *Allonemobius socius*. Evolution 58: 2478-2485.
- Forsyth DM, Duncan RP, Tustin KG, Gaillard JM. 2005. A substantial energetic cost to male reproduction in a sexually dimorphic ungulate. Ecology 86: 2154-2163.
- Gillespie JP, Kanost MR, Tenczek T. 1997. Biological Mediators of Insect Immunity. Annu. Rev. Entomol. 42: 611-43.
- Gómez-González B, Escobar A. 2006. Estrés y sistema inmune. Rev. Mex. Neuroci, 7: 30-8.
- Gwynne DT, Watkiss J. 1975. Burrow-blocking behaviour in *Geolycosa wrightii* (Araneae: Lycosidae). Anim. Behav. 23: 953-956.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2003. Palaeontological Statistics, Version 1.18. Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer/past>.

- Henschel JR. 1990. The biology of *Leucorchestris arenicola* (Araneae: Heteropodidae), a burrowing spider of the Namib dunes. En: Seely MK, editor. Namib ecology: 25 years of Namib research.
- Iwama GK, Afonso LO, Todgham A, Ackerman P, Nakano K. 2004. Are hsp90 suitable for indicating stressed states in fish? J. Exp. Biol. 207: 15-19.
- Johnstone RA. 1995. Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. J. Theoret. Biol. 177: 87-94.
- Kurtz J, Sauer KP. 1999. The immunocompetence handicap hypothesis: testing the genetic predictions. Proc. R. Soc. Lond. B. 266: 2515-2522.
- Lavine MD, Strand MR. 2002. Insect hemocytes and their role in immunity. Insect. Biochem. Mol. Biol. 32: 1295-1309.
- Lowenberger C. 2001. Innate immune response of *Aedes aegypti*. Insect. Biochem. Mol. Biol. 31: 219-229.
- Martin LB, Weil ZM, Nelson RJ. 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs. Philosop Trans. R. Soc. B. Biol. Sci. 363: 321-339.
- Marshall SD, Gittleman JL. 1994. Clutch size in spiders: is more better? Funct. Ecol. 8: 118-124.
- Møller AP, 1990. Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuk hypothesis. Evolution 44: 771-784.
- Møller AP, Saino N, 1994. Parasites, immunology of hosts, and host sexual selection. J. Parasitol. 80: 850-858.

- Moya-Laraño J, Pascual J, Wise DH. 2003. Mating patterns in late-maturing female Mediterranean tarantulas may reflect the costs and benefits of sexual cannibalism. *Anim. Behav.* 66: 469-476.
- Muta T, Iwanaga S. 1996. The role of hemolymph coagulation in innate immunity. *Curr. Opin. Immunol.* 8: 41-47.
- Norris K, Evans MR. 2000. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behav. Ecol.* 11: 19-26.
- Olsson KH, Kvarnemo C, Svensson O. 2009. Relative costs of courtship behaviours in nest-building sand gobies. *Anim. Behav.* 77: 541-546.
- Rantala MJ, Koskimäki J, Taskinen J, Tynkkynen K, Suhonen J. 2000. Immunocompetence, developmental stability and wingspot size in the damselfly *Calopteryx splendens*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267: 2453-2457.
- Roberts ML, Buchanan KL, Evans MR. 2004. Testing the immunocompetence handicap hypothesis: A review of the evidence. *Anim. Behav.* 6: 227-239.
- Rolff J, Siva-Jothy MT. 2002. Copulation corrupts immunity: A mechanism for a cost of mating in insects. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 9916-9918.
- Sadd BM, Schmid-Hempel P. 2006. Insect Immunity Shows Specificity in Protection upon Secondary Pathogen Exposure. *Curr. Biol.* 16: 1206-1210.
- Schaedelin FC, Taborsky M. 2009. Extended phenotypes as signals. *Biol. Rev.* 84: 293-313.
- Schmid-Hempel P. 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 270: 357-366.

- Schmid-Hempel, P. 2005. Evolutionary Ecology of Insect Immune Defenses. *Annu. Rev. Entomol.* 50: 529-551.
- Sheldon BC, Verhulst S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends. Ecol. Evol.* 11: 317-321.
- Shutler, D. 2011. Sexual selection: when to expect trade-offs. *Biology letters* 7: 101-104.
- Siva-Jothy MT, Tsubaki Y, Hooper RE. 1998. Decreased immune response as a proximate cost of copulation and oviposition in a damselfly. *Physiol. Entomol.* 23: 274-277.
- Tzou P, De Gregorio E, Lemaitre B. 2002. How *Drosophila* combats microbial infection: a model to study innate immunity and host–pathogen interactions. *Curr. Opin. Microbiol.* 5: 102-110.
- Verhulst S, Dieleman SJ, Parmentier HK. 1999. A trade off between immunocompetence and sexual ornamentation in domestic fowl. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96: 4478-4481.
- Zuk M, Stoehr AM. 2002. Immune defense and host life history. *Am. Nat.* 160: 9-22.

## **Capítulo 5**

### **Morfología y dimorfismo sexual en el aparato de hilera en una araña lobo con inversión de roles sexuales**

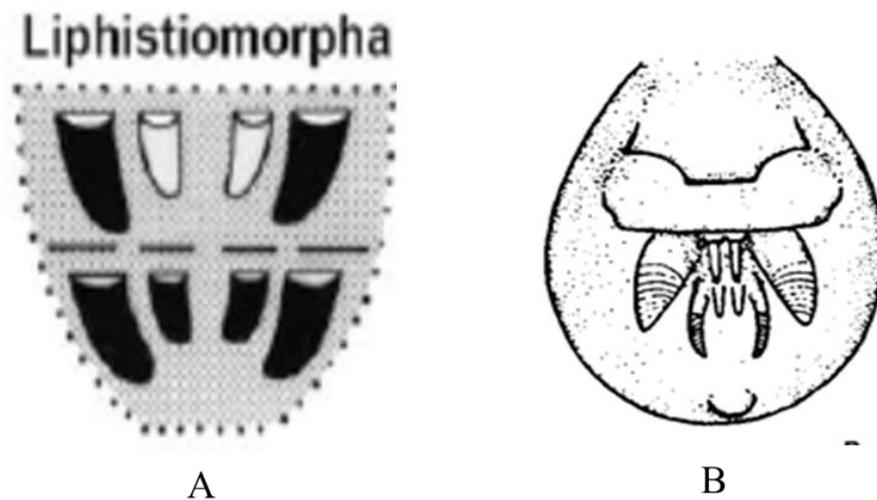
**El presente capítulo se encuentra en preparación para su publicación:**

**Albín A**, Aisenberg A, Simó M, Dolejš P. Morphology and sexual dimorphism in the spinning apparatus in a wolf spider with sex role reversal (Lycosidae).

## INTRODUCCIÓN

Una de las sinapomorfias compartidas por las arañas es la presencia de glándulas sericígenas situadas en la parte ventral del opistosoma. Las glándulas están conectadas al exterior a través de tubos delgados llamados fúsulas que están situados en las hileras (Foelix 2011). Según Shultz (1987) en la evolución de los artrópodos terrestres existió una tendencia a la reducción de apéndices no involucrados en la locomoción o alimentación. Pero las arañas fueron una excepción con el desarrollo de las hileras y las glándulas de secreción de la seda. Se cree que las hileras de arañas surgen evolutivamente de los apéndices opistosomáticos birrámeos, similares a los que se encuentran actualmente en algunos artrópodos (Shultz 1987).

Actualmente, el orden Araneae está representado por tres clados: Mesothelae, Mygalomorphae, y Araneomorphae (Wheeler et al. 2017). Estos grupos presentan diferencias estructurales en el aparato de hilado (Kovoor 1987). En la mayor parte de los migalomorfos y araneomorfos, las hileras están situadas en el extremo posterior del opistosoma, mientras que en los mesotélidos, están situadas en el medio del opistosoma. El número de hileras también varía en los diferentes grupos. Los mesotélidos poseen cuatro pares de hileras: medias anteriores (HMA), laterales anteriores (HLA), medias posteriores (HMP) y laterales posteriores (HLP) (Figura 1).



**Figura 1.** Modelos de aparato de hilar en arañas. Tomado de: A) Foelix (2011) y B) Shultz (1987).

A pesar de la importancia ecológica y evolutiva de la producción de seda en las arañas, el aparato de hilado ha sido bien estudiado en unas pocas familias, como las arañas orbitelares y sus parientes (Araneoidea), pero hay pocos trabajos reportados para arañas lobo (Dolejš et al. 2014). Las arañas lobo (Lycosidae), pertenecientes al Infraorden Araneomorphae, tienen cuatro tipos de glándulas sericígenas: piriformes, ampuláceas, aciniformes y tubiliformes. Las glándulas piriformes vuelcan su contenido en las HLA y producen discos de fijación. En las glándulas ampuláceas, se distinguen las glándulas ampuláceas mayores (MA) y las glándulas ampuláceas menores (mA) (Kovoor 1987; Kovoor y Peters 1988). Los conductos de las glándulas MA están conectados a las fúsculas ubicadas en las HLA mientras que los conductos de las glándulas mA están conectados a las fúsculas en las HMP. La función de ambos tipos de glándulas ampuláceas es producir “draglines” o hilos de seda de arrastre y unir el saco de huevo a las hileras. Las glándulas aciniformes se vacían en las HMP y en las HLP (Richter 1970). Dolejš et al. (2014) sugirieron que una de sus posibles funciones es

producir un andamio que asegure la araña cuando muda. Las glándulas tubuliformes se vacían en el HMP y HLP. Estas glándulas están presentes sólo en hembras adultas; su función es producir las fibras para los sacos de huevo.

Ambos tipos de glándulas ampuláceas (MA y mA) se pueden dividir en las glándulas primarias (1°A) y secundarias (2°A). Durante el período de interdicción, las glándulas ampuláceas que producen las “draglines” son las glándulas ampuláceas primarias (1° MA y 1° mA). Las fúsculas de la 1° A no son funcionales durante la ecdisis y muda *in situ*. Las glándulas ampuláceas que producen líneas de arrastre durante la proecdisis (comienzo de la muda), son las glándulas ampuláceas secundarias (2° MA y 2° mA). Hay dos glándulas ampuláceas secundarias asociadas con cada HLA (dos 2° MA) y HMP (dos 2° MA), pero sólo uno de cada par es funcional en un estadio dado. Las otras glándulas ampuláceas secundarias (ambas 2° MA y 2° mA) no son funcionales, pero sí lo son durante la proecdisis precedente. Sus conductos no aparecen como fúsculas, sino como una abertura cutícula llamada “tartipore” o tartiporo (Townley y Tillinghast 2003). Como consecuencia, las dos glándulas ampuláceas secundarias asociadas con una hilera se tornan funcionales de un estadio al otro. Después de la muda final de los machos licósidos, una de las fúsculas de 2° A se convierte en una estructura no funcional llamada “nubbin” o nubin (Townley y Tillinghast 2003). Nubins y tartiporos fueron inicialmente interpretados como fúsculas vestigiales. Estudios posteriores revelaron que las protuberancias identificadas como tartiporos no son fúsculas vestigiales (Townley et al. 1993). El tartiporo podría considerarse como una "cicatriz" que aparece en la cutícula resultante del proceso de muda, que podría corresponder a las glándulas ampuláceas, piriformes y aciniformes. Las glándulas tubuliformes se encuentran sólo en las hembras adultas, por lo tanto nunca se asocian al

tartiporo. Por otra parte, el nubin se considera un vestigio, no funcional, formado parcialmente en machos adultos (Townley y Tillinghast 2003).

*Allocosa senex* (Mello-Leitão, 1945), una araña lobo que habita las zonas costeras arenosas de Argentina, Brasil y Uruguay (Capocasale 1990). Durante las horas calurosas del día, los individuos permanecen dentro de sus cuevas volviéndose activos durante las noches de verano donde se alimentan y se reproducen (Aisenberg 2014). Los machos son más grandes que las hembras y cavan una cueva tubular profunda, mientras que las hembras vírgenes construyen cápsulas de seda superficiales (Aisenberg et al. 2007). Las hembras de *A. senex* prefieren aparearse con machos que presentan una cueva más larga (Aisenberg et al. 2007). La cópula ocurre dentro de la cueva del macho; después del apareamiento los machos salen y las hembras permanecen dentro (Aisenberg et al. 2007). La cueva del macho es refugio de apareamiento y nidos de cría en esta araña, porque las hembras oviponen allí, nacen y más tarde salen para la dispersión de las arañitas (Aisenberg 2014).

El cavado de la cueva en *A. senex* comienza con la extracción de arena usando quelíceros, pedipalpos y ocasionalmente tibias, metatarsos y tarsos del primer par de patas. Los machos combinan la extracción de arena con la deposición de múltiples capas de seda en las paredes y alrededor de la entrada de la cueva (Aisenberg y Peretti 2011). La deposición de múltiples capas de seda durante la construcción de la cueva ha sido descrita también para otras arañas lobo (Gwynne y Watkiss 1975; Henschel 1990) y es probablemente necesaria para mantener una cueva estable en el hábitat arenoso donde se encuentra *A. senex*. La especie presenta HLA más largas que las otras (Simó et al. 2017) lo que sugiere una adaptación a los sustratos arenosos para hacer la deposición de la seda dentro de la cueva.

Teniendo en cuenta que los machos de *A. senex* están especializados en la construcción de cuevas y además son elegidos por las hembras de acuerdo a la calidad de las mismas, el comportamiento de cavado de la cueva del macho estaría bajo alta presión selectiva. Basados en la condición de inversión de roles sexuales en esta especie (Aisenberg et al. 2007) y de los comportamientos y adaptaciones singulares conocidos, el objetivo del presente estudio fue conocer la morfología externa y la constitución histológica del aparato de hilado de machos, hembras y juveniles de *A. senex*.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Recolección y mantenimiento de ejemplares.**

Se recolectaron 22 individuos de *A. senex* (7 machos adultos, 8 hembras adultas, 2 machos sub-adultos, 2 hembras sub-adultas y 3 juveniles) en noviembre de 2016 en la costa arenosa de San José de Carrasco, Canelones, Uruguay (34°51'06.06"S 55°58'46.71"W). Las arañas fueron capturadas manualmente durante la noche usando linterna de minero. Los individuos fueron mantenidos individualmente en placas de Petri de 9.5 cm de diámetro y 1.5 cm de alto, con arena como sustrato y con un algodón húmedo y temperatura y humedad controlada. Las arañas fueron alimentados tres veces a la semana con larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae). Bajo estas circunstancias, los juveniles mudaron. Las exuvias se conservaron secas en un tubo Eppendorf, con la identificación correspondiente para el estudio futuro. Los ejemplares se depositaron en el Museo Nacional de Praga (República Checa) con el número de inventario P6d-2/2017.

## **Estudio microscópico del aparato de hilar.**

La metodología se basó en el trabajo de Dolejš et al. (2014). Se realizaron estudios histológicos de las glándulas sericígenas de machos, hembras y juveniles y se utilizó microscopía electrónica de barrido (MEB) para examinar la morfología externa de las hileras. Para ambos tipos de microscopía, las arañas se fijaron en el fluido modificado (Smrž 1989) Bouin-Dubosque-Brasil durante 5 días, se enjuagaron en etanol al 80% durante el mismo tiempo que se fijaron y se almacenaron en un tercer cambio de propanol hasta su procesamiento posterior. Para la evaluación histológica, los especímenes fueron embebidos en Paraplast plus (Fluka) y seccionados por micrótopo (Reichert-Jung 407) a 7  $\mu\text{m}$ . Las secciones se tiñeron con: Masson-Goldner (Masson 1929, Pie 1933, Goldner 1938) y Gomori (Gomori 1950) tricómico, para obtener una imagen histológica general; posteriormente se provocó la reacción ferrocianuro férrico para probar los grupos reductores (Adams 1956). Las preparaciones se estudiaron con un microscopio de luz (Olympus BX50). Las secciones seleccionadas fueron fotografiadas utilizando una cámara de vídeo a color 3CCD (Olympus DP70). El estudio se realizó en el Departamento de Zoología, Museo Nacional-Museo de Historia Natural de Praga, República Checa.

Para el estudio de MEB, los especímenes se transfirieron a acetona, se secaron al aire, y se inspeccionaron usando un microscopio electrónico de barrido HITACHI S-3700N. La terminología de las glándulas sericígenas, fúsulas, tartiporos y nubins se consideraron de acuerdo a Townley & Tillinghast (2003). Se obtuvieron imágenes adicionales de aparatos de hileras de juveniles a partir de exuvias. Las exuvias se trataron en una solución tampón SDS de glicina (Novex, Invitrogen) durante 2 semanas. Posteriormente, se separaron partes distales de las exuvias opistosomales, que contenían la cutícula de las hileras. Cada hilera se volvió a expandir utilizando pinzas de relojería

extendiendo la hilera hacia abajo y sobre el extremo puntiagudo de un alfiler de tamaño apropiado incrustado y sobresaliendo de cera oscura en una placa de Petri (Townley y Tillinghast 2009). Las cutículas de las hileras re-expandidas se enjuagaron en agua destilada, se deshidrataron a través de pasajes a etanol ascendente a propanol y se prepararon para el examen de MEB como se describió anteriormente.

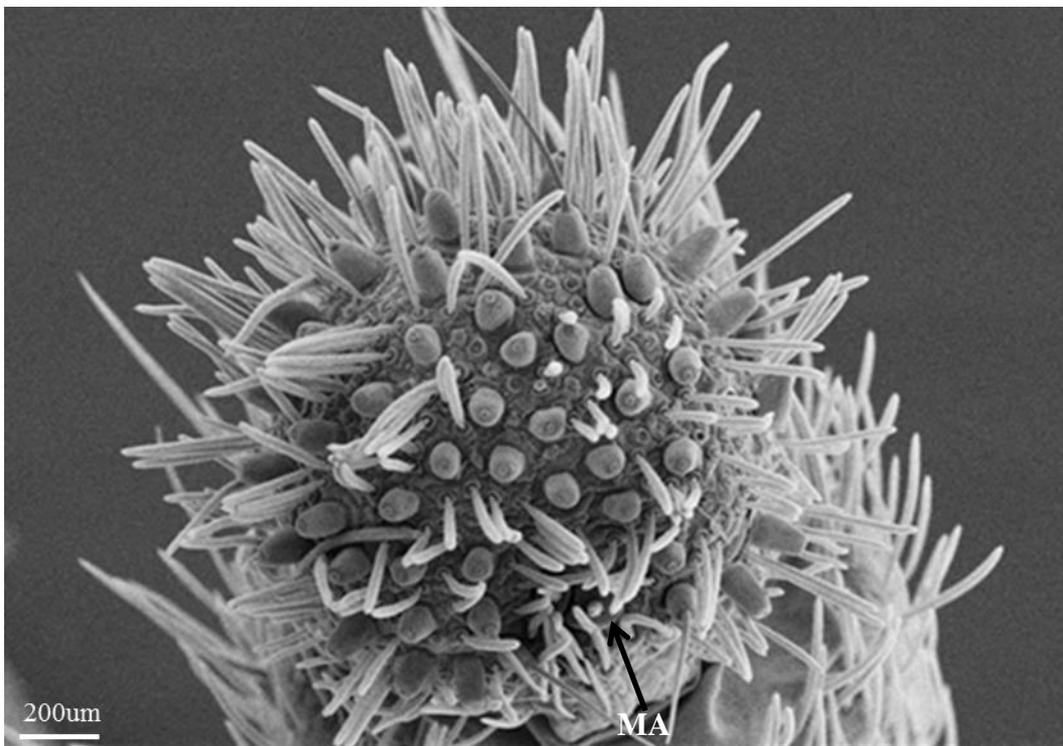
## RESULTADOS

Se encontró que las glándulas de seda en *A. senex* se conectan con los tres pares de hileras (Figura 2) a través de cuatro tipos de fúsculas.



**Figura 2.** Hileras de *A. senex* vistas en microscopio estereoscópico. Las hileras laterales anteriores son notoriamente más largas.

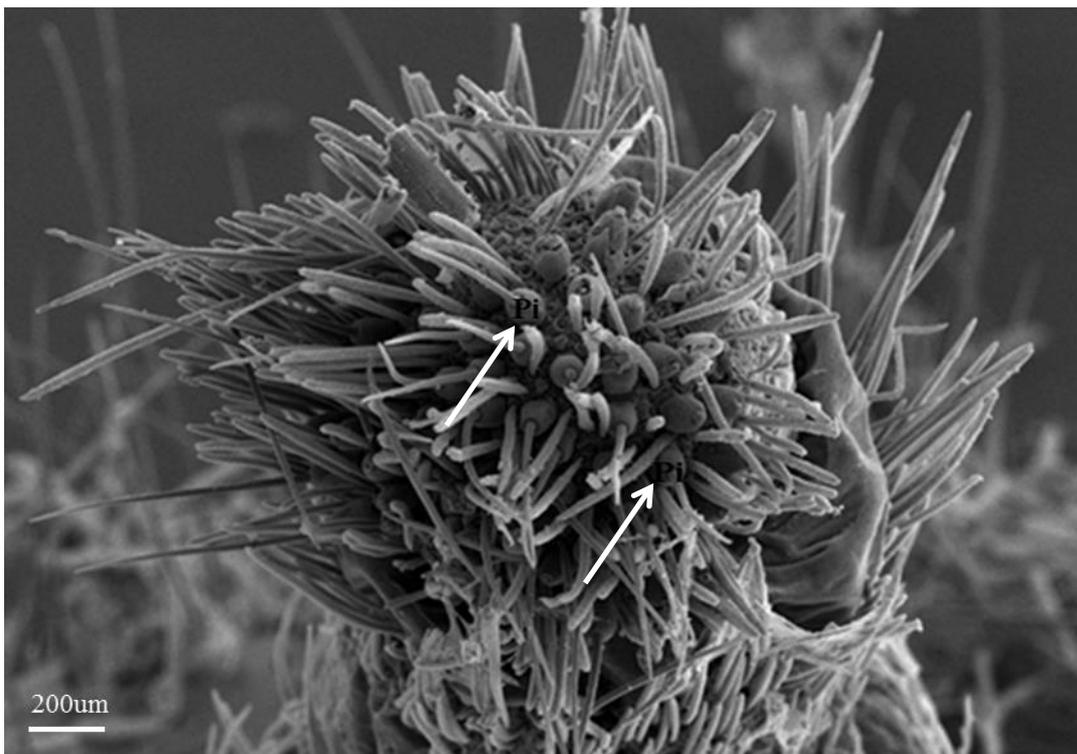
Las hileras laterales anteriores (HLA) fueron las hileras más grandes, notablemente prolongadas (Figura 2). Se observaron en juveniles, hembras y machos subadultos, las fúsculas correspondientes a las glándulas ampuláceas mayores 1° MA y 2° MA. Las bases de ambos tipos de fúsculas MA fueron relativamente pequeñas (Figura 3) y difíciles de localizar en el campo de hilado. Al lado de las fúsculas, el campo de hilado se encontró cubierto densamente por las setas. Se registró la presencia del tartiporo 2° MA. Las glándulas 2° MA y tartiporos persistieron en hembras adultas. En los machos adultos, sin embargo, sólo se encontró una fúscula 1° MA estaba presente y el nubin apareció en lugar de 2° MA. Los machos adultos presentaron un mayor número de glándulas piriformes (Figura 4), en comparación con los juveniles y las hembras adultas (Tabla 1).



**Figura 3.** Hilera lateral anterior de una hembra de *A. senex*. Las fúsculas de las glándulas ampuláceas mayores son relativamente pequeñas.

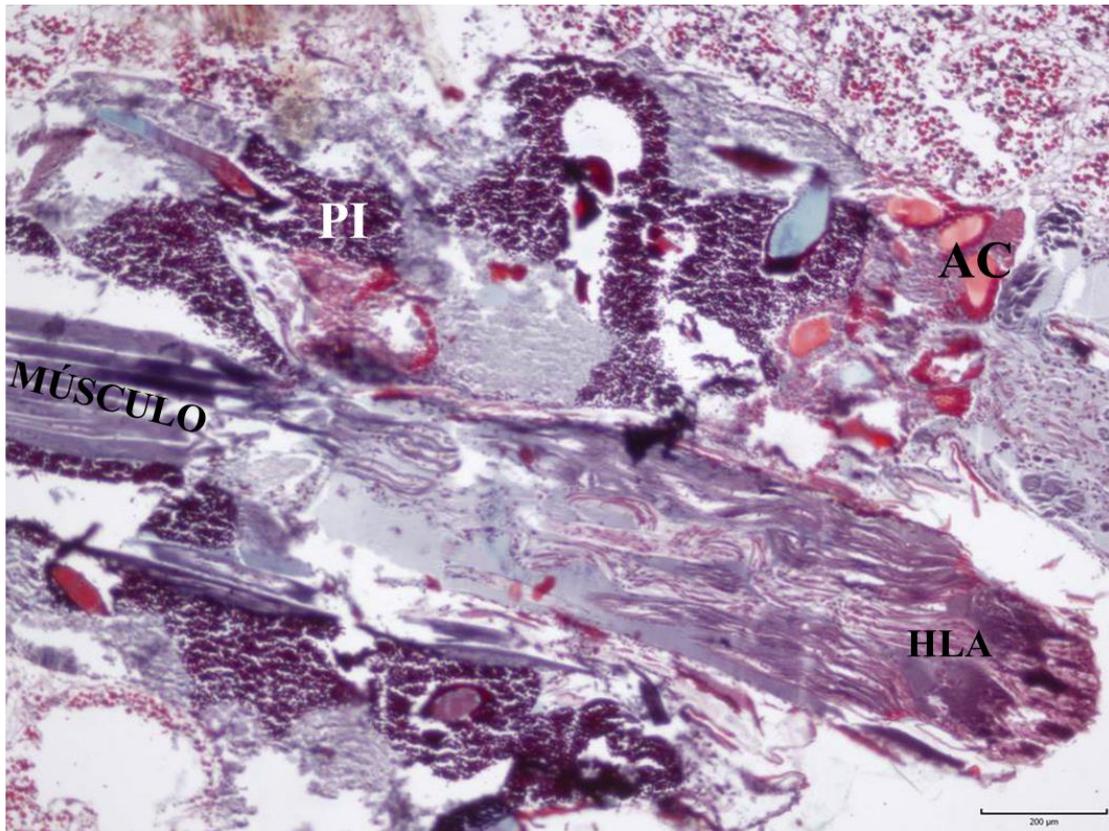
**Tabla 1.** Número de fúsculas en cada hilera de la especie *A. senex*. Abreviaciones: ac, fúsculas aciniformes; pi, fúsculas piriformes; tu, fúsculas tubiliformes.

Hileras	Juvenil	♂ Sub adulto	♂ adulto	♀ Sub adulta	♀ adulta
HLA	17-45 pi	36-38 pi	52-70 pi	45-50 pi	49-52 pi
HMP	5-9 ac	7-9 ac	5-9 ac	13-14 ac	9-22 ac+tu
HLP	20-27 ac	22-27 ac	23-28 ac	31-46 ac	33-47, ac+tu



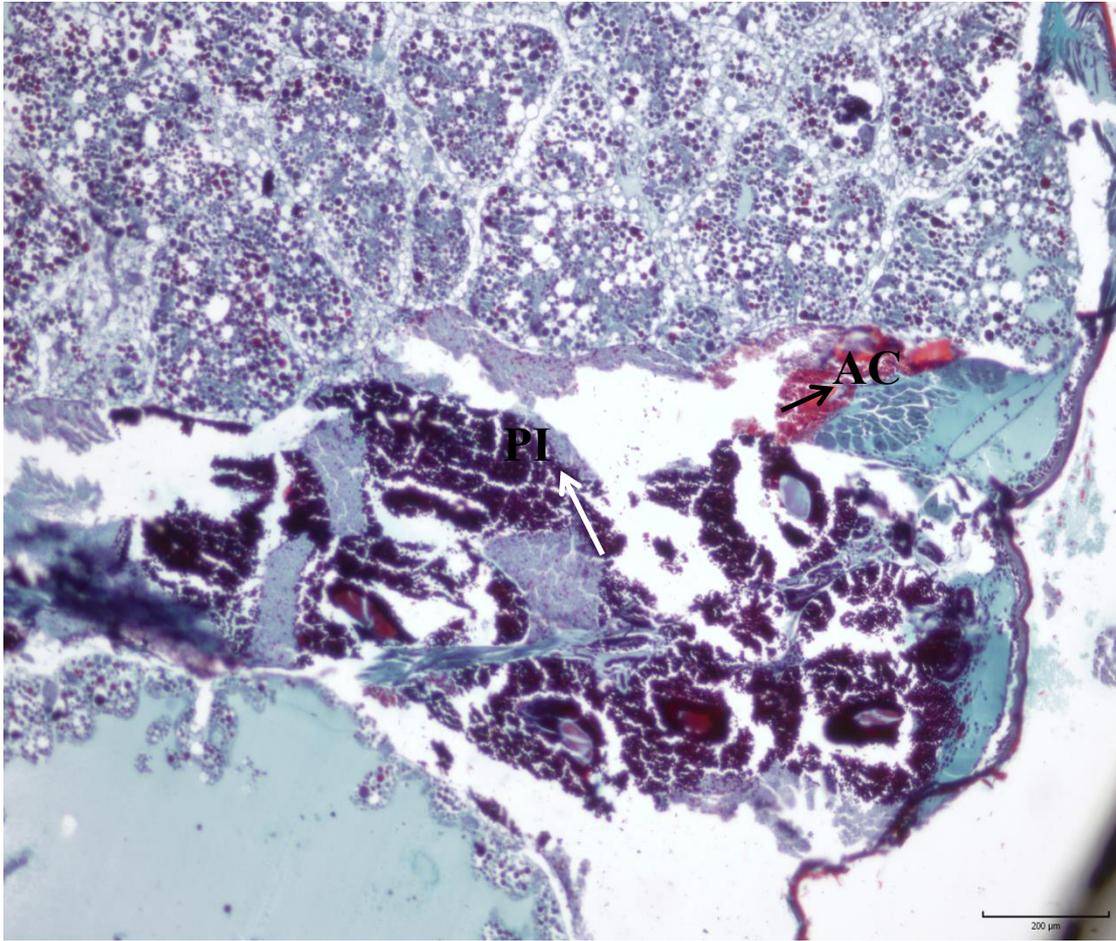
**Figura 4.** Hilera lateral anterior de un macho de *A. senex*. Se observa el mayor número de fúsculas piriformes.

Las glándulas piriformes en hembras y machos se localizaban incluso en la parte dorsal del aparato de hilado, junto con las glándulas aciniformes (Figura 5).



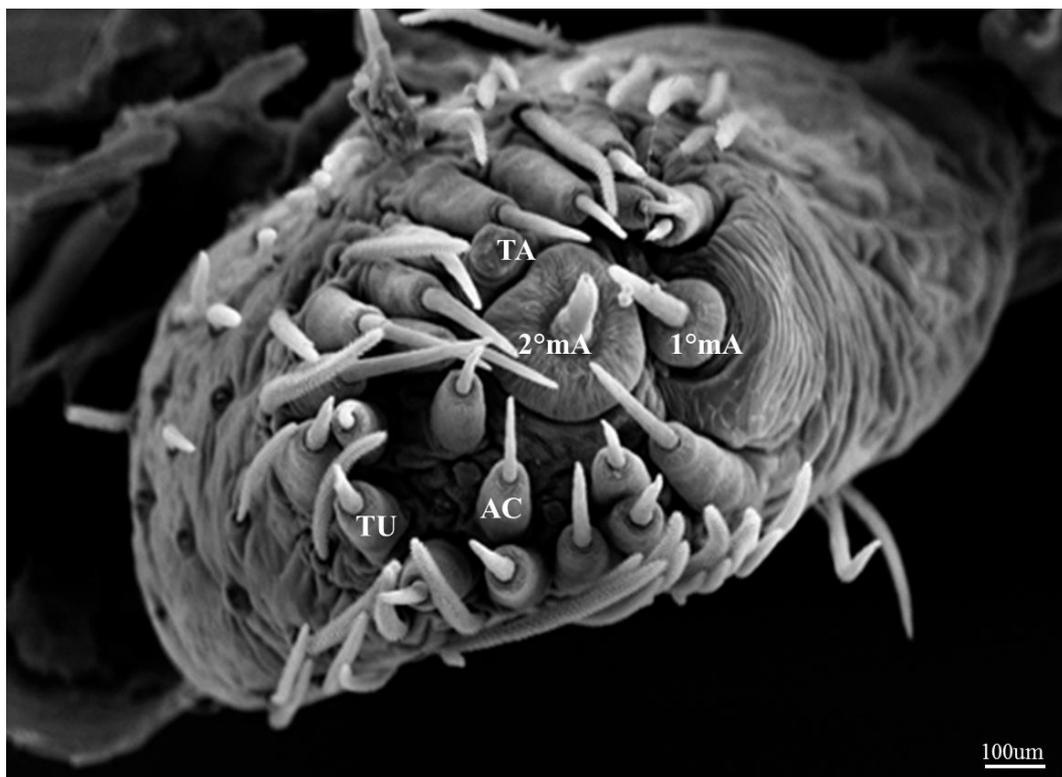
**Figura 5.** Corte de glándulas sericígenas de un macho de *A. senex* (sección sagital, tricómico de Gomori). Se observan las grandes glándulas piriformas (PI) localizadas también muy cerca de las glándulas aciniformes (AC). HLA, hilera lateral anterior retraída.

El diámetro real de las glándulas piriformes fue más grande que el de las glándulas aciniformes en machos, ya que era evidente en los machos subadultos (Figura 6).



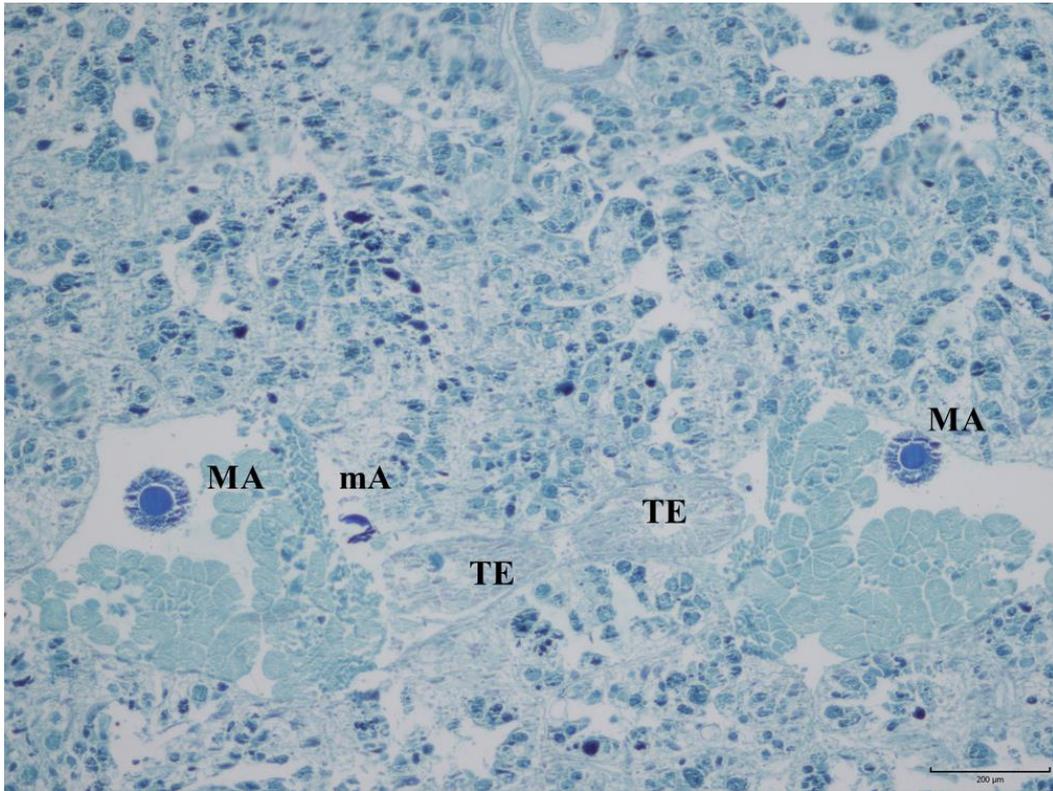
**Figura 6.** Corte de glándulas sericígenas de un macho subadulto de *A. senex* (sección sagital, tricrómico de Gomori). Se observa la diferencia de tamaño entre las glándulas piriformes (PI) y aciniformes (AC).

Hileras Medias Posteriores (HMP). Son cortas y extremadamente reducidas. En juveniles, hembras y machos subadultos de *A. senex*, se observaron las fúsculas correspondientes a las glándulas ampuláceas menores; 1° mA y 2° mA, y el tartiporo de 2° mA también se observó. Las bases de ambos tipos de fúsculas de mA fueron relativamente grandes; la base de la fúscula 2° mA fue mayor que la de la 1° mA (Figura 7).



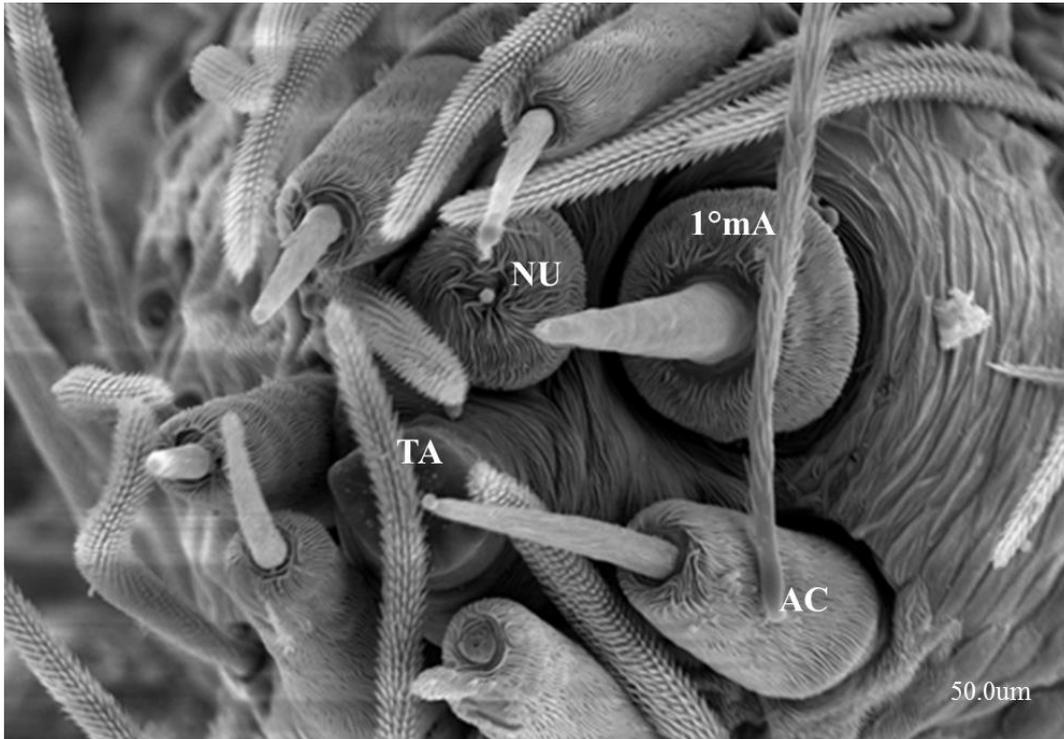
**Figura 7.** Hilera media posterior de una hembra de *A. senex*. Se observa la base grande de la fúsula de la glándula ampulácea secundaria menor y la posición de la fúsula tubuliforme. Abreviaciones: 1° mA, ampulácea menor; 2° mA, 2°ampulácea mayor; TA, tartiporo; AC, aciniforme; TU, tubuliforme.

La seda presente en las glándulas ampuláceas (MA y mA) contenía grupos reducidos de las glándulas ampuláceas primarias (Figura 8).



**Figura 8.** Sección transversal de hilera media posterior de macho de *A. senex* (reacción Ferric-ferricianuro) mostrando contenido reductor de las glándulas ampuláceas primarias; MA, glándula ampulácea mayor; mA, glándula ampulácea menor; TE, testículo.

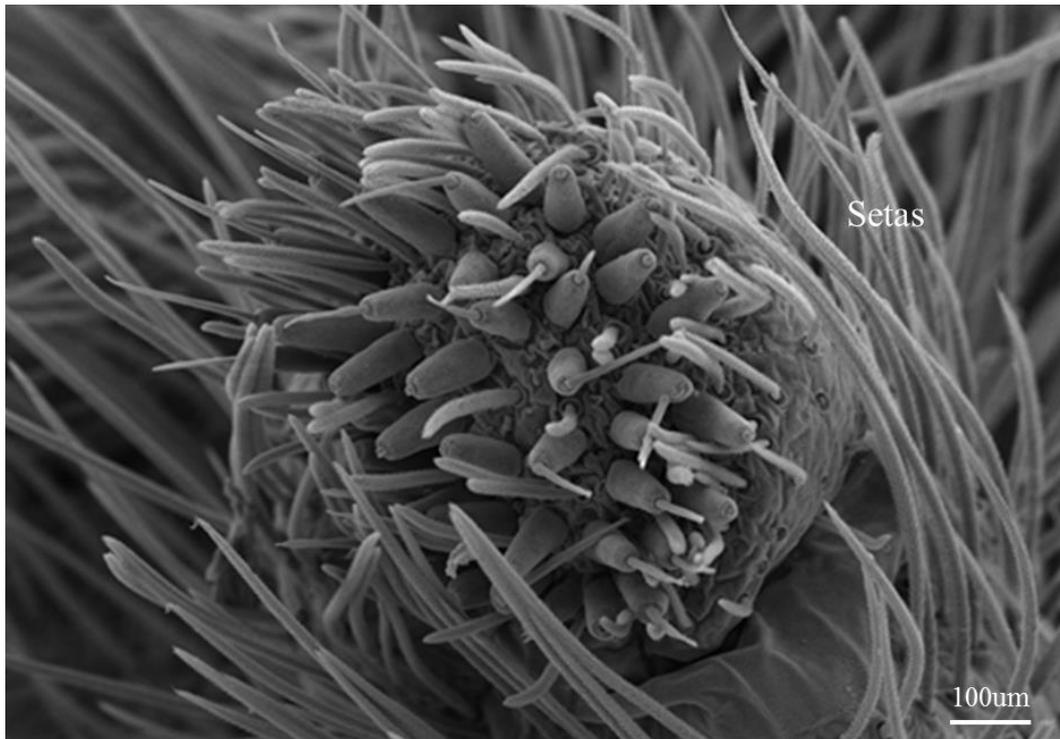
En los machos adultos, las glándulas de 2° mA estaban reducidas, y se pudo observar el nubin (Figura 9).



**Figura 9.** Hileras media posterior de un macho de *A. senex*. Observar el nubin de la ampulácea secundaria menor. Abreviaciones: AC, glándula piriforme; NU, nubin; TA, tartiporo; 1° mA glándula ampulacéa primaria.

El número de fúsculas, correspondiente a las glándulas aciniformes y tubuliformes (esto último sólo en las hembras adultas), fue relativamente bajo (Tabla 1). Las fúsculas tubuliformes aparecieron en la periferia del campo de hilado y sus ejes eran más gruesos que los de las fúsculas aciniformes (Figura 7).

En las hileras laterales posteriores (HLP) se observaron las fúsculas correspondientes a las glándulas aciniformes y tubuliformes (esta última sólo en hembras adultas). En las hembras adultas, las fúsculas aciniformes y tubuliformes no pudieron ser discriminadas con precisión debido a su pobre visualización y/ o rotura de los ejes (Tabla 1). Al lado de las fúsculas, el campo de hilado se presentó cubierto densamente por las setas en machos y hembras (Fig. 10).



**Figura 10.** Hilera lateral posterior de una hembra de *A. senex*. Se destaca el campo de hilado densamente cubierto por setas.

## DISCUSIÓN

Se encontraron diferencias en el aparato de hilado entre machos y hembras de *A. senex*, que difieren también con lo reportado para otras especies de arañas lobo (Dolejš et al. 2014). Basados en nuestros resultados, los machos adultos de *A. senex* poseen más glándulas piriformes y fúsulas que las hembras adultas (Tabla 1).

En *A. senex* el macho es el que tiene la responsabilidad de construir una cueva larga en arena para ser seleccionado por la hembra, sumado a la necesidad de que la cueva sea estable y firme. Probablemente la mayor cantidad de glándulas piriformes que poseen los machos en relación a las hembras de *A. senex* esté estrechamente vinculada a la construcción de cuevas más largas por los machos (Aisenberg 2014). Las glándulas

piriformes tienen como función producir discos de fijación. El mayor número de fúsculas de estas glándulas en los machos debe ser crucial para producir más discos de fijación y, por tanto aumentar la consistencia de la pared de la cueva construida en sustratos arenosos. Este resultado, es contrario a lo reportado por Dolejš, et al. (2014) para cuatro especies de licosidos de Europa, donde las hembras adultas tienen un mayor número de fúsculas de glándulas piriformes. Sin embargo, en dicho estudio, una de las especies estudiadas, *Tricca lutetiana* (Simon 1876), una araña lobo cavadora, presentó un menor número de glándulas piriformes, aciniformes y tubuliformes (Dolejš, et al. 2014). Una de las probables razones por las cuales *T. lutetiana* posee un número menor de glándulas piriformes es que su cueva no está revestida de seda (Dolejš et al. 2008, 2014) a diferencia de *A. senex*.

Posiblemente el aumento en el número de glándulas piriformes en machos adultos de *A. senex* podría estar determinado por su modo de vida, ya que habitan en un sustrato arenoso y necesitan tapizar sus cuevas con seda. Generalmente el número de glándulas piriformes aumenta del estadio sub adulto al adulto (Dolejš, et al. 2014), pero en *A. senex* no se encontraron diferencias en el número de fúsculas entre arañas sub adultas y adultas (con la excepción de glándulas tubuliformes recientemente formadas en hembras adultas y aumento del número de glándulas piriformes en machos adultos).

Por otro lado, cuando se analizaron las filmaciones de video realizadas durante la construcción de la cueva en *A. senex* se observó que todas las hileras están involucradas en dicho proceso (Foelix et al., en prensa). A su vez, Simó et al. (2017) reportaron que *A. senex* posee hileras laterales anteriores dos veces más largas comparadas con los otros pares. Adicionándole a lo antedicho, Foelix et al. (en prensa) observó que la longitud de las fúsculas es de aproximadamente 500  $\mu\text{m}$ , pudiéndose hipotetizar que su importante longitud posibilitaría la inserción de las fúsculas entre los

granos de arena logrando fuertes conexiones entre ellos. Posiblemente sean estos “hilos puente” los responsables de la estabilidad y firmeza de la cueva. Estudios con el microscopio electrónico revelaron que hasta las construcciones de sedas más frágiles tienen cientos de hilos finos que cubren un único grano de arena (Foelix et al., en prensa).

En Araneoidea, contrariamente a los licósidos, las glándulas ampuláceas 2° producen seda sólo durante la proecdisis (Townley et al. 1993) y, por lo tanto, estas glándulas no son necesarias ni funcionales en adultos de ambos sexos. Se ha reportado que las glándulas ampuláceas secundarias de las HLA y HMP de los machos de Lycosidae, se transforman en nubins no funcionales, mientras que las glándulas y las fúsculas de las hembras son mantenidas dado que producen seda para unir la ooteca a las hileras (Townley y Tillinghast 2003). Encontramos que las bases de las fúsculas de las glándulas ampuláceas mayores son relativamente pequeñas y difíciles de localizar en el campo de hilado. Esta limitación del tamaño se puede explicar por las constricciones espaciales en el campo de hilado generando así más espacio para las fúsculas piriformes. Junto a las fúsculas, el campo de hilado estaba densamente cubierto por setas, las que tendrían la función de protección de las fúsculas. Las bases de ambos tipos de fúsculas de mA son relativamente grandes. Comparando ambas, la base de las fúsculas de 2 ° mA de las fúsculas son mayores que la de los 1 ° mA. Se observó el tamaño pequeño de las HMP y la presencia en ellas de una pequeña cantidad de glándulas aciniformes. La función de las HMP en *A. senex* estaría probablemente limitada a llevar la ooteca debido a las amplias bases de las fúsculas mA que aumentarían la superficie de contacto de la ooteca, mientras que los hilos de anclaje que soportan el cuerpo de la araña durante el proceso de muda, como sugiere Dolejš et al. (2014), sería segregados principalmente por las glándulas aciniformes de las HLP.

Finalmente, se podría inferir que la gran cantidad de glándulas piriformes serían las encargadas de producir y depositar la seda para mantener la cueva estable, conllevando un costo asociado en la producción de gran cantidad de proteínas. Por ejemplo, se ha informado que la cueva de *Cebrennus rechenbergi* (Jäger, 2014) dura aproximadamente un mes, y si ésta es dañada por diversos motivos, la araña la repara (Foelix et al. en prensa). Por otro lado *Geolycosa missouriensis* (Banks 1895) permanece prácticamente toda su vida en la misma cueva y sólo mantiene y agranda el tubo (Wallace 1942). Estudios a futuro se enfocarían a explorar si existen diferencias en el tamaño de las hileras y número de tipos de fúsculas en arañas de *A. senex* que viven en sustratos arenosos con diferente granulometría como respuesta a condiciones ecológicas distintas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams CWM. 1956. A stricter interpretation of the ferric ferricyanide reaction with particular reference to the demonstration of protein-bound sulphhydryl and disulphide groups. *J. Histochem. Cytochem.* 4: 23-35.
- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. En: Macedo R, Machado G, editors. *Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics*. Waltham (MA): Elsevier; Pp. 163–182.
- Aisenberg A, Costa FG. 2008. Reproductive isolation and sex role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Can. J. Zool.* 86: 648-658.

- Aisenberg A, González M, Laborda Á, Postiglioni R, Simó, M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. *Neotrop. Fauna. Environ.* 46: 147-152.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Male burrow digging in a sex role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bull. Br. Arach. Soc.* 15: 201-204.
- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 29-35.
- Dolejš P, Buchar J, Kubcová L, Smrž J. 2014. Developmental changes in the spinning apparatus over the life cycle of wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Invert. Biol.* 133: 281-297.
- Dolejš P, Kubcová L, Buchar J. 2008: Subterrestrial life of *Arctosa lutetiana* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 36: 202-203.
- Capocasale RM. 1990. Las especies de la subfamilia Hippasinae de América del Sur (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 18:131-134.
- Foelix RF. 2011. *Biology of Spiders*, 3rd ed. Oxford University Press, New York. Pp. 419
- Foelix R, Rechenberg I, Erb B, Albín A, Aisenberg A. 2017. Sand transport and burrow construction in sparassid and lycosid spiders. *J. Arachnol.* (en prensa)
- Foot NC. 1933. The Masson trichrome staining methods in routine laboratory use. *Stain. Technol.* 8: 101-110.

- Goldner J. 1938. A modification of the Masson trichrome technique for routine laboratory purposes. *Am. J. Pathol.* 14: 237-243.
- Gomori G. 1950. A rapid one-step trichrome stain. *Am. J. Clin. Pathol.* 20: 661-664.
- Gwynne DT, Watkiss J. 1975. Burrow-blocking behaviour in *Geolycosa wrightii* (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.* 23: 953-956.
- Henschel JR. 1990. The biology of *Leucorchestris arenicola* (Araneae: Heteropodidae), a burrowing spider of the Namib dunes. En: Seely MK, editor. *Namib ecology: 25 years of Namib research. Transvaal Museum Monograph No. 7.* Pretoria: Transvaal Museum; Pp. 115-127.
- Kovoor J, Peters HM. 1988. The spinning apparatus of *Polonecia producta* (Araneae-Uloboridae): Structure and histochemistry. *Zoomorphology.* 108: 47-59.
- Masson P. 1929. Some histological methods, trichrome stainings and their preliminary technique. *J. Tech. Meth. Bull. Int. Assoc. Med. Mus.* 12: 75-90.
- Richter CJJ. 1970. Morphology and function of the spinning apparatus of the wolf spider *Pardosa amentata* (C L.) (Araneae, Lycosidae). *Z. Morph. Tiere.* 68: 37-68.
- Shultz JW. 1987. The origin of the spinning apparatus in spiders. *Biol. Rev.* 62: 89-113.
- Simó M, Lise A A, Pompozzi G, Laborda A. 2017. On the taxonomy of southern South American species of the wolf spider genus *Allocosa* (Araneae: Lycosidae: Allocosinae). *Zootaxa.* 4216: 261-278.

- Smrž J. 1989. Internal Anatomy of *Hypochthonius rufulus* (Acari: Oribatida). J. Morphol. 200: 215-230
- Townley MA, Tillinghast EK. 2003. On the use of ampullate gland silks by wolf spiders (Araneae, Lycosidae) for attaching the egg sac to the spinnerets and a proposal for defining nubbins and tartipores. J. Arachnol. 31: 209-245.
- Townley MA, Tillinghast EK, Cherim NA. 1993. Moulting-related changes in ampullate silk gland morphology and usage in the araneid spider *Araneus cavaticus*. Philosop. Trans. Royal Soc. Lond. Series B. 340: 25-38.
- Townley MA, Tillinghast EK. 2009. Developmental changes in spider spinning fields: a comparison between *Mimetus* and *Araneus* (Araneae: Mimetidae, Araneidae). Biol. J. Linn. Soc. 98: 343-383.
- Wheeler WC, Coddington JA, Crowley LM, Dimitrov D, Goloboff PA, Griswold CE, Hormiga G, Prendini L, Ramírez MJ, Sierwald P, Almeida-Silva L, Alvarez-Padilla F, Arnedo MA, Benavides Silva LR, Benjamin SP, Bond JE, Grismado CJ, Hasan E, Hedin M, Izquierdo MA, Labarque FM, Ledford J, Lopardo L, Maddison WP, Miller JA, Piacentini LN, Platnick NI, Polotow D, Silva-Dávila D, Scharff N, Szűts T, Ubick D, Vink CJ, Wood HM, Zhang J. 2016. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. Cladistics. doi:10.1111/cla.12182

## Capítulo 6

### Tolerancia y respuestas comportamentales de *Allocosa senex* y *Allocosa marindia* a la inmersión en agua

**El presente capítulo se encuentra en preparación para su publicación**

**Albín A, Simó M, Bidegaray-Batista L, González M, Aisenberg A.** Tolerance and behavioral responses of *Allocosa senex* and *Allocosa marindia* to water immersion.

## INTRODUCCIÓN

Las zonas intermareales marinas, las orillas de los lagos y las zonas ribereñas son frecuentemente afectadas por inundaciones y por tanto los organismos terrestres que viven en estos hábitats deben afrontar los factores de estrés asociados con resistir los avances del agua (Helmuth y Hofmann 2001). Las áreas costeras de Uruguay se caracterizan por una gran variación estacional y diaria en temperatura, humedad, vientos y radiación solar (Defeo y Martínez 2003; Costa et al. 2006). Estas zonas son refugio de muchos artrópodos tales como, crustáceos, insectos y arañas, los cuales constituyen un componente importante de la fauna costera desempeñando un papel clave en las redes tróficas (Schlacher et al. 2007).

Las inundaciones se consideran eventos hidrológicos que afectan a los ecosistemas y por lo tanto a sus componentes bióticos (Suren y Jowett 2006). La presencia de artrópodos terrestres en hábitats periódicamente inundados indica que estas especies han desarrollado adaptaciones para hacer frente a condiciones desfavorables del hábitat (Plum 2005). Los organismos presentan adaptaciones fisiológicas y comportamentales que les permiten sobrevivir a estas circunstancias, ya sea resistiendo las inundaciones, tolerando la inmersión y hasta aprovechándola para la dispersión (Keizer y Pruitt 2014).

Sin embargo, para los animales que viven cerca de la orilla y sin acceso a refugios, las inundaciones repentinas los pueden llevar a la muerte (Rovner 1987; Maitland y Maitland 1994). Hildebrandt (1997) definió la tolerancia a la inmersión como adaptaciones fisiológicas y/o morfológicas, que permiten a la especie sobrevivir en su hábitat inundado. En este contexto, los artrópodos terrestres tienen que lidiar con problemas tales como las bajas concentraciones de oxígeno en el agua. Un ejemplo sería

el caso de los escarabajos del género *Dicheirotrichus* que disminuyen el consumo de oxígeno al reducir sus tasas metabólicas durante la inmersión (Foster y Treherne 1976). Otra táctica de supervivencia empleada por los invertebrados terrestres que habitan zonas inundables es mantenerse en un estado de resistencia, el estadio de ooteca, esta adaptación le permitirá tolerar condiciones ambientales desfavorables como sucede en las arañas linifidas *Allomengea scopigera* (Grube 1859) y *Allomengea vidua* (L. Koch 1879) (Rothenbücher y Schaefer 2006).

Las estrategias de supervivencia más comunes en arañas son la migración horizontal o migración vertical (Adis y Junk 2002). *Pardosa lapidicina* (Emerton 1885) puede migrar para colonizar ambientes con mayor disponibilidad de alimento (Morse 2002), desplazándose rápidamente sobre la superficie del agua utilizando para su locomoción el comportamiento del remo (Stratton et al. 2004). Según Carico (1973) las arañas semiacuáticas *Dolomedes* (Latreille 1804) que viven en estrecha asociación con el agua se mueven a través de ésta, allí, se alimentan y buscan a sus coespecíficos para reproducirse. Las arañas también pueden utilizar como estrategia para escapar de la inundación subir a la vegetación (Adis y Junk 2002). Además de los refugios aéreos, las especies de arañas pueden utilizar refugios subterráneos, pudiendo obtener beneficios del aire en los intersticios de los poros del suelo para respirar (Foster y Treherne 1976). La araña lobo *Arctosa fulvilineata* (Lucas 1846) se enfrenta a la inundación a través de su capacidad de caer en un estado de hipoxia que se puede considerar una adaptación fisiológica a su hábitat regularmente inundable (Pétillon et al. 2009). Por otra parte, la especie acuática *Argyroneta aquatica* (Clerck 1758) es capaz de usar la seda para construir una burbuja que funcionaría como una branquia física. La presencia de la burbuja permite que la araña extraiga el oxígeno del agua tan necesaria para la supervivencia (Thorpe 1950). Según Stratton et al. (2004), una consecuencia de la

evolución de las arañas que viven en estrecha relación con el agua es la modificación de características del cuerpo como la hidrofobicidad y la densidad de las setas, lo que les permitiría moverse bien en la superficie del agua.

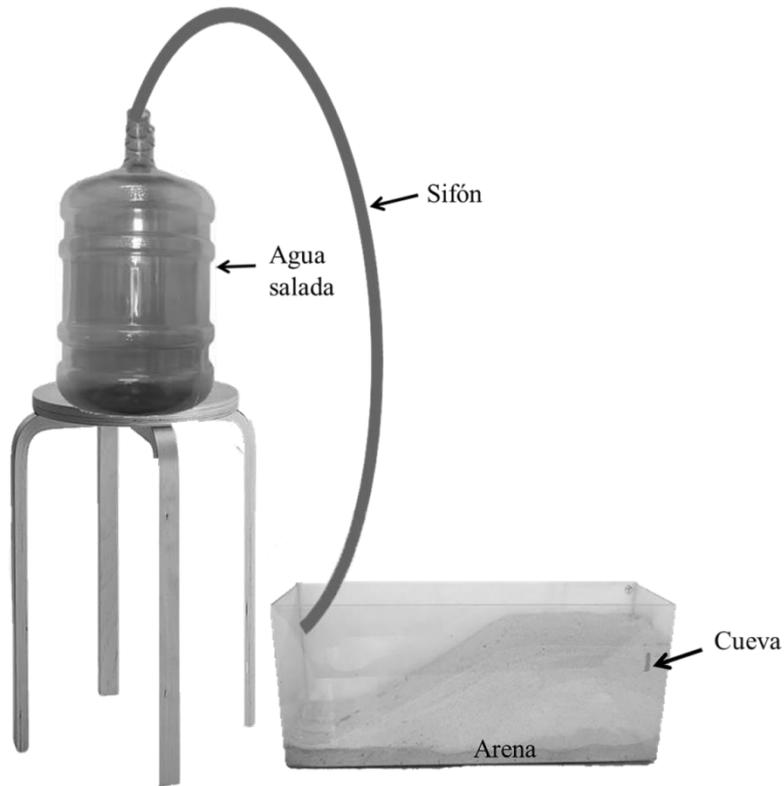
Las arañas constituyen un importante grupo de artrópodos en hábitats regularmente inundables (Pétilón et al. 2009). En nuestro país se encuentran dos arañas lobos simpátricas y sincrónicas que viven en costas arenosas: *A. senex* (Mello-Leitão, 1945) y *A. marindia* Simó, Lise, Pompozzi y Laborda, 2017 (Capocasale 1990; Costa 1995; Costa et al. 2006). Estas arañas están sometidas a inundaciones a lo largo del año. Así por ejemplo, la zona de costa de las lagunas en nuestro país incrementan su caudal periódicamente debido a eventos de lluvia (Conde et al. 2015). Ambas especies presentan inversión de roles sexuales y de dimorfismo sexual de tamaño (Aisenberg et al. 2007). Construyen cuevas donde permanecen durante el invierno volviéndose activas en las noches de verano (Costa 1995). *A. senex* se encuentra en dunas libres y *A. marindia* en zonas arenosas con mayor abundancia de vegetación (Costa et al. 2006). Se trata de dos especies indicadoras ya que están estrictamente asociadas a este tipo de ambientes costeros, y han sido catalogadas como prioritarias para la conservación en el país (Ghione et al. 2013; Ghione et al. en prensa). Se espera que ambas especies presenten adaptaciones que les permitan sortear los inesperados y bruscos cambios en los niveles de agua que podrían poner en peligro su supervivencia. El objetivo fue estudiar la tolerancia y las respuestas comportamentales de *A. senex* y *A. marindia* a la inundación, en condiciones de laboratorio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Entre enero y febrero de 2016, se recolectaron hembras y machos adultos de *A. senex* y de *A. Marindia* (n= 15 de cada categoría), en la playa de San José de Carrasco, Canelones (34°51'06.06"S; 55°58'46.71"W) y Playa de los Ingleses, Montevideo (34°53'11"S 56°05'23"W). Se realizaron capturas manuales de noche usando linterna de minero.

En el laboratorio los especímenes se colocaron individualmente en placas de Petri de 9.5 cm de diámetro y 1.5 cm de alto con arena como sustrato y un algodón húmedo. Las arañas fueron alimentadas tres veces a la semana con larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae). Este diseño experimental se basó en el planteado en la segunda parte del capítulo 1, pero se le introdujeron ajustes. La arena se extrajo del mismo lugar en donde se recolectaron las arañas y se tomó en cuenta la salinidad del agua de acuerdo a la zona de estudio. Adicionalmente, se prolongó el tiempo de inmersión de acuerdo a los resultados del capítulo 1 que mostraron que son capaces de sobrevivir períodos más largos de inmersión. Para las experiencias las arañas se colocaron individualmente en un terrario de vidrio de 30 cm x 16 cm x 20 cm, completando la mitad izquierda del terrario con arena a 14 cm y en la mitad derecha se hizo una pendiente simulando el perfil costero (Figura 1). Esperamos 48 horas para que los individuos construyeran su cueva (n= 15 para cada especie y categoría). Se preparó agua con un contenido de salinidad similar al Río de la Plata en los puntos de muestreo aproximadamente 5100 ppm que fue controlada con un salinómetro y se cotejó que coincidiera con la salinidad reportada para las playas de colecta para esa época del año (Framinan et al. 1999). El nivel del agua se elevó lentamente con un sifón hasta cubrir 3 cm por encima del sustrato. Posteriormente introdujimos un trozo de corteza de árbol para proporcionar a la araña un “bote” salvavidas potencial.

Todas las experiencias duraron 30 minutos y fueron filmadas y analizadas con el programa de análisis de comportamientos JWatcher (Blumstein et al. 2000). Para los estudios estadísticos se usó Past Palaeontological Statistics version 1.18 (Hammer et al. 2003). Las frecuencias fueron comparadas utilizando el test de Chi cuadrado para muestras independientes o el test exacto de Fisher (cuando comparamos variables con n menor o igual a 15). Se investigó la normalidad (test de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de las varianzas (test de Levene) de las variables, el número de apariciones y la duración de los comportamientos. Las variables que presentaron distribución normal (Shapiro Wilk) y homogeneidad de varianzas (test de Levene) fueron analizadas con el test global de ANOVA y el test de t de Student (comparaciones de dos variables) Las variables que no siguieron una distribución normal ni tuvieron variables homogéneas, fueron comparadas entre sexos y estadios de desarrollo con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (prueba global) y el test de la U de Mann-Whitney (comparaciones de dos variables). Individuos representativos fueron depositados en la colección aracnológica de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.



**Figura 1.** Diseño experimental.

## RESULTADOS

Ningún individuo murió durante la inundación y no hubo diferencias en la permanencia dentro de las cuevas durante las inundaciones entre especies (Chi cuadrado= 3.94,  $df=3$ ,  $p=0.27$ ) (Figura 2).

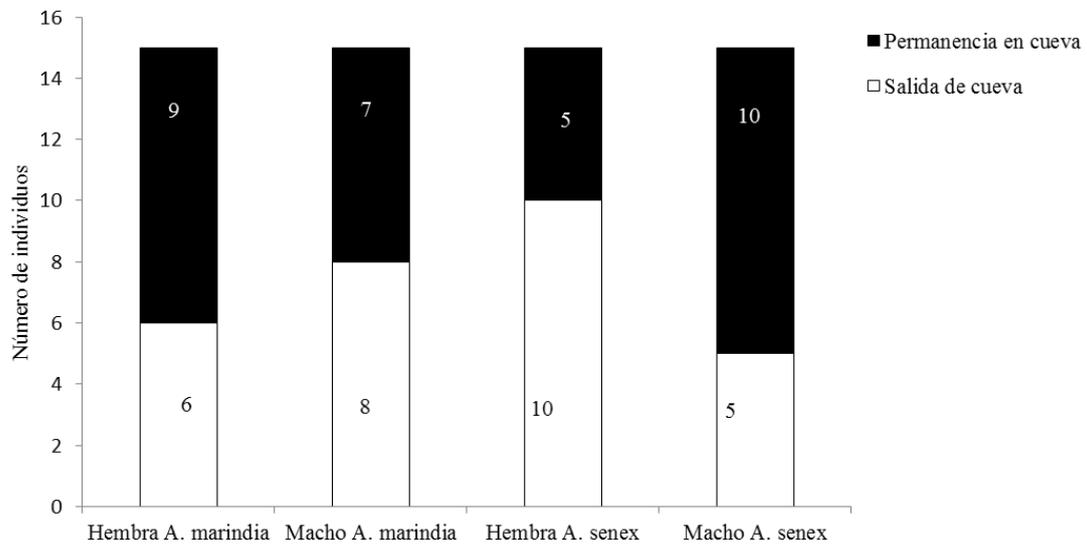
Se distinguieron diez unidades de comportamiento durante la inundación (Tabla 1). Se destacarán solamente las diferencias significativas entre grupos. El comportamiento que mostró un mayor número de apariciones fue “Flota” (test Kruskal-Wallis  $H=7.76$ ,  $p=0.04$ ). Al comparar entre los grupos se observó un mayor número de apariciones de dicho comportamiento en los machos de *A. senex* en relación a los machos de *A. marindia* (test de t de Student  $F=3.92$ ,  $p=0.008$ ). Se encontraron diferencias significativas en la duración del comportamiento “Nado” entre los cuatro grupos experimentales (test Kruskal-Wallis  $H=11.6$ ,  $p=0.008$ ). Al realizar las

comparaciones entre pares se encontró que los machos de *A. senex* destinan más tiempo al nado que *A. marindia* ( $U= 3$ ,  $p= 0.03$ ) asimismo, las hembras de *A. senex* destinan más tiempo al nado que las hembras de *A. marindia* ( $U= 0$ ,  $p= 0.008$ ) y las hembras de *A. senex* nadan más tiempo que los machos de *A. marindia* ( $U= 0$ ,  $p= 0.03$ ). Se encontraron diferencias significativas entre los cuatro grupos en el número de apariciones de la unidad comportamental “Nado” (test Kruskal-Wallis  $H= 8.12$ ,  $p= 0.04$ ). Al comparar entre pares se encontró que hubo mayor número de apariciones de “Nado” en las hembras de *A. senex* en relación a las hembras de *A. marindia* (test de t de Student  $F= 5.18$ ,  $p= 0.03$ ). Asimismo, se encontró un mayor número de apariciones de “Nado” en las hembras de *A. senex* en relación con los machos de su misma especie (test de t de Student  $F= 1.43$ ,  $p= 0.02$ ) (ver Figura 6).

**Tabla 1.** Descripción de los comportamientos observados durante la inundación de la cueva en *A. senex* y *A. marindia*.

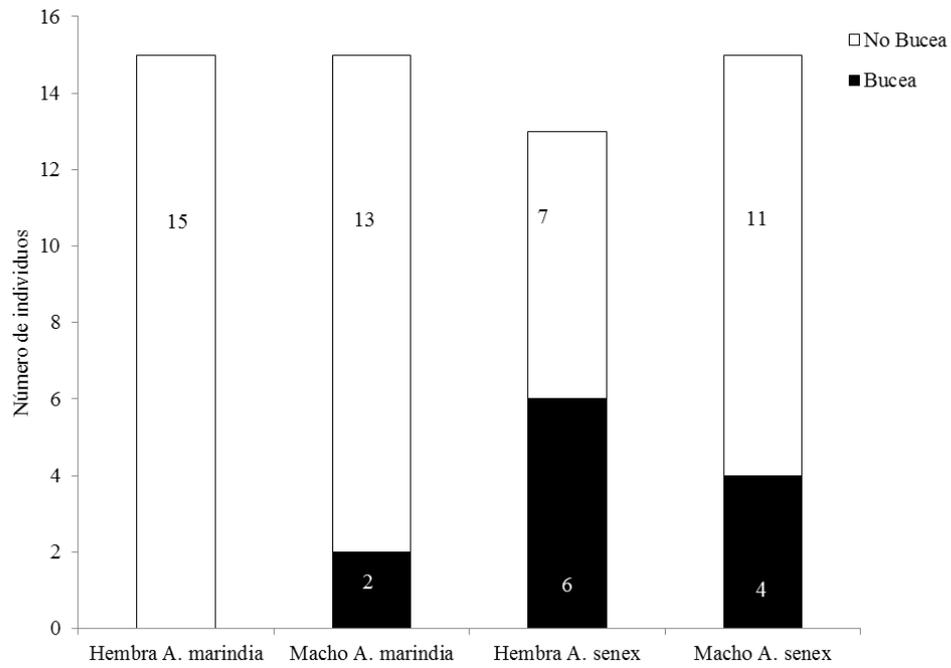
<b>Unidades de Comportamiento</b>	<b>Descripción</b>
Sumergida en la cueva, asomada hacia afuera	La araña permanece dentro de la cueva, debajo del agua con sus patas asomadas hacia afuera.
Tapiza la cueva	Cubre las paredes de la cueva con seda.
Gira	Cambia de orientación 180 grados dentro de la cueva.
Abandona la cueva	Sale de la cueva a la superficie del agua.
Flota	Permanece inmóvil por encima del agua con las patas extendidas.
Flota ventralmente, sin mover patas	Flota quieta debajo del agua, exponiendo hacia arriba los espiráculos respiratorios.
Flota ventralmente, mueve patas	Flota debajo del agua exponiendo hacia arriba los espiráculos respiratorios, moviendo las patas.
Nado	Mueve las patas I, II y III consecutivamente, cada par sincrónicamente como remando en la superficie del agua, mientras que las patas IV permanecen inmóviles y se extienden hacia atrás.
Buceo	Se desplaza debajo del agua, pero mueve los cuatro pares de patas sincrónicamente.
Quietud debajo del agua	Permanece inmóvil debajo del agua.
Quietud sobre el sustrato	Permanece estática en el sustrato flotante.

Entre los que permanecieron en sus cuevas después de la inundación, los machos de *A. marindia* tapizaron las paredes con más frecuencia que las hembras de *A. senex* ( $p=0.02$ ), machos de *A. senex* ( $p=0.05$ ) y hembras coespecíficas ( $p=0.04$ ).



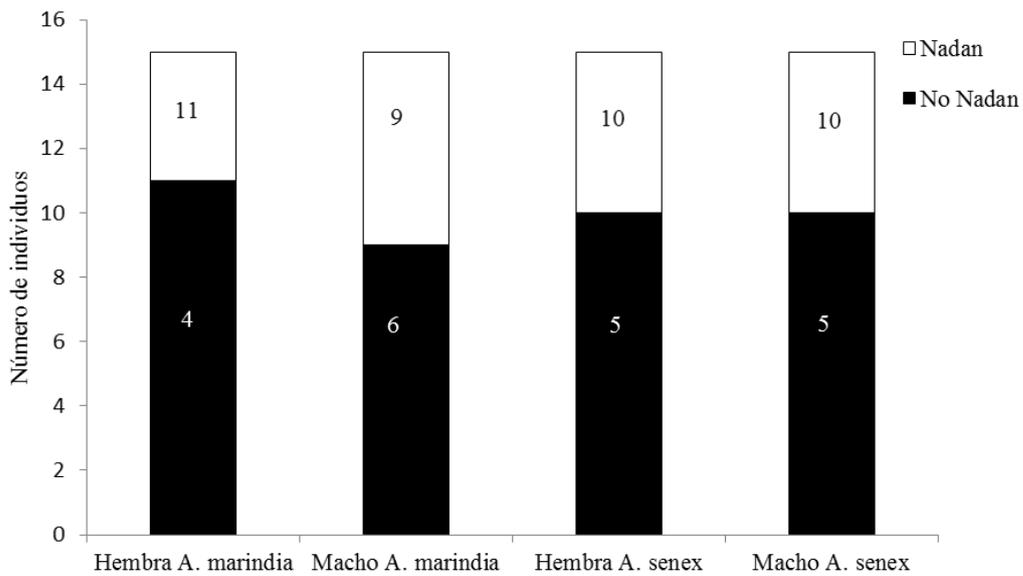
**Figura 2.** Permanencias y salidas de las cuevas en hembras y machos de *A. senex* y *A. marindia*

Las hembras de *A. marindia* bucearon menos que los machos ( $p=0.02$ ) y las hembras ( $p=0.03$ ) de *A. senex*, pero no presentan diferencias respecto a los machos de su propia especie ( $p=0.47$ ) (Figura 3).



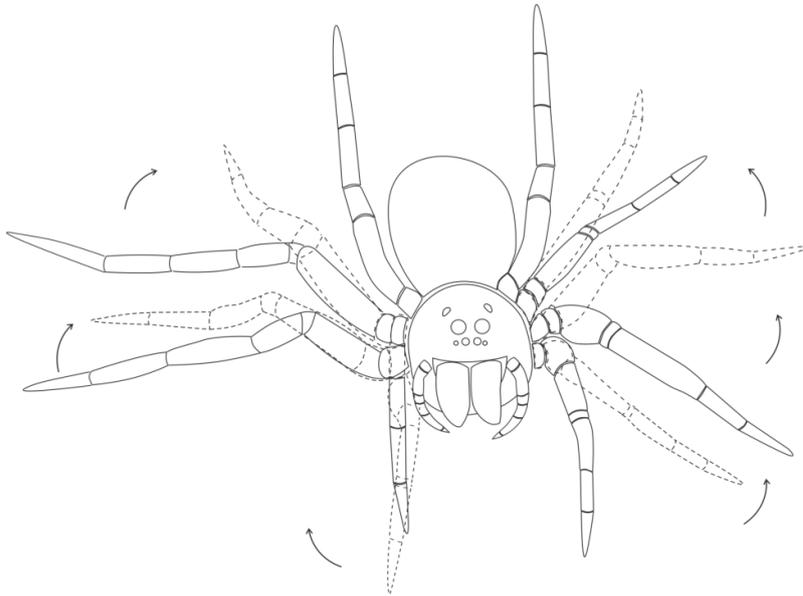
**Figura 3.** Presencia y ausencia de buceo en hembras y machos de *A. senex* y *A. marindia*.

No se encontraron diferencias en el nado entre los cuatro grupos ( $\chi^2= 0.60$ ,  $df= 3$ ,  $p= 0.90$  (Figura 4).

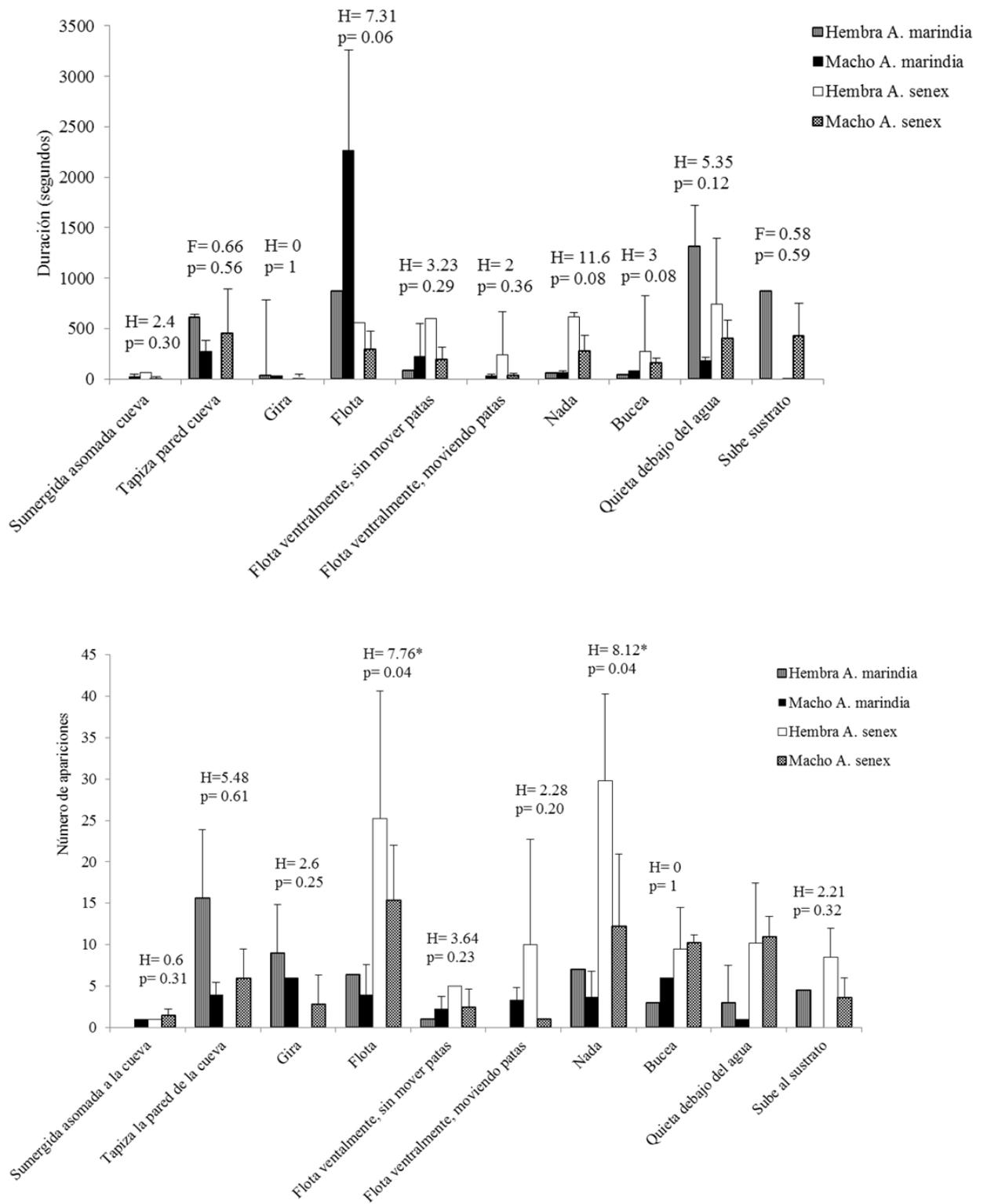


**Figura 4.** Presencia y ausencia de nado en hembras y machos de *A. senex* y *A. marindia*.

Los individuos de ambas especies mostraron capacidad para poder desplazarse por encima y por debajo del agua (Figura 5).



**Figura 5.** Representación esquemática del “nado”. Los individuos mueven las patas I, II y III consecutivamente mientras que las patas IV permanecen inmóviles y se extienden hacia atrás. Las líneas punteadas muestran el movimiento de las patas.



**Figura 6.** Duración (arriba) y Números de aparición (abajo) de los comportamientos correspondientes a las respuestas de inundación en hembras y machos de *A. senex* y *A. marindia*, con los resultados de cada comparación estadística.

## DISCUSIÓN

Las dos especies de arañas estudiadas *A. senex* y *A. marindia* serían capaces de soportar inundaciones en condiciones naturales debido a que ningún individuo murió durante la inmersión. El cavado de la cueva en estas especies requiere de un alto esfuerzo reproductivo, las cuevas masculinas son importantes para la elección femenina (Aisenberg et al. 2007), hecho que podría explicar la permanencia de algunos individuos dentro de las cuevas. Más aún, los datos sugieren diferentes adaptaciones de acuerdo al estadio y sexo. Se constató que *A. marindia* bucea menos, vinculado posiblemente con el microhabitat natural en donde vive. Los individuos de esta especie demuestran una distribución espacial heterogénea asociada con arenales con vegetación psamófila (Aisenberg et al. 2009), a diferencia de *A. senex* que se localiza en zonas más cercanas a la orilla. Esto estaría de acuerdo con la tendencia de *A. senex* a bucear más que *A. marindia*, que en cambio invertiría en fortalecer su refugio con seda para resistir la inundación.

Por otro lado, los machos y hembras de *A. senex* y *A. marindia* fueron capaces de desplazarse sobre la superficie del agua (Figura 5), encontrándose que *A. senex* dedica más tiempo al nado en relación a *A. marindia*. Asimismo, las hembras de *A. senex* mostraron mayor aparición del comportamiento de nado en comparación a las hembras de *A. marindia*. Posiblemente el hecho de que machos y hembras de *A. senex* destinan más tiempo al nado esté correlacionado con el mayor tamaño corporal a una quizás mayor flotación debido a la cantidad de reservas grasas en de *A. senex*. Es de esperar que el tamaño del individuo sea proporcional a las reservas grasas que posee, necesarias para realizar actividades tales como construcción del refugio, cortejo y cópula (Aisenberg y Peretti 2011). Asimismo, el mayor contenido muscular en machos que en hembras de *A. senex* (Aisenberg y Peretti 2011) podría estar relacionado con la

utilización de las patas masculinas durante actividades de desplazamiento sobre la superficie o debajo del agua. Lo antedicho concuerda con lo reportado por Aisenberg y Peretti (2011) para *A. senex*, especie en la cual una mayor cantidad de reservas grasas y contenido muscular estaría relacionada con la utilización de las patas en el macho para la construcción de la cueva en esta especie.

Los resultados obtenidos en relación a la tolerancia a la inmersión y posterior sobrevivencia a la inundación en *A. senex* y *A. marindia*, concuerdan con lo reportado por Rovner (1987) para las arañas *Dysdera crocata* C. L. Koch, 1838 y *Ariadna bicolor* (Hentz, 1842). Estas especies fueron capaces de sobrevivir a la inundación permaneciendo dentro de sus cuevas hasta diez días, a diferencia de individuos que dejaron las cuevas pero no sobrevivieron más de veinticuatro horas. Asimismo estudios realizados en el laboratorio sobre *D. crocata* y *A. bicolor* demuestran que la seda utilizada en la construcción de las cuevas por arañas, soportaría la inundación temporal, actuando el refugio como una branquia física proporcionando una adecuada difusión de oxígeno (Rovner 1987). Muchas arañas tienen superficies hidrófobas que les permiten permanecer secas en la superficie del agua, en donde los animales pueden lograr una locomoción coordinada en la interfaz aire-agua (Suter et al. 2013). Según Stratton (2004) la capacidad de permanecer en la superficie del agua depende de la cutícula y las setas cuticulares (Suter et al. 2004), la densidad de los pelos (Denny 1993) y la postura de la araña (Suter et al. 1997).

También observamos que ambas especies de *Allocosa* son capaces de subir al sustrato que se les proporcionó, en donde permanecen acicalándose y descansando, concordando con lo propuesto con Decler (1988) quien constató que las arañas trepan sobre vegetales o diversos elementos que se encuentran por encima del nivel del agua. La araña linífida *Tmeticus affinis* Blackwall, 1855 es capaz de elevar el abdomen hasta

una posición casi vertical para actuar como una vela y desplazarse por el agua (Hayashi et al. 2015). Otra estrategia observada, la de caminar sobre el agua fue observada en *Pirata piraticus* Sundevall, 1833 (Lycosidae) que permanece en la superficie del agua debido a la tensión superficial y a la presencia de penachos tarsales (Hayashi et al. 2015).

En *Allocosa* observamos que los individuos mueven las patas I, II y III consecutivamente, cada par sincrónicamente como remando en la superficie del agua, mientras que las patas IV permanecen inmóviles y se extienden hacia atrás (Figura 5). Una amplia variedad de arañas son capaces de desplazarse a través de la superficie del agua (Suter et al. 2003; Stratton et al. 2004). Durante la actividad locomotora participa la tensión superficial y la resistencia del movimiento de las patas que ayudan impulsarse al animal hacia adelante. Suter et al. (1997) indicaron que durante la locomoción en el comportamiento de remo se forma un hoyuelo, que ocurre cuando el animal empuja la pata hacia abajo y hacia atrás generando una resistencia que propulsa la araña hacia adelante. Durante el comportamiento de nado se observó como *Allocosa* forma hoyuelos durante el desplazamiento (Figura 7).



**Figura 7.** Hembra de *Allocosa* flotando sobre la superficie del agua. El peso de la araña es sustentado por las partes distales de las patas, las cuales empujan hacia abajo en la superficie del agua formando un hoyuelo en la superficie del agua.

Suter (2013) reconoció cuatro tipos de comportamiento de locomoción en el agua; desplazamiento con locomoción tetrápoda alterna, 2) remar, usando pares de patas laterales en sincronía, 3) avanzar usando el primer par de patas en alternancia y 4) galopar, empujando hacia abajo y hacia atrás los tres primeros pares de patas produciendo saltos desde la superficie del agua. Suter et al. (2004) reportaron que en especies de arañas semi acuáticas del género *Dolomedes*, cuando se encuentran en tierra tiene un movimiento alternado de tetrápodo sin embargo, en el agua, *Dolomedes* realiza una locomoción en forma de remo similar a la descrita por Kaestner (1924).

*Allocosa* se puede desplazar por el agua, sobreviviendo de ésta forma a las inundaciones. Conocer la tolerancia a la inundación de *A. senex* y *A. marindia* aporta datos sobre la capacidad de dispersión de éstas especies y la posibilidad de colonizar nuevos hábitats. A futuro nos proponemos estudiar la respuesta de las arañas frente a diferentes concentraciones de salinidad del agua e investigar si las crías de *Allocosa* son capaces de desplazarse sobre la superficie del agua. Sería interesante estudiar como las actividades antrópicas, así como la introducción de especies exóticas en el hábitat de estas especies podría estar influyendo sobre la persistencia de ambas especies en el hábitat inundable.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adis J, Junk WJ. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshw. Biol.* 47: 711-731.
- Aisenberg A, González M, Laborda A, Postiglioni R, Simó M. 2009. Reversed cannibalism, foraging and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal sand dunes. *J. Arachnol.* 37: 135-138.
- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 29-35.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Sexual dimorphism in immune response, fat reserves and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zoology* 114: 272-275.
- Carico JE. 1973. The Nearctic species of the genus *Dolomedes* (Araneae: Pisauridae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 133: 435-488.

- Conde D, Vitancurt J, Rodríguez-Gallego L, De Álava, Verrastro DN, Chreties C. Solari S, Teixeira L, Lagos L, Piñeiro G, Seijo L, Caymaris H, Panario D. 2015. Solutions for Sustainable Coastal Lagoon Management: From Conflict to the Implementation of a Consensual Decision Tree for Artificial Opening. In: Baztan J, Chouinard O, Jorgensen B, Tett P, Vanderlinden JP, Vasseur L, editors. Coastal Zones. Solutions for the 21th Century: Elsevier; Pp. 217-250.
- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. Rev. Brasil. Biol. 55: 457-466.
- Costa FG, Simó M, Aisenberg A. 2006. Composición y ecología de la fauna epígea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D, editors. Bases para la conservación y el manejo de la costauruguaya. Uruguay: Vida Silvestre; Pp. 427-436.
- Declerck K. 1988. Temporary inundation as a determining factor for the spider communities of marshland habitats. En: Comptes Rendus du Xième Colloque d'Arachnologie; Pp. 161-167.
- Defeo O, Martínez G. 2003. The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirologa braziliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. J. Mar. Biol. Ass. 83: 331-340.
- Denny MW. 1993. Air and Water: The Biology and Physics of Life's Media. Princeton University Press, Princeton; 341Pp.

- Foster WA, Treherne, JE. 1976 Insects of marine saltmarshes: problems and adaptations. En: Cheng L, editors. Marine insects. Amsterdam, The Netherlands: North-Holland Company; Pp. 5-42.
- Framiñan MB, Etala MP, Acha EM, Guerrero RA, Lasta CA, Brown OB. 1999. Physical characteristics and processes of the Río de la Plata estuary. En: Estuaries of South America. Springer Berlin Heidelberg; Pp. 161-194.
- Ghione S, Coelho L, Costa FG, García LF, González M, Jorge C, Laborda Á, Montes de Oca L, Pérez-Miles F, Postiglioni R, Simó M, Toscano-Gadea C, Viera C, Aisenberg, A. 2016. En press. Arácnidos prioritarios para la conservación en Uruguay. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay.
- Ghione S, Simó M, Aisenberg A, Costa FG. 2013. *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae) as a bioindicator of coastal sand dunes in Uruguay. Arachnology. 16: 94-98.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2003. Past Palaeontological, version 1.18. Copyright Hammer & Harper. [cited 2009 March 15]. Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer>
- Hayashi M, Bakkali M, Hyde A, Goodacre SL. 2015. Sail or sink: novel behavioural adaptations on water in aerially dispersing species. BMC Evol. Biol. 15: 118.
- Helmuth BS, Hofmann GE. 2001. Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. Biol. Bull. 201: 374-384.
- Hildebrandt J. 1997. Wie sind terrestrische Wirbellose an Überflutung angepasst. Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster. 18: 15-25.

- Kaestner A. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Lokomotion der Arachniden. I. Araneae. Archiv für Naturgeschichte. 5: 1-19.
- Keiser CN, Pruitt JN. 2014. Submersion tolerance in a lakeshore population of *Pardosa lapidicina* (Araneae: Lycosidae). J. Arachnol. 42: 192-194.
- Maitland DP, Maitland A. 1994. Significance of burrow-opening diameter as a flood-prevention mechanism for air-filled burrows of small intertidal arthropods. Marine Biol. 119: 221-225.
- Morse DH. 2002. Orientation and movement of wolf spiders *Pardosa lapidicina* (Araneae, Lycosidae) in the intertidal zone. J. Arachnol. 30: 601-609.
- Pétillon J, Montaigne W, Renault D. 2009. Hypoxic coma as a strategy to survive inundation in a salt-marsh inhabiting spider. Biol. Lett. 5: 442-445.
- Plum N. 2005. Terrestrial invertebrates in flooded grassland: a literature review. Wetlands 25: 721-737.
- Rothenbücher J, Schaefer M. 2006. Submersion tolerance in floodplain arthropod communities. Basic App. Ecol. 7: 398-408.
- Rovner JS. 1987. Nests of terrestrial-spiders maintain a physical gill: flooding and the evolution of silk construction. J. Arachnol. 14: 327-337.
- Schlacher TA, Dugan J, Schoeman DS, Lastra M, Jones A, Scapini F, Defeo O. 2007. Sandy beaches at the brink. Divers. Distrib. 13: 556-560.
- Stratton GE, Suter RB, Miller PR. 2004. Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach. Biol. J. Linn. Soc. 81: 63-78.

- Suter RB. 2013. Spider locomotion on the water surface: biomechanics and diversity. *J. Arachnol.* 41: 93-101.
- Suter RB, Rosenberg O, Loeb S, Wildman H, Long JH. 1997. Locomotion on the water surface: Propulsive mechanisms of the fisher spider *Dolomedes triton*. *J. Experim. Biol.* 200: 2523-2538.
- Suter RB, Stratton GE, Miller PR. 2003. Water surface locomotion by spiders: distinct gaits in diverse families. *J. Arachnol.* 31: 428-432.
- Suter RB, Stratton GE, Miller PR. 2004. Taxonomic variation among spiders in the ability to repel water: surface adhesion and hair density. *J. Arachnol.* 32:11-21.
- Suren AM, Jowett IG. 2006. Effects of floods versus low flows on invertebrates in a New Zealand gravel-bed river. *Freshw. Biol.* 51: 2207-2227.
- Thorpe WH. 1950. Plastron respiration in aquatic insects. *Biol. Rev.* 25: 344-390.

## **DISCUSIÓN GENERAL Y PROYECCIONES**

La tesis pretendió responder preguntas relacionadas con las adaptaciones morfológicas y comportamentales de *Allocosa senex* a la vida en arenales costeros. A su vez se comparó su tolerancia y comportamiento a la inundación con otra especie simpátrida, *Allocosa marindia*, ambas con inversión de roles sexuales.

Constatamos que ambas especies de *Allocosa* presentan adaptaciones morfológicas y comportamentales que les permite sobrevivir a los ambientes adversos y fluctuantes. Dicho ambiente podría estar imponiendo presiones que afecten el comportamiento de cada sexo y generen adaptaciones inusuales en hembras y machos de esta especie (Gwynne 1991). Una de las adaptaciones que presenta *Allocosa* para enfrentar la hostilidad del ambiente es la de construir cuevas, siendo el lugar de refugio, apareamiento y nido de cría para esta especie. Sorprendentemente, durante los eventos de inundación en condiciones de laboratorio, en algunos casos, las arañas permanecieron dentro de sus cuevas (ver capítulo 1 y capítulo 6), confirmando la importancia que tiene la cueva para estas especies. Existirían adaptaciones diferentes de acuerdo al sexo y especie. Aquellas arañas que no permanecieron en sus cuevas fueron capaces de desplazarse tanto sobre la superficie del agua como por debajo de la misma, hecho que nos demuestra la potencialidad de estas arañas para sobrevivir a eventos bruscos de inmersión y dispersarse por esta vía. Una de las consecuencias del cambio climático es el aumento de precipitaciones, conllevando éstas al incrementado del nivel del agua provocando inundaciones prolongadas (Barrros et al. 2015), afectando eventualmente los espacios donde construye las cuevas *Allocosa*. El hecho de mostrar adaptaciones a la inmersión (ver capítulo 6) nos permite inferir la sobrevivencia de esta especie frente a las alteraciones de su hábitat natural.

Asimismo el hecho de encontrar las hembras en cuevas largas (ver capítulo 2) sustentaría lo propuesto por Aisenberg et al. (2007) ya que los machos luego del apareamiento entregarían las cuevas como regalos nupciales a las hembras. Debido a la alta importancia de la cueva para esta especie, la determinación del costo de cavado nos ayudaría a entender la inversión reproductiva de cada sexo. Además, las costas arenosas de América del Sur donde esta araña habita están siendo drásticamente reducidas y modificadas debido al impacto antrópico. La comprensión de los costos de cavado de las cuevas en los diferentes sustratos para estas especies podría ser un paso muy importante para considerar planes de conservación dirigidos a proteger esta especie. A futuro nos proponemos realizar estudios en relación al costo metabólico que tiene la construcción de la cueva para machos de *Allocosa* que habitan en diferentes sustratos.

En este estudio, cuando se les dio la posibilidad de elegir el sustrato donde cavar, los machos de *A. senex* prefirieron hacerlo en el sustrato de arena gruesa., Posiblemente el cavado en este sustrato sea más rápido y menos costoso en términos energéticos que el cavado en arena fina (ver capítulo 3). Es de esperar que el tamaño de las partículas del sustrato esté involucrado entre otros factores en la toma de decisiones de donde cavar. Es necesario a futuro conocer fehacientemente la cantidad de seda que las arañas depositan en cada sustrato, lo que podría dar luz a las interrogantes acerca de las múltiples capas que se necesitan para tener una cueva estable en cada sustrato y si realmente es costoso para estos animales el cavado.

Por otro lado, nos interesó conocer como es la anatomía del aparato de hilar en *A. senex*. Se encontró que los machos de ésta especie tienen mayor cantidad de fúsculas piriformes (capítulo 5) en comparación con las hembras. Esto condice con la construcción de la cueva, ya que estas glándulas se encargan de producir discos de fijación (Dolejš, et al. 2014). Inesperadamente, encontramos que los machos poseen más

fúsculas piriformes en comparación con otras especies de licósidos. A futuro, se investigará la ontogenia en el aparato de hilar de esta especie.

La presente tesis ha pretendido dar respuestas a las preguntas planteadas, generándose nuevas interrogantes. Nos permitió conocer más sobre las adaptaciones morfológicas y comportamentales que tienen las dos arañas lobo que habitan en el ambiente costero tan fluctuante en alimento y refugios. Constatamos una vez más el alto valor de la cueva para las arañas blancas de la arena. Investigar con nuevas técnicas si el cavado es una actividad costosa arrojará luz sobre las posibles causas que impulsan la inversión de roles sexuales en esta especie. Finalmente, la fragmentación y urbanización del hábitat de esta araña están afectando negativamente a esta especie, por lo que comprender la posibilidad de adaptación a diferentes sustratos y sus posibles costos sería información esencial para aplicar planes de conservación de ésta y otros artrópodos de la fauna costera.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS GENERALES

### (de Introducción y Discusión generales)

Abramson JH. 2004. WINPEPI (PEPI-for-Windows): computer program for epidemiologists, version 6.8 [cited 2009 March 1]. Disponible en: <http://www.brixtonhealth.com/pepi4windows.html>

Ahtiainen JJ, Alatalo RV, Kotiaho JS, Mappes J, Parri S, Vertainen L. 2006. Immune function, dominance and mating success in drumming male wolf spiders *Hygrolycosa rubrofasciata*. Behav. Ecol. Sociobiol. 60: 826-832.

Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. En: Macedo R, Machado G, editors. Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics. Waltham (MA): Elsevier; Pp. 163-182.

Aisenberg A, Costa FG. 2008. Reproductive isolation and sex role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. Can. J. Zool. 86: 648-658.

Aisenberg A, Costa FG, González M, Postiglioni R, Pérez- Miles F. 2010. Sexual dimorphism in chelicerae, forelegs and palpal traits in two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) with sex role reversal. J. Nat. Hist. 44: 1189-1202.

Aisenberg A, González M, Laborda Á, Postiglioni R, Simó M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. Stud. Neotrop. Fauna. Environ. 46: 147-152.

- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Sexual dimorphism in immune response, fat reserves and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zoology* 114: 272-275.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Male burrow digging in a sex-role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bull. Br. Arach. Soc.* 15: 201-204.
- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 29-35.
- Alonso Paz E, Bassagoda MJ. 2002. La vegetación costera del SE uruguayo: ambientes y biodiversidad. Museo de Historia Natural y Antropología. Montevideo, Uruguay. 5: 1-6.
- Barros VR, Boninsegna JA, Camilloni IA, Chidiak M, Magrín GO, Rusticucci M. 2015. Climate change in Argentina: trends, projections, impacts and adaptation. Wiley Interdisciplinary Reviews. *Climate Change* 6: 151-169.
- Capocasale RM. 1990. Las especies de la subfamilia Hipassinae de América del Sur (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 18: 131-141.
- Capocasale RM. 2001. Review of the South American species of the genera *Aulonia* and *Allocosa* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 29: 270-272.
- Carico JE. 1973. The Nearctic species of the genus *Dolomedes* (Araneae: Pisauridae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 133: 435-488.
- Carrere R. 1990. Desarrollo Forestal y Medio Ambiente en el Uruguay 2. El bosque natural uruguayo: caracterización general y estudios de casos. Montevideo: CIEDUR. p. 33-38.

- Chebataroff J. 1973. Ambientes salinos; su vegetación. Fac. Hum. Ciencias, Montevideo. 5: 1-36.
- Christy JH, Baum JK, Backwell PRY. 2003. Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of sensory trap hypothesis. Anim. Behav. 66: 89-94.
- Cloudsley-Thompson JL. 1979. Adaptive functions of the colors of desert animals. J. Arid. Env. 2: 95-104.
- Cloudsley-Thompson JL. 1982. Desert adaptations in spiders. Sci. Rev. Arid. Zone Res. 1: 1-14.
- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. Rev. Brasil Biol. 55: 457-466.
- Costa FG, Simó M, Aisenberg A. 2006. Composición y ecología de la fauna epígea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. In: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D, editors. Bases para la conservación y el manejo de la costauruguaya. Uruguay: Vida Silvestre; Pp. 427-436.
- Defeo O, Martínez G. 2003. The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirolana braziliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. J. Mar. Biol. Assoc. 83: 331-34.
- Delfino L, Masciadri S. 2005. Relevamiento florístico en el Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. IHERINGIA. Sér. Bot. Porto Alegre. 60: 119-128.

- De Simone GA, Aisenberg A, Peretti AV. 2015. Female and juvenile burrow digging in *Allocosa brasiliensis*, a South American sand-dwelling wolf spider. *Arachnol.* 16: 276-280.
- Dolejš P, Buchar J, Kubcová L, Smrž J. 2014. Developmental changes in the spinning apparatus over the life cycle of wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Invert. Biol.* 133: 281-297.
- Fagán WF, Cantrell RS, Cosner C. 1999. How habitat edges change species interactions. *Am. Nat.* 153: 165-182.
- Gudynas E. 1989. Amphibians and Reptiles of a coastal periurban ecosystem (Solymar, Uruguay): list, preliminary analysis of community structure, and conservation. *Bull. Md. Herpetol. Soc.* 25: 85-123.
- Gwynne DT, Watkiss J. 1975. Burrow blocking behaviour in *Geolycosa wrightii* (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.* 23: 953-956.
- Gwynne DT. 1991. Sexual competition among females: what causes courtship-role reversal? *Trends. Ecol. Evol.* 6: 118-121.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2003. Past Palaeontological, Version 1.18. Copyright Hammer & Harper. [cited 2009 March 15]. Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer/>
- Henschel JR. 1990. The biology of *Leucorchestris arenicola* (Araneae: eteropodidae), a burrowing spider of the Namib dunes. En M. K. Seely, Namib ecology: 25 years of Namib research. Pretoria, Transvaal Museum. 115-127.

- Henschel JR, Lubin YD. 1992. Environmental factors affecting the web and activity of a psammophilous spider in the Namib Desert. *J. Arid. Env.* 22: 173-189.
- Keiser CN, Pruitt JN. 2014. Submersion tolerance in a lakeshore population of *Pardosa lapidicina* (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.* 42: 192-194.
- Laurance WF, Pérez-Salicrup D, Delamonica P, Fearnside PM, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy TE. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecol.* 82: 105-116.
- Lawniczak M, Barnes A, Linklater J, James M, Boone S y Tracey C. 2006. Mating and immunity in invertebrates. *Trends. Ecol. Evol.* 22: 48-55.
- Le Bas NR, Hockham LR. 2005. An invasion of cheats: The evolution of worthless nuptial gifts. *Curr. Biol.* 15: 64-67.
- Legrand CD. 1959. Comunidades psamófilas de la Región de Carrasco (Uruguay). *Anales Mus. Hist. Nat. Montevideo, Uruguay.* 7: 1-75.
- MTOP-PNUD. 1979. Proyecto Conservación y Mejora de Playas. UNESCO. 593 p.
- Pétilion J, Montaigne W, Renault D. 2009. Hypoxic coma as a strategy to survive inundation in a salt-marsh inhabiting spider. *Biol. Lett.* 5: 442-445.
- Plum N. 2005. Terrestrial invertebrates in flooded grassland: a literature review. *Wetlands.* 25: 721-737.
- Quantum GIS Development Team. 2010. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org>

- Sheldon BC, Verhulst S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11: 317-321.
- Simó M, Lise AA, Pompozzi G, Laborda A. 2017. On the taxonomy of southern South American species of the wolf spider genus *Allocosa* (Araneae: Lycosidae: Allocosinae). *Zootaxa* 4216: 261-278.
- Stanley E, Toscano-Gadea C, Aisenberg A. 2013. Spider hawk in sand dunes: parasitoid wasp of the sex-role reversed spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae). *J. Insect. Behav.* 26: 514-524.
- Vahed K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biol. Rev.* 73: 43-78.
- World Spider Catalog. 2017. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, Disponible en: [//wsc.nmbe.ch](http://wsc.nmbe.ch), version 18.0

## **AGRADECIMIENTOS**

\*Al Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA), UdelaR, quien me brindó apoyo financiero para la realización de pasantías y la divulgación de los resultados de la tesis en eventos científicos regionales e internacionales.

\*A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por otorgarme la beca la cual me permitió realizar y desarrollar el proyecto de doctorado.

\*Mi especial gratitud a Fernando Costa y Carlos Toscano por apoyarme y darme la posibilidad de continuar trabajando en investigación.

\*A mis orientadores Miguel Simó y Anita Aisenberg, por aceptar orientarme, por su estímulo y su infinita paciencia. Por sus permanentes aportes, los cuales me han permitido crecer académicamente y personalmente. A Miguel por su imaginación y perspicacia; por compartir conmigo su tiempo y experiencia. A Anita por su gran generosidad, compromiso y por la múltiples oportunidades otorgadas, quien me ha guiado con brújula y linterna y me ha ayudado a esquivar acantilados y zanjas, a ustedes muchas gracias!

\*A los integrantes del tribunal: Alfredo V. Peretti, Fernando Pérez-Miles, y Carmen Viera, por hacer una lectura crítica de la tesis y por sus valiosos aportes.

\*A Ana Celia y Adriana Albín, Fabiana Baldenegro, Leticia Bidegaray, Fedra Bollati, Franco Cargnelutti, Matilde Carballo, Tomás y Marcelo Casacuberta, Víctor Diego, Gabriel de Simone, Natalia Fernández, Macarena González, Alvaro Laborda, Martín Laporta, Laura Montes de Oca, Katrina Pérez, Rodrigo Postiglioni, Valeria Rodríguez, Estefanía Stanley, Carlos Toscano-Gadea y Mariana Trillo por su valiosa colaboración en las salidas de campo.

\*Al Museo Nacional - Museo de Historia Natural (Praga), Departamento de Zoología y en él a Petr Dolejš, quien me recibió con mucha calidez y entusiasmo durante mi pasantía; le agradezco su dedicación y sus valiosos aportes.

\*A la abuela de Petr Dolejš, Květoslava Jiráková por hacerme sentir como en casa.

\*A Lucía Calbacho (UNCOR) por su colaboración en el adiestramiento de la Técnica de Inmunocompetencia y a Miguel Moreno-García (Ministerio de Salud de Morelos; Control de Enfermedades Vegetales y Zoonóticas) por su colaboración en la puesta a punto.

\*A Álvaro Díaz y a Gualberto González responsables de la Cátedra de Inmunología. Instituto de Higiene, (Facultad de Química, UdelaR) por permitirme usar el equipamiento del laboratorio para las experiencias de respuesta inmune. A Martín Rosotti por ser una persona encantadora y por su incondicional cooperación durante el desarrollo de las experiencias de inmunocompetencia.

\*A José Roberto Sotelo responsable del Departamento de Proteínas y Ácidos Nucleicos (IIBCE) y a Andrés Dipaolo por colaborar en la preparación de soluciones para las experiencias de inmunocompetencia.

\*A Magela Lavinia, Sección Microbiología (Facultad de Ciencias, UdelaR) por asesorarme y proveerme de material necesario para realizar las experiencias de respuesta inmune.

\* A Daniel Picchini, (Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias. UdelaR), por su colaboración en lo análisis granulométricos.

\*A mis compañeros del Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del IIBCE. A Anita Aisenberg por su entusiasmo y pasión por lo que hace. A María José Albo,

Fabiana Baldenegro, Gustavo Bardier, Leticia Bidegaray, Marcelo Casacuberta, Matilde Carballo, Sabrina Clavijo, Lorena Coelho, Magalí Ferreira, Sebastián Fierro, Verónica Gonet, Macarena González, Nadia Kacevas, Silvy Lerette, Iván González, Laura Montes de Oca, Irene Pandulli, Camila Pavón, Rodrigo Postiglioni, Patricia Sandes, Agustín Segalebra, Estefanía Stanley, Giancarlo Tesitore Carlos Toscano-Gadea, Mariana Trillo y Lucía Ziegler, a éste grupo tan “diverso” muchas gracias por acompañarme y compartir.

\* A mis compañeros de Entomología, Leticia Bao; Gabriela Bentancur, Manuel Castro, Bruno da Silva, Alvaro Demicheli, Patricia González, Juaquin Ginella; Silvana Greco, Damián Hagopián, Álvaro Laborda, Estrellita Lorier, María Martínez, Enrique Morelli, Carolina Jorge, Marcelo Ottati, Carlos Perafán, Carolina Rojas, Mónica Remedios, Valeria Rodríguez, Martín Santana, Ramiro Tambasco, Santiago Tejón, Ana Verdi, Analisa Waller, gracias por su apoyo y por hacerme sentir parte.

\*A los compañeros del Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, Moira Battan-Horenstein, Fedra Bollati, Silvana Burela, Lucía Calbacho, Franco Cargnelutti, Alejandra Ceballos, Matías Izquierdo, Camilo Mattoni, Alfredo Peretti, Gabriel de Simone y David Vrech, gracias por los momentos compartidos.

\*A mis compañeros del Liceo N° 10, Sandra Berisso, Gerardo Ciancio, María Rosa Fonseca, Victoria de Leon, Rina Gabrielli, Andrés Galeano, Cristina Giménez, Francis Golia, Raúl Mesa, Virginia Mozo, Lourdes Palma, Sandra Perrone, Ana Pesce, Sebastián Sagarra, Mary Roldan, Tania Romero, Sabrina Sorriba y Alejandro Vásquez, por compartir cada día.

\*A mis amigas, Jimena Abbate, Claudia Callero, Mónica Cammarano, Anna y Carmelina D'Angelo, Paula Giacoy, Patricia Larumbe, Marbis Neme, Virginia Ripol, Helena Schroeder, Selva Techerea, Gabriela Varela y Rocío Varela, muchas gracias por compartir el viaje.

\* A Luciana Baruffaldi, Marcelo Ponce y a Silky (gatita), por abrirme las puertas de su hogar durante mi estadía en Toronto, compartiendo jornadas inolvidables cargadas de entusiasmo y alegría.

\*A Helena Pérez (mamá de Macarena) y a Macarena González por quererme, apoyarme y acompañarme siempre.

\*A Linda Hernández y Carolina Rojas por su colaboración y “aguante” en la práctica de la presentación.

\*A mi gente, a mi madre Ana por ser una mujer íntegra, comprometida con sus principios y valores y por recordarme siempre que no debía mirar a la imponente cumbre, sino a mis propios pies. A mis hermanos Ana Celia, Adriana y Horacio, amigos de la vida, quienes siempre me han apoyado y acompañado. A mis pequeños gigantes, Agustín y Máximo, por iluminarme y hacerme reír. Sin ustedes esto no hubiera sido posible, ¡muchas gracias!

## APÉNDICE

## Characterisation of burrow architecture under natural conditions in the sand-dwelling wolf spider *Allocosa brasiliensis*

Andrea Albín<sup>a</sup>, Miguel Simó<sup>b</sup> and Anita Aisenberg<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay; <sup>b</sup>Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

### ABSTRACT

*Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) is a wolf spider that constructs silk-lined burrows along the coastal sand dunes of Argentina, Brazil and Uruguay. This species shows a reversal in typical sex roles and sexual size dimorphism expected for spiders. Females are the smaller and mobile sex, which initiates courtship at the male burrow entrance. Mating occurs in the male burrow, and when it ends, the male leaves and the female stays inside. Females prefer to mate with those males showing longest burrows, so burrow dimensions would be under strong sexual selection pressures. Previous studies in the laboratory indicated that male burrows are longer than those of virgin females, which were described as simple silk capsules. Preliminary observations suggested that juvenile burrows presented differences from those of adults; however, detailed observations of *A. brasiliensis* burrow characteristics at the field were lacking. The aim of this study was to characterise the burrows of adults and juveniles of *A. brasiliensis* under natural conditions. We recorded the dimensions of burrows inhabited by males, females and juveniles ( $n = 30$  for each category) and created beeswax moulds that reflected burrow shape. Juveniles inhabited tubular burrows with two branches and two openings; on the contrary, adults were found in tubular burrows with a single entry. Males and females inhabited burrows of similar length and width, but those of juveniles were shorter and narrower. We discuss the results and their possible functional explanations according to the selective pressures expected for each developmental stage and sex.

### ARTICLE HISTORY

Received 6 November 2014  
Accepted 29 June 2015

### KEYWORDS

Sand dunes; refuge; burrow dimensions; digging; wax mould

Downloaded by [Andrea Albin] at 14:22 29 July 2015

### Introduction

Animals inhabiting open sandy areas need to develop morphological and behavioural strategies that allow them to deal with extreme temperatures, water loss, lack of shelters and strong winds (Cloudsley-Thompson 1982; Henschel and Lubin 1992). Many arthropods build their shelters where they find refuge from climatic conditions, thermoregulate, moult, protect themselves from predators, forage, reproduce and/or

**CONTACT:** Andrea Albín  andrea.r.albin@gmail.com

© 2015 Taylor & Francis

provide parental care (Cloudsley-Thompson 1982; Aisenberg and Peretti 2011). Burrow construction by arthropods has been reported for crustaceans, insects, scorpions and spiders (McLachlan 1991; Henschel and Lubin 1992; Shivashankar 1994; Fallaci et al. 2002; Dolejš et al. 2008; Halfen and Hasiotis 2010; Aisenberg and Peretti 2011).

Many spider species excavate burrows below the surface of the ground as a way to obtain adequate and stable temperature and humidity conditions for their own survival and, on some occasions, for brood care (Henschel and Lubin 1997; Suter et al. 2011). Spider burrows can be temporal or permanent according to the sex and/or species (Suter et al. 2011). Burrowing spiders inhabiting sandy areas need to deposit several silk layers on the walls of the burrows to ensure the stability of the construction (Gwynne and Watkiss 1975; Henschel 1990). This type of silk-lined burrows constructed in the sand has been described for Lycosidae (Gwynne and Watkiss 1975; Shook 1978; Aisenberg and Peretti 2011), Zodariidae (Jocqué 1991, 1993; Ramírez 1995), Eresidae (Scott Turner et al. 1993; Henschel 1995), Sparassidae (Henschel 1990) and Nemesidae (Montes de Oca and Pérez-Miles 2013).

*Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch 1910) is a sand-dwelling wolf spider that constructs burrows along edges of rivers and lakes and the coast of the Atlantic Ocean in Argentina, Brazil and Uruguay (Capocasale 1990). Individuals of this species show heterogeneous spatial distribution, associated positively with the presence of sand dunes and native vegetation (Costa 1995; Aisenberg et al. 2011). During daylight, individuals stay inside their burrows, and they turn active during the night, when they forage and reproduce (Aisenberg 2014). Females reach maturity after  $9.44 \pm 1.01$  moults and males after  $9.83 \pm 1.11$  moults (Aisenberg and Costa 2008). Females and males mature in November–December and survive for two reproductive periods (1 year; Aisenberg and Costa 2008). This species shows a reversal in typical sex roles and expected sexual size dimorphism described for spiders (Aisenberg et al. 2007). Males are larger than females and they dig deep tubular burrows, whereas virgin females construct shallow silk capsules (Aisenberg et al. 2007). Studies performed under laboratory conditions indicate that male burrows average 10 cm in length and 0.9 cm in width, while female burrows average 3.0 cm in length and 0.8 cm in width (Aisenberg et al. 2007). According to observations performed in captivity by Capocasale (1990), small juveniles of this species construct branched burrows; however, this has not been confirmed under natural conditions.

Females of *A. brasiliensis* prefer to mate with those males showing the longest burrows (Aisenberg et al. 2007). While courting, females inspect male constructions by following them to the bottom of their burrows. Then, they can accept mount, or turn away and leave (Aisenberg et al. 2007). Copulations occur inside male burrows, and after copulating, males exit and females stay inside. Males cover the burrow entrances completely before leaving, and females cooperate by laying silk from the inside while the male is covering the entrance from outside (Aisenberg et al. 2007). Male burrows are mating refuges and breeding nests in this spider, because females will oviposit there and emerge when it is time for spiderling dispersal (Aisenberg 2014). Females lay up to four egg sacs from January to May (Aisenberg 2014). Female choice in burrow length suggests high selective pressures acting on male digging behaviour in this species. Males donate to females a refuge with stable conditions for egg-sac care and

development for the spiderlings. Additionally, by closing and camouflaging the burrow entrance from the outside, they are protecting females from predators such as *Anoplius* pompilid wasps (Costa 1995; Stanley et al. 2013).

Individuals of *A. brasiliensis* are located differentially on the dune according to stage and sex (Aisenberg et al. 2011). However, until now the characteristics of the burrows constructed by juveniles, females and males under natural conditions were unknown. The objectives of this study were to characterise the shape and dimensions of burrows constructed by adults and juveniles of *A. brasiliensis* in the field, and compare the results with data obtained in captivity. Our predictions were that we would find differences in burrow shape and dimensions according to the stage of development and sex. We discuss the selection pressures that could be affecting burrow construction in this species.

### Materials and methods

We located burrows inhabited by individuals of each category (males, females and juveniles,  $n = 30$  for each) of *A. brasiliensis* from December 2012 to March 2013 and from December 2013 to March 2014, at the coastal area of Brisas del Uruguay ( $33^{\circ} 51'0.28''$  S,  $50^{\circ}24'41.4''$  W), Colonia, Nueva Palmira, Uruguay. We collected only small juveniles categorised according to their size (range of carapace width: 1.5–3.2 mm). We worked during the night after 10 p.m., using headlamps.

We located open burrow entrances and removed the spider by offering it a *Tenebrio molitor* (Coleoptera) larva tied to a thread. We waited for the spider to attack the prey and bite it so it could be pulled out with the string, similarly to the technique proposed by Carrel (2003) for *Geolycosa xera archiboldi* and *Geolycosa hubbelli*. Once the burrow was empty, we measured the diameter of the entrance with a calliper, and the burrow length with a fine wire with an incorporated metric scale. We recorded the temperature inside the burrow (at the base) using a digital thermocouple Digi-Sense, Cole Parmer. In juvenile burrows it was not possible to record burrow temperature, due to the incompatibility between burrow diameter and thermocouple size.

The spiders that were removed from their burrows were taken to the laboratory, where they were sexed and measured. We used carapace width as representative of body size (see Moya-Laraño et al. 2003). After this, individuals were freed in the wild in the same location where they had been collected. We deposited voucher specimens from the study site in the arachnological collection of Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

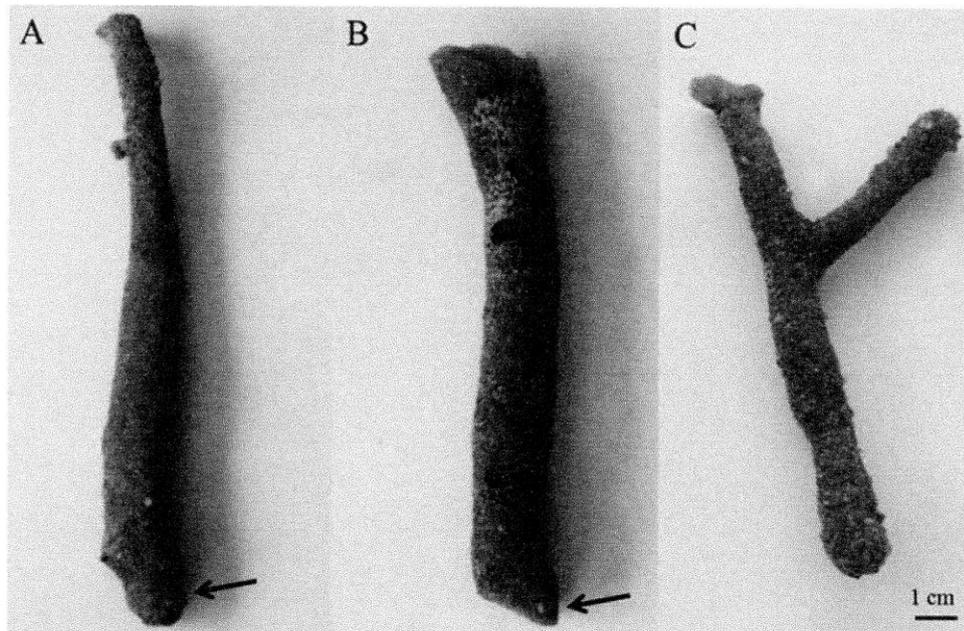
For determining *A. brasiliensis* burrow shape we carried out preliminary tests in which we filled empty burrows with a variety of substances (polyurethane foam, plaster, candle wax, paraffin, dentist plaster, natural beeswax). Beeswax moulds best retained the shape of the burrow constructed in the sand. We filled each empty burrow ( $n = 30$  for each category) with recently melted natural beeswax and waited for 20 minutes for the wax mould to harden. We removed the moulds and took them to the laboratory where we took three images of each one. We analysed burrow dimensions (diameter and length) with the THSCSA Image Tool program and averaged the values from each image for later analyses. In the case of juvenile branched burrows, we considered the length of the main branch (the longest and most vertical one). We calculated burrow volume by

measuring fluid displacement after introducing each mould in a glass graduated cylinder of 500 cm<sup>3</sup> ( $\pm 5$  cm<sup>3</sup>) with water, similarly to Suter et al. (2011). Volumes were calculated only in adult burrows, and not in juvenile burrows due to limitations caused by their size and shape.

We compared burrow dimensions in the three categories. For that purpose, we checked variables for homogeneity of variances and normality. Variables with normal distribution (Shapiro–Wilk test) and homogeneity of variances (Levene test) were analysed with global analysis of variance (ANOVA) and post-hoc Student t-tests for independent samples. Variables neither following a normal distribution nor having homogeneous variances were analysed with non-parametric Kruskal–Wallis tests and Mann–Whitney U-tests. We performed simple linear regressions with carapace width as independent variable and burrow length as dependent variable, and with burrow length as independent variable and temperature as dependent variable. The data were analysed using PAST (Paleontological Statistics) version 1.18 (Hammer et al. 2003) and NCSS 2001 (Hintze 2000).

## Results

Burrows inhabited by adults were tubular with a single entry, and all of them showed a terminal chamber (Figure 1A and B). On the other hand, burrows inhabited by juveniles presented tubular branching burrows with two entrances but without a terminal chamber (Figure 1C).



**Figure 1.** Beeswax moulds showing the shape of burrows inhabited by (A) females, (B) males and (C) juveniles. The black arrow indicates the location of the terminal chamber.

**Table 1.** Burrow characteristics (mean  $\pm$  standard deviation) in *Allocosa brasiliensis* for each category, with the corresponding statistical comparisons among them.

	Females	Males	Juveniles	Statistics
Length (cm)	11.38 $\pm$ 3.84	12.94 $\pm$ 5.65	7.24 $\pm$ 1.95	$H_2 = 30.6, p = 0.0001$ Females vs males: $U = 404.5, p = 0.51$ Males vs juveniles: $U = 122.5, p = 0.001$ Females vs juveniles: $U = 134.0, p = 0.0001$
Width (cm)	1.54 $\pm$ 0.37	1.67 $\pm$ 0.69	0.88 $\pm$ 0.37	$H_2 = 40.7, p = 0.0001$ Females vs males: $U = 4.0, p = 0.43$ Males vs juveniles: $U = 86.0, p = 0.0001$ Females vs juveniles: $U = 70.5, p = 0.0001$
Internal temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )	21.43 $\pm$ 2.45	24.76 $\pm$ 5.19	-	$U = 443, p = 0.92$
Volume ( $\text{cm}^3$ )	16.70 $\pm$ 12.00	11.50 $\pm$ 7.20	-	$U = 346, p = 0.12$

When we compared the dimensions of the burrows in the three categories we found statistical differences among them (Table 1): burrows inhabited by juveniles were shorter and narrower compared to burrows inhabited by males and females, but we did not find differences in burrow dimensions between burrows inhabited by males or females.

Burrow length did not show a correlation with carapace width either in males ( $R = 0.19, F_{1,28} = 1.11, p = 0.30$ ) or females ( $R = 0.25, F_{1,28} = 1.91, p = 0.18$ ), but showed a positive relation in juveniles ( $R = 0.40, F_{1,28} = 5.36, p = 0.03, \text{beta} = 0.40$ ). Burrow width did not show a correlation with carapace width in males ( $R = 0.33, F_{1,28} = 3.52, p = 0.07$ ), females ( $R = 0.08, F_{1,28} = 0.21, p = 0.64$ ) or juveniles ( $R = 0.02, F_{1,28} = 0.05, p = 0.82$ ). We did not find differences in internal temperature between burrows inhabited by adults (Table 1), and when we looked for a correlation between burrow length and temperature we did not find a significant relation in males ( $R = 0.34, F_{1,28} = 3.56, p = 0.06$ ), or females ( $R = 0.33, F_{1,28} = 3.56, p = 0.07$ ). We did not find differences in volume between burrows inhabited by males or females (Table 1).

## Discussion

Our results confirm that burrows of *A. brasiliensis* at the field show differences in length, width and shape, according to the inhabitant. Burrows inhabited by adults were longer and wider compared to those corresponding to juveniles. Furthermore, while burrows inhabited by adults were tubular with only one entrance, those inhabited by juveniles showed a ramification and two entrances. These differences in shape and dimensions could be associated with divergences in the intensity and direction of natural and sexual selection forces driving burrow-digging behaviour. Also, the clustered distribution of burrows according to developmental stage already reported for this species (Aisenberg et al. 2011) could have consequences for burrow dimensions and shape due to the characteristics of the substrate, and vegetation, and other factors such as wind, humidity and solar radiation, and the consequent needs of the individuals according to the location of their burrows.

Unexpectedly, though the length of burrows inhabited by males was similar to data obtained in captivity, burrows inhabited by females were markedly larger: about four times the size reported for this species under laboratory conditions (Aisenberg et al. 2007). Furthermore, we did not find differences in burrow width, burrow volume and internal temperature between burrows inhabited by males or females.

A possible explanation could be that female burrow dimensions reported by Aisenberg et al. (2007) were based on data obtained from virgin females in captivity. Due to their lower expectations of being accepted for mating and receiving as nuptial gift a male burrow (Aisenberg 2014), they could allocate more energy in digging their own long burrows that allow them to lay their egg sacs in adequate conditions for the development of progeny. Another possible explanation could be that females found in the field inside the burrows with open entrances could be recently mated females that are occupying male burrows. Additionally, we could expect that shallow silk refuges constructed by females in captivity (see Aisenberg et al. 2007) are abandoned by females after sunset, so they would remain undetected during the field samplings described in the present study, with observers trying to locate open burrows with individuals inside. All these interesting hypotheses require further testing.

Burrows inhabited by adult males and females showed terminal bowl-shaped chambers lateral to the bottom of the burrow, similar to those described for *Eupalaestrus weijenberghi* (Pérez-Miles et al. 2000) and for the wolf spider *Donacosa merlini* (Alderweireldt and Jocqué 1991). In *E. weijenberghi*, the narrow terminal tube functions as a defensive mechanism against pompilid wasps (Costa et al. 2004). Though these terminal chambers had already been described for male burrows of *A. brasiliensis* (Aisenberg and Peretti 2011), once again they had never been observed in female burrows (Aisenberg et al. 2007). The terminal chamber could provide adults with protection from *Anoplius* wasps that are frequent parasitoids of this species (Costa 1995; Stanley et al. 2013). The chamber would function as a trench, making it difficult for the wasp to manipulate the spider and sting it.

Surprisingly, burrow width did not increase with individuals' size in any category. However, burrow length showed a positive relation with carapace width only in juveniles, and their burrows were shorter compared to adult burrows. Miller and Miller (1984) reported a significant correlation between burrow length and carapace size for *Geolycosa* wolf spiders. Burrow construction in the sand by spiders has been described as an expensive activity not only due to the energetic cost involved in digging behaviours, but also because of the deposition of several layers of silk necessary to provide stability to the structures (Henschel and Lubin 1992). Spiders possibly take their digging decisions based in the equation between the high costs of construction vs the benefits of constructing longer burrows. Due to the fact that male burrow length is subject of female choice and, additionally, male burrows (and perhaps mated female burrows, too) function as nests for the future progeny, they are expected to have more intense selection pressures on building long burrows compared to juveniles. Once again, the clustered and differential location of juvenile burrows at the slope of the dune (Aisenberg et al. 2011) could also explain differences in burrow characteristics between the categories.

Burrows inhabited by juveniles showed one branch and two entrances, similar to the description by Capocasale (1990), and contrary to adult tubular burrows. According to occasional observations (A. Aisenberg, unpublished data) the two entrances would allow juveniles to escape from wasp attacks when they enter their burrows by escaping through a cryptic 'back door' entrance. On the other hand, a larger size and larger chelicerae would allow adults of this species to adopt more offensive behaviours during

wasp attacks inside their burrows. Additionally, the terminal chambers located strategically inside male and female burrows would provide them refuge and complicate stinging by the wasp. Plasticity in anti-predatory behaviour has been cited for several spider species (Persons and Rypstra 2001; Jakob et al. 2011).

In summary, individuals of *A. brasiliensis* show variations in burrow characteristics according to their developmental stage. Future studies will focus on testing whether long burrows found occupied by females in the field correspond to virgin and/or mated females or, on the other hand, they are burrows constructed by males and donated to females after mating. It would also be interesting to test whether juveniles vary the characteristics of their burrows according to their instar. This study lays the foundation to study the differences in defensive or evasive strategies to avoid predation by parasitoid wasps according to the developmental stage and its relation to burrow characteristics in *A. brasiliensis*.

### Acknowledgements

We thank Ana Celia Albín and Adriana Albín for their help during fieldwork. We are also grateful to Fabiana Baldenegro, Matilde Carballo and Estefanía Stanley for helping us breed the spiders, and to Rodrigo Postiglioni for his help with the figure. The Editor and three anonymous reviewers improved the final version of this manuscript.

### Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

### Funding

This research was supported by a grant from Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) awarded to A. Albín. A. Aisenberg and M. Simó acknowledge financial support by Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA) and SNI (ANII).

### References

- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. In: Macedo R, Machado G, editors. *Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics*. Waltham (MA): Elsevier; p. 163–182.
- Aisenberg A, Costa FG. 2008. Reproductive isolation and sex-role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Can J Zool.* 86:648–658.
- Aisenberg A, González M, Laborda Á, Postiglioni R, Simó M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. *Stud Neotrop Fauna Environ.* 46:147–152.
- Aisenberg A, Peretti AV. 2011. Male burrow digging in a sex-role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bull Br Arach Soc.* 15:201–204.
- Aisenberg A, Viera C, Costa FG. 2007. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav Ecol Sociobiol.* 62:29–35.
- Alderweireldt M, Jocque R. 1991. A remarkable new genus of wolf spiders from Southwestern Spain (Araneae, Lycosidae). *Entomologie.* 61:103–111.

- Capocasale RM. 1990. Las especies de la subfamilia Hippasinae de América del Sur Araneae, Lycosidae). *J Arachnol.* 18:131–134.
- Carrel JE. 2003. Ecology of two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) syntopic in Florida scrub: burrow/body size relationships and habitat preferences. *J Kansas Entomol Soc.* 76:16–30.
- Cloudsley-Thompson JL. 1982. Desert adaptations in spiders. *Scientific Rev Arid Zone Res.* 1:1–14.
- Costa FG. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. *Rev Brasil Biol.* 55:457–466.
- Costa FG, Pérez-Miles F, Mignone A. 2004. Pompilid wasp interactions with burrowing tarantulas: *Pepsis cupripennis* versus *Eupalestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Teraphosidae). *Stud Neotrop Fauna Environ.* 39:37–43.
- Dolejš P, Kubcová L, Buchar J. 2008. Subterrestrial life of *Arctosa lutetiana* (Araneae, Lycosidae). *J Arachnol.* 36:202–203.
- Fallaci M, Aloia A, Colombini I, Chelazzi L. 2002. Population dynamics and life history of two *Phaleria* species (Coleoptera, Tenebrionidae) living on the Tyrrhenian sandy coast of central Italy. *Acta Oecol.* 23:69–79.
- Gwynne DT, Watkiss J. 1975. Burrow-blocking behaviour in *Geolycosa wrightii* (Araneae: Lycosidae). *Anim Behav.* 23:953–956.
- Halfen AF, Hasiotis ST. 2010. Neoichnological study of the traces and burrowing behavior of the Western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae): paleoecological and paleoecological implications. *Palaios.* 25:703–720.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2003. Past Palaeontological, version 1.18. Copyright Hammer & Harper. [cited 2009 March 15]. Available from: <http://folk.uio.no/ohammer>
- Henschel JR. 1990. The biology of *Leucorchestris arenicola* (Araneae: Heteropodidae), a burrowing spider of the Namib dunes. In: Seely MK, editor. *Namib ecology: 25 years of Namib research.* Transvaal Museum Monograph No. 7. Pretoria: Transvaal Museum; p. 115–127.
- Henschel JR. 1995. Tool use by spiders: stone selection and placement by corolla spiders *Ariadna* (Segestrinae) of the Namib Desert. *Ethology.* 101:187–199.
- Henschel JR, Lubin YD. 1992. Environmental factors affecting the web and activity of a psammophilous spider in the Namib Desert. *J Arid Environ.* 22:173–189.
- Henschel JR, Lubin YD. 1997. A test of habitat selection at two spatial scales in a sit- and wait predator: a web spider in the Namib Desert dunes. *J Anim Ecol.* 66:401–413.
- Hintze J. 2000. NCSS 2000. Kaysville (UT): NCSS, LLC. Available from: [www.ncss.com](http://www.ncss.com)
- Jakob E, Skow C, Long S. 2011. Plasticity, learning and cognition. In: Herberstein ME, editor. *Spider behaviour: flexibility and versatility.* Cambridge: Cambridge University Press; p. 307–347.
- Jocqué R. 1991. A generic revision of the spider family Zodariidae (Araneae). *Bull Am Mus Nat Hist.* 201:1–160.
- Jocqué R. 1993. “We’ll meet again”, an expression remarkably applicable to the historical biogeography of Australian Zodariidae (Araneae). *Memoirs Queensland Museum.* 33:561–564.
- McLachlan A. 1991. Ecology of coastal dune fauna. *J Arid Environ.* 21:229–243.
- Miller GL, Miller PR. 1984. Correlations of burrow characteristics and body size in burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Florida Entomol.* 67:314–317.
- Montes de Oca L, Pérez-Miles F. 2013. Two new species of *Chaco tullgren* from the Atlantic coast of Uruguay (Araneae, Mygalomorphae, Nemesiidae). *Zookeys.* 337:73–87.
- Moya-Laraño J, Pascual J, Wise DH. 2003. Mating patterns in late-maturing female Mediterranean tarantulas may reflect the costs and benefits of sexual cannibalism. *Anim Behav.* 66:469–476.
- Pérez-Miles F, Costa FG, Toscano-Gadea C, Mignone A. 2000. Tarántulas que controlan un escarabajo plaga de pasturas. *Memorias XXXV Congreso Nacional de Entomología México, Acapulco;* p. 60–63.
- Persons MH, Rypstra AL. 2001. Wolf spiders show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *J Chem Ecol.* 27:2493–2504.
- Ramírez MG. 1995. Natural History of the spider genus *Lutica* (Araneae, Zodariidae). *J Arachnol.* 23:111–117.
- Scott Turner J, Henschel JR, Lubin YD. 1993. Thermal constraints on prey-capture behavior of a burrowing spider in a hot environment. *Behav Ecol Sociobiol.* 33:35–43.

- Shivashankar T. 1994. Advanced sub social behaviour in the scorpion *Heterometrus fulvipes* Brunner (Arachnida). *J Bioscience*. 19:81–90.
- Shook RS. 1978. Ecology of the wolf spider *Lycosa carolinensis* Walckenaer (Araneae: Lycosidae) in a desert community. *J Arachnol*. 6:63–64.
- Stanley E, Toscano-Gadea C, Aisenberg A. 2013. Spider hawk in sand dunes: *Anoplius bicinctus* (Hymenoptera: Pompilidae), a parasitoid wasp of the sex-role reversed spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae). *J Insect Behav*. 26:514–524.
- Suter RB, Gail E, Stratton GE, Miller PR. 2011. Mechanics and energetics of excavation by burrowing wolf spiders, *Geolycosa* spp. *J Insect Science*. 11:22.

## Nocturnal surface activity and behavioural responses to floods in *Allocosa senex* (Araneae: Lycosidae)

Andrea Albín<sup>1,2</sup>

Matilde Carballo<sup>1</sup>

Estefanía Stanley<sup>1</sup>

Anita Aisenberg<sup>1</sup>

Miguel Simó<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Avenida Italia, 3318 CP11600, Montevideo, Uruguay

<sup>2</sup>Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Igua 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay

email: simo@fcien.edu.uy

### Abstract

*Allocosa senex* is distributed along the sandy coasts of Argentina, Brazil and Uruguay. Individuals are nocturnal and build burrows in the sand, where they stay during the day and in the Southern Hemisphere winter. Most studies of this species have been carried out in estuarine or oceanic beaches. *A. senex* faces an important environmental stress because its habitat, particularly in coastal lagoons, is affected by periodic floods. The behavioural responses of individuals of this species under those conditions are unknown. Our objective was to estimate the abundance, density, and cursorial dispersal of *A. senex* in two beaches of a coastal lagoon in Rocha, Uruguay. Additionally, we tested *A. senex* behavioural responses to floods under laboratory conditions. The results showed that the abundance and dispersal ability of *A. senex* individuals are higher at sites with greater availability of suitable habitat. Females were the most mobile sex and showed the highest recapture frequencies. *A. senex* individuals survived artificial floods and displayed swimming and diving behaviours. These results suggest a high degree of adaptation of this wolf spider to inhabit coastal environments and cope with its extreme variations.

**Keywords:** ecology • sandy coasts • wolf spiders

### Introduction

Habitat selection can be considered as an adaptive process in which the dispersal patterns of the animals are correlated with habitat characteristics (Marshall 1997). Most organisms have the ability to spread from one place to another during some stage of life (Ronce 2007). The timing of spider dispersal can be determined by physiological or developmental changes in the individuals, and/or it can occur in response to changes in the environmental conditions of the surrounding habitat. Dispersion comprises the movements of individuals across the surface or through the air, with potential consequences for gene flow (Ronce 2007). However, sometimes the possibility of dispersion is reduced or inhibited due to habitat fragmentation, one of the main threats to the health of ecosystems and a serious cause of the current biodiversity crisis (Santos & Tellería 2006).

Spiders can disperse through cursorial locomotion on the surface of the ground or water, or by air through ballooning; this last behaviour is generally restricted to juveniles or adults of small spider species (Foelix 2011;

Bonte 2013). The type of dispersion mechanism used will determine the efficiency and costs of that behaviour. Habitat specialist species are highly adapted to local environment conditions, so less aerial dispersion would be expected in small and fragmented areas (Bonte *et al.* 2003b). Cursorial dispersion allows only short-distance movements and its efficiency depends on the structure of the habitat in which the displacement occurs (Bonte *et al.* 2004). This type of dispersion will depend on the habitat availability, the degree of fragmentation of the habitat and the connectivity between patches (Bonte *et al.* 2003a; Jorge *et al.* 2015).

Some spider species can exhibit behavioural and physiological adaptations that allow them to survive floods either by escaping or tolerating water immersion (Keiser and Pruitt 2014). The wolf spider *Arctosa fulvilineata* (Lucas, 1846) faces flooding through its ability to fall into a hypoxic coma which can be considered a physiological adaptation to their regularly floodable habitats (Pétillon *et al.* 2009). According to Stratton *et al.* (2004), rowing behaviour has been reported for several subfamilies in Lycosidae. Likewise, a wide variety of spider families are capable of moving on the water surface (Suter *et al.* 1997; Suter *et al.* 2004). Furthermore, some linyphiids and tetragnathids have the ability to disperse long distances through air and 'sail' on the water, what could give them higher opportunities to migrate and colonize new habitats (Hayashi *et al.* 2015).

The wolf spider *Allocosa senex* (Mello-Leitão, 1945) inhabits the coasts of rivers, lakes and the Atlantic Ocean in Argentina, Brazil, and Uruguay. Originally described as *Glieschiella senex* (Mello-Leitão, 1945), later it was considered a junior synonym of *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) (Capocasale 2001) but, recently, the species was revalidated (Simó *et al.* 2017). This species is nocturnal and builds burrows in which the spiders remain during the day and, in the colder months, become active during summer nights (Costa 1995). Males are sedentary and construct longer, more permanent burrows compared to females (Aisenberg, Viera & Costa 2007; Aisenberg & Peretti 2011a; Albín, Simó & Aisenberg 2015). *Allocosa senex* exhibits sex-role reversal: males are larger than females, and females look for males and initiate courtship. Males with longer burrows are preferred for mating (Aisenberg, Viera & Costa 2007; Aisenberg 2014).

Uruguay is characterized by mild and rainy weather with irregular rainfall throughout the year, an annual precipitation average of 1000 mm, and a mean annual temperature of 17.5°C (Delfino & Masciardi 2005). Lagoon coasts in Uruguay show periodic and rapid increases of water levels following rain events which, in turn, lead to variations in the abundance of plant remains in the drift-line and changes in water salinity affecting the natural fauna of those areas (Conde *et al.* 2015). Though during the last decade several studies on the ecology and adaptations to coastal life of *A. senex* have been carried out (Aisenberg 2014), we do not know how the possibility of periodic floods can affect the ecology and behaviour of this species. If water levels rise quickly and unexpectedly, spiders would need to show adaptations to resist flooding because emerging from their burrows and climbing to the vegetation to escape from the water requires time. Decler (2003) reported that many invertebrates respond to flooding by climbing the





vegetation, and waiting for escape driven by wind or water currents. This will be particularly serious when floods occur during the day, a period when *A. senex* individuals are inside their burrows (Costa, Simó & Aisenberg 2006).

The aim of this study was to estimate the abundance, density, and mobility of *A. senex* in two lagoon beaches in Uruguay. We also tested the tolerance of this species to floods under laboratory conditions, comparing the behavioural responses according to the developmental stage and sex of the individuals.

## Methods

**Study area.** The field work took place at Laguna Negra, a lagoon located in Rocha Province, Uruguay. This lagoon receives rain which can cause floods when intense rainfall occurs during brief periods (Albín, Aisenberg & Simó, personal observations). We selected two beaches on the coast of Laguna Negra with similar characteristics regarding vegetation and granulometry of the substrate: one large beach (area: 2635 m<sup>2</sup>; location: 34°00'33.38"S 53°35'40.91"W) and a small beach (area: 306 m<sup>2</sup>; location: 34°00'51.4"S 53°36'3.1"W), located approximately 850 m from each other along the coastline (Fig. 1). The coastline between the two beaches consists of rocky areas without sand that would prevent *A. senex* spiders perform cursorial dispersal between the two locations. Before flooding, the area of each beach was calculated using Google Earth version 7.1. The sandy coast is partially covered with a broad drift-line along the shore constituted by remains of aquatic plants, mainly represented by Poaceae (Alonso-Paz & Bassagoda 2006). Both beaches present scarce vegetation composed by *Paspalum* sp. (Poaceae), *Andropogon* sp. (Poaceae), and *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (Poaceae) grasses, and *Hydrocotyle bonaerensis* Comm. Ex Lam. (Apiaceae).

**Abundance, density, and mobility.** We performed monthly nocturnal samples during January, March, and April 2014. We had scheduled a field sampling for February 2014 but it was suspended due to a flood that wiped out the coastal sandy strip for three weeks. The selected period coincides with the months of highest activity reported for this species (Costa, Simó & Aisenberg 2006). The monthly sampling regime consisted of two consecutive nights of work at each beach, with four collectors with headlamps during one hour. Both beaches were sampled in the same day between 9 pm and midnight. The order of the samplings was alternated between the two beaches to reduce the effect of the method. We recorded all the individuals of *A. senex* found walking on the surface or inside their open burrows.

We used the capture-mark-recapture method to estimate the density and mobility of individuals in each beach (Kiss & Samu 2000). Adult spiders were marked using individual codes on the dorsum of their opisthosoma. For that purpose, we employed fine-point permanent markers (Sharpie®) of different colours to draw distinguishable marks for each individual that allowed their recognition if recapture occurred. This technique is innocuous for the spider and has been successfully used in a previous study of this species (Jorge *et al.* 2015). We recorded the developmental stage

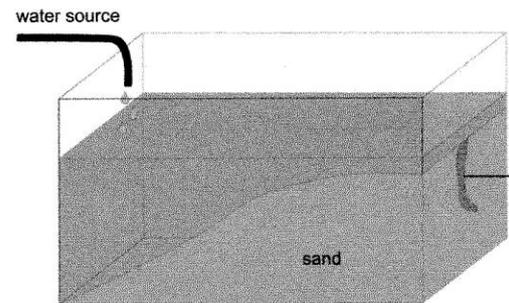


Fig. 2. Experimental design for flood response study.

(juveniles or adults), sex (only if they were adults), position of the individuals, calculated with a GPS (CGPSMAP). Adults were marked and released to test their mobility during the study period.

**Behaviour during flooding.** We collected 29 *A. senex* spiders (9 females, 10 males, and 10 juveniles) at the sites during the night of the last field sampling (April 2014). The observations were performed during the reproductive period of the species (Costa, Simó & Aisenberg 2006) when flooding can occur under natural conditions. Spiders were placed individually in 49 × 20 × 15 cm glass fish tanks with sand from their location as substrate. We did not observe any individuals in the observations. A layer of 3 cm of wet sand was placed at the base, and then we placed a new layer of dry sand up to 16 cm high; we then created a gentle slope that descended to the base of the fish tank (Fig. 2). To simulate burrow construction on the slope, we placed a cardboard barrier to separate the two areas, and we gently tilted the tank before the observations. Spiders were introduced into the fish tanks 24 hours before the flood observations, and they had enough time to construct their burrows. The flood was simulated by raising the water level (water speed approximately 20 cm/sec) at the end of the slope through a tube connected to a tap (see Fig. 2). Once the water covered 5 cm on top of the surface of the 16 cm layer of sand, we closed the tap and introduced a small stick to provide a spider with a potential lifeboat. Each observation ended 10 minutes after the flood had begun. We recorded the number of occurrences and durations of behaviours. We compared the results for each category (juveniles, females) (see Table 2 for the complete list of behaviours). Voucher specimens were deposited at the arachnology collection of Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

**Statistics.** We compared the frequencies of occurrences of individuals and densities of adults between the two beaches with the Fisher exact test for small sample sizes (Sokal & Rohlf 1979) and Chi-squared tests. We checked for normality (Shapiro-Wilk test) and homogeneity of variances (Levene test) of variables such as mobility, number of occurrences, and durations of behaviours. Variables were compared between the sexes and developmental stages with non-parametric Kruskal-Wallis test) and Mann-Whitney U tests (two variables). We used the statistical package Past (Palaeontological Software version 1.18) (Hammer *et al.* 2003), NCSS (Hintze & Nelson 2004) and WINPEPI (Abramson 2004) for the comparison

	January		March		April	
	Large beach	Small beach	Large beach	Small beach	Large beach	Small beach
Adult females	4	5	1	4	10	1
Adult males	0	2	5	2	11	1
Juveniles	20	30	9	10	16	11

Table 1: Number of adult females, adult males, and juveniles found walking or emerging from their burrow entrances on the large beach and small beach during the sampling periods.

## Results

Abundance, density, and mobility. On the large beach we recorded a total of 76 individuals (15 females, 16 males, 45 juveniles), while at the small beach we recorded 66 individuals (10 females, 5 males, 51 juveniles) (Table 1). All the recaptures occurred one day after they had been marked. We had 4 recaptures in January (large beach: 1 female, small beach: 3 females), and 4 recaptures in April (large beach: 2 females and 2 males). We recaptured 16% of the marked adults on the large beach (20% of the females and 12.5% of the males), and 30% of the marked adults at the small beach (all of them females).

Considering the total number of individuals recorded on each beach, we did not find differences in the proportion of females (Fisher exact test:  $P = 0.31$ ), but the proportion of males was higher in the large beach ( $P = 0.008$ ). The proportion of juveniles was higher in the small beach ( $P = 0.02$ ). The average density of *A. senex* individuals was 0.03 individuals  $m^{-2}$  on the large beach and 0.22 individuals  $m^{-2}$  on the small beach. We did not find significant differences in the number of recaptures of adults between the two beaches (Fisher exact test:  $P = 0.45$ ). The mobility of adults on the large beach ranged from 1.83 to 15.00 m (average: females

$7.84 \pm 6.65$  m, males  $6.00 \pm 3.15$  m) and, on the small beach, it ranged between 1.00 to 3.70 m (average: females  $2.10 \pm 1.41$  m) ( $U = 3$ ,  $P = 0.40$ ). We did not find differences in female mobility between the two beaches ( $U = 1$ ,  $P = 0.19$ ). When we compared the number of recaptures according to sex, we found a tendency in females to be recaptured more than males (Fisher exact test:  $P = 0.06$ ).

*Tolerance to water.* We summarized data about the number of occurrences and duration of behaviours during floods in Fig. 3. The 33.3% of females, 60% of males, and 30% of juveniles remained inside their burrows during flooding. From the individuals that remained inside their burrows ( $N = 12$ ), all the females, juveniles, and 66.7% of males deposited silk on the walls of the burrow while flooding was occurring ( $\chi^2_2 = 0.45$ ,  $P = 0.80$ ). Two males remained inside their burrows and did not deposit silk, but just remained still in their refuges. 94.1% of the individuals displayed 'Stands on stick' and we did not find differences on the occurrence of this behaviour between the three categories (Fig. 3,  $\chi^2_2 = 1.95$ ,  $P = 0.38$ ). None of the individuals resulted in injury or death during the experiment.

We distinguished seven behaviours during the flood (Table 2). The behaviours that showed a higher number of occurrences were 'Floats' and 'Swims'. Durations and number of occurrences of the behaviours did not differ among categories (see Fig. 3), except 'Lays silk on stick' that showed higher duration in females compared to juveniles. We did not find statistical differences in submersion duration inside the burrows between the three categories (mean  $\pm$  SD, females:  $968.00 \pm 685.59$  sec, males:  $3178.50 \pm 6529.06$  sec, juveniles:  $1085.20 \pm 1096.21$  sec; Kruskal-Wallis test  $H = 0.14$ ,  $P = 0.92$ ).

## Discussion

Our results indicate that the abundance of adults of *A. senex* was higher in the lagoon coast with larger sandy areas and scarce native psammophile vegetation. This result agrees with Jorge *et al.* (2015) who showed that *A. senex* presented higher values of abundance in estuarine beaches with larger areas. Density values of *A. senex* on the large beach were similar to those reported for other sand-dwelling wolf spiders of the genus *Geolycosa* (Marshall, 1997) and to density values of *Donacosa merlini* (Fernández-Montraveta & Cuadrado, 2008). The higher values of spider density we observed on the small beach could be interpreted as a limitation for *A. senex* to disperse in this area. However, we did not find differences in the dispersion distances of recaptured adults from each beach, counter to reports by Jorge *et al.* (2015) who observed lower values of mobility by adults of *A. senex* on smaller beaches. The dispersion distances observed in the present study were similar to those reported by Bonte *et al.* (2003) for *Pardosa monticola* (Clerck, 1757) in coastal dunes of France and Belgium. These authors did not find differences in mean dispersion rates between females and males, in agreement with our findings. In this study, we considered only *A. senex* individuals in activity during the sampling hour, found either walking or emerging from their open burrows, without considering spiders which were buried inside their closed burrows. Closed burrows

Behaviour	Description
Lays silk walls	Covers the burrow walls with silk
Lays silk entrance	Covers the burrow entrance with silk
Stands on stick	Remains still on the floating substrate
Floats	Remains motionless on the water
Swims	Moves legs I, II and III consecutively, each pair synchronously as rowing on the water surface, while legs IV remain still and extended backwards
Dives	The spider swims under the water similarly to 'swims' but moving the four pairs of legs synchronously
Lays silk on stick	The spider lays silk on top of the stick while grooming

Table 2: Description of the behaviours observed during burrow flooding in *Allocosa senex*.

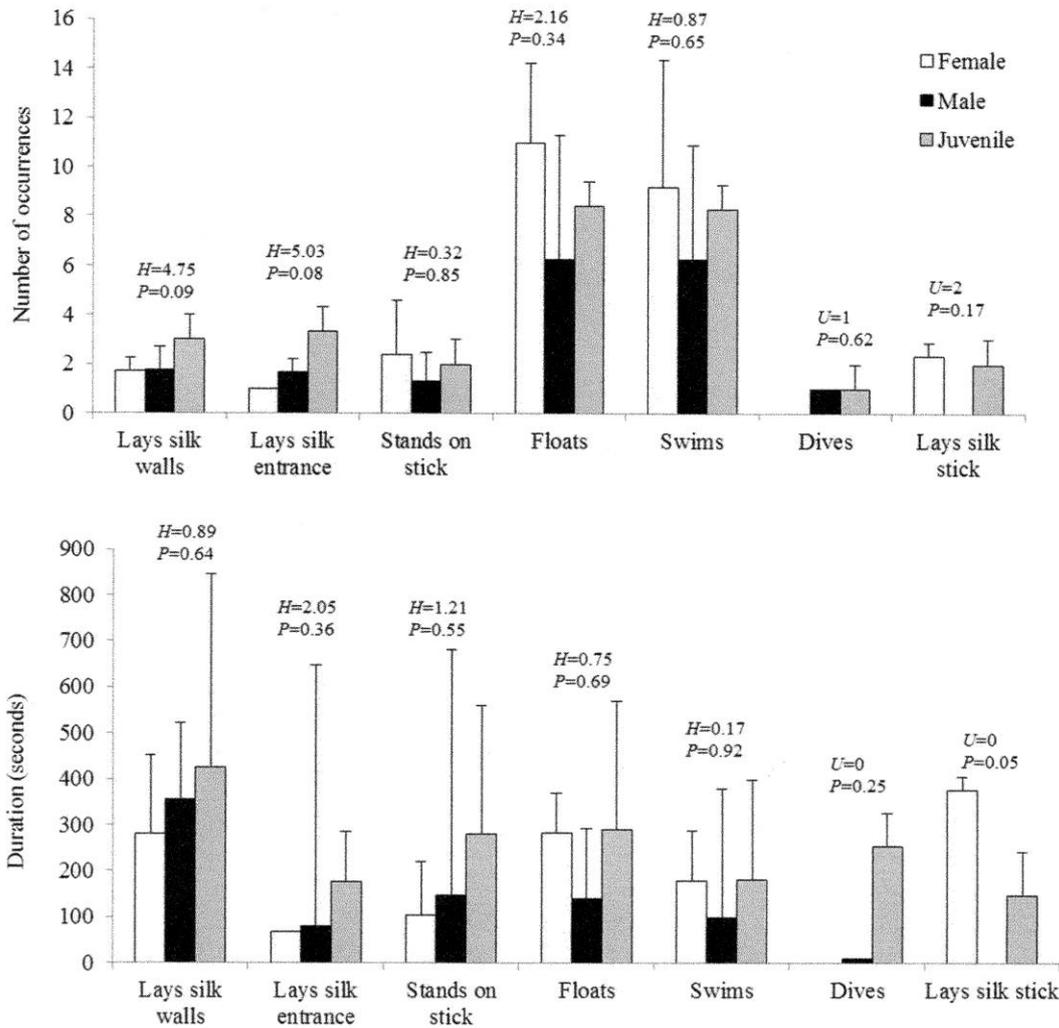


Fig. 3: Number of occurrences (above) and durations (below) of behaviours corresponding to flood responses in females, males, and juveniles of *A. senex*, with the results of each statistical comparison. We used Kruskal-Wallis global test and Mann-Whitney U test (to compare pairs).

are impossible to detect during the night, so abundance and density values of *A. senex* at the two Laguna Negra beaches are underestimated. Furthermore, the effect of the long period of flood observed during February, and the ability of *A. senex* individuals to cope with such a phenomenon, could vary between the two beaches, which could be another explanation for the differences in abundance and density found between the two beaches. These hypotheses remain to be tested further.

The differences in density and abundance for *A. senex* individuals between the two beaches could also be related to dissimilarities in vegetation coverage, radiation incidence, temperature, humidity, occurrence of potential predators, or prey abundance, which could affect the quality of the microhabitat for this species. The coastal lagoons are extremely complex aquatic systems characterized by high primary productivity (Viaroli *et al.* 1996). Density values for *A. senex* on the studied coastal lagoon beaches were higher than those recorded on estuarine beaches (Aisenberg

*et al.* 2011a; Jorge *et al.* 2015). The drift-line characteristic of both lagoon beaches is associated with a variety of arthropod fauna that could represent a major food source and, therefore, greater availability of resources for individuals of this species.

The number of recaptures of adults on each beach was low, but percentages were similar to capture-mark-recapture studies on other wolf spider species (Kiss & Samu 2000). Furthermore, percentages of recapture were higher than those reported by Jorge *et al.* (2015) for this species in estuarine beaches. The beaches considered in the study by Jorge *et al.* (2015) have higher levels of transit of tourists, particularly during the summer, which could be related to a higher impact on this spider, higher mortality of adults and, consequently, lower recapture rates. Recaptures occurred always one day after their capture, again in agreement with Kiss & Samu (2000). The low number of recaptures could be a consequence of the sampling method which did not consider buried spiders with closed burrow entrances. We

recaptured more females than males, suggesting a higher frequency of cursorial dispersal in females, in agreement with the higher mobility reported for this sex in *A. senex* (Aisenberg *et al.* 2007; Aisenberg 2014).

Lambeets, Maelfait & Bonte (2008) indicated for the riparian wolf spider *Pardosa agricola* (Thorell, 1856) that habitat specialization promotes behavioural responses that allow the optimization of long-term persistence under flood stress. Also, Framenau *et al.* (1996) reported that the dispersion and survival of the riparian wolf spider *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) are strictly related to the dynamics of the river. *Allocosa senex*, like other organisms that inhabit coastal habitats, needs to cope with the stress of living at the edge of the water, as has been reported for other spiders inhabiting shores (Helmuth & Hofmann 2001). Floods can cause horizontal dispersion of animals towards dry habitats or vertical dispersion onto vegetation or rocks (Adis & Junk 2002). Based on the present study, when individuals of *A. senex* exit their burrows, the most common behaviours are floating on water and swimming. Considering only the individuals that remained inside their burrows, all the males except two, and all females and juveniles, deposited silk on the burrow walls and entrances, which could be an adaptation to resist the flood (Fig. 3). This behaviour is consistent with the importance of the burrow for this species as refuge, mating scenario, and breeding nest for the progeny (Aisenberg *et al.* 2007; Aisenberg 2014). Silk provides the burrow with waterproof physical properties (Nentwig & Heimer 1987), so remaining inside during floods could be a useful tactic for survival. Males who remained in their burrows during the flood ( $N = 6$ ) had their body covered with droplets. The body of *A. senex*, and particularly the legs, are densely covered with hair that could have a hydrophobic function, as Stratton *et al.* (2004) found in several lycosid species.

The occurrence of the unit 'Stand on stick' suggests that psamophile vegetation that covers the suitable habitat of *A. senex* could present temporal life-boats during flooding for individuals of this species. Females and juveniles, but not males, released silk on the stick. We observed that the silk was released during the grooming behaviour that the individuals performed on the substrate. Further studies will test the possibility of using the silk to anchor in vegetation and resist being carried away by water currents during floods. Males and juveniles, but not females, showed diving behaviour, suggesting more tolerance to submersion compared to females. On the other hand, females showed higher occurrences of floating and swimming units (Fig. 3). The previously described differences in flood responses between females, males, and juveniles of *A. senex* could be related to differences in body size and fat reserves between the three categories (Aisenberg *et al.* 2010; Aisenberg & Peretti 2011b) and, accordingly, with their floating capacities.

During swimming, individuals of *A. senex* advanced through the water by moving consecutively, but in synchrony, the first three leg pairs, keeping the fourth leg pair extended backwards. This pattern of swimming seems similar to that reported for *Geolycosa rogersi* Wallace, 1942 by Suter *et al.* (2003). In the family Agelenidae, the individuals keep their dorsum dry during swimming and do not dive; in the family Pisauridae individuals advance

by moving the propulsive pairs of legs synchronously, in a rowing manner (Stratton *et al.* 2004). The ability to move on the water surface performing rowing behaviour is likely to be common only among families of Lycosoidea according to Stratton *et al.* (2004).

This study shows that *A. senex* can resist floods and disperse across the water surface, similar to what has been described for other spider species (Suter *et al.* 2003; Stratton *et al.* 2004; Suter 2013). Dispersing over water gives the possibility to conquer new habitats or resist and survive until the water level decreases. Both possibilities seem to be important for *A. senex* individuals which inhabit coastal beaches that suffer extreme and rapid increases in water levels (De Simone, Aisenberg & Peretti 2015). More field studies using the capture-mark-recapture method could help us answer whether persistence and/or dispersal tactics in response to floods are sex dependent. We will also test flood responses by *A. senex* in waters with different salinity associated with the length of time of flooding. Finally, cuticular hydrophobicity could give individuals the possibility to keep dry even when submerged, so future studies will measure the hydrophobicity in *A. senex*, evaluating the importance of hairs in relation to two important properties: adhesive energy and density.

#### Acknowledgements

We thank V. Diego, R. Postiglioni, V. Rodriguez, and N. Fernandes for their help during field-work, and G. Evia, N. Fernandez, and M. Laporta from PROBIDES for their logistic support and help during the samplings. We also thank J. Gago for the identification of plant species, and O. Gutiérrez and D. Panario for supplying bibliography about Uruguayan lagoons. We are grateful to the Editor, Dr. Petr Dolejš, and an anonymous reviewer for their suggestions that improved the final version of the manuscript. A. Albín was financially supported by ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación) under the code POS\_NAC\_2013\_1\_555. A. Aisenberg and M. Simó acknowledge financial support by PEDECIBA and SNI (ANII). This study was supported financially by Project FCE-2-2011-1-6023, ANII, awarded to A. Aisenberg.

#### References

- ABRAMSON, J. H. 2004: WINPEPI (PEPI-for-Windows): computer programs for epidemiologists. *Epidemiologic Perspectives & Innovations* **1**: 6.
- ADIS, J. & JUNK, W. J. 2002: Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology* **47**: 711–731.
- AISENBERG, A. 2014: Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. In R. Macedo & G. Machado (eds.), *Sexual selection and breeding biology using Neotropical animals systems and models*. London: Elsevier: 163–182.
- AISENBERG, A. & COSTA, F. G. 2008: Reproductive isolation and sex role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Canadian Journal of Zoology* **86**: 648–658.
- AISENBERG, A., COSTA, F. G., GONZÁLEZ, M., POSTIGLIONI, R. & PÉREZ-MILES, F. 2010: Sexual dimorphism in chelicerae, forelegs and palpal traits in two burrowing wolf spider (Araneae: Lycosidae) with sex-role reversal. *Journal of Natural History* **44**: 1189–1202.

- AISENBERG, A., GONZÁLEZ, M., LABORDA, Á., POSTIGLIONI, R. & SIMÓ, M. 2011: Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. *Studies in Neotropical Fauna and Environment* **46**: 147–152.
- AISENBERG, A. & PERETTI, A. V. 2011a: Male burrow digging in a sex role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bulletin of the British Arachnological Society* **15**: 201–204.
- AISENBERG, A. & PERETTI, A. V. 2011b: Sexual dimorphism in immune response, fat reserves and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zoology* **114**: 272–275.
- AISENBERG, A., VIERA, C. & COSTA, F. G. 2007: Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 29–35.
- ALBÍN, A., SIMÓ, M. & AISENBERG, A. 2015: Characterisation of burrow architecture under natural conditions in the sand-dwelling wolf spider *Allocosa brasiliensis*. *Journal of Natural History* **14**: 22–29.
- ALONSO-PAZ, E. & BASSAGODA M. J. 2006: Flora y vegetación de la costa platense atlántica. In R. Menaña, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (eds.), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Montevideo: Vida Silvestre: 21–34.
- BONTE, D. 2013: Cost-benefit balance of dispersal and the evolution of conditional dispersal strategies in spiders. In W. Nentwig (ed.), *Spider ecophysiology*. Berlin: Springer: 67–78.
- BONTE, D., LENS, L. & MAELFAIT, J. P. 2004: Lack of homeward orientation and increased mobility result in high emigration rates from low-quality fragments in a dune wolf spider. *Journal of Animal Ecology* **73**: 643–650.
- BONTE, D., LENS, L., MAELFAIT, J. P., HOFFMANN, M. & KUIJKEN, E. 2003a: Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolf spider. *Oecologia* **135**: 227–233.
- BONTE, D., VANDENBROECKE, L., LENS, L. & MAELFAIT, J. P. 2003b: Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B* **270**: 1601–1607.
- CAPOCASALE, R. M. 2001: Review of the South American species of the genera *Aulonia* and *Allocosa* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology* **29**: 270–272.
- CONDE, D., VITANCURT, J., RODRÍGUEZ-GALLEGO, L., DE ÁLAVA, VERRASTRO, D. N., CHRETTES, C., SOLARI, S., TEIXEIRA, L., LAGOS, L., PIÑEIRO, G., SEJO, L., CAYMARIS, H. & PANARIO, D. 2015: Solutions for sustainable coastal lagoon management: from conflict to the implementation of a consensual decision tree for artificial opening. In J. Baztan, O. Chouinard, B. Jørgensen, P. Tett, J. P. Vanderlinden & L. Vasseur (eds.), *Coastal zones. Solutions for the 21st century*. Amsterdam: Elsevier: 217–250.
- COSTA, F. G. 1995: Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del Sur del Uruguay. *Revista Brasileira de Biología* **55**: 457–466.
- COSTA, F. G., SIMÓ, M. & AISENBERG, A. 2006: Composición y ecología de la fauna epigea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de interceptación. In R. Menaña, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (eds.), *Bases para la conservación y el manejo de la costa Uruguaya*. Montevideo: Vida Silvestre: 427–436.
- DE SIMONE, G. A., AISENBERG, A. & PERETTI, A. V. 2015: Female and juvenile burrow digging in *Allocosa brasiliensis*, a South American sand-dwelling wolf spider. *Arachnology* **16**: 276–280.
- DELFINO, L. & MASCIADRI, S. 2005: Relevamiento florístico en Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. *Iheringia. Série Botânica* **60**: 119–128.
- FOELIX, R. F. 2011. *Biology of spiders, third edition*. New York: Oxford University Press.
- FERNÁNDEZ-MONTRAVETA, C. & CUADRADO, M. 2008: Microhabitat selection in the potentially endangered wolf spider *Donacosa merlini* (Araneae, Lycosidae): implications for spider conservation. *Canadian Journal of Zoology* **86**: 1280–1288.
- FRAMENAU, V., DIETERICH, M., REICH, M. & PLACHTER, H. 1996: Life cycle, habitat selection and home ranges of *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). *Revue Suisse de Zoologie, volume hors série*: 223–234.
- HAMMER, O., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001: *PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis, version 1.12*, online at: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- HAYASHI, M., BAKKALI, M., HYDE, A. & GOODACRE, S. L. 2015: Sail or sink: novel behavioural adaptations on water in aerially dispersing species. *BMC Evolutionary Biology* **15**: 1–18.
- HELMUTH, B. S. T. & HOFMANN, G. E. 2001: Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biological Bulletin* **201**: 374–384.
- HINTZE, J. 2000: *NCSS 2000*. Kaysville, Utah: NCSS, LLC, online at: [www.ncss.com](http://www.ncss.com)
- JORGE, C., LABORDA, A., DÍAZ, M., AISENBERG, A. & SIMÓ, M. 2015: Habitat preference and effects of coastal fragmentation in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Lycosidae: Allocosinae). *Open Journal of Animal Sciences* **5**: 309–324.
- KEISER, C. N. & PRUITT, J. N. 2014: Submersion tolerance in a lakeshore population of *Pardosa lapidicina* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology* **42**: 192–194.
- KISS, B. & SAMU, F. 2000: Evaluation of population densities of the common wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae: Lycosidae) in Hungarian alfalfa fields using mark recapture. *European Journal of Entomology* **97**: 191–195.
- LAMBEETS, K., MAELFAIT, J. P. & BONTE, D. 2008: Plasticity in flood-avoiding behaviour in two congeneric riparian wolf spiders. *Animal Biology* **58**: 389–400.
- MARSHALL, S. D. 1997: The ecological determinants of space use by a burrowing wolf spider in a xeric shrubland ecosystem. *Journal of Arid Environments* **37**: 379–393.
- MELLO-LEITÃO, C. F. 1945: Arañas de Misiones, Corrientes y Entre Ríos. *Revista del Museo de La Plata (N. S., Zoología)* **4**: 213–302.
- NENTWIG, W. & HEIMER, S. 1987: Ecological aspects of spider webs. In W. Nentwig (ed.), *Ecophysiology of spiders*. Heidelberg: Springer-Verlag: 211–225.
- PÉTILLON, J., MONTAIGNE, W. & RENAULT, D. 2009: Hypoxic coma as a strategy to survive inundation in a salt-marsh inhabiting spider. *Biology Letters* **5**: 442–445.
- RONCE, O. 2007: How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **38**: 251–253.
- SANTOS, T. & TELLERÍA, J. L. 2006: Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* **15**: 1–7.
- SIMÓ, M., LISE, A. A., POMPOZZI, G. & LABORDA, A. 2017: On the taxonomy of southern South American species of the wolf spider genus *Allocosa* (Araneae: Lycosidae: Allocosinae). *Zootaxa* **4216**: 261–278.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1979: *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: Blumé Ediciones.
- STRATTON, G. E., SUTER, R. B. & MILLER, P. R. 2004: Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**: 63–78.
- SUTER, R. B. 2013: Spider locomotion on the water surface: biomechanics and diversity. *Journal of Arachnology* **41**: 93–101.
- SUTER, R. B., ROSENBERG, O., LOEB, S., WILDMAN, H. & LONG, J. H. 1997: Locomotion on the water surface: propulsive mechanisms of the fisher spider *Dolomedes triton*. *Journal of Experimental Biology* **200**: 2523–2538.
- SUTER, R. B., STRATTON, G. E. & MILLER, P. R. 2003: Water surface locomotion by spiders: distinct gaits in diverse families. *Journal of Arachnology* **31**: 428–432.
- SUTER, R. B., STRATTON, G. E. & MILLER, P. R. 2004: Taxonomic variation among spiders in the ability to repel water: surface adhesion and hair density. *Journal of Arachnology* **32**: 11–21.
- VIAROLI, P., NALDI, M., BONDAVALLI, C. & BENCIVELLI, S. 1996: Growth of the seaweed *Ulva rigida* C Agardh in relation to biomass densities, internal nutrient pools and external nutrient supply in the Sacca di Goro lagoon (Northern Italy). *Hydrobiologia* **329**: 93–103.

## 54th Annual Conference of the Animal Behavior Society

University of Toronto Scarborough Campus.  
12-16 de Junio de 2017.  
Toronto, Canadá.

### **Immunocompetence costs associated with burrow-digging in a Neotropical wolf spider**

A. Albín, M. Simó, A. Aisenberg, L. Calbacho-Rosa

*Allocosa senex* inhabits sandy coastal areas in Argentina, Brazil and Uruguay. Males build silken burrows in the sand which are mating refuges and breeding nests. Females visit males and mate with those with longer burrows. Burrow digging in this species could be considered energetically expensive due to silk production and deposition. Our aim was to determine if digging behavior affected immune response in males of *A. senex*. We placed each male in a container of 8.5 diameter and 31.0 cm height (n=29), or in one of similar diameter but of 1.5 cm height that allowed burying but not digging (n=16), with sand as substrate. Forty eight hours later, we estimated immune function through lytic activity measured by changes of optical density of samples of hemolymph of each male and compared the results between the groups. Conversely to our expectations, digging males showed higher immunological responses than males who were prevented from digging ( $z=-4.22$ ,  $p=0.006$ ). Accordingly, burrow digging in *A. senex* is possibly carried out only by males in good body condition and with high immune responses.

## IV Congreso Uruguayo de Zoología.

Maldonado, Uruguay.  
4-9 de Diciembre de 2016.  
Modalidad: Oral

### ARAÑAS QUE NADAN: RESPUESTA A LA INUNDACIÓN EN DOS ESPECIES DE *Allocosa* (ARANEAE, LYCOSIDAE).

Albín, A.<sup>(1,2)</sup>; Simó, M.<sup>(2)</sup>; Kossyrczyk, W.<sup>(1)</sup>; Bidegaray-Batista, L.<sup>(1)</sup>; González, M.<sup>(1)</sup> & Aisenberg, A.<sup>(1)</sup>

1 - Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay. andrea.r.albin@gmail.com

2 - Sección Entomología, Facultad de Ciencias, UdelaR, Montevideo, Uruguay.

*Allocosa brasiliensis* y *Allocosa alticeps* son arañas cavadoras adaptadas a la vida en los arenales sudamericanos. Construyen cuevas donde permanecen durante el invierno volviéndose activas en las noches de verano. Habitan zonas costeras de ríos, lagunas y del Océano Atlántico, que están sometidas a inundaciones a lo largo del año. *A. brasiliensis* se encuentra en dunas libres y *A. alticeps* en zonas arenosas con mayor abundancia de vegetación. Nuestro objetivo fue estudiar las respuestas comportamentales de ambas especies a la inundación, en condiciones de laboratorio. Se realizaron capturas manuales nocturnas de hembras y machos en playas de San José de Carrasco (Canelones) y Playa de los Ingleses (Montevideo). Se colocó a cada individuo (N=15 de cada sexo y especie) en un terrario de 49x20x15 cm. La mitad izquierda del terrario se completó de arena hasta los 14 cm y en la mitad derecha se realizó una pendiente simulando el perfil costero. Se aguardó 48 hs a que los individuos construyeran sus cuevas. Se preparó agua con contenido de salinidad similar a la del Río de la Plata en los puntos de muestreo. Se elevó lentamente el nivel de agua con un sifón hasta cubrir 3 cm por encima del sustrato. Todas las experiencias duraron 30 min y fueron filmadas y analizadas con el programa de comportamiento JWatcher. Ningún individuo murió como consecuencia de las inundaciones. No hubo diferencias en la permanencia dentro de las cuevas frente a la inundación (Chi cuadrado=3.94, gl=3, P=0.27). Las hembras de *A. alticeps* bucearon menos que los machos (P=0.02) y hembras (P=0.03) de *A. brasiliensis*, pero no que los machos conespecíficos (P=0.47). Dentro de los que permanecieron en sus cuevas luego de la inundación, los machos de *A. alticeps* tapizaron con seda las paredes con más frecuencia que las hembras de *A. brasiliensis* (P=0.02), machos de *A. brasiliensis* (P=0.05) y las hembras conespecíficas (P=0.04). Nuestros resultados sugieren que ambas especies serían capaces de resistir lluvias intensas y/o inundaciones. *A. brasiliensis* se localiza en zonas más cercanas a la orilla por lo cual tendería a bucear más que *A. alticeps* que en cambio invertiría en fortificar su refugio.

### APORTES A LA ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA FAMILIA ARDEIDAE EN EL HUMEDAL COSTERO BUENAVISTA, LA GUAJIRA, COLOMBIA

Aldana, O.<sup>(1)</sup>; Molina, G.<sup>(2)</sup> & Jiménez, I.<sup>(3)</sup>

1 - Grupo de Investigaciones en Biología Marino costera. oscarmauricioaldana@hotmail.com

2 - Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de La Guajira. BIEMARC. gmolina@uniguajira.edu.co

3 - Universidad de La Guajira. BIEMARC. iajimenez@uniguajira.edu.co

Los ardeidos se caracterizan por ser una de las familias más representativas de los humedales en todo el mundo, y el conocimiento de aspectos ecológicos como sus hábitos tróficos son importantes para la conservación de la especie. El humedal costero Buenavista, (HCB) (11°34' 55" N 72° 52' 05" W), se encuentra ubicado a 10 km de la capital del departamento de La Guajira, posee cerca de 10 km<sup>2</sup>, una temperatura media de 27°C y un promedio de lluvias entre 5 y 150 mm. HCB, es parte del Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA), complejo de humedales costeros de La Guajira, y a pesar de esto es muy poca la información que se posee sobre la ecología de las garzas. Durante nueve meses se realizó un monitoreo biológico de algunos aspectos de la ecología trófica (forrajeo, alimentación y preferencias de hábitat) de los ardeidos presentes en HCB. El área de estudio fue dividida en las siguientes unidades de vegetación y ambiente (UVA): playa, vegetación acuática, lodazal, banco de arena y aguas abiertas. Se registraron en total 340 individuos de 7 especies, 269 en forrajeo y 71 alimentándose, la UVA más usada fue banco de arena con 220 individuos y la especie más abundante en toda el área de muestreo fue *Egretta thula* con 197 individuos. Con estos resultados se espera contribuir al conocimiento y conservación de los ardeidos en el humedal costero Buenavista y el departamento de La Guajira.



## 20th Internacional Congress of Arachnology.

Golden, Colorado  
2-9 de Julio de 2016.  
Modalidad: Poster

Cushing

patterns, and frequencies of sexual cannibalism. Both *L. mariana* and *L. argyra* females can have mating plugs, but in *L. mariana* they are composed by substances transferred by both sexes, while in *L. argyra* they are produced only by females. Furthermore, in this last species mating plugs function as mortal traps for males. In both *Leucauge* female decision of plug production is linked to male pre-copulatory and copulatory courtship. Both sexes in *L. argyra* show unusual derived genital structures that could have evolved under sexual selection. In this presentation we will compare genital morphology and sexual behavior in *L. mariana* and *L. argyra*, discussing the differences under sexual selection hypotheses. We will also expose recent studies on cryptic female choice in *L. mariana* and suggest fertile areas for future research.

Keywords: sexual selection, cryptic female choice, genital plugs, copulatory courtship

Student-Poster presentation

### Substrate choice by burrowing males of *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae)

\*A. Albín<sup>1,2</sup>, M. Simó<sup>2</sup>, A. Aisenberg<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay; <sup>2</sup>Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay  
[andrea.r.albin@gmail.com](mailto:andrea.r.albin@gmail.com)

The burrowing spider *A. brasiliensis* inhabits beaches with different granulometry in Uruguay, characteristics that could affect burrow dimensions and excavation energy costs. Males construct longer burrows than females, and burrow length is under female selection. We analyzed *A. brasiliensis* male digging preferences between coarse or fine sand, and compared digging behaviors in the two substrates. We collected *A. brasiliensis* males at a fine-sand beach (San José de Carrasco, Canelones), and a coarse-sand beach (Paso del Molino, Lavalleja). Spiders were placed for 48 hours in glass terraria with fine-grain sand in one half of the terrarium, and coarse sand in the remaining half (n=30 males from each substrate). Males preferred digging in coarse sand, independently of their

origin (fine sand males: 20 coarse sand versus 10 fine sand, p=0.02; coarse sand males: 23 coarse sand versus seven fine sand, p=0.001). Fine sand males that constructed in coarse sand showed longer burrow compared with coarse grain males that preferred that substrate (U=147.5, p=0.04). General digging patterns were similar, but occurrences (mean±SD, fine sand: 25.70±26.30, coarse sand: 50.70±39.09; U=21.5, p=0.03 and durations of resting behavior (351.21±200.35 sec, coarse sand: 728.35±382.32 sec; U=21.0, p=0.03 were higher in coarse sand. Digging in coarse sand would be faster and less energetically demanding than in fine sand.

Keywords: granulometry, burrow, fine sand, coarse sand

Student - poster presentation

### Inmunocompetence tests to determine burrow-digging costs in *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae)

A. Albín<sup>1,2</sup>, M. Simó<sup>2</sup>, A. Aisenberg<sup>1</sup>, L. Calbacho-Rosa<sup>3</sup>  
<sup>1</sup>Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay; <sup>2</sup>Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay; <sup>3</sup>Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución, Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, CONICET, Argentina  
[andrea.r.albin@gmail.com](mailto:andrea.r.albin@gmail.com)

*Allocosa brasiliensis* inhabits sandy coastal areas in Argentina, Brazil and Uruguay. Males build burrows in the sand, and females prefer to mate with those males presenting longest burrows. In some species of spiders there is a trade-off between characters, in the history of life and immune functions. Our objective was to determine if male digging behavior affected immune response in *A. brasiliensis*. We compared the immune response of digging males vs. non-digging males (control), and immune function was estimated through lytic activity (LA). LA was expressed as changes in optical density (with decreasing readings of optical density, higher LA). We did not find significant differences in optical density between the two groups, though results were close to significance

## IV Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal.

Montevideo, Uruguay.

7-9 de Setiembre de 2015.

Modalidad: Poster

### SELECTIVIDAD DE *Allocosa brasiliensis* (ARANEAE, LYCOSIDAE) EN SUSTRATOS ARENOSOS CON DIFERENTE GRANULOMETRÍA

A Albín<sup>1</sup>, M Simó<sup>2</sup> y A Aisenberg<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Avenida Italia 3318, Montevideo, Uruguay. <sup>2</sup>Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Iguá 4225. CP 11400. Montevideo, Uruguay, [andrea.r.albin@yahoo.com](mailto:andrea.r.albin@yahoo.com)

*Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) es una araña lobo que habita en los arenales costeros de nuestro país. Estos ambientes se caracterizan por una alta variación en temperatura, vientos y humedad. Una forma que tiene *A. brasiliensis* de enfrentar las condiciones hostiles es enterrarse en la arena durante las horas de calor y realizar sus actividades durante la noche. Los machos son más grandes que las hembras y cavan cuevas profundas, mientras que las hembras construyen refugios superficiales de seda. El cavado ha sido reportado como una actividad costosa para la araña, debido al gasto energético en la extracción de la arena, la deposición de varias capas de seda para mantener estable la cueva y el riesgo de predación al que están expuestos. En Uruguay esta especie se ha reportado en arenales de diferente tamaño de grano. Se desconoce si frente a sustratos con diferente granulometría esta especie es selectiva. Nuestro objetivo fue analizar la selectividad en el cavado por machos de *A. brasiliensis* frente a sustratos con diferente granulometría (fina y gruesa). Se recolectaron 19 machos en playas con arena de grano fino (San José de Carrasco, Canelones) y 15 machos en playas de arena de grano grueso (Paso del Molino, Lavalleja). Para las experiencias se colocaron las arañas individualmente en un terrario de vidrio de 30 cm x 16 cm x 20 cm, con arena como sustrato y una capa de 5 cm de arena humedecida en la base. Se colocó arena de granulometría fina en una mitad del terrario y arena gruesa en la mitad restante. Se alternó la posición del sustrato grueso y fino hacia la mitad derecha e izquierda del terrario. Se utilizó arena de las mismas procedencias que los individuos. Luego de 48 horas, se registró la presencia de cueva en cada sector y las dimensiones de las mismas. Las arañas de sustrato grueso tendieron a cavar en sustrato grueso con mayor frecuencia (Test binomial,  $p = 0,041$ ), similarmente a las arañas de sustrato fino que también prefirieron el sustrato grueso para cavar (Test binomial,  $p = 0,05$ ). Estos resultados sugieren que *A. brasiliensis* tiene que destinar más esfuerzo, tiempo y deposición de capas de seda en el sustrato fino que en el grueso para mantener una cueva firme y estable, por lo que frente a la posibilidad de elegir prefiere construir sus cuevas en el sustrato grueso.

## IV Congreso Latinoamericano de Aracnología.

Morelia, México.  
20-25 de Julio de 2014.  
Modalidad: Oral



### **DIFERENCIAS EN EL LARGO Y FORMA DE LAS CUEVAS DE ACUERDO AL ESTADIO DE DESARROLLO EN *Allocosa brasiliensis* (ARANEAE, LYCOSIDAE)**

\*Andrea Albin, Anita Aisenberg y Miguel Simó. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable. \*Email: [andrea.r.albin@gmail.com](mailto:andrea.r.albin@gmail.com)

*Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) es una araña lobo que habita las costas arenosas de Argentina, Brasil y Uruguay. Construyen cuevas en las que permanecen durante el día, volviéndose activas en la noche. Los machos son más grandes que las hembras. El apareamiento ocurre en la cueva masculina y el macho le dona su cueva a la hembra luego del mismo. Las cuevas más profundas son las seleccionadas por las hembras durante el cortejo. Estudios previos realizados en el laboratorio indican que las cuevas masculinas son más largas que las femeninas. El objetivo fue caracterizar la forma y largo de las cuevas de adultos y juveniles de *A. brasiliensis* en el campo. Se registraron 30 individuos para cada categoría: machos, hembras y juveniles, en una playa de Nueva Palmira, Colonia, Uruguay. Se extrajeron los individuos de sus cuevas para su sexado. Para el estudio de la forma tridimensional y tamaño de las cuevas, se elaboraron moldes con cera natural de abeja de los que se tomaron medidas y fotografías para su posterior análisis con THSCSA Image Tool, Versión 2.0. Los juveniles presentaron cuevas tubulares con una ramificación y dos entradas, a diferencia de las cuevas de hembras y machos adultos que fueron tubulares con una única entrada. El largo de las cuevas presentó diferencias entre las tres categorías (Kruskal-Wallis test:  $H=30.59$ ,  $p=0.0001$ ), siendo las cuevas de juveniles más cortas que las de machos (Test de la U de Mann-Whitney:  $U=122.5$ ,  $p=0.0001$ ) y que las de hembras ( $U=134.0$ ,  $p=0.0001$ ). La longitud de cuevas de machos (mediana±cuartil:  $11.78\pm 6.97$  cm) no difirió de la de las hembras ( $10.93\pm 4.81$ ) ( $U=404.5$ ,  $p=0.51$ ). La longitud de las cuevas de adultos fue marcadamente mayor que la reportada para esta especie en cautiverio. La ausencia de diferencias en el largo de cuevas masculinas y femeninas en el campo podría explicarse por el hecho de que las hembras luego de aparearse ocupan cuevas construidas por los machos. La existencia de cuevas de dos salidas en juveniles podría implicar un mecanismo de escape ante avispas parasitoides, hecho que será comprobado en futuros estudios.

Apoyo financiero: PEDECIBA y ANII.

## IV Congreso Latinoamericano de Aracnología.

Morelia, México.  
20-25 de Julio de 2014.  
Modalidad: Poster



### **PREFERENCIA DE CAVADO POR MACHOS DE ALLOCOSA BRASILIENSIS (ARANEAE, LYCOSIDAE) EN SUSTRATOS CON DIFERENTE GRANULOMETRÍA**

\*Andrea Albin, Miguel Simó y Anita Aisenberg. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable. \*Email: [andrea.r.albin@gmail.com](mailto:andrea.r.albin@gmail.com)

*Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) es una araña lobo que construye cuevas a lo largo de las costas arenosas del Océano Atlántico, ríos y lagunas interiores del Uruguay, Argentina y Brasil. La extensa distribución que presenta *A. brasiliensis* abarca playas con diferente granulometría, lo cual podría afectar las características de las cuevas y el costo energético de la excavación. La cueva tiene un valor esencial ya que la hembra selecciona a su pareja de acuerdo a la longitud de la misma. Se puso a prueba la preferencia de sustrato en machos de *A. brasiliensis* expuestos simultáneamente ante arena gruesa y fina. Se recolectaron 20 machos en una playa con arena de grano fino (machos f) (San José de Carrasco, Canelones, Uruguay) y 20 machos en una playa de arena gruesa (machos g) (Paso del Molino, Lavalleja, Uruguay). Se utilizaron terrarios de vidrio divididos verticalmente al medio y con arena de granulometría fina en una mitad y arena gruesa en la mitad restante. Cada macho adulto se introdujo individualmente en el terrario y luego de 48 horas se registró la presencia de cueva y sus características. De los machos g, 14 cavaron en arena gruesa y el resto en arena fina (test binomial:  $p=0.04$ ); con respecto a los machos f, 13 cavaron en arena gruesa y 7 en fina ( $p=0.07$ ). Las cuevas construidas por los machos g en arena gruesa y fina no presentaron diferencias en largo ( $t=-1.05$ ,  $p=0.32$ ) o ancho ( $t=-1.45$ ,  $p=0.18$ ); tampoco difirieron las dimensiones de las cuevas construidas por machos f en los distintos sustratos (largo:  $U=43.5$ ,  $p=0.91$ ; ancho:  $t=-0.33$ ,  $p=0.74$ ). De acuerdo con estos resultados, los machos de *A. brasiliensis*, cualquiera sea su procedencia, preferirían cavar en arena gruesa, lo cual podría explicarse por el alto costo de producción y deposición de seda para mantener una cueva larga y firme en arena fina. No se encontraron diferencias en las dimensiones de las cuevas en cada sustrato, pero sí podrían existir diferencias en características del comportamiento de cavado per se, como frecuencia de aparición de unidades y duraciones. Futuros estudios pondrán a pruebas éstas hipótesis.

Apoyo: PEDECIBA, ANII.

### **SIMPOSIO 3: INTERESES SEXUALES E INVERSIÓN REPRODUCTIVA DE LOS MACHOS.**

Coordinadora: Burela, S.

Laboratorio de Ecología, Depto de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, CONICET, Argentina. silvana.burela@gmail.com

#### **La cueva como regalo nupcial en *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae)**

Albín, A.<sup>1</sup>; Simó, M.<sup>2</sup> & Aisenberg, A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto Investigaciones Biológicas. Montevideo, Uruguay.

<sup>2</sup> Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. andrea.r.albin@gmail.com

En el reino animal los machos han desarrollado regalos nupciales sofisticados ofreciéndoles a las hembras comida, regurgitaciones y secreciones antes, durante o luego el apareamiento. *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) es una araña lobo que habita en los arenales costeros de Argentina, Brasil y Uruguay. Esta araña se entierra en la arena durante las horas de calor y realiza su actividad de superficie durante la noche. Los machos son más grandes que las hembras y cavan cuevas profundas, mientras que las hembras construyen refugios superficiales de seda. El apareamiento ocurre en la cueva masculina y el macho dona la misma a la hembra al finalizar. Los machos son selectivos y prefieren aparearse con hembras vírgenes de buena condición corporal. Las hembras también son selectivas y seleccionan a los machos con cuevas más largas. Por tanto, las cuevas masculinas podrían ser consideradas como regalos nupciales no nutricionales que afectan la elección femenina. Se analizó si existe selectividad en el cavado por machos de *A. brasiliensis* frente a sustratos con diferente granulometría (fina y gruesa) y se caracterizó la forma y largo de las cuevas en el campo. Los resultados sugieren que *A. brasiliensis* tiene que destinar más esfuerzo, tiempo y deposición de capas de seda en el sustrato fino que en el grueso para mantener una cueva firme y estable, por lo que frente a la posibilidad de elegir prefiere construir sus cuevas en el sustrato grueso. No encontramos diferencias en el largo de cuevas de machos y hembras en el campo, lo que podría explicarse porque las hembras luego de aparearse ocuparían cuevas construidas por los machos. El costo asociado con la construcción de cuevas por los machos parece ser alto, hipótesis que actualmente nos encontramos confirmando por medio de técnicas de respuesta inmune. El alto costo de construcción, sumado a la necesidad de construir una cueva nueva luego de cada apareamiento, estarían disminuyendo las posibilidades de apareamiento masculinas, conduciendo el carácter selectivo al momento de tomar decisiones de apareamiento en este sexo. Apoyos: ANII, PEDECIBA.

#### **Invierto por acá o por allá: habilidosas estrategias de los machos para contentar a las hembras en una araña neotropical**

Albo, M. J.

Laboratorio de Etología, Ecología & Evolución, IIBCE, Uruguay. mjalbograna@gmail.com

Los machos de muchas especies realizan costosas inversiones para aumentar su éxito reproductivo. En especies donadoras de regalos nupciales la hembra puede elegir al macho evaluando características del regalo, como presencia y/o calidad. En la araña *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae) los machos ofrecen regalos que varían desde presas nutritivas a carcasas no nutritivas (regalos simbólicos) envueltas en seda. Este polimorfismo parece estar en conflicto con los intereses nutricionales de las hembras. Se investigó el contenido de los regalos a campo. En el laboratorio se analizaron las consecuencias reproductivas y la inversión de los machos en seda según el contenido del regalo. En el campo la mayoría de los regalos fueron simbólicos. En el laboratorio los machos que ofrecieron regalos nutritivos y simbólicos obtuvieron éxito y duración de cópula similar. Pero las hembras que recibieron regalos simbólicos parecieron limitar la cantidad de espermatozoides almacenada y vieron reducida su fecundidad. Los machos involucraron los regalos simbólicos más frecuentemente y por más tiempo que los nutritivos. Del regalo las hembras obtienen nutrientes y mejoran su éxito reproductivo. Sin embargo, la inversión de los machos en seda sugiere que el

### III Congreso Uruguayo de Zoología.

Montevideo, Uruguay.  
7-12 de diciembre de 2014.  
Modalidad: Poster

data can be regarded as strategic to gain more enlightening biological and population parameters allowing public policies for management and conservation of a near endangered elasmobranch.

#### **Variaciones en la abundancia y movilidad de *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae) en costas lacustres del sur de Uruguay.**

Albin, A.<sup>1</sup>; Carballo, M.<sup>1</sup>; Stanley, E.<sup>1</sup>; Simó, M.<sup>2</sup> y Aisenberg, A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, I.I.B.C.E. Montevideo. Uruguay.

<sup>2</sup>Sección Entomología, Facultad de Ciencias, UdelaR, Montevideo, Uruguay.  
andrea.r.albin@gmail.com

*Allocosa brasiliensis* (Petrunkevich, 1910) es una araña lobo que habita en los arenales costeros de Uruguay, Argentina y Brasil. Si bien se han realizado estudios comportamentales y ecológicos de la especie en ambientes estuarinos, no existen datos de la especie en costas lacustres. El objetivo del estudio consistió en estimar las variaciones en la abundancia y movilidad de individuos de *A. brasiliensis* en la franja arenosa de costas de la Laguna Negra, Rocha. Se seleccionaron dos playas con características similares, pero de diferentes tamaños de superficie arenosa: playa 1 (2635 m<sup>2</sup>) y playa 2 (306 m<sup>2</sup>). Se trabajó en la noche, con cuatro recolectores portando linterna de minero durante el período reproductivo de la especie (enero-abril). Se empleó la técnica de captura-marcado-recaptura en períodos de 24 hs. En la playa 1 se registraron 48 individuos (15 hembras, 16 machos, 16 juveniles y 1 macho sub adulto), recapturándose 5 adultos (3 hembras y 2 machos). En la playa 2 se registraron 22 individuos (10 hembras, 4 machos, 5 juveniles, 2 machos sub adultos y 1 hembra sub adulta) y se recapturaron 3 hembras. En la playa 1 la densidad de individuos fue de 0.13 ind./m<sup>2</sup> y el desplazamiento de los ejemplares varió entre 1.83 a 15 mts (promedio: hembras 7.84 mts, machos 6 mts). En playa 2 la densidad fue de 0.22 ind./m<sup>2</sup> y el rango de desplazamiento varió de 1 a 3.70 mts (promedio: hembras 2.1 mts). Los resultados indican que la abundancia y el desplazamiento de los individuos de *A. brasiliensis* son mayores en costas que presentan más superficie de hábitat disponible. Por tratarse de una especie altamente especializada a vivir en arenales costeros y su alta sensibilidad a la fragmentación del hábitat, estos datos sugieren la importancia de la implementación de planes de conservación de la franja arenosa costera y sus corredores asociados. Apoyos: Fondo Clemente Estable, ANII, PEDECIBA.

#### **Amostragem da diversidade de Drosophilídeos em área de sobreposição de Restinga e Mata Atlântica na região Sul do Brasil.**

Alexandre, B.G.<sup>1</sup>; Poppe, J.L.<sup>1,2</sup>; Deprá, M.<sup>1,2</sup>; Vera L.S. & Valente, V.L.S.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Genética, UFRGS, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, UFRGS, Porto Alegre, RS, Brasil.  
marindiadepra@gmail.com

O organismo modelo *Drosophila* é utilizado em diversas áreas de estudo da biologia, como genética e evolução, mas apesar de sua importância, sua diversidade ainda é insuficientemente conhecida. Assim, o principal objetivo desse trabalho foi realizar um levantamento da diversidade de drosophilídeos nas proximidades do Parque da Itapeva (Torres-RS). Este parque está situado em uma zona de transição de dunas, restinga e mata paludosa pertencente ao bioma de Mata Atlântica. Amostras sazonais foram realizadas com 20 armadilhas de banana com fermento biológico. Os indivíduos coletados foram identificados de acordo com a literatura especializada, a partir da morfologia externa e também do eedeago, a genitália masculina. Na primeira coleta realizada no verão, o grupo melanogaster foi o mais abundante representando 55,5% do número de indivíduos coletados, sendo *Drosophila simulans* a espécie mais representativa. A espécie invasora e generalista *Zaprionus indianus* foi a segunda mais abundante, representando cerca de 29,9% da amostra. Na coleta do outono, o grupo melanogaster foi novamente o mais abundante (60% dos indivíduos coletados), representado principalmente por *D. simulans*, como na amostra de inverno (74%) e na primavera (87%). O grupo tripunctata foi o segundo grupo de espécies mais abundantes no outono (16,4%), representado principalmente por *D. mediopunctata* (20%). Na amostragem do inverno, espécies de grupo repleta representaram o segundo grupo mais abundante (6,25%) da mesma forma como ocorreu na primavera (2,5%). Na segunda amostragem do verão, o grupo mais abundante foi o willistoni (50%), representado principalmente por *D. willistoni*, sendo *Z. indianus*

## Artículos de divulgación.

Revista Uruguay Natural.



Coloración críptica de la araña blanca de la arena, que se confunde con el sustrato arenoso. Foto: Estefanía Stanley

### LA ARAÑA BLANCA

#### UN HABITANTE DE OCHO PATAS EN NUESTRAS COSTAS

Prof. Andrea Albin, Prof. Matilde Carballo, Prof. Fabiana Baldenegro y Dra. Anita Aisenberg  
Lab. Etología, Ecología y Evolución, IIBCE. E-mail: andrea.albin@gmail.com

**E**n general, las arañas generan miedo y rechazo. ¿Qué me dirían si les contara que una araña lobo merodea por nuestras playas durante las noches de verano? En realidad, no hay motivos de preocupación, ya que esta araña es totalmente inofensiva para el ser humano y es un animal muy particular al cual es muy importante conocer y conservar.

Las arañas lobo, también llamadas arañas vagabundas, no construyen telas para capturar, sino que cazan ya sea corriendo tras

las presas o emboscándolas. Su alimento consta principalmente de insectos u otras arañas. Sus ojos detectan más que nada movimientos y son muy rápidas durante la caza. Una característica distintiva de estas arañas es que las hembras llevan su bolsa de huevos colgada de las hileras de seda, localizadas en el área posterior del abdomen. Cuando nacen las crías, la madre las lleva en su dorso hasta la dispersión de las arañitas. *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevich 1910) es una araña lobo, conocida también como



Dunas costeras de Perla de Rocha, Rocha, donde es frecuente encontrar a la araña blanca de la arena en las noches de verano. Foto: A. Aisenberg

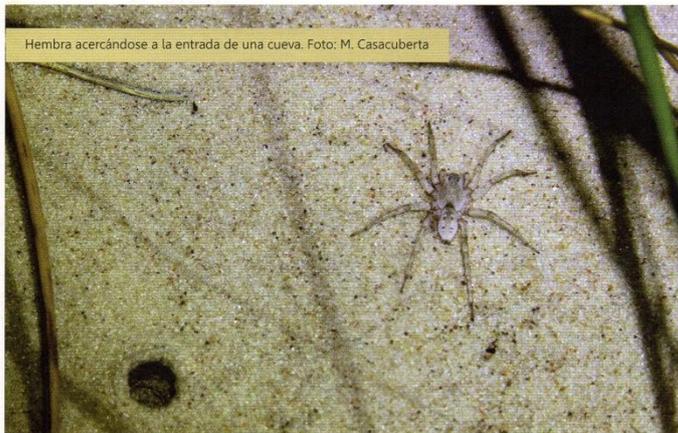
la "araña blanca de los arenales". Esta especie ha colonizado las dunas de arena en la zona Atlántica, así como también los ambientes dulceacuícolas en Argentina, Brasil y Uruguay. Su mayor pico de actividad sucede en las noches de verano, ubicándose el período reproductivo entre los meses de noviembre y abril. Poseen coloración críptica, lo que hace que se camuflen fácilmente con su entorno. A diferencia de lo tradicional para este grupo animal, los machos son más grandes que las hembras (machos aproximadamente 2 centímetros y hembras 1.5 centímetros de tamaño corporal).

**ADAPTACIONES A LA VIDA EN LOS ARENALES**

Las áreas costeras de Uruguay se caracterizan por una gran variación estacional y diaria en temperatura, humedad, vientos y radiación solar. La estrategia de la araña



Hembra de la araña blanca de la arena en búsqueda de machos en una noche de verano. Foto: M. Casacuberta

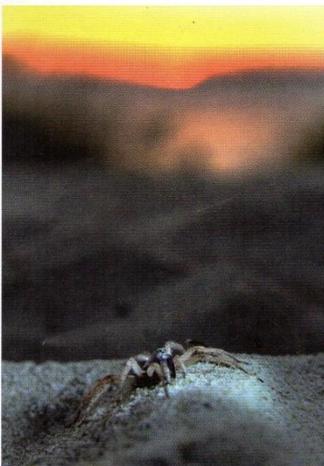


Hembra acercándose a la entrada de una cueva. Foto: M. Casacuberta

blanca de los arenales es enterrarse en la arena durante las horas del día y restringir las actividades fuera de la cueva a las horas nocturnas. Los individuos construyen cuevas en la arena de aproximadamente diez centímetros de longitud en el caso de los machos y tres centímetros en las hembras. La construcción de cuevas ha sido citada como una actividad costosa, no solamente por el costo energético del cavado, sino también por las numerosas capas de seda necesarias para proveer de estabilidad a la construcción. Los machos proveerán la cueva donde ocurrirá el apareamiento y la puesta de huevos.

**REPRODUCCIÓN: UNA HISTORIA DE ROLES CAMBIADOS**

En las arañas como en otros animales, los machos son los que salen en búsqueda de las hembras e inician el cortejo, compitiendo con otros por el acceso a las hembras en pro de aumentar su número de cópulas. Sin embargo, en la araña blanca de los arenales todo ocurre de manera diferente. Las hem-



Macho de la araña blanca de la arena caminando por las dunas al atardecer. Foto: M. Casacuberta

bras son las que salen en búsqueda de pareja, aproximándose a las cuevas masculinas e iniciando el cortejo. La elección de pareja se da por parte de ambos. Ellas prefieren a los machos con cuevas largas, las cuales brindan las mejores condiciones de temperatura y humedad para el desarrollo de la progenie. Ellos prefieren a hembras vírgenes y gorditas, y las hembras rechazadas pueden ser canibalizadas por parte de los machos. Luego de la cópula, el macho sale y tapa la entrada de la cueva, siendo ayudado desde adentro por la hembra. En el interior, ella depositará la bolsa de huevos y aproximadamente un mes después emergerán las arañitas y su madre saldrá de la cueva para realizar su dispersión.

**¿EN PELIGRO?**

Los arenales costeros del Uruguay han sido críticamente reducidos y modificados durante las últimas décadas, debido a la introducción de fauna y flora exótica y las construcciones humanas. Como otras especies nativas de la costa arenosa uruguaya, la araña blanca de los arenales ha sufrido una pérdida significativa del hábitat. La asociación de esta especie con las dunas podría determinar la disminución de poblaciones y extinciones locales. Actualmente se están aplicando planes de recuperación de los arenales en áreas costeras de Montevideo y Canelones, que incluyen instalación de barreras para retener la arena y conservación de la flora y fauna nativa. **RUN**

**REFERENCIAS**

Aisenberg A, Toscano-Gadea C, Ghione S. 2011. Guía de Arácnidos del Uruguay. Montevideo: Ediciones de la Fuga.  
 Costa F.G., Simó M., Aisenberg A. 2006. Composición y ecología de la fauna epigea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. En: Menafra R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D, eds. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay. 427-436.

■ Aprendiendo de las excepciones

## Una araña lobo rompe las reglas en la costa uruguaya

Por Fabiana Baldenegro, Matilde Carballo, Andrea Albín y Anita Aisenberg\*

**En las arañas en general, los machos son más pequeños que las hembras y el canibalismo sexual de hembras hacia machos es frecuente. *Allocosa brasiliensis* es una araña lobo que se distribuye a lo largo de las costas de Uruguay, Brasil y Argentina. En esta especie los machos son más grandes que las hembras y son éstas las que salen a buscar a los machos e inician el cortejo asomadas a la cueva masculina. En esta especie, el canibalismo es de machos a hembras.**

Las arañas se consideran muy buenos modelos para poner a prueba hipótesis de selección sexual debido a que es un grupo animal muy diverso en número de especies y estas especies presentan variadas y muchas veces llamativas estrategias reproductivas. En las arañas en general, los machos son más pequeños que las hembras y el canibalismo sexual de hembras hacia machos ya sea durante el cortejo, durante o luego del apareamiento, es frecuente. Los machos han desarrollado interesantes estrategias para escapar de los ataques femeninos y asegurar su paternidad. Estas estrategias van desde cortejar y aparearse con la hembra cuando ésta se alimenta, ofrecer regalos nupciales, o realizar apareamientos extremadamente breves, de escasos segundos.

En el Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable existe un grupo de investigadores, algunos de los cuales son autores de esta nota, que se dedican al estudio del comportamiento sexual en arañas nativas, incluyendo a la araña lobo *Allocosa brasiliensis*. Esta especie presenta características comportamentales y morfológicas muy diferentes a las esperadas en arañas y por tanto se torna muy interesante su estudio.

### Generalidades de arañas lobo

Las arañas lobo pertenecen a la familia Lycosidae y también se les llama arañas errantes o licosas. Son arañas solitarias y vagabundas durante la mayor parte de sus vidas y no construyen telas para capturar a sus presas sino que las cazan, ya sea corriendo tras éstas, o permaneciendo quietas para pasar desapercibidas y luego emboscándolas. Las arañas lobo se alimentan mayoritariamente de insectos y otras arañas. Los niveles de canibalismo son altos y siguen el criterio 'el de mayor tamaño se come al menor'. Es frecuente que los adultos se alimenten de juveniles y las hembras se alimenten de machos.

Por sus estrategias activas de caza, las arañas lobo precisan tener buena visión. Como la mayoría de las arañas, las lobo poseen ocho ojos y detectan principalmente movimientos. La disposición ocular característica para la familia Lycosidae es de cuatro ojos pequeños anteriores y dos pares de ojos grandes posteriores. Con la excepción de los ojos medianos anteriores, los ojos de las licosas poseen una membrana reflectora llamada "tapetum" que refleja la luz exterior y les permite mejorar la visión en condiciones de baja luminosidad. De noche, al



En la foto de la izquierda se ve a un macho de *A. brasiliensis*; en la foto de la derecha se ve a una hembra de *A. brasiliensis* con las crías sobre su dorso. Fotos: Marcelo Casacuberta

iluminarlas frontalmente con la luz de una linterna, el tapetum de los ojos de las arañas lobo permite a los investigadores reconocerlas y localizarlas, aún a distancias de varios metros.

El cortejo en arañas lobo incluye el intercambio de señales químicas, vibratorias, visuales y táctiles. En general, las hembras depositan feromonas en los hilos de seda que liberan al caminar. Los machos detectan la presencia de las señales químicas femeninas e inician el cortejo que incluye sacudidas de patas anteriores y tamborileo sobre el sustrato, que puede ser tierra, arena u hojarasca. La posición de apareamiento de las licosas implica la monta del macho sobre la hembra, pero con los cuerpos en sentidos opuestos.

Esta posición se considera relativamente segura para el macho ya que facilita su escape luego de finalizar la cópula. Otra característica de las arañas lobo es que las hembras oviponen y depositan sus huevos en una bolsa u ooteca que llevan adosada a sus hileras de la seda (apéndices modificados localizados en el extremo del área posterior abdominal por los cuales se libera la seda). Al momento de nacer las crías, éstas trepan al dorso de su madre y permanecen allí por una semana aproximadamente, hasta el momento de su dispersión. De las decenas y hasta cientos de crías que nacen, muy pocas llegarán a adultas y podrán reproducirse.

#### **Araña blanca de los arenales**

*Allocosa brasiliensis* es una araña lobo que se distribuye a lo largo de las costas del Río Uruguay, Río de la Plata, Océano Atlántico y costas de ríos y lagunas interiores del Uruguay, Brasil y Argentina. Es una araña nocturna de aproximadamente dos centímetros de largo y coloración blanquecina, confundiendo con el sustrato arenoso. El período reproductivo de esta araña está comprendido entre diciembre y abril. Durante las noches y en los meses cálidos, se las puede encontrar caminando sobre las dunas en búsqueda de alimento. Con respecto a su alimentación son generalistas, ya que pueden alimentarse de una gran variedad de presas como arañas, polillas, larvas de coleópteros y hormigas. Son capaces de adaptar su dieta de acuerdo a la disponibilidad de presas en el entorno.

Las áreas costeras de Uruguay se caracterizan por una gran variación estacional y diaria en temperatura, humedad, vientos y radiación solar. Una forma de hacer frente a las altas temperaturas y a la desecación que enfrentan los habitantes de estos ecosistemas es enterrarse en la arena durante las horas del día y restringir las actividades a las horas nocturnas. Los individuos de *A. brasiliensis* habitan cuevas de profundidad variable que construyen



**Arenales costeros de Parque del Plata, Canelones. Foto: M. Casacuberta**

en la arena y que mantienen estables con sucesivas capas de seda. El proceso de cavado requiere de varias horas, en las cuales los individuos extraen arena, entran y salen de la cueva en construcción y depositan seda en las paredes y alrededor de la entrada de la cueva. Las cuevas son tubulares y estrechas, con un diámetro aproximado de 1 centímetro. La entrada de la cueva generalmente permanece obturada con seda durante el día y se abre durante la noche. Las cuevas de los machos presentan una longitud de aproximadamente 10 centímetros mientras que las cuevas de las hembras son de aproximadamente 3,5 centímetros. Las cuevas masculinas servirán de refugio para el apareamiento y, posteriormente, de nido donde la hembra realizará la puesta de huevos y permanecerá hasta la emergencia de las crías, las cuales saldrán de la cueva sobre el dorso de su madre.

#### **Cambio de roles sexuales**

En el reino animal hay diferencias entre los roles que ocupa cada sexo. Los arácnidos no son la excepción. En general, los machos salen en búsqueda de las hembras y compiten con otros machos por el acceso a la cópula. Las hembras son el sexo sedentario y las encargadas del mayor cuidado parental. Esto las hace el sexo selectivo, eligiendo en el momento del cortejo, durante la cópula o posteriormente.

En *A. brasiliensis* los roles típicos de cada sexo y el tamaño corporal son inversos a los patrones esperados para arañas. En esta especie los machos son más grandes que las hembras y son éstas las que salen a buscar a los machos e inician el cortejo asomadas a la cueva masculina. La elección de pareja se da por parte de ambos. Las hembras prefieren a los machos con cuevas largas, las cuales brindan las mejores condiciones para el desarrollo de la progenie, y si las cuevas son cortas las hembras pueden rechazar a sus parejas potenciales.

## ■ Aprendiendo de las excepciones

Estudios realizados en nuestro laboratorio criando hembras desde etapas juveniles para asegurar su virginidad en comparación con hembras apareadas, mostraron que los machos prefieren a hembras vírgenes y de buena condición corporal. Las hembras ya apareadas o flacas pueden ser rechazadas y hasta canibalizadas. La cópula se produce dentro de la cueva del macho. Luego, el macho sale de la cueva y comienza a tapar la entrada, con la colaboración de la hembra desde adentro. La donación de la cueva es una gran inversión por parte del macho ya que queda a merced de predadores y pierde la posibilidad de nuevas cópulas hasta que construya una nueva cueva.

El extraño fenómeno de canibalismo sexual de machos hacia hembras siempre ocurre previo a la inseminación y puede explicarse de varias maneras. La construcción de una cueva implica una gran inversión energética para el macho. El macho es más grande que la hembra, entonces una hembra puede ser un alimento apetecible para un macho hambriento que deba reponer energías. Asimismo, el macho podría estar ejerciendo elección extrema de cópula, eligiendo a las hembras de acuerdo a su estatus nutricional y reproductivo, decidiendo si copular o alimentarse de ellas.

### ¿Aprendizaje o plasticidad?

La plasticidad se define como la capacidad del animal de responder a diferentes cambios a lo largo del tiempo. Las arañas como muchos otros animales, pueden modificar su comportamiento en presencia de un estímulo del ambiente, lo que implica poder variar las estrategias de sobrevivencia frente a un cambio externo y ser plásticas comportamentalmente. La plasticidad no implica necesariamente aprendizaje, que es el resultado de un proceso cognitivo. La plasticidad comportamental y el aprendizaje han sido muy estudiados en insectos pero escasamente en arácnidos, sobre todo en lo que respecta a la plasticidad de comportamiento sexual. Los casos estudiados en arácnidos mayoritariamente están relacionados con la evasión de predadores, forrajeo y construcción de telas.

En estudios recientes realizados por las autoras en el Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Es-



Hembra de *Allocosa brasiliensis* caminando por las dunas durante la noche. Foto: M. Casacuberta

table se ha observado que los machos de *A. brasiliensis* son capaces de modificar su comportamiento constructor de acuerdo a la disponibilidad de hembras. Si un macho de esta especie es rechazado por una hembra durante el cortejo tenderá a alargar su cueva. Aún no se puede hablar de aprendizaje, porque para esto es necesario determinar si existe un cambio cognitivo a través de una experiencia previa y que realmente el macho adquiera o integre este comportamiento para sus acciones futuras.

### Reflexionando

Para continuar descubriendo las características tan peculiares de *Allocosa brasiliensis* y los factores que las determinan sería necesario conservar los ambientes costeros de Uruguay, donde esta especie habita. Las grandes modificaciones que ha sufrido dicha costa, debido mayoritariamente a su reducción en área e introducción de vegetación exótica, han llevado a la declinación poblacional y extinciones locales de esta especie. Un mayor conocimiento de la fauna y flora característica de ambientes costeros en Uruguay nos permitiría a su vez implementar planes de manejo y conservación a largo plazo para estas áreas y sus especies nativas.

### Notas

- Aisenberg A., Costa F.G., González M. (2011). Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:68-75.
- Aisenberg A., Peretti A.V. (2011). Male burrow digging in a sex role reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bulletin of the British Arachnological Society* 15:201-204.
- Aisenberg A., Simó M., Jorge C. (2011). Spider as a model towards the conservation of coastal sand dunes in Uruguay. En: MURPHY, JESSICA A., ed. *Sand dunes: Conservation, Shapes/Types and Desertification*, NOVA Science Publishers, USA, p.144
- Aisenberg A., Toscano-Gadea C., Ghione S. (2011). *Guía de Arácnidos del Uruguay*. Ediciones de la Fuga, Montevideo.
- Aisenberg A., Viera C., Costa F.G. (2007). Daring females, devoted males and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:29-35.
- Costa F.G. (1995). Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del Sur del Uruguay. *Revista Brasileira de Biología* 55(3):457-466.
- Foelix R.F. (2011). *Biology of spiders*. New York: Oxford University Press.
- Herberstein ME. (2011). *Spider behaviour. Flexibility and Versatility*. Cambridge: Cambridge University Press.

\* **Fabiana Baldenegro y Matilde Carballo** son Profesoras de Educación Media con especialidad en Ciencias Biológicas; **Andrea Albín** es Magister en Ciencias Biológicas y Profesora de Educación Media, especialidad en Ciencias Biológicas; las tres son colaboradoras honorarias del Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable. **Anita Aisenberg** es Doctora en Ciencias Biológicas e Investigadora Ayudante Grado 3 en el mismo laboratorio. E-mail: faby1983@gmail.com