
FENOLOGÍA DE LAS ARAÑAS EPÍGEAS DE UNA ZONA COSTERA DEL SUR DE URUGUAY: UN ESTUDIO BIANUAL CON TRAMPAS DE CAÍDA

Fernando G. Costa¹ & Miguel Simó²

¹ Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, IIBCE, Av. Italia 3318, 11600 Montevideo, Uruguay. fernandocostafgc@gmail.com

² Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. simo@fcien.edu.uy

RESUMEN

De unas 200 especies de arañas indicadas para Uruguay, se conoce la fenología de muy pocas. En este trabajo, se analiza la distribución temporal de arañas capturadas con trampas de caída en la franja costera arenosa de Marindia, Canelones, sobre el Río de la Plata, mediante recolecciones quincenales durante 24 meses. De 88 morfoespecies identificadas, se analizó la fenología de las especies mejor representadas por adultos. En general, los adultos presentaron frecuencias de caída bajas respecto a los juveniles, atribuible a la caída de hembras de licósidos con sus crías. Los machos adultos predominaron sobre las hembras adultas, mientras que los machos subadultos penúltimos también predominaron sobre las hembras penúltimas. Se grafican las frecuencias totales de captura de adultos y penúltimos durante todo el año, así como las fluctuaciones de los adultos en 20 especies. Se discuten los sesgos de la proporción sexual de las especies vagabundas y sedentarias, así como en los individuos penúltimos.

Palabras clave: Arañas caminadoras de suelo, zonas costeras arenosas, proporción sexual.

ABSTRACT

Phenology of epigeic spiders of a coastal zone from Southern Uruguay: a biannual study using pitfall traps. Of about 200 species of spiders indicated for Uruguay, little is known about their phenology. In this paper we analyze the temporal distribution of spider captures by pitfall traps in the sandy coastal strip of the Río de la Plata at Marindia, Canelones, by fortnightly collections during 24 months. From 88 morphospecies identified, we analyzed the phenology of the species best represented by adults. In general, adults fell into the traps in lower frequencies regarding juveniles, attributable to the capture of lycosid females carrying their numerous spiderlings. In adults, males predominated over females, while penultimate subadult males also predominated over penultimate females. We plotted the capture rate of all adult and penultimate individuals during the year, as well as the temporal fluctuations of adult males and females of 20 species. Biases in the sex ratio of wandering and sedentary species and in penultimate individuals are discussed.

Keywords: Wandering ground spiders, sandy coastal areas, sex ratio.

INTRODUCCIÓN

Las arañas, como muchos otros animales, cambian su comportamiento y su ecología de acuerdo a las variaciones de los factores ambientales, particularmente los climáticos (Foelix, 2011). En zonas geográficas templadas, con cuatro estaciones bien definidas como en Uruguay, estos cambios son claros y determinan modificaciones importantes en la distribución temporal de estos animales, afectando su frecuencia, estadio de desarrollo y actividades sexuales y locomotoras. Conocer estas características biológicas permite prever sus fluctuaciones durante el año y seleccionar la época o la especie para estudios ecológicos y comportamentales, particularmente para estudios reproductivos (Schaefer, 1987). En Uruguay, se conoce la fenología de algunos arácnidos, producto de recolecciones regulares a mano y/o mediante trampas de caída. Costa (1991) describió la fenología de la araña lobo *Schizocosa malitiosa* (Tullgren, 1905); Costa *et al.* (1991) aportaron datos relevantes de arácnidos de Sierra de las Ánimas a nivel de familias; Pérez-Miles *et al.* (1993, 2005) y Costa & Pérez-Miles (2002) publicaron datos fenológicos de varias tarántulas (Theraphosidae); Capocasale & Gudynas (1993) y Toscano-Gadea & Simó (2004) de opiliones; Costa & Pérez-Miles (1994) y Toscano-Gadea (2002, 2013) de escorpiones; Costa (1995) de arañas lobo del género *Allocosa*; Costa & Pérez-Miles (1998) de la migalomorfa *Mecicobothrium thorelli* Holmberg, 1882; Pérez-Miles *et al.* (1999) de una comunidad de arañas del Cerro de Montevideo; Simó *et al.* (2000) de arañas cténidas y Viera *et al.* (2007) del terídido social *Anelosimus viera* Agnarsson, 2012. Costa *et al.* (2006) presentaron los resultados globales de las recolecciones en Marindia, con datos fenológicos de vertebrados e invertebrados.

En el presente trabajo, nos propusimos estudiar la fenología de las arañas de una zona arenosa costera (Marindia, Canelones) mediante trampas de caída (de intercepción, de Barber o pitfall traps) por un período de dos años. Las trampas de caída son adecuadas para capturar especies vagabundas y caminadoras de suelo, permitiendo muestreos continuos durante largo tiempo (Cheli & Corley, 2010). Son de fácil colocación y renovación en zonas arenosas, a pesar que los vientos suelen anegarlas con arena o erosionar su alrededor. Estas trampas fueron descritas por primera vez para artrópodos de suelo por Dahl (1896, 1907: citado por Buchholz & Hannig, 2009), aunque fueron ampliamente usadas en ecología terrestre a partir de Barber (1931). En arañas, se destacan los trabajos de Breymeyer (1966), Merret (1967), Vlim & Kessler-Geschiere (1967), Uetz (1977) y Peck & Whitcomb (1978), entre otros. Por un análisis de esta técnica y su uso en estudios ecológicos con arañas, ver Uetz & Unzicker (1976), Pedrocchi-Renault (1985) y Costa *et al.* (1991).

MATERIAL Y MÉTODOS

Marindia es una localidad balnearia, situada en el Departamento de Canelones, a 40 km de la ciudad de Montevideo. Tiene suelo arenoso fijado por especies arbóreas exóticas, como *Pinus* spp., *Eucalyptus* spp. y *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. Además, se ha urbanizado y poblado densamente en las últimas décadas, con abundante afluencia de turistas en el período veraniego (diciembre a marzo). La zona sur más cercana a la playa mantiene una estrecha franja de dunas costeras, entre los 60 y 80 metros del nivel de la rompiente del Río de la Plata.

Estas dunas son parcialmente móviles y con escasa vegetación psamófila, predominantemente pasto dibujante (*Panicum racemosum* (P. Beauv.) Spreng.). Esta zona está incluida en una franja mayor, de unos 200m desde la rompiente hasta la zona urbanizada, donde si bien predominan árboles exóticos –fundamentalmente *A. longifolia*– abunda la flora nativa arbustiva y herbácea, y no existen calles ni viviendas humanas. Por más datos de la zona estudiada, ver Costa *et al.* (2006).

Para los muestreos se instaló un grupo de 10 trampas de caída en la zona sur, detrás de la primera línea de médanos, en zona con vegetación psamófila. Otro grupo de 10 trampas de caída se instaló en la zona norte, a pocos metros de la urbanización (Ruta 10), en zona de arena fijada y vegetación de porte arbustivo y arbóreo. Ambos grupos de trampas distaban unos 100 metros entre sí. En cada grupo, las trampas se colocaron en dos líneas de cinco trampas. Las trampas estaban separadas 10 metros entre sí. Cada trampa consistió de dos vasos plásticos blancos, uno dentro del otro. Cada vaso tenía un diámetro superior de 7.5 cm, uno inferior de 5.5 cm y 10 cm de profundidad. El vaso interno contenía 120 ml de formol al 10% con detergente. El vaso externo tenía un pequeño orificio en la base y el vaso interno un orificio en su mitad lateral, de tal manera que si llovía el líquido excedente escurría entre los vasos y se absorbía en el suelo arenoso, sin pérdida del material obtenido. El contenido de las trampas se recolectó cada 15 días, durante dos años (18 de octubre de 1996 – 23 de octubre de 1998), totalizando 48 muestreos en cada zona. Los detalles del método y datos generales de arañas y de otros animales recolectados se indican en Costa *et al.* (2006). En este trabajo se analiza la fenología de las arañas de este ambiente costero, considerando los ejemplares capturados en las zonas norte y sur en conjunto. Representantes del material recolectado están depositados en la colección aracnológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

RESULTADOS

Sexo y estadio de desarrollo

La composición de la muestra por año, sexo y estadio de desarrollo se muestra en la Tabla 1. El primer y el segundo año fueron similares en número de capturas (53% y 47% del total, respectivamente). Los adultos representaron el 34% del total de muestras (27.9% en el primer año y 40.9% en el segundo), los penúltimos el 3.8% (3.3% y 4.4%) y los demás juveniles el restante 62.2% (68.9% y 54.7%). Entre los adultos, la frecuencia de captura de machos (60.8%) fue mayor al de las hembras (39.2%) y fue similar en los dos años (61.7% y 60.0% en machos, 38.3% y 40.0% en hembras). Este predominio de machos también se observó en animales penúltimos, duplicando el número de hembras penúltimas (66.2% y 33.8%, respectivamente), siendo también similar en ambos años (67.0% y 65.6% en machos y 33.0% y 34.4% en hembras). En la Tabla 2 se muestra la composición de acuerdo a la ubicación de las trampas (norte y sur). Las trampas del norte recolectaron el 49.9% y las del sur el 50.1% del total de arañas. En los adultos, el porcentaje de los machos fue mayor en las trampas del norte (67.7%) que en las del sur (54.0%), mientras sucedió lo inverso con los penúltimos (59.8% y 69.7%). Los machos duplicaron a las hembras en el norte, pero fueron similares a éstas en el sur.

Tabla 1. Capturas de arañas según año (números absolutos y porcentajes).

Año	Machos adultos	Hembras adultas	Machos penúltimos	Hembras penúltimas	Juveniles no sexables	Total
Primero	561 (17.2%)	348 (10.7%)	71 (2.2%)	35 (1.1%)	2244 (68.9%)	3259
Segundo	712 (24.5%)	474 (16.3%)	84 (2.9%)	44 (1.5%)	1587 (54.7%)	2901
Total	1273 (20.7%)	822 (13.3%)	155 (2.5%)	79 (1.3%)	3831 (62.2%)	6160

Tabla 2. Capturas de arañas según zona (números absolutos y porcentajes).

Zona	Machos adultos	Hembras adultas	Machos penúltimos	Hembras penúltimas	Juveniles no sexables	Total
Norte	703 (22.0%)	336 (10.9%)	49 (1.6%)	33 (1.1%)	1951 (63.5%)	3072
Sur	570 (18.4%)	486 (15.7%)	106 (3.4%)	46 (1.5%)	1880 (60.9%)	3088
Total	1273 (20.7%)	822 (13.3%)	155 (2.5%)	79 (1.3%)	3831 (62.2%)	6160

Considerando en conjunto los valores de los dos años y de las dos zonas, la familia predominante fue Lycosidae (con el 56.0% de los individuos), seguida por Linyphiidae (10.6%), Amphinectidae (6.5%) y Salticidae (6.0%). La cantidad de machos y de hembras varió a través del año, predominando los machos adultos sobre las hembras adultas excepto en febrero, marzo y abril del primer año y en febrero del segundo. Reuniendo los datos de ambos años, las hembras predominaron en febrero y marzo y los machos en los demás meses, mientras que los machos penúltimos predominaron sobre las hembras penúltimas durante todo el año, excepto en noviembre (Fig. 1). La proporción macho/hembra (proporción sexual o sex ratio) reflejó el predominio de los machos adultos sobre las hembras adultas (Fig. 2) y de los machos penúltimos sobre las hembras penúltimas (Fig. 3) durante el año. No se encontraron diferencias significativas en la proporción sexual entre adultos y subadultos ($\chi^2 = 2.75$, $P > 0.05$). Sin embargo, al considerar juntas las frecuencias sexuales de *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) y *Allocosa alticeps* (Mello-Leitão, 1944) (adultos: 37 machos y 196 hembras; penúltimos: 28 machos y 21 hembras), se encontraron diferencias significativas entre adultos y subadultos ($\chi^2 = 36.57$, $P < 0.001$). Considerando las frecuencias de todos los individuos exceptuando

aquellos de *Allocosa* (adultos: 1236 machos y 628 hembras; penúltimos: 127 machos y 57 hembras), la proporción macho/hembra no presentó diferencias significativas entre adultos y penúltimos ($\chi^2 = 0.44$, $P > 0.50$).

Se comparó además la proporción sexual de adultos y penúltimos separadamente en especies sedentarias (con telaraña o refugio permanente) y en especies vagabundas. En las especies sedentarias, los adultos (764 machos y 307 hembras) y los penúltimos (56 machos y 28 hembras) no difirieron entre sí ($\chi^2 = 0.61$, $P > 0.30$), pero en las especies vagabundas los penúltimos presentaron una proporción sexual más sesgada a los machos (98 machos y 50 hembras) que en los adultos (508 machos y 516 hembras) ($\chi^2 = 13.62$, $P < 0.001$). Finalmente, considerando las frecuencias sexuales de las arañas vagabundas excluyendo los individuos de *Allocosa*, los penúltimos (70 machos y 29 hembras) mantuvieron una proporción sexual más sesgada hacia los machos que los adultos (471 machos y 320 hembras) ($\chi^2 = 4.14$, $P < 0.05$).

Considerando la proporción sexual por especie, en 54 especies los machos adultos fueron más numerosos que las hembras adultas, mientras que en 20 especies las hembras superaron a los machos (fue el caso de varias especies vagabundas de Coriniidae, Gnaphosidae, Lycosidae y Salticidae, y también varias tejedoras como Linyphiidae y Theridiidae). Por su parte los machos penúltimos fueron más numerosos que las hembras en 32 especies, mientras éstas los superaron en 11 especies (principalmente especies vagabundas de Gnaphosidae, Lycosidae y Thomisidae, así como la tejedora Amphinectidae). Estas proporciones sexuales no presentaron diferencias significativas entre adultos y penúltimos ($\chi^2 = 0.002$, $P > 0.95$).

Proporción sexual (sex ratio) de adultos y presencia anual de machos

Considerando sólo las 25 especies mejor representadas (con al menos 20 individuos adultos capturados), se analizó primeramente la proporción sexual adulta (machos/hembras) durante el año. Estas especies y el número de individuos adultos se muestran en la Tabla 3.

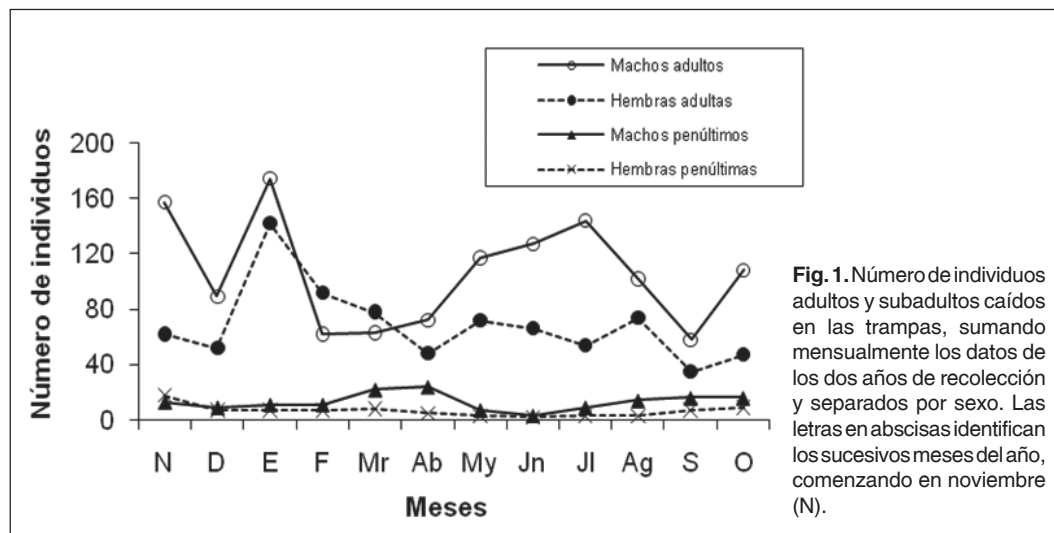
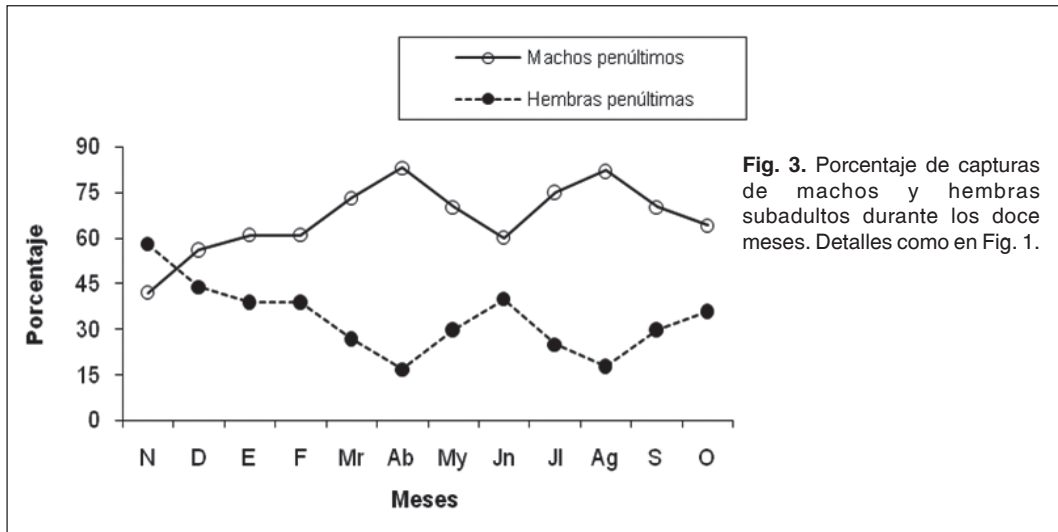
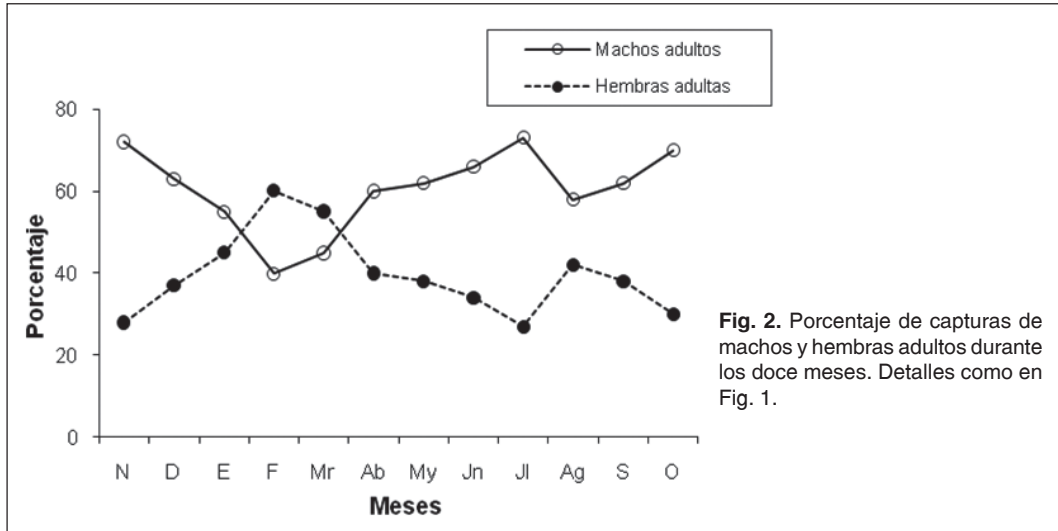


Fig. 1. Número de individuos adultos y subadultos caídos en las trampas, sumando mensualmente los datos de los dos años de recolección y separados por sexo. Las letras en abscisas identifican los sucesivos meses del año, comenzando en noviembre (N).



Las especies se dividieron en tres grupos de acuerdo a su proporción sexual: Grupo 1, especies con predominancia neta de machos (el doble o más que las hembras); Grupo 2, especies con predominancia moderada de machos (del doble a similar); Grupo 3, especies con predominancia de hembras. El grupo 1 coincidió en general con aquellas especies constructoras de redes, tales como *Metaltella simoni* (Keyserling, 1878), *Sphecozone* sp. 1, Theridiidae sp. 5, Linyphiidae sp. 1, sp. 4 y sp. 5, *Goeldia luteipes* (Keyserling, 1891), o de cuevas

Tabla 3. Las 25 especies de arañas mejor representadas por individuos adultos, en orden decreciente, y su proporción sexual (sex ratio: machos/hembras).

Especie (Familia)	Machos adultos	Hembras adultas	Total	Sex ratio
1. <i>Metaltella simoni</i> (Amphinectidae)	128	51	179	2.51
2. <i>Allocosa alticeps</i> (Lycosidae)	11	157	168	0.07
3. <i>Sphecozone</i> sp. 2 (Linyphiidae)	88	78	166	1.13
4. <i>Sanogasta maculatipes</i> (Anyphaenidae)	64	64	128	1.00
5. <i>Sphecozone</i> sp. 1 (Linyphiidae)	80	35	115	2.29
6. Theridiidae sp. 5	110	1	111	110
7. <i>Ailluticus nitens</i> (Salticidae)	69	32	101	2.16
8. <i>Schizocosa malitiosa</i> (Lycosidae)	53	45	98	1.18
9. Linyphiidae sp. 4	59	22	81	2.68
10. <i>Caponina notabilis</i> (Caponiidae)	47	31	78	1.52
11. Linyphiidae sp. 2	47	24	71	1.96
12. <i>Allocosa brasiliensis</i> (Lycosidae)	26	39	65	0.67
13. <i>Cybaeodemus taim</i> (Zodariidae)	56	8	64	7.00
14. <i>Hogna bivittata</i> (Lycosidae)	39	13	52	3.00
15. <i>Sanogasta backhauseni</i> (Anyphaenidae)	33	18	51	1.83
16. <i>Steatoda ancorata</i> (Theridiidae)	32	18	50	1.78
17. Linyphiidae sp. 1	38	8	46	4.75
18. <i>Falconina gracilis</i> (Coriniidae)	24	21	45	1.14
19. <i>Lycosa thorelli</i> (Lycosidae)	20	15	35	1.33
20. Linyphiidae sp. 5	22	8	30	2.75
21. <i>Oxyptila</i> sp.1 (Thomisidae)	22	5	27	4.40
22. Gnaphosidae sp.1	15	10	25	1.50
23. <i>Scytodes globula</i> (Scytodidae)	15	8	23	1.88
24. <i>Goeldia luteipes</i> (Titanoeceidae)	23	0	23	>23
25. Linyphiidae sp. 7	15	8	23	1.88

tapizadas de seda, como *Cybaeodemus taim* Lise, Ott & Rodrigues, 2009. Sin embargo tres especies errantes, *Ailluticus nitens* Galiano, 1987, *Hogna bivittata* (Mello-Leitão, 1939) y *Oxyptila* sp.1 integraron este grupo. Se destacó el gran sesgo hacia los machos en Theridiidae sp. 5 y *Goeldia luteipes*. El grupo 2 estuvo compuesto por lo general por especies errantes: *Sanogasta maculatipes* (Keyserling, 1878), *Sanogasta backhauseni* (Simon, 1895), *Schizocosa malitiosa*, *Lycosa thorelli* (Keyserling, 1877), *Caponina notabilis* (Mello-Leitão, 1939), *Falconina gracilis* (Keyserling, 1891) y Gnaphosidae sp.1, pero también por algunas constructoras de redes, como *Sphecozone* sp. 2, Linyphiidae sp. 1, Linyphiidae sp. 2, *Steatoda ancorata* (Holmberg, 1876) y *Scytodes globula* (Nicolet, 1849). Finalmente, el grupo 3 estuvo constituido por las dos especies de *Allocosa*: *A. alticeps* y *A. brasiliensis*, ambas especies errantes. Se destacó el gran sesgo hacia las hembras en *A. alticeps*.

Se analizó también la distribución temporal de capturas de machos y hembras de estas especies a través del año (Figs. 4 y 5). Se excluyeron del análisis cinco especies de Linyphiidae (Linyphiidae sp. 1, L. sp. 2, L. sp. 4, L. sp. 5 y L. sp. 7) debido a las dificultades actuales de reconocimiento que presenta esta familia en Uruguay. Las restantes especies se clasificaron en tres grupos, de acuerdo a las características del período sexual: especies estenocronas (*sensu* Schaefer, 1987), con períodos estrechos de presencia de machos; especies euricronas, con presencia anual de machos (Schaefer, 1987) y especies intermedias. Entre las estenocronas se encontraron *Allocosa alticeps*, *Oxyptila* sp. 1, *Goeldia luteipes*, *Cybaeodemus taim* y *Falconina gracilis*. Entre las euricronas se ubicaron *Metaltella simoni*, *Sanogasta maculatipes*, *Sphecozone* sp. 1 y sp. 2, *Schizocosa malitiosa*, *Lycosa thorelli*, *Scytodes globula* y *Steatoda ancorata*. Finalmente, entre las intermedias Theridiidae sp. 5, *Sanogasta backhauseni*, *Caponina notabilis*, Gnaphosidae sp. 1, *Hogna bivittata*, *Allocosa brasiliensis* y *Ailluticus nitens* presentaron distribución amplia de machos en el año, pero con uno o dos picos pronunciados. Respecto al período sexual de acuerdo a las estaciones, las principales capturas de machos fueron en verano (en *Metaltella simoni*, *Falconina gracilis*, *Allocosa alticeps*, *Allocosa brasiliensis*, *Scytodes globula*, *Goeldia luteipes* y *Cybaeodemus taim*) y primavera-verano (en Theridiidae sp. 5 y *Oxyptila* sp. 1). Sin embargo, algunas especies mostraron mayor presencia de machos en otoño (*Caponina notabilis*), en otoño-invierno (*Sanogasta backhauseni*, *Sphecozone* sp. 2), en invierno (Gnaphosidae sp. 1, *Hogna bivittata* y *Schizocosa malitiosa*) o en primavera (*Sphecozone* sp. 1). Finalmente, *Sanogasta maculatipes*, *Lycosa thorelli*, *Ailluticus nitens* y *Steatoda ancorata* presentaron machos durante todo o casi todo el año.

DISCUSIÓN

Se encontraron variaciones llamativas en la proporción adultos/juveniles entre los dos años estudiados (de menos de 30% a más de 40% de adultos). Además, ambas proporciones de adultos parecen bajas en relación a otros estudios. En un ambiente serrano de Uruguay como Sierra de las Ánimas, Maldonado, Costa *et al.* (1991) encontraron una proporción de adultos del 67%; en Europa, con predominio de linífidos, las trampas de caída usualmente capturan un 80% de adultos (Duffey, 1962; Breymeyer, 1966). El predominio de los licósidos en nuestras capturas tal vez pueda explicar las bajas proporciones de adultos obtenidas, ya que las hembras transportan decenas o centenares de hijas sobre su cuerpo y son muy móviles (Foelix, 2011), cayendo

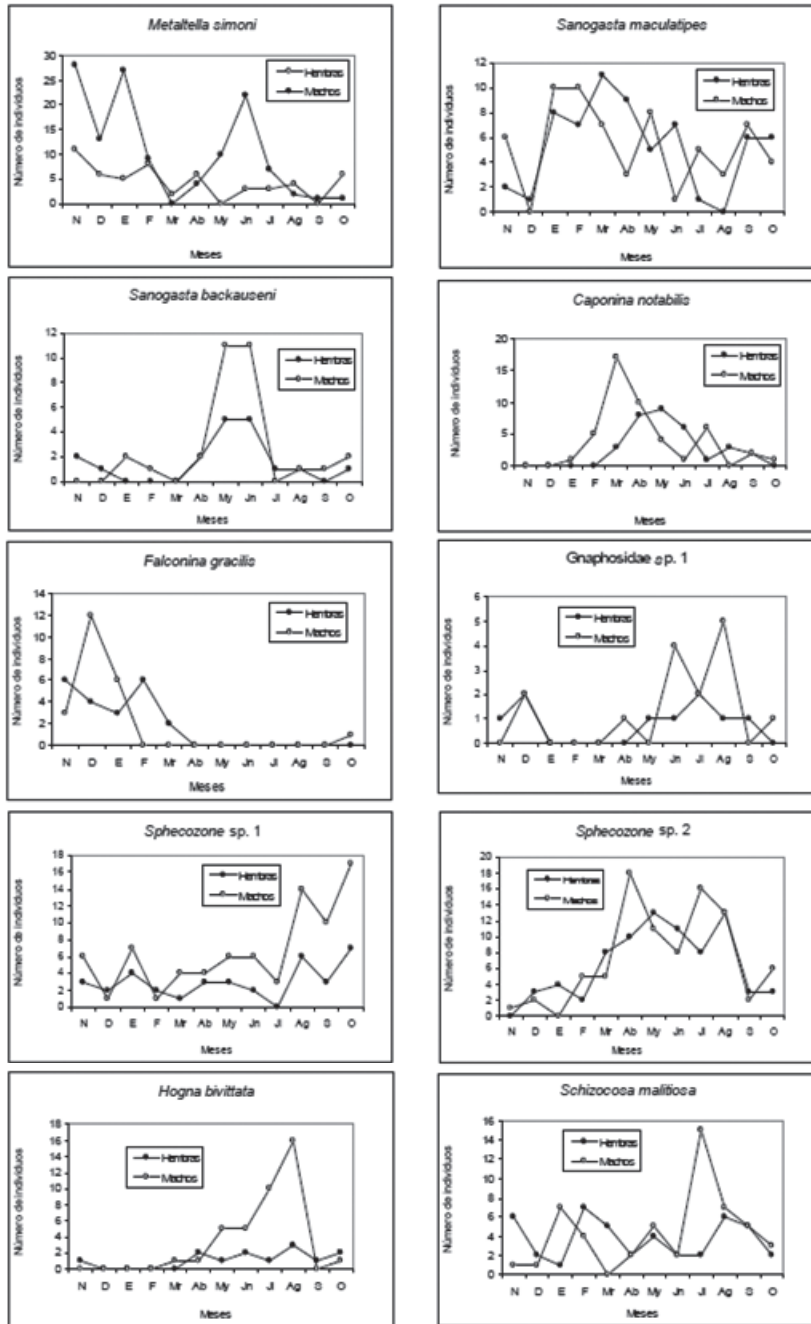


Fig. 4. Distribución temporal de las caídas de machos y hembras adultos de 10 especies bien representadas. Ver detalles en Fig. 1 y en el texto.

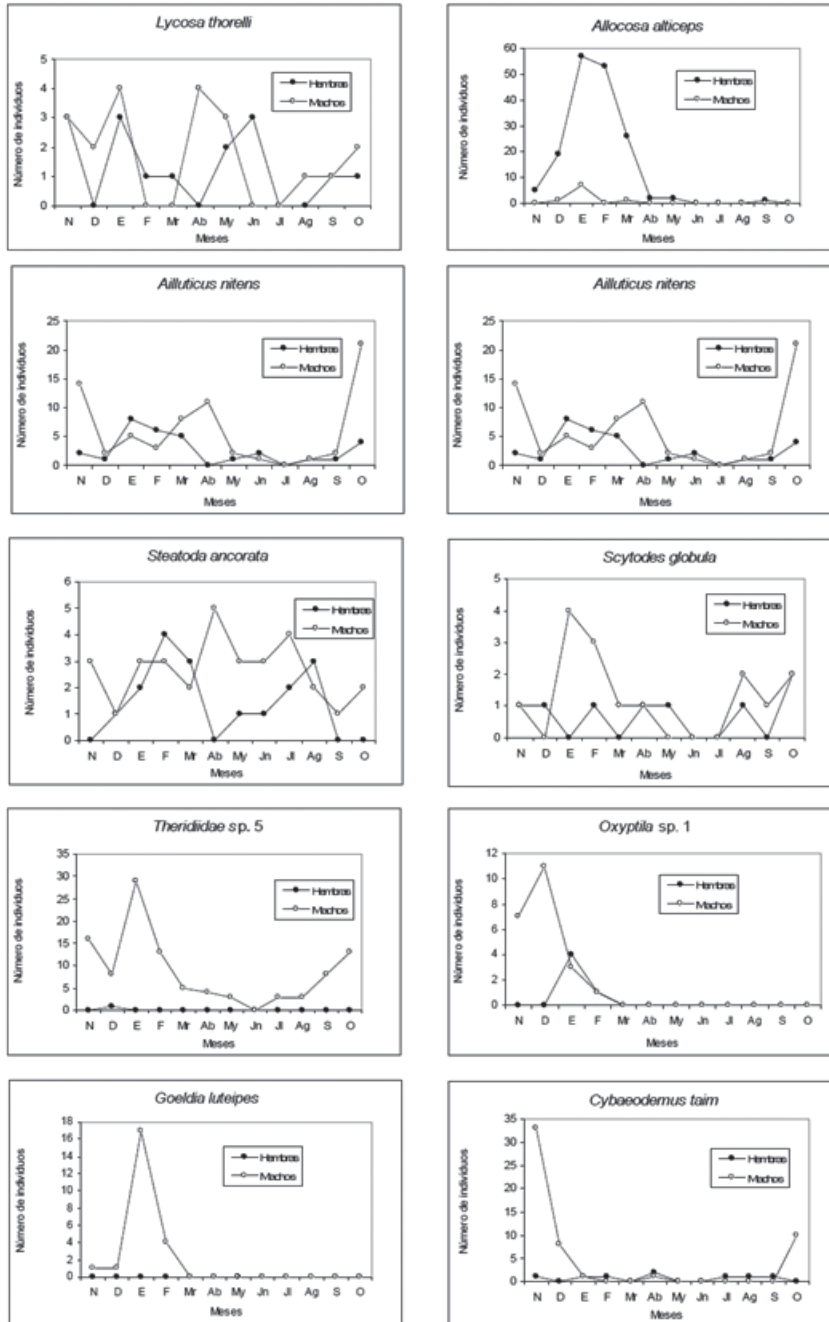


Fig. 5. Distribución temporal de las caídas de machos y hembras adultos de otras 10 especies bien representadas. Ver detalles en Fig. 1 y en el texto.

con facilidad en trampas. Estas capturas elevan drásticamente el número de juveniles, minimizando la proporción de adultos. Más aún, sus fluctuaciones en las caídas pueden explicar los cambios de un año al otro por mero azar. En Linyphiidae sólo los adultos son activos caminadores de suelo: Costa *et al.* (1991) reportaron sólo un 0.5% de juveniles en trampas.

En Linyphiidae, Theridiidae y Titanoecidae prácticamente sólo cayeron adultos, generalmente machos, reflejando la movilidad de éstos y las características sedentarias de los juveniles, particularmente en las especies constructoras de telas. Dentro de los adultos, el sesgo hacia los machos es esperable en la mayoría de las especies, y particularmente en las especies sedentarias (en las que usualmente sólo el macho se desplaza), cayendo proporcionalmente muchos más machos que en las especies vagabundas (ver Barrientos, 1985). Por ejemplo, en Theridiidae sp. 5 se capturaron 110 machos y una sola hembra; en *Goeldia luteipes* (Titanoecidae) se capturaron 23 machos y ninguna hembra. En el zodárido *Cybaeodemus taim* cayeron 56 machos y 8 hembras. Esta última especie no construye redes o telarañas, pero hembras y juveniles son sedentarias y construyen cápsulas de seda debajo de una fina capa de arena y capturan presas (generalmente hormigas) al acecho. Sin embargo, las hembras adultas de Linyphiidae, constructoras de telas en sábana, tuvieron presencia importante en nuestro estudio (35%), confirmando la característica de los adultos de esta familia de ser un gremio de constructores de telarañas-vagabundos (Uetz, 1977; Uetz *et al.*, 1999).

El anfinéctido *Metaltella simoni* – una especie cribelada constructora de telarañas – mostró cierta semejanza con el patrón de los linífidos, con abundante caída de hembras y un sex-ratio moderadamente sesgado hacia los machos (2.5). La presencia de muchas hembras sumada a la gran abundancia de machos determinó que *M. simoni* fuera la especie mejor representada por adultos de todos los muestreos, superando a varias especies abundantes de licósidos, arañas caminadoras más propensas a caer en las trampas. Sin embargo, especies como *S. malitiosa* y *A. brasiliensis* la superaron ampliamente en el número total de individuos, dada la abundancia de juveniles caídos. De cualquier manera, es llamativa la abundancia de esta especie tejedora en las trampas, incluyendo juveniles (Costa *et al.*, 2006), sugiriendo la inestabilidad de su residencia en todos los estadios. Un patrón similar mostraron *Steatoda ancorata* y *Scytodes globula*. La primera es una especie totalmente dependiente de su tela, como todas las especies de la familia Theridiidae, siendo llamativa la abundancia de hembras caídas (proporción sexual 1.88). En cambio, no resultó inesperado el sex-ratio de la araña escupidora *S. globula* (1.78), una especie muy plástica y/o versátil, que puede construir telarañas, vagabundear e incluso invadir telas de otras especies (Aisenberg *et al.*, 2011).

Tres especies errantes, el saltícido *Ailluticus nitens*, el licósido *Hogna bivittata* y el tomísido *Oxyptila* sp.1, mostraron el fenómeno inverso a *M. simoni*, *S. ancorata* y *S. globula*: presentaron un sex-ratio fuertemente sesgado hacia los machos, tal como el de las especies sedentarias. Estos datos primarios sugieren que las hembras de estas especies son poco móviles, más emboscadoras que corredoras. Además, las hembras de *A. nitens* y de *Oxyptila* sp. 1, como es habitual en saltícidos y tomísidos, son sedentarias mientras cuidan su ooteca, que es aplanada y fija al sustrato (Foelix, 2011), explicando en parte los resultados. Por su parte, *Hogna bivittata* transporta su ooteca en el abdomen, pero se vuelve sedentaria ya que en este período se encierra en un nido de cría (observaciones personales de FG Costa). Esta especie presentó una proporción (3.00) que casi triplica las de *S. malitiosa* (1.18) o de *Lycosa thorelli* (1.33), que también hacen nidos de cría (Capocasale & Costa, 1975). Por tal motivo, se puede considerar que las hembras de *Hogna*

bivittata habitan frecuentemente refugios o cuevas, capturando al acecho.

Allocosa brasiliensis y *A. alticeps* presentaron capturas mayores de hembras que de machos. Esta proporción inusual se debe a la inversión parcial de roles sexuales que poseen ambas especies, donde los machos construyen cuevas profundas en la arena y las hembras los buscan, los cortejan y los machos les ceden su cueva luego de copular (Aisenberg *et al.*, 2007; Aisenberg & Costa 2008). Sin embargo, este fenómeno fue mucho más pronunciado en *A. alticeps*, una especie más pequeña y vulnerable a la predación por parte de *A. brasiliensis* y por otros licósidos (Aisenberg *et al.*, 2009). Este resultado puede deberse a una táctica más sedentaria de los machos y también a un fuerte sesgo de la proporción sexual secundaria o terciaria, con muchas más hembras que machos (Aisenberg & Costa, 2008). Sin embargo, la caída de machos y hembras subadultos mostró paridad en *A. alticeps* (8 y 10, respectivamente) e incluso un sesgo a favor de los machos en *A. brasiliensis* (20 y 11; Costa *et al.*, 2006), sugiriendo la importancia de los roles sexuales invertidos en la locomoción de los adultos. El predominio de estas especies con hembras móviles en la zona sur determinó que el número de machos y el número de hembras de todas las arañas capturadas fueran similares (Tabla 2), mientras que en la zona norte, con predominio de otras especies, los machos duplicaron a las hembras.

Los adultos fueron 9 veces más numerosos que los individuos penúltimos (34% y 3.8%, respectivamente), reflejando la acción de varios factores: la conocida mayor locomoción de los machos adultos, la longevidad relativa de las hembras adultas y la brevedad relativa del estadio penúltimo. Obviamente, se asume la existencia generalizada de un sex-ratio primario de 1:1 (Fisher, 1930), siendo muy raros los sesgos de esta proporción sexual en las poblaciones naturales de arañas (Avilés & Maddison, 1991; Vollrath & Parker, 1992; Foelix, 2011). Un resultado sorprendente fue el predominio de machos penúltimos sobre hembras penúltimas, donde los machos duplicaron los valores de las hembras e incluso superaron levemente la proporción macho/hembra de los adultos. No hemos encontrado antecedentes de este hallazgo en la literatura. La similitud de sesgo de la proporción sexual entre adultos y subadultos sugiere que operan las mismas causas; es decir, que los machos penúltimos caminan más por la superficie. Sin embargo, los machos penúltimos son morfológicamente, fisiológicamente y comportamentalmente incapaces de reproducirse y no tienen aún el patrón morfológico característico de los adultos para facilitar el desplazamiento (cuerpo pequeño, patas largas). Por lo tanto, era de esperar un comportamiento similar al de los demás juveniles, priorizando el forrajeo y las tácticas antipredatorias para crecer y reproducirse.

Deben admitirse posibles errores de identificación en los individuos penúltimos, ya que las hembras, sobre todo aquellas haplóginas, son de más difícil identificación que los machos y pudieron haber sido subvaloradas en nuestro estudio. Apoya esta suposición el hecho de que las especies donde hubo más hembras penúltimas que machos son enteleginas. Se conoce una proporción sexual sesgada hacia hembras subadultas en otros liníidos (Gunnarsson, 1987). Sin embargo, este error no parece probable para explicar un sesgo sexual tan pronunciado debido a la experiencia de los autores de este trabajo y la consideración del tamaño corporal. Otra posibilidad es que los machos subadultos puedan presentar más de un estadio donde se pueden reconocer por el engrosamiento del tarso palpar; por ejemplo, en el terídido subsocial *Anelosimus viera* Agnarsson 2011 (Viera *et al.*, 2007). Sin embargo, esto es muy raro en las arañas (Foelix, 2011). Se necesitan nuevos estudios para esclarecer este resultado tan llamativo.

La distribución temporal de las caídas de machos (indicador de período sexual) varió ampliamente entre las especies. Si bien los machos de la mayoría de ellas estuvieron activos durante el período más cálido, algunos lo fueron en otoño y algunos pocos en invierno. La cópula otoñal implica la muerte de los machos durante el invierno y la ventaja de las hembras ya copuladas de aprovechar los primeros calores primaverales para oviponer, evitando demoras y costos energéticos de encuentro y selección de machos. En una de estas especies, *Schizocosa malitiosa*, el esperma se mantiene viable en el tracto genital femenino durante los meses más fríos (Useta *et al.*, 2007). La actividad sexual en invierno es típica de los linífidios (Draney & Bucke, 2005), pero también se observó en nuestro estudio en algunos licósidos, anifénidos y gnafósidos. Es de destacar que algunas especies, de familias muy diferentes pero de tamaño pequeño, mostraron un período sexual muy acotado (estenocronas), como *Allocosa alticeps*, *Oxyptila* sp. 1, *Goeldia luteipes*, *Cybaeodemus taim* y *Falconina gracilis*. Ampliar el conocimiento de estos períodos, objetivo principal de este trabajo, permitirá realizar nuevos estudios sobre el comportamiento sexual en las arañas de suelo arenoso de Uruguay y en zonas similares de la región.

AGRADECIMIENTOS

Álvaro Laborda y un revisor anónimo mejoraron sustancialmente el manuscrito final.

REFERENCIAS

- 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(7): 648-658.
- Aisenberg A., González M., Laborda A., Postiglioni R. & Simó M. 2009. Reversed cannibalism, foraging and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis* (Lycosidae): two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology*, 37 (2): 135-138.
- 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.
- Aisenberg A., Ghione S. & Toscano-Gadea C. 2011. Guía de Arácnidos del Uruguay. Ediciones de la Fuga, Montevideo, 253 pp.
- Avilés L. & Maddison W. 1991. When is the sex ratio biased in social spiders?: chromosome studies of embryos and male meiosis in *Anelosimus* species (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* 19: 126-135.
- Barber H.S. 1931. Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Mitchel Scientific Society* 46:259-265.
- Barrientos J.A. 1985. Los artrópodos epigeos del Macizo de San Juan de la Peña (Jaca, Huesca). II. Generalidades sobre el material aracnológico. *Pirineos* 124: 53-72.
- Breymeyer A. 1966. Relations between wandering spiders y other epigeic predatory Arthropoda. *Ekologia Polska, Seria A*, 14: 53-72.

- Buchholz S. & Hannig K. 2009. Do covers influence the capture efficiency of pitfall traps? *European Journal of Entomology* 106: 667-671.
- Capocasale R.M. & Costa F.G. 1975. Descripción de los biotopos y caracterización de los habitats de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae) en Uruguay. *Vie et Milieu* 25(1), sér. C: 1-15.
- Capocasale R.M. & Gudynas E. 1993. La fauna de Opiliones (Arachnida) del criptozoos de Sierra de las Animas (Uruguay). *Aracnología* 19/20:1-15.
- Chely G.H. & Corley J.C. 2010. Efficient sampling of ground-dwelling arthropods using pitfall traps in arid steppes. *Neotropical Entomology* 39(6): 912-917.
- Costa F.G. 1991. Fenología de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae, Lycosidae) como componente del criptozoos en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2a. época, 6: 8-21.
- 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.
- Costa F.G. & Pérez-Miles F. 1994. Ecología de los escorpiones Bothriuridae de Sierra de las Animas, Maldonado, Uruguay. *Aracnología*, 21:1-5.
- Costa F.G. & Pérez-Miles F. 1998. Behavior, life cycle and webs of *Mecicobothrium thorelli* (Araneae, Mygalomorphae, Mecicobothriidae). *Journal of Arachnology*, 26(3):317-329.
- Costa F.G. & Pérez-Miles F. 2002. Reproductive biology of Uruguayan theraphosids (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 30:571-587.
- Costa F.G., Pérez-Miles F., Gudynas E., Prandi L. & Capocasale R.M. 1991. Ecología de los arácnidos criptozoicos, excepto ácaros, de Sierra de las Animas (Uruguay). *Ordenes y familias. Aracnología* 13/15: 1-41.
- Costa F.G., 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* R. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino y D. Conde (Eds.) *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*, pp. 427-436. *Vida Silvestre Uruguay*, Montevideo.
- Draney M.L. & Bucke D.J. 2005. Linyphiidae. In *Spiders of North America, an identification manual*. D. Ubick, P. Paquin, P.E. Cushing & V. Roth (Eds). *American Arachnological Society, USA*, 377 pp.
- Duffey E. 1962. A population study of spiders in limestone grassland. *Journal of Animal Ecology* 31: 571-599.
- Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Larendon Press, Oxford.
- Foelix R.F. 2011. *The biology of spiders*. 3rd ed. Oxford University Press, Oxford, 419 pp.
- Gunnarson B. 1987. Sex ratio in the spider *Pityohyphantes phrygianus* affected by winter severity. *Journal of Zoology*, 213: 609-619.
- Merret P. 1967. The phenology of spiders on heathland in Dorset. I. Families Atypidae, Dysderidae, Gnaphosidae, Clubionidae, Thomisidae, Salticidae. *Journal of Animal Ecology*, 26: 363-374.
- Peck W.B. & Whitcomb W.H. 1978. The phenology and populations of ground surface, cursorial spiders in a forest and a pasture in the South Central United States. *Symposia of the Zoological Society of London*, 42: 131-138.

- Pedrocchi-Renault C. 1985. Los artrópodos epigeos del Macizo de San Juan de la Peña (Jaca, Huesca). Introducción a su estudio. Pirineos 124: 5-12.
- Pérez-Miles F., Costa F.G. & Gudynas E. 1993. Ecología de una comunidad de Mygalomorphae criptozoicas de Sierra de las Animas, Uruguay (Arachnida, Araneae). Aracnología 17/18: 1-22.
- Pérez-Miles F., Simó M., Toscano-Gadea C. & Useta G. 1999. La comunidad de Araneae criptozoicas del Cerro de Montevideo, Uruguay: un ambiente rodeado por urbanización. Physis, Sección C, 57: 73-87.
- Pérez-Miles F., Costa F.G., Toscano-Gadea C. & Mignone A. 2005. Ecology and behaviour of the 'road tarantulas' *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae) from Uruguay. Journal of Natural History, 39(6):483-498.
- Schaefer M. 1987. Life cycles and diapause. En W. Nentwig (Ed.) Ecophysiology of spiders, pp. 331-347.
- Simó M., Vázquez V. & Useta G. 2000. Estudio comparativo de la fenología y el hábitat de *Ctenus taeniatus* keyserling 1891 y *Asthenoctenus borelli* Simon 1897 en el Uruguay (Araneae, Ctenidae). Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª época), 12:32-40.
- Toscano-Gadea C.A. 2002. Fenología y distribución de la escorpiofauna del Cerro de Montevideo, Uruguay: un estudio de dos años con trampas de caída. Revista Ibérica de Aracnología, 5: 77-88.
- Toscano-Gadea C.A. 2013. La fauna de escorpiones de dos áreas forestadas de Uruguay. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª época), 22(1): 1-11.
- Toscano-Gadea C.A. & Simó M. 2004. La fauna de Opiliones de un área costera del Río de la Plata. Revista Ibérica de Aracnología 10: 157-162.
- Uetz G.W. 1977. Coexistence in a guild of wandering spiders. Journal of Animal Ecology, 46: 531-542.
- Uetz G.W. & Unzicker J.D. 1976. Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. Journal of Arachnology, 3: 101-111.
- Uetz G.W., Halaj J. & Cady A.B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. Journal of Arachnology 27:270-280.
- Useta G., Huber B.A. & Costa F.G. 2007. Spermathecal morphology and sperm dynamics in the female *Schizocosa malitiosa* (Araneae: Lycosidae). European Journal of Entomology, 104: 777-785.
- Viera C., Costa F.G., Ghione S. & Benamú-Pino M.A. 2007. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae) in Uruguay. Studies on Neotropical Fauna & Environment, 42(2): 145-153.
- Vlijm L. & Kessler-Geschiere A.M. 1967. The phenology and habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (Araneae, Lycosidae). Journal of Animal Ecology, 36: 31-56.
- Vollrath F. & Parker G.A. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. Nature, 360: 156-159.

Fecha de Recepción: 26 de septiembre de 2013

Fecha de Aceptación: 21 de octubre de 2013