
EFFECTO DEL SUSTRATO SOBRE EL CORTEJO DE DOS ARAÑAS LOBO, UNA DE TELA Y OTRA ERRANTE

Macarena González^{1,2,3*}, Alfredo V. Peretti^{1,2} & Fernando G. Costa³

¹Laboratorio de Biología Reproductiva, Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Vélez Sarsfield 299, Córdoba Capital, Argentina, CP: 5000.

²Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA), CONICET-Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

³Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Avenida Italia 3318, 11600, Montevideo, Uruguay.

* Autor para correspondencia: Macarena González - maca.gonzal@gmail.com

RESUMEN

La construcción de tela se sugiere como carácter basal para las arañas de la familia Lycosidae. El único licósido sudamericano documentado con vida permanente en tela es *Aglaoctenus lagotis*. Este trabajo estudia experimentalmente el efecto de la presencia de tela sobre las características de cortejo de *A. lagotis*. Se registró el cortejo y ocurrencia de cópula en parejas de *A. lagotis* (de la “forma norte” y de la “forma sur”) colocadas sobre suelo sin tela, así como de parejas de *Schizocosa malitiosa* (licósido errante) colocadas sobre tela de *A. lagotis*. Todos los machos de la “forma norte” de *A. lagotis* cortejaron y el 82% copuló, mientras en la “forma sur” el 80% cortejó y sólo el 21% copuló sobre el suelo. Todos los machos de *S. malitiosa* cortejaron pero sólo el 51% copuló sobre la tela. Aunque esperábamos que el licósido errante viera menos perjudicada su comunicación sexual en presencia de tela, ya que sus antecesores habrían habitado ese sustrato: 1) ambas especies se vieron perjudicadas al ubicarse en un sustrato inusual; 2) la respuesta al sustrato inusual difirió entre las “formas” de *A. lagotis*, aunque ambas son constructoras obligadas de tela. Los potenciales causantes de estos hallazgos son discutidos.

Palabras clave: cortejo, flexibilidad comportamental, vida en tela, vida errante.

ABSTRACT

Effect of the substrate on the courtship of two wolf spiders, a weaver and a wandering one.

Web-construction is suggested as a basal character for spiders of the family Lycosidae. *Aglaoctenus lagotis* is the only South American lycosid documented with permanent web-living. The present work proposed to experimentally study the effect of the presence of the web over courtship characteristics in *A. lagotis*. For this purpose, courtship behavior and copulation occurrence were registered in mating pairs from *A. lagotis* (“north form” and “south form”) placed on the ground without a web, as well as mating pairs of *Schizocosa malitiosa* (wandering lycosid) placed on webs of *A. lagotis*. All the

males from the “north form” of *A. lagotis* courted and the 82% copulated. In the “south form” 80% courted but only 21% copulated. All males *S. malitiosa* courted but only 51% copulated on the web. Although we expected that sexual communication of the wandering lycosid would be less affected on the web (compared with the sexual communication of *A. lagotis* without web), as its ancestors would have inhabited such substrate: 1) both species were affected when placed on an unusual substrate; 2) responses to unusual substrate differed between the “forms” of *A. lagotis*, although both are obligated web-builders. Potential causes of these findings are discussed.

Keywords: courtship, behavioral flexibility, wandering life, web-living.

INTRODUCCIÓN

Los animales se comunican emitiendo e intercambiando múltiples señales (Partan, 2004). La evolución de esas señales de comunicación depende de complejas interacciones entre emisores y receptores así como de las propiedades del ambiente (canales de comunicación) a través del cual las señales se propagan (Endler, 1993). Es frecuente que los animales presenten comunicación multimodal, es decir, emitan señales que son recibidas por medio de diferentes canales (Hebets & Papaj, 2005). Esto permite que el mensaje tenga mayores posibilidades de ser transmitido exitosamente aún existiendo ruido en alguno de los canales, beneficio llamado “de garantía” o de “reducción de error” (Wiley, 1983). Si la información transmitida por cada canal no es redundante, se transmitirá información adicional en los distintos canales (Johnstone, 1995), pudiendo generar, en conjunto, un nuevo significado (Hughes, 1996).

Varios estudios en relación a canales de comunicación y ajuste de las señales frente a la variación de sustratos se han realizado en arañas errantes, es decir todas aquellas arañas que no hacen tela para capturar o refugiarse (Elias & Mason, 2011), particularmente en saltícidos (Elias *et al.*, 2004) y en licósidos (Hebets & Uetz, 1999; Elias *et al.*, 2010; Wilgers & Hebets, 2011). El hábito de vida errante conlleva la continua movilidad de ambos sexos (Foelix, 2011), exponiendo al menos a las arañas lobo a varios sustratos en poco tiempo, lo que favorece sean estrategias generalistas de comunicación (es decir, que producen y/o procesan señales con propiedades adecuadas para múltiples entornos de señalización) emitiendo señales multimodales (Elias *et al.*, 2004; Bro-Jørgensen, 2010; Elias & Mason, 2011). Los canales más usados por las arañas en diversos comportamientos (desde el de predación al sexual), suelen ser el sísmico, seguido del químico y el visual (Barth, 2002; Stratton, 2005; Hebets *et al.*, 2008; Wilgers & Hebets, 2011). El uso del canal sísmico se acentúa en el grupo con hábito sedentario y vida en tela, en el que ésta es el vehículo principal para transmitir las señales vibratorias (Schult, 1986). Las arañas errantes, si bien usan el canal sísmico de manera importante, también usan otros canales (Barth, 2002).

Si bien lo característico de los licósidos es su vida errante, existen especies de hábitos sedentarios que viven en cuevas (Marshall, 1995; Aisenberg *et al.*, 2007) o en telas en embudo (Santos & Brescovit, 2001; Yoo & Framenau, 2006; Foelix, 2011). Este sedentarismo conlleva la vida en un sustrato particularmente estable, ya que es creado por las propias arañas por lo que sus propiedades son más homogéneas y controladas en relación a la diversidad de sustratos a las que pueden estar expuestas las especies errantes (Elias & Mason, 2011; Galasso, 2012). Los escasos licósidos con vida en tela (durante parte o todos sus estadios de desarrollo) no



Fig. 1. Araña *Aglaoctenus lagotis* en su tela **a)** de la “forma norte” (localidad de Fray Bentos, Rio Negro, Uruguay) y **b)** de la “forma sur” (localidad de Piedras de Afilas, Canelones, Uruguay). En el vértice inferior derecho se muestra una vista lateral de la tela, en la que puede observarse su forma de embudo característica. Fotografías: Carlos A. Toscano-Gadea.

superan el 1% de las especies de la familia. Estos integran las subfamilias Sosippinae y Venoniinae y en general son considerados basales dentro del grupo (Jocqué, 1995; Zehethofer & Sturmbauer, 1998; Foelix, 2011), aunque también se discute su condición derivada (Murphy *et al.*, 2006).

Algunos sosipínidos, como *Aglaoctenus oblongus* (C. L. Koch, 1847), alternan la vida errante con construcción de telas (M. González, obs. pers). En cambio, *Aglaoctenus lagotis* (Holmberg, 1876) es la única araña lobo de Sudamérica en la que se ha documentado la vida en tela durante todos los estadios de desarrollo, tela que sólo los machos ya adultos abandonan para buscar hembras (Sordi, 1996) (Fig. 1). Sin embargo, la mayoría de sus parientes licósidos son de vida errante (Murphy *et al.*, 2006) y de hecho la propia especie presenta características consideradas adaptaciones a este hábito de vida, como lo es el acarreo constante de la ooteca por parte de las hembras (Marshall, 1995; Foelix, 2011). Recientemente se ha señalado la existencia de dos “formas” en la especie. La “forma norte” presenta una distribución que abarca la mayor parte de Uruguay (excepto los departamentos de la costa del Río de la Plata) y centro y norte de Argentina, mientras que la “forma sur” sólo se ha confirmado en territorio uruguayo (González, 2015). Estas “formas” diferirían entre ellas en los microambientes que habitan (ambientes de vegetación cerrada y estratos arbustivo y arbóreo como dominantes para la “forma norte”; ambientes abiertos y estrato herbáceo para la “forma sur”, González *et al.*, 2014; 2015a). También se reportan diferencias entre ellas a nivel de fenología, patrones de coloración corporal y comportamiento sexual (tanto a nivel de cortejo como de la cópula). Estas “formas” estarían incluso aisladas reproductivamente entre sí aún en áreas de simpatria (González *et al.*, 2013; 2014; 2015a,b). Sin embargo, en ambos casos se sugiere la existencia de conductas sexuales semejantes a las arañas de tela, como el tensado, y a las de los licósidos típicos, como la vibración pedipalpar sobre el sustrato (Stefani *et al.*, 2011) o la elevación de patas (González *et al.*, 2013).

El hecho que dentro de Lycosidae existan integrantes errantes, sedentarios de cuevas o sedentarios de tela, permite evaluar las estrategias de comunicación de las distintas especies frente a diferentes sustratos más o menos estables. Evaluar el efecto que podría tener sobre el cortejo de licósidos errantes el estar expuestos a una tela como sustrato (y viceversa, es decir un licósido de tela en ausencia de ésta) podría dar indicios de cuántas de las diferencias encontradas en los repertorios sexuales de estas arañas lobo se relacionan con el sustrato. A la vez, daría una pauta de qué tan especializados (y eventualmente adaptados) a la vida en tela están los escasos licósidos que viven en éstas.

Con este fin, en el presente estudio se planteó estudiar experimentalmente la influencia de la tela en las características de cortejo en *A. lagotis*. Se analizaron las conductas precopulatorias de las dos “formas” reportadas para la especie (González *et al.*, 2015a) en ausencia de tela, para evaluar si la pareja es capaz de alcanzar la cópula y/o si para ello realiza ajustes (de duración o frecuencia), lo que sugeriría flexibilidad comportamental en las conductas de cortejo que caracterizan a cada una. Ambas “formas” fueron consideradas en grupos experimentales separados porque, si bien son reportadas como parte de la misma especie, estudios previos muestran diferencias entre ellas en las conductas que integran el repertorio de cortejo (González *et al.*, 2013). Como contraparte se puso a prueba cómo afectaba al repertorio de cortejo de un licósido típico (de vida errante), *Schizocosa malitiosa* (Tullgren, 1905), el ubicarlo sobre una tela (de *A. lagotis*) como sustrato. Los datos encontrados en ambas especies fueron comparados con

valores de estudios previos que oficiaron de controles (Costa, 1975; González & Costa, 2008; Coelho *et al.*, 2010; González *et al.*, 2013). Asumiendo que ambas especies cortejarán sobre el sustrato inusual, y considerando que la tela sería un elemento basal dentro de los licósidos (Foelix, 2011), se espera que la comunicación de la especie de tela (*A. lagotis*) sea más afectada en ausencia de ella que la especie errante (*S. malitiosa*) en una tela. Para *S. malitiosa* la tela sería un sustrato donde ya han vivido sus ancestros y ante el cual podría ser capaz de ajustar las señales para comunicarse y lograr el apareamiento. Si bien no hay estudios para la familia, las *A. lagotis* no son encontradas a campo fuera de su tela ni forrajeando ni cortejando (Obs. pers. de los autores). Sin embargo, ocasionalmente se han observado en el campo individuos adultos de las arañas lobo errantes *Lycosa sericovittata* Mello-Leitão, 1939 (Sordi, 1996) y *Lycosa poliostrata* (C. L. Koch, 1847) (similar a *S. malitiosa* en su hábito errante, dimensiones corporales, ambientes que habitan) (F.G. Costa & A.V. Peretti, com. pers.) ocupando telas de *A. lagotis*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Este estudio se realizó con individuos de *A. lagotis* de Piedras de Afilas (Canelones, Uruguay, 34°43'44"S, 55°30'46"O) (integrantes de la "forma sur"), y de Ascochinga (Córdoba, Argentina, 30°57'00"S, 64°10'00"O) (integrantes de la "forma norte") y con individuos de la araña lobo típica sudamericana *Schizocosa malitiosa* colectados en Marindia (Canelones, Uruguay, 34°46'49.9"S, 55°49'34.1"O). Los integrantes de *A. lagotis* fueron recolectados como inmaduros (es decir, subadultos) mediante captura manual diurna a lo largo de 2013. Se recolectaron individuos inmaduros de *S. malitiosa* durante los meses de marzo y julio de 2013, aprovechando la presencia de individuos en este estadio durante todo el año (Costa, 1991; Costa & Simó, 2014). Estos ejemplares fueron recolectados manualmente durante la noche, mediante el uso de linternas de cabeza que permiten la detección de sus ojos por el brillo en el tapetum (Benson & Suter, 2013). Todos los individuos fueron mantenidos individualmente en cajas de Petri (9.5 cm de diámetro, 1.5 cm de alto), con un trozo de algodón embebido en agua y próximos a una ventana (fuente de luz natural). Los adultos fueron alimentados una vez por semana y los individuos inmaduros dos veces por semana. La alimentación fue a base de larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera; Tenebrionidae) y pequeños grillos *Acheta domestica* (Orthoptera; Gryllidae). Las arañas inmaduras fueron monitoreadas diariamente para registrar la ocurrencia de mudas y poder determinar la fecha exacta de llegada a la adultez.

Se formaron tres grupos experimentales: I) *Schizocosa malitiosa* en tela de *A. lagotis* (*S.m*) ($n = 15$); II) *A. lagotis* de la "forma norte" sobre suelo sin tela (*A.l* norte) ($n = 17$); III) *A. lagotis* de la "forma sur" sobre suelo sin tela (*A.l* sur) ($n = 15$). En cada exposición se colocaba un macho en presencia de una hembra virgen coespecífica colocada 48 horas antes en el recipiente experimental. Se registró la ocurrencia y características del cortejo así como la ocurrencia de cópula en cada escenario. Lo observado fue comparado con los porcentajes de ocurrencia de cortejo y cópula así como con los repertorios de cortejo reportados para cada "forma" de *A. lagotis* en sustrato control (en tela) (González *et al.*, 2013) y datos previos para *S. malitiosa* en sustrato control (arena) siguiendo a Costa (1975), González & Costa (2008) y Coelho *et al.* (2010). Las conductas más representativas del repertorio de cortejo de la "forma norte" de *A.*

lagotis son el tensado de tela (utilizando todas las patas), la sacudida alternada de patas (delanteras) y el frotado de patas (entre sí) por parte del macho, así como el golpeteo de patas (sobre el sustrato) por parte de las hembras. Para la “forma sur” de *A. lagotis* son el tensado de tela (con patas anteriores), la elevación de patas (delanteras) y la zancada (hacia adelante) por parte del macho, así como el golpeteo (sobre el sustrato) de patas de las hembras (González *et al.*, 2013). En *S. malitiosa* las conductas típicas de cortejo incluyen el tamborileo pedipalpar (sobre el sustrato) y la sacudida (simultánea) de patas delanteras de los machos, además del llamado de las hembras, mediante agitación (alternada) de patas delanteras (Costa, 1975). La riqueza de cortejo de cada grupo experimental fue estimada promediando el número de conductas de cortejo diferentes registradas en cada grupo experimental en relación al número de conductas totales que hacen al repertorio de cortejo de cada especie en condiciones control: en *S. malitiosa* $n = 3$; en *A. lagotis* $n = 4$. La finalidad de sumar esta comparación fue estimar cómo afecta el sustrato inusual al propio repertorio de cortejo de cada especie.

Las exposiciones con tela se realizaron en recipientes plásticos transparentes (25 x 15 x 12 cm) con un extremo en forma de cono truncado donde va la tapa, diseño que los hace adecuados para las arañas de tela en embudo (M. González, datos no publicados). Este extremo del recipiente suele ser elegido como refugio por las arañas y en él se construye el tubo del embudo del que se extiende la plataforma al resto del espacio disponible. En la cara superior del recipiente, colocado horizontalmente, se realizó una abertura (con tapa removible) para realizar la manipulación de animales. Para estas exposiciones, hembras vírgenes de *S. malitiosa* (licósido típico) se colocaron sobre telas vacías (que ocupaban la totalidad del recipiente) y dos días después se colocó un macho de *S. malitiosa*. Las telas se obtuvieron de individuos inmaduros de *A. lagotis* de ambas “formas” (con el fin de evitar la presencia de compuestos químicos sexuales depositados en ellas). Los constructores fueron luego removidos para colocar a cada hembra de los grupos experimentales.

Los recipientes experimentales donde se realizaron las exposiciones sin tela fueron circulares con 20 cm de diámetro y 10 cm de alto, lo que resultó una superficie aproximada disponible de 350cm², similar al dispositivo empleado con *A. lagotis* (en los que la superficie total suele estar en parte ocupada por el tubo donde no ocurre el cortejo). En su base se colocaron arena y pequeñas piedras para facilitar el anclaje de los hilos de seda en ellas, como es usual en estudios con licósidos típicos (González & Costa, 2008; Aisenberg *et al.*, 2009). Durante estas exposiciones, hembras vírgenes de *A. lagotis* fueron colocadas en un sustrato arenoso (propio de *S. malitiosa*, según Costa, 1991) y dejadas por 48 horas para el depósito de hilos de seda, para luego agregar un macho de su propia “forma”. Con el fin de asegurar la existencia de rastros de seda, y sólo en el suelo de los recipientes, se aplicó vaselina líquida en las paredes de los mismos, que evita la fijación de los hilos en ellas (Hronsky, 2006).

Las exposiciones duraron una hora (comenzaron al colocar al macho en el recipiente experimental) y fueron grabadas con una filmadora digital Sony DCR-SR85. El registro culminaba pasado ese tiempo o al ocurrir la monta (que es la forma habitual de evaluar el éxito de cortejo; Elias *et al.*, 2004; Gordon & Uetz, 2011). Los videos fueron analizados con el programa JWatcher (Blumstein *et al.*, 2000). Todos los machos fueron expuestos 48 horas antes de las experiencias a hembras de su propia población en condiciones control (es decir, los integrantes de *A. lagotis* con tela como sustrato y los de *S. malitiosa* con un sustrato arenoso). El fin de

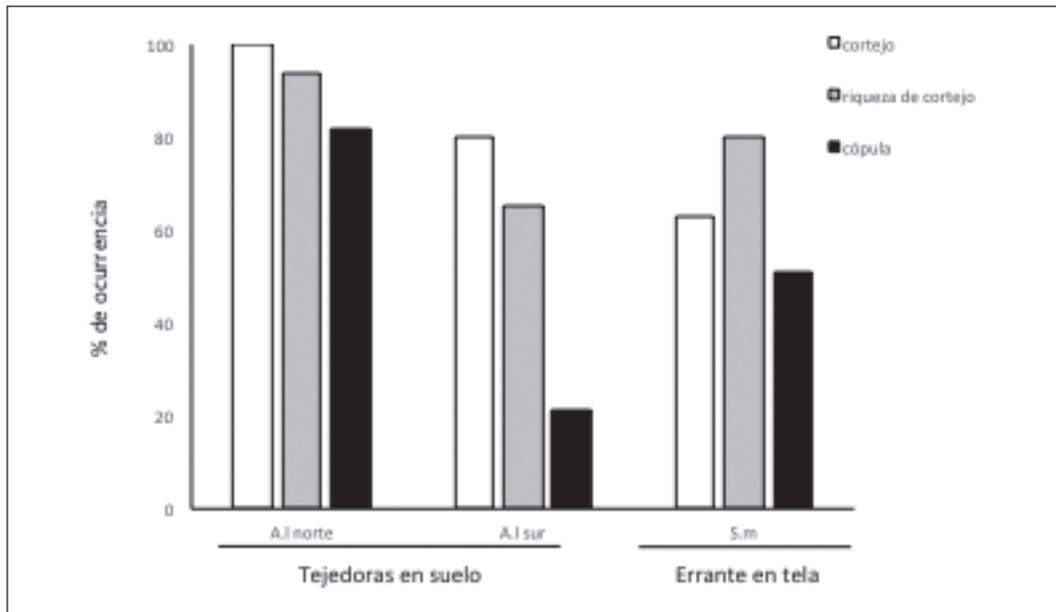


Fig. 2. Porcentaje de ocurrencia de cortejo, porcentaje de ocurrencia de cópula y riqueza de cortejo registrados en los tres grupos experimentales. **A.I. norte:** exposiciones sexuales entre individuos de *Aglaoctenus lagotis* "forma norte" sin tela como sustrato; **A.I. sur:** exposiciones sexuales entre individuos de *Aglaoctenus lagotis* "forma sur" sin tela como sustrato; **S.m:** exposiciones sexuales entre individuos de *Schizocosa malitiosa* en tela como sustrato. La riqueza de cortejo de cada grupo se estimó promediando el número de conductas de cortejo diferentes registradas en cada grupo experimental en relación al número de conductas totales que hacen al repertorio de cortejo de cada especie en condiciones control, según González & Costa (2008) y González *et al.* (2013). (Ver Material y Métodos).

estas exposiciones fue evaluar la presencia de cortejo masculino y asegurar la predisposición sexual de los machos, pero no se permitió la cópula. El análisis de los datos se realizó con el paquete estadístico Past v.1.18 (Hammer *et al.*, 2003).

El número de ocurrencias de cópula (de llegada a la monta) y cortejo ante diferentes sustratos fue comparado con el test de Chi-cuadrado y, cuando el $n < 15$, con el Test exacto de Fisher. También las latencias de cortejo (tiempo transcurrido entre la colocación del macho en el recipiente experimental y su primera conducta de cortejo), duración de cortejo y frecuencia de los actos comportamentales de cortejo de los distintos grupos fueron comparados. La normalidad en la distribución de las muestras fue analizada con el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas con el test de Levene. Como consecuencia de que las variables no siguieron la normalidad o la homogeneidad de varianzas las distintas comparaciones se realizaron mediante una prueba U de Mann-Whitney.

RESULTADOS

En el grupo “A./ norte” el 82% de las exposiciones incluyó la cópula y en el grupo “A./ sur” sólo el 21% de las exposiciones incluyó la cópula (test exacto de Fisher, $p = 0.0036$) (Fig. 2).

Todos los machos de “A./ norte” cortejaron realizando el repertorio de cortejo típico de su población y el 88% de las hembras realizó golpeteo de patas. La ocurrencia de estos golpeteos tendió a ser más frecuente en aquellos cortejos que llevaron a cópulas ($\chi^2 = 3.19$, $p = 0.07$). La riqueza de cortejo de este grupo (94%) fue la más alta de los tres grupos experimentales (es decir, 94% de las conductas que hacen al repertorio de cortejo de la “forma norte” en condiciones control, con tela como sustrato, ocurrieron en este grupo). La latencia de cortejo y la duración de cortejo se muestran en la Tabla 1. La frecuencia del tensado de tela fue de 0.92 ± 0.38 tensados/min y la de sacudida alternada de patas de 1.52 ± 1.01 sacudidas/min.

Si bien el 80% de los machos de “A./ sur” cortejó sólo el 50% realizó el repertorio de cortejo típico de su población y el 30% sólo tensó los escasos hilos de seda que estaban sobre el sustrato. Los machos que lograron copular habían realizado el repertorio de cortejo típico. En cuanto a las hembras, sólo el 7% realizó golpeteo de patas (hembras que copularon, test exacto de Fisher: $p = 0.03$). La riqueza de cortejo de este grupo (65%) fue la más baja de los tres grupos experimentales (Fig. 2). La latencia de cortejo y la duración del cortejo pueden encontrarse en la Tabla 1. La frecuencia de tensado de tela fue de 1.64 ± 2.28 tensados/min, la de elevación de patas de 1.07 ± 1.02 elevaciones/min y la de zancadas de 0.97 ± 1.08 zancadas/min.

El 51% de las de los individuos de *S. malitiosa* expuestos a encuentros sexuales en tela de *A. lagotis* (grupo “S.m”) alcanzaron la cópula sobre la tela (en telas bajas, cercanas al suelo del recipiente). Un 16% adicional logró copular pero debajo de la tela (es decir, en el suelo del recipiente) ya que los individuos se bajaron (Fig. 2). Todos los machos cortejaron y realizaron el repertorio de cortejo típico de *S. malitiosa* (Costa, 1975). Sin embargo, el 37% realizó tamborileo pedipalpar sobre la tela, pero completó el patrón ya sobre el suelo del recipiente. El 53% del total de las hembras agitó las patas delanteras (llamó) ante el macho y de ellas el 26% estaba sobre la tela. Las hembras que llamaron y que no llamaron no difieren en la ocurrencia de cópula (test exacto de Fisher: $p = 0.27$). La riqueza de cortejo de este grupo (80%) fue intermedia entre los tres grupos experimentales. La latencia de cortejo y la duración de cortejo se muestran en la Tabla 1. La frecuencia de tamborileo pedipalpar fue de 1.63 ± 1.14 tamborileos/min y la de sacudidas de las patas delanteras de 1.48 ± 0.43 sacudidas/min. Tanto hembras como machos mostraron dificultades para su desplazamiento sobre la tela, con poca estabilidad sobre ella (disminuyendo la tensión de la tela y caminando de manera tambaleante).

DISCUSIÓN

En los encuentros sexuales tanto entre individuos de *S. malitiosa* (licósido errante) colocados en tela, como entre los de *A. lagotis* (licósido de tela) en ausencia de ésta, el comportamiento pareció diferir respecto al reportado en los sustratos naturales para cada especie. Si bien *S. malitiosa* mostró un número elevado de cópulas, casi la mitad de las parejas completaron su repertorio sexual fuera de la tela. En *A. lagotis* las respuestas resultaron diferentes para cada

Tabla 1. Duraciones de la latencia de cortejo y del cortejo registradas en los tres grupos experimentales; *A.I* norte: encuentros sexuales entre integrantes de *Aglaoctenus lagotis* “forma norte”; *A.I* sur: encuentros sexuales entre integrantes de *Aglaoctenus lagotis* “forma sur”; *S.m*: encuentros sexuales entre integrantes de *Schizocosa malitiosa*. *Experimento*: encuentros sexuales de *A. lagotis* sin tela como sustrato y de *S. malitiosa* con tela como sustrato. *Control*: encuentros sexuales de *A. lagotis* en tela como sustrato y de *S. malitiosa* sin tela como sustrato. *: datos reportados por González *et al.* (2013); ** datos reportados por González & Costa (2008) y Coelho *et al.* (2010).

	Latencia de cortejo (min)			Duración de cortejo (min)		
	<i>Experimento</i>	<i>control</i>	<i>Test</i>	<i>Experimento</i>	<i>control</i>	<i>Test</i>
<i>A.I</i> norte	10.52±9.52	6.37±5.44 *	U=52, p=0.37	9.86±5.96	9.47±6.10 *	U=63.5, p=0.82
<i>A.I</i> sur	35.04±13.82	12.58±11.17 *	U=1, p=0.003	5.99±9.36	2.91±3.33 *	U=12.5, p=0.007
<i>S.m</i>	9.97±17.8	5.75±4.54 **	U=30.0, p=0.021	12.84±6.91	8.49±7.02 **	U=30.0, p=0.021

“forma”. Los individuos de la “forma norte” parecieron los menos afectados por la ausencia de tela, con porcentajes elevados de ocurrencia de cortejo y cópula. En cambio en la “forma sur” las parejas que alcanzaron la cópula no superaron el tercio y los machos que cortejaron estuvieron un 30% por debajo de los de la “forma norte”. También la cantidad de hembras de la “forma sur” que realizó golpeteo de patas (señal de receptividad femenina) fue notoriamente menor que en las de la “forma norte”. Por lo tanto, y a diferencia de lo esperado, se observó que: 1) ambas especies se vieron perjudicadas al ubicarse en un sustrato inusual; 2) la respuesta al sustrato inusual difirió entre las “formas” de *A. lagotis*, algo inesperado ya que ambas son constructoras obligadas de tela, pero la diferencia en respuesta podría atribuirse a factores microambientales.

Estudios anteriores en licósidos típicos (errantes) estudiaron las modificaciones intraespecíficas en las señales sexuales –en emisión y capacidad de recepción– relacionadas con variaciones de sustrato (Hebets *et al.*, 2008; Gordon & Uetz, 2011). Hebets *et al.* (2008) concluyeron que la hojarasca es el sustrato que más afecta la comunicación sexual de *Schizocosa retrorsa* (Banks, 1911) al ser sobre ella que se observan las mayores latencias de cortejo y menor número de cópulas, sin indicios de que los individuos sean capaces de ajustar sus señales (es decir, de flexibilizar el comportamiento). Gordon & Uetz (2011) encontraron diferencias en la ocurrencia de cópulas (éxito de apareamiento) y en los indicadores de receptividad femenina de *Schizocosa ocreata* (Hentz, 1844) ante diferentes sustratos. En este estudio sí se reporta que algunas de las conductas de cortejo asociadas con señales visuales se incrementaron en los sustratos con transmisión sísmica poco eficiente (como la roca), lo que es tomado como un indicador de ajuste para alcanzar la transmisión exitosa de las señales y lograr la cópula ante diferentes sustratos. La respuesta diferencial ante el sustrato inusual encontrada en el presente estudio entre ambas “formas” de *A. lagotis* es enigmática y requiere de mayor investigación. De todas formas estos datos confirman la mayor plasticidad fenotípica

de la “forma norte” en relación a la “forma sur”, señalada también para otros rasgos ecológicos y sexuales (González *et al.*, 2014; 2015a).

La ocurrencia de cópulas reportadas por González & Costa (2008) para *S. malitiosa*, trabajando en recipientes experimentales de dimensiones semejantes y con arena como sustrato, fueron mayores a las cópulas observadas sobre tela en el presente estudio ($\chi^2 = 21.39$, $p = 0.0001$). Las duraciones de latencia de cortejo y duración de cortejo resultaron mayores en este estudio (al tener una tela como sustrato) (Tabla 1). Lo inverso sucedería con las frecuencias de las conductas de cortejo y la riqueza de cortejo. Coelho *et al.* (2010) reportaron cortejos de *S. malitiosa* sobre arena con 2.40 ± 1.23 tamborileos pedipalmares/min y 2.82 ± 1.98 sacudidas de las patas delanteras/min, todos valores por encima de los registrados en el experimento del presente estudio. Esto sugiere que para un licósido errante como *S. malitiosa* el sustrato tela, que se ha sugerido como basal en la familia (Jocqué, 1995; Zehethofer & Sturmbauer, 1998; Foelix, 2011), dificultaría la exhibición de patrones comportamentales típicos. Asimismo, la especie no muestra indicios de ajuste de las señales sino de evitación del sustrato (es decir, preferencia por el suelo del recipiente), ya que sólo la mitad de las parejas copularon sobre la tela, telas que fueron a su vez, las más próximas al suelo. De todas formas, la comunicación no estaría del todo impedida para el apareamiento ya que se registraron cópulas en tela.

En cuanto a los individuos de *A. lagotis*, la “forma norte” sin tela casi no difirió con lo registrado para ella en condiciones control (en tela) tanto en las características de cortejo (Tabla 1), su riqueza y la ocurrencia de cópulas (test exacto de Fisher, $p = 0.73$). Sin embargo, la frecuencia de sacudidas alternadas de patas fue la conducta que difirió y estuvo por encima de la frecuencia registrada en ausencia de tela ($U = 109$, $p = 0.004$) (González *et al.*, 2013). Para los individuos de *A. lagotis* de la “forma sur” las diferencias en el comportamiento sexual ante ambos sustratos resultaron aún mayores que en los de la “forma norte”. El número de cópulas fue menor en ausencia que en presencia de tela (test exacto de Fisher, $p = 0.006$), así como también lo fue el número de machos cortejantes (test exacto de Fisher, $p = 0.002$). A su vez, la latencia de cortejo y la duración del cortejo se incrementaron en ausencia de tela (Tabla 1). En cuanto a la riqueza de cortejo y las frecuencias de los actos comportamentales de cortejo todas fueron más altas en presencia que en ausencia de tela (tensado de tela; $U = 9.0$, $p = 0.02$; elevación de patas: $U = 9.0$, $p = 0.02$ y zancadas: $U = 8.5$, $p = 0.01$). También las hembras que realizaron golpeteo de patas en ausencia de tela estuvieron muy por debajo del control (González *et al.*, 2013). Por tanto, en la “forma sur” no aparecen indicios de ajustes, mientras que en la “forma norte”, la disminución en el número de sacudidas alternadas de patas en ausencia de tela, conservando un alto número de montas, podría ser un indicador de flexibilidad comportamental ante un nuevo sustrato (aunque no se observó que otra conducta se incrementara). En los individuos de la “forma sur” las dificultades para la comunicación sexual en ausencia de tela serían mayores que en la “forma norte”. Esto puede evidenciarse por el porcentaje de individuos que cortejan y la cantidad de conductas (es decir, actos comportamentales) que hacen durante ese cortejo; los integrantes de la “forma sur” en ausencia de tela mostraron muchos cortejos que sólo incluyeron tensado, lo que muestra una riqueza de cortejo baja. Esto sugiere que la adaptación y dependencia de la tela es también mayor para esta “forma”.

La tela podría resultar un sustrato muy dificultoso para *S. malitiosa*, no sólo al momento de la comunicación sexual sino incluso antes, para el desplazamiento, posiblemente por tener un

peso corporal que duplica el de *A. lagotis* (peso de hembras de *S. malitiosa*: 0.715 ± 0.132 g; peso de machos de *S. malitiosa*: 0.543 ± 0.126 g; peso de hembras de *A. lagotis*: 0.266 ± 0.072 g; peso de machos de *A. lagotis*: 0.203 ± 0.052 g) (Bardier *et al.*, 2015; González, 2015). Además de la señalada tendencia de los individuos a salir de la tela hacia la base del recipiente, éstos fueron observados desplazándose lentamente y con poca estabilidad sobre ella. Si bien no ha sido ratificado en *A. lagotis*, este licósido podría desplazarse igual que las especies de Agelenidae (ya que comparte con ellas la vida en tela en embudo) y “caminar en puntitas de pie” (Foelix, 2011). Este tipo de desplazamiento se logra disminuyendo el ángulo de apoyo entre el tarso y la tela y con ayuda de pelos plumosos tarsales entre los que también se repartiría el peso corporal. Los licósidos errantes no lograrían esta distribución en el área de contacto entre la pata y la tela y se hundirían.

Hasta el momento no existen estudios que analicen cuánto de las conductas de cortejo presentes en *A. lagotis* pueden relacionarse con su vida en tela ni que identifiquen qué canales de comunicación involucra cada conducta o si estas son multimodales, como sí se ha evaluado en otras arañas (Elias & Mason, 2011). Sin embargo, el tensado (presente en ambas “formas”, González *et al.*, 2013) es una conducta propia de las arañas de tela (Robinson & Robinson, 1980) y nunca reportada en otros licósidos, incluida *S. malitiosa*, en los que sí están presentes los tamborileos y sacudidas de patas delanteras (Bristowe & Locket, 1926). La sacudida de patas delanteras, la elevación de patas y las zancadas registradas en *A. lagotis*, podrían hacer uso del canal visual o de señales vibratorias aéreas, tal como sucede con las sacudidas de patas de otros licósidos (Stratton, 2005). Sin embargo, no se observa que estas señales (que serían menos dependientes del canal sísmico y por tanto, del sustrato) se incrementen al quitar la tela (lo que, si ocurriera, sugeriría un ajuste en la trasmisión de señales ante un nuevo sustrato).

La mayor dificultad que mostró la ausencia de tela para la “forma sur” sugiere que los actos comportamentales de cortejo de esta forma dependen más de la tela que las de la “forma norte”. Esto podría deberse a que el impulso necesario para la elevación de patas y la zancada se basen en asirse fuertemente a la tela durante su tensado. En consecuencia la ausencia de la tela implicaría la dificultad para exhibir todo el patrón comportamental de cortejo, lo que coincide con la observada disminución de todas las conductas de cortejo (riqueza de cortejo) en ausencia de tela. En los individuos de la “forma norte”, tensado de tela y sacudida de patas aparecen como conductas más independientes entre sí y no implican el desplazamiento del individuo (González *et al.*, 2013). Que la ausencia de tela se relacione con una disminución mayor de las sacudidas de patas que del tensado es algo llamativo, si se parte de que el tensado es la conducta asociada a la tela por excelencia. Sin embargo, esta diferencia respecto a las condiciones control no parece afectar en gran medida la comunicación sexual, ya que hubo un éxito de cópula alto.

Las diferencias existentes entre la dos “formas” de *A. lagotis* en el repertorio de cortejo no parecen en principio atribuibles al sustrato, ya que no se han encontrado diferencias entre ambas telas (González *et al.*, 2015b). Sin embargo, como habría diferencias entre ellas en los microambientes que habitan, características que se han señalado para otros licósidos como *Pardosa milivina* y *Schizocosa ocreata* (nivel de iluminación, predadores potenciales) (Taylor *et al.*, 2005; Lohrey *et al.*, 2009), podrían estar incidiendo en el repertorio sexual. También la

selección sexual podría haber influido en la divergencia de señales (Partan, 2004). La descripción del repertorio sexual dado para *A. lagotis* por parte de Stefani *et al.* (2011) no señala tensado entre las conducta precopulatorias pero sí la vibración y frotando de patas –conductas muy frecuentes en arañas constructoras de telas orbiculares como Araneidae (Robinson & Robinson, 1980)– además del tamborileo de pedipalpos (que podría parecerse más a los licósidos típicos). Esto sugiere un mosaico de variantes dentro de *A. lagotis*, quizá con distinto grado de dependencia a la tela, que habría que estudiar. No se descarta la existencia de diferencias entre las telas de ambas “formas”, en cuanto a dimensiones relativas de los componentes del embudo (tubo, plataforma e hilos barrera) relacionada con una mayor plasticidad fenotípica al momento de la construcción por parte de la “forma norte”.

Experiencias piloto en cautiverio con *Aglaoctenus oblongus*, especie hermana de *A. lagotis*, muestran conductas de cortejo que recuerdan más a las de un licósido errante que a uno de tela (M. González, obs. pers.), ya que no se observó el acto comportamental de tensado de la tela. Según datos preliminares, los individuos de *A. oblongus* viven parte de su vida como errantes y parte en tela, lo que incluiría el período reproductivo (Piacentini, 2011; F. Costa & M. González, datos no publicados). La existencia de elementos tanto de licósidos típicos como de licósidos de tela en el comportamiento sexual de *A. lagotis* podría sugerir que se encuentra en una posición intermedia desde una perspectiva evolutiva, entre una condición de vida y otra (errante y sedentaria de tela).

Durante mucho tiempo se ha atribuido a la tela una posición basal dentro de la familia Lycosidae (Jocqué, 1995; Zehethofer & Sturmbauer, 1998; Foelix, 2011), lo que sería el patrón general en arañas, que los grupos errantes deriven de constructores de tela (Foelix, 2011). Sin embargo el estudio en base a ADN de Murphy *et al.* (2006) cuestiona esta idea. El poseer tres uñas tarsales, como presentan los integrantes de la familia Lycosidae (Foelix, 1970; Jocqué, 1995), se ha asociado a la vida en tela (y es un carácter primitivo) y podría tomarse como otro indicador de que la tela es un carácter basal dentro del grupo. Pero estas tres uñas también están en familias sin tela, aún siendo del grupo Dionycha (Ramírez, 2014). También podría suceder que la capacidad de construir cámaras de cría de las arañas lobo (incluida *S. malitiosa*, según Capocasale & Costa, 1975) fuera una versión reducida de las (basales) telas en embudo. Sin embargo, el acarreo constante que hace la hembra de la ooteca adherida a las hileras (Foelix, 2011), que también está presente en su familia hermana Trechaleidae, es considerada una adaptación a la vida errante (Marshall, 1995). También lo es el hecho de que no haya asimetría antero-posterior notoria en el largo de las patas de los licósidos, como sí suelen portar las arañas de tela, de las familias Araneidae y Theridiidae (Marshall, 1995). Estudios futuros que muestren el efecto de las diferencias de sustrato en la atenuación de las señales sexuales, así como las respuestas de hembras con visión obstruida ante el cortejo de un conspecifico, entre otros, serán de gran utilidad para determinar qué tipo de información transmite cada acto comportamental y por cuál canal lo hace. También el análisis de otras Lycosidae con tela en todos o parte de sus estadios de vida permitirá avanzar en la correlación entre actos comportamentales y adaptación al sustrato.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Margarita Chiaraviglio, Martín J. Ramírez y Santiago Benitez-Vieyra (miembros del tribunal de Tesis del Doctorado en Ciencias Biológicas de Macarena González, en el marco de la cual se incluye el presente estudio). El Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), el Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT) y la Secretaría de Ciencia y Tecnología (SECYT) de la Universidad Nacional de Córdoba fueron fuentes de apoyo económico. Tres revisores anónimos enriquecieron sustancialmente el manuscrito.

REFERENCIAS

- Aisenberg A., Estramil N., Toscano-Gadea C. A. & González M. 2009. Timing of female sexual unreceptivity and male adjustment of copulatory behaviour under competition risk in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Journal of Ethology*, 27: 43-50.
- 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.
- Bardier G., Aisenberg A., Toscano-Gadea C. A. & Costa F. G. 2015. Wooing during day or night is not the same: an experimental study in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Ethology* doi: 10.1111/eth.12408
- Barth F. G. 2002. A Spider's world: senses and behavior. Springer-Verlag, Berlin. 394 pp.
- Benson K. & Suter R. B. 2013. Reflections on the *tapetum lucidum* and eyeshine in lycosoid spiders. *Journal of Arachnology*, 41: 43-52.
- Blumstein D. T., Evans C. S. & Daniel J. C. 2000. JWatcher [cited 2009 March 13]. <http://galliform.psy.mq.edu.au/jwatcher/>
- Bristowe W. S. & Locket G. H. 1926. The courtship of British lycosid spiders, and its probable significance. *Proceedings of the Zoological Society*, 22: 317-347.
- Bro-Jørgensen J. 2010. Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 292-300.
- Coelho L., Aisenberg A. & Costa F. G. 2010. Testing female receptiveness to novel or previous mating partners in a wolf spider. *Behaviour*, 147: 383-395.
- Costa F. G. 1975. El comportamiento precopulatorio de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae, Lycosidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 39: 359-368.
- Costa F. G. 1991. Fenología de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae, Lycosidae) como componente del criptozoos en Marindia, localidad costera del sur de Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2ª época), 6: 8-21.
- Costa F. G. & Simó M. 2014. Fenología de las arañas epígeas de una zona costera del sur de Uruguay: un estudio bianual con trampas de caída. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2ª época), 23: 1-15.
- Elias D. O. & Mason A. C. 2011. Signaling in variable environments: substrate-borne signaling mechanisms and communication behavior in spiders. Pp. 25-46. *In*: O'Connell-Rodwell,

- C. E. (Ed.) The use of vibrations in communication: properties, mechanisms and function across taxa. Transworld Research Network, Kerala.
- Elias D. O., Mason A. C. & Hoy R. R. 2004. The effect of substrate on the efficacy of seismic courtship signal transmission in the jumping spider *Habronattus dossenus* (Araneae: Salticidae). *Journal of Experimental Biology*, 207: 4105-4110.
- Elias D. O., Sivalingham S., Mason A. C., Andrade M. C. B. & Kasumovic M. M. 2010. Vibratory communication in the jumping spider *Phidippus clarus*: substrate-borne courtship signals are important for male mating success. *Ethology*, 116: 990-998.
- Endler J. A. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 340: 215-225.
- Foelix R. F. 1970. Structure and function of tarsal sensilla in the spider *Araneus diadematus*. *Journal of Experimental Zoology*, 175: 99-124.
- Foelix R. F. 2011. *Biology of spiders*, 3rd ed. Oxford University Press, New York. 419 pp.
- Galasso A. B. 2012. Comparative analysis of courtship in *Agelenopsis* funnel-web spiders (Araneae, Agelenidae) with an emphasis on potential isolating mechanisms. PhD Thesis. University of Tennessee. http://trace.tennessee.edu/utk_graddiss/1377.
- González M. 2015. Aspectos reproductivos de *Aglaoctenus lagotis*: estudio interpoblacional de una araña lobo sedentaria de gran variabilidad fenotípica. PhD Thesis. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- González M. & Costa F. G. 2008. Persistence of sexual reluctance in mated females and the importance of regular copulations in a wolf spider. *Ethology, Ecology and Evolution*, 20: 115-124.
- González M., Costa F. G. & Peretti A. V. 2014. Strong phenological differences between two populations of a Neotropical funnel-web wolf spider. *Journal of Natural History*, 48: 2183-2197.
- González M., Costa F. G. & Peretti A. V. 2015b. Funnel-web construction and the estimated immune costs in *Aglaoctenus lagotis* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 43: 158-167.
- González M., Peretti A. V. & Costa F. G. 2015a. Reproductive isolation between two populations of *Aglaoctenus lagotis*, a funnel-web wolf spider. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114: 646-658.
- González M., Peretti A.V., Viera C. & Costa F.G. 2013. Differences in sexual behavior of two distant populations of the funnel-web wolf spider *Aglaoctenus lagotis*. *Journal of Ethology*, 31: 175-184.
- Gordon S. D. & Uetz G. W. 2011. Multimodal communication of wolf spiders on different substrates: evidence for behavioral plasticity. *Animal Behaviour*, 81: 367-375.
- Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. 2003. *Past Palaeontological*, version 1.18. Copyright Hammer and Harper [cited 2009 March 15]. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Hebets E. A., Elias D. O., Mason A. C., Miller G. L. & Stratton G. E. 2008. Substrate-dependent signaling success in the wolf spider, *Schizocosa retrorsa*. *Animal Behaviour*, 75: 605-615.
- Hebets E. A. & Papaj E. R. 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 197-214.

- Hebets E. A. & Uetz G. W. 1999. Female responses to isolated signals from multimodal male courtship displays in the wolf spider genus *Schizocosa* (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour*, 57: 865-872.
- Hronsky M. 2006. Magnetic resonance study of the spider *Nephila edulis* and its liquid dragline silk. Doctoral and Habilitation thesis, Diss. ETHNo. 16704, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Switzerland Doi: <http://dx.doi.org/10.3929/ethz-a-005299740>
- Hughes M. 1996. The function of concurrent signals: Visual and chemical communication in snapping shrimp *Animal Behaviour*, 52: 247-257.
- Jocqué R. 1995. Spider strategies: beyond the web. *Nouvelles de la Science et des Technologies*, 13: 289-298.
- Johnstone R. A. 1995. Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. *Journal of Theoretical Biology*, 177: 87-94.
- Lohrey A. K., Clark D. L., Gordon S. D. & Uetz G. W. 2009. Antipredator responses of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) to sensory cues representing an avian predator. *Animal Behaviour*, 77: 813-821.
- Marshall S. D. 1995. Natural history, activity patterns, and relocation rates of a burrowing wolf spider: *Geolycosa xera archiboldi* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 23: 65-70.
- Murphy N. P., Frame1 nau V. W., Donellan S. C., Harvey M. S., Park Y. C. & Austin A. D. 2006. Phylogenetic reconstruction of the wolf spiders (Araneae: Lycosidae) using sequences from the 12S rRNA, 28S rRNA, and NADH1 genes: implications for classification, biogeography, and the evolution of web building behavior. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 583-602.
- Partan S. R. 2004. Multisensory animal communication. 225-240 pp. *En: Calvert, G. A., Spence, C. & Stein, B. E. (Eds.) The handbook of multisensory processes. The mit Press, Cambridge, Massachusetts, England.*
- Piacentini L. 2011. Three new species and new records in the wolf spider subfamily Sosippinae from Argentina (Araneae: Lycosidae). *Zootaxa*, 3018: 27-49.
- Ramírez M. J. 2014. The morphology and phylogeny of dionychan (Araneae: Araneomorphae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 390: 374 pp.
- Robinson M. H. & Robinson B. 1980. Comparative studies of the courtship and mating behavior of tropical araneid spiders. *Pacific Insects Monographs*, 36: 1-218.
- Santos A. J. & Brescovit A. D. 2001. A revision of the South American spider genus *Aglaoctenus* Tullgren, 1905 (Araneae, Lycosidae, Sosippinae). *Andrias*, 15: 75-90.
- Schult J. 1986. Zeichenvermitteltes Verhalten bei Spinnen. *Zeitschrift für Semiotik*, 3: 253-276.
- Sordi S. 1996. Ecologia de populações da aranha *Porrimosia lagotis* (Lycosidae) nas reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japí, Jundai (SP). PhD Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Sao Paulo.
- Stefani V., Del-Claro K., Silva L. A., Guimaraes B. & Tizo-Pedroso E. 2011. Mating behavior and maternal care in the tropical savanna funnel-web spider *Aglaoctenus lagotis* Holmberg (Araneae: Lycosidae). *Journal of Natural History*, 45: 1119-1129.
- Stratton G. E. 2005. Evolution of ornamentation and courtship behavior in *Schizocosa*: insights from a phylogeny based on morphology (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 33: 347-376.

- Taylor A. R., Persons M. H. & Rypstra A. L. 2005. The effect of perceived predation risk on male courtship and copulatory behavior in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 33: 76-81.
- Wiley R. H. 1983. The evolution of communication: information and manipulation. Pp. 156-189. *En: Halliday, T. R. & Slater, P.J.B. (Eds.) Animal behaviour 2: Communication*. New York: Freeman.
- Wilgers D. J. & Hebets E. A. 2011. Complex courtship displays facilitate male reproductive success and plasticity in signaling across variable environments. *Current Zoology*, 57: 175-186.
- Yoo J. S. & Framenau V. W. 2006. Systematics and biogeography of the sheet-web building wolf spider genus *Venonia* (Araneae: Lycosidae). *Invertebrate Systematics*, 20: 675-712.
- Zehethofer K. & Sturmbauer C. 1998. Phylogenetic relationships of central European wolf spiders (Araneae: Lycosidae) inferred from 12S ribosomal DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 10: 391-398.

Fecha de Recepción: 15 de Octubre de 2015
Fecha de Aceptación: 13 de Noviembre de 2015.