

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA, GESTACIÓN Y CANTIDAD DE CRÍAS DE SEIS ESPECIES DE ESCORPIONES DE URUGUAY (SCORPIONES: BOTHRIURIDAE, BUTHIDAE, EUSCORPIIDAE)

Carlos A. Toscano-Gadea

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Av. Italia 3318, 11600, Montevideo, Uruguay. ctoscanogadea@gmail.com

RESUMEN

Se brindan datos sobre algunos aspectos de la biología reproductiva de seis especies de escorpiones pertenecientes a las tres familias reportadas para el Uruguay: Bothriuridae: *Bothriurus bonariensis* (C.L. Koch, 1843); *B. buecherli* San Martín, 1963, *B. rochensis* San Martín, 1965 y *Urophonius iheringii*, Pocock, 1893; Buthidae: *Tityus uruguayensis* Borelli, 1901 y la introducida Euscorpidae: *Euscorpis flavicaudis* (De Geer, 1778). Se discuten las estrategias reproductivas de estas especies. Se aportan datos, por primera vez, sobre la biología de dos especies endémicas de Uruguay (*B. buecherli* y *B. rochensis*) y se estudia la ocurrencia de reproducción partenogenética reportada para *T. uruguayensis* en base a la cría de ejemplares bajo condiciones de laboratorio y las colectas realizadas en los últimos diez años.

Palabras clave: Biología reproductiva, Bothriuridae, Buthidae, Euscorpidae, Escorpiones.

ABSTRACT

Reproductive strategies, gestation and number of offspring of six species of Uruguayan scorpions. We provide data on some aspects of the reproductive biology of seven species of scorpions belonging to the three families reported for Uruguay: Bothriuridae: *Bothriurus bonariensis* (CL Koch, 1843); *B. buecherli* San Martin, 1963, *B. rochensis* San Martin, 1965 and *Urophonius iheringii*, Pocock, 1893; Buthidae: *Tityus uruguayensis* Borelli, 1901 and the introduced Euscorpidae: *Euscorpis flavicaudis* (De Geer, 1778). Reproductive strategies of these species are discussed. For the first time, data on the biology of two endemic species of Uruguay (*B. buecherli* and *B. rochensis*) are provided, and the occurrence of parthenogenetic reproduction reported for *T. uruguayensis* is studied based on breeding individuals under laboratory conditions and field captures during the last ten years.

Keywords: Reproductive biology, Bothriuridae, Buthidae, Euscorpidae, Scorpiones.

INTRODUCCIÓN

A pesar de la profusa bibliografía sobre la sistemática, distribución, preferencias ecológicas y diversidad biológica en escorpiones (Polis, 1990; Brownell & Polis, 2001) poco se conoce

sobre el comportamiento sexual de los escorpiones. Hasta la fecha existe información sobre el cortejo y transferencia espermática de aproximadamente 50 de las cerca de 1.600 especies de escorpiones conocidas (Fet *et al.*, 2000; Outeda Jorge, 2010), aunque mucha de esa información carece de detalles y exactitud (Peretti, 2014). Algo similar ocurre con otros aspectos de la historia de vida de este grupo de arácnidos, tales como el tamaño de la camada y la inversión reproductiva (Outeda Jorge, 2010).

El período de tiempo entre la fertilización y el alumbramiento es muy variable dependiendo de las especies, alcanzando desde algunos meses hasta años (Brownell & Polis, 2001). A diferencia de lo que ocurre en otros arácnidos, los escorpiones son vivíparos, desarrollando sus crías internamente. Una vez nacidos las crías finalizan su desarrollo sobre el dorso de la madre, manteniéndose con ella hasta que realizan el primer cambio de piel (Polis, 1990; Brownell & Polis, 2001).

En los últimos años, distintos estudios comenzaron a arrojar luz sobre estos temas, principalmente en algunas de las especies pertenecientes a las familias Buthidae y Bothriuridae de América del Sur (Maury, 1968; 1969; Peretti, 1992; 1995; 1996; 1997; Lourenço, 1996; 2000; 2008; Castelvetri & Peretti, 1999; Peretti *et al.*, 2000; Machado & Vasconcellos-Neto, 2000; Farcic Mineo *et al.*, 2003; Aguiar *et al.*, 2008; Outeda-Jorge *et al.*, 2009; Ross, 2009; Olivero *et al.*, 2012).

En Uruguay, los estudios a este respecto comenzaron con Zolessi (1956; 1985), San Martín (1961), San Martín & Gambardella (1967; 1974) y Varela (1961) enfocándose principalmente en aspectos reproductivos y ecológicos de *Bothriurus bonariensis* (C. L. Koch, 1842), *Tityus uruguayensis* Borelli, 1901 y *Urophonius iheringii* Pocock, 1893. Recientemente, Toscano-Gadea (1998; 2010) aportó datos sobre una especie introducida de Euscorpiidae, *Euscorpius flavicaudis* (De Geer, 1778) y una especie endémica de Uruguay, *Bothriurus buecherli* San Martín 1963. Sin embargo muchos aspectos relacionados con las formas de producir descendencia y estrategias reproductivas de las especies uruguayas aún son poco conocidas.

El presente trabajo tiene como objetivo aportar datos sobre las estrategias reproductivas, la gestación y la cantidad de crías de seis especies de escorpiones pertenecientes a la familia Buthidae, Euscorpiidae y Bothriuridae presentes en Uruguay, y comparar los resultados obtenidos con la información bibliográfica disponible.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los datos del presente trabajo se obtuvieron a partir de la cría, en condiciones de laboratorio, de 180 escorpiones pertenecientes a las familias Bothriuridae, Buthidae y Euscorpiidae, durante el período 2005 - 2015. La familia Bothriuridae estuvo representada por 112 ejemplares: 52 *B. bonariensis* (30 hembras y 22 machos); 29 *B. rochensis* (15 hembras y 14 machos), 25 *B. buecherli* (13 hembras y 12 machos) y 6 hembras de *U. iheringii*. Buthidae por 52 ejemplares de *T. uruguayensis* (38 hembras y 14 machos) y Euscorpiidae por 16 ejemplares (9 hembras y 7 machos) de *E. flavicaudis*.

Los ejemplares de *B. bonariensis*, fueron colectados en los Departamentos de Canelones (2 ♂, 3 ♀), Cerro Largo (2 ♂, 1 ♀), Durazno (1 ♂, 2 ♀), Lavalleja (11 ♂, 6 ♀), Maldonado (1 ♂, 1 ♀),

Montevideo (2 ♀), Paysandú (2 ♂, 1 ♀), Rivera (7 ♂, 2 ♀), Rocha (1 ♂), Tacuarembó (3 ♂, 2 ♀) y Treinta y Tres (2 ♀). Todos los ejemplares de *B. rochensis* fueron colectados en el Departamento de Rocha, la totalidad de los ejemplares de *B. buecherli* fueron colectados en Canelones y los de *E. flavicaudis* en Montevideo.

Los ejemplares de *T. uruguayensis* fueron colectados en los departamentos de Canelones (1 ♂, 3 ♀), Florida (1 ♀), Lavalleja (1 ♂, 1 ♀), Montevideo (3 ♂, 5 ♀), Rivera (7 ♂, 21 ♀), Treinta y Tres (2 ♂, 4 ♀) y Tacuarembó (3 ♀) en estado adulto. Para confirmar el sexo de los machos, los catorce ejemplares fueron diseccionados buscando la presencia de hemiespermatóforos.

Finalmente, los ejemplares de *U. iheringii* fueron colectados en Lavalleja (4 ♀) y Río Negro (2 ♀), en estado adulto.

La temperatura promedio durante el período de cría fue de 23.2 ± 5.0 °C y la humedad promedio osciló entre el 50 y el 80%. Una vez colectados, los ejemplares fueron mantenidos en Placas de Petri de 9 cm de largo por 3 cm de alto con arena como sustrato y un algodón humedecido con agua como fuente de humedad. En el laboratorio, tanto adultos como juveniles, fueron alimentados con larvas de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Tenebrionidae, ejemplares juveniles de *Blaptica dubia* Serville, 1839 (Blattodea, Blattellidae), ejemplares adultos de *Metaltella simoni* (Keyserling, 1877) (Araneae, Amphinectidae) e isópodos adultos (Isopoda).

Luego de las experiencias de comportamiento sexual, las hembras de Bothriuridae fueron cambiadas a recipientes plásticos transparentes de 6.5 cm de base, 8 cm de altura y 7.5 de boca, con arena como sustrato y un algodón humedecido con agua como fuente de humedad. El cambio de recipiente se realizó buscando dar a las hembras un lugar donde refugiarse y realizar las cámaras de gestación. Estas cámara de gestación consisten en pequeños refugios, con forma mas o menos circular, que realizan las hembras durante la gestación de las crías.

Para el presente estudio, se utilizaron ejemplares de *B. bonariensis*, *B. rochensis*, *B. buecherli* y *E. flavicaudis* colectados como juveniles y que alcanzaron el estadio adulto en condiciones de laboratorio. Dado que los ejemplares juveniles de las especies *T. uruguayensis* y *U. iheringii* no se adaptan fácilmente a la cría bajo condiciones de laboratorio, solo se analizaron los datos correspondientes a los ejemplares adultos.

El análisis de los datos se realizó con el paquete estadístico Past versión 1.18 (Hammer *et al.*, 2003). 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 siguieron la normalidad y la homogeneidad de varianzas, se utilizó el test de comparación global ANOVA y el Test de t de Student (aplicado para las comparaciones de a pares), para comparar el número de crías y el tiempo de la relación madre-cría entre las seis especies de escorpión. Cuando se compararon frecuencias se utilizó el test binomial.

Para la determinación de los ejemplares se siguió a Ojanguren-Affilastro (2005) y Toscano-Gadea (2012). El material de referencia fue depositado en la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias, en Montevideo, Uruguay.

RESULTADOS

Adultez

En *B. bonariensis* los machos fueron quienes más tempranamente comenzaron a realizar la última muda para alcanzar el estado adulto. Las mudas ocurren desde los primeros días de octubre y se extienden hasta diciembre, con un pico máximo en noviembre. Los machos de *B. rochensis* realizaron su última muda para alcanzar el estadio adulto desde octubre a enero y los machos de *B. buecherli* comienzan sus mudas al estado adulto un poco después que las dos especies anteriores, desde noviembre a enero, con un pico en diciembre (Fig. 1).

Las hembras de *B. bonariensis* comenzaron a mudar un poco después que los machos, pero lo hicieron por un período de tiempo más restringido, desde los primeros días de diciembre hasta finales de enero. Las hembras de *B. rochensis*, también comenzaron a mudar un poco después de lo observado en los machos, desde noviembre a enero. El período de muda de las hembras *B. buecherli* fue coincidente con el de los machos, comenzando en octubre y finalizando en enero (Fig. 1). Tanto machos como hembras de *E. flavicaudis*, realizaron su muda al estado adulto durante el mes de noviembre.

Período sexual

Las cópulas ocurrieron entre los meses de noviembre y marzo en *B. bonariensis* y en *B. rochensis*, mientras que *B. buecherli* tuvo su período sexual desde diciembre a mayo. Las cópulas en *E. flavicaudis* ocurrieron entre los meses de noviembre y febrero (Fig. 2).

Construcción de las cámaras de gestación

Luego de las cópulas, las hembras de *B. bonariensis* comenzaron la construcción de las cámaras de gestación a partir de mayo y finalizando en julio; mientras que las de *B. rochensis* lo hicieron un poco antes, a partir de abril, extendiéndose hasta julio. Las hembras de *B. buecherli* comenzaron la construcción de las cámaras de gestación a partir de junio y finalizando en el mes de agosto. Las hembras de *U. iheringii* realizaron la construcción de la cámara de gestación desde los meses de setiembre y octubre (Fig. 3). Para la construcción de las cámaras de gestación, las hembras de las cuatro especies, utilizan sus patas para remover el sustrato, posteriormente apoyan sus pedipalpos en el piso y caminan hacia atrás, retirando de esta forma el sustrato que las patas habían removido inicialmente. Alternativamente utilizan el metasoma para empujar el sustrato retirado hacia un costado de la galería. Las cámaras de gestación realizadas en condiciones de laboratorio son similares a las observadas en condiciones naturales (Figs. 4 y 5), poseen forma más o menos esférica y su diámetro es algo superior al tamaño de las hembras.

Gestación y nacimiento

Los nacimientos de las tres especies de *Bothriurus*, estuvo restringido a tres meses, comenzando a partir de noviembre (12%; N = 7) y concentrándose durante los meses de diciembre (52%, N = 30) y enero (37%, N = 21). Las hembras de *U. iheringii* realizaron la construcción de la cámara de gestación durante los meses de setiembre (33.3%, N = 2) y octubre (66.6%, N = 4) y la gestación ocurrió durante los meses de marzo (33%, N = 2); abril

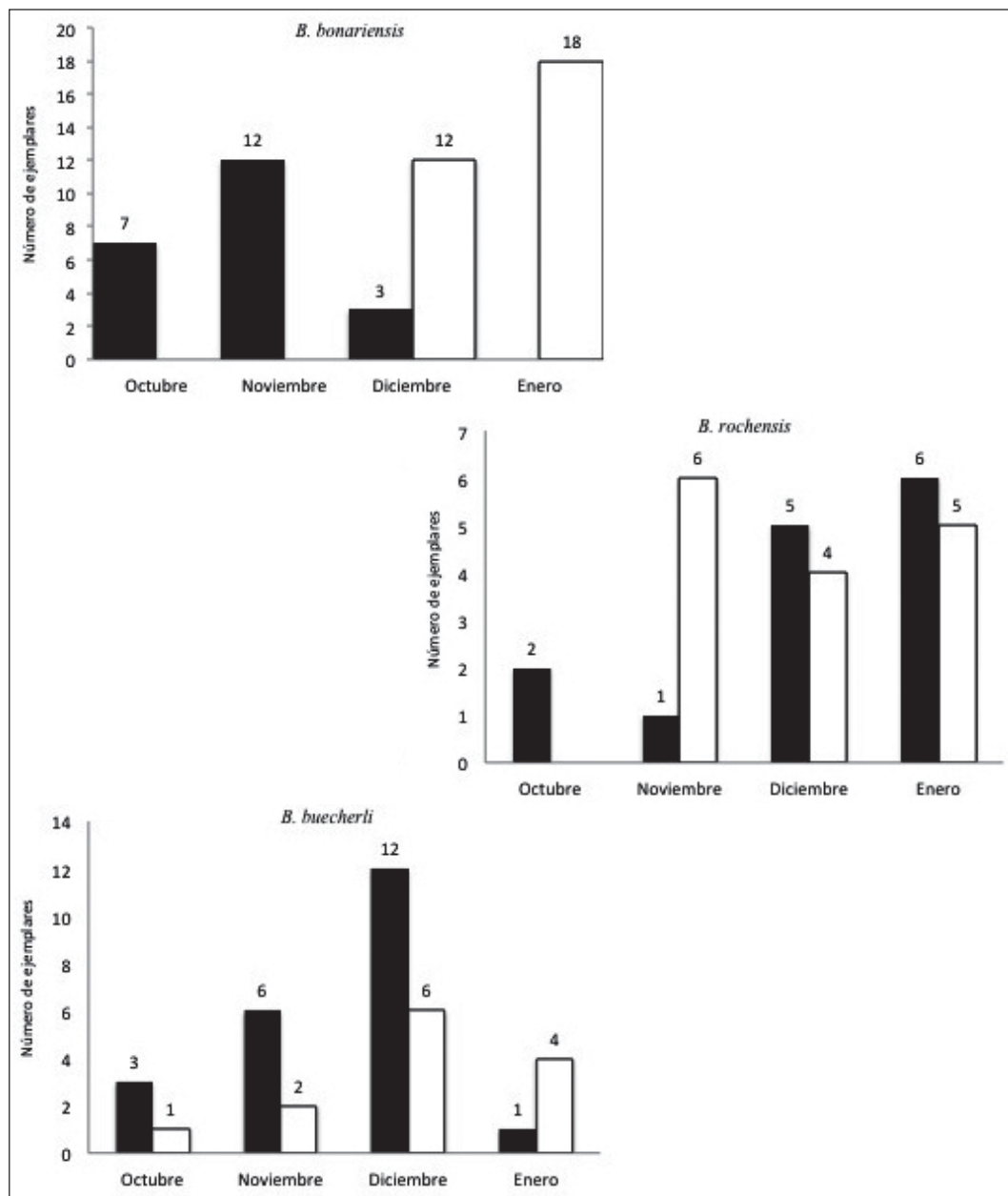


Fig. 1. Período de la última muda para alcanzar el estadio adulto en *Bothriurus bonariensis*, *Bothriurus rochensis* y *Bothriurus buecherli*. Machos en negro, hembras en blanco.

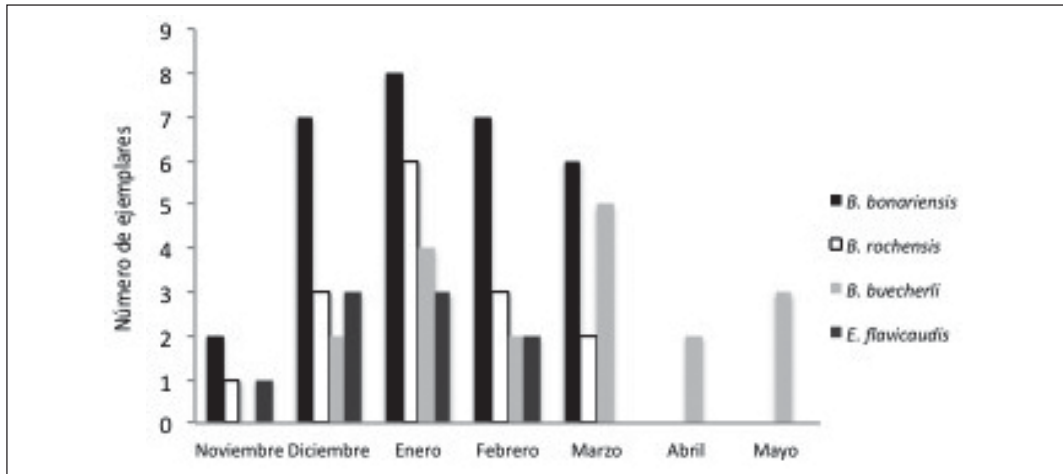


Fig. 2. Período sexual de *Bothriurus bonariensis*, *Bothriurus rochensis*, *Bothriurus buecherli* y *Euscorpium flavicaudis*.

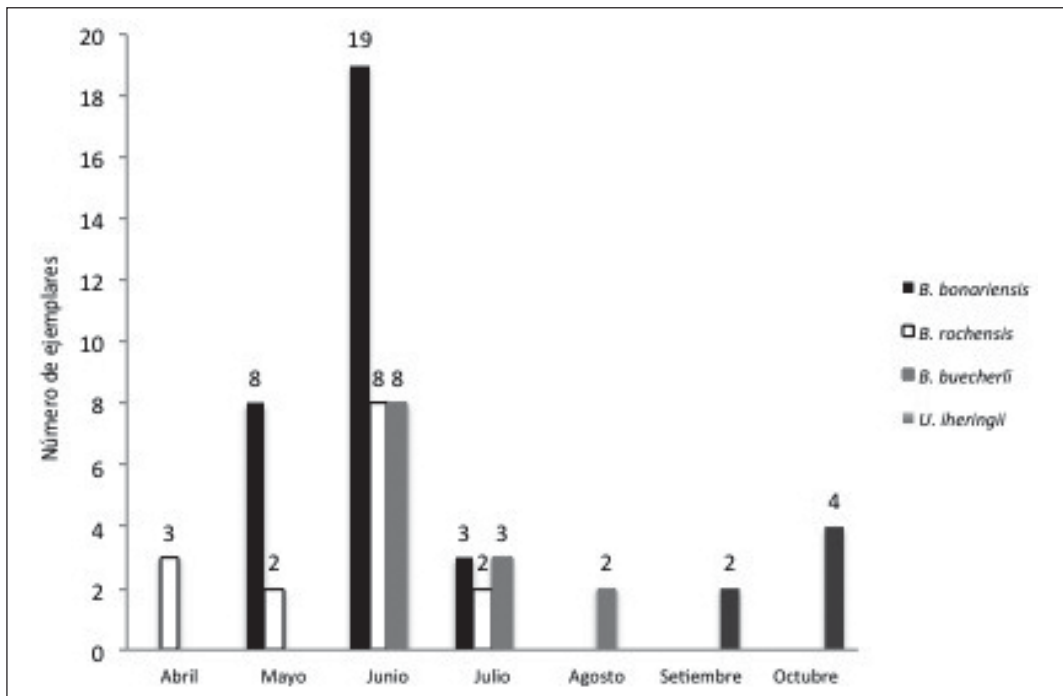


Fig. 3. Período de construcción de las cámaras de gestación por parte de las hembras de *Bothriurus bonariensis*, *Bothriurus rochensis*, *Bothriurus buecherli* y *Urophonius iheringii*.



Fig. 4. Hembra de *Bothriurus bonariensis*, dentro de la cámara de cría (construida en el laboratorio).

(50%, N = 3) y mayo (17%, N = 1). Los nacimientos de *E. flavicaudis* fueron muy sincrónicos, todos ocurrieron durante el mes de enero.

Las hembras de *T. uruguayensis* comenzaron a tener descendencia durante los meses de diciembre (32%, N = 12), enero (42%, N = 16) y febrero (26%, N = 10). A diferencia de las especies de Bothriuridae, no se observó que las hembras de *E. flavicaudis* ni las de *T. uruguayensis* realizaran cámaras de gestación previas a los nacimientos.

Números de cría por parto y tiempo de relación madre-cría.

La especie con el mayor promedio de crías fue *B. rochensis*: 43.8 ± 12.8 (máx. 61 – mín. 18), le siguió *B. bonariensis* con 34.5 ± 13.2 (máx. 65 – mín. 8), muy cerca se encontraron *B. buecherli* con 24.1 ± 7.5 crías (máx. 34 – mín. 7) y *E. flavicaudis* con 24 ± 14 hijos (máx. 40 – mín. 3), *U. iheringii* con 17.2 ± 12 hijos (máx. 38 – mín. 6) y finalmente, *T. uruguayensis* con 14.9



Fig. 5. Hembras de *Bothriurus bonariensis* del Departamento de Río Negro, dentro de las cámaras de cría.

± 4.7 hijos (máx. 24 – mín. 6). ANOVA $F = 22.95$, $p < 0.0001$ para el número de crías por parto y ANOVA $F = 16.58$, $p < 0.0001$ para el tiempo de relación madre cría. En la Tabla 1 se dan los datos comparativos por especie.

El tiempo de relación madre cría se determinó desde el momento del nacimiento de las crías hasta que realizan la primera muda y se bajan del dorso de la madre. Las hembras de *U. iheringii* fueron las que más tiempo se mantuvieron junto a las crías, con un promedio de 20.5 ± 4.5 días (máx. 27 - mín. 14), seguido por *B. bonariensis* con 17.2 ± 3.6 días (máx. 24 - mín. 11); *B. rochensis* 13.4 ± 2.7 días (máx. 18 - mín. 7) y *B. buecherli* con 13.1 ± 4.3 días (máx. 22- mín. 7). Finalmente *T. uruguayensis* y *E. flavicaudis* fueron las hembras que menor cantidad de días se mantuvieron con las crías con 7.6 ± 2.3 días (máx. 12 - mín. 4) y 7.2 ± 1.7 días (máx. 11- mín. 6).

Sobrevida de los adultos en el laboratorio

Para las especies que realizaron su muda de maduración en el laboratorio, el período de sobrevida se calculó a partir de esa muda y hasta el momento de su muerte. Para las especies que fueron recolectados como adultos, el tiempo de sobrevida se calculó desde el momento en que tuvieron descendencia hasta el momento de la muerte. Las hembras de todas las especies estudiadas tuvieron una sobrevida mayor que los machos. Las hembras de *T. uruguayensis* fueron las más longevas con un promedio de 764.6 ± 368.3 días (máx. 1501 – mín. 169). Le siguieron las hembras de *E. flavicaudis* con 746.3 ± 76.9 días (máx. 841 – mín. 619), de *B. buecherli* con 440 ± 170.7 días (máx. 753 – mín. 254), de *B. rochensis* con 427.3 ± 176.4 días (máx. 776 – mín. 102), de *B. bonariensis* con 359 ± 23.5 días (máx. 762 – mín. 191) y finalmente las de *U. iheringii* con 246.7 ± 44.7 días (máx. 301 – mín. 195) (Fig. 6).

Resultados similares se obtuvieron con los machos. Los machos de *T. uruguayensis* fueron los más longeivos, con un promedio de 684 ± 152.1 días (máx. 811 – mín. 101). Le siguieron los machos de *E. flavicaudis* con 481.1 ± 92.1 días (máx. 613 – mín. 340), seguidos por los de *B. rochensis* y *B. bonariensis* con 317.9 ± 62.6 días (máx. 390 – mín. 209) y 314.1 ± 64.3 días (máx. 395 – mín. 180) y finalmente los de *B. buecherli* con 260.9 ± 46.4 días (máx. 299 – mín. 154) (Fig. 6).

Análisis de los ejemplares de *Tityus uruguayensis*

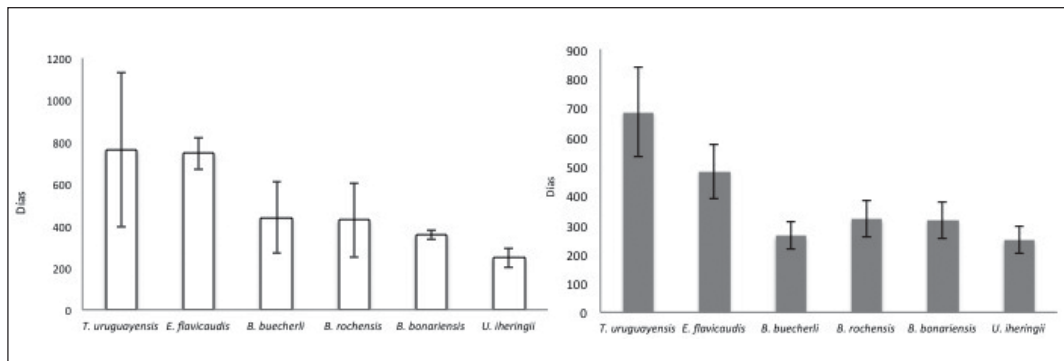
De las 38 hembras de *T. uruguayensis*, 9 (24%) sobrevivieron menos de un año en el laboratorio, esto significa que estas hembras, luego de haber tenido crías, no llegaron a un segundo período reproductivo ($p = 0.0008$), 13 (34%) alcanzaron un segundo período reproductivo luego de haber tenido crías ($p = 0.04$), 12 (32%) alcanzaron dos períodos reproductivos luego de haber tenido crías ($p = 0.002$) y, finalmente, 4 (10%) alcanzaron tres períodos reproductivos luego de haber tenido crías ($p = 0.0001$). Una vez muertas, todas las hembras fueron diseccionadas y en ningún caso se observaron embriones en desarrollo en su interior. Asimismo, en ningún caso se observó que luego de producido un alumbramiento las hembras volvieran a parir. De los 14 machos de *T. uruguayensis*, 6 (42.9%) sobrevivieron más de un año en el laboratorio y los restantes 8 (57.1%), lo hicieron por más de dos años en el laboratorio.

DISCUSIÓN

Los datos obtenidos en el laboratorio sobre el ciclo de actividad de las especies de Bothriuridae de Uruguay son coincidentes con los observados en los relevamientos realizados por Costa y Pérez-Miles (1994) y Toscano-Gadea (2002; 2013). Los machos de *B. bonariensis* pueden alcanzar la muda de maduración al estado adulto aproximadamente entre uno y dos meses antes que las hembras. De esta forma, hembras vírgenes tendrán opciones de encontrarse con machos en buenas condiciones (bien alimentados y con los hemiespermatóforos desarrollados) inmediatamente comiencen con su actividad de superficie, los primeros días de diciembre. Los datos obtenidos sobre la presencia de machos listos para reproducirse antes que las hembras, apoyan lo señalado por Peretti (1996) en relación a un escenario reproductivo con una fuerte competencia entre machos por el acceso a las hembras, ya que el primer macho en acceder a la hembra tendría prioridad espermática (Castelvetri & Peretti, 1999). En el mismo sentido y

Tabla 1. Comparación del número de crías por parto y la duración del período madre-cría de las especies estudiadas.

Especies	Número de Crías por parto	Tiempo relación madre-cría
<i>B. rochensis</i> - <i>B. bonariensis</i>	$t = 2,30, p = 0,03$	$t = -3,08, p = 0,004$
<i>B. rochensis</i> - <i>B. buecherli</i>	$t = 4,87, p < 0,0001$	$t = -0,17, p = 0,86$
<i>B. rochensis</i> - <i>E. flavicaudis</i>	$t = 6,12, p < 0,0001$	$t = 6,02, p < 0,0001$
<i>B. rochensis</i> - <i>U. iheringii</i>	$t = 4,40, p = 0,0003$	$t = -0,99, p = 0,33$
<i>B. rochensis</i> - <i>T. uruguayensis</i>	$t = 12,2, p < 0,0001$	$t = -8,40, p < 0,0001$
<i>B. bonariensis</i> - <i>B. buecherli</i>	$t = 2,63, p = 0,012$	$t = 2,06, p = 0,05$
<i>B. bonariensis</i> - <i>E. flavicaudis</i>	$t = 4,05, p = 0,0002$	$t = 7,54, p < 0,0001$
<i>B. bonariensis</i> - <i>U. iheringii</i>	$t = 2,93, p = 0,006$	$t = 0,02, p = 0,98$
<i>B. bonariensis</i> - <i>T. uruguayensis</i>	$t = 8,5, p < 0,0001$	$t = 12,67, p < 0,0001$
<i>B. buecherli</i> - <i>E. flavicaudis</i>	$t = 3,10, p = 0,005$	$t = 4,16, p < 0,0001$
<i>B. buecherli</i> - <i>U. iheringii</i>	$t = 1,53, p = 0,14$	$t = -2,37, p = 0,04$
<i>B. buecherli</i> - <i>T. uruguayensis</i>	$t = 5,25, p < 0,0001$	$t = -6,79, p < 0,0001$
<i>E. flavicaudis</i> - <i>U. iheringii</i>	$t = -0,55, p = 0,59$	$t = -7,46, p < 0,0001$
<i>E. flavicaudis</i> - <i>T. uruguayensis</i>	$t = 0,14, p = 0,89$	$t = 0,02, p = 0,99$
<i>U. iheringii</i> - <i>T. uruguayensis</i>	$t = 1,02, p = 0,31$	$t = 11,4, p < 0,0001$

**Fig. 6.** Sobrevida de hembras (izquierda) y machos (derecha) de las especies de escorpiones estudiadas.

considerando que los machos no viven más allá de un período reproductivo, que demoran entre 5 y 7 días para regenerar un espermátforo (Peretti, 1996) y que las hembras aceptan como máximo cuatro cópulas por temporada reproductiva (Castelvetri & Peretti, 1999), estos machos "primerizos", poseen mas chances de inseminar a un mayor número de hembras durante toda la temporada reproductiva que machos que lo hagan a partir de diciembre. El período de actividad sexual observado en el laboratorio para *B. bonariensis*, fue similar al señalado por Zolessi (1956); Varela (1961); Peretti (1995, 1996); Castelvetri & Peretti (1999) y Toscano-Gadea (2002, 2013).

Una estrategia intermedia podría ocurrir en *B. rochensis*. En esta especie los machos también alcanzan la muda de maduración un poco antes que las hembras, pero tanto machos como hembras finalizaron sus mudas de maduración durante el mes de enero, lo cual plantea la presencia de hembras vírgenes hasta bien entrado este mes. Si bien los machos no viven mas allá de un período reproductivo (Toscano-Gadea, obs. pers.), es posible que también exista un escenario ventajoso para aquellos machos que mudan antes del período reproductivo ya que, al igual que *B. bonariensis*, estarían en condiciones de acceder a hembras desde el comienzo de la temporada sexual femenina. Más estudios son necesarios para determinar el grado de poliandria que poseen las hembras y si estas forman un tapón genital como ocurre en otras hembras de la familia Bothriuridae (Peretti, 2010).

B. buecherli parece tener una estrategia distinta, ya que tanto machos como hembras parecen alcanzar su madurez e iniciar el ciclo de superficie al mismo tiempo. Asimismo, el período para realizar las mudas que permitan alcanzar el estado adulto se extiende hasta bien entrado el mes de febrero. Esto parece sugerir un escenario donde existiría disponibilidad de hembras vírgenes y/o receptivas durante todo el período sexual. Otras características como la cantidad de cópulas que las hembras aceptarían por período reproductivo fueron señaladas por Toscano-Gadea (2010).

El momento de la construcción de las cámaras de gestación para *B. bonariensis*, *B. rochensis* y *B. buecherli* es invernal y coincide con el observado en condiciones de campo (San Martín, 1961). Sin embargo la gestación dentro de éstas cámaras difiere en el tiempo entre las tres especies. *Bothriurus rochensis* posee la gestación mas larga (entre 7 y 8 meses), mientras que *B. buecherli* posee el período de gestación mas corto (entre 5 y 6 meses). Por otro lado *B. bonariensis* presentó un período de gestación intermedio (6 a 7 meses) y levemente menor al observado por Varela (1961), quien señaló que ésta especie tardó aproximadamente doce meses en dar a luz.

Las hembras de *U. iheringii* en condiciones de laboratorio comenzaron la construcción de la cámara de gestación y dieron a luz un poco antes que lo observado por Maury (1969) y San Martín & Gambardella (1974). Los resultados obtenidos señalan que las hembras construyen la cámara de gestación a partir del mes de setiembre, mientras Maury (1969) observó hembras en cámaras de gestación en condiciones naturales a partir de octubre. Los nacimientos en el laboratorio comenzaron luego de lo señalado por Maury (1969) y San Martín & Gambardella (1974), quienes los observaron durante los meses de diciembre, enero y febrero. Lo mismo sucede con otra especie invernal, *U. brachycentrus*, en Córdoba, Argentina (Oviedo & Peretti com. pers.) La adaptación al laboratorio podría explicar el desfase observado en el ciclo de *U. iheringii*, ya que los los ejemplares recolectados eran hembras adultas en estado de gestación. Su acondicionamiento a los recipientes donde fueron criados, la alimentación y las condiciones

de temperatura y humedad pueden haber variado su ciclo. La existencia de un ciclo de actividad de superficie invernal fue observado por Maury (1979), Costa & Pérez-Miles (1994) y Ojanguren-Affilastro (2005) quienes propusieron que esta sería una estrategia para evitar la competencia por recursos con otras especies más abundantes y más grandes.

La muda de maduración sincrónica que presentaron los machos de *E. flavicaudis* en el presente estudio, no es coincidente con lo observado por Benton (1992a), quien determinó que algunos machos son capaces de alcanzar la madurez antes y con un número menor de mudas (seis y siete estadios respectivamente). Una posible explicación para los resultados obtenidos puede estar en la cantidad de alimento recibido por los machos de *E. flavicaudis* en condiciones de laboratorio. Benton (1992a) sugiere que la diferencia entre la cantidad de mudas necesarias para que los machos alcancen la madurez puede deberse a la cantidad de alimento disponible. Si la cantidad de alimento es la suficiente, los estados juveniles podrían madurar antes y tener un número menor de mudas, mientras que si esta es insuficiente lo harían después y con un número mayor de mudas. Los machos criados en el laboratorio fueron alimentados todos el mismo día y con el mismo tipo de presa, lo cual podría haber generado un escenario de alimento suficiente como el propuesto por Benton (1992a) y por ello la sincronía en la maduración observada. Otra posible explicación podría estar relacionada con las condiciones ambientales. Las condiciones de la población estudiada por Benton (1992b) son diferentes a las observadas en Uruguay (Toscano-Gadea, 1998). Estudios futuros, con una población estable en nuestro país, buscarán determinar las eventuales diferencias entre ambas poblaciones y el grado de adaptabilidad de la especie.

El tamaño de la camada y el tiempo que las crías permanecen sobre el dorso de las hembras fue muy variable en las especies estudiadas. El promedio de hijos de *B. bonariensis*, *U. iheringii* y *E. flavicaudis* fue menor al señalado por Varela (1961), Maury (1969), y Benton (1991), pero levemente superior al señalado por Zolessi para *T. uruguayensis* (1985). Asimismo, el tiempo que las crías se mantuvieron sobre el dorso de la madre (antes de la primera muda) fue mayor al indicado por Varela (1961) para *B. bonariensis*, similar a los señalados por Benton (1991) para *E. flavicaudis* y levemente menor en *U. iheringii* (Maury, 1969). La diferencia en la cantidad de días que se mantuvieron las crías sobre el dorso de las hembras de *B. bonariensis* y de *U. iheringii* podría estar reafirmando la importancia de las cámaras de gestación y las condiciones que brindan a las hembras y la progenie. Ambas especies construyen estas cámaras debajo de la superficie y sin salida al exterior, por lo cual la presencia de luz es nula. En los recipientes donde fueron criadas en el laboratorio, las hembras pudieron realizar las cámaras pero no pudieron cubrirlas, por lo tanto la presencia de luz proveniente de una ventana puede haber afectado el tiempo de permanencia sobre el dorso de la madre. Lo observado en *T. uruguayensis* y en *E. flavicaudis*, quienes no realizan este tipo de estructura, parece apoyar esta idea ya que el período de tiempo en que las crías se mantienen sobre las madres no fue afectado por el mantenimiento en el laboratorio.

Los machos de todas las especies estudiadas vivieron menos tiempo que las hembras coespecíficas. Los resultados obtenidos en el presente trabajo coinciden con lo indicado por Peretti (1996), quien señaló que los machos de *B. bonariensis*, provenientes de la Provincia de Córdoba, Argentina, no sobreviven más allá de un período reproductor. Lo mismo parece suceder con las hembras, las cuales morirían luego de un período reproductor, tal cual lo señalo

Varela (1961), aunque el período de sobrevivida luego del nacimiento de las crías fue superior al observado por Peretti (1997). Los machos de *B. rochensis* y *B. buecherli* solo sobreviven un período reproductor, pero las hembras de ambas especies fueron capaces de superar el año luego del nacimiento de las crías, lo cual sugiere que, en condiciones naturales, pueden sobrevivir un segundo período reproductor. Los machos de *E. flavicaudis*, fueron capaces de sobrevivir un solo período reproductor, mientras que las hembras fueron capaces de hacerlo hasta dos períodos reproductores, lo cual es coincidente con lo señalado por Benton (1992b) para ejemplares pertenecientes a una población ubicada en la isla de Sheppey, en Kent, Inglaterra. Estudios futuros buscarán determinar la receptividad de las hembras en ese segundo período reproductivo.

La partenogénesis es un evento raro en escorpiones. Este tipo de reproducción se ha reportado en diez especies en un total aproximado de 1.600 conocidas hasta el momento (Lourenço, 2008; Walburg, 2011). Nueve de estas especies pertenecen a la familia Buthidae y 6 al género neotropical *Tityus* (Lourenço, 2008). La partenogénesis en *T. uruguayensis* fue observada por Zolessi (1985) en base a la cría de ejemplares nacidos en condiciones de laboratorio a partir de hembras adultas y a la ausencia de machos en las recolecciones realizadas en el campo. Sin embargo, Mello-Leitao (1945) señala la presencia de machos en el Departamento de Salto (Uruguay), posteriormente Lourenço & Maury (1985) señalan la presencia de machos en la Provincia de Entre Ríos (Argentina), Río Grande do Sul (Brasil) y Artigas (Uruguay), abarcando toda el área de distribución de la especie, y finalmente, Toscano-Gadea (2001) señala la presencia de machos recolectados en dos poblaciones de Uruguay, utilizando dos métodos de recolección distintos (manual y trampas de caída), encontrando en ambas poblaciones una relación sexual hembra – macho similar a la de otras especies sexuadas pertenecientes al género *Tityus* (Matthiesen, 1960; Lourenço *et al.*, 1996; Lourenço & Cloudsley-Thompson, 1999).

Las hembras de *T. uruguayensis* utilizadas en el presente estudio nunca tuvieron una segunda camada de crías, lo cual sería esperable si se tratara de una especie partenogenética (Polis & Sissom, 1990; Peretti, 1997), a pesar de haber sobrevivido en el laboratorio dos y hasta tres períodos reproductivos luego de haber tenido descendencia. Además de los datos aportados (Toscano-Gadea, 2001), estudios en desarrollo enfrentando machos y hembras, buscan aportar nuevos datos sobre el comportamiento sexual de esta especie y dilucidar si realmente *T. uruguayensis* es una especie partenogenética.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Anita Aisenberg, Santiago Carreira, Marcelo Casacuberta, Marcelo Colina, Fernando Costa, Soledad Ghione, Macarena González, Álvaro Laborda, Ignacio Lombardo, Laura Montes de Oca Fernando Pérez-Miles, Graciela Piñeiro, Alicia Postiglioni y Rodrigo Postiglioni, por su ayuda en las recolección de los ejemplares. A Macarena González por su ayuda con los test estadísticos. Agradezco especialmente a Alfredo Peretti y Andrés Ojanguren-Affilastro, por sus comentarios y sugerencias las cuales mejoraron significativamente el presente trabajo.

REFERENCIAS

- Aguiar P. N., Santana-Neto P. L., Souza R. B. & de Albuquerque C. M. R. 2008. Relationship between litter characteristics and female size in *Tityus stigmurus* (Scorpiones, Buthidae). *Journal of Arachnology*, 36: 464-467.
- Benton T. G. 1991. Reproduction and parental care in the scorpion *Euscorpium flavicaudis*. *Behaviour*, 118: 20-28.
- Benton T. G. 1992a. Determinants of male mating success in a scorpion. *Animal Behaviour*, 43: 125-135.
- Benton T. G. 1992b. The ecology of the scorpion *Euscorpium flavicaudis* in England. *Journal of Zoology*, 226: 351-368.
- Brownell P. & Polis G. 2001. *Scorpion Biology and Research*. Oxford University Press, New York. 431 pp.
- Castelvetri S. & Peretti A. V. 1999. Observaciones sobre la receptividad sexual y presencia de tapón genital en hembras de *Bothriurus bonariensis* (C.L.Koch) (Scorpiones, Bothriuridae). *Revue Arachnologique*, 13: 15-23.
- Costa F. G. & Pérez-Miles F. 1994. Ecología de los escorpiones Bothriuridae de Sierra de las Ánimas, Maldonado, Uruguay. *Aracnología*, 21: 1-5.
- Farcic Mineo M., Franco-Assis G. A & Del-Claro K. 2003. Repertório comportamental do escorpião amarelo *Tityus serrulatus* Lutz & Mello 1922 (Scorpiones, Buthidae) em cativeiro. *Revista Brasileira de Zoociencias*, 5: 23-31.
- Fet V., Sissom W. D., Lowe G. & Braunwalder M. E. 2000. *Catalog of the scorpions of the world (1758-1998)*. New York Entomological Society, New York. 60 pp.
- Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. 2003. *Past Palaeontological*, version 1.18. Available from: [http:// folk.uio.no/ohammer/past](http://folk.uio.no/ohammer/past)
- Lourenço W. R. 2000. Reproduction in scorpions, with special reference to parthenogenesis. Pp. 71-85. *In*: Toft S. & Scharff N. (Eds.). *Proceedings of the 19th. European Colloquium of Arachnology*, Århus, Denmark.
- Lourenço W. R. 2008. Parthenogenesis in scorpions: Some history – new data. *Journal of Venomous Animal and Toxins including Tropical Diseases*, 14: 19-44.
- Lourenço W. R. & Maury E. 1985. Contribution à la connaissance systematique des Scorpions appartenant au "complexe" *Tityus bolivianus* Kraepelin, 1895 (Scorpiones, Buthidae). *Revue Arachnologique*, 6: 107-126.
- Lourenço W. R. & Cloudsley-Thompson J. L. 1999. Discovery of a sexual population of *Tityus serrulatus*, one of the morphs within the complex *Tityus stigmurus* (Scorpiones, Buthidae). *Journal of Arachnology*, 27: 154-158.
- Lourenço W. R., Cuellar O. & Mendez de la Cruz F. R. 1996. Variation of reproductive effort between parthenogenetic and sexual populations of the scorpion *Tityus columbianus*. *Journal of Biogeography*, 23: 681-686.
- Machado G. & Vasconcellos-Neto J. 2000. Sperm transfer behavior in the Neotropical scorpion *Thestylus glazioui* (Bertkau) (Scorpiones: Bothriuridae). *Revista de Etologia*, 2: 63-66.
- Matthiesen F. A. 1960. Sobre o acasalamento de *Tityus bahiensis* (Perty, 1834). *Revista de agricultura (Piracicaba)*, 35: 241-346.

- Maury E. A. 1968. Aportes al conocimiento de los escorpiones de la República Argentina I. Observaciones biológicas sobre *Urophonius brachycentrus* (Thorell, 1877) (Bothriuridae). *Physis*, 27: 407-418.
- Maury E. A. 1969. Observaciones sobre el ciclo reproductivo de *Urophonius brachycentrus* (Thorell, 1877) (Scorpiones, Bothriuridae). *Physis*, 32: 131-139.
- Mello-Leitao, C. de. 1945. Escorpiones Sul Americanos. *Arquivos do Museu Nacional*, 40: 7-468.
- Ojanguren-Affilastro A. 2005. Estudio monográfico de los escorpiones de la República Argentina. *Revista Ibérica de Aracnología*, 11: 75-241.
- Olivero P., Mattoni C. I. & Peretti A. V. 2012. Morphometry and geographical variation of *Bothriurus bonariensis* (Scorpiones: Bothriuridae). *Journal of Arachnology*, 40: 113-122.
- Outeda-Jorge S. 2010. Corte e aspectos da biología reprodutiva do escorpião brasileiro *Tityus bahiensis* (Scorpiones: Buthidae). *Mestre em Ciências*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Outeda-Jorge S., Mello T. & Pinto-da-Rocha R. 2009. Litter size, effects of maternal body size, and date of birth in South American scorpions (Arachnida, Scorpiones). *Zoología*, 26: 43-53.
- Peretti A. V. 1992. El espermatóforo de *Bothriurus bonariensis* (C. L. Koch) (Scorpiones: Bothriuridae): morfología y funcionamiento. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 63: 125-138.
- Peretti A. V. 1995. Análisis de la etapa inicial del cortejo de *Bothriurus bonariensis* (C. L. Koch) (Scorpiones: Bothriuridae) y su relación con el reconocimiento sexual. *Revue Arachnologique*, 11: 33-45.
- Peretti A. V. 1996. Una probable estrategia para inseminar mas hembras en machos de *Bothriurus bonariensis* (C. L. Koch) (Scorpiones: Bothriuridae). *Journal of Arachnology*, 24: 167-169.
- Peretti A. V. 1997. Alternativas de gestación y producción de crías en escorpiones argentinos (Arachnida, Scorpiones). *Iheringia (Serie Zoologia)*, 82: 25-32.
- Peretti A. V. 2010. An ancient indirect sex model: Single and mixed patterns in the evolution of scorpion genitalia. Pp. 218-248. *In: Leonard J. L. & Córdoba-Aguilar A. (Eds.). The Evolution of Primary Sexual Caracteres in Animals*. Oxford University Press, New York.
- Peretti A. V. 2014. Sexual Selection in Neotropical Species: Rules and Exceptions. Pp. 33-52. *In: Macedo R. & Machado G. (Eds.). Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*. Elsevier Academic Press.
- Peretti A. V., Acosta L. E. & Martínez, M. A. 2000. Comportamiento de apareamiento en tres especies de *Bothriurus* del grupo *prospicuus*: estudio comparado y su relación con *Bothriurus flavidus* (Scorpiones, Bothriuridae). *Revue Arachnologique*, 13(5): 73-91.
- Polis G. A. 1990. *The Biology of Scorpions*. Stanford, Stanford University Press, Stanford, California. 587 pp.
- Ross L. K. 2009. Frequency of spermatophore production and regeneration in the males of *Tityus (Atreus) magnimanus* Pocock, 1897 (Scorpiones, Buthidae). *Journal of Venomous Animal and Toxins including Tropical Diseases*, 15: 157-162.
- San Martín P. 1961. Observaciones sobre la ecología y distribución geográfica de tres especies de escorpiones del Uruguay, Montevideo, 19: 175-212.

- San Martín P. & Gambardella L. A. de. 1967. Contribución a la ecología de los escorpiones (Bothriuridae). Habitat de tres especies de *Bothriurus* del Uruguay y su aplicación en la sistemática. Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle Paris, 39: 188-196.
- San Martín P. & Gambardella L. A. de. 1974. Redescrición de *Urophonius iheringi* Pocock 1893 y consideraciones sobre morfología, bioecología y distribución. Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, 47: 93-119.
- Toscano-Gadea C. A. 1998. *Euscorpium flavicaudis* (De Geer, 1778) in Uruguay: First record from the New World. Newsletter of the British Arachnological Society, 81:6.
- Toscano-Gadea C. A. 2001. Is *Tityus uruguayensis* Borelli, 1901 really parthenogenetic? Pp. 359-364. Fet V. & P. A. Selden (Eds.). Scorpions 2001. In Memoriam of Gary A. Polis.
- 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: 77-82.
- Toscano-Gadea C. A. 2010. Sexual behavior of *Bothriurus buecherli* (Scorpiones: Bothriuridae) and comparison with the *B. prospicuus* group. Journal of Arachnology, 38: 360-363.
- Toscano-Gadea C. A. 2012. Clave para la identificación de las especies de escorpiones de Uruguay. INNOTECH, Revista del Laboratorio Tecnológico del Uruguay, 7: 82-89.
- 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: 1-11.
- Varela J. C. 1961. Gestación, nacimiento y eclosión de *Bothriurus bonariensis* var. *bonariensis* (Koch, 1842) (Bothriuridae, Scorpiones). Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo 19: 5-24.
- Warburg M.R. 2011. Scorpion reproductive strategies, allocation and potential; a partial review. European Journal of Entomology, 108: 173-181.
- Zolessi L. C. de 1956. Observaciones sobre el comportamiento sexual de *Bothriurus bonariensis* (Koch) (Scorpiones, Bothriuridae). Nota preliminar. Boletín de la Facultad de Agronomía de Montevideo Uruguay, 35: 1-10.
- Zolessi L. C. de 1985. La partenogénesis en el escorpión amarillo *Tityus uruguayensis* Borelli, 1901 (Scorpiones, Buthidae). Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias de Montevideo Uruguay 3ª época, 1(3): 25-32.

Fecha de recibido: 08 de Octubre de 2015.
Fecha de aceptado: 14 de Noviembre de 2015.