

---

## EL COMPORTAMIENTO SEXUAL DE *HOGNA BIVITTATA* Y *HOGNA* SP. (ARANEAE, LYCOSIDAE), DOS ESPECIES SIMPÁTRIDAS DEL SUR DE URUGUAY

Fernando G. Costa\* & Macarena González

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

\* Autor de correspondencia: Fernando G. Costa - fernandocostafgc@gmail.com

### RESUMEN

En Uruguay se conoce el comportamiento sexual de sólo siete de las 31 especies reconocidas de arañas lobo. Se describen aquí cortejo y cópula de *Hogna bivittata* y *Hogna* sp., especies de tamaño pequeño a mediano, que poseen distribuciones espaciales solapadas en la zona costera de Canelones. Sin embargo, *Hogna* sp. se asocia a pequeños bañados y *H. bivittata* a matas de pasto. Al contactar la seda femenina, los machos de *H. bivittata* avanzan intermitentemente realizando tamborileo pedipalpar, tremulación corporal y tanteo con las patas delanteras extendidas. Los machos de *Hogna* sp. cortejan elevando las patas delanteras bruscamente para luego bajarlas lentamente, mientras agitan los tarsos poblados de pelos oscuros. Se obtuvieron 11 cópulas en *H. bivittata* y 10 en *Hogna* sp., en la posición típica de Lycosidae. Los machos realizan varias eyaculaciones por cada inserción pedipalpar. *Hogna bivittata* tiene cópulas cortas ( $8.1 \pm 3.3$  min), con  $7.6 \pm 2.2$  inserciones y  $178.2 \pm 55.4$  eyaculaciones; las hembras se sacuden vigorosamente durante la cópula. *Hogna* sp. tiene cópulas largas ( $124.3 \pm 35.5$  min) con  $13.3 \pm 4.5$  inserciones y  $686 \pm 181.4$  eyaculaciones; los machos realizan masticación pedipalpar. Estas múltiples diferencias pueden deberse a una ubicación errónea de las especies en el género y/o evidenciar divergencias rápidas por selección sexual.

**Palabras clave:** comportamiento sexual, arañas lobo, *Hogna bivittata*, *Hogna* sp.

### ABSTRACT

**Sexual behavior of *Hogna bivittata* and *Hogna* sp. (Araneae, Lycosidae), two sympatric species from southern Uruguay.** In Uruguay, the sexual behaviour of wolf spiders has been described for only seven of the 31 species reported for the country. Here we described the courtship and copulation of *Hogna bivittata* and *Hogna* sp., two small to medium-sized species that overlap their spatial distribution throughout the coastal zone of Canelones. However, *Hogna* sp. is associated to small marshes and *H. bivittata* to grass tufts. After contacting with female silk, *H. bivittata* males move forward discontinuously while they perform palpal drumming, corporal tremulation and leg tapping with extended forelegs. *Hogna* sp. males court by raising their forelegs sharply and lowering them slowly afterwards, while they shake the tarsi carrying dark tuft bristles. We obtained 11 copulations in *H. bivittata* and 10 copulations in *Hogna* sp., all adopting the typical position of Lycosidae spiders. Males perform multiple ejaculations per palpal insertion. *Hogna bivittata* shows brief copulations ( $8.1 \pm 3.3$  min), with  $7.6 \pm 2.2$  insertions and  $178.2 \pm 55.4$  ejaculations; females

perform vigorous body shakings during mating. *Hogna* sp. shows long copulations ( $124.3 \pm 35.5$  min), with  $13.3 \pm 4.5$  insertions and  $686 \pm 181.4$  ejaculations; males perform palpal chewing. These multiple differences could be due to an erroneous taxonomic placement of the species in the same genus and/or to rapid divergence by sexual selection.

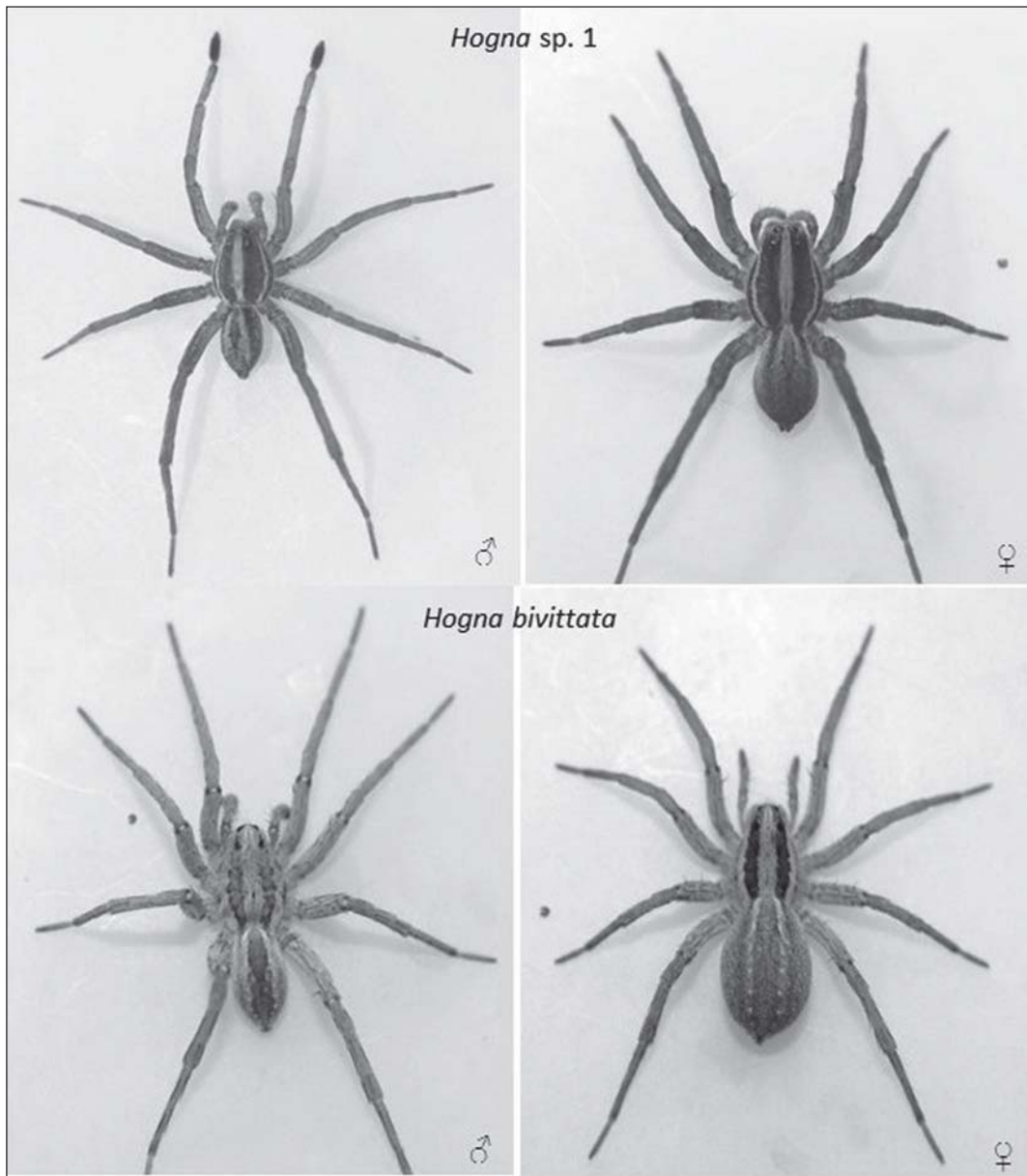
**Keywords:** sexual behavior, wolf spiders, *Hogna bivittata*, *Hogna* sp.

## INTRODUCCIÓN

El comportamiento sexual es escasamente conocido en arañas neotropicales. En Uruguay, país con una larga tradición de estudios etológicos en arañas lobo, el comportamiento sexual ha sido descrito para sólo siete de las treinta y una especies reconocidas por Castro-O'Neil (2010). Ellas pertenecen a tres subfamilias: *Schizocosa malitiosa*, *Lycosa thorelli* y *L. carbonelli* a Lycosinae; *Allocosa brasiliensis* y *A. alticeps* a Allocosinae; *Aglaoctenus lagotis* a Sosippinae (Costa, 1975; 1979; Costa & Capocasale, 1984; Aisenberg & Costa, 2008; González *et al.*, 2013). El comportamiento sexual de una séptima especie, el Lycosinae *Pavocosa gallopavo*, está siendo descrito en estos momentos (Toscano-Gadea & Costa, manuscrito sometido).

Los machos de las arañas solitarias han desarrollado algunas adaptaciones morfológicas y comportamentales tanto para seducir a las hembras como para evitar sus ataques, ya que éstas son cazadoras venenosas, en general más grandes que los machos (Elgar, 1992; Huber, 2005; Schneider & Andrade, 2011; Uhl & Elias, 2011). En arañas errantes como las arañas lobo, los machos usualmente siguen hilos de seda (que generalmente contienen feromonas sexuales femeninas), facilitando el encuentro sexual. Los machos generalmente suman al comportamiento de búsqueda algunas unidades de cortejo, una estrategia que les permite ser reconocidos como co-específicos y evitar ataques femeninos por confusión con una presa (Elgar, 1992; Elgar & Schneider, 2004; Uhl & Elias, 2011). Las exhibiciones sexuales de los machos de arañas lobo incluyen movimientos de patas anteriores (sacudidas, tamborileos, oscilaciones), tamborileo pedipalpar, golpes del cuerpo contra el suelo, y vibraciones abdominales. Estas conductas generan señales visuales y también vibratorias (acústicas y/o sísmicas), que forman parte de la comunicación sexual (Kaston, 1936; Barth, 2002; Huber, 2005; Schneider & Andrade, 2011). Las hembras receptivas de algunas especies responden agitando las patas anteriores (Rovner, 1968; Costa, 1975).

La cópula de las arañas lobo tiene lugar con el macho sobre el dorso de la hembra, ambos orientados en sentidos opuestos (Costa, 1979; Stratton *et al.*, 1996). La inseminación se produce por medio de inserciones pedipalmares. La duración de la cópula es muy variable entre las especies, desde algunos minutos a varias horas (Costa & Sotelo, 1994; Stratton *et al.*, 1996). El patrón copulador también es variable, incluyendo especies con inserciones únicas alternadas, especies que presentan una serie de inserciones consecutivas de un pedipalpo y después de otra serie con otro pedipalpo, y también especies con series de eyaculaciones consecutivas durante una inserción, cambio de lado y una nueva serie con el otro pedipalpo (Costa & Sotelo, 1994; Stratton *et al.*, 1996). Tanto el cortejo como la cópula muchas veces caracterizan a una especie, generando rasgos etológicos que pueden aportar a diferencias y



**Fig. 1.** Vista dorsal de ejemplares adultos de ambos sexos de *Hogna bivittata* y *Hogna sp.* Nótese los penachos de pelos oscuros en los tarsos de las patas delanteras de los machos de *Hogna sp.* Fotografías: Carlos A. Toscano-Gadea.

afinidades sistemáticas útiles para mejorar el estado taxonómico caótico de las arañas lobo.

La araneofauna de Marindia, localidad costera de Canelones, es una de las mejor conocidas de Uruguay (Costa *et al.*, 2006). Recientemente dos especies, *Hogna bivittata* (Mello-Leitão, 1939) y *Hogna* sp. han sido ubicadas en zonas arenosas de esta localidad, en áreas con matas de pasto y en pequeños bañados entre las dunas. A pesar de su aspecto y tamaño semejante, la primera especie parece ocupar hábitats secos y la segunda estar restringida a zonas húmedas, frecuentemente inundadas. Además, los machos adultos de *Hogna* sp. presentan los tarsos de las patas anteriores cubiertos de pelos largos y oscuros (borlas o penachos), que no se observan en estadios inmaduros ni en hembras, sugiriendo que cumplen un papel en el comportamiento sexual (Fig. 1). Estos penachos no se observan en *H. bivittata* (Fig. 1), así como tampoco en especies parecidas, como *Lycosa thorelli* o *L. carbonelli*, también presentes en la zona (Costa & Capocasale, 1984).

El objetivo de este artículo es describir y comparar por primera vez el comportamiento sexual de *Hogna bivittata* y de *Hogna* sp. (seguimiento de rastros, cortejo y cópula). Este trabajo contribuirá a enriquecer el escenario de especies con comportamiento sexual conocido, habilitando futuros estudios sobre comportamiento y selección sexual de las arañas lobo neotropicales.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se recolectaron 30 individuos adultos y subadultos de *Hogna bivittata* y 30 individuos adultos y subadultos de *Hogna* sp. durante abril y mayo de 2015, en arenales próximos al Río de la Plata de Marindia (Canelones, Uruguay, 34°46'49.9"S, 55°49'34.1"O). Las capturas fueron realizadas durante la noche y manualmente, mediante el uso de linternas de cabeza que permiten visualizar estas arañas por el brillo del *tapetum lucidum* de sus ojos (Benson & Suter, 2013). Los individuos se mantuvieron 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). Se alimentaron principalmente con larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae) y esporádicamente con adultos de *Musca domestica* (Diptera, Muscidae). Las arañas inmaduras fueron monitoreadas tres veces por semana para registrar la ocurrencia de mudas y poder determinar la fecha de llegada a la adultez. Los individuos de ambas especies se mantuvieron a una temperatura ambiente media de 21.6 °C ( $\pm$  2.8 DE).

Para cada observación experimental se colocó un macho ante una hembra virgen co-específica, que había sido colocada al menos 24 horas antes en un recipiente, para que liberara seda. Los registros comenzaron al liberar al macho en el recipiente experimental, en el punto más distante respecto a la hembra). Los recipientes experimentales fueron cilindros de vidrio transparente, de 19 cm de diámetro y 9 cm de alto. En su base se colocó arena y pequeñas piedras para facilitar el anclaje de los hilos de seda, como es usual en estudios con licósidos (González & Costa, 2008; Aisenberg *et al.*, 2009). En el centro del recipiente se colocaron pequeñas matas de vegetación extraídas del mismo microambiente de las recolecciones, con el fin de enriquecer el medio y posibilitar encuentros sexuales. Se registró la ocurrencia y características del cortejo y la cópula. Si la cópula no ocurría pasados los 60 min, la observación

se descartaba. Los encuentros sexuales se grabaron con una filmadora digital Sony DCR-SR85 y los videos fueron analizados con el programa JWatcher (Blumstein *et al.*, 2000). Las observaciones experimentales de ambas especies se intercalaron durante el mismo período. La temperatura ambiente media durante las observaciones fue 23.7°C ( $\pm$  0.7 DE).

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 los datos se analizó con el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas con el test de Levene. Como consecuencia, las duraciones de cópula, las eyaculaciones totales y la frecuencia de eyaculaciones entre ambas especies fueron comparadas con el test de t (estadística paramétrica). En cambio, las inserciones totales, la frecuencia de inserción pedipalpar y el número de eyaculaciones por inserción entre las especies fueron comparados mediante el test de la U de Mann-Whitney (estadística no paramétrica). Se realizó una regresión lineal simple con el fin de evaluar si las sacudidas copulatorias se relacionaban con las duraciones de cópula.

## RESULTADOS

Los machos de ambas especies cortejaron luego de contactar con seda femenina. Los machos de *H. bivittata* realizaron tamborileo pedipalpar (golpes alternados rápidos de los pedipalpos sobre el sustrato), acompañado de vibraciones abdominales sagitales, sin desplazarse. También realizaron tremulación corporal y tanteo alternado con las patas delanteras extendidas, generalmente mientras avanzaban. Cuando contactaron con la hembra, los machos cortejaron con las patas delanteras elevadas y semi-extendidas, mientras tremulaban y realizaban avances y retrocesos cortos y rápidos, tocando apenas a las hembras. Las hembras rehuyeron a los machos, hasta que se orientaron hacia ellos y se tendieron sobre el sustrato, dando lugar a la monta. Una hembra realizó breves tamborileos pedipalmares frente al macho.

Los machos de *Hogna* sp., tras contactar con la seda avanzaron lentamente y cortejaron elevando las patas delanteras bruscamente para luego bajarlas lentamente y oscilando (de manera alterna o simultánea), mientras agitaban los conspicuos tarsos negros. Este movimiento fue complejo: los tarsos se balancearon sagital y rápidamente, barriendo ángulos pequeños en relación al metatarso. La elevación brusca de patas delanteras fue acompañada de vibraciones abdominales sagitales. El descenso y oscilación de las patas se acompañaron a su vez de tamborileo irregular de los pedipalpos. Cuando los machos estuvieron próximos a las hembras, éstas se orientaron hacia ellos para luego tenderse. Algunas hembras se acercaron y alejaron, para luego girar, acercarse y tenderse. Al momento de la monta los machos avanzaron muy lentamente hacia las hembras, con las patas delanteras extendidas y semi-elevadas, y las montaron de un salto. Una vez posicionados sobre las hembras, las rodearon con todas las patas, exceptuando el cuarto par.

Se obtuvieron 11 cópulas de *H. bivittata* y 10 de *Hogna* sp. La posición copulatoria de ambas especies fue la típica de los licósidos, con el macho sobre la hembra y en direcciones opuestas (Figs. 2 y 3). Las características copulatorias y las comparaciones interespecíficas se muestran en la Tabla 1. En las dos especies los machos realizaron varias expansiones de la hematodocha (posibles eyaculaciones) durante una inserción pedipalpar. *Hogna bivittata* cambia de uso del



**Fig. 2.** Cópula en *Hogna bivittata*. Nótese que las patas delanteras del macho (arriba) rodean el abdomen de la hembra y separan sus patas posteriores. Imagen capturada de un video.

pedipalpo estrictamente después de una única inserción, mientras que *Hogna* sp. mantiene este patrón pero esporádicamente puede realizar dos o más inserciones consecutivas con el mismo pedipalpo. *Hogna bivittata* presentó cópulas significativamente más cortas que *Hogna* sp. Las frecuencias de inserción pedipalpar y eyaculación fueron mayores para *H. bivittata* que para *Hogna* sp. Las hembras de *H. bivittata* sacudieron el cuerpo a lo largo de toda la cópula; las cópulas con mayor número de sacudidas fueron las de menor duración ( $R^2 = 0.43$ ,  $F = 6.83$ ,  $p = 0.03$ ). Estas sacudidas no se observaron en *Hogna* sp. Los machos de *H. bivittata*, con sus patas delanteras, rodearon el abdomen y separaron las patas posteriores de las hembras (Fig. 2). En cambio, en *Hogna* sp. las patas delanteras de los machos se mantuvieron alejadas del abdomen de las hembras (Fig. 3). Además, sólo los machos de *Hogna* sp. solieron realizar movimientos masticatorios sobre los pedipalpos entre inserciones pedipalmares (Tabla 1). Los

**Tabla 1.** Duración de cópula y frecuencias de ocurrencia de las principales características copulatorias de 11 parejas de *Hogna bivittata* y 10 parejas de *Hogna* sp.

	<i>Hogna bivittata</i>	<i>Hogna</i> sp.	Tests
Duración de cópula (min)	8.1 ± 3.3	124.3 ± 35.5	t = -10.9, p = 0.0002
Inserciones totales	7.6 ± 2.2	13.3 ± 4.5	U = 7, Z = -2.8, p = 0.004
Eyaculaciones totales	178.2 ± 55.4	686 ± 181.4	t = -8.8, p = 0.0001
Eyaculaciones/inserción	24.2 ± 8.0	56.1 ± 23.9	U = 2, Z = -3.3, p = 0.001
Inserciones/min	1.1 ± 0.6	0.12 ± 0.06	U = 0, Z = -3.4, p = 0.0006
Eyaculaciones/min	23.1 ± 4.5	5.8 ± 1.9	t = 9.6, p = 0.0003
Masticación pedipalpar	no	16.7 ± 8.3	_____
Sacudidas copulatorias	5.5 ± 4.7	no	_____

machos de ambas especies vibraron el abdomen durante la cópula, aunque estas vibraciones fueron más intensas en *H. bivittata*. Tres hembras de *Hogna* sp. y ninguna de *H. bivittata* permanecieron inmóviles (catalepticas) al finalizar la cópula.

## DISCUSIÓN

Las diferencias en el comportamiento sexual de ambas especies fueron muy marcadas si se considera que son arañas del mismo género, de tamaño similar y que se solapan parcialmente en el hábitat. Esta diferencia era esperable en el cortejo, adaptándose al lugar donde viven y reforzando el aislamiento reproductor entre las mismas (Costa & Capocasale, 1984; Costa *et al.*, 2000), pero no en la cópula, que generalmente diverge más lentamente. El cortejo de *H. bivittata*, con tamborileo pedipalpar, vibraciones abdominales, tremulación corporal y tanteo de patas anteriores mientras avanza, parece adaptado para comunicarse en los ambientes abiertos en los que vive. Por su parte, *Hogna* sp. corteja con avance cauto y lento, priorizando la vibración compleja de su primer par de patas ornamentado, comportamiento adaptado al desplazamiento en el ambiente cerrado de vegetación hidrófila donde habita. *Lycosa thorelli* y *L. carbonelli* presentan adaptaciones semejantes en su cortejo, *L. thorelli* a pasto bajo y *L. carbonelli* desplazándose entre los tallos de pasto alto (Costa & Capocasale, 1984; Costa *et al.*, 2000). Estas dos especies son muy parecidas morfológicamente a las dos especies de *Hogna* y, más allá de su actual diferencia genérica, comparten el "grupo *L. thorelli*", caracterizado por dos bandas longitudinales oscuras en el dorso del cefalotórax y una en el esternón. Además, las cuatro especies comparten un cortejo donde las patas anteriores se agitan alternadamente, a diferencia de las especies más grandes de Lycosinae, como *P. gallopavo* o *S. malitiosa*, que



**Fig. 3.** Cópula en *Hogna* sp.. Nótese que las patas delanteras del macho (arriba) se mantienen alejadas del abdomen de la hembra. Imagen capturada de un video.

sacuden estas patas simultáneamente (Costa, 1975; Toscano-Gadea & Costa, manuscrito sometido).

En la cópula podían esperarse también adaptaciones a los dos ambientes (cópulas más cortas en un ambiente abierto y expuesto, más largas en uno cerrado, protegido), pero estas diferencias fueron extremas: presencia de sacudidas corporales de la hembra sólo en *H. bivittata*, masticación del pedipalpo usado sólo en *Hogna* sp., diferencias de duración de cópula, frecuencia de inserción y de eyaculación, presencia de catalepsia sólo en *Hogna* sp. Solamente se mantuvo en común el patrón básico de varias expansiones de hematodocha durante una inserción, considerado basal en Lycosidae (Stratton *et al.*, 1996). De cualquier manera, la divergencia entre ambas especies parece ser antigua y posiblemente la ubicación taxonómica co-genérica no sea adecuada. Sugerimos que se debe precisar la diagnosis del género *Hogna* Simon 1885, que hasta ahora se basa exclusivamente en las características del bulbo del macho y del epigino de la hembra (Castro-O'Neil, 2010). Estas grandes diferencias no se observaron entre las cópulas de *L. thorelli* y de *L. carbonelli*, dos especies sinmórficas que viven en simpatria con las dos especies de *Hogna* (Costa & Capocasale, 1984), reforzando las dudas respecto a la ubicación co-genérica de las especies estudiadas aquí.



*Hogna bivittata* y *Hogna* sp. evidenciaron la presencia de feromonas de contacto asociadas a los hilos de seda dejados por la hembra, ya que generaron reconocimiento, seguimiento y cortejo en los machos. Este canal comunicatorio está ampliamente distribuido en las arañas lobo (Gaskett, 2007). Las señales de comunicación química de las hembras de *L. thorelli* y de *L. carbonelli* generan respuestas sexuales de los machos heteroespecíficos (Costa & Capocasale, 1984), sugiriendo una composición química muy semejante. Poner a prueba estas reacciones cruzadas entre rastros de las dos especies de *Hogna* y también con las simpátridas *L. thorelli* y *L. carbonelli* generará datos adicionales interesantes para conocer mejor la sistemática y la biología de estas especies tan parecidas morfológicamente.

La presencia de penachos de pelos (“tufts of bristles”) en los tarsos de las patas anteriores y su agitación conspicua durante el cortejo, caracterizaron a los machos *Hogna* sp. A pesar de que la actividad sexual en el campo se restringe al período nocturno (observaciones personales de los autores), estos penachos sugieren fuertemente tener función de señales visuales de comunicación sexual, probablemente funcionales a sólo centímetros de distancia de la hembra. A distancias menores, estos movimientos en *Hogna* sp. podrían generar movimientos de aire, emitir olores o transmitir señales de comunicación tacto-química hacia la hembra. Podrían también poseer receptores sensoriales que el macho protege, ya que llamativamente evita utilizarlos para rodear el abdomen de la hembra o separar sus patas durante la cópula, como es regla en los licósidos (Foelix, 2011). *Schizocosa bilineata* presenta penachos semejantes (Vaccaro *et al.*, 2010), aunque ubicados en las tibias de las patas anteriores, que se utilizan en el cortejo; lo mismo sucede en *S. ocreata*, en la cual se conoce su función en la comunicación visual (McClintock & Uetz, 1996). El avance lento y la agitación pausada y continua de *Hogna* sp. es similar a la exhibida por el macho de *L. carbonelli*, que no posee penachos de pelos (Costa & Capocasale, 1984). Estos resultados abren caminos a futuros estudios que evalúen la existencia de explotación sensorial en *Hogna* sp.

Los movimientos de la boca sobre los pedipalpos entre una inserción y otra fueron esporádicos, lo que es frecuente en las arañas lobo excepto en *Schizocosa malitiosa*, donde se observan regularmente después de cada inserción completada (Costa, 1979). No se observó asociación clara con las inserciones fallidas (“flubs”) en *Hogna* sp., sugiriendo que no cumpliría principalmente una función lubricatoria, como sugirió Rovner (1972) en *Rabidosa rabida*. Los machos, durante esta actividad, podrían estar reduciendo la expansión de la hematodocha, o percibiendo las características de fluidos internos de la genitalia femenina (Aisenberg & Costa, 2005). Asimismo, su existencia parece ser más frecuente en especies con cópulas largas, como *R. rabida* y *S. malitiosa*. La función de estos movimientos masticatorios o “lubricatorios”, ausentes en *H. bivittata*, sigue siendo incierta y requiere experimentos específicos para desentrañarla.

Como ya se discutió, la cópula de *Hogna* sp. fue larga y la de *H. bivittata* fue corta. No se conoce bien la función de cópulas muy largas y muy cortas en Lycosidae (Costa & Toscano-Gadea, 2003; Aisenberg & Costa, 2005; Szirányi *et al.*, 2005), que oscilan entre pocos minutos y muchas horas. González *et al.* (2013) encontraron grandes diferencias de duración de cópula entre dos poblaciones de *Aglaoctenus lagotis*, probablemente dos especies distintas estrechamente relacionadas (González *et al.*, 2015). La especie de cópula corta tiende a recopular más frecuentemente que la especie de cópula larga, sugiriendo influencia de la duración de la cópula sobre la reluctancia de la hembra a futuras cópulas. Este es un camino

promisorio para poner a prueba experimentalmente o por medio de meta-análisis.

Las sacudidas corporales de la hembra *in copula* ocurren intensamente en *H. bivittata*, habiéndose observado también en las arañas lobo neotropicales *Allocosa brasiliensis* (García-Díaz *et al.*, 2015), en *Aglaoctenus lagotis* (González *et al.*, 2013) y en *Pavocosa gallopavo* (Toscano-Gadea & Costa, manuscrito sometido). Nuestros resultados en *H. bivittata* muestran una correlación negativa con la duración de la cópula, sugiriendo que la hembra está intentando alejar al macho o poniendo a prueba su calidad. Una función similar tendría la estridulación copulatoria mostrada por el fólcido *Physocylus globosus* (Peretti *et al.*, 2006). En *A. lagotis* no se ha encontrado esta relación, sugiriendo que pueden mediar otras presiones de selección sobre esta conducta de la hembra en las distintas especies de arañas lobo (González, 2015). La actividad de las hembras de arañas lobo *in copula* parece relacionarse negativamente, entonces, con la duración de la cópula. Concordantemente, las tres hembras que permanecieron catalépticas una vez terminada la cópula fueron de *Hogna* sp., de cópula larga. Nuevamente, se necesitan nuevas observaciones en más especies y desarrollo de meta-análisis para arrojar luz sobre la inactividad postcopulatoria de la hembra, a primera vista tan riesgosa para ella.

## AGRADECIMIENTOS

A Carlos A. Toscano-Gadea, por su ayuda en el trabajo de campo y por tomar las fotografías. Dos revisores anónimos mejoraron el manuscrito.

## REFERENCIAS

- Aisenberg A. & Costa F. G. 2005. Females mated without sperm transfer maintain high sexual receptivity level in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Ethology*, 11: 545-558.
- Aisenberg A. & Costa F. G. 2008. Reproductive isolation and sex-role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Canadian Journal of Zoology*, 86: 648-658.
- Aisenberg A., 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.
- 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/>
- Castro-O'Neil M. 2010. Las arañas lobo en Uruguay: taxonomía y distribución (Araneae, Lycosidae). Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.
- Costa F. G. 1975. El comportamiento precopulatorio de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 35: 359-368.

- Costa F. G. 1979. Análisis de la cópula y de la actividad postcopulatoria de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 39: 361-376.
- Costa F. G. & Capocasale R. M. 1984. *Lycosa carbonelli* sp. nov., una etoespecie gemela, simpátrida de *Lycosa thorelli* (Keyserling) (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 11: 423-431.
- 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. Pp.: 427-436. *En*: Menafrá L., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (Eds.). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo.
- Costa F. G. & Sotelo J. R. 1994. Stereotypy and versatility of the copulatory pattern of *Lycosa malitiosa* (Araneae, Lycosidae) at different environmental temperatures. *Journal of Arachnology*, 22: 200-204.
- Costa F. G. & Toscano-Gadea C. A. 2003. Experimental interruption and re-initiation of mating in a wolf spider: an analysis of behavioural patterns and resultant progeny. *Ethology, Ecology & Evolution*, 15: 173-181.
- Costa F. G., Viera C. & Francescoli G. 2000. A comparative study of sexual behavior in two synmorphic species of the genus *Lycosa* (Araneae, Lycosidae) and their hybrid progeny. *Journal of Arachnology*, 28: 237-240.
- Elgar M. A. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. Pp. 128-155. *En*: Elgar M. A. & Crespi B. J. (Eds.). *Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford Science Publications. Oxford.
- Elgar M. A. & Schneider J. M. 2004. The evolutionary significance of sexual cannibalism. *Advances in the Study of Behavior*, 34: 135-164.
- Foelix R. F. 2011. *Biology of spiders*. 3<sup>rd</sup> edition. Oxford University Press, N. York. 419 pp.
- García-Díaz V., Aisenberg A. & Peretti A. V. 2015. Communication during copulation in the sex-role reversed wolf spider *Allocosa brasiliensis*: female shakes for soliciting new ejaculations? *Behavioural Processes*, 116: 62-68.
- Gaskett A. C. 2007. Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biological Reviews*, 82: 27-48.
- González M. 2015. Aspectos reproductivos de *Aglaoctenus lagotis*: estudio interpoblacional de una araña lobo sedentaria de gran variabilidad fenotípica. PhD. Thesis. Ciencias Biológicas, Universidad de Córdoba, Argentina. 254 pp.
- 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., Peretti A. V. & Costa F. G. 2015. 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.
- 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>

- Huber B. A. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*, 80: 363-385.
- Kaston B. J. 1936. The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. *Entomologica Americana*, 16: 97-167.
- McClintock W. J. & Uetz G. W. 1996. Female choice and pre-existing bias: visual cues *Behaviour*, 52: 167-181.
- Peretti A. V., Eberhard W.G. & Briceño R. D. 2006. Copulatory dialogue: female spiders sing to influence male genitalic movements. *Animal Behaviour*, 72: 413-421.
- Rovner J. S. 1968. An analysis of display in the lycosid spider *Lycosa rabida* Walckenaer. *Animal Behaviour*, 16: 358-369.
- Rovner J. S. 1972. Copulation in the lycosid spider (*Lycosa rabida* Walckenaer): a quantitative study. *Animal Behaviour*, 20: 133-138.
- Schneider J. & Andrade M. 2011. Mating behavior and sexual election. Pp. 215-274. *En*: M. E. Herberstein (Ed.). *Spider Behaviour: Flexibility and versatility*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stratton G. E., Hebets E. A., Miller P. R. & Miller G. L. 1996. Pattern and duration of copulation in wolf spiders (Araneae, Lycosidae) *Journal of Arachnology*, 24: 186-200.
- Szirányi A., Kiss B., Samu F. & Harand W. 2005. The function of long copulation in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae) investigated in a controlled copulation duration experiment. *Journal of Arachnology*, 33: 408-414.
- Uhl G. & Elias D. O. 2011. Communication. Pp. 127-189. *En*: M.E. Herberstein (Ed.). *Spider behavior: flexibility and versatility*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vaccaro R., Uetz G. W. & Roberts J. A. 2010. Courtship and mating behavior of the wolf spider *Schizocosa bilineata* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 38: 452-459.

*Fecha de recepción: 28 de setiembre 2015*  
*Fecha de aceptación: 30 de octubre de 2015*