

NOTA**MUDA A ADULTEZ Y VARIACIONES DEL ESTADO REPRODUCTIVO FEMENINO EN
Allocosa brasiliensis (ARANEAE: LYCOSIDAE)****Matilde Carballo*, Estefanía Stanley & Anita Aisenberg**

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

* Autor para correspondencia: Matilde Carballo - katrimati2@gmail.com

RESUMEN

Se estudió la muda a adultez y variación de condición reproductiva femenina en *Allocosa brasiliensis*. Ambos sexos presentaron pico de muda en noviembre y solamente los machos presentaron pico adicional en abril. La disponibilidad de hembras vírgenes sería determinante del grado de selectividad y canibalismo sexual masculino en esta especie.

Palabras clave: araña lobo, fenología, estado reproductivo, disponibilidad de adultos

ABSTRACT

Moving to adulthood and female reproductive state changes in *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae). We studied adult molting period and variation of female sexual status in *Allocosa brasiliensis*. Both sexes showed one molting peak in November and only males showed one more in April. Availability of virgin females would determine mate selectivity and the occurrence of male sexual cannibalism in this species.

Keywords: wolf spider, phenology, reproductive status, adult availability.

En general se considera que la proporción de sexos en una población donde los costos de producción fueran iguales para hembras y machos sería de 1:1, es decir, similar cantidad de machos y hembras (Fisher, 1930; Costa & Gudynas, 1995; Bolhuis & Giraldeau, 2005). Sin embargo, existen excepciones. Un sexo puede ser más numeroso que el otro por diversas razones, por ejemplo por ser más longevo, madurar antes, o cuando un sexo tiene mayor inversión reproductiva que el otro (Andersson, 1994). Como ejemplo, en la araña *Argiope argentata* (Fabricius, 1775), la proporción sexual cambiaría a lo largo del período reproductivo. Los machos, a diferencia de las hembras, alcanzan la madurez sexual luego de pocas mudas generando una mayor proporción de machos al inicio. A su vez, dichos machos también mueren antes, por lo que luego de un tiempo existe una mayor proporción de hembras disponibles (Elgar, 1991). Las presiones generadas por las condiciones ambientales, la

disponibilidad de recursos, así como las características nutricionales de cada sexo, pueden generar sesgos siempre en relación a los costos diferenciales en la producción de machos y hembras (Bolhuis & Giraldeau, 2005). Por esto es que la proporción de cada sexo puede ser diferente en distintas condiciones y variar a lo largo del tiempo dentro de las poblaciones (Bonduriansky, 2001, 2011).

Allocosa brasiliensis (Petrunkevich, 1910) es una araña lobo nocturna que construye cuevas en arenales costeros de ríos, lagunas y del océano Atlántico en Argentina, Brasil y Uruguay (Capocasale, 1990). Esta especie ha sido muy estudiada en la última década y resulta ser un excelente modelo para estudios comportamentales, evolutivos y ecológicos (Aisenberg, 2014). A su vez su estricta asociación a las dunas costeras fijadas por escasa vegetación nativa, la torna un buen bio-indicador de estas áreas (Ghione *et al.*, 2013). Esta araña posee inversión en sus roles sexuales típicos (Aisenberg *et al.*, 2007; Aisenberg & Costa, 2008). Los machos son más grandes que las hembras (Aisenberg *et al.*, 2007), a diferencia de lo más extendido en arañas (Foelix, 2011). Las hembras son el sexo móvil que recorre los arenales en busca de cuevas habitadas por machos. Son éstas también quienes inician el cortejo en la entrada de las cuevas masculinas (Aisenberg *et al.*, 2007; Aisenberg, 2014). Los machos pueden responder al cortejo femenino realizando sacudidas corporales desde el interior de sus cuevas. La cópula ocurre en el interior de las mismas y son posteriormente cedidas por parte de los machos, presumiblemente a modo de regalo para las hembras (Aisenberg *et al.*, 2007). Las hembras muestran preferencias de apareamiento por aquellos machos que presentan cuevas de mayor profundidad. Éstos, a su vez, poseerían preferencias por hembras vírgenes y con mayor condición corporal (Aisenberg *et al.*, 2011a). En ocasiones dicha selectividad puede ser extrema, llegando incluso a ataques y canibalismo, fenómeno extremadamente raro en el Reino Animal (Aisenberg *et al.*, 2011a).

De acuerdo a estudios previos utilizando trampas de caída, el período reproductivo de esta especie sería estival, entre noviembre y mayo (Costa, 1995; Costa *et al.*, 2006). No se poseen datos acerca de la proporción de sexos o el estado reproductivo de las hembras a lo largo de este período. En este contexto, la frecuencia con la que ocurre el canibalismo en el campo podría estar relacionada a la variación en la abundancia de adultos en general y de hembras vírgenes y apareadas en particular. Esperaríamos encontrar más casos de canibalismo al comienzo del período reproductivo que es cuando existe una mayor disponibilidad de hembras adultas. Por lo tanto, nuestro objetivo fue evaluar la disponibilidad de adultos y la fluctuación en el estado reproductivo de las hembras a lo largo del período sexual, discutiendo sus posibles implicancias en las estrategias reproductivas de esta especie.

Se realizaron colectas nocturnas mensuales de sub-adultos y hembras adultas de *A. brasiliensis* desde noviembre de 2013 a marzo de 2014, en la localidad de San José de Carrasco, Canelones, Uruguay (34°50'44.38"S, 55°59'17.64"O). Los individuos se mantuvieron en condiciones de laboratorio en cajas de Petri de 9.5 cm de diámetro y 1.5 cm de altura con arena como sustrato y un algodón embebido en agua. La alimentación consistió de una dieta a base de mosca doméstica (*Musca domestica*) y larva de coleóptero (*Tenebrio molitor*), dos veces por semana. Los individuos fueron mantenidos a temperatura ambiente de $24.3 \pm 2.5^\circ\text{C}$. Para evaluar el estado reproductivo de las hembras, los ejemplares fueron sacrificados en frío

y se disecaron sus espermatecas bajo lupa binocular (Olympus SZ61). Las mismas fueron luego aclaradas con aceite de clavo para determinar la presencia o ausencia de esperma en su interior. Esto se llevó a cabo mediante la comparación visual con las espermatecas de una hembra virgen y otra copulada, ambas criadas en el laboratorio (Fig. 1). A efectos de analizar la disponibilidad de adultos se registró la muda de sub-adultos a adultos durante el mismo período en condiciones de laboratorio.

Al comienzo del período reproductivo (Noviembre-Diciembre) la proporción de hembras vírgenes fue de un cuarto a un medio de la muestra colectada, con un pico máximo en diciembre (ver datos en Fig. 2). A partir de enero dicha proporción se redujo a una décima parte (Fig. 2). Por su parte, las hembras copuladas presentaron sus mayores registros en noviembre y febrero, con un pico máximo en este último mes (Fig. 2). El pico máximo de hembras vírgenes ocurrió en diciembre en coincidencia con el mínimo de hembras copuladas. En cuanto a las mudas, el pico de mudas a la adultez de las hembras fue en noviembre, mientras que los machos presentaron dos picos máximos: uno en noviembre y otro en abril (Fig. 3).

Los adultos de *Allocosa brasiliensis* son capaces de vivir en más de un período reproductor (Aisenberg *et al.*, 2007), por lo que la presencia de hembras apareadas al principio del período reproductivo posiblemente se deba a la supervivencia de hembras de la temporada anterior. Por otra parte, la gran mayoría de hembras alcanzaría su madurez sexual al comienzo de la temporada, lo cual coincide con la abundancia de hembras vírgenes observada en la naturaleza y con los registros de muda del laboratorio (Figs. 2 y 3).

Los machos de esta especie copulan más frecuentemente con hembras vírgenes y en buenas condiciones corporales, y los casos de canibalismo sexual ocurren con mayor frecuencia con hembras copuladas y en bajas condiciones corporales (Aisenberg *et al.*, 2011a). La mayor proporción de hembras vírgenes se daría al comienzo de la temporada, y la de hembras copuladas hacia el final. La baja condición corporal de machos luego del invierno, que es un período con baja alimentación o la fuerte necesidad de alimentarse luego de la muda a adultez, podrían implicar que el canibalismo sobre hembras ocurra principalmente al inicio de la temporada, que es cuando existirán más visitas a cuevas masculinas, ya sea por hembras vírgenes o copuladas del año anterior. El canibalismo sexual invertido puede suceder cuando la ganancia nutricional de canibalizar es mayor que el beneficio reproductivo, tal como sucede en anfípodos e isópodos (Prenter *et al.*, 2006). En el caso de *A. brasiliensis*, el canibalismo se daría con mayor frecuencia en las inmediaciones de la cueva y luego de que ambos sexos realizaron comportamientos relacionados con el cortejo. Por lo tanto, el macho tendría la posibilidad de evaluar la calidad de la hembra antes de tomar la decisión de atacarla. Es por esto que el contexto sexual debe ser considerado en este escenario en este escenario (Aisenberg *et al.*, 2009; Aisenberg, 2014).

El segundo pico de mudas de los machos (Fig. 3) podría implicar una preparación para ser los primeros en copular en el período siguiente. Esto aumentaría la probabilidad de acceder a las primeras hembras vírgenes de la temporada reproductiva. Este tipo de estrategia se ha visto en diferentes grupos taxonómicos, incluyendo a varios tipos de artrópodos (Jackson, 1986; Austad, 1982; Watson, 1990). Por ejemplo, en algunas especies de mariposas los machos maduran primero y esperan la emergencia de las hembras adultas. De esta manera lograrían

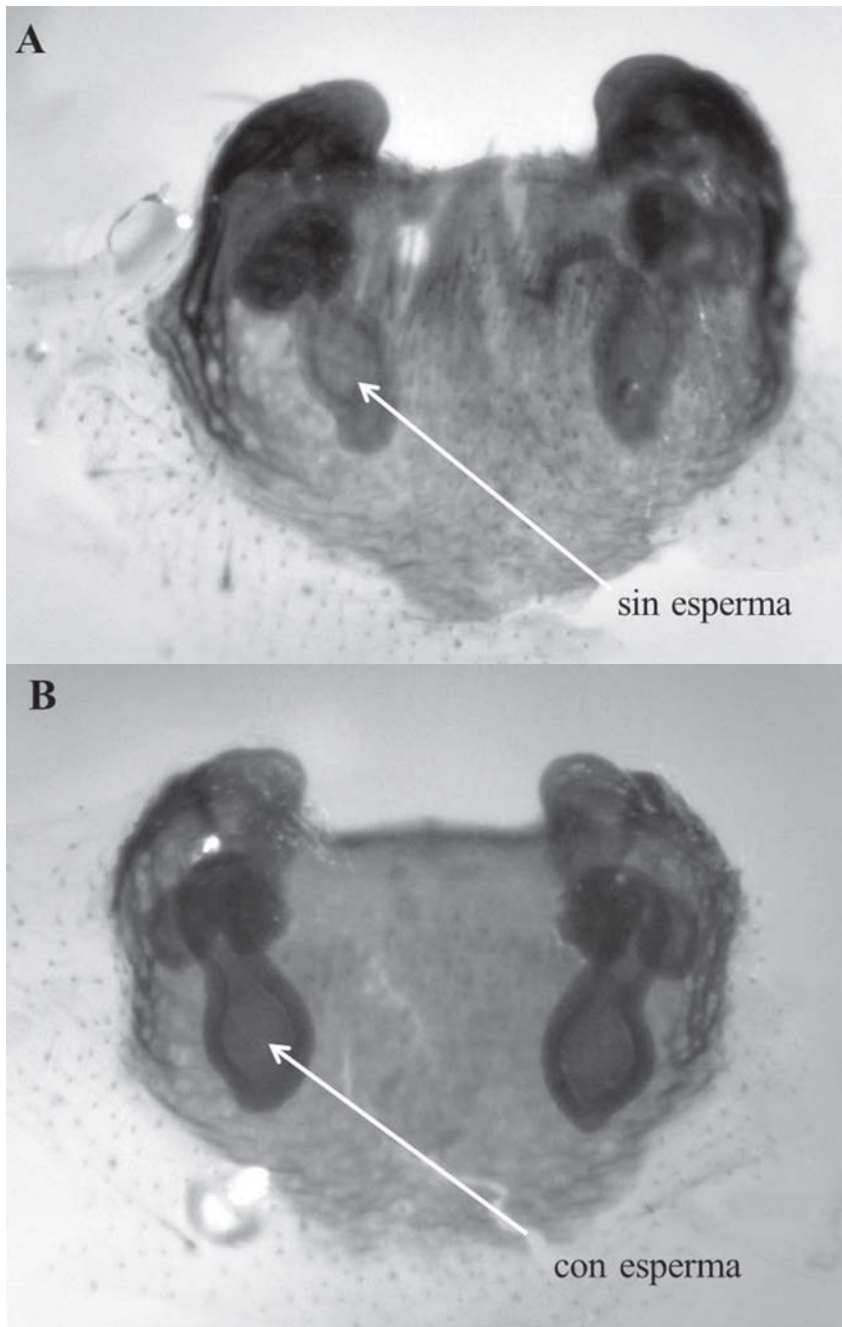


Fig. 1. Epiginos de hembras de *Allocosa brasiliensis* tratados con aceite de clavo: A) hembra virgen; B) hembra copulada.

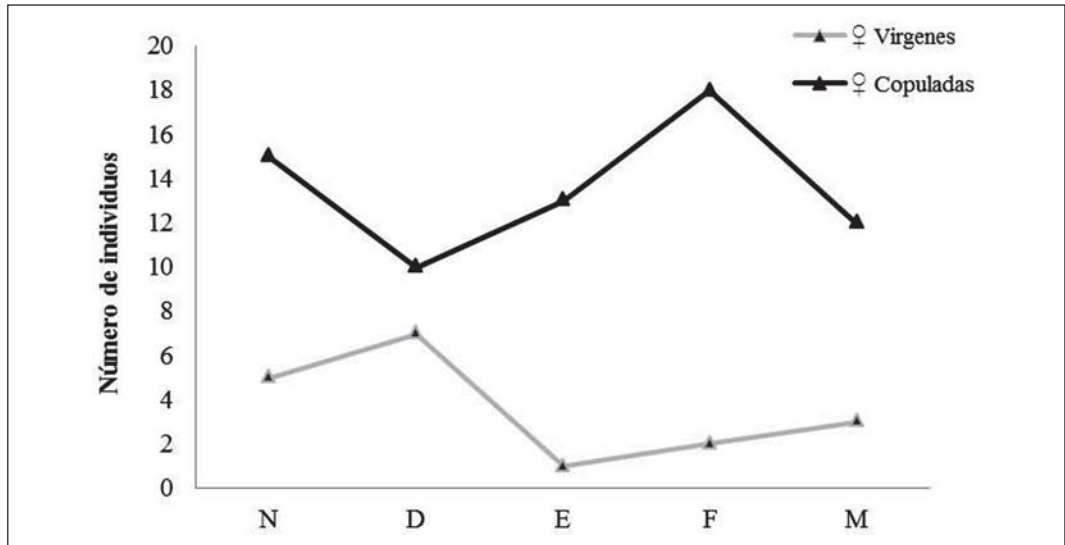


Figura 2. Abundancia de hembras de *Allocosa brasiliensis* según su estado reproductivo a lo largo de la temporada reproductiva. N-noviembre, D-diciembre, E-enero, F-febrero, M-marzo.

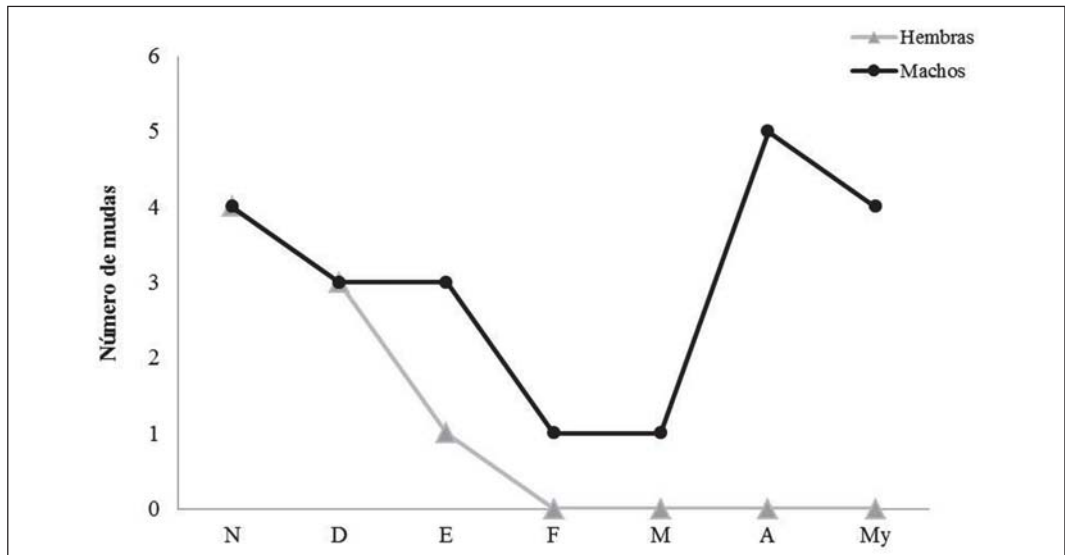


Figura 3. Número de mudas a adultez de machos y hembras de *Allocosa brasiliensis* durante el período reproductivo registrado en condiciones de laboratorio. N-noviembre, D-diciembre, E-enero, F-febrero, M-marzo, A-abril, My-mayo.

ser los primeros en aparearse y poseerían una mayor disponibilidad de hembras que aún no han copulado (Morbey & Ydenberg, 2001).

Las particularidades de las estrategias reproductivas, como en este caso la inversión en los roles sexuales típicos y las variantes en la disponibilidad de adultos y de hembras vírgenes y copuladas a lo largo del periodo son características esperables en ambientes drásticos como las dunas costeras donde se localiza *A. brasiliensis* (Aisenberg *et al.*, 2011b). Profundizar en la relación entre características nutricionales y reproductivas de los machos en relación al canibalismo sexual a lo largo del período reproductivo son estudios que se proyectan a futuro.

Agradecemos a Andrea Albín, Leticia Bidegaray, Ana Carlozzi, Marcelo Casacuberta, Tomás Casacuberta, Katrina Pérez, Fabiana Baldenegro, Sebastian Villalba, Gabriel de Simone y Rodrigo Postiglioni por su colaboración en la colecta de los ejemplares para este estudio. También les agradecemos a ambos revisores por sus comentarios que enriquecieron la versión final de este manuscrito. Apoyo: PEDECIBA, SNI (ANII) y Proyecto FCE_2_2011_1_6023 (ANII).

REFERENCIAS

- Aisenberg A. 2014. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a Neotropical spider. Pp. 163-182. *En*: Macedo R. & Machado G. (Eds.). Sexual selection. Perspectives and models from the Neotropics. Academic Press, Londres.
- Aisenberg A. & Costa F. G. 2008. Reproductive isolation sex role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Canadian Journal of Zoology*, 86: 648-658.
- Aisenberg A., Costa F. G. & González M. 2011a. Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 68-75.
- Aisenberg A., González M., Laborda A., Postiglioni R. & Simó M. 2009. Reversed cannibalism, foraging, and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology*, 37: 135-138.
- Aisenberg A., Simó M. & Jorge C. 2011b. Spider as a model towards the conservation of coastal sand dunes in Uruguay. Pp. 75-93. *En*: Murphy J. A. (Ed.). Sand Dunes: Types and Desertification. NOVA Science Publishers, USA.
- 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.
- Andersson M. B. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. New Jersey, U.S.A., 599 pp.
- Austad S. N. 1982. First male sperm priority in the bowl and doily spider *Frontinella pyramitela* (Walckenaer). *Evolution*, 36: 777-785.
- Bolhuis J. J. & Giraldeau L. 2005. *The behavior of animals: mechanisms, function and evolution*. Blackwell Publishing Ltd., Oxford. 515pp.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76: 305-339.

- Bonduriansky R. 2011. Sexual selection and conflict as engines of ecological Diversification. *The American Naturalist*, 178: 729-745.
- Capocasale R. M. 1990. Las especies de la subfamilia Hipassinae de América del Sur (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 18: 131-141.
- Costa F. G. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur del Uruguay. *Revista Brasileira de Biología*, 55(3): 457-466.
- Costa F. G. & Gudynas E. 1995. Sexo y Cortejo: una mirada al comportamiento sexual en animales y humanos. Ed. Fin de Siglo, Montevideo. 116 pp.
- 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*: Menafra R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (Eds.) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo.
- Elgar M. A. 1991. Size dimorphism in sexually cannibalistic orb-weaving spiders covaries with courtship behaviour. *Evolution*, 45: 444-448.
- Fisher R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon, Oxford.
- Foelix R. F. 2011. *Biology of Spiders*. Oxford University Press, New York. 306 pp.
- Ghione S., Simó M., Aisenberg A. & Costa F. G. 2013. *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae) as a bioindicator of coastal sand dunes in Uruguay. *Arachnology*, 16: 94-98.
- Jackson R. 1986. Cohabitation of male and juvenile female: a prevalent mating tactic of spiders. *Journal of Natural History*, 20: 1193-1210.
- Morbey Y. E. & Ydenberg R. C. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters*, 4: 663-673.
- Prenter J., MacNeel C. & Elwood R. W. 2006. Sexual cannibalism and mate choice. *Animal Behaviour*, 71: 481-490.
- Watson P. J. 1990. Female-enhanced male competition determines the first male and principal sire in the spider *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 26: 77-90.

Fecha de Recepción: 09 de Octubre de 2015.
Fecha de Aceptación: 06 de Noviembre de 2015.