



¿ESTÁ BUENO CAMBIAR?: CAPTURA DE PRESAS DE DOS ARAÑAS LOBO CON DIFERENTES HÁBITOS DE VIDA

Macarena González^{1*} , Agustín Carbonell¹ , Mauricio Silvera¹ , Joaquín Rodríguez¹ ,
Nadia Kacevas^{1,2}  y Carlos A. Toscano-Gadea¹ 

1 Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Uruguay.

2 Departamento de Biodiversidad y Genética, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Uruguay.

* Autor para correspondencia: maca.gonzal@gmail.com

Fecha de recepción: 03 de agosto de 2021
Fecha de aceptación: 03 de noviembre de 2021

RESUMEN

Schizocosa malitiosa y *Aglaoctenus lagotis* son dos arañas lobo (Lycosidae) que habitan praderas y montes de Uruguay. Mientras *S. malitiosa* tiene hábito de vida errante, *A. lagotis* es sedentaria, y vive en tela. En este estudio, nos propusimos evaluar experimentalmente el comportamiento de captura de ambas especies en un sustrato "conocido" y en otro "ajeno". Para ello colocamos a *S. malitiosa* (errante) en un sustrato de arena y posteriormente sobre la tela de *A. lagotis*. A la vez expusimos a *A. lagotis* (sedentaria) al sustrato tela y posteriormente sobre arena. Ambas especies capturaron menos presas en el sustrato ajeno: *A. lagotis*: 71% en tela, 35% en arena; *S. malitiosa*: 94% en arena, 47% en tela. Asimismo, *A. lagotis* tardó más en capturar a la presa en arena que en tela, mientras *S. malitiosa* no difirió en el tiempo de captura entre sustratos. Los resultados sugieren que *A. lagotis* tiene menos posibilidad de adaptarse a un cambio de sustrato, mientras *S. malitiosa* parece adaptarse más fácilmente al cambio. Se discute la estrategia de captura utilizada por cada una de las especies en ambos sustratos, así como si nuestros resultados apoyan el carácter basal de la vida en tela en Lycosidae.

Palabras clave: Lycosidae, errante, sustrato, tela en embudo.

ABSTRACT

Is it good to change?: prey capture by two wolf spiders with different life habits. *Schizocosa malitiosa* and *Aglaoctenus lagotis* are two wolf spiders (Lycosidae) that inhabit grasslands and hills of Uruguay. While *S. malitiosa* presents a wandering life habit, *A. lagotis* is

sedentary, and lives in web. In the present study, we experimentally evaluated the capture behavior of both species on a "known" substrate and on another "unknown" one. To do this, we placed *S. malitiosa* (wandering) on a sand substrate and later on the *A. lagotis* web. At the same time, we exposed to *A. lagotis* (sedentary), to the web substrate and later to sand. Both species captured less preys on the unknown substratum: *A. lagotis*: 71% on web and 35% on sand; *S. malitiosa*: 94% on sand, 47% on web. Likewise, *A. lagotis* took more time to capture the prey on sand than on web, while *S. malitiosa* did not differ in capture time between both substrates. The results suggest that *A. lagotis* has less possibilities of adapting to a substrate change, while *S. malitiosa* seems to adapt more easily to the change. The capture strategies used by both species on both substrates, as well as if our results support the ancestral origin of web living in Lycosidae, are discussed.

Key-words: funnel-web, Lycosidae, substrate, wandering.

INTRODUCCIÓN

Con más de 50.000 especies conocidas hasta la fecha en el mundo (World Spider Catalog, 2022), las arañas son consideradas uno de los grupos de depredadores terrestres más diversos (Coddington y Levi, 1991; Nyffeler y Sunderland, 2003). La dieta de las arañas es muy variada e involucra desde invertebrados (anélidos, gasterópodos, insectos, crustáceos, otros arácnidos) (Nyffeler, Moor y Foelix, 2001; Nyffeler y Symondson, 2001) a pequeños vertebrados (ratones, murciélagos, serpientes, anfibios, entre otros) (Nyffeler y Altig, 2020; Nyffeler y Gibbons, 2021). Asimismo, aunque en menor medida,



sus hábitos alimenticios pueden incluir diferentes materiales vegetales (Jackson 2009; Nyffeler, Olson y Symondson, 2016), incluyendo néctar (Jackson, Pollard, Nelson, Edwards y Barrion, 2001).

Para tener éxito en la captura de presas, la elección de un sitio de alimentación es fundamental. La densidad y la variación estacional de las presas, e incluso, la estructura vegetal en la cual viven las arañas juegan un rol fundamental a la hora de determinar el éxito de captura (Hatley y Macmahon, 1980; Lopes Rodrigues y Mendonça Jr., 2012). Buscando adaptarse a estas características de su entorno, las arañas han desarrollado diversas estrategias de depredación que incluyen la persecución activa, el acecho cauteloso, montar emboscadas y la construcción de telas (Uetz, 1992; Vasconcellos-Neto, Romero, Santos y Dippenaar-Schoeman, 2007; Cardoso, Pekár, Jocqué y Coddington, 2011).

Para capturar a sus presas las arañas utilizan una gran variedad de estímulos sensoriales que incluyen la detección de señales vibratorias, químicas y visuales (Barth, 2002; Hostettler y Netwing, 2006; Hebets, Elias, Mason, Miller y Stratton, 2008; Wilgers y Hebets, 2011; Uhl, 2013). Las patas se encuentran cubiertas de setas sensoriales que tienen una función mecanorreceptora, entre los que se destacan las tricobotrias, extremadamente sensibles a las corrientes y vibraciones en el aire (Foelix, 2011). Además, en patas y pedipalpos se ubican setas especializadas en la detección de sustancias químicas (Foelix y Chu-Wang, 1973; Hostettler y Nentwig, 2006). La visión también juega un rol importante en la captura de presas, particularmente en algunas familias de arañas como Salticidae o Deinopidae (Barth, 2002), las cuales presentan un desarrollo importante de los ojos medios (Bennet y Lewis, 1979; Forster, 1979; Richman y Jackson, 1992; Persons y Uetz, 1997; Stafstrom y Hebets, 2016).

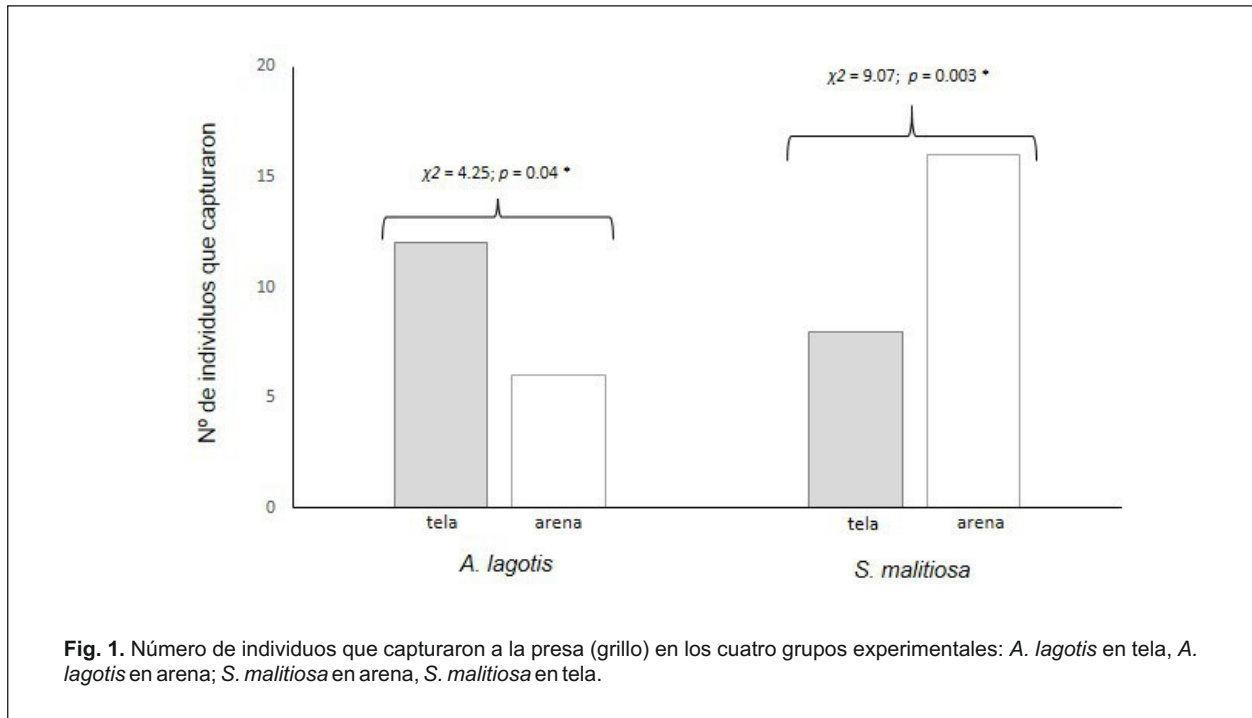
Varios estudios en relación a los canales de comunicación y el ajuste de las señales frente a la variación de sustrato se han realizado en arañas errantes, es decir todas aquellas que no hacen tela para capturar o refugiarse (Elias y Mason, 2011), particularmente en especies de las familias Salticidae (Elias, Mason y Hoy, 2004) y Lycosidae (Hebets y Uetz, 1999; Elias, Sivalingham, Mason, Andrade y Kasumovic, 2010; Wilgers y Hebets, 2011). Ya que el ser errante conlleva ocupar hábitats que constan de diferentes sustratos (hojarasca, tierra, rocas) (Foelix, 2011), este tipo de estudios han señalado el uso de información multimodal como estrategia para responder a esos cambios de sustrato. El comportamiento más evaluado frente a la variación de sustratos es el sexual (Gordon y Uetz, 2011; Uetz, Clark y Roberts, 2016) y más recientemente el de captura de presas (Meza, Elias y Rosenthal, 2021).

La familia Lycosidae (arañas lobo), se caracteriza por reunir integrantes con hábito de vida errante

(Foelix, 2011) y pertenecer al gremio de las “corredoras de suelo”, persiguiendo velozmente a sus presas (Uetz, Halaj y Cady, 1999). Sin embargo, existen unas pocas especies, menos del 1%, que son sedentarias y de tela (González, Peretti y Costa, 2015a). Si la vida en tela es un rasgo basal o derivado dentro de la familia ha sido y es aún hoy, controvertido. Durante muchas décadas y de acuerdo a Jocqué (1995), Zehethofer y Sturmbauer (1998) y Foelix (2011), la construcción de telas para cazar ha sido considerada la condición ancestral en los licósidos. Sin embargo, la llegada de distintos estudios moleculares señala cada vez con más fuerza la aparición de la tela más de una vez en la evolución de la familia y con ancestros cazadores sin tela (Murphy, Framenau, Donellan, Harvey, Park y Austin, 2006; Piacentini y Ramírez, 2019). Considerando que el sustrato de captura puede incidir en el comportamiento (Barth, 2002), podría esperarse que la forma de capturar de una especie de tela difiera de la de una que no lo es, aun siendo integrantes de la misma familia. El hecho de que dentro de Lycosidae existan integrantes errantes, sedentarios de cuevas o sedentarios de tela, permite evaluar las estrategias de captura de las distintas especies frente a diferentes sustratos. A la vez, estos estudios darían una pauta de qué tan especializados (y eventualmente adaptados) a la vida en tela están los escasos licósidos que viven en éstas.

Las arañas lobo *Schizocosa malitiosa* (Tullgren, 1905) y *Aglaoctenus lagotis* (Holmberg, 1876) son dos Lycosidae muy comunes en praderas y montes del Uruguay. *Schizocosa malitiosa* es una araña de aproximadamente 2 cm de longitud, que se distribuye principalmente en la zona costera del Río de la Plata. Perteneció a la sub familia Lycosinae, su hábito de vida es errante e integra el gremio de las “corredoras de suelo” (Aisenberg, Toscano-Gadea y Ghione, 2011; Foelix, 2011). *Aglaoctenus lagotis* (tanto la forma norte como la forma sur) es más pequeña (aproximadamente 1.5 cm de longitud) y habita tanto praderas como montes de todo el país (Aisenberg et al., 2011). A diferencia de *S. malitiosa*, pertenece a la subfamilia Sosippinae, que cuenta con especies sedentarias de tela. Esta araña lobo atípica (araña lobo de tela en embudo), vive en una tela a la que se le distinguen tres grandes partes: una sábana (o plataforma), conectada a un tubo, ubicado en el borde o cerca del centro de la tela y, por encima de la sábana en un plano vertical, están los hilos barrera, que colaboran en la intercepción de insectos provocando su caída sobre la sábana (González, Costa y Peretti, 2015b). Solo los machos, una vez alcanzada la madurez sexual, abandonan la tela para buscar hembras y reproducirse (Sordi, 1996; Aisenberg et al., 2011; González, Peretti, Viera y Costa, 2013).

González et al. (2015a) pusieron a prueba experimentalmente el efecto de cambiar el sustrato sobre el comportamiento sexual de la especie sedentaria de tela *A. lagotis* y de la especie errante *S.*

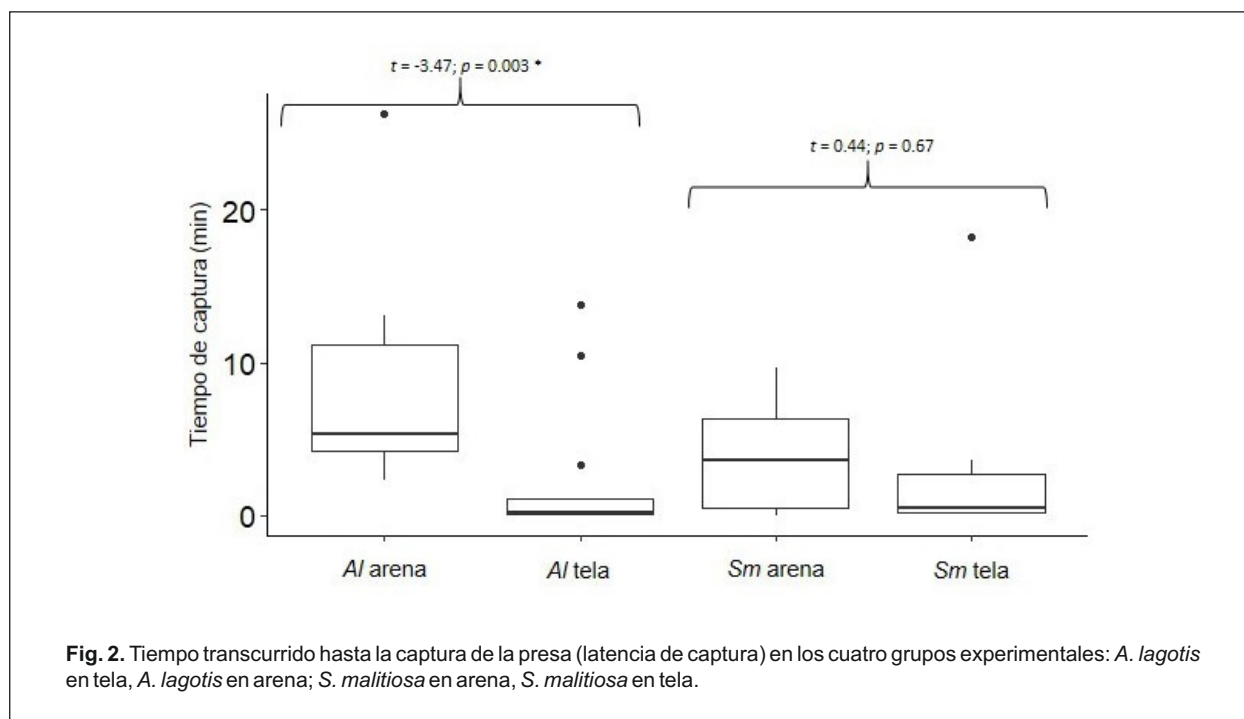


malitiosa. Para ello, parejas de la araña sedentaria se colocaron en el sustrato de la especie errante y parejas de la especie errante fueron expuestas a una tela tejida por la araña sedentaria. Tanto *S. malitiosa* sobre una tela como *A. lagotis* fuera de ella, vieron significativamente disminuido el éxito de cópula. Asimismo, recientemente González y Toscano-Gadea (2021) reportan en condiciones naturales, la presencia de licósidos errantes como *S. malitiosa* en telas de *A. lagotis*. En el presente estudio nos propusimos: 1) conocer los comportamientos de captura de presas del licósido de tela *A. lagotis* y del licósido errante *S. malitiosa* (en tela y arena, respectivamente) y 2) evaluar los posibles efectos del intercambio de sustrato sobre el comportamiento de captura de cada uno de los licósidos. Predecimos que el cambio de sustrato afectará más a *A. lagotis* que a *S. malitiosa*, generando una mayor disminución en su éxito de captura al estar fuera de tela que en ella. El hecho de que naturalmente las especies errantes frecuenten más sustratos como parte de su hábitat, les brindaría una mayor plasticidad para responder a estos cambios, en relación a *A. lagotis*. Asimismo, si la tela es el rasgo basal en la familia, el estar fuera de ella sería completamente nuevo para esta especie mientras que, al mismo tiempo y de manera inversa, para *S. malitiosa* estar en tela sería un escenario ya experimentado por sus antecesores. Con este estudio, pretendemos evaluar el grado de especialización y adaptación a los sustratos de ambos tipos de licósidos, y aportar información sobre la evolución de la tela en la familia Lycosidae.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se recolectaron hembras adultas y subadultas de *Aglaoctenus lagotis* (*Al*) en setiembre de 2020, en Villa Serrana, Departamento de Lavalleja, Uruguay (34°19'13.1"S 54°59'16.6"O). Las colectas fueron realizadas durante el día y de manera manual observando las típicas telas realizadas por la especie. También fueron recolectadas hembras adultas y subadultas de *Schizocosa malitiosa* (*Sm*) en setiembre de 2020, en El Pinar, Departamento de Canelones, Uruguay (34°47'21.5"S 55°54'09.6"O). Las capturas fueron realizadas durante la noche, mediante el uso de linternas de cabeza que permiten su localización por el brillo del *tapetum lucidum* en sus ojos (Foelix, 2011). En el laboratorio, los individuos se mantuvieron de manera individual en placas de Petri (9cm x 1.5cm), con un algodón embebido en agua. Todos los individuos fueron alimentados cada cinco días con larvas de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Tenebrionidae). Los individuos subadultos de ambas especies fueron monitoreados hasta que llegaron a la adultez. En las experiencias solo fueron utilizadas hembras adultas ya que son las que suelen capturar más presas previo a los apareamientos y la maternidad, mientras que los machos concentran su energía en la búsqueda de pareja y no en su alimentación (Walker y Rypstra, 2002).

Las experiencias se realizaron en el período octubre 2020-marzo 2021. Se crearon cuatro grupos experimentales y se realizaron 17 experiencias de



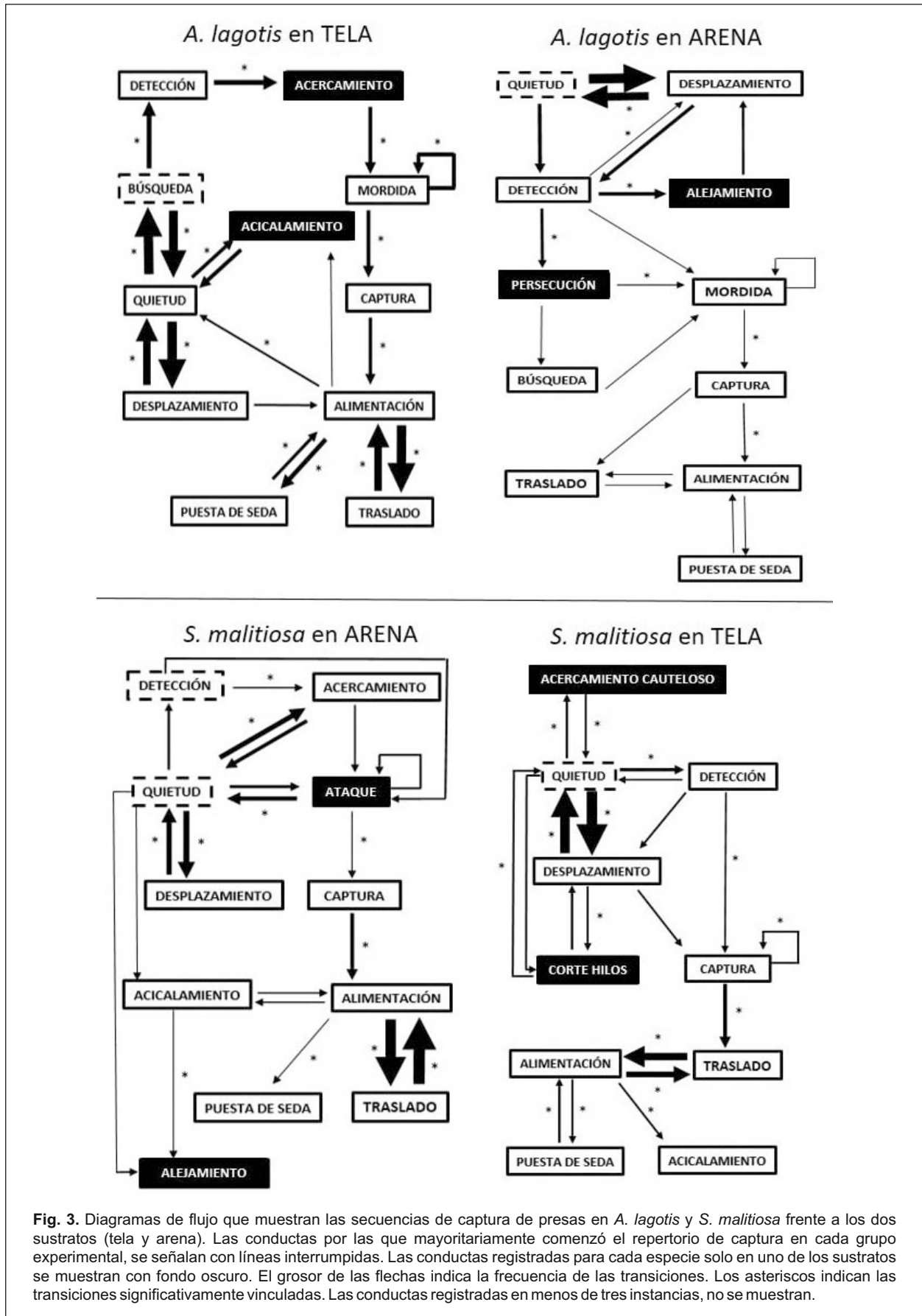
cada grupo, 1) *A. lagotis* en sustrato tela (su sustrato habitual), 2) *S. malitiosa* en sustrato arena (su sustrato natural), 3) *A. lagotis* en sustrato arena y 4) *S. malitiosa* en sustrato tela. Los individuos de cada especie fueron colocados de manera individual en recipientes de vidrio (30cm x 16cm x 20cm) siete días antes de cada experiencia, posibilitando el depósito de seda y la construcción de tela según el caso (grupos 1 y 2). Las hembras fueron seleccionadas al azar y se mantuvieron sin comer los siete días previos a las experiencias como forma de estandarizar las condiciones de alimentación. Si capturaban durante el desarrollo de las experiencias eran mantenidas sin ofrecerles una nueva presa hasta la siguiente experiencia. En cambio si no capturaban durante las experiencias, una vez finalizadas éstas, nos asegurábamos de alimentarlas para mantener estandarizado el tiempo de inanición. A los efectos de determinar si existían diferencias en el tamaño corporal de ambas especies de araña lobo, medimos el ancho del cefalotórax de todas las hembras utilizadas de acuerdo con lo señalado por Fairbairn (2003) y Anderson y Hebets (2016).

Se utilizaron grillos *Miogryllus verticalis* (Serville, 1838) como presa (peso 0.34 ± 0.09 g y longitud 17.52 ± 1.73 mm). La temperatura y humedad durante las experiencias fueron de 23.7 ± 1.5 °C, y 47.8 ± 8.1 %, respectivamente.

Para los últimos dos grupos experimentales (grupos 3 y 4), se debió intercambiar de recipiente a las hembras de cada especie (*A. lagotis* a arena y *S. malitiosa* a tela). Por tanto, en primer lugar, se retiró a la

hembra de *A. lagotis* de su tela mediante soplos suaves con una manguera para no dañar su tela. Cuando la araña salió fue colocada en una placa de Petri con algodón humedecido. Luego se retiró a la hembra de *S. malitiosa* de su sustrato mediante toques suaves con un pincel para no alterar su comportamiento, y se la colocó sobre la tela de la hembra de *A. lagotis* recientemente removida. Se esperaron 10 min para la aclimatación de la hembra de *S. malitiosa* y se dio comienzo a la experiencia. Finalizada ésta, la hembra de *A. lagotis* mantenida dentro de la placa de Petri en el recipiente de vidrio con arena de *S. malitiosa*, fue liberada dentro del mismo, y se esperaron los 10 min de aclimatación correspondientes para dar comienzo a la experiencia.

Las presas fueron liberadas a 10 cm de la posición de la araña (tanto en plano vertical como horizontal). Cada experiencia dio comienzo cuando la presa tocó el sustrato y finalizó pasados 30 min. Todas las experiencias fueron registradas con una filmadora Sony DCR-SR40 o DCR-SR45, y posteriormente analizadas con el programa Jwatcher (Blumstein, Evans y Daniel, 2000). Se registró la ocurrencia de captura de presa y la latencia de captura (tiempo transcurrido desde el comienzo de la experiencia a la captura de la presa). Asimismo, se realizó la identificación y descripción de las diferentes unidades comportamentales realizadas por la araña en cada grupo y se registraron sus ocurrencias y duraciones. Se construyeron los etogramas y diagramas de flujo correspondientes a cada grupo experimental, además de realizarse análisis de Markov para evaluar la



existencia de asociaciones estadísticas entre las transiciones comportamentales. Los datos fueron analizados con el programa PAST PALAEONTOLOGICAL STATISTICS, versión 1.18 (Hammer, Harper y Ryan, 2003) y con RStudio version 1.3.1093 (RStudio Team, 2020). Para cada especie, se comparó el número de ocurrencias de captura entre sustratos, mediante el uso del Test de Chi cuadrado. También fue comparada la duración de la latencia de captura entre dichos grupos, para lo que fue testeada la normalidad (Test de Shapiro-Wilk) y la homogeneidad de varianzas de los datos (Test de Levene). Debido a que las asunciones no se cumplían, realizamos la transformación de los datos (logaritmo en base 10 por ser variable continua) y cuando ambas condiciones se lograron, las duraciones fueron comparadas mediante el Test de t para comparaciones paramétricas pares, con el que también se comparó el tamaño corporal entre especies. También se realizaron regresiones lineales para determinar la relación entre el tamaño corporal de ambas especies de arañas y el tiempo que demoraron en capturar a las presas.

RESULTADOS

Ambas especies de licósidos capturaron significativamente menos presas fuera de su sustrato natural que en el propio (*Al*: 71 % en tela, 35 % en arena; *Sm*: 94 % en arena, 47 % en tela) (Fig. 1). En cuanto a la latencia de captura de la presa, fue *A. lagotis* quien demoró significativamente más en capturar (latencia de captura, media \pm desvío estándar) fuera de la tela (en arena: 9.37 ± 9.10 min) que en ella (en tela: 2.42 ± 4.69 min), mientras que *S. malitiosa* no presentó diferencias (en arena: 3.58 ± 3.46 min; en tela 4.10 ± 6.22 min) (Fig. 2). Si bien *S. malitiosa* resultó tener mayor tamaño corporal que *A. lagotis* (*S. malitiosa*: 6.69 ± 0.61 mm; *A. lagotis*: 5.03 ± 0.45 mm; $t = 8.62$, $p < 0.0001$), no se observaron diferencias en el tiempo de captura en relación con el tamaño en ninguno de los cuatro grupos experimentales (*S. malitiosa* en arena: $R^2 = 0.008$, $F = 0.085$, $p = 0.776$; *S. malitiosa* en tela: $R^2 = 0.001$, $F = 0.005$, $p = 0.945$; *A. lagotis* en tela: $R^2 = 0.043$, $F = 0.223$, $p = 0.656$; *A. lagotis* en arena: $R^2 = 0.892$, $F = 7.824$, $p = 0.108$).

El listado de conductas registradas para cada una de las dos especies se muestra en la Tabla 1 y los diagramas de flujo en relación al comportamiento de captura por especie, en su sustrato y en el sustrato ajeno, aparecen en la Fig. 3. *Aglaoctenus lagotis* en tela comenzó las experiencias mayoritariamente (desde que la presa toca el sustrato) con la conducta "Búsqueda" (N=11) y fueron pocos los individuos (N=5) que lo hicieron en "Quietud". Mientras tanto, en arena la mayoría de los individuos comenzó con "Quietud" (N=14). Además, presentó dos conductas asociadas a

cada sustrato; en tela fueron el "Acercamiento" y el "Acicalamiento", mientras en arena lo fueron el "Alejamiento" y la "Persecución". Finalmente, que la araña se alimentara ("Alimentación"), trasladara la presa (hacia el tubo de la tela) ("Traslado") y colocara seda sobre ella ("Puesta de seda") repetidas veces fue una secuencia consolidada (con transiciones de Markov significativas) sobre el sustrato tela, pero no lo fue en arena (Fig. 3 A y B). *Schizocosa malitiosa* por su parte, al estar en su sustrato (arena) comenzó casi en cantidades iguales con "Detección" (N=7) y con "Quietud" (N=9). Mientras tanto, en tela fueron 10 los individuos que comenzaron en "Quietud" y cinco con "Detección". Además, presentó dos conductas asociadas a cada sustrato; en arena se registraron "Ataque" y "Alejamiento", mientras en tela aparecieron el "Acercamiento cauteloso" a la presa y el "Corte de hilos" de seda de la tela, rompiéndola. Finalmente, en arena la "Captura" de la presa fue seguida del comienzo de la "Alimentación" y el "Traslado" de la presa, mientras sobre la tela la "Captura" fue seguida del "Traslado" de la presa para luego comenzar la "Alimentación" (Fig. 3 C y D).

La conducta "Captura" mostró características especie-específicas que no se modificaron con el cambio de sustrato (ver descripción de la conducta en Tabla 1). Asimismo, se observó que *A. lagotis* capturó a la presa luego de realizar repetidas mordidas sobre ellas (1-4 mordidas), algo que se mantiene al cambiar de sustrato (pero con pérdida de asociación significativa entre las transiciones) (Fig. 3 A y B). Por su parte *S. malitiosa* tuvo como patrón el ataque a la presa y su captura, secuencia que se altera fuera de su sustrato reduciéndose los ataques y reiterándose las capturas (1-3 instancias) (Fig. 3 C y D).

DISCUSIÓN

Si bien ambas arañas lobo capturaron presas en los dos sustratos a los que fueron expuestas, el licósido de tela (*A. lagotis*) vio disminuida de manera significativa su capacidad de captura al ser quitado de su sustrato (tanto en número de presas capturadas como en latencia de captura), además de mostrar un retraso en la reacción frente a la presa (82% de las instancias se iniciaron con quietud, mientras que fueron el 29% en su propio sustrato). También el licósido errante (*S. malitiosa*) logró atrapar menos presas al ser cambiado de sustrato (es decir, expuesto a la tela), pero no necesitó más tiempo para lograr las capturas y su reacción frente a la presa tuvo un retraso menos marcado (si bien el 59% inició en quietud, el porcentaje fue similar en el sustrato propio, 53%). Estos resultados sugieren que el licósido de tela posee menor posibilidad de ajuste frente al cambio de sustrato, lo que el licósido errante sortearía en cambio de manera más plástica, ya sea por contar con

Tabla 1. Descripción de las conductas observadas en los individuos de *A. lagotis* (Al) y *S. malitiosa* (Sm) durante la captura de presas.

Conducta	Descripción	Especie
Acercamiento (a presa)	La araña se aproxima a la presa luego de haberla detectado.	Al y Sm
Acicalamiento	La araña se limpia (manipula sus patas entre los pedipalpos y/o patas y pedipalpos entre los quelíceros).	Al y Sm
Alejamiento (de presa)	La araña se distancia de la presa luego de haberla detectado.	Al y Sm
Alimentación	La araña mastica a la presa o parte de esta (movimiento de pedipalpos e inserción y movimiento de quelíceros) o la sostiene con quelíceros.	Al y Sm
Corte de hilos	La araña muerde la seda con los quelíceros.	Al y Sm
Desplazamiento	La araña camina por el sustrato.	Al y Sm
Detección	La araña se mueve y se posiciona de frente a la presa.	Al y Sm
Puesta de seda	La araña deposita hilos sobre la presa y el sustrato (sosteniendo o no a la presa).	Al y Sm
Quietud	La araña se mantiene sin movimiento.	Al y Sm
Traslado (de presa)	La araña camina mientras sujeta a la presa con sus quelíceros.	Al y Sm
Búsqueda	La araña se mueve en respuesta a las vibraciones que genera la presa sobre la tela.	Al
Captura *	La araña muerde a la presa sosteniéndola con los quelíceros y sin rodearla con las patas.	Al
Mordida	La araña inserta sus quelíceros en la presa y luego los retira.	Al
Persecución	La araña va tras la presa.	Al
Abandono de tela	La araña desciende de la tela al fondo del recipiente experimental.	Sm
Acercamiento cauteloso	La araña se desplaza lentamente hacia la presa.	Sm
Ataque	La araña embiste abruptamente hacia la presa.	Sm
Captura *	La araña muerde a la presa generalmente entre la cabeza y el tórax rodeándola con las patas.	Sm
Retorno a tela	La araña vuelve y trepa a la tela.	Sm

* Esta conducta presenta una descripción diferente para cada especie.

ancestros de tela como por la asiduidad natural de estos licósidos típicos (errantes) a frecuentar diferentes microambientes.

No hay otros estudios que evalúen qué ocurre con el comportamiento de captura de los atípicos integrantes de tela de esta familia al colocarlos fuera de ésta, o, por el contrario, estudios con otros típicos licósidos errantes ante una tela. Los estudios abundantes en esta familia son los relacionados con los efectos de cambio de sustrato en el comportamiento sexual, y son en especies típicas (errantes) (Kotiaho, Alatalo, Mappes y Parri, 2000; Hebets et al., 2008; Gordon y Uetz, 2011; Wilgers y Hebets, 2011; Rosenthal, Hebets, Kessler, McGinley y Elias, 2019). En ellos se destaca la capacidad de comunicación multimodal de las arañas lobo, funcionando como señales de respaldo para lograr intercambiar información entre las parejas ante diferentes microambientes (ej. Gordon y Uetz, 2011).

Respecto al comportamiento de captura de presas Rypstra, Schmidt, Reif, DeVito y Persons (2007) testean los cambios de *Pardosa milvina* en dicho comportamiento frente a sustratos que difieren en la presencia o ausencia de señales de un potencial predador. Asimismo, Kronk y Riechert (1979) y recientemente Meza et al. (2021) evalúan la respuesta de *Lycosa santrita* y *Schizocosa floridana*, respectivamente, frente a sustratos como roca, hojarasca, pasto, tierra y arena. En este último estudio, los autores detectan una eficiencia de captura mayor en arena, difiriendo del sustrato encontrado como más eficiente para la comunicación sexual en la misma especie (Rosenthal et al., 2019).

Este efecto diferencial del cambio de sustrato sobre distintos comportamientos (captura y sexual) también se observa en las especies de nuestro estudio. González et al. (2015a) trabajando en el comportamiento sexual de *A. lagotis* y *S. malitiosa*

registran una caída en el éxito de cópula para ambas especies frente al cambio de sustrato, pero, señalan un efecto mayor (es decir un menor número de cópulas) en *S. malitiosa* que en *A. lagotis* (forma norte). Estas diferencias en la incidencia del sustrato sobre el comportamiento sexual y el de captura de presas, podrían deberse al tipo de canal de comunicación que se prioriza en cada comportamiento. Si bien se carece de esta información para las dos especies estudiadas, el tipo de sustrato es considerado relevante en esta familia principalmente al momento de capturar, porque las arañas suelen depender de las vibraciones del sustrato para encontrar a su presa, y los distintos sustratos propagan las vibraciones de manera diferente (Willemart y Lacava, 2017). Otro elemento que podría incidir en la diferencia señalada entre estudios es que, en lo referente al comportamiento sexual, la hembra del licósido errante era colocada dos días antes de la exposición al macho, observándose en varios casos la pérdida de tensión de la tela al momento de la experiencia (González et al., 2015a), lo que puede explicar su menor éxito de cópula. Este período de permanencia en tela previo a la experiencia no existió en el presente estudio, y no se registraron pérdidas de tensión en la tela, al menos perceptibles a simple vista.

En cuanto al comportamiento de captura de presas de cada tipo de licósido, *A. lagotis* mostró una estrategia de captura que incluye una serie de mordidas a la presa, intercaladas con alejamientos hasta su sujeción, para comenzar el consumo trasladándola al refugio (tubo de la tela) y con frecuencia depositando hilos de seda sobre ella. Esta secuencia de captura coincide con la reportada para otras arañas de tela, principalmente los agelénidos, con quienes converge en el tipo de tela (telas en embudo) (Riechert y Łuczak, 2014). Mientras tanto *S. malitiosa* presentó una estrategia de mordida y captura muy rápida y en un solo paso ya que, luego de morder rodea a la presa y no la suelta hasta comenzar su consumo en el mismo lugar de captura. Esta conducta, llamada "leg basket" (Jocqué, 1995), así como toda la secuencia de captura mencionada se corresponde con lo descrito para las arañas de esta familia (Foelix, 2011), y se mantuvo en general incambiada tanto en arena como en tela. Lo que resulta llamativo frente al cambio de sustrato de esta araña errante es el traslado de la presa hacia un refugio (tubo de la tela) previo a comenzar su consumo, difiriendo del consumo en el mismo lugar de la captura que es lo observado en su propio sustrato y lo frecuente en arañas errantes (Nakamura, 1982). Esta alteración en la secuencia de conductas podría sugerir que la araña percibe estar en un sustrato desconocido y busca en consecuencia un refugio, y/o ser parte de una flexibilización del comportamiento haciendo uso de un refugio ya detectado en la tela.

Si bien las especies estudiadas mantuvieron la diferencia en el tamaño corporal observada por González et al. (2015a) y Pintos et al. (2021), esta diferencia no se vio reflejada en demoras de unas u otras en capturar a las presas, pero sí podría relacionarse, al menos en parte, con una estrategia de captura diferente, cuerpo a cuerpo y en un solo paso en el caso del licósido errante. Mientras tanto, las menores dimensiones corporales de *A. lagotis* la llevarían a tener que morder y alejarse de la presa repetidas veces antes de poder sujetarla. Esta estrategia, a su vez, podría volverse más compleja de efectivizar ante un cambio de sustrato ya que implica lograr detectar y re-ubicar a la presa varias veces, pudiendo el cambio de sustrato implicar un obstáculo en la llegada de esa información a la araña. Otro factor observado durante este estudio que pudo incidir en los porcentajes de captura registrados, es la ausencia de hilos barrera en las telas construidas en el laboratorio. La ausencia de estos hilos, relacionados con el contacto inicial de la presa con la tela y con su desestabilización y caída a la plataforma (Foelix, 2011; González et al., 2015b), podrían explicar el menor porcentaje de captura obtenido para el licósido de tela en relación al errante. Asimismo, si bien no hay registros en condiciones naturales de *A. lagotis* capturando presas fuera de su tela, sí se reportan especies errantes (entre ellas *S. malitiosa*) ocupando telas. Se desconoce aún por qué esto ocurre, pero estas especies usan el tubo de las telas como refugio y son capaces de consumir restos de presa presentes en la tela, así como de intentar capturar presas que caen en ella (González y Toscano-Gadea, 2021). Este sería otro indicador de la potencialidad real que tienen los licósidos clásicos de frecuentar las telas en embudo de integrantes de su familia, mientras que lo opuesto no ocurriría.

Los datos reunidos en este estudio están en mayor concordancia a priori con la hipótesis de la vida en tela como condición basal de esta familia, propuesta sostenida durante muchos años (Jocqué, 1995; Zehethofer y Sturmbauer, 1998) y acorde con el patrón esperado para las arañas en general, que es que los grupos errantes deriven de constructores de tela (Foelix, 2011). Sin embargo, esto se ha replanteado principalmente con la llegada de los estudios moleculares (Murphy et al., 2006; Piacentini y Ramírez, 2019), siendo la hipótesis más reciente que la tela es un rasgo derivado que ha surgido varias veces en la historia de la familia (Piacentini y Ramírez, 2019). Las controversias respecto a este punto no resultan fáciles de saldar ya que hay elementos que pueden ser tomados como evidencia para una y otra hipótesis. La presencia de tres uñas, un carácter basal y en general asociado a la vida en tela (Jocqué y Alderweireldt, 2005), así como que las cámaras de cría construidas por las arañas lobo (incluida *S. malitiosa*, según Capocasale y Costa, 1975) sean una versión

reducida de las (basales) telas en embudo, son elementos tomados a favor del origen basal de la tela. Sin embargo, el acarreo constante del saco de huevos que hacen las hembras de esta familia (Foelix, 2011), y que también está presente en su familia hermana Trechaleidae, es considerada una adaptación a la vida errante, como lo es el hecho de que no haya asimetría antero-posterior notoria en el largo de sus patas (Marshall, 1995).

Futuros estudios comportamentales, principalmente de las especies de licósidos que presentan hábitos de vida mixtos, serán decisivos para develar cómo ha evolucionado la vida en tela de las arañas lobo. Asimismo, estudios de captura de presas a campo, así como la evaluación de rasgos morfológicos, por ejemplo, relacionados con la locomoción, en especies con diversos grados de desarrollo del hábito errante serán de gran valor para develar qué tan arraigada y antigua es la vida en tela en el grupo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos en primer lugar a Sofía Clavijo por su colaboración en las salidas de campo y la realización de experiencias. También le estamos muy agradecidos a Silvana Greco por la identificación taxonómica de las presas. Macarena González agradece al PEDECIBA y al SNI (ANII) y Nadia Kacevas a la ANII por la beca de posgrado otorgada (POS_NAC_2018_1_151155). Finalmente, damos las gracias a dos revisores/as anónimos por sus valiosos aportes para enriquecer el presente trabajo. El presente trabajo fue llevado a cabo en el marco de los Seminarios de Introducción a la Biología 2020 de la carrera de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias (UdelaR).

BIBLIOGRAFÍA

- Aisenberg, A., Toscano-Gadea, C.A., y Ghione, S. (2011). *Guía de Arácnidos del Uruguay*, Montevideo, Uruguay: Ediciones De la Fuga.
- Anderson, A.G. y Hebets, E. (2016). Benefits of body size dimorphism and copulatory silk wrapping in the sexually cannibalistic nursery web spider, *Pisaurina mira*. *Biology Letters*, 12, 20150957. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0957>.
- Barth, F. G. (2002). Spider senses - technical perfection and biology. *Zoology*, 105(4), 271–285.
- Bennet, T. J. y Lewis, R.D. (1979). Visual orientation in the Salticidae (Araneae). *New Zealand Entomologist*, 7(1), 58-63.
- Blumstein, D.T., Evans, C.S. y Daniel, J.C. (2000). J W a t c h e r , v e r s i ó n 1 . 0 . <https://www.jwatcher.ucla.edu/>.
- Capocasale, R.M. y Costa, F.G. (1975). Descripción de los biotopos y caracterización de los habitats de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae) en Uruguay. *Vie et Milieu*, 25(1), sér. C, 1-15.
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R. y Coddington, J.A. (2011). Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE*, 6(6), e21710. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0021710>.
- Coddington, J.A. y Levi, H.W. (1991). Systematics and evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 565-592.
- Elias, D.O. y Mason, A.C. (2011). Signaling in variable environments: Substrate-borne signaling mechanisms and communication behavior in spiders. En: C.E. O'Connell-Rodwell (Ed.) *The use of vibrations in communication: properties, mechanisms and function across taxa* (pp. 25-46). Transworld Research Network, Kerala, India.
- Elias, D.O., Mason, A.C. y Hoy, R.R. (2004). The effect of substrate on the efficacy of seismic courtship signal transmission in the jumping spider *Habronattus dossenus* (Araneae: Salticidae). *The Journal of Experimental Biology*, 207, 4105–4110.
- Elias, D.O., Sivalingham, S., Mason, A.C., Andrade, M.C.B. y 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.
- Fairbairn D.J. (2003). Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. En: D.J. Fairbairn, W.U. Blackenhorn y T. Székely (Eds.) *Sex, size and gender roles* (pp. 1-10). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Foelix, R. (2011). *Biology of Spiders* 3rd Edition. New York, USA: Oxford University Press.
- Foelix, R.F. y Chu-Wang, I-Wu. (1973). The morphology of spider sensilla II. Chemoreceptors. *Tissue and Cell*, 5(3), 461–478.
- Forster, L.M. (1979). Visual mechanisms of hunting behavior in *Trite planiceps* a jumping spider (Araneae: Salticidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 6, 79–93.
- González, M., Costa, F.G. y Peretti, A.V. (2015b). Funnel-web construction and estimated immune costs in *Aglaoctenus lagotis* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 43(2), 158–167.
- González, M., Peretti, A.V. y Costa, F.G. (2015a). Efecto del sustrato sobre el cortejo de dos arañas lobo, una de tela y otra errante. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2ª época), 24(2), 57–72.
- González, M., Peretti, A.V., Viera, C. y 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.
- González, M. y Toscano-Gadea, C.A. (2021). Can't even trust the family? The web of the unusual web-building wolf spider *Aglaoctenus lagotis* (Araneae: Lycosidae) invaded by typical wandering wolf spiders. *Arachnology*, 18(7), 710–714.
- Gordon, S.D. y 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., y Ryan, P.D. (2003). Past Palaeontological Software, version 1.18 <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hatley, C.L. y Macmahon, J.A. (1980). Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture. *Environmental Entomology*, 9(5), 632–639.
- Hebets, E.A., Elias, D.O., Masonz, A.C., Miller, G.L. y Stratton, G.E. (2008). Substrate-dependent signaling success in the wolf spider, *Schizocosa retrorsa*. *Animal Behaviour*, 75, 605–615.
- Hebets, E. y 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.
- Hostettler, S. y Nentwig, W. (2006). Olfactory information saves venom during prey-capture of the hunting spider *Cupiennius salei* (Araneae: Ctenidae). *Functional Ecology*, 20, 369–375.
- Jackson, D.E. (2009). Nutritional ecology: a first vegetarian spider. *Current Biology*, 19, 894–895.
- Jackson, R.R., Pollard, S.D., Nelson, X.J., Edwards, G.B. y Barrion, A.T. (2001). Jumping spiders (Araneae: Salticidae) that feed on nectar. *Journal of Zoology*, 255, 25–29.
- Jocqué, R. (1995). Spider strategies: beyond the web. *Nouvelles de la Science et des Technologies*, 13, 289–298.
- Jocqué, R. y Alderweireldt, M. (2005). Lycosidae: the grassland spiders. *Acta zoologica bulgarica*, 1, 125–130.
- Kotiaho, J., Alatalo, R.V., Mappes, J. y Parri, S. (1996). Sexual selection in a wolf spider: male drumming activity, body size, and viability. *Evolution*, 50(5), 1977–1981.
- Kronk, A.E. y Riechert, S.E. (1979). Parameters affecting the habitat choice of desert Wolf spider, *Lycosa santrita* Chamberlin and Ivie. *Journal of Arachnology*, 7, 155–166.
- Lopes Rodrigues, E.N. y Mendonça, Jr. M.S. (2012). Spider guilds in the tree-shrub strata of riparian forests in southern Brazil. *The Journal of Arachnology*, 40, 39–47.
- 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.
- Meza, P., Elias, D.O. y Rosenthal, M.F. (2021). The effect of substrate on prey capture does not match natural substrate use in a wolf spider. *Animal Behaviour*, 176, 17–21.
- Murphy, N.P., Framenau, V.W., Donellan, S.C., Harvey, M.S., Park, Y.C. y 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.
- Nakamura, K. (1982). Prey capture tactics of spiders: An analysis based on a simulation model for spider's growth. *Researches on Population Ecology*, 24, 302–317.
- Nyffeler, M. y Altig, R. (2020). Spiders as frog-eaters: a global perspective. *Journal of Arachnology*, 48, 26–42.
- Nyffeler, M. y Gibbons, J.W. (2021). Spiders (Arachnida: Araneae) feeding on snakes (Reptilia: Squamata). *The Journal of Arachnology*, 49(1), 1–27.
- Nyffeler, M., Moor, H. y Foelix, R.F. (2001). Spiders feeding on earthworms. *The Journal of Arachnology*, 29(1), 119–124.
- Nyffeler, M., Olson, E.J. y Symondson, W.O.C. (2016). Plant-eating by spiders. *Journal of Arachnology*, 44, 15–27.
- Nyffeler, M. y Sunderland, K.D. (2003). Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: a comparison of European and US studies. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 95, 579–612.
- Nyffeler, M. y Symondson, W.O.C. (2001). Spiders and harvestmen as gastropod predators. *Ecological Entomology*, 26, 617–628.
- Persons, M.H. y Uetz, G.W. (1997). The effect of prey movement on attack behavior and patch residence decision rules of Wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Journal of Insect Behavior*, 10(5), 737–752.
- Piacentini, L.N. y Ramírez, M.J. (2019). Hunting the wolf: A molecular phylogeny of the wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 136, 227–240.
- Pintos, P., Toscano-Gadea, C.A., González, M., Postiglioni, R., Gonnet, V., Kacevas, N., Cavassa, D. y Aisenberg, A. (2021). De tal palo, tal astilla: progenie de arañas lobo del Uruguay (Araneae: Lycosidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 30(1), 28–35 ISSN 2393–6940.
- RStudio Team. (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>.
- Richman, D.B. y Jackson, R.R. (1992). A review of the

- ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 9(2), 33–37.
- Riechert, S. y Łuczak, J. (2014). Spider foraging: behavioral responses to prey. En: P.N. Witt y J.S. Rovner (Eds.) *Spider communication: mechanisms and ecological significance* (pp. 353-386). Princeton University Press, New Jersey, EEUU.
- Rosenthal, M.F., Hebets, E.A., Kessler, B., McGinley, R., y Elias, D.O. (2019). The effects of microhabitat specialization on mating communication in a wolf spider. *Behavioral Ecology*, 30(5), 1398–1405.
- Rypstra, A.L., Schmidt, J.M., Reif, B.D., DeVito, J., y Persons, M.H. (2007). Tradeoffs involved in site selection and foraging in a wolf spider: effects of substrate structure and predation risk. *Oikos*, 116(5), 853–863.
- Sordi, S. (1996). Ecologia de populações da aranha *Porrimosa lagotis* (Lycosidae) nas reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Jundai (SP). PhD Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Sao Paulo, Brasil.
- Stafstrom, J.A. y Hebets, E.A. (2016) Nocturnal foraging enhanced by enlarged secondary eyes in a net-casting spider. *Biology Letters*, 12, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2016.0152>.
- Uetz, G.W. (1992). Foraging strategies of Spiders. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(5), 155-159.
- Uetz, G.W., Clark, D.L. y Roberts, J.A. (2016). Multimodal communication in wolf spiders (Lycosidae) - An emerging model for study. *Advances in the Study of Behavior*, 48, <http://dx.doi.org/10.1016/bs.asb.2016.03.003>.
- Uetz, G.W., Halaj, J. y Cady, A.B. (1999). Guild structure of spiders in major crops. *The Journal of Arachnology*, 27, 270–280.
- Uhl, G. (2013). Spider Olfaction: Attracting, detecting, luring and avoiding. En: W. Nentwig (Ed.) *Ecophysiology Spider* (pp. 141–157). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Vasconcellos-Neto, J., Romero, G.Q., Santos, A.J. y Dippenaar-Schoeman, A.S. (2007). Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. *Biotropica*, 39, 221–226.
- Walker, S.E., y Rypstra, A.L. (2002). Sexual dimorphism in trophic morphology and feeding behavior of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) as a result of differences in reproductive roles. *Canadian Journal of Zoology*, 80(4), 679–688.
- Wilgers, D.J. y Hebets, E.A. (2011). Complex courtship displays facilitate male reproductive success and plasticity in signaling across variable environments. *Current Zoology*, 57(2), 175–186.
- Willemart, R.H y Lacava, M. (2017). Foraging strategies of cursorial and ambush spiders. En: (C. Viera y M.O Gonzaga Eds.) *Behaviour and ecology of spiders* (pp. 227–245). Springer, Cham, Switzerland.
- World Spider Catalog. (2022). World Spider Catalog, Version 23.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed in April 2022. doi: 10.24436/2
- Zehethofer, K. y Sturmbauer, C. (1998). Phylogenetic relationships of central European wolf spiders (Araneae: Lycosidae) inferred from 12S ribosomal DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 10(3), 391–398.

Editor de Sección: Miguel Simó