



El Colegio de la Frontera Sur

Copulación, conducta sexual y tapón genital en la araña

Philoponella tingens (Aranea: Uloboridae)

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Con orientación en Ecología y Sistemática

Por

Fabiola Gutiérrez Medina

2017



PORTADILLA DE TESIS DE MAESTRÍA

El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas, 28 de abril de 2017.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Fabiola Gutiérrez Medina

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

Copulación, conducta sexual y tapón genital en la araña *Philoponella tingens* (Aranea: Uloboridae)

para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

	Nombre	Firma
Director	Dr. Jorge L. León Cortés	
Co Director	Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo	
Asesor	Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera	
Asesora	Dra. Ariane Liliane Jeanne Dor	
Sinodal adicional	M. en C. Benigno Gómez y Gómez	
Sinodal adicional	Dra. Adriana E. Castro Ramírez	
Sinodal suplente	Dr. José Nahed Toral	

A Jesucristo, a la vida y el universo, por enseñarme a disfrutar cada instante. A mi amada hija Ceiba, la maestra del amor. A *mon amour* Martín, por su sostén y amor infinito. A mi madre, quien siempre me acompaña y reconforta. A mi padre, por su apoyo. A los amigos de la vida, por su alegría y compañía genuina.

Gracias.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Cordero, quien fungió como Co tutor en el proyecto, por su confianza, por hacerme parte su proyecto, por guiarme en mi proceso de aprendizaje, por su constante apoyo, su dedicación en el proyecto, su ejemplo como maestro, tutor, investigador, director de laboratorio y amigo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT, por otorgarme la beca con número: 386260/255218, para realizar mis estudios y proyecto de tesis.

A El Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR, por otorgarme la beca interna de la institución y por el apoyo otorgado para realizar mis estudios de Maestría.

A mi tutor, el Dr. Jorge L. León Cortés, por su apoyo y dirección constante en mi proceso de aprendizaje y desarrollo profesional.

A mi asesora y amiga, la Dra. Ariane Liliane Jeanne Dor, por sus valiosos comentarios, constante apoyo y dedicación al proyecto.

A mi asesor, el Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera, por sus comentarios y apoyo.

A mis asesores externos, la Dra. Adriana Castro, M. en C. Benigno Gómez y Dr. José Nahed, por sus comentarios y valiosas correcciones a mi trabajo.

A mis maestros, por brindarme su conocimiento y apoyo, dentro y fuera del aula de estudios.

A mis compañeros de ECOSUR y de la UNAM por su apoyo, amistad y compañía.

ÍNDICE

Dedicatoria	3
Agradecimientos	4
Introducción	6
Capítulo I.	
Conducta sexual de <i>Philoponella tingens</i> Chamberlin & Ivie, 1936 (Uloboridae)	12
Apartado especial conducta sexual de <i>Philoponella tingens</i> , cuadro y etograma	25
Capítulo II.	
Incidence and permanence of mating plug in the spider <i>Philoponella tingens</i> (Uloboridae)	31
Discusión general	34
Conclusión general	36

INTRODUCCIÓN

En 1871, en el tratado de selección sexual del *El origen de las especies*, Darwin describió la selección sexual como la ventaja que tienen algunos individuos, sobre otros del mismo sexo y especie, únicamente en relación con la reproducción. Sin embargo, actualmente se está estudiando lo concerniente a las ventajas entre individuos de la misma especie, básicamente entre machos y hembras, ya que estos comportamientos son los que determinan las variaciones genéticas en relación con la reproducción de las especies.

Se conoce que la selección sexual es un generador de cambios genéticos, evolutivos y etológicos, que suscita múltiples patrones de apareamiento y fuertes conflictos entre los sexos (Uhl et al. 2010).

Actualmente, se ha definido la selección sexual como aquella que tiene lugar cuando los efectos sobre la eficiencia biológica de los genes cambian, desde un estado evolutivo previo, como consecuencia de las estrategias de uno u otro sexo (conflicto sexual), hasta generar caracteres que claramente solo sirven para la reproducción.

En la selección sexual, los genes se enfrentan a escenarios selectivos diferentes, dependiendo del sexo (Carranza 2009). Un claro ejemplo de esto es la competencia espermática; puesto que las hembras se aparean con varios machos, la selección sexual entre machos continúa incluso cuando los machos implicados ya no están presentes. Asimismo, dichos estudios dieron lugar al equivalente postcópula, en la elección femenina, denominado elección femenina críptica; ejemplo de esto es la expulsión de esperma después del apareamiento (Eberhard 1998).

Los insectos y arácnidos son excelentes sujetos de estudio de conflicto sexual, ya que presentan una diversidad de estrategias sexuales genéticas y conductuales (Elgar y Schneider 2004; Huber 1998). Los arácnidos presentan dimorfismo sexual, además son depredadores; por tal motivo, frecuentemente encontramos conductas agresivas por parte de las hembras durante el cortejo y, a su vez, respuesta de los machos (Eberhard 1996). Sin embargo, Buskir (1981) ha reportado que, en arañas sociales, las hembras exhiben conducta tolerante frente a los machos, lo que

conlleva a un mayor interés en el estudio de la conducta sexual de dichas arañas, siendo *Philoponella tingens* Chamberlin y Ivie, 1936 una de las pocas especies de arañas sociales.

Los arácnidos han desarrollado diversas adaptaciones evolutivas, por ejemplo, el apareamiento múltiple en hembras (especies poliándricas). No obstante, estas enfrentan costos potenciales al cortejar y copular con varios machos, como el incremento del riesgo de depredación, la transmisión de patógenos y la pérdida de oportunidad de forrajeo (Lewis 1987). En algunos casos, los machos también presentan grandes costos debido a la poliandria; estos se relacionan con la “competencia espermática”, es decir, la que tienen los espermatozoides de los diferentes machos que han copulado a la hembra (Elgar 1998). Para evitar esta competencia, los machos introducen un tapón genital en el conducto sexual de la hembra después de su propia cópula; de esta manera evitan que la hembra copule con otros machos (Simmons 2001). El tapón genital se ha desarrollado en un amplio rango de taxones de animales, incluyendo los mamíferos, aves, reptiles, anfibios y especialmente los insectos y arácnidos (Simmons 2001; Drummond 1984; Eberhard 1996, 2004; Elgar y Schneider 2004).

En el caso específico de los arácnidos, los machos exponen patrones elaborados de cortejo, mientras que las hembras generalmente exhiben conductas de canibalismo, durante y después del cortejo; dicha conducta puede cambiar de acuerdo con el estatus del macho (Acosta y Quirici 2007; Foelix 2011). Estudios recientes sugieren que las hembras pueden ejercer una elección críptica, durante y después de la cópula; por lo tanto, se esperaría que los machos desarrollen un proceso de aprendizaje, ya que puede tener influencia en muchos aspectos de la reproducción sexual (Eberhard 1985, 1991, 1996). El conflicto sexual es el último paradigma que se ha incorporado en el estudio de la selección sexual (Arnqvist y Rowe 2005) y muestra hasta qué punto la fuerza evolutiva puede dar lugar a comportamientos y adaptaciones que no encajan en una visión idealizada de la naturaleza (Cordero y Santomalazza 2009).

Los machos de *P. tingens*, frecuentemente, insertan un tapón genital en la hembras después de haber efectuado la cópula (Uhl et al. 2010). Se ha reportado

que el tapón genital (TG) podría prevenir la desecación de espermatozoides, evitar la pérdida de esperma por fuga (Eberhard y Huber 2010; Friesen et al. 2013), proteger de infecciones genitales (Eberhard 2004) y reducir la competencia espermática, al disminuir las oportunidades para la hembra de una re-inseminación (Simmons 2001). Sin embargo, si la presencia del TG en hembras tuviera un efecto positivo para ambos sexos —lo cual es poco probable puesto que las hembras tienen interés en ser poliándricas (Timmermeyer et al. 2010)—, la selección natural podría favorecer que la hembra contribuyera con material o cooperara en términos conductuales (Aisenberg y Eberhard 2009; Eberhard y Huber 2010). Empero, si el TG es un recurso de los machos para evitar la poliandria en hembras, se convierte en un conflicto sexual (Koprowski 1992; Timmermeyer et al. 2010; Uhl et al. 2010; Friesen et al. 2013).

En arañas, se ha observado la formación del TG de material amorfo en 254 especies de 38 familias, en su mayoría del clado Enteleginae (Uhl et al. 2010); las características y efectos del TG se han estudiado en pocas familias (Ramírez et al. 2010; Uhl et al. 2010). En muchas especies que presentan TG, el acoplamiento en hembras se ha observado sin la presencia previa del TG (Ehrlich and Ehrlich 1978; Matsumoto and Suzuki 1995; Polak et al. 1998). En la mayoría de los taxones, el TG actúa solo en el corto plazo, como tapón. Si fuera permanente -o de largo plazo- podría prevenir (o retrasar) la ovoposición (Simmons 2001; Eberhard y Huber 2010; Uhl et al. 2010). En el clado de los Ditrysia (Lepidoptera) y en el grupo de arañas Entelegynae (Araneae), la permanencia del TG es posible ya que las hembras poseen un sistema copulatorio independiente del conducto ovipositor, que permite a la hembra poner los huevos (Uhl et al. 2010). Incluso en este grupo, el acoplamiento en hembras sin la presencia de un TG previo, se observa frecuentemente (Ehrlich y Ehrlich 1978; Matsumoto y Suzuki 1995; Ramírez et al. 2010; Uhl et al. 2010).

El conocimiento de las variación en el TG es importante para la evaluación de la hipótesis sobre la evolución de los TG. Por ejemplo, en hembras la evolución hacia la remoción del TG, si éste previene la competencia espermática (Matsumoto y Suzuki 1995; Masumoto 1993), mientras que los conflictos sexuales predicen la evolución de la remoción del TG (Koprowski 1992).

Philoponella tingens se distribuye comúnmente en la selva tropical de México, Costa Rica, Panamá y Colombia. Es una especie estacional. Habita en colonias con un máximo de 50 individuos, en telarañas individuales, construidas estrechamente. Principalmente, las hembras construyen telarañas, aunque algunos machos jóvenes también lo hacen. Existe dimorfismo sexual, ya que las hembras presentan de entre 2.8 mm a 4.0 mm y los machos de 2.2 mm a 2.8mm. A lo largo de un año, varias generaciones se reproducen y las hembras ponen ovisacos con un promedio de 10 huevos (Lubin et al. 1978). Esta araña es un excelente modelo biológico para estudiar el comportamiento sexual de arañas sociales y se adapta fácilmente a las condiciones de laboratorio (Gutiérrez y Cordero, 2014).

En este trabajo en particular, se plantearon las siguientes preguntas: (a) ¿Cómo se desarrolla el cortejo de *P. tingens*? (b) ¿Los machos insertan TG en hembras? y (c) ¿Existen conflictos sexuales derivados del TG? Para incursionar en ello, se realizó una descripción detallada sobre el cortejo de *P. tingens* en condiciones de laboratorio, evidenciando la presencia del TG en las hembras y los posibles conflictos sexuales que conlleva.

Asimismo, se analizaron los patrones de presencia de machos en telarañas construidas por hembras, con la finalidad de corroborar si las hembras de *P. tingens* son tolerantes al presentar menor agresividad ante los machos, por pertenecer a las pocas especies de arañas sociales. Además, acerca de los TG, se enfocó a responder las preguntas: (d) ¿Cuál es la proporción de hembras acopladas que presentaron TG en campo?; (e) ¿Cuándo se deposita el TG en la hembra?; (f) ¿Las hembras aisladas pierden el TG o lo retiran ellas mismas? Para ello, se analizó la variación en la permanencia del TG en hembras que copularon en laboratorio y en hembras colectadas en campo con TG previo a la captura. Con la finalidad de realizar posteriormente un estudio sobre la posible adaptación de extraer el TG por las hembras.

CAPÍTULO I

Comportamiento sexual de *Philoponella tingens* Chamberline y Ivie, 1936

(Araneae: Uloboridae)

¹ Fabiola Gutiérrez Medina

El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal, Carretera Panamericana y Periférico Sur, CP 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. E-mail: fi.hola@gmail.com

² Jorge L. León-Cortés

El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal, Carretera Panamericana y Periférico Sur, CP 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. Email: jleon@ecosur.mx

³ Carlos Cordero*

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Apdo. Post. 70275, CP 04510 Coyoacán 04510, Ciudad de México, Distrito Federal, México. E-mail: cordero@ecologia.unam.mx

RESUMEN

El estudio de la conducta sexual en arañas sociales nos permite conocer los límites de la conducta agresiva o el grado de tolerancia hacia los machos, por parte de las hembras durante el cortejo, debido a que la mayoría son solitarias, territoriales y caníbales. Se describió el cortejo y el comportamiento sexual de la araña *Philoponella tingens*, en condiciones de laboratorio en Barro Colorado, Panamá. Se evaluaron los patrones de ocupación de las redes construidas por las hembras en el campo, al investigar la igualdad de género presente en redes y reconocer el grado de socialidad de *P. tingens* y por ende, el grado de tolerancia que podría presentar la hembra frente al macho en los cortejos.

Se llevaron a cabo observaciones sistemáticas en laboratorio sobre el comportamiento sexual en 47 parejas, de las cuales 31 cortejaron y diez copularon. Se observó la inserción del tapón genital en tres parejas, para un total de 19 comportamientos sexuales, basados en ocho categorías arbitrarias. Los resultados indican que el 21 % de los machos que cortejaron llevaron a cabo inserciones.

Las hembras presentan conductas tolerantes ante los machos, no obstante llevaron a cabo comportamientos agresivos en siete casos. Los machos presentan conductas de defensa ante las agresiones de las hembras, como es el hilo de cortejo y apareamiento. Existen cortejos sin inserción genital en el 45% de los 31 ensayos que cortejaron, sin embargo se observó la inserción del tapón genital en seis hembras y, finalmente, hembras con tapón genital en ambas espermatecas en tres hembras que copularon en laboratorio.

Palabras clave: Cortejo, cópula, tapón genital, conducta sexual.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la selección sexual, el cortejo y el apareamiento de las arañas es uno de los aspectos más intrigantes de la ecología de arañas; sin embargo, existen pocos estudios de conducta sexual y aspectos de reproducción en arañas sociales (Lubin, 1986; Smith, 1997; Pruitt y Riechert, 2009, 2011; Viera, 2011). La mayoría de las arañas son solitarias, territoriales y caníbales. Sólo se han descrito 60 especies que presentan algún tipo de sociedad (Aviles 1997; Uetz y Hieber 1997), como en el caso de *Philoponella tingens* Chamberline y Ivie, 1936. Esta especie se distribuye comúnmente en la selva tropical de México, Costa Rica, Panamá y Colombia. Se registró la presencia de *P. tingens* en la Reserva Volcán Tacaná, Chiapas, México, siendo este un nuevo registro en el país (Ibarra-Núñez et al., 2011). También se registró por primera vez la especie en el estado de Puebla, casi frontera con Morelos, con la presencia de dos machos (Nieto-Castañeda et al., 2014).

Philoponella tingens es una especie estacional, habita en colonias con un máximo de 50 individuos en telarañas individuales construidas estrechamente. Principalmente las hembras construyen telarañas, aunque algunos machos jóvenes también lo hacen. Las hembras presentan longitud corporal de entre 2.8 a 4.0mm y los machos de 2.2 a 2.8mm. Cada año, varias generaciones se reproducen y una sola hembra pone sacos con un promedio de 10 huevos/saco (Lubin et al., 1978). Esta especie representa un modelo biológico adecuado para estudiar el comportamiento sexual de una araña social y se adapta fácilmente a las condiciones de laboratorio.

Las vibraciones, el uso de feromonas y señales táctiles constituyen conductas importantes en el cortejo de las arañas (Huber, 2005). En las arañas sociales, las hembras, a pesar de ser agresivas, no inhiben el comportamiento de cortejo de los machos; las hembras exhiben hábitos tolerantes (Buskirk, 1981). Sin embargo, Eberhard (1996) observó que las hembras muestran más de 20 posibles mecanismos de elección críptica que eventualmente producen un sesgo en la selección sexual, sin embargo estos mecanismos se han estudiado poco.

Por otro lado, los machos de algunas especies de arañas han desarrollado

estrategias para contrarrestar ciertos mecanismos de selección, tales como la inserción de un tapón genital o clavija de acoplamiento (en adelante TG), que impide la copulación posterior de hembras apareadas con otro macho. Los machos de *P. tingens* con frecuencia insertan el TG a la hembra después de la cópula (Uhl et al., 2010). No obstante, la función y la evolución de este dispositivo aún no están bien comprendidas. No se ha reportado una descripción detallada del cortejo de *P. tingens*, sin embargo algunos autores mencionan la presencia del tapón genital en la familia Uloboridae y en *P. tingens* (Uhl et al. 2010, Gutiérrez y Cordero 2014). En este trabajo describimos, detalladamente, la conducta sexual y cortejo de *P. tingens*, así como la inserción del TG en hembras que copularon en laboratorio, también se describen los patrones de ocupación de machos y hembras en las redes construidas por hembras en campo.

MÉTODO

Área de estudio.— Llevamos a cabo las observaciones de la conducta sexual de *P. tingens* en las instalaciones del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) en la isla de Barro Colorado, Panamá, a 30 kilómetros al noreste de la ciudad de Panamá (9° 09' N, 79° 51' W), de julio a agosto de 1996. El área cubre un total de 1500 ha.

Patrón de ocupación de telarañas en el campo, madurez sexual y presencia de TG.— Durante 15 días, caminamos cautelosamente por los senderos entre la vegetación de Barro Colorado, buscando telas de *P. tingens*. Las arañas se identificaron por su color negro con anillos de color gris en el centro de la tibia y el fémur, los anillos de color gris se difuminan por completo en manchas grises en el caparazón (Opell, 1979). Registramos un total de 50 redes y la presencia/ausencia de machos y hembras para cada una de ellas, con la finalidad de conocer el grado de sociabilidad de la especie, lo que aportó información sobre el grado de agresividad de la hembra en el cortejo. Después, capturamos todas las hembras registradas y las trasladamos al laboratorio de STRI para corroborar su madurez sexual y la presencia de TG., con ayuda de un microscopio estereoscópico OlympusBH2®.

Cortejo y apareamiento en condiciones estándares.- En condiciones estándares de laboratorio a 20°C e iluminación natural, se colocaron 65 hembras en dos dispositivos diferentes: (a) en vasos de plástico desechables (6 cm de alto, 3.5 cm de diámetro inferior y 5.7 cm de diámetro superior) o (b) en una caja de cartón cúbica sin tapa (aproximadamente 8 cm de lado y 4.5 cm de altura), en donde se les permitió tejer sus telarañas. En general, construyeron sus redes en la parte superior de los dispositivos. Para tratar de inducir el cortejo, se introdujo un macho en un vaso o caja ocupados por una hembra en su telaraña. Nos aseguramos de que el macho estuviera en la telaraña, pero cerca del borde de la caja (las hembras generalmente se encontraban en el centro de la red). Cada cortejo se efectuó con individuos diferentes. Se registraron todos los actos conductuales relativos al cortejo sexual a partir de que el macho se introdujo en la red de la hembra, hasta que el macho se retiró a la orilla del vaso sin realizar más conductas.

Las observaciones se realizaron a simple vista y se registraron en audio en la mayoría de los casos y, en ocasiones, con la ayuda de un microscopio estereoscópico marca OlympusBH2®, por lo general a bajo aumento. Una vez que iniciaron los cortejos, fueron filmados con una videocámara marca SonyDCR®, montada en un trípode que se centró directamente en la red depositada en la caja. Los datos sobre las secuencias conductuales se registraron en una grabadora de audio portátil marca SonyTM®, así como algunos registros no grabados se transcribieron en papel. El estudio tuvo un impacto mínimo en la población de *P. tingens*, nos aseguramos de llevar a cabo el trabajo con extrema precaución para no lastimar a los individuos; no se utilizó ninguna marca y los especímenes fueron retornados vivos a los sitios de recolecta original.

Análisis de las conductas más representativas de la secuencia de cortejo.-

Análisis de datos.-

Para determinar el patrón de ocupación por género de las telarañas en el campo, usamos una prueba de bondad de ajuste χ^2 comparando las frecuencias de machos vs. hembras.

Para la observación del cortejo y apareamiento, en primer lugar, se contaron las ocurrencias de cada acto conductual y calculó el porcentaje de cada uno de ellos. En segundo paso, a partir de estos actos conductuales, se crearon categorías conductuales más generales para analizar las secuencias conductuales. Estas categorías fueron: (a) cortejo, cuando el macho se acercó a la hembra e intentó algún tipo de contacto físico; (b) sin cortejo, cuando el macho no se acercó a la hembra y se mantuvo en la orilla del espacio experimental; (c) hembra agresiva, cuando la hembra presentó con frecuencia conductas agresivas hacia el macho e incluso lo atacó una o varias veces; (d) sin cópula, cuando el macho realizó conductas de cortejo, pero no logró copular con la hembra; (e) copuló una vez, cuando el macho realizó cortejo y copuló una vez en uno de los conductos genitales de la hembra; (f), copuló dos veces, cuando el macho realizó cortejo y copuló los dos conductos genitales de la hembra. Se sumaron las ocurrencias de cada categoría conductual, obteniendo así sus frecuencias. Estas se compararon mediante la prueba de probabilidad log (G Test). Se representaron los porcentajes de los actos conductuales mediante un diagrama de flujo.

RESULTADOS

Patrón de ocupación de telarañas en el campo, madurez sexual y presencia de TG.- En las redes de *P. tingens* de la selva, se encontró un total de 65 hembras y 77 machos asociados a 50 telarañas. Los números de machos y hembras no fueron significativamente diferentes ($\chi^2 = 66$; $df = 1$; $p = 0.55$). Se corroboró la madurez sexual y la presencia de TG en 36 hembras, sin embargo no fue posible confirmar con exactitud el nivel de desarrollo en las hembras restantes (29).

Observaciones preliminares y análisis de la secuencia de cortejo y apareamiento.- Derivado de las observaciones de las conductas sexuales entre machos y hembras en 31 ensayos en condiciones de laboratorio registramos.

1) conductas específicas de cortejo y prevención de ataque por parte de las hembras, así como la inserción de tapón genital en los ductos de la hembra por el macho, en tres casos; 2) conductas de agresión por parte de las hembras y la respuesta a ello por parte de los machos, se presentaron seis casos de agresión que impidieron la copulación y un caso de ataque mortal; y 3) la presencia del TG en 36

hembras provenientes de campo, así como en tres hembras que copularon bajo condiciones de laboratorio.

Cortejo y apareamiento en condiciones estándares.- Se describen 19 comportamientos sexuales de los machos (♂) y hembras (♀) registrados en 47 ensayos de cortejo de *P. tingens* logrados y se realiza una descripción detallada de la conducta sexual (Ver apartado especial). A continuación se describe sucintamente la conducta sexual de *P. tingens*.

En los primeros minutos después de introducir al ♂ sobre la telaraña de la ♀, el ♂ se orientó en dirección a la ♀ en un 5% del total de conductas, lo que sugiere que posiblemente el ♂ percibe la presencia de la ♀, o de una presa. El ♂ se desplaza en dirección a la ♀ un 19%. A esta conducta, de ahora en adelante, la hemos descrito como “acercarse”. Con un porcentaje de 4% el ♂ se acercó golpeando la tela con sus patas anteriores (de ahora en adelante se indica como “tocar la red”); en 1% de los casos, el ♂ tocó la red de manera rápida (de ahora en adelante se señala como “vibrar”).

Ocasionalmente, los ♂ construyeron un hilo salvador, anclado a la orilla de la red, diseñado para apoyar su huida cuando la ♀ presentaba una conducta de ataque la cual fue efectuada en un 1.4%, a esto lo nombramos “hilo de cortejo y apareamiento”, siendo 1.4% de macho que efectuaron dicho hilo. En algunas ocasiones (5%) la ♀ flexionó suavemente sus patas sin separarlas de la telaraña (de ahora en adelante, referiremos este acto conductual como “flexión de patas”), cuando efectuó dicha conducta con más fuerza la denominamos “sacudir la red”, ocurrió en un 4%. Ante dicha conducta, el ♂ reaccionó huyendo, así como cuando la ♀ se desplazaba con rapidez en dirección al ♂ (ataque) en 1.4%.

Los machos se acercaron e incluso tocaron suavemente las patas de la ♀ en 4.8% (tocar patas), siendo la respuesta de la ♀ el atacar en 1.4% o en otras ocasiones con un porcentaje menor de permanecer sin movimiento e incluso extendieron las patas en un 1.7%, indicando la aceptación del ♂; sin embargo, el ♂ huyó 1.5% de las veces y con menor frecuencia (0.17%) la ♀ realizó la conducta de retraer las patas en un 0.17%, el 3.6% de ♀ se alejó, mientras que el 14.7% de ♂

también se retiró. Los machos se acercaron y tocaron las patas de la hembra reiteradamente, hasta que en un momento la ♀ se mostró agresiva, lo que derivó en muchas ocasiones en un cortejo infructuoso; sin embargo, en algunas ocasiones ocurrió la cópula, siendo en la mayoría de las veces cuando el 4.8% de los ♂ tocó las patas la ♀ e, inmediatamente después, el ♂ acomodó la parte abdominal, permitiendo entrara en contacto con la parte abdominal de la ♀ durante algunos segundos (a lo que lo denominamos como contacto abdominal y ocurrió el 0.4% de las veces), seguido de la intromisión de los pedipalpos en una de las dos aperturas genitales. Otro tipo de conducta fue cuando la ♀ se dirigió hacia el ♂, en un movimiento que parece jalarlo hacia sí (esto lo denominamos jalar y ocurrió 1.9%), e incluso el ♂ huyó.

Posterior a la primera intromisión, el ♂ se retiró y al pasar unos segundos realizó las conductas descritas previamente hasta lograr una segunda intromisión. Cabe señalar que el tapón genital se observó únicamente al finalizar la segunda intromisión. Entonces la ♀ efectuó algunas o varias de las siguientes conductas, alejarse, sacudir la red, flexión suave de las patas o permanecer sin movimiento. Los ♂ llevaron a cabo las siguientes conductas, antes o posterior a la cópula: aproximar sus patas a la boca (a lo que denominamos limpieza de patas y se hizo el 1.2% de las veces); llevar una o ambas patas a la boca, dejando la parte distal dentro de la boca, este evento ocurrió el 0.7% y lo designamos limpieza de pedipalpos; finalmente, 0.3% de las veces los machos sostuvieron una masa blanca amorfa en la boca, la cual aplicaron en sus palpos, lo que llamamos inducción espermática, (el macho construye una tela, en la que deposita una gota de esperma que es cargado de los émbolos palmares).

Los resultados revelaron 19 comportamientos sexuales en el cortejo de *P. tingens*; 15 de estas conductas las llevaron a cabo los ♂ (Tabla 1). Sin embargo, cuatro conductas fueron exclusivamente por hembras (atacar, jalar de la red, sacudir la red y flexión de las patas). Algunos de estos comportamientos son indicativos de agresión (ataque y sacudir la red), puesto que el ♂ reaccionó con la conducta de huir cuando la ♀ se acercó. Cuando las ♀ realizaron flexiones de las patas y se acercaron al ♂, la respuesta de estos fue huir o alejarse. Sin embargo, en algunos

casos dichos movimientos no causaron la conducta agresiva en ♀, e incluso el ♂ mostró reacciones en respuesta al estímulo, ya que se acercó a la ♀.

Los ♂ también llevaron a cabo conductas específicas de su sexo, indicativos de estímulo, como vibrar la red con las patas y tocar las patas de la hembra, entonces las ♀ mostraron interés en los ♂ y efectuaron conductas de aceptación, como el contacto de patas, flexiones suaves de las mismas y la extensión de las patas orientándolas hacia el macho e incluso el contacto de patas.

En los 47 ensayos, una frecuencia significativamente superior de machos cortejaron hembras (66%, Fig. 1) que machos que no lo hicieron (34%) ($G = 4.87$, $df = 1$, $p = 0.027$). De estos, 45% de los machos tuvieron cortejo sin copular con las hembras, lo cual es significativamente superior que el 21% de los machos que sí lo hicieron (21%), ($G = 3.99$, $df = 1$, $p = 0.046$). En un tercio de los casos, la ausencia de cópula fue a causa del ataque de la hembra cortejada, cuando en los dos tercios restantes fue por agresión sutil por parte de la hembra ($G = 3.99$, $df = 1$, $p = 0.046$). No hubo diferencia significativa en el número de veces que copularon, una (15%) o dos veces (6%) ($G = 1.65$, $df = 1$, $p = 0.120$). En 21% se observó un contacto abdominal e inserción, de los cuales en siete parejas que observamos inserción en espermatecas. El cortejo se describió detalladamente en seis parejas y se ha evidenciado la presencia de tapones genitales completos en los tres ensayos en los que se observó copulación e inserción en ambas espermatecas. En los siete casos en que observamos la cópula en una sola espermateca se observó el tapón incompleto.

DISCUSIÓN

El estudio de la ocupación de telas construidas por hembras mostró similitud en la composición de sexo en las telas de *P. tingens*. De tal manera, podemos asentir que los dos sexos parecen coexistir en números comparables en las redes construidas por las hembras. Esto se atribuye al hecho de que *P. tingens* es una araña social; asimismo, observamos que en su comportamiento sexual exhibió un rango bajo de agresividad, por parte de las hembras. Sin embargo los machos mostraron comportamientos que indicaron precaución contra posibles ataques por parte de las

hembras, así como la conducta de los hilos salvadores HCA-1 descrito por Patel & Bradoo (1986). Pruitt 2009, realizó un estudio comparativo de la conducta sexual en arañas sociales y no sociales de la araña *Anelosimus studiosus* y demostraron que los machos que cortejaron con hembras sociales sufrieron significativamente menos canibalismo pre copulatorio que los que cortejaron con hembras asociales. Por lo tanto, el autor propone que los machos prefieren cortejar con hembras sociales siendo adaptativo porque las observaciones fueron asimétricas en los sucesos de cortejo.

Los machos aparentemente advierten un comportamiento agresivo por parte de las hembras, sin embargo no descartan el cortejo y apareamiento, e incluso observamos que son activos en el cortejo, mientras que las hembras se mantuvieron en general sin efectuar movimiento alguno durante largos períodos de tiempo, sólo respondiendo a las acciones de los machos.

Como parte esencial en las conductas durante el cortejo llevado a cabo por los machos, observamos que vibraron alternando las patas traseras y observamos únicamente dos individuos que hicieron las vibraciones en ambas patas al mismo tiempo, logrando cortejo con éxito en un período de tiempo más corto en comparación con otros ensayos. No podemos, sin embargo, asegurar que tal comportamiento es exitoso en la especie, ya que se observó sólo en dos ocasiones, sin embargo, se demostró que las hembras de la especie *Hygrolycosa rubrofasciata* (Parri et al. 1997), prefieren un zumbido y una gama de vibraciones rápidas, lo que parece estar asociado con un mayor nivel de consumo de alimentos por parte de los machos que efectuaron dicha conducta. Lo anterior sugiere el empleo de una señal honesta por parte de los machos.

En futuros estudios, se podría comprobar si la doble vibración de los machos de *P. tingens*, es una señal honesta o no. Los machos también llevan a cabo durante el cortejo la inducción espermática, por lo general durante la primera y segunda cópula. Algunos machos realizaron la inducción espermática sin copular, e incluso algunos realizaron tal comportamiento sin cortejar a la hembra. Es importante mencionar dichas conductas como prueba para futuros estudios, así como el hecho de que algunos cortejos presentaron constantes intentos de cópula, efectuando

reiteradamente conductas de cortejo, pero sin éxito, posiblemente debido a la selección críptica por parte de la hembra.

Se ha demostrado, en estudios, que hay más de 20 posibles mecanismos por los cuales las hembras rechazan apareamientos (Aisenberg y Eberhard, 2009). En algunas pruebas se observó que los machos llevan bolsas de esperma, lo que les llevó mucho tiempo en el cortejo, e incluso señalamos que algunos machos con esta conducta no cortejaron.

Las hembras mostraron tapones genitales completos en los ensayos en los que se observó copulación e inserción en ambas espermatecas. En aquellos casos en que observamos la cópula en una sola espermateca, el tapón genital se observó incompleto, de tal manera que no cubrió totalmente el epiginio, pero no podemos garantizar que el macho coloca el tapón genital en la primera inserción, ya que la cópula se realiza en microsegundos, lo que dificulta la presentación de informes precisos por el observador. En algunos casos, las hembras no presentaron ningún tapón genital completo. Sin embargo, sabemos que las hembras son capaces de controlar el final de la cópula, debido a que justo antes que los machos comiencen a insertar el palpo, la hembra tira los quelíceros del macho hacia ella, así que pueden interrumpir el apareamiento cuando lo desee, únicamente abriendo sus colmillos.

Este último sucede a menudo cuando se produce la separación (Eberhard y Huber 1998). No tenemos ninguna evidencia en este estudio que la hembra contribuye al desarrollo de tapón genital como se observa en otras especies (Aisenberg y Eberhard, 2009). La presencia de tapón genital parece ser una estrategia del macho para asegurar la descendencia, ya que a menudo las hembras tienden a aparearse con varios machos sin exhibir agresividad. Observamos cortejos con conductas agresivas realizados por la hembra desde el principio y, en algunos casos, no permitieron que el macho se acercara. Lo cual podría ser indicación de que la hembra ya ha tenido una cópula antes del cortejo. En otras pruebas se observó lo opuesto, la hembra aceptó al macho desde el inicio del cortejo. Tanto machos como hembras mostraron comportamientos exclusivos de su sexo, la agresividad en las hembras y los comportamientos estimulantes en los machos. Algunos de los comportamientos, en el caso de las hembras (flexiones de las patas y

acercamiento), también se observaron en cortejos exitosos. Observamos en escasas ocasiones que la hembra presentó el comportamiento de escape (H), no sólo el macho.

CONCLUSIÓN.

El estudio de la ocupación de redes en campo de *P. tingens* mostró un alto grado de sociabilidad de la araña, ya que evidenciamos que ambos sexos habitan de manera homogénea las redes en campo construidas por hembras. El estudio de la conducta sexual de *P. tingens* como araña social fue concluyente, ya que las hembras presentaron conducta tolerante ante los machos, debido a su condición social y el cortejo por parte de los machos fue activo; sin embargo los machos presentaron conductas de precaución ante la agresividad de la hembras, como es el hilo de cortejo y acoplamiento. De los 47 ensayos de cortejo que realizamos, 31 parejas cortejaron; derivado de los ensayos de cortejo describimos 19 conductas sexuales de machos y hembras, así como ocho categorías de comportamiento sexual. Evidenciamos la presencia del tapón genital en siete hembras, tres de ellas presentaron TG en ambas espermatecas y cuatro hembras TG incompleto, observamos la presencia de TG completo cuando el macho copuló dos veces. Una tercera parte de los cortejos que no finalizaron en cópula fue a causa de la agresividad de las hembras, ya que las hembras controlan el final del cortejo mediante la agresividad; dicha conducta es derivada del conflicto sexual, ya que es un mecanismo de defensa por parte de la hembra para evitar el tapón genital. Las hembras no contribuyen con material o conductas de aceptación al TG.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales para la conservación "Short Term Visitante" a CC, y al personal de la estación de campo BCI, por su excelente soporte. Gracias a la Dra. Ariane Dor, por sus revisiones, y al Dr. Bill Eberhard por todo su apoyo e ideas (estamos seguros de que merecía ser el coautor de este trabajo, pero el no lo creía así).

Tabla 1. Conductas sexuales of *P. tingens* por categorías en 47 ensayos (\bar{X} = Porcentaje;

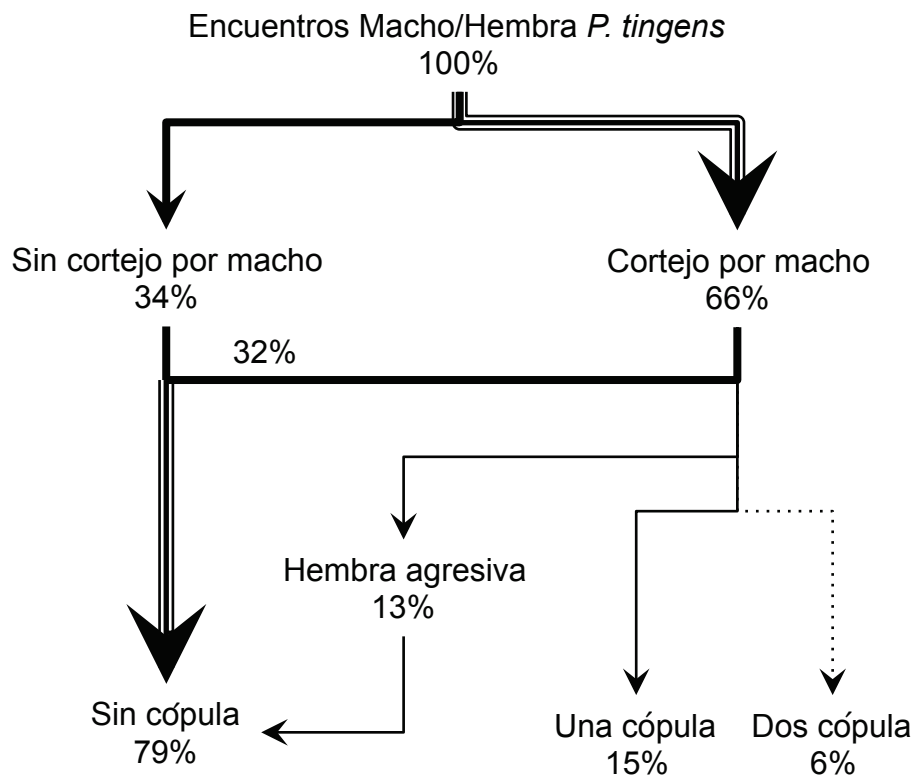
Error estándar = EE; N = Números de individuos que efectuaron la conducta)

Tabla 1

Conductas	Copularon dos veces		Copularon una vez		Cortejo infructuoso (hembra agresiva)		Cortejo infructuoso	
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	Macho	Hembra	Macho	Hembra
	$\bar{X} \pm EE$	N	$\bar{X} \pm EE$	N	$\bar{X} \pm EE$	N	$\bar{X} \pm EE$	N
Orientarse	4.25 (1.4)	6	2.5 (0.5)	2	4 (2.7)	4	9.6 (4.4)	13
Acercarse								
(A)	7.9 (2)	7	11.5 (3.5)	24	19 (8.5)	4	17.5 (8.1)	15
Tocar red con pata								
delantera (TR)	0.8 (0.4)	6	6.5 (0.5)	2	3 (2)	3	4.8 (1.9)	11
Tocar red								
vibrando (V)	4.75 (0.85)	4	-	-	2 (0.6)	4	23 (0.96)	4
Limpieza de patas								
(LPT)	5.7 (1.3)	3	1 (0)	1	3.5 (2.5)	2	2.7 (0.88)	3
Limpieza de pedipalpos								
(CP)	6.25 (1.5)	4	-	-	-	-	2 (1)	3
Extender patas								
(PE)	1.6 (0.6)	5	-	1	1 (0)	1	.6 (0.3)	11
Huir (H)	3.8 (1.2)	5	2.5 (1.5)	2	1.7 (0.5)	4	2 (0.5)	10
Contacto de patas								
(TP)	13.8 (3.4)	6	6.5 (3.5)	2	1.5 (0.3)	4	9.4 (5.5)	5
Atacar (AT)	-	3	-	1	-	3	-	6
Alejarse								
(AL)	45.8 (14)	5	9.5 (1.5)	2	4 (2)	3	18 (9.5)	10
Vibrar con pata								
izquierda (Vi)	22.8 (10)	4	-	-	4 (2)	3	23 (12.9)	4
Vibrar con pata								
derecha (Vd)	20 (9.1)	4	-	-	8.5 (3.5)	2	26 (12.8)	3
Flexión de patas								
(L)	0 (0.4)	5	-	-	-	-	1 (0.2)	11
Sacudir (S)	-	4	-	2	-	9.6 (2.3)	-	13
Contacto								
Abdominal (AC)	2 (0)	6	2 (0)	2	-	-	-	-
Jalara la red								
(J)	1 (0.24)	5	-	-	-	1 (0)	1 (0.5)	8
Hilo salva vida en								
Cortejo (SO)	5.2 (2.2)	6	1 (0)	2	5 (2)	3	-	6
Inducción espermática								
(G)	3 (1)	3	-	-	-	-	1 (0)	1

Figura 1.- Diagrama de flujo de la secuencia conductual en 47 encuentros entre un macho y una hembra de la araña social *Philoponella tingens*. La flecha con triple líneas corresponde a porcentajes > 50%, las flechas con líneas gruesas corresponden a entre un 20 y 49%, las flechas con líneas finas representan de 10 a 19% y la flecha punteada significa del 0 al 9%. La suma de los porcentajes de la parte inferior del diagrama es igual a 100%.

Figura 1



Apartado especial – Descripción detallada del cortejo y conducta sexual de *P. tingens* (Uloboridae).

Las telarañas adoptan una forma aproximadamente perpendicular a la base del contenedor y las arañas se ubican y desplazan en la parte inferior de la tela; ello permite la observación de los individuos por la parte ventral del cuerpo. Cuando en la descripción siguiente mencionamos que una araña se desplaza “sobre” la telaraña nos referiremos a la araña moviéndose sobre la parte inferior de la tela, salvo que se especifique lo contrario.

1. En los primeros minutos después de ser introducido, el macho (♂) caminó en la tela, se detuvo y orientó en dirección a la hembra (♀); a dicha conducta la nombramos “orientación” (Tabla 1). El ♂ se ubicó en dirección a la hembra (usualmente en el centro de la telaraña); esta conducta sugiere que el ♂ percibe la presencia sobre la telaraña, de algo que llama su atención (podría detectar la presencia de la ♀, aunque no podemos descartar que no pueda distinguir si es una ♀, presa potencial u otro ♂, etc.). El ♂ se encontró cerca de la orilla del vaso o de la caja.

2. El ♂ se desplaza en dirección a la ♀, realizando pausas, en las que da con sus patas anteriores unos golpes espaciados, breves y suaves, sobre los hilos de la telaraña que se encuentran entre él y la ♀. En algunas ocasiones (no se observó en todos los cortejos), los machos intercalaron paradas, durante las cuales golpearon con sus patas, de manera rápida y repetida, los hilos de la telaraña que se encontraban entre ellos y las ♀. En otras ocasiones, los machos (♂) se desplazaron en dirección a la ♀ sin dar golpes sobre los hilos. Al desplazamiento en dirección a la ♀ le llamamos conducta de acercamiento (A); a los golpes espaciados, breves y suaves sobre los hilos les llamamos toques (TR); a los golpeteos rápidos y repetidos les llamamos vibración (V). Un mismo macho, en una misma interacción sexual, puede ejecutar acercamientos con toques y/o vibraciones o acercamientos en los que no ejecuta ninguna de estas acciones.

En algún momento durante el acercamiento, el ♂ produce un hilo de seda que se queda fijo en la orilla de la telaraña, el cual resulta muy similar al “primer hilo de cortejo y apareamiento” (HCA-1), descrito por Patel & Bradoo (1986). Dado que ocurren varios acercamientos antes de que haya una intromisión (ver 5.1) o de que se interrumpa el cortejo, y debido a que la detección del momento en que se produce este HCA-1 es muy difícil, no podemos asegurar si se produce desde el primer acercamiento o en uno posterior. Tampoco podemos descartar que en algunos cortejos no se haya producido HCA-1, porque no es fácil de ver y la manera más clara de detectarlo es cuando el ♂ lo usa, aparentemente para alejarse de la ♀ (ver 3.6).

3. La ♀ realizó alguna de las siguientes conductas mientras el ♂ se le acercó:

3.1 Permaneció inmóvil al menos mientras el ♂ no llegó a tocarla.

3.2 Si estaba orientada en una dirección diferente a la del ♂, se orientó en dirección a él. En algunas ocasiones la ♀ extendió una o ambas patas anteriores al

frente, en dirección al ♂, mientras que en otras extendió ambas patas al frente y las abrió. La ♀ orientada hacia el ♂ realizó alguna de las siguientes conductas:

3.3 Con las patas anteriores golpeó breve y suavemente los hilos de seda que se encontraban entre ella y él. La ♀ puede realizar alguna de las conductas 3.4, 3.5 y 3.6.

3.4 Flexionó suavemente sus patas sin separarlas de la telaraña; se repite varias veces seguidas.

3.5 Flexionó, fuerte y bruscamente, las patas sin separarlas de la telaraña, provocando una fuerte sacudida en la telaraña, siempre se vio seguida de que el ♂ diera vuelta y se alejara.

3.6 Se desplazó rápidamente en dirección al ♂ y siempre se vio seguida de la conducta de “huir” por parte del ♂.

4. El ♂ llegó a tocar, de una manera muy suave y delicada, con una o ambas patas anteriores a la ♀. Después del contacto de patas ocurrió alguna de las siguientes conductas:

4.1 El macho y la hembra giraron 180° y se alejaron velozmente uno de otro; esto indica que la conducta de huir la pueden efectuar ambos sexos.

4.2 La ♀ retrajo las patas sin moverse de su lugar y en seguida el ♂ giró y se alejó lentamente a lo largo del mismo camino que utilizó para acercarse a la hembra.

4.3 La ♀ realizó un “ataque” y el ♂ se alejó.

4.4 La ♀ realizó un “ataque” y el ♂ dio un giro de 180° y se alejó lentamente hasta llegar al punto en el que inició el acercamiento (generalmente a la orilla de la telaraña). En algún momento durante éste acercamiento y/o alejamiento, el ♂ produce el “segundo hilo de cortejo y apareamiento” (HCA-2; Patel y Bradoo, 1986), el cual es un hilo que fija cerca de la hembra, quién se encuentra en el centro de la telaraña. Al regresar a la orilla de la telaraña, el ♂ se orienta nuevamente hacia la ♀ y a partir de este momento no efectuó ningún movimiento; la mayoría de sus desplazamientos posteriores ocurren sobre los dos hilos de cortejo y apareamiento. Dado que ocurren varios acercamientos y alejamientos antes de que haya una intromisión o de que se interrumpa el cortejo, y debido a que la detección del momento en que se produce este HCA-2 es difícil, no podemos asegurar si se produce desde el primer acercamiento o en uno posterior. Tampoco podemos descartar que en algunos cortejos no se haya producido HCA-2.

5. Las conductas 2 a 4 se repitieron un número variable de ocasiones (Tabla 1), hasta que ocurrió una de las siguientes dos conductas:

Después de un contacto de patas, el ♂ se acercó hacia la ♀, la cual separó la parte anterior de su cuerpo de la telaraña, permitiendo que el lado abdominal de su cuerpo entrara en contacto con el lado abdominal del cuerpo del ♂, durante varios segundos (a esto le llamamos contacto abdominal, AC); momento en el cual ocurrió la primera intromisión de uno de los pedipalpos en una de las dos aperturas genitales, que se encuentran dentro del epiginio (las cuales permiten el acceso independiente a cada uno de los ductos copulatorios que conectan con cada una de las espermatecas, que es donde se deposita el semen; ver esquemas en Uhl et al., 2010).

En algunos de los casos donde hubo intromisión, instantes antes del contacto abdominal, la ♀ se movió lentamente en dirección al ♂, e incluso, en algunas ocasiones, parece “jalarlo” (J), aparentemente no directamente con la patas, sino jalando el hilo donde él se encuentra parado. En algunas ocasiones el contacto abdominal fue sumamente corto y el ♂ se alejó. Datos experimentales indican que, después de la primera intromisión, los ♂ no producen un “tapón de apareamiento” (Gutiérrez y Cordero, 2014).

5.1 La ♀ no permite que ocurra 5.1 y el ♂ se aleja;, encoje sus patas cerca del cuerpo y se queda inactivo.

6. Después de esta primera intromisión los ♂♂ se alejan y después de unos instantes, vuelven a iniciar el proceso descrito en las fases 2 a 5. Pudiendo, finalmente, ocurrir una de dos cosas:

6.1 Igual que 5.1, salvo que al final de la segunda intromisión el ♂ secreta una sustancia amorfa que constituye el “tapón de apareamiento”. El “tapón de apareamiento” puede cubrir todo el epiginio o sólo una porción del mismo. Nuestras observaciones no permiten saber si la ♀ contribuye con alguno de los componentes del “tapón de apareamiento”, como se ha demostrado en algunas otras especies de arañas (Uhl et al., 2010). Al igual que en las primeras intromisiones (5.1), en algunas ocasiones el contacto abdominal fue sumamente corto y el ♂ “huyó” inmediatamente después del mismo, por lo que no podemos asegurar si en estos casos hubo intromisión y transferencia de semen.

6.2 Igual que 5.2, en cuyo caso la ♀ sólo fue inseminada por el ♂ en una de sus espermatecas y quedó sin “tapón de apareamiento”.

7. Después de una intromisión y alejamiento del ♂, la ♀ puede reaccionar después del acoplamiento de la siguiente manera:

7.1 La hembra no se traslada en la red y permanece flexionando las patas hacia arriba y hacia abajo constantemente.

7.2 La hembra se queda en el mismo lugar sacudiendo la red, lo que ocasiona que el macho “huya” e incluso puede caer de la tela.

7.3 La hembra “ataca” al macho y este “huye”.

8. Durante el cortejo se observó, en muchas ocasiones, al ♂ efectuando una de dos conductas, intercaladas en diferentes momentos, que sugieren acicalamiento de una porción del cuerpo:

8.1 Se lleva una de las patas anteriores a la boca, dejando la parte distal de la misma adentro, durante algunos instantes; a esta conducta le llamamos “limpieza de pata” (LPt).

8.2 Se lleva uno o ambos pedipalpos a la boca, dejando la parte distal de los mismos adentro, durante algunos instantes; a esta conducta le llamamos “limpieza de pedipalpos” (CP), (Tabla 1).

Observación.- Durante el cortejo notamos, frecuentemente, que la ♀ se mostró agresiva hacia el ♂; pero en algunas ocasiones el macho presentó una conducta en respuesta a dicha agresión, a la cual describimos como “hilo salvavidas”, en el cual el ♂ rompió un par de hilos de la tela, sosteniendo uno de los hilos con la pata anterior, para no perder contacto con la ♀ y, con la otra pata, sostuvo el otro hilo, el cual ancló previamente, de tal manera que cuando la ♀ atacó al macho, él soltó el hilo que lo conecta con la ♀ y se dejó caer, quedando colgado del hilo salvador; a esta conducta le llamamos (SO) (Ver Tabla 1).

Otra conducta, con menor frecuencia en los ensayos, la realizó el ♂ al sostener una masa blanca grande en el hocico, la cual es aplicada a ambos palpos, lo que llamamos proceso de inducción espermática (G), en el cual el ♂ construye una pequeña tela similar a una bolsa, trozando pedazos de seda. Dicha acción inicia cuando el ♂ limpia los pedipalpos (CP) por largo tiempo, construye un triángulo isósceles y, en la base del triángulo, deposita una gota de espermatozoides (bolsa espermática); el ♂ absorbe la gota con el palpo izquierdo e inmediatamente después realiza la misma acción, pero con el palpo derecho. Cuando el ♂ absorbe el

esperma, deshace el triángulo de seda y se lo come. Finalmente observamos dos casos en el que el ♂ vibró con ambas patas (derecha e izquierda) al mismo tiempo. Dichos ♂ mostraron una cortejo muy activo y exitoso.

CAPÍTULO II

Incidence and permanence of mating plugs in females of the spider *Philoponella tingens* (Uloboridae)

Fabiola Gutiérrez · Carlos Cordero

Received: 10 July 2014 / Accepted: 24 November 2014
© Japan Ethological Society and Springer Japan 2014

Abstract In several animals, males produce substances that block the copulatory openings and ducts of females. We investigated variation in presence of “mating plugs” (MPs) in the spider *Philoponella tingens*. We studied the frequency of MPs in the wild and MP deposition and permanence in isolated females. In the field, over half of females had MPs, but all females collected without MPs were also mated. We identified two causes of MP absence in mated females: aggressive female prevention of plugging and MP loss. We suggest that future research should focus on understanding why MPs are lost in some females, the role of females in MP loss, and the fitness effects of plugging prevention and MP loss for both sexes.

Keywords Araneae · Copulation · Sexual selection · Sexual conflict

Introduction

In several animal species males deposit substances that block the female's copulatory openings and ducts following insemination. These mating plugs (MPs) have been

reported, for example, in nematodes (Timmermeyer et al. 2010), several groups of insects (Simmons 2001), garter snakes (Friesen et al. 2010), squirrels (Koprowski 1992), and spiders (Uhl et al. 2010). MPs could prevent ejaculate desiccation (Uhl et al. 2010), avoid sperm loss through leakage (Eberhard and Huber 2010; Friesen et al. 2013), protect from genital infection (Eberhard 2004), stimulate sperm transport (Polak et al. 1998; Ramm et al. 2005), or reduce sperm competition by diminishing female reinsemination opportunities (Simmons 2001). If MPs have positive effects on female fitness (Timmermeyer et al. 2010), selection could favour females that contribute materials to, or cooperate behaviourally in the formation of, MPs (Aisenberg and Eberhard 2009; Eberhard and Huber 2010). However, when females benefit from multiple mating, MPs preventing polyandry are a source of sexual conflict (Koprowski 1992; Timmermeyer et al. 2010; Uhl et al. 2010; Friesen et al. 2013).

In several species with MPs, mated females lacking MPs have been observed (Ehrlich and Ehrlich 1978; Matsumoto and Suzuki 1995; Polak et al. 1998). In most taxa, MPs act only as short-term plugs because if they were permanent (or long-term) they would prevent (or delay) oviposition or parturition (Simmons 2001; Eberhard and Huber 2010; Uhl et al. 2010). However, in ditrysian Lepidoptera and entelegyne spiders, long-term or permanent MPs are possible because females possess independent copulatory and oviposition openings that allow females to lay eggs despite having their copulatory openings obstructed by MPs (Uhl et al. 2010). However, even in these groups, mated females lacking MPs are commonly observed (Ehrlich and Ehrlich 1978; Matsumoto and Suzuki 1995; Ramirez et al. 2010; Uhl et al. 2010). Understanding the causes of variation in “plugging” is important for assessing hypotheses on the evolution of MPs. For example, the evolution of male

F. Gutiérrez
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural,
Unidad San Cristóbal, El Colegio de la Frontera Sur,
San Cristóbal de las Casas, Chiapas, Mexico
e-mail: fi.hola@gmail.com

C. Cordero (✉)
Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior
s/n, Ciudad Universitaria, Apdo. Post. 70275, Coyoacán,
04510 Mexico City, Distrito Federal, Mexico
e-mail: cordero@ecologia.unam.mx

removal of MPs is expected if MPs prevent sperm competition (Matsumoto and Suzuki 1995; Masumoto 1993), while sexual conflict predicts the evolution of MP removal by females (Koprowski 1992).

In spiders, MPs formed by amorphous material have been observed in 254 species from 38 families, mostly in the entelegyne clade (Uhl et al. 2010), but the biology of MPs has been studied only in a few species (Ramirez et al. 2010; Uhl et al. 2010). Here we report studies on the entelegyne spider *Philoponella tingens* (Chamberlin and Ivie 1936, Opell 1979), a species belonging to a family (Uloboridae) whose MPs have been little studied (Uhl et al. 2010). Our study was designed to address the following questions: (1) what is the proportion of mated females with and without MPs in the field?, (2) when is the MP deposited in the female?, and (3) are MPs lost in isolated females?

Materials and methods

We studied *P. tingens* on Barro Colorado Island (BCI), Panama Canal Zone, between July and August 1996. BCI is mainly covered by tropical rain forest. *P. tingens* is an orb-web-building spider in which females are larger than males (Opell 1979). Females have a ventral sclerotized genital plate (epigynum) with two copulatory openings located inside a depression of the epigynum (atrium), each one connected to a different spermatheca by a copulatory duct (Opell 1979). *P. tingens* was very common in the study area and we found their webs mainly close to the base of trees. We collected immature females (these were within a few days of their final moult and the epigynum could be observed through the exoskeleton), mature females and mostly mature males, and brought them to the facilities of the Smithsonian Tropical Research Institute on BCI. Spiders were maintained individually in plastic or polystyrene foam cups (height 5.2–8 cm, base diameter 3–5.5 cm, mouth diameter 5–9 cm). Several females matured in captivity, allowing us to study the mating behaviour of virgin females: all males used in the mating trials were already mature when collected (therefore, we do not know if they had any previous mating experience or not). Females built webs close to the upper part of the cups, while males built only a few silk lines. Copulations were observed by gently placing one male in the periphery of the web built by a female in a cup. A dissecting microscope was used to look for a MP in the epigynum and to estimate the relative amount of ejaculate present in the spermathecae of dissected females.

Incidence of MPs in field-collected females

In a sample of 65 mature females collected in the field, we checked the epigynum for the presence of a MP, in most

cases within 1 day after collection. We preserved in alcohol 13 of these females and, several days later, we dissected their spermathecae and estimated by eye the percentage of their area covered by ejaculate.

Timing of insemination and MP deposition

During sexual interactions *P. tingens* couples usually perform two copulations (although in some cases there is only one copulation due to female aggressiveness), each preceded by courtship (Cordero, unpublished observations). We considered that a copulation took place when the male tightly attached his ventral side to the ventral side of the female for a few seconds (both spiders hanging from the female's web and facing the same direction), in a position that allowed him to achieve an intromission. This was followed by a quick separation of the couple that resulted in the male briefly hanging from the web. Although it was not possible to observe actual intromissions, we frequently observed the deployed male palpal bulb after detaching from the female. To determine (1) if males inseminate both spermathecae simultaneously or in sequence during each copulation, and (2) when the MP is deposited in the atrium, we designed an experiment that consisted of pairing a male with a virgin female and, after one copulation, immediately exposing him to a second virgin female and allowing him to perform another copulation (sperm induction was never observed before the second copulation): all replicates were made on webs built by the experimental females in Styrofoam cups. After each copulation, we examined the epigynum of the female, looking for a MP; days later, we preserved most of these females in alcohol (two females were lost), dissected their spermathecae and estimated by eye the percentage of its area filled with ejaculate. Due to the limited number of virgin females available simultaneously, we made only four replicates (each one consisting of one male copulating with two females) of this experiment. To increase the number of observations about the timing of MP deposition, we allowed 12 pairs (10 involving virgin females and two already mature females collected without MPs) to mate without interruption and we tried to observe the epigynum of the female after each copulation.

MP permanence in females isolated from males

We investigated the permanence of MPs in females kept isolated in cups, by repeatedly revisiting 25 females collected in the field with MPs (none of these females mated in the laboratory), and 13 females mated and plugged in the laboratory. Field collected females were examined between

two and four different dates after collection, while those mated in the lab were examined between two and eight different dates after receiving MPs.

Results

MPs in field-collected females

Thirty-six out of 65 (55.4 %) field collected mature females had a MP that in most cases filled the atrium (Fig. 1a). The 13 females whose spermathecae were examined (10 collected without MPs and three with MPs) had mated before being collected because, in most cases, they had both spermathecae filled with ejaculate. The exceptions were two females collected without MP that had

in one case one and in the other both spermathecae not completely filled with ejaculate (although they were at least 70 % filled).

Timing of insemination and MP deposition

The four experimental females that received the first intromission had no MPs, whereas the four females that received the second intromission had a MP. When we examined the MP within an hour after it was formed, it had a liquid and transparent appearance, but several hours later it was a dark red or red–brownish amorphous solid substance that filled the atrium either completely ($n = 2$) or partially ($n = 2$), although even in the last case it seemed to cover both copulatory openings. We examined the spermathecae of both females of three of the four replicates of the experiment and in two replicates the female receiving the first copulation had ejaculate only in the left spermatheca, while the female receiving the second copulation had ejaculate only in the right spermatheca; in the third replicate the female receiving the first copulation had no ejaculate in either spermatheca and the one receiving the second had ejaculate only in the left spermatheca. We were able to observe the epigynum of the females after their first copulation only in two of the twelve pairs that copulated twice without interruptions, and in both cases the MP was also transferred after the second copulation (these females had both spermathecae filled with ejaculate). Summarizing, our experiment and observations ($n = 6$) indicate that males inseminate one spermatheca per copulation, and that the MP is formed after the second intromission.

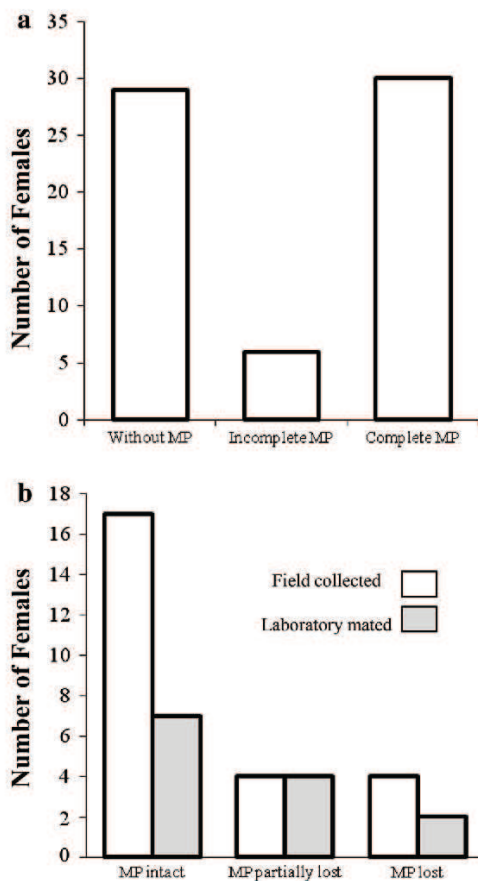


Fig. 1 Mating plugs (MPs) of *Philoponella tingens* spiders on Barro Colorado Island, Panama. **a** Number of mature females collected without MP or with MP that filled completely the atrium (“complete MP”) or only part of it (“incomplete MP”). **b** MP fate during the study period in females collected with MPs (empty bars) and females that received MPs in laboratory copulations (grey bars)

MP permanence in females isolated from males

Four out of 25 (16 %) females collected with MPs and maintained in isolation had lost their MPs when we checked them 12–14 days after they were collected, and another four had lost part of their MP when we checked them 4–14 days after being collected (Fig. 1b). Two out of 13 (15 %) females that received a MP in the laboratory and were maintained in isolation had lost their MP when we checked them 15–16 days after copulating, and four had lost part of it when they were checked 2–7 days after copulating (Fig. 1b).

Discussion

We showed that in the spider *P. tingens* MPs in females are common (Fig. 1a), but lack of a MP does not indicate female virginity, since all mature females collected without MPs ($n = 10$) had ejaculates in their spermathecae. There

are two possible causes of lack of MP in non-virgin females: males sometimes do not transfer MPs, or MPs are lost. Males could not transfer a MP if: (1) the resources necessary for MP production are depleted (Patel and Bradoo 1986; Uhl et al. 2014); (2) males “decide” not to produce a MP, for example, if the quality of the female is low or if there is a low risk of female remating; or (3) females prevent MP transfer (e.g. by attacking the males before they produce MPs) or formation (e.g. by failing to secrete the substances they contribute to a MP) (Aisenberg and Eberhard 2009; Eberhard and Huber 2010; Ramirez et al. 2010; Uhl et al. 2010). The first two hypotheses predict that sometimes males will not transfer a MP. However, none of the males that performed two copulations with the same unplugged female failed to transfer a MP ($n = 12$), although they were not allowed to mate with more than one female in the laboratory.

With respect to hypothesis (3), we observed two males that achieved only one copulation and did not produce a MP because the female attacked them while they were trying to copulate for a second time (in fact, in both cases we prevented the killing of the male by the female; Cordero, unpublished observations). We dissected one of these females and found ejaculate in both spermathecae, indicating that she had mated before being collected (Cordero, unpublished observations). These observations suggest that for a male it would be better to inseminate both spermathecae and plug the female in one copulation (as happens in some spiders). However, the fact that males need to copulate twice to inseminate both spermathecae and that they transfer the MP during the second, gives females the possibility of preventing males, via aggression, from inseminating both spermathecae and transferring a MP. If this control capability is beneficial for females, the pattern of “one spermatheca inseminated per copulation and MP transfer during the second” could result from the evolution of female morphological and/or behavioural adaptations. If these female adaptations decrease male fitness, sexually antagonistic coevolution could be at least partially responsible for the evolution of the temporal patterns of insemination and MP transfer in this species, and perhaps others.

Loss of MP is a second explanation for the absence of MP in mated females, and the loss can result from: (i) males discarding the MP when mating with plugged females (Masumoto 1993); (ii) females discarding the MP (Uhl et al. 2010); or (iii) accidental loss of MP (e.g. due to abrasion against the substrate). We observed only one male apparently copulating once with a plugged female (he was killed by the female while trying to achieve a second copulation) and he did not remove the MP (Cordero, unpublished observation). On the other hand, the complete or partial loss of MP observed in some isolated females

(Fig. 1b) is consistent with hypotheses (ii) and (iii). We suggest that future research should focus on understanding why MPs remain in some females while they are lost in others. Particularly interesting will be elucidating the role of females in MP loss, as well as the fitness effects of plugging prevention and MP loss for males and females.

Acknowledgments This work is part of the thesis presented by FG to obtain the Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural (Ecología y Sistemática) at the Colegio de la Frontera Sur (México). We thank the Smithsonian Tropical Research Institute for the “Short Term Visitor” fellowship to CC, and the staff of the BCI field station for excellent support. CC thanks Bill Eberhard for his support and guidance. Bill Eberhard, Dr. Ariane Dor, and two anonymous reviewers provided very useful comments and suggestions on previous versions of the manuscript.

References

- Aisenberg A, Eberhard WG (2009) Female cooperation in plug formation in a spider: effects of male copulatory courtship. *Behav Ecol* 20:1236–1241
- Eberhard WG (2004) Why study spider sex: special traits of spiders facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice. *J Arach* 32:545–556
- Eberhard WG, Huber BA (2010) Spider genitalia. In: Leonard JL, Córdoba-Aguilar A (eds) *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford University Press, New York, pp 249–284
- Ehrlich AH, Ehrlich PR (1978) Reproductive strategies in the butterflies: I mating frequency, plugging, and egg number. *J Kansas Entomol Soc* 51:666–697
- Friesen CR, Shine R, Krohmer RW, Mason RT (2013) Not just a chastity belt: the functional significance of mating plugs in garter snakes, revisited. *Biol J Linn Soc* 109:893–907
- Koprowski JL (1992) Removal of copulatory plugs by female tree squirrels. *J Mamm* 73:572–576
- Masumoto T (1993) The effect of the copulatory plug in the funnel-web spider, *Agelena limbata* (Araneae: Agelenidae). *J Arach* 21:55–59
- Matsumoto K, Suzuki N (1995) The nature of mating plugs and the probability of reinsemination in Japanese Papilionidae. In: Scriber JM, Tsubaki Y, Lederhouse RC (eds) *Swallowtail butterflies: their ecology and evolutionary biology*. Scientific Publishers, Gainesville, pp 145–154
- Opell BD (1979) Revision of the genera and tropical American species of the spider family Uloboridae. *Bull Mus Comp Zool* 148:443–549
- Patel BH, Bradoo BL (1986) Observations on sperm induction, courtship, and mating behavior of *Uloborus ferokus* Bradoo (Araneae: Uloboridae). In: Eberhard WG, Lubin YD, Robinson BC (eds) *Proceedings of the ninth international congress of arachnology, Panama 1983*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp 181–191
- Polak M, Stammer WT, Barker JSF (1998) A mating plug and male mate choice in *Drosophila hibisci* Bock. *Anim Behav* 56:919–926
- Ramirez MG, Achekian AC, Coverly CR, Pierce RM, Eiman SS, Wetkowski MM (2010) Male remating success and the frequency of copulatory plugs in the green lynx spider *Peucetia viridans* (Araneae, Oxyopidae). *Psyche*. doi:10.1155/2010/602897

- Ramm SA, Parker GA, Stockley P (2005) Sperm competition and the evolution of male reproductive anatomy in rodents. *Proc R Soc Lond B* 272:949–955
- Simmons LW (2001) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Princeton University Press, Princeton
- Timmermeyer N, Gerlach T, Guempel C, Knoche J, Pfann JF, Schliessmann D, Michiels NK (2010) The function of copulatory plugs in *Caenorhabditis remanei*: hints for female benefits. *Front Zool* 7:28. doi:10.1186/1742-9994-7-28
- Uhl G, Nessler SH, Schneider JM (2010) Securing paternity in spiders? A review on the occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation. *Genetica* 138:75–104
- Uhl G, Kunz K, Vöking O, Lipke E (2014) A spider mating plug: origin and constraints on production. *Biol J Linn Soc* 113:345–354

DISCUSIÓN GENERAL

Una de las ventajas de la vida en grupo es aumentar el éxito reproductivo (Rojas, 2011) ; el estudio de la conducta sexual de *P. tingens* lo corrobora, ya que el comportamiento en el cortejo está influenciado por la organización social. La comunicación en grupos sociales es compleja y existen más posibilidades de repetir interacciones entre individuos, por lo tanto, se espera que la socialidad favorezca comportamientos complejos en la conducta sexual (Thornhill y Alcock 1983). En este estudio hemos corroborado lo anterior, de tal manera que determinamos arbitrariamente 19 conductas sexuales de *P. tingens*, que describieron la frecuencia de las conductas exclusivas de cada sexo, siendo el cortejo por parte de los machos complejo, tal como lo mencionan Lubin 1986, en otro estudio de conducta sexual de arañas sociales, quien describió el cortejo de machos de la especie *Achaearanea wau* Levi, y asevera que las diferentes maneras de organización social pueden modificar la conducta de apareamiento.

Las hembras de *P. tingens* exhibieron conductas tolerantes ante el macho durante el cortejo a causa de su condición de especie social; incluso, por tal razón, evidenciamos una integración homogénea (hembra y macho) en las telarañas construidas por hembras. Sin embargo, los machos presentaron conductas de precaución ante el ataque de las hembras mediante el hilo salva-vida; no obstante, esto no inhibió el cortejo, siendo los machos activos. En arañas sociales la conducta en el cortejo de los machos no envuelve la inhibición de la agresión de las hembras, porque las arañas sociales presentan hábitos tolerantes (Kullman, 1972; Buskirk, 1981; Bilde y Lubin, 2011).

Las hembras de *P. tingens* se mantuvieron calmas, en general, durante el cortejo; solo exhibieron conductas de respuesta ante las de los machos. Sin embargo, únicamente una hembra se comió al macho después de copular; no obstante, dicha hembra tenía TG previo al cortejo. Una manera con la cual los machos pueden incrementar su probabilidad de engendrar su descendencia es mediante la exhibición de preferencia por hembras menos agresivas; sin embargo, en este estudio no se realizaron pruebas de este síndrome.

Con frecuencia se dieron cortejos largos, sin éxito, en *P. tingens*; esto podría deberse a la elección críptica que presentan las hembras, durante y después del cortejo. La duración de la cópula en las arañas varía considerablemente y puede reflejar el resultado de los conflictos de intereses entre los sexos, por encima de la elección y el número de patrones de apareamiento

Algunas hembras presentaron tapón genital después de que el macho copuló dos veces; sin embargo, observamos que las hembras se mostraron agresivas después de la primera cópula, siendo esto un probable mecanismo de prevención ante el TG. Eberhard (1995) describe que la duración de la copulación en arañas es frecuentemente más larga del promedio esperado, que sería para solo el espacio de la copulación y que esto puede proveer a la hembra la oportunidad para evaluar la idoneidad del macho y la estructura genital del macho (Eberhard 1985); de igual forma permite al macho asegurar que la hembra no copule con otros machos durante este tiempo. Asimismo, Gunnarsson y Anderson (1996) realizaron un estudio en el que argumentan que las hembras pueden manipular el radio de sexo del macho, durante el apareamiento; esto lo logran cambiando la posición, inmediatamente después de la copulación y así controlan el almacenamiento de espermatozoides.

Es común observar TG en hembra de *P. tingens*; aunque cierto porcentaje no los presentan, esto no significa que no haya tenido previamente TG, las arañas maduras. Durante la cópula, observamos que algunos machos no siempre transfirieron TG después de la segunda cópula, por lo que sugerimos que podría deberse al riesgo de agresión por parte de las hembras, ya que al copular dos veces, la hembra tiene la oportunidad de controlar agresivamente que el macho no inserte el TG. Se ha estudiado que las hembras tienen la capacidad de controlar la finalización de la cópula, mediante la abertura de sus quelíceros cuando el macho y la hembra se separan (Eberhard y Huber 1998).

Los tapones genitales podrían servir para otras funciones que se desarrollan bajo la selección natural; por ejemplo, retardar la posición de los espermatozoides que permitan hacer grandes cambios en el almacenamiento, que se usa para la fertilización de los huevos (Polak et. al.,1998); prevenir la disecación de los

espermatozoides (Huber, 1995) o evitar la pérdida de espermias pasivos a través de las fugas (Hinton, 1964). Durante el cortejo, observamos la inducción espermática por los machos; sin embargo, algunos de ellos realizaron la inducción espermática sin alcanzar el cortejo; no obstante, nos es imposible dar una clara explicación sobre esto, pues es necesario que se lleven a cabo más estudios.

CONCLUSIONES GENERALES

Aunque la conducta y conflictos sexuales son de sumo interés en insectos, son de mayor importancia en arañas sociales, debido a que se prueban constantemente los límites de su conducta agresiva. En éste estudio, evidenciamos la ocupación de redes en campo de manera homogénea (machos y hembras); la conducta por parte de las hembras durante el cortejo fue tolerante y los machos fueron activos. El estudio de la conducta sexual de *P. tingens* derivó en 19 conductas sexuales y ocho categorías de cortejos; hemos evidenciado la presencia de TG en siete hembras, tres de ellas presentaron TG completo y en cuatro observamos TG incompleto.

Hemos constatado que las hembras presentan TG completo, cuando el macho ha copulado dos veces; el hecho de que el macho necesita copular dos veces para transferir el TG otorga a la hembra la posibilidad de prevenir el TG mediante la agresión; dicha conducta la hemos observado en hembras, al finalizar la cópula en una tercera parte de las parejas que cortejaron y no copularon. Los machos presentaron conducta de defensa ante los ataques de las hembras, como es el hilo de cortejo y apareamiento; ambos sexos presentaron conductas exclusivas de su sexo. Las hembras que presentaron TG colectadas en campos y asiladas en laboratorio perdieron entre los doce y catorce días el TG; esto sucedió el 16% de los casos; el 15% de las hembras que copularon en laboratorio y fueron aisladas perdieron el TG entre los siguientes dos y siete días después de la cópula. La pérdida de TG en nuestro estudio indicó que puede deberse a la pérdida accidental o debido a que la hembra retira el TG, para así copular con otros machos; por último, evidenciamos que la hembra no contribuye con material o conducta para el TG.

LITERATURA CITADA

- Aisemberg, A. & Ebergard, W. G. 2009. Female cooperation in plug formation in a spider: effects of male copulatory courtship. *Behavioral Ecology*. Advance Access published. Pp.1-6.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press. Monographs in behavior and ecology.
- Avilés, L. 1997. Causes and consequence of cooperation and permanent sociality in spiders. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Choe, J.C. & Crespi, B. (eds.) Cambridge University Press, pp. 476-498.
- Bilde, T., & Lubin, Y.D. 2011. Group living in spiders: cooperative breeding and coloniality. *Spider behavior: Flexibility and Versality*.
- Buskirk, R.E. 1981. Sociality in the Arachnida. En: *Social Insects II*. Hermann, H.R. (ed.). Academic Press, pp. 282-367.
- Carranza, J. 2009. Defining sexual selection as sex-dependent selection. *Animal Behaviour*, 77, 749-751.
- Cordero, R. y Santolamazza, C. 2009. Darwin y la Selección Sexual después de la Cópula. *Revista Digital Universitaria UNAM*. Vol. 10. Numero 6.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Murray, London.
- Eberhard, W.G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, pp. 244
- Eberhard, W.G. 1991. Copulatory courtship and cryptical female choice in insects. *Biological Reviews*. Vol.66, pp 1-31.
- Eberhard, W.G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptical female choice. *Evolution* 48:711-733.
- Eberhard, W. G., Cordero C. 1996. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products – a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends Ecology Evolution*. 10:439-496.
- Eberhard, W.G. 1996. *Female control: Sexual selection by Cryptical female choice*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.

- Eberhard, W.G. & Huber, B.A. 1998. Courtship, copulation and sperm transfer in *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae) with implications for higher classification. *Journal of Arachnology*. Vol. 26, pp. 342-368.
- Eberhard, W.G. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología*, 6, 1-10.
- Eberhard, W.G. 2004. Genitalia and male-female conflicts: failure to confirm predictions in insects and spiders. *Biological Reviews* 79:121-186.
- Eberhard W.G & Huber B.A. 2010. Spider genitalia. In: Leonard JL, Córdoba-Aguilar A (eds) *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford University Press, New York, pp 249-284
- Ehrlich A.H & Ehrlich P.R. 1978. Reproductive strategies in the butterflies: I Mating frequency, plugging, and egg number. *J Kansas Entomological Society* 51:666-697
- Elgar, M.A. 1998. Sperm competition and sexual selection in spider and other arachnids. Pp. 307-339. In *Sperm Competition and Sexual Selection*. (T.Birkhead & A.P.Moller, eds.). Academic Press, New York.
- Elgar, M.A. & Schneider, J.M. 2004. Evolutionary significance of sexual cannibalism. *Advances in the study of behavior*, Vol.34, pp 136-163.
- Erez, T., Schneider, M.J. & Lubin, Y. 2005. Is male cohabitation costly for female of the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae) ?. *Ethology* 111, 693-704.
- Folelix, R.F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford University Press. (3rd. Ed.)
- Friesen, C.R., Shine, R., Krohmer, R.W. & Mason, R.T. 2013. Not just a chastity belt: the functional significance of mating plugs in garter snakes, revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 893-907.
- Gunnarson, B. & Anderson A. 1996. Sex ratio variation in sheet-web spiders: options for female control?. *Proceeding of the royal Society London. Serie B*. 263: 1177-1182
- Gutiérrez, F. & Cordero, C. 2014. Incidence and permanence of mating plugs in female of the spider *Philoponella tingens* (Uloboridae). *Journal of Ethology*. Vol. 33, pp 59-63.
- Hinton, H.E. 1964. Sperm transfer in insects and the evolution of haemocoelic

- Insemination. En: Highnam K.C. (ed). Insect reproduction. Symposium The Royal Entomology Society London. Vol. 2, pp. 95-107.
- Huber, B.A. 1995. The retro lateral tibia apophysis in spiders- Shaped by sexual selection? The Linnean Society of London, Zoology. 113:151-163.
- Huber, B. A. 2005. Sexual selection research on spiders: Progress and biases. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society (London). 80: 363-385.
- Ibarra-Núñez.,G., Morales, J.M. y Chamé,V.D. 2011. Las arañas del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México. Revista mexicana de la biodiversidad. 82(4): 1183-1193.
- Koprowski, J.L. 1992. Removal of copulatory plugs by female tree squirrels. J Mamm 73: 572-576.
- Kullman, E.J. 1972. Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). Am. Zool. 12: 419-426.
- Lewis, W.M., Jr. 1987. The cost of sex. In: *The evolution of sex and its consequences*. (Ed. By S. C. Stearns), pp: 33-57. Basel: Birkhäuser Verlag.
- Lubin, Y. D., Eberhard, W.G. and. Montgomery, G.G. 1978. The single-line web of *Miagrammopes* (Uloboridae). Psyche, 85 (1): 1-23.
- Lubin, Y. D. 1986. Courtship and alternative mating tactics in a social spider. Journal of Arachnology vol. 14, No. 2, Symposium: Social Behavior in spider (Summer, 1986). Pp. 239-257.
- Matsumoto, K. & Suzuki, N. 1995. The nature of mating plugs and the probability of reinsemination in Japanese Papilionidae. In: Scriber JM, Tsubaki Y, Lederhouse RC (eds.) Swallowtail butterflies: Their ecology and evolutionary biology. Scientific Publishers, Gainesville, pp: 145-154.
- Nieto-Castañeda, I.G., Pérez-Miguel,L. & García-Cano, A. 2014. New record of spiders (Arachnidae: Araneae) from the Balsas Basin in central México. The Southwestern Naturalist 59(3): 426-430.
- Opell, B.D. 1979. Revision of the genera and tropical American species of the spider family Uloboridae. En: Bulletin of the museum of comparative zoology. Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 148(10): 443-547.

- Parri, S., Alatalo, R.V., Kotiaho, J. & Mappes, J. 1997. Female choice for male drumming in the wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Animal Behavior*. 53: 305-312.
- Polak, M., Starmer, W.T., Barker, J.S.F. 1998. A mating plug and male mate choice in *Drosophila hibisci* Bock. *Animal Behavior*. 56:919-926
- Pruitt, J.N., Riechert, S.E. & Jones, T.C. 2008. Behavioral syndromes and their fitness consequences in a socially polymorphic spiders. *Animal Behavior*, 76(3): 871-879.
- Pruitt, J. N., & Riechert, S. E. 2009. Male mating preference is associated with risk of pre-copulatory cannibalism in a socially polymorphic spider. *Behavior Ecology Sociobiol* 63:1573-1580.
- Pruitt, J.N. & Riechert, E.S. 2011. How within-group behavioural variation and task efficiency enhance fitness in a social group. *Proceedings of the Royal Society*. 278, 1209-1215.
- Ramírez, M.G, Achekian, A.C, Coverly, C.R, Pierce, R.M., Eiman, S.S. & Wetkowski, M.M. 2010. Male remating success and the frequency of copulatory plugs in the green lynx spider *Peucetia viridans* (Araneae, Oxyopidae). *Psyche* 2010. doi: 10.1155/2010/602897.
- Riechert, S.E. & Roeloffs, R.M. 1993. Evidence for and consequences of inbreeding in the cooperative spiders. In: *Natural history of inbreeding and outbreeding* (N. Thornhill, Ed.), University of Chicago Press. Chicago, Pp. 283-303.
- Rojas, B. C. 2011. Cortejo y pseudocópula de la araña subsocial *Anelosimus viera* (Theridiidae). Tesis de licenciatura. Universidad de la República de Uruguay.
- Simmons L.W. 2001. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Princeton University Press, Princeton
- Thornhill, R., & Alcock, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press.
- Timmermeyer N., Gerlach T., Guempel C., Knoche J., Pfann J.F., Schliessmann D. & Michiels, N.K. 2010. The function of copulatory plugs in *Caenorhabditis remanei*: hints for female benefits. *Front Zool* 7:28. [doi:10.1186/1742-9994-728]

Uhl, G., Nessler, S.H. & Schneider, J.M. 2010. Securing paternity in spiders? A review on the occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation. *Genetica* 138:75-104