

¿LOS MACHOS DE LA ARAÑA SUBSOCIAL *ANELOSIMUS VIERAE* SON CAPACES DE ORIENTARSE POR EL OLOR DE NIDOS COESPECÍFICOS?

Marinella Cayafa^{1,2}, Carmen Viera^{2,3} & Fernando G. Costa¹

¹ Laboratorio Etología, Ecología y Evolución.

² Laboratorio Ecología del Comportamiento, IIBCE, Av. Italia 3318; ³Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225: Montevideo, Uruguay. marinellac@correo.com.uy

RESUMEN

Anelosimus viera (Theridiidae) habita nidos con pocos individuos hermanos. Los machos adultos evitarían la endogamia buscando otras colonias. Pusimos a prueba la existencia de feromonas volátiles femeninas y la posible discriminación de los machos entre colonias propias y ajenas. En CH un macho optó entre una botella con una rama de árbol sin arañas (control) y otra con nido de hermanas; en CNH entre control y nido de no-hermanas; en HNH entre nidos de hermanas y de no-hermanas. Las botellas con fondo de malla se conectaron a los brazos de un tubo en "Y". El aire circuló hacia la base de la Y, donde se colocó al macho, pudiendo optar por uno de sus brazos. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las frecuencias de opción entre los grupos, pero sí en la decisión entre CH y HNH, siendo máximas en HNH. Agrupando CH y CNH se obtuvieron diferencias significativas con HNH, de frecuencias mayores de decisión. La presencia de hembras adultas afectó inversamente la elección de los machos. Los machos no discriminarían entre nidos propios y ajenos, pero se orientarían hacia los nidos con arañas. Se sugiere la presencia de una feromona sexual volátil liberada por las hembras subadultas.

Palabras clave: Araña subsocial, *Anelosimus viera*, feromona volátil.

ABSTRACT

Are the males of the subsocial spider *Anelosimus viera* capable to orientate by odor from conspecific nests? *Anelosimus viera* (Theridiidae) inhabits nests with few sibling individuals. Adult males would avoid inbreeding by searching other colonies. We tested the occurrence of volatile female pheromones and the possible male discrimination between own or foreign colonies. In CS one male chose between bottles with a tree branch without spiders (control) and other branch with a sibling nest; in CNS between control and a non-sibling nest; in SNS between sibling and non-sibling nests. The bottles with a net at the bottom were connected to the arms of a "Y" tube. The air flowed toward the Y-base, where the male was located and can choose between arms. Non-significant statistical differences of choosing were found among the group frequencies, but SNS showed the biggest frequencies of decision. The occurrence of adult females inversely affected the male's election. Males would not discriminate between own and foreign nests, but would orientate toward nest with spiders. The occurrence of a volatile sexual pheromone released by subadult females is suggested.

Key words: Subsocial spider, *Anelosimus viera*, volatile pheromone.

INTRODUCCIÓN

Los canales sensoriales más utilizados en la comunicación sexual de las arañas son: químico, acústico-vibratorio, visual y táctil (Krafft, 1980; Uetz & Stratton, 1983). El canal prevaleciente será aquel que genere mayores beneficios y menores costos (Redondo, 1994), de acuerdo con las limitaciones filogenéticas de cada especie. La emisión de feromonas sexuales, sustancias químicas producidas por las hembras para atraer a los machos, es fundamental para el encuentro de los sexos, y por estar generalizado parece muy antiguo en las arañas (Gaskett, 2007). La ventaja de utilizar feromonas como señales informativas, en un contexto reproductivo es que estas sustancias se producen con poco esfuerzo y persisten por un tiempo comparativamente mayor que otras señales, como las acústicas (Redondo, 1994). Las arañas, como otros artrópodos, poseen feromonas de contacto y feromonas volátiles (Foelix, 1996). Las feromonas volátiles son moléculas pequeñas, de bajo peso molecular. Se conoce muy poco sobre los órganos emisores de feromonas sexuales en arañas (Kovoor, 1981; Lopez, 1987). Sin embargo, se sabe que las feromonas femeninas son percibidas fundamentalmente por dos tipos de quimiorreceptores: los pelos de contacto y los órganos tarsales (Barth, 2002; Costa & Quirici, 2007).

De las 41.719 especies de arañas descritas hasta ahora en el mundo (Platnick, 2010), se conoce que en poco más de 20 especies varios individuos coexisten pacíficamente en colonias y son llamadas arañas sociales, mientras que las restantes son solitarias (Avilés, 1997; Agnarsson *et al.*, 2006). El concepto de "colonia" hace referencia a un grupo de individuos que ocupan una estructura de seda continua y discreta denominada "nido".

Las arañas sociales han sido encontradas en familias muy dispares y escasamente relacionadas, por lo que se asume que la socialidad en arañas tiene múltiples orígenes independientes (Buskirk *et al.* 1981). La arquitectura de la tela de captura parece ser la base de la dicotomía entre las especies que mantienen telas individuales y aquéllas que comparten un nido común. El hilo de seda de las telas juega también un rol central en el origen evolutivo de la sociabilidad en arañas, ya que permite la comunicación por vibraciones entre individuos. Las especies que construyen nidos colectivos, producen telas irregulares tridimensionales que pueden ser compartidas. En estas telas varios individuos pueden simultáneamente atacar a una misma presa y cooperar en el transporte hacia las zonas más protegidas del nido en donde son consumidas por varios miembros del grupo, independientemente de que hayan participado en su captura y/o transporte. Las telas irregulares también proveen un espacio común en el que las crías de una o varias hembras pueden ser cuidadas. De hecho, en la familia Theridiidae, con telas irregulares tridimensionales, se encuentran la mayoría de las especies de arañas sociales, particularmente dentro del género *Anelosimus*.

Anelosimus viera (Araneae, Theridiidae) es una de las pocas especies de arañas subsociales conocidas en Uruguay. Construye sus nidos en la parte baja de los árboles de hojas perennes con restos de hojas secas y tela. Cada nido está compuesto por una madre y sus hijos, son entre 20 y 40 individuos que conviven durante el verano y parte del otoño, cooperando en el mantenimiento del nido y en la captura de presas (Viera *et al.*, 2007). Algunas hembras adultas o subadultas pueden dispersarse y formar nidos individuales, coexistiendo entonces nidos solitarios y nidos con varias hembras (Viera *et al.*, 2007). En esta especie, como en otras del mismo género, existe una asincronía en cuanto al tiempo de maduración entre machos y hembras (protandria). Como consecuencia, los machos deben salir a buscar nidos con hembras adultas, ya que las hembras de su propio nido estarían en estado subadulto, siendo esta una estrategia para evitar la endogamia (Bukowski & Avilés, 2002).

El paso de un sistema de apareamiento exogámico a un endogámico es considerado un importante obstáculo para comportamientos sociales más complejos en arañas, lo que explicaría la existencia de socialidad permanente no territorial sólo en 17 especies, a pesar de la aparición de 12 derivaciones independientes de cooperación (Avilés, 1997).

El mecanismo probable en la adquisición de tolerancia a la endogamia, es el equilibrio entre costo y beneficiarse de la exposición a los efectos de la depresión endógamos (Waser *et al.*, 1986). La transición está favorecida por los altos costos en dispersión de fase y altos beneficios de la vida social (Bilde *et al.*, 2005), como la cooperación en la captura de presas (Nentwig, 1985), el cuidado de sus padres (Avilés, 1997) y la protección contra los depredadores (Henschel, 1998).

Se han adoptado diversas estrategias en varios grupos de seres vivos para evitar los efectos de la depresión endógamos. Normalmente cubren los mecanismos que favorecen la aparición de apareamientos entre individuos genéticamente relacionados, tales como: restringido a una dispersión de los sexos, la ventaja de cópulas fuera de la pareja o grupo adicional, reconocimiento y rechazo de familiares como socios de cría, maduración tardía de sexo y poliandria (Blouin & Blouin, 1988; Pusey & Wolf, 1996). De esta forma, parece importante para los machos de *Anelosimus viera* poder salir de su nidos y la búsqueda de las hembras de otras colonias.

El objetivo de este trabajo es, entonces, comprobar experimentalmente si los machos de *Anelosimus viera* son capaces de orientarse hacia nidos utilizando señales químicas aéreas. Adicionalmente, se testeará si los machos protándricos son capaces de reconocer nidos de hermanas y no hermanas por su olor, como una táctica para evitar la endogamia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron 29 nidos de *Anelosimus viera* de un árbol de "Canelón" (*Rapanea laetevirens*) del Instituto Clemente Estable (IIBCE), contabilizando 625 individuos. Se mantuvo la individualidad de los nidos que fueron colocados en cajas de petri (9 cm de diámetro) con un algodón húmedo. Se mantuvieron a una temperatura media de 23°C y se alimentaron una vez por semana, con larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae) y moscas comunes (*Musca domestica*; Diptera, Muscidae). Los machos de *A. viera*, al alcanzar el estado adulto, fueron separados del nido y colocados individualmente en cajas de petri más pequeñas (4 cm de diámetro) en iguales condiciones que las anteriores, manteniendo la identificación del nido de origen y la fecha de separación del mismo. Luego de separados los machos, el resto de los individuos del nido se colocaron en botellas transparentes de 2 litros, en posición horizontal, con una rama de Canelón dentro para que armaran su nido y un algodón húmedo. La base de cada botella fue sustituida por una gasa o red, lo que permitió el pasaje del flujo de aire.

El diseño experimental (Figura 1) consistió en exponer al macho a una corriente de aire, que llegaba a él después de pasar simultáneamente por una de tres parejas posibles: 1) su propio nido (H, por "hermanos") y un nido extraño (NH, por "no hermanos"); 2) su propio nido (H) y un nido vacío (C, por control); 3) un nido extraño (NH) y otro vacío (C). Cada macho se usó sólo con una pareja. Para lograr esto se utilizó un dispositivo tubular en forma de "Y" y un ventilador de computadora (12 cm de diámetro, 50AC, 60 hertz) del tipo "cooler" que fue dispuesto en la base de la "Y", de tal manera que al accionar aspiraba el aire del dispositivo. Se comprobó que el flujo de aire en ambos brazos fuera el mismo y que llegara de igual manera al macho, controlando la distribución de humo en ambas botellas y en los brazos de la "Y". El aire entraba al dispositivo a

causa del vacío creado por el ventilador, pasando por el extremo con malla de las dos botellas hacia ambos nidos y hacia el tubo en "Y", permitiendo al macho recibir el aire de ambos brazos, avanzar y finalmente optar por una de las ramas de la "Y". Se alternaron aleatoriamente los nidos (C, NH y H) en ambas ramas, evitando así una posible diferencia de flujo entre los brazos. El macho se colocaba a la entrada del dispositivo (base de la "Y"), se encendía el ventilador, y se observaban y anotaban todas las decisiones y comportamientos del macho durante 15 minutos.

Se realizaron un total de 45 experiencias (15 por cada comparación experimental de pares).



Fig. 1. Procedimiento experimental: un ventilador aspiraba el aire desde la base de un tubo en "Y" donde se colocó el macho. Por los brazos de la "Y" se conectaron dos recipientes con ramas de "Canelón" sin nido o control (C), con nido de hermanos (H) o con nido de no hermanos (NH).

Se registró el número de hembras adultas durante el experimento, el tiempo de separación del macho desde el nido (en días), la permanencia del macho en el lugar elegido (poco = menos de 5 min; bastante = de 5.1 a 10 min; mucho = entre 10.1 y 15 min). Además se registró la decisión del macho (no elige (NE), elige control (EC), elige hermana (EH), elige no hermana (ENH)) y el día de la observación.

Para el análisis estadístico se usó el test de chi cuadrado para dos o más muestras independientes y el test de chi cuadrado de una sola muestra, utilizando el paquete estadístico Past (Paleontological statistics, Hammer *et al.*, 2003).

RESULTADOS

En primer lugar, se compararon las frecuencias de elección de los machos entre los tres grupos (CH, CNH y HNH), clasificando las respuestas de los mismos: a) indecisión (permaneció inmóvil o no sin salir de la base del tubo) o b) elección (penetra en uno de los brazos de la "Y"). En estas últimas respuestas, en caso que penetrara en un brazo, saliera y penetrara en el otro brazo, se consideró que eligió el brazo donde permaneció más tiempo (Tabla 2). Se compararon los grupos CH y CNH en las tres situaciones posibles (elige control; elige hermanas o no-hermanas; no elige) y no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($X^2_2 = 0.38$, $P = 0.83$). Dentro del grupo HNH se compararon las frecuencias observadas con las esperadas bajo una hipótesis de azar (50% y 50%). Las frecuencias resultaron iguales ($X^2 = 0$, $P = 1$).

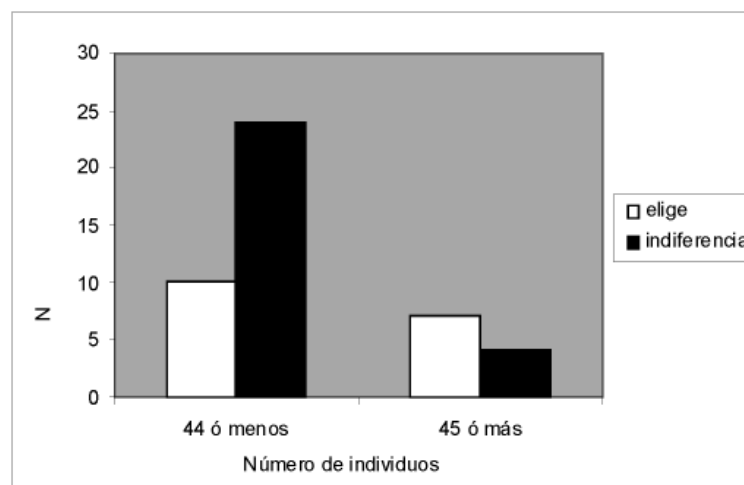
Tabla 1. Frecuencia de elección por un brazo del dispositivo experimental (C = Control, H = con hermanos, NH= con no-hermanos, NE = no elige) por parte de los machos en las tres situaciones (grupos CH, CNH y HNH).-

Elección	Grupo		
	CH	CNH	HNH
C	2	2	—
H	1	—	5
NH	—	2	5
NE	12	11	5

Se agruparon las frecuencias de elección indistintamente, comparando las frecuencias de indecisión y de elección, encontrándose diferencias significativas ($X^2_2 = 8.13$, $P = 0.02$). Comparando de a pares, no se encontraron diferencias entre CH y CNH ($X^2 = 0$, $P = 1$) ni entre CNH y HNH ($X^2 = 3.35$, $P = 0.067$). Sin embargo, existieron diferencias significativas al comparar CH y HNH ($X^2 = 4.89$, $P = 0.027$), donde HNH mostró frecuencias mayores de elección. Finalmente, agrupando los datos de los grupos que tenían un control en uno de los brazos (CH + CNH) y comparándolos contra HNH, se obtuvieron diferencias claramente significativas ($X^2 = 6.25$, $P = 0.0124$), donde nuevamente HNH mostró frecuencias mayores de elección.

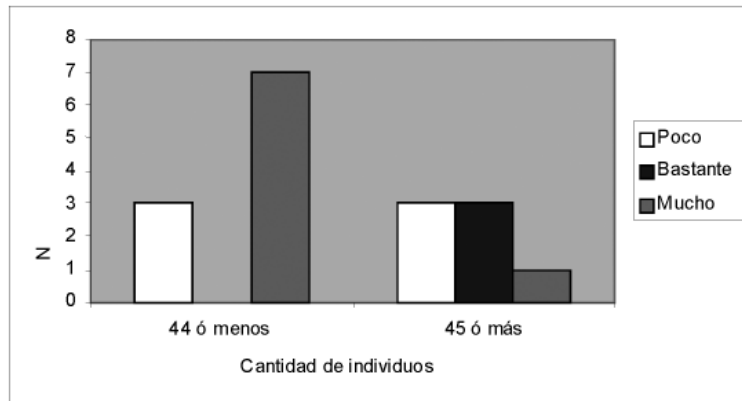
Pusimos a prueba si el número de individuos presentes en los nidos afectó el desplazamiento de los machos hacia uno de los brazos. Como los nidos estudiados simultáneamente contenían entre 24 y 64 individuos en total, se eligió el número intermedio y se compararon las frecuencias de elección e indiferencia entre aquellos experimentos con 44 ó menos individuos y los experimentos con 45 ó más individuos (Figura 2). Pese a observarse una tendencia a mayor elección cuando había muchos individuos, no se encontraron diferencias significativas al test de chi cuadrado ($X^2 = 2.81$, $P = 0.094$).

Fig. 2. Datos promedios de machos que eligieron o manifestaron indiferencia de acuerdo al número de arañas presentes en los nidos, pocos (menos de 44) o muchos (más de 45).



Analizamos si la permanencia (en minutos) del macho en el lugar elegido dependía del número total de arañas presentes en los nidos. Dividimos los nidos en: 44 ó menos arañas y 45 ó más arañas y analizamos las frecuencias de permanencia: poco tiempo (hasta 5 minutos), bastante (entre 5.1 y 10 minutos) o mucho (entre 10.1 y 15 minutos). Los resultados se muestran en la Figura 3, destacándose una alta permanencia cuando hubo pocas arañas, se encontraron diferencias significativas al test de chi cuadrado ($X^2 = 7.195$, $P = 0.027$). Sin embargo, comparándolos de a pares, no se encontraron diferencias entre las frecuencias de poco con bastante ($X^2 = 3.14$, $P = 0.15$) ni entre poco y mucho ($X^2 = 2.40$, $P = 0.24$), pero sí entre bastante y mucho ($X^2 = 8.39$, $P = 0.008$).

Fig. 3. Grado de permanencia del macho (en minutos) en uno de los brazos (poco, bastante o mucho) de acuerdo a la cantidad de individuos presentes en ambos nidos.



Pusimos también a prueba si el tiempo transcurrido entre la separación del macho de su nido y el día del experimento afectaba las decisiones del macho. Para ello se separaron los resultados en tres intervalos de clase de acuerdo a que los machos tuvieran de 0 a 10 días, de 11 a 20 días o de 21 a 30 días de separación del nido. Los resultados se dan en la Figura 4.

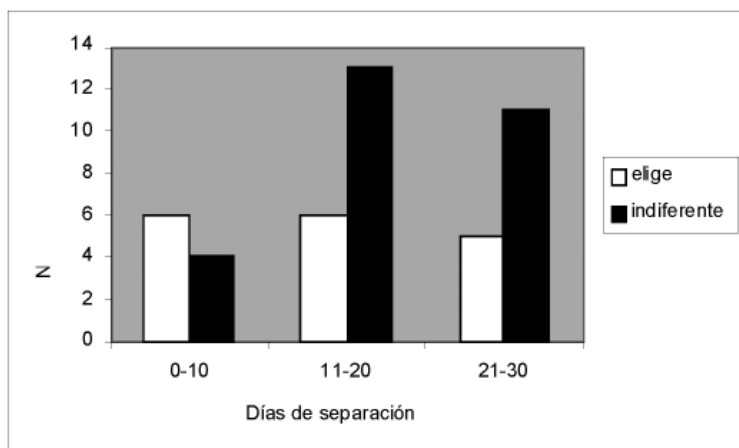
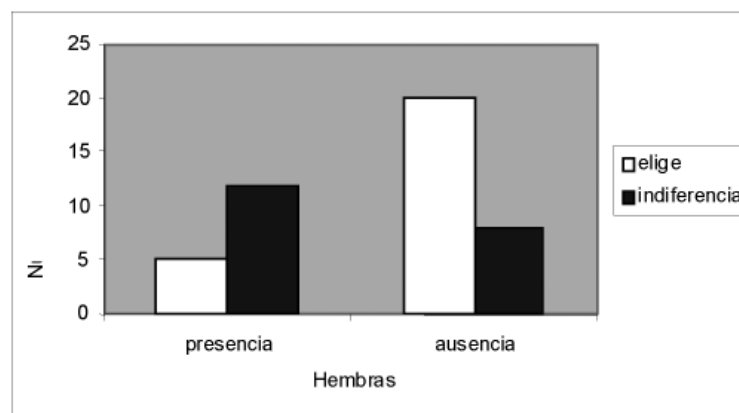


Fig. 4. Distribución de las respuestas de los machos de acuerdo al tiempo transcurrido entre la separación del macho del nido materno y el día del experimento, en tres intervalos de tiempo (0 a 10, 11 a 20 y 21 a 30).-

Se muestra una mayor proporción de elección en el primer grupo (machos recién alejados del nido). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($X^2_2 = 2.70$, $P = 0.26$).

Finalmente, analizamos si la presencia creciente de hembras que se hacían adultas en los nidos afectaba la decisión de los machos. Para ello, comparamos las frecuencias de decisiones (indiferencia o elección) entre aquellos ensayos que implicaban o no hembras adultas (Figura 5). Se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos, existiendo más elecciones cuando no había hembras adultas presentes ($X^2 = 5.96$, $P = 0.015$).

Fig. 5. Distribución de las respuestas de los machos frente a la presencia o no de hembras adultas en los nidos.



DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que no hubo respuestas distintas de los machos frente a probables estímulos aerotransportables provenientes de hermanas o no hermanas. Más aún, estas respuestas fueron prácticamente las mismas en ambos casos; lo que sugiere que los machos son incapaces de discriminar entre señales químicas aéreas provenientes de los nidos de hermanas y de no hermanas. Esto coincidiría con los hallazgos de Bukowski y Avilés (2002) en *Anelosimus cf. jucundus* (= *A. arizona*) donde no se encontró discriminación entre hermanos y no hermanos por parte de machos ni por parte de hembras. Asimismo en el Eresidae *Stegodyphus tentoriicola*, otra especie subsocial, Ruch *et al.* (2009) tampoco encontraron discriminación precopulatoria entre individuos parientes y no parientes. Cabe destacar, que en el presente estudio, los machos estaban frente a una elección directa ya que tenían la misma probabilidad de encontrarse con hermanas o no hermanas.

Sin embargo, al comparar en *Anelosimus viera* las respuestas de los machos ante ramas con arañas (H y NH) y sin arañas (C) se encontraron diferencias estadísticamente significativas, disminuyendo la indiferencia y aumentando la elección por uno u otro nido. Esto sugiere la existencia de estímulos provenientes de los nidos, sea de las arañas, la seda o ambos. Estos estímulos serían probablemente, estímulos químicos, ya que otros estímulos, como el visual o auditivo, no parecen probables debido a la distancia que medió entre los nidos y el macho, y a las barreras interpuestas que filtrarían un posible sonido, así como las curvas del dispositivo. Además el ruido del ventilador, generaría una distorsión acústica.

Los presentes hallazgos coincidirían con las predicciones de Klein *et al.* (2005), del encuentro por estímulos químicos en *A. arizona*. Este semioquímico, podría ser una feromona sexual liberada principalmente por las hembras subadultas, ya que los machos eligieron más en ausencia de hembras adultas y presencia abundante de penúltimas y otras subadultas. Sugestivamente, en *Anelosimus viera* se ha observado que los machos localizan, coexisten, cortejan y pseudocoplan con hembras subadultas penúltimas (Albo *et al.*, 2007; Viera & Albo, 2008). Sin embargo, los machos cortejaron poco a las hembras penúltimas e intensa e indiscriminadamente a las hembras adultas jóvenes y maduras cuando se expusieron juntas (Viera & Albo, 2008), lo que sugiere presencia de tácticas alternativas de los machos de acuerdo a la disponibilidad inmediata de copular. De esta forma, buscarían hembras penúltimas para hacerles guardia, mientras cortejarían preferentemente a las adultas para tener cópulas inmediatas. Viera *et al.* (2007) encontraron que las hembras penúltimas de *Anelosimus viera* pueden hacer nidos solitarios y frecuentemente encontrarse coexistiendo con machos adultos, sugiriendo estímulos a distancia que faciliten este encuentro. Sin embargo, otros estudios recientes en esta especie, indicarían que existe una saturación de estímulos por la cual no habría diferencias en el cortejo de los machos frente a hembras de distintos estadios (Carolina Rojas, comunicación personal).

La permanencia más prolongada en brazos conectados con los nidos que contaban con pocas arañas, sugiere que este parámetro (persistencia) reflejaría más una respuesta ante poco o ningún estímulo, que una elección positiva ya que tampoco mostraron diferentes respuestas en presencia de mayor o menor cantidad de individuos. Los machos podrían auxiliarse por estos olores para localizar nidos coespecíficos en la naturaleza, aumentando las posibilidades de encuentro, independientemente del grado de parentesco. No se puede descartar que una vez localizado el nido, otros estímulos (como químico de contacto con la tela o con las propias arañas) permitan a los machos discriminar parentesco y decidir permanecer en el nido o alejarse. Por otra parte, la especie podría no poseer estos mecanismos de reconocimiento, asumiendo que las probabilidades de reencuentro con el nido materno en la naturaleza, son muy bajas por mero azar, es decir que es muy difícil que vuelva a encontrarse con el nido materno habiendo tantos otros alrededor. Tampoco mostraron diferencia en las respuestas los machos que hacía menos tiempo que se habían alejado del nido de aquellos que hacía muchos días que estaban separados. Este hecho no soporta la hipótesis de que el alejamiento permitiría el olvido del olor del nido en una posible memorización a corto plazo.

Esta aproximación experimental permite abrir nuevas posibilidades de estudio para comprender las tácticas y estrategias sexuales que usan éstas y otras arañas para facilitar el encuentro y la reproducción. Nuevos estudio de laboratorio y particularmente de campo permitirán arrojar más luz sobre estas nuevas interrogantes.

BIBLIOGRAFÍA

- Agnarsson I., Avilés L., Coddington J.A. & Maddison W.P. 2006. Sociality in theridiid spiders: repeated origins of an evolutionary dead end. *Evolution* 60(11): 2342-2351.
- Albo M.J., Viera C. & Costa F. 2007. Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus cf. studiosus* (Theridiidae). *Behaviour* 144:1217-1234.
- Avilés L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent sociality in spiders.

- Pp. 476–498. En: Choe J., Crespi B. (Eds.). *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Barth F.G. 2002. *A spider world: senses and behavior*. Springer, Berlin. 394 pp.
- Bilde T., Lubin Y., Smith D., Schneider J.M. & Makhakov A.A. 2005. The transition to social inbred mating systems in spiders: role of inbreeding tolerance in a subsocial predecessor. *Evolution* 59(1): 160-174.
- Blouin S.F. & Blouin M. 1988. Inbreeding avoidance behaviors. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 230-233.
- Bukowski T.C. & Avilés L. 2002. Asynchronous maturation of the sexes may limit close inbreeding in a subsocial spider. *Canadian Journal of Zoology* 80: 193-198.
- Buskirk R.E. 1981. Sociality in the Arachnida. pp. 2:281-367. En: Hermann H.R (Ed.) *Social insects*. New York. Academic Press.
- Costa F.G. & Quirici V. 2007. Cortejo e isolamento reprodutivo em aranhas. pp. 89-114. En: Gonzaga M.O., Santos A.J. & Japyassú H.F. (Eds.) *Ecologia e comportamento de aranhas*. Interciência, Rio de Janeiro.
- Foelix R.F. 1996. *Biology of Spiders*, 2nd ed. New York: Oxford University Press.
- Gaskett A.C. 2007. Spiders sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biological Reviews*. 82: 27-48.
- Hammer O., Harper D.A.T. & Ryan P.D. 2004. PAST, Paleontological statistics Version 1.24 (<http://folk.uio.no/ohammer/past>).
- Henschel J.R. 1998. Predation on social and solitary individuals of the spider *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae). *Journal of Arachnology*. 26: 61-69.
- Klein B.A., Bukowski T.C. & Avilés L. 2005. Male residency and mating patterns in a subsocial spider. *Journal of Arachnology*. 33: 703-710.
- Kovoor J. 1981. Une source probable de phéromones sexuelles: les glandes tégumentaires de la région génitale des femelles d'araignées. *Comptes-Rendus VIème. Colloque d'Arachnologie d'Expression Française (Colloque International Européen)*, Modena, Pisa. 1-15 pp.
- Krafft B. 1980. Les systèmes de communication chez les araignées. 197-213 pp. En: Gruber J. (Ed.) *Proceedings of the 8th International Congress of Arachnology*. Verlag H. Egermann, Vienna.
- Lopez A. 1987. Glandular aspects of sexual biology. 121-132 pp. En: *Ecophysiology of spiders* Nentwig W. (Ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Nentwig W. 1985. Social spiders catch large prey: A study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 79-85.
- Platnick N.I. 2010. The world spider catalog, version 11.0. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>
- Pusey A. & Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance behaviors, *Trends in Ecology & Evolution* 11: 201-206.
- Redondo T. 1994. Comunicación: teoría y evolución de las señales. 255-297 pp. En: Carranza J. (Ed.) *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres, España.
- Ruch J., Heinrich L., Bilde T. & Schneider J.M. 2009. Pre-adaptations to social inbreeding mating systems in spiders: Limited male mating dispersal and lack of pre-copulatory inbreeding avoidance in a subsocial predecessor. *Biological Journal of the Linnean Society*. 98: 851-859.

- Uetz G.W. & Stratton G.E. 1983. Communication in spiders. *Endeavour*, 7(1): 13-18.
- Viera C. & Albo M.J. 2008. Males of a subsocial spider choose among females of different ages and the same reproductive status. *Ethology, Ecology & Evolution* 20: 35-41.
- Viera C., Costa F.G., Ghione S. & Benamú-Pino M.A. 2007. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae) in *Uruguay*. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 42(2): 145-153.
- Waser P. W., Austad S. N. & Keane B. 1986. When should animals tolerate inbreeding? *American Naturalist* 128: 529-537.