



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD  
AUTÓNOMA DE PUEBLA

Escuela de biología

Reconocimiento del saco de huevos entre dos especies de  
arañas del género *Pardosa*

TESIS

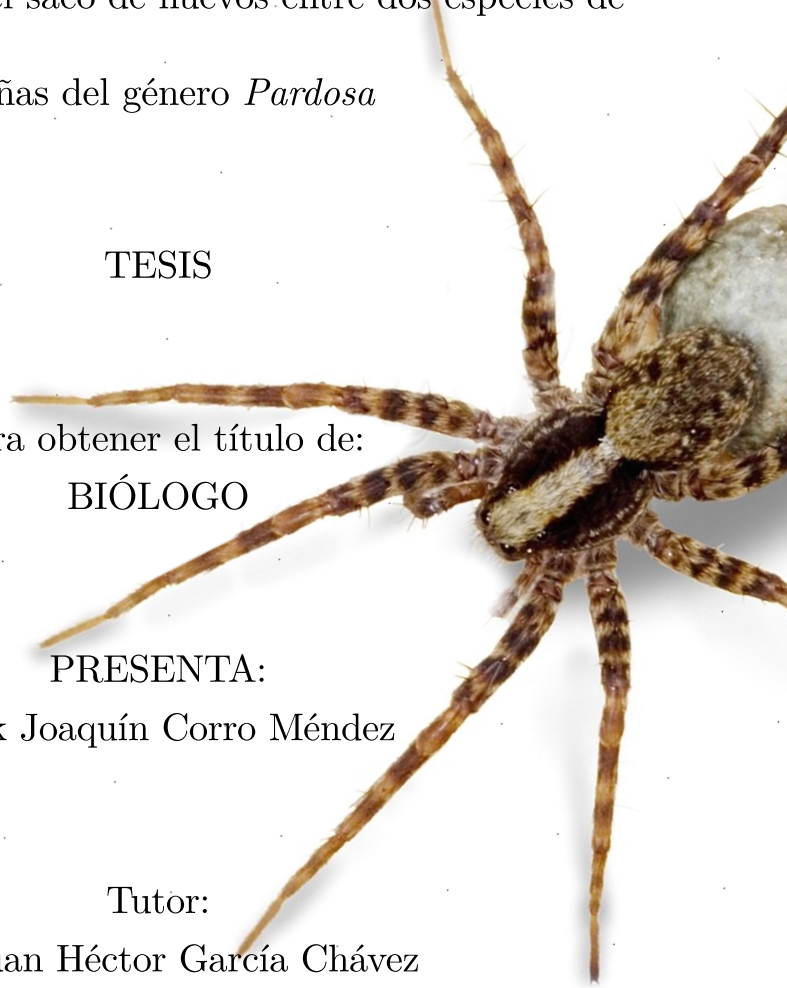
para obtener el título de:  
BIÓLOGO

PRESENTA:

Erick Joaquín Corro Méndez

Tutor:

Dr. Juan Héctor García Chávez



Agosto 2015



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD  
AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

Escuela de biología

Reconocimiento del saco de huevos entre dos especies de  
arañas del género *Pardosa*

TESIS

para obtener el título de:  
BIÓLOGO

PRESENTA:

Erick Joaquín Corro Méndez

Tutor:

Dr. Juan Héctor García Chávez



Agosto 2015

Reconocimiento del saco de huevos  
entre dos especies de arañas del género *Pardosa*

Erick Joaquín Corro Méndez

Agosto 2015

---

“This is one corner, on one country, on one continent, on one planet, that’s a corner of a galaxy, that’s a corner of a universe that is forever growing and shrinking and creating and destroying and never remaining the same for a single milli-second, and there is so much, so much to see, Amy. Because it goes so fast. ”

---

Doctor Who,2012

“My dear, here we must run as fast as we can, just to stay in place. And if you wish to go anywhere you must run twice as fast as that. ”

---

Lewis Carroll,1896

“ If anybody was looking for some stuff, then all they’d have to do would be to follow the spiders. ”

---

J. K. Rowling,1998



---

## Agradecimientos

Quisiera agradecer primero a mis padres y a mis hermanos ya que durante el paso del tiempo en la licenciatura me han apoyado incondicionalmente.

También quisiera agradecer a mi amigos Fernando Dorantes, Juan Morales, Gabriela Angulo, Paul Marquez, Eduardo Pineda , Mariana Medina, Julián Guzman, Rebeca Cortes, Mariana Contreras, Alvaro Ortiz, Javier Zenteno, a los alumnos del laboratorio de Ecología de poblaciones y en general a toda persona que me haya conocido por acomañarme y comer conmigo durante estos años.

Al doctor Cesar Sandoval Ruiz por abrirme las puertas de su laboratorio y dejarme trabajar y conocer uno de los temas que más me gustan que es la entomología médica

A la doctora Helena Ajuria por invitarme a trabajar en el proyecto con este interesante sistema de estudio.

Al doctor Rogelio Macias Ordoñez aceptar ser mi revisor y por sus muy acertadas correcciones.

A la maestra Ana Lucia Castillo Mesa por aceptar revisar mi tesis y por los muchos consejos que me dió durante el tiempo que trabajé en el laboratorio

Al doctor Angel Alonso Romero López por aceptar ayudarme con este trabajo de tesis, por sus consejos y correcciones a este trabajo.

Al doctor Juan García Chavez por ser el primer profesor en la carrera en ver como algo positivo mi distraida forma de trabajar y ayudarme a descubrir que la ecología es el área de la biología que más me apasiona. Gracias por haberme invitado a trabajar con usted.



# Índice

<b>Resumen</b>	<b>vii</b>
<b>Introducción</b>	<b>1</b>
<b>Materiales y métodos</b>	<b>5</b>
Sitio y método de colecta . . . . .	5
Descripción de las especies . . . . .	5
Experimento en laboratorio . . . . .	7
Análisis de datos . . . . .	10
<b>Resultados</b>	<b>12</b>
Tiempo de Latencia . . . . .	12
Tiempo de Búsqueda . . . . .	14
Tiempo de Evaluación . . . . .	17
Tiempo total . . . . .	20
<b>Discusión</b>	<b>24</b>
<b>Conclusiones</b>	<b>28</b>
<b>Referencias</b>	<b>29</b>



## Índice de cuadros

1.	Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de que las arañas permanecieran en latencia. . . . .	13
2.	Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de encontrar y colocar el saco en los quelíceros de las arañas. . . . .	16
3.	Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de colocar el saco en las hileras. . .	19
4.	Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de reconocer el saco de huevos. . .	22

## Índice de figuras

1.	Hembra de <i>Pardosa sierra</i> cargando su saco de huevos en las hileras. . . . .	6
2.	Hembra de <i>Pardosa sternalis</i> cargando su saco de huevos en las hileras. . . . .	7



3.	Representación de las observaciones y etapas del reconocimiento. 1) <b>Tiempo de latencia</b> , tomado en cuenta desde que se coloca el saco de huevos en la caja de Petri, hasta que la araña se comienza a desplazar. 2) <b>Tiempo de búsqueda</b> , considerado desde el momento en el que la araña se comienza a desplazar, hasta que la araña encuentra el saco de huevos. 3) <b>Tiempo de evaluación</b> considerado desde el momento en el que la araña encuentra el saco, hasta que lo coloca en las hileras. 4) <b>Tiempo total</b> , considerado desde que se coloca el saco de huevos en la caja de Petri, hasta que el saco es colocado en las hileras de la araña o transcurrieron 20 min después del comienzo de la observación. . . . .	10
4.	La línea continua representa la probabilidad observada de que las arañas se mantengan en latencia, mientras que las líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95 %. . . . .	13
5.	Probabilidad de que las arañas no tomen el saco de huevos con los quelíceros por tratamiento: Artificial, Conespecífico, Interespecífico y Propio. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados. . . . .	15
6.	Probabilidad de que las arañas tomen el saco de huevos con los quelíceros por especie: <i>P. sierra</i> y <i>P. sternalis</i> . Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados. . . . .	16
7.	Probabilidad de que las arañas no se coluen el saco de huevos en las hileras por tratamiento: Artificial, Conespecífico, Interespecífico y Propio. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados. . . . .	18
8.	Probabilidad de que las arañas se coloquen el saco en las hileras por especie: <i>P. sierra</i> y <i>P. sternalis</i> . Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados. . . . .	19



9. Probabilidad de que las arañas no reconozcan el saco de huevos por tratamiento: Artificial, Conespecífico, Interespecífico y Propio. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados. . . . . 21

10. Probabilidad de que las arañas no reconozcan el saco de huevos por especie: *P. sierra* y *P. sternalis*. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados. . . . . 22



## Resumen

Se sabe que las arañas del género *Pardosa* pueden reconocer su saco de huevos cuando lo pierden; sin embargo también existen registros de que estos organismos pueden llegar a confundir su saco de huevos con otros objetos similares. En este trabajo se exploró la capacidad de *Pardosa sierra* y *Pardosa sternalis* de reconocimiento mediante un experimento en el laboratorio. utilicé un total de 20 arañas por especie, las cuales colecté en un bosque de encinos dentro de el municipio de Amozoc, Puebla. Las arañas fueron sometidas a cuatro tratamientos: (1) saco propio, el cual se consideró como grupo control; (2) saco conoespecífico, es decir un saco de otra araña de la misma especie; (3) saco interespecífico, es decir un saco de una araña de otra especie; y (4) un saco artificial hecho con papel filtro con las mismas características de forma, peso y tamaño que los sacos reales. A cada araña le asigné los cuatro tratamientos y el orden fue asignado al azar, con diferencia de un día entre cada uno. Se dividió el comportamiento de reconocimiento en tres etapas: (1) Latencia, (2) Reconocimiento, (3) Evaluación y El tiempo total desde el final de la latencia hasta el término de la evaluación. Para analizar los datos utilicé análisis de supervivencia mediante modelos de tiempo de fallo. Encontré que las arañas pueden discriminar entre sacos artificiales y sacos hechos con tela de araña; además encontré que aunque la probabilidad de reconocer sacos conoespecíficos e interespecíficos es similar a la de reconocer sacos propio, las arañas tardan mas en reconocer el saco conoespecífico y aún más el saco interespecífico que el tiempo que gastan en reconocer el saco propio. Probablemente algún componente del saco de huevos juega un papel muy importante en el reconocimiento. También encontré que *P. sternalis* reconoce más rápido su saco de huevos que *P. sierra* probablemente debido a que *P. sternalis* está más expuesta a eventos de pérdida de saco se ha seleccionado un reconocimiento rápido en la especie.



# Introducción

Desde el punto de vista energético, la producción de la progenie es muy costosa. Existen una gran cantidad de estrategias que favorecen la supervivencia de las crías; una de ellas es el cuidado parental, la cual ha evolucionado en varios grupos animales de manera independiente, donde uno o ambos sexos presentan un comportamiento de protección de las crías contra depredadores, patógenos o condiciones adversas que favorece la supervivencia de las crías en las primeras etapas de vida (Danchin et al., 2008). El reconocimiento entre la progenie y los progenitores es una condición necesaria en el cuidado parental, pues los progenitores deben ser capaces de reconocer de alguna forma a las crías. Existen muchas formas de reconocimiento, las cuales se dividen principalmente en dos grupos (Penn and Frommen, 2010). Primero, las pistas contextuales, también conocidas como espaciales y temporales, en las cuales progenitores pueden diferenciar a cada una de las crías del resto que hayan nacido en el mismo sitio o al mismo tiempo de otras. En este grupo podemos encontrar 1) especies de aves como *Riparia riparia*(L) que puede adoptar crías de la misma especie siempre y cuando hayan nacido en el mismo año en que nacieron sus propias crías; 2) ratones macho de la especie *Mus musculus* (L), matan a los juveniles de aquellas hembras con las que no copularon (Penn and Frommen, 2010) y 3) las arañas lobo de la especie *Pardosa milvina*(Henz) depredan menos crías o juveniles de otra hembra de la misma especie, cuando las propias recién han emergido, que cuando no se encuentran en algún evento reproductivo, lo cual evita que la araña consuma a sus propias crías (Anthony, 2003). Sin embargo, la probabilidad de no reconocer a las crías es muy alta en estos sistemas de reconocimiento (Penn and Frommen, 2010). Segundo: las pistas fenotípicas, las cuales permiten a los organismos diferenciar a sus crías o parientes de otros organismos mediante señales químicas, acústicas o visuales que se encuentran en el ambiente. Algunas especies



de peces que conviven con sus padres y hermanos en su juventud, “recuerdan” el olor de sus parientes hasta cuando son adultos (Penn and Frommen, 2010).

El cuidado parental en las arañas es una ventaja adaptativa pues reduce la depredación de los huevos, evita el consumo de las crías por parte de los padres y otorga condiciones que favorecen la supervivencia las crías (Foelix, 2010).

Dentro del suborden Opisthothelae, los cuales son en su mayoría las arañas que existen en la actualidad, el resguardo de las crías, específicamente el cuidado de los huevos es un caracter conservado dentro del grupo (Japyassú et al., 2003).

Dentro del grupo de las arañas, existen especies que construyen sacos de huevos; éstos proveen a las crías de condiciones de temperatura y humedad adecuadas que permiten su desarrollo , además de evitar el parasitismo (Foelix, 2010).

Cuando las arañas de la familia Lycosidae terminan de construir el saco, lo colocan en las hileras y lo transportan hasta que las crías emergen. Si se intenta retirar el saco de huevos de la araña, ésta defenderá el saco de huevos e intentará sostenerlo con los quelíceros. Si por alguna razón la araña llega a perder su saco de huevos, ésta lo buscará por varias horas(Foelix, 2010). Se tiene reportado que algunos licósidos pueden confundir su saco de huevo con otros objetos, tales como, rocas, semillas, conchas de caracoles, pedazos de papel , algodón, etc.(Foelix, 2010).

En las arañas del género *Pardosa* se ha sugerido que el saco de huevos o la seda son importantes durante el reconocimiento de las crías (Culley et al., 2010). Se ha encontrado otras especies de arañas, como *Portia labiata* (Thorell), de la familia Salticidae pueden discriminar a sus sacos de huevos entre sacos de otras hembras de la misma especie ya que los sacos conespecíficos son consumidos como alimento por las hembras (Clark and Jackson, 1994). Dentro del género *Pardosa* se sabe que las hembras de *P. milvina* no pueden discriminar entre sacos de huevos conespecíficos, tampoco entre sacos de color blanco y negro pero sí entre sacos artificiales del



mismo tamaño, así como sacos viejos y sacos nuevos (Culley et al., 2010).

Algunos autores sugieren que los componentes de la seda de arañas son importantes en el reconocimiento, pues se sabe que en la seda las éstas arañas segregan una gran cantidad de sustancias químicas. No obstante, sólo se han estudiado las propiedades de la seda en contextos de reconocimiento entre machos y hembras y no en el contexto del reconocimiento de la progenie.

Las arañas tienen muchas formas de percibir los estímulos que les rodean. Pueden percibir señales químicas, visuales, vibratorias, acusticas (Foelix, 2010). Sin embargo en las arañas la comunicación química juega un papel muy importante en su comportamiento reproductivo a la hora de comunicarse entre conespecíficos de otro sexo o a la hora de discriminar a sus propias crías (Nentwig, 2013).

Estos pueden reconocer una gran cantidad de estímulos químicos. Tienen la capacidad de percibir mediante el contacto directo sustancias en altas concentraciones y pueden oler sustancias volátiles en concentraciones relativamente bajas (Foelix, 2010).

Las sustancias químicas que las arañas pueden reconocer se dividen de manera general en dos 1) volátiles, es decir es decir compuestos químicos que se encuentran en bajas concentraciones en el ambiente y requieren órganos muy especializados para ser reconocidos; o 2) no volátiles, los cuales requieren el contacto directo con el organismos emisor o un substrato para ser transferidos (Nentwig, 2013). Se ha sugerido que las principales zonas productoras de estos tipos de sustancias químicas en las arañas son la cutícula y las hileras, ya que una gran cantidad de componentes químicos que reconocen las arañas se encuentra en la seda, mientras que los órganos que les permiten percibir este tipo de señales son los pedipalpos y el tarso del primer par de patas, el cual tienen sedas que funcionan como quimiorreceptores (Foelix and Chu-Wang, 1973). Además, presentan un órgano tarsal que también les permite recibir señales de tipo químico (Nentwig, 2013).



Los trabajos realizados con *Pardosa* consideran al reconocimiento de los sacos como el momento en el que las arañas se colocan el saco en las hileras (Culley et al., 2010). Sin embargo en observaciones realizadas en el laboratorio he podido apreciar que este comportamiento se puede dividir en al menos 3 etapas, cada una de las cuales puede otorgar información sobre el tipo de pista que las arañas están reconociendo y qué órganos son los que posiblemente utilizan para el reconocimiento.

Toda la gama de estrategias para la recuperación del saco de huevos y el hecho de que se puedan diferenciar claramente las diferentes etapas del reconocimiento en estas especies, hacen a las arañas del género *Pardosa* organismos ideales para realizar trabajos en los que se ponga a prueba su capacidad de reconocimiento del saco de huevos. Con base a estos antecedentes en este trabajo se plantearon las siguientes preguntas ¿Las arañas pueden reconocer como propios sacos ajenos conespecíficos e interespecíficos? ¿En qué momento las arañas reconocen su saco de huevos?.

Se espera que ante un evento de pérdida de saco de huevos las arañas del género *Pardosa* puedan discriminar entre su saco de huevos y otros objetos. Además se espera que el tiempo que tardan en saco propio sea menor al de reconocer el saco de una araña conespecífica, que este tiempo sea menor al de reconocer los sacos interespecíficos y éste menor al del saco artificial. También se espera que el momento en el que el primer par de patas o los pedipalpos estén en contacto con el saco existan diferencias en el tiempo de reconocimiento entre los diferentes sacos de huevos.



# | Materiales y métodos

## Sitio y método de colecta

La colecta la llevé a cabo en el Parque Estatal General Lázaro Cárdenas del Río “Flor del Bosque”, ubicado al Este de la ciudad de Puebla en el municipio de Amozoc, en las coordenadas 19°01'16” de latitud norte y 98°20'44” de longitud oeste a 2200 m de altitud. Presenta clima templado subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura promedio anual es de 18° C y la precipitación promedio anual es de 800 mm. La vegetación más abundante es el bosque de encino (Arriola-Morales et al., 2012).

La colecta la llevé acabo del 10 al 25 de julio del 2014 que es la epoca en la que las hembras están en periodo reproductivo y cargan en las hileras los sacos de huevos, en un horario de 10:00 a 12:00 hrs, colecté un total de 40 individuos de cada una de las especies de interés. Los organismos recolectados fueron hembras con saco de huevos. El método que utilicé fue una búsqueda intensiva de los individuos que se encontraban al alcance visual del observador. Las arañas que colecté fueron introducidas en recipientes de plástico de 3 cm de diámetro por 4 cm de alto, para posteriormente ser transportadas al laboratorio de Ecología de Poblaciones que se encuentra en la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, en el cual se mantuvieron hasta la fase experimental.

## Descripción de las especies

*Pardosa sierra* (Banks) pertenece a la familia Lycosidae. Tiene un tamaño corporal máximo de  $6 \pm 0.4$  mm de largo. El cefalotórax de las hembras va de un color café rojizo a oscuro con



una banda media de color naranja. El cefalotórax de los machos es café y naranja, mientras que el abdomen es amarillo y café. El epigino de las hembras presenta escleritos cuya forma va creciendo hacia el borde de la expansión de la cavidad. La cresta septal se extiende apicalmente a una capucha. El palpo de los machos presenta un émbolo que se extiende sólo en parte a través del bulbo con la punta curvada apicalmente. La apófisis terminal es casi tan larga como la apófisis media (Vogel, 2004). Esta especie se colectó en una zona cuyo suelo es abundante en hojarasca y pastos (Figura 1).



Figura 1: Hembra de *Pardosa sierra* cargando su saco de huevos en las hileras.

*Pardosa sternalis* (Thorell, 1877) también pertenece a la familia Lycosidae. Son arañas que tienen un tamaño corporal máximo de  $6.3 \pm 6.9$  mm de largo, la cual no difiere significativamente de *P. sierra* ( $t = 1.33$ ,  $gl = 38.79$ ,  $p = 0.19$ ,  $n = 20$  individuos por especie). El cefalotórax presenta un color verde oscuro rojizo a negro, con bandas claras delgadas en la parte media y submarginal. El esternón va de negro rojizo a negro. El fémur de las patas es negro con puntas pálidas; el fémur de las hembras es claro con anillos oscuros en las hembras. El abdomen es



gris, café o negro, usualmente con pares de puntos claros. Los palpos de los machos son negros o amarillos; la apófisis terminal cerca de la punta del embolo. La punta de la apófisis terminales dirigidas distalmente; el embolo es largo, delgado y arqueado; la apófisis mediana presenta dos procesos; El epigino con capucha pequeña con una cavidad superficial. Esta especie se puede encontrar con facilidad en la periferia de los lagos, ríos y arroyos (Dondale et al., 1990). Esta especie fue colectada en la periferia de los jagüeyes del Parque, donde el suelo es rocoso y húmedo (Figura 2).



Figura 2: Hembra de *Pardosa sternalis* cargando su saco de huevos en las hileras.

## Experimento en laboratorio

Mantuve a las arañas en el laboratorio a una temperatura promedio de 25°C y periodos de luz de 10 horas por día. Las coloqué en recipientes de plástico con sustrato “peat moss” (Persons et al., 2002). Una semana antes del experimento alimenté a las arañas con grillos de



la etapa de ninfa “1” de la especie *Acheta domesticus* (L) y diariamente les proporcioné agua con un aspersor.

Los tratamientos a los que fueron sometidas ambas especies de arañas fueron: 1) **El tratamiento propio** el cual consistió en ofrecerle a la araña su propio saco de huevos. 2) **El tratamiento conespecífico**, en el cual se le ofreció a la araña un saco de huevos de una hembra distinta a la que se trabajó de la misma especie. 3) **El tratamiento interespecífico** en el cual se le ofreció a la araña un saco de huevos de una hembra perteneciente a otra especie (*P. sierra* o *P. sternalis*, según fuera el caso). 4) **El tratamiento “artificial”**, que consistió en sacos de huevos hechos con papel filtro desmenuzado en agua destilada, para posteriormente formar una estructura con las mismas características de forma, peso y dimensiones de los sacos naturales. Estos “sacos” se elaboraron con papel filtro y fueron manejados con guantes de látex y agua destilada para evitar el efecto de los componentes que pudieran impregnarse en ellos. Cada día le asigné a las arañas un saco de huevos, hasta completar los cuatro tratamientos y el orden del tratamiento asignado cada día fue seleccionado al azar.

Para el experimento, retiré el saco de huevos de la hembra con unas pinzas entomológicas. Después coloqué a la araña en una caja de Petri de 10 cm de diámetro por 1.5 cm de alto y la dejé ahí dentro durante un minuto, después de lo cual coloqué el saco de huevos dentro de la caja de Petri. Debido a que las arañas se colocaban en la orilla de la caja de Petri cuando eran colocadas y para que todas las arañas se encontraran en la misma condición en cuanto a la distancia entre la araña y el saco de huevos experimental, los coloqué a una distancia angular de 90° entre ambos a la orilla de la caja Petri. El método que utilicé para obtener los patrones de comportamiento fue el de muestreo focal con registro continuo de tiempo ([Martin and Bateson, 1993](#)). Grabé las observaciones en video con una cámara de fotográfica “reflex” con la función de video integrada (NIKON 3200, 24 megapíxeles) sobre un tripié. Las observaciones las realicé desde 10:00 hrs, hasta las 16:00 hrs. La distancia de la cámara de video y las arañas fue de 22



cm con una distancia focal de 45 mm, esto para que el video grabara sólo el área que ocupaba la caja de Petri. Las variables que registré en cada araña fueron:

1) El tiempo en el que comenzaba la búsqueda, es decir, **el tiempo de latencia**, considerado desde que el saco se colocaba en la caja Petri, hasta que comenzaba a desplazarse. 2) **El tiempo de búsqueda**, considerado desde el momento en el que la araña se comenzaba a mover, hasta el momento en el que encontraba el saco de huevos y lo tomaba con los quelíceros. 3) **El tiempo de evaluación** considerado como el momento desde que tomaba el saco con los quelíceros, hasta el momento en el que las arañas se colocaban el saco de huevos en las hileras. 4) **El tiempo total** considerado como el tiempo desde que el saco era colocado en la caja Petri, hasta que la araña colocaba el saco en sus hileras o pasaban 20 minutos después de comenzar la observación. En este momento la observación de la araña terminaba (Figura 3). Con cada observación concluida, procedí a limpiar la caja Petri con alcohol y agua para eliminar cualquier residuo de seda o feromonas dejados por la araña que pudieran alterar las observaciones posteriores.



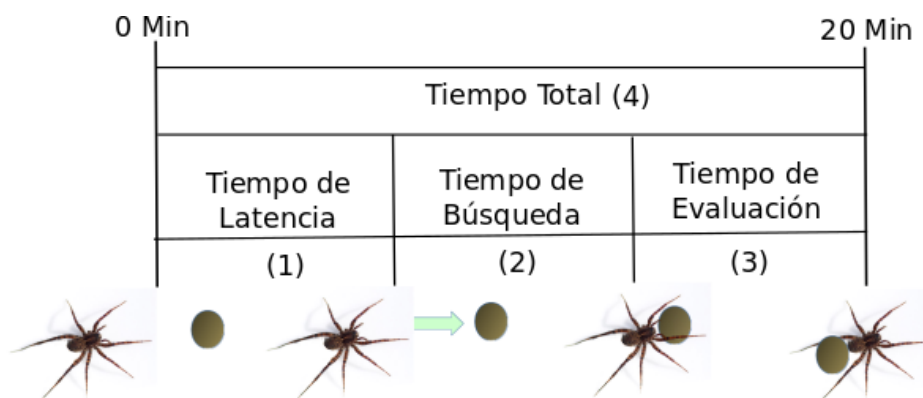


Figura 3: Representación de las observaciones y etapas del reconocimiento. 1) **Tiempo de latencia**, tomado en cuenta desde que se coloca el saco de huevos en la caja de Petri, hasta que la araña se comienza a desplazar. 2) **Tiempo de búsqueda**, considerado desde el momento en el que la araña se comienza a desplazar, hasta que la araña encuentra el saco de huevos. 3) **Tiempo de evaluación** considerado desde el momento en el que la araña encuentra el saco, hasta que lo coloca en las hileras. 4) **Tiempo total**, considerado desde que se coloca el saco de huevos en la caja de Petri, hasta que el saco es colocado en las hileras de la araña o transcurrieron 20 min después del comienzo de la observación.

## Análisis de datos

Realicé un experimento con un diseño mixto de factores cruzados; el primer factor fijo consistió en dos niveles, los cuales fueron las dos especies (*P. sierra* y *P. sternalis*); el segundo factor fijo con cuatro niveles consistió en tres tratamientos (saco conespecífico, interespecífico y artificial) y un grupo control (saco propio), cada tratamiento con 20 repeticiones por especie. Cada araña fue sometida a los cuatro tratamientos, por lo cual fueron consideradas como un factor aleatorio. Utilicé 20 arañas de cada especie con cada uno de los tratamientos experimentales, dando un total de 160 observaciones realizadas.

Como las variables registradas fueron los tiempos la latencia, de búsqueda, de evaluación y el total desde el inicio, realicé análisis de supervivencia mediante modelos de regresión de



tiempo de fallo, para así determinar si la probabilidad de no reconocer el saco de huevos es la misma entre cada especie sobre los cuatro tratamientos. El análisis de supervivencia es una herramienta estadística que permite analizar datos de eventos en función del tiempo (Kleinbaum, 1998). Cuando un evento ocurre se le llama tiempo de fallo el cual es el cambio de un estado a otro, por ejemplo, pasar de la latencia a la etapa de búsqueda (Kleinbaum, 1998). Los datos obtenidos se ajustan a una distribución estadística conocida, mediante el criterio de Akaike (AIC por sus siglas en inglés) (Crawley, 2012). Las distribuciones más comunes son: (1) distribución exponencial, que asume una tasa de fallo constante; (2) Weibull, que asume un continuo incremento o decremento en la tasa de fallo (Pyke and Thompson, 1986); y las curvas logísticas (lognormal, loglogística y logística) que se caracterizan por un aumento en la tasa de fallo hasta un máximo para después decrecer (Fox, 2001). Las curvas obtenidas y ajustadas a una distribución se comparan con un análisis de contrastes, el cual permite hacer comparaciones entre tratamientos (Crawley, 2012).

En pruebas realizadas en el laboratorio la mayoría de las arañas reconoció al saco de huevos propio en un intervalo menor a 20 minutos, hubo algunas arañas que tardaron más o no lo reconocieron. Como en este experimento se definió el tiempo máximo hasta los 20 minutos, se considero a las arañas que no reconocieron el saco en ese intervalo de tiempo como datos censurados. En los análisis de supervivencia son comunes este tipo de datos debido a que el total de la población estudiada no logra cambiar de estado en el tiempo definido y como no se conoce si cambiarán de estado en un determinado tiempo después del experimento, son considerados como una variable aleatoria dentro del análisis (Fox, 2015).

Realicé todos los análisis empleando el programa R 3.1.0 (R Core Team, 2014), con el paquete “survival” (Therneau and Lumley, 2011).



# | Resultados

## Tiempo de Latencia

La distribución de supervivencia que mejor se ajustó al tiempo de latencia fue logística (AIC Exponencial= 187, AIC Weibull=188, AIC Gausianno= 695, AIC Lognormal= 185, AIC logistico=180). La probabilidad de permanecer en latencia no es diferente entre tipos de saco (Cuadro 1). La curva inicia con tasas de cambio muy altas, para después permanecer constante después de los 5 min, pero con valores de probabilidad por debajo de 0.1 (Figura 4).

Asi mismo, la probabilidad de permanecer en latencia tampoco mostró diferencias entre especies. Por otro lado, el efecto de la araña (factor aleatorio) resultó ser significativo ( Cuadro 1, Figura 4).



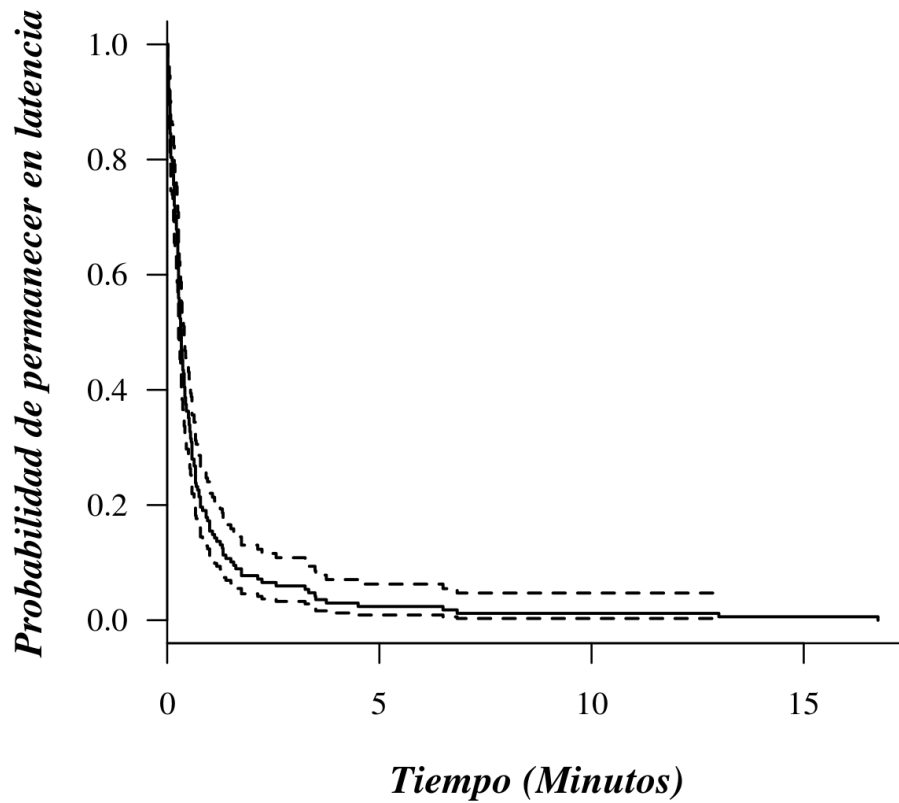


Figura 4: La línea continua representa la probabilidad observada de que las arañas se mantengan en latencia, mientras que las líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95 %.

Cuadro 1: Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de que las arañas permanecieran en latencia.



	gl	$\chi^2$	%	$p$
Tipo de saco (T)	3	0.776	0.04	0.858
Especie (E)	1	0.661	0.03	0.416
E * T	3.4	5.222	2.81	0.197
Araña (Aleatorio)	13.7	45.725	24.6	<0.001
Error	145	134	72	
Total	166	186		

gl= grados de libertad,  $\chi^2$ = valor de Ji-Cuadrada, % = porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo;  $p$  valor de probabilidad de que los factores no afecten el tiempo de latencia.

## Tiempo de Búsqueda

En el caso del tiempo de búsqueda, el modelo exponencial fue al que mejor se ajustaron los datos, lo que quiere decir que la probabilidad de no encontrar el saco de huevos es constante durante el tiempo (AIC Exponencial= 385, AIC Weibull= 390, AIC Gausiano= 393, AIC Lognormal= 393, AIC logistico= 390 ). La probabilidad de no encontrar el saco de huevos es diferente entre los cuatro sacos de huevos (Cuadro 2, Figura 5). La probabilidad de no encontrar el saco artificial es más alta a la de de no encontrar el saco propio pues su tasa de cambio es muy baja. ( $z= 4.737$ ,  $p = 0.001$ ). La curva del saco artificial no muestra una caída más allá de 0.8 a los 20 min mientras que la probabilidad del saco propio decrece a los 2 min hasta 0.2 y llega a 0 a los 10 min. La probabilidad de no encontrar el saco interespecífico no es significativamente



diferente a la probabilidad de no encontrar el saco propio ( $z= 1.597, p = 0.11$ ). La probabilidad de no encontrar el saco conespecífico se reduce más rápido a 0 a los 3 min que la curva de la probabilidad de no encontrar el saco propio, la cual decae al 0 a los 10 min( $z= 3.30, p <0.001$ ).

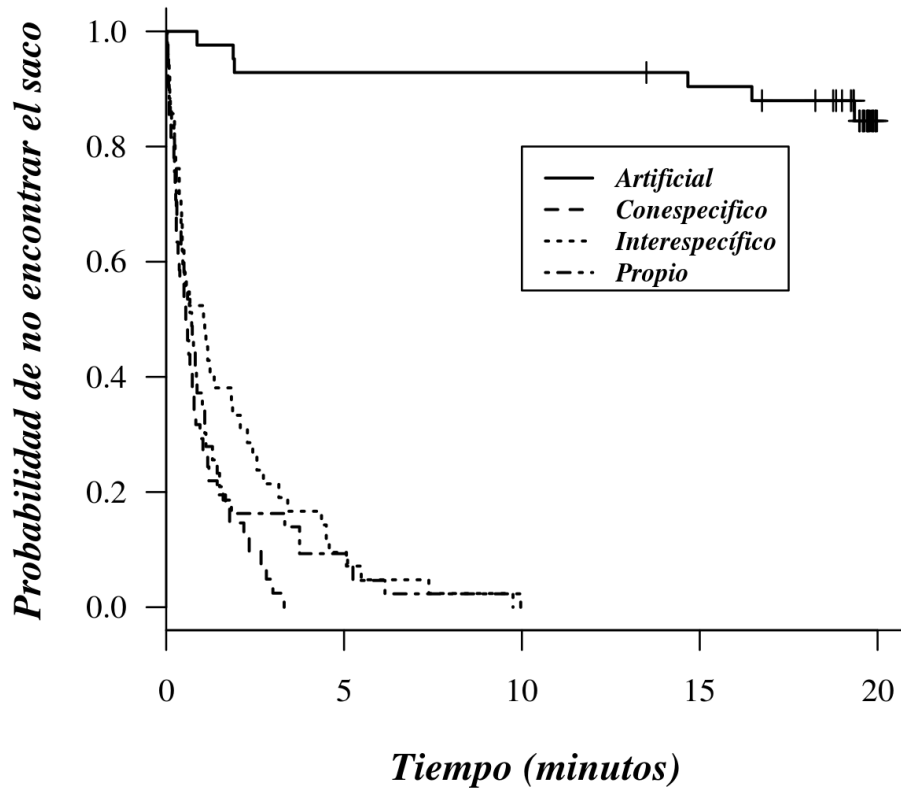


Figura 5: Probabilidad de que las arañas no tomen el saco de huevos con los quelíceros por tratamiento: Artificial, Conespecífico, Interespecífico y Propio. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados.

La curva de *P sierra* decae significativamente más rápido que la curva de *P. sternalis* (Cuadro 2, Figura 6). El efecto de la arañas (factor aleatorio) también fue significativo(Cuadro 5).



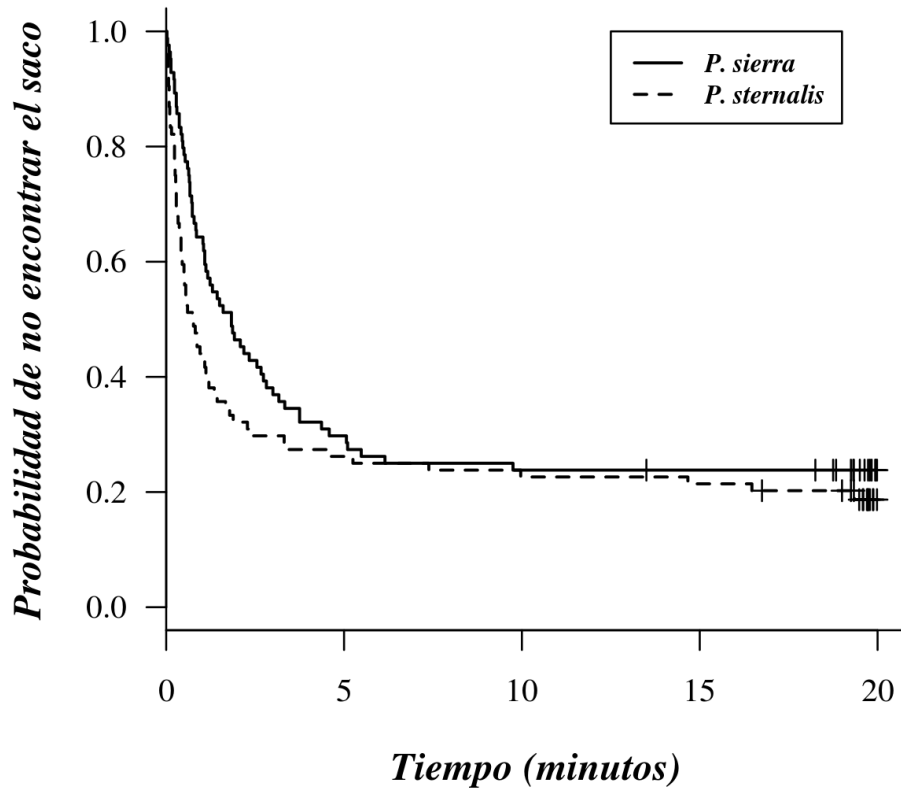


Figura 6: Probabilidad de que las arañas tomen el saco de huevos con los quelíceros por especie: *P. sierra* y *P. sternalis*. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados.

Cuadro 2: Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de encontrar y colocar el saco en los quelíceros de las arañas.



	gl	$\chi^2$	%	<i>p</i>
Tipo de saco (T)	3	387.43	49.9	0.858
Especie (E)	1	9.14	1.1	0.416
E * T	2.9	1.71	0.2	0.197
Araña (Aleatorio)	8.28	25.93	3.3	<0.001
Error	152	353	45.4	
Total	167	777		

gl= grados de libertad,  $\chi^2$ = valor de Ji-Cuadrada, % = porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo; *p* valor de probabilidad de que los factores no afecten el tiempo que tardan las arañas en encontrar y colocar el saco en los quelíceros.

## Tiempo de Evaluación

Los datos del tiempo de evaluación se ajustaron a la distribución log- logística, lo cual significa que la probabilidad de no aceptar el saco de huevos llega a un máximo y después se mantiene constante (AIC Exponencial= 642, AIC Weibull= 626, AIC Gausiano= 759, AIC Lognormal= 610, AIC logístico= 608). La probabilidad no aceptar el saco de huevos fue diferente entre tratamientos (Cuadro 3, Figura 7). La probabilidad de no aceptar el saco de huevos propio fue menor entre el resto de los tratamientos, pues la tasa de cambio decrece durante los primeros 5 min hasta el 0.2 y se mantiene constante hasta casi llegar a los 15 min. En contraste, la probabilidad no aceptar el saco artificial se mostró constante a través del tiempo ( $z = -6.95$ ,  $p < 0.001$ ). Mientras que la probabilidad de no aceptar el saco interespecífico fue mayor que la



del saco propio ya que decrece durante los primeros 5 min cerca del 0.4 y a los 10 min cae hasta el 0.3 para terminar en 0.2 después de los 15 min ( $z= 5.10, p <0.001$ ). También la probabilidad de no aceptar el saco conespecífico fue mayor a la del saco propio pues cae durante los primeros 5 min hasta el 0.3 para mantenerse constante después del minuto 7 en 0.2 ( $z= 14.91, p <0.001$ ).

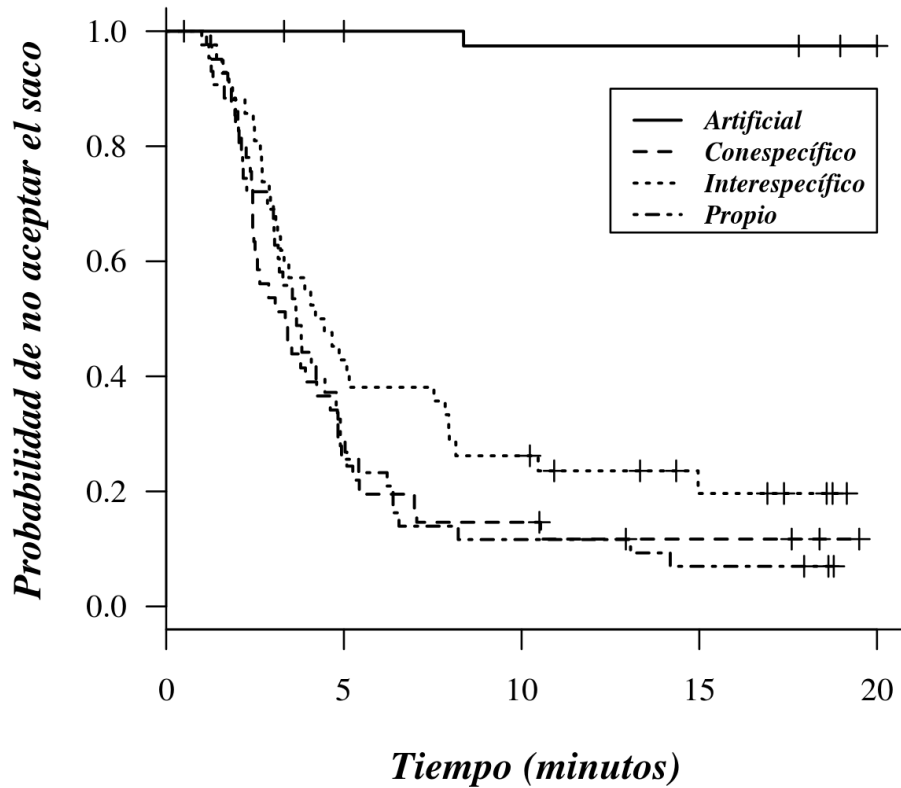


Figura 7: Probabilidad de que las arañas no se coluen el saco de huevos en las hileras por tratamiento: Artificial, Conespecífico, Interespecífico y Propio. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados.

La curva que mostraron los integrantes de *P. sierra* cae por debajo del 0.3 y se mantiene constante. Mientras que la curva de *P. sternalis* se mantiene constante en 0.4 (Figura 8) Ade-



más el efecto de la araña (factor aleatorio) también mostró diferencias significativas.(Cuadro 3).

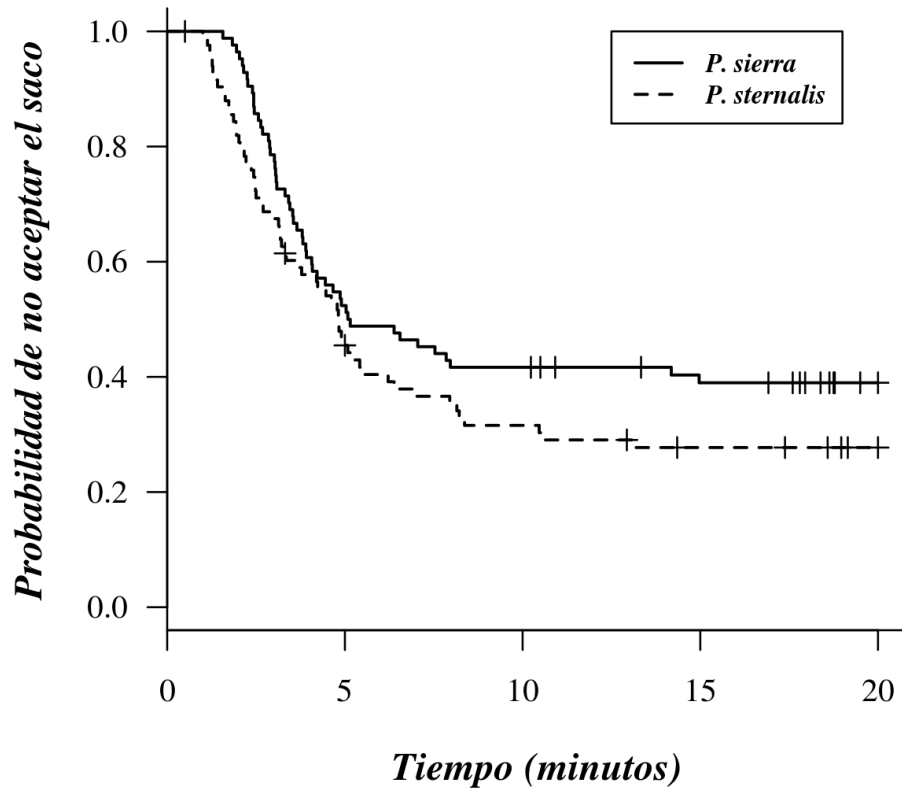


Figura 8: Probabilidad de que las arañas se coloquen el saco en las hileras por especie: *P. sierra* y *P. sternalis*. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados.

Cuadro 3: Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de colocar el saco en las hileras.



	gl	$\chi^2$	%	<i>p</i>
Tipo de saco (T)	3	154.14	20.6	<0.001
Especie (E)	1	6.07	0.8	0.013
E * T	-1.22	-1.27	-0.1	0.322
Araña (Aleatorio)	22.78	35.53	4.7	0.045
Error	140	555	74	
Total	166	749		

gl= grados de libertad,  $\chi^2$ = valor de Ji-Cuadrada, % = porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo; *p* valor de probabilidad de que los factores no afecten el tiempo que tardan las arañas en colocar el saco en las hileras.

## Tiempo total

También se analizó el tiempo total, en el cual los datos se ajustaron al modelo log-normal. (AIC Exponencial= 717, AIC Weibull= 693, AIC Gausianno= 795, AIC Lognormal= 684, AIC logistico= 686) La probabilidad de no reconocer el saco de huevos mostró diferencias entre tratamientos (Cuadro 4, Figura 9). La probabilidad de no reconocer el saco de huevos propio fue diferente a los demás, pues durante los primeros 5 min la probabilidad cae hasta el 0.4. Después cae de manera constante hasta el 0.2 a los 10 min y finaliza a los 20 min por debajo del 0.1. En cambio la probabilidad de no reconocer el saco artificial se mantiene constante en el tiempo con una ligera variación a los 10 min, terminando por debajo del 1 ( $z = -6.84$ ,  $p < 0.001$ ). Por otra parte, la probabilidad de no reconocer el saco interespecífico es mayor que la del saco



propio ya que cae durante los primeros 5 min al valor de 0.6 y a los 10 min decae por debajo del 0.4 para finalizar a los 20 min por encima del 0.2. ( $z= 4.99$  ,  $p <0.001$ ) La probabilidad de no seleccionar el saco conespecífico también es mayor a la del saco propio pues decae durante los primeros 5 min a 0.4 y sigue cayendo por encima del 0.2 a los diez min para terminar por encima del 0.1 a los 20 min ( $z= 14.33$  ,  $p <0.001$ ).

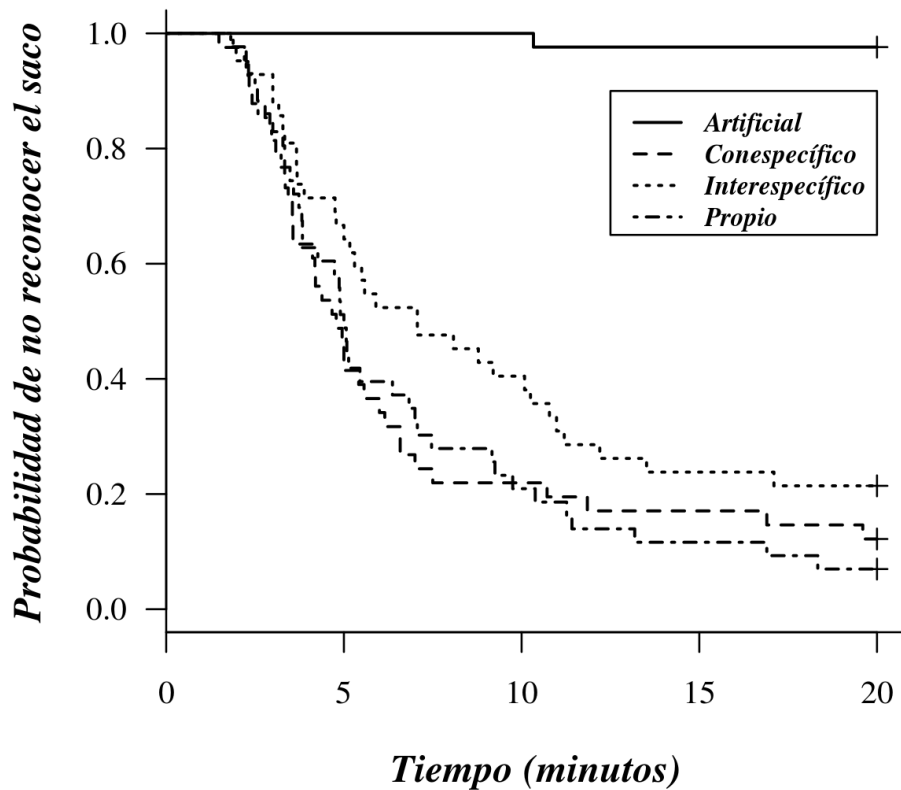


Figura 9: Probabilidad de que las arañas no reconozcan el saco de huevos por tratamiento: Artificial, Conespecífico, Interespecífico y Propio. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados.

Por otra parte, *P. sternalis* reconoce el saco de huevos más rápido que *P. sierra* (Figura 10)



. El efecto de las arañas también influyó en el tiempo de reconocimiento del saco (Cuadro 4).

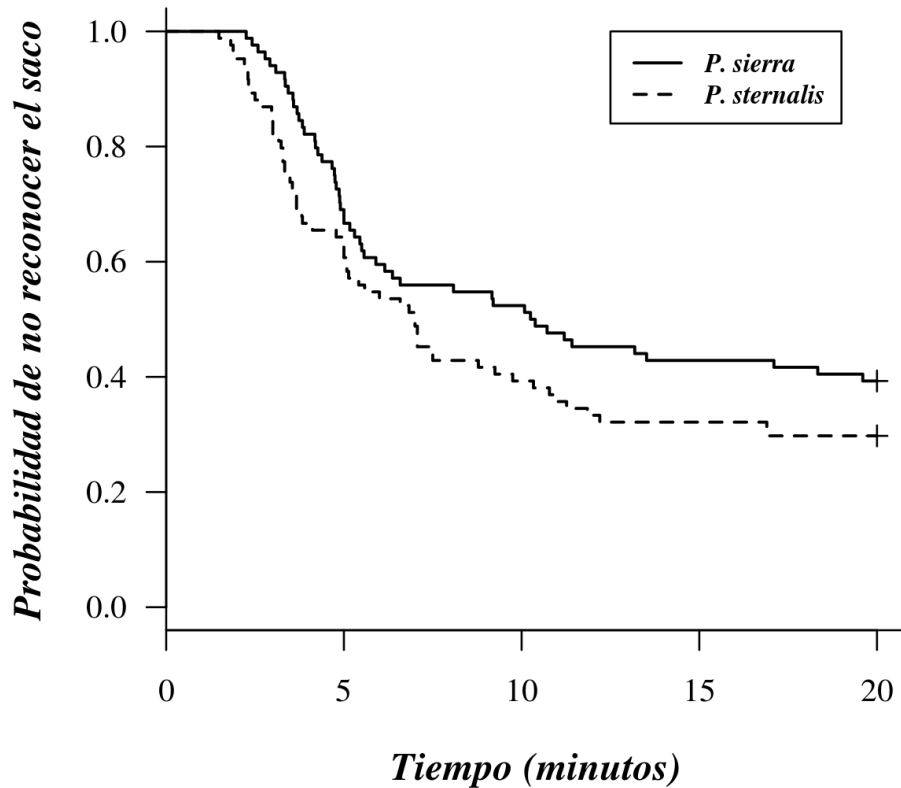


Figura 10: Probabilidad de que las arañas no reconozcan el saco de huevos por especie: *P. sierra* y *P. sternalis*. Los símbolos (+) que se encuentran en las curvas representan datos censurados.

Cuadro 4: Efecto y porcentaje de la variación explicada por el tipo de saco, la especie y araña (factor aleatorio) sobre la probabilidad de reconocer el saco de huevos.



	gl	$\chi^2$	%	<i>p</i>
Tipo de saco (T)	3	138.26	17.2	<0.001
Especie (E)	1	7.6	0.9	0.005
E * T	19.38	1.26	0.1	0.596
Araña (Aleatorio)	22.78	30.43	0.3	0.03
Error	140	628	83	
Total	166	749		

gl= grados de libertad,  $\chi^2$  = valor de Ji-Cuadrada, % = porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo; *p* valor de probabilidad de que los factores no afecten el tiempo que tardan las arañas en reconocer el saco de huevos.



## Discusión

Los resultados muestran claramente que tanto *P. sierra* como *P. sternalis* son capaces de reconocer los sacos de huevos discriminando entre otros objetos con la misma forma, tamaño y probablemente textura, pues sólo una araña de las 40 utilizadas en el experimento se colocó el saco artificial en las hileras. Lo cual sugiere una mínima probabilidad de que las arañas confundan otros objetos que se encuentran en el ambiente con el saco de huevos, cuando este se extravía. En ambas especies cuando les presenté el saco artificial no exhibieron algún comportamiento que indicara que la araña hembra en cuestión mostrara “interés” en el estímulo. Con el saco natural, en cambio, en el momento en que la araña hacía contacto con él, lo palpaban con el primer par de patas e inmediatamente lo colocaban en los quelíceros. Resultados similares fueron encontrados en arañas de la especie *Miagrammopes animotus* (Chickering) de la familia Uloboridae (Opell, 2001) y de la especie *P. milvina* (Culley et al., 2010). Lo anterior nos muestra que ante un evento de extravío del saco de huevos, las arañas están capacitadas para reconocer y recuperar el saco, pues probablemente tienen órganos de los sentidos adaptados para ello, lo cual redundaría en que su adecuación no se vea afectada negativamente.

Con relación a los tratamientos de los sacos naturales, el tiempo que tardan en reconocer un saco de huevos propio es menor que el de reconocer los sacos de huevos de arañas de otra hembra de la misma especie y este a su vez es menor que el de reconocer el saco de otra especie. En estudios realizados con *P. labiata*, se encontró que pueden diferenciar entre sacos de huevos propios y conespecíficos cuando sus sacos de huevos son retirados y se les ofrece otro, éstas se comen el saco de huevos conespecífico (Clark and Jackson, 1994). También en la especie *Loxosceles gaucho* (Gertsch) de la familia Therididae se encontró que cuando se les ofrece un saco de otra hembra de la misma especie y el propio, éstas pueden diferenciar entre



sacos conespecíficos y sacos propios. Sin embargo, cuando el saco propio está dañado las arañas eligen el saco intacto, aún cuando éste sea conespecífico (Japyassú et al., 2003). El hecho de adoptar y cuidar un saco de huevos que no es el propio, podría tener efectos negativos en la asignación de recursos para crías que no son las propias, lo cual como consecuencia podría afectar negativamente la adecuación de las arañas.

Cuando analicé cada etapa del reconocimiento (latencia, búsqueda, evaluación y tiempo total) encontré que las tendencias entre tratamientos son distintas. Con relación al tiempo que transcurre desde el inicio de la observación hasta que la araña comienza la búsqueda (latencia), no encontré diferencias en los tiempos de latencia ni entre especies ni entre tratamientos. Esta variable no se ha estudiado en otros trabajos similares, a pesar de que se trata de una etapa que es importante en la recuperación del saco de huevos en caso de extravío pues se sabe que las arañas después de un periodo de tiempo dejan de buscar a sus crías. En observaciones de laboratorio, cuando a las arañas se les retira el saco de huevos sin alejarlo de ellas, lo primero que hacen es intentar recuperarlo colocándolo en los quelíceros. Este tipo de respuesta es inmediata y, de acuerdo con los resultados, es una reacción que está determinada porque las arañas están en condición reproductiva. Esto está reforzado por las pruebas piloto hechas en el laboratorio donde las arañas que no están en período reproductivo no muestran respuesta alguna a la presencia del saco.

En ambas especies cuando termina el tiempo de búsqueda, es decir en el momento en que las arañas encuentran el saco y lo colocan en los quelíceros, es cuando empiezan las arañas a discriminar entre los sacos artificiales y naturales. El tiempo que tardan en encontrar el saco conespecífico es menor al de encontrar el saco propio e interespecífico y éste a su vez es menor al de encontrar el saco artificial. Cuando las arañas hacen contacto con un saco de huevos natural, lo realizan con el primer par de patas o con los pedipalpos; inmediatamente después de hacer contacto con el saco, se colocan el saco de huevos en los quelíceros. Probablemente tanto el



primer par de patas, como los pedipalpos juegan un papel importante en el reconocimiento ya que en esta zona es donde se encuentran la mayor cantidad de receptores químicos (Foelix, 2010)). En uno de los experimentos realizados por Clark y Jackson (1994) con *P. labiata*, se les ofreció a las arañas un saco de otra hembra de la misma especie cubierto con su propia seda, las arañas aceptaban el saco de huevos. Sin embargo, cuando se les ofrecía un saco de huevos cubierto con seda de otra araña, los sacos eran consumidos. También se sabe que en la seda, se segregan una gran cantidad de compuestos químicos que las arañas pueden reconocer (Nentwig, 2013)). Sólo se han realizado estudios que analizan los compuestos químicos de la seda y su reconocimiento aspectos relacionados con el apareamiento (Roberts and Uetz, 2005). Se sugiere realizar experimentos y análisis para determinar los componentes que las arañas pueden reconocer en la seda de los sacos de huevos para diferenciarlos de objetos diferentes a sacos naturales. Propongo realizar experimentos en los cuales se retire o se anule la capacidad de percibir estímulos en los pedipalpos y el primer par de patas para observar el comportamiento de las hembras cuando se les ofrece un saco de huevos natural u otros sacos de especies de la misma familia, con una metodología similar al trabajo hecho por Jiao *et al.* (2011) en el cual se inhibió mediante un proceso de ablación con sulfato de zinc las patas y los pedipalpos de machos pertenecientes a la especie *Pardosa astringera* (Koch) para determinar si el cortejo de los machos estaba relacionado con pistas químicas.

La tendencia entre el tiempo de evaluación y el tiempo total de la interacción es la misma. Las arañas tanto de la especie *P. sierra* como de la especie *P. sternalis* tardan más en reconocer el saco artificial que los sacos naturales. Dentro de los sacos naturales, las arañas tardan más en reconocer al saco interespecífico. Así mismo, reconocen más rápido un saco propio que uno conoespecífico. Probablemente además de las pistas químicas que las arañas utilizan para reconocer a los sacos de huevos; la textura y el tamaño del saco pueden ser importantes para el periodo de evaluación donde la araña permanece con el saco de huevos en los quelíceros durante



algunos minutos antes de colocarlo en las hileras.

No se han realizado estudios dentro de la familia donde se compare la capacidad de reconocer a las crías entre especies. En este estudio encontré que en el tiempo total se puede observar que las arañas de *P. sternalis* reconoce el saco de huevos más rápido que las arañas de *P. sierra*. En el campo observé que los integrantes de esta última habitan en lugares donde hay pasto u hojarasca, lo que le otorga mayor protección ante algún evento de pérdida del saco, mientras que las arañas de la especie *P. sternalis* se encuentra sólo en las orillas de los cuerpos de agua donde la cobertura de las herbáceas es escasa. Es probable que las diferencias entre los tiempos de respuesta sea debido a que *P. sternalis* al habitar en zonas más abiertas, esté más expuesta ante depredadores u otros factores, como una mayor cantidad de obstáculos en el sustrato, que desencadenen en un evento de pérdida del saco. *P. sternalis* especie se desplaza sobre el agua como estrategia de escape y de captura de presas (Stratton et al., 2004). Probablemente ambas especies se encuentren bajo presiones de selección diferentes y por ello *P. sternalis* pueda reconocer el saco de huevos más rápido que *P. sierra*.

En todas las etapas del comportamiento de reconocimiento del saco de huevos, la variación explicada por cada araña fue importante. Esto fue posible gracias al diseño del experimento, en el cual consideré el comportamiento individual como un factor aleatorio. La explicación de que la variación dada por la araña sea significativa, probablemente se debe al estado de desarrollo de las crías, la cantidad de puestas que haya tenido la araña y la experiencia de recuperación del saco de huevos en condiciones naturales. Estas variables no fueron controladas en los experimentos, por cuestiones logísticas. Sin embargo algunos de estos factores sería necesario ponerlos a prueba en posteriores experimentos.



## Conclusiones

En conclusión las arañas de ambas especies pueden diferenciar entre sacos de huevos artificiales y naturales. Lo que permite reconocer que al tener un extravío del saco, las hembras tendrán una baja probabilidad de error.

Entre sacos de huevos naturales, las arañas tardan más en reconocer el saco interespecífico, seguido por el conespecífico y reconocen más rápido el saco propio.

Los individuos de la especie *Pardosa sternalis* reconocen el saco de huevos en un lapso de tiempo más corto que los individuos de la especie *Pardosa sierra*. Posiblemente debido a las diferentes presiones de selección, en cada uno de los hábitats en los cuales se distribuyen, los cuales cuentan con características microambientales específicas.



# Referencias

- Anthony, C. D. (2003). Kinship influences cannibalism in the wolf spider, pardosa milvina. *Journal of Insect Behavior*, 16(1):23–36.
- Arriola-Morales, J., Batlle-Sales, J., and Hernández, J. C. M. (2012). Estado de salud actual del suelo en la ladera norte del cerro gordo del parque estatal flor del bosque, amozoc, puebla, méxico. *Tecnología, Ciencia, Educación*, 27(1):17–23.
- Clark, R. J. and Jackson, R. R. (1994). Portia labia, a cannibalistic jumping spider, discriminaates between own and foreign eggsacs. *International Journal of Comparative Psychology*, 7(1):38–43.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons, West Sussex, UK.
- Culley, T., Wiley, J. E., and Persons, M. H. (2010). Proximate cues governing egg sac discrimination and recognition in the wolf spider pardosa milvina (araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 38(2):387–390.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Cézilly, F., et al. (2008). *Behavioural ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Dondale, C. D., Redner, J. H., et al. (1990). The insects and arachnids of canada. part 17. the wolf spiders, nurseryweb spiders, and lynx spiders of canada and alaska. araneae: Lycosidae, pisauridae, and oxyopidae. *Publication-Agriculture Canada (English ed.)*, 91(1856):1–383.
- Foelix, R. (2010). *Biology of spiders*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Foelix, R. F. and Chu-Wang, I.-W. (1973). The morphology of spider sensilla ii. chemoreceptors. *Tissue and Cell*, 5(3):461–478.



- Fox, G. (2001). Failure time analysis: studying times-to-events and rates at which events occur. In Scheiner, S. and Gurevitch, J., editors, *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Fox, G. (2015). What you don't know can hurt you: censored and truncated data in ecological research. In Fox, G. A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, V. J., et al., editors, *Ecological Statistics: Contemporary theory and application*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Japyassú, H. F., Macagnan, C. R., and Knysak, I. (2003). Eggsac recognition in *Loxosceles gaucho* (araneae, sicariidae) and the evolution of maternal care in spiders. *Journal of Arachnology*, 31(1):90–104.
- Jiao, X., Chen, Z., Du, H., Chen, J., and Liu, F. (2011). Chemoreceptors distribution and relative importance of male forelegs and palps in intersexual chemical communication of the wolf spider *Pardosa astrigera*. *Chemoecology*, 21(1):45–49.
- Kleinbaum, D. G. (1998). Survival analysis, a self-learning text. *Biometrical Journal*, 40(1):107–108.
- Martin, P. and Bateson, P. P. G. (1993). *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nentwig, W. (2013). *Spider ecophysiology*. Springer, Berlin, Germany.
- Opell, B. D. (2001). Egg sac recognition by female *Miagrammopes animotus* (araneae, uloboridae). *Journal of Arachnology*, 29(2):244–248.
- Penn, D. and Frommen, J. (2010). Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. In Anthes, N. and Kappeler, P. M., editors, *Animal behaviour: evolution and mechanisms*. Springer, Göttingen, Germany.



- Persons, M. H., Walker, S. E., and Rypstra, A. L. (2002). Fitness costs and benefits of antipredator behavior mediated by chemotactile cues in the wolf spider *pardosa milvina* (araneae: Lycosidae). *Behavioral Ecology*, 13(3):386–392.
- Pyke, D. A. and Thompson, J. N. (1986). Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, 67(1):240–245.
- R Core Team (2014). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roberts, J. A. and Uetz, G. W. (2005). Information content of female chemical signals in the wolf spider, *schizocosa ocreata*: male discrimination of reproductive state and receptivity. *Animal Behaviour*, 70(1):217–223.
- Stratton, G. E., Suter, R. B., and Miller, P. R. (2004). Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81(1):63–78.
- Therneau, T. and Lumley, T. (2011). Survival: survival analysis, including penalized likelihood. r package version 2.36-10.
- Vogel, B. R. (2004). A review of the spider genera *pardosa* and *acantholycosa* (araneae, lycosidae) of the 48 contiguous united states. *Journal of Arachnology*, 32(1):55–108.

